

## Изменчивость некоторых счетных признаков и полиморфизм фрагмента митохондриальной ДНК, включающего ген *nd1*, сигов группы *Coregonus lavaretus* *sensu lato* из водоемов севера Европы

Д. С. СЕНДЕК<sup>1</sup>, Н. А. БОЧКАРЕВ<sup>1, 2</sup>, Е. И. ЗУЙКОВА<sup>1, 2</sup>, А. П. НОВОСЕЛОВ<sup>3</sup>, С. Ф. ТИТОВ<sup>1</sup>,  
М. Ю. АЛЕКСЕЕВ<sup>4</sup>, Э. И. БОЗНАК<sup>5</sup>, Н. В. ИЛЬМАСТ<sup>6</sup>

<sup>1</sup>Санкт-Петербургский филиал ФГБНУ “ВНИРО” (“ГосНИОРХ” им. Л. С. Берга)  
199053, Санкт-Петербург, ул. Набережная Макарова, 26  
E-mail: sendek@mail.ru

<sup>2</sup>Институт систематики и экологии животных СО РАН  
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

<sup>3</sup>Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики  
им. Н. П. Лаверова УрО РАН  
163020, Архангельск, наб. Северной Двины, 109

<sup>4</sup>Полярный филиал ФГБНУ “ВНИРО” (“ПИНРО” им. Н. М. Книповича)  
183038, Мурманск, ул. Академика Книповича, 6

<sup>5</sup>Институт биологии Коми научного центра УрО РАН  
167982, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 24

<sup>6</sup>Институт биологии Карельского научного центра РАН  
185910, Петрозаводск, пр. Александра Невского, 50

Статья поступила 12.02.2024

После доработки 06.06.2024

Принята к печати 10.06.2024

### АННОТАЦИЯ

Филогеографический и морфологический анализы сигов *Coregonus lavaretus* Европы, уровень полиморфизма гена *nd1* мтДНК свидетельствуют об относительно древнем происхождении некоторых популяций, населяющих водоемы западнее Ютландии. Высказывается предположение, что часть популяций в Европе представляют собой остатки первичной волны расселения основателей из Центральной Сибири (бассейн р. Лены). В более поздние волны миграций сигов из Сибири, синхронизированные по времени с событиями повторяющихся нижнечетвертичных оледенений, к западу от Урала расселялись они из нижнего течения крупных водотоков Западной Сибири (реки Обь, Енисей), которые эволюционировали относительно независимо от сигов из Центральной Сибири. В результате повторяющихся событий расселений из разобщенных приледниковых рефугиумов с востока и запада на географическом пространстве Восточной Европы от Балтийского моря до р. Печоры гаплотипы сигов оказались сильно перемешаны. Помимо

естественно-исторических причин на картину распределения генетической изменчивости в природных популяциях сигов Восточной Европы в последние десятилетия оказали влияние рыбоводные мероприятия по акклиматизации и/или искусственному поддержанию отдельных популяций.

**Ключевые слова:** *Coregonus lavaretus* s. l., Европа, Сибирь, мтДНК, гаплотипы, гаплогруппы.

## ВВЕДЕНИЕ

Среди рыб рода *Coregonus* Палеарктики наиболее распространены и разнообразны сиги вида *Coregonus lavaretus* sensu lato. Они обладают значительной морфологической и экологической изменчивостью, в связи с чем систематика данной группы является предметом постоянных дискуссий [Берг, 1948; Правдин, 1954; Решетников, 1980; Богуцкая, Насека, 2004; Голубцов, Малков, 2007]. В качестве одного из основных признаков диагностирования форм/видов традиционно использовались различия по числу жаберных тычинок, которые во многом определяют характер питания сигов, т. е. косвенно указывают на принадлежность рыб к разным экологическим нишам. Подобная основа для выделения новых видов сохранялась до последнего времени несмотря на то, что в природных и экспериментальных условиях была показана высокая изменчивость данного признака в течение относительно короткого промежутка времени и его скоррелированность с пластическими признаками челюстного аппарата [Gasowska, 1960; Шапошникова, 1974; Kahilainen, 2004; Зуйкова, Бочкарев, 2008]. К концу XX в. так и не было выработано четких критериев разделения видов/форм сигов, и имелись объективные сложности в управлении описанными ранее формами с точки зрения их сохранения и использования в качестве дискретных единиц рыболовства и рыбоводства. Поэтому на фоне неопределенностей внутривидовой систематики и исходя из практических соображений в то время большинство российских ихтиологов-сиговиков приняли идею “собираательства”, согласно которой на всей территории Евразии обитает только один вид настоящего сига с ограниченным числом подвигов [Решетников, 1980]. Однако в последние годы на фоне усиливающихся общемировых тенденций сохранения биоразнообразия и ответственного ведения рыболовства идеи “дробительства” вновь стали набирать популярность [Богуцкая, Насека, 2004]: согласно представ-

лениям авторов широко цитируемого руководства по пресноводным рыбам Старого Света в водоемах Европы обитает около 60 видов сигов [Kottelat, Freyhof, 2007].

В настоящее время прогресс в изучении эволюционных и таксономических взаимоотношений сигов в значительной степени связан с использованием молекулярно-генетических маркеров. Так, на основании морфогенетического анализа для некоторых “экологических форм”, входящих в группу сига пыжьяна, – *C. l. pidschian* n *fluviatilis*, сиг Исаченко из бассейна оз. Байкал и р. Енисей, *C. l. pidschian* n *anaulorum*, сиг-востряк из бассейнов рек Анадырь и Пенжина, сиг телецкий, *C. l. pidschian* n *smitti* и сиг Правдина, *C. l. pidschian* n *pravdinellus* из бассейна Телецкого озера – было рекомендовано повысить их таксономический уровень до полноценных видов [Бочкарев, 2022]. В результате недавнего пересмотра таксономического статуса симпатрических сигов из четырех альпийских озер по комплексу морфологических и генетических признаков было описано семь новых видов [Selz, Seehausen, 2023]. В то же время анализ популяционно-генетической структуры форм/видов сигов из водоемов Западной Европы не выявил у них видоспецифичные варианты мтДНК [Pamminger-Lahnsteiner et al., 2009; Jacobsen et al., 2012; Ильмаст и др., 2016; Бочкарев и др., 2017; Sendek et al., 2017; Crotti et al., 2021; Borovikova, Nikulina, 2023]. Однако полученные закономерности распространения гаплотипов сиговых рыб позволили оценить фундаментальные эволюционные процессы, связанные с историей их формообразования [Østbye et al., 2005; Ilmast et al., 2020].

Целью нашей работы является анализ филогенетических и филогеографических связей между некоторыми популяциями/формами/видами сигов водоемов Европы из бассейнов Северного, Балтийского, Белого и Баренцева морей на основе анализа генетических и меристических признаков. Привлечение реперных генетических данных по сигам комплексного

вида *C. lavaretus* из водоемов бассейнов рек Обь и Лена дает возможность более широко проанализировать родственные связи пыжьяновидных сигов, реконструировать направления и установить предполагаемую последовательность волн миграций при их расселении.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Характеристика района работ.** В работе использованы выборки сигов комплекса *C. lavaretus sensu lato* собственных сборов из бассейнов Балтийского, Белого, Баренцева морей (рис. 1). Дополнительно в анализе использовались данные ГенБанка (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) по сигам из водоемов альпийского оз. Траунзее, Западной и Центральной Европы, а также собственные данные по сигам Телецкого озера бассейна р. Оби и устья р. Буотамы бассейна р. Лены [Bochkarev et al., 2013; Бочкарев и др., 2022]. В качестве внешней группы использовали гаплотипы американского сельдевидного сига *C. clupeaformis* [Jacobsen et al., 2012]. Привлечение дополнительного материала позволяет правильно сориентировать в пространстве полученную медианную сеть. Полный список проанализированных популяций сигов приведен в табл. 1.

**Сбор материала и морфологический анализ.** Лов различных форм/видов сигов про-

водили в период открытой воды жаберными сетями. Для поимки сигов в Ладожском и Онежском озерах помимо ставных сетей использовались тралы. На взморье р. Северная Двина рыбу ловили береговым неводом. Сиги из устьевой части р. Пила были пойманы на спиннинг. Пробы волховского сига получены от потомства ремонтно-маточного стада (РМС) на Волховском рыбоводном заводе. Морфологический анализ (подсчет числа жаберных тычинок на первой жаберной дуге и количества прободенных чешуй в боковой линии) проводился на местах сбора биологического материала.

**Анализ мтДНК.** Геномную ДНК выделяли фенольно-хлороформным методом [Маниатис и др., 1984] из фиксированной 96 % этанолом печени сигов. Анализ изменчивости участка мтДНК, включающего ген *nd1*, амплифицированного в полимеразной цепной реакции (ПЦР), проводили с использованием ранее описанных праймеров [Бочкарев и др., 2021]. Полученные продукты очищали с помощью набора реактивов “БИОСИЛИКА” (Новосибирск, Россия) и секвенировали как в прямом, так и в обратном направлении в компании “Синтол” (Москва, Россия, [www.syntol.ru](http://www.syntol.ru)). В результате получены последовательности длиной в 1091 нуклеотидное основание. Последовательности участка мтДНК,

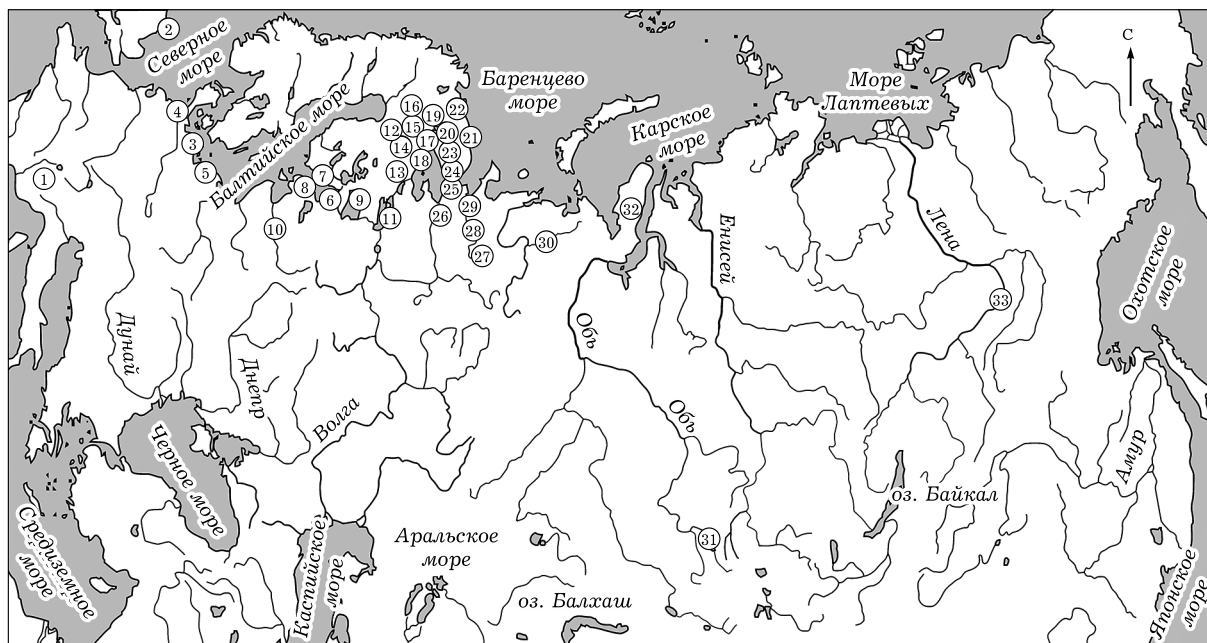


Рис. 1. Карта-схема расположения выборок различных форм/видов сигов. Номера популяций на рисунке соответствуют номерам в табл. 1

**Локализация исследованных популяций сига *C. lavaretus* s. l., *C. oxyrinchus*, *C. clupeaformis*  
и номера гаплотипов из базы данных ГенБанка**

Место лова (морской бассейн) / экологическая форма сига	Рассто- яние до моря, км	Высо- та над уровнем моря, м	Широта, https:// geotree.ru/	Долгота, https:// geotree.ru/	Номер доступа в базе данных ГенБанка*
1. Альпы: р. Коппентраун, оз. Гальштеттерзее, оз. Траунзее – Австрия (Черное море)	>2000	>400	48°4'30" 47°34'29" 47°51'58"	13°50'53" 13°39'35" 13°47'52"	MT862810, MT862850, KP123677, MT862827, FM211036 – FM211042, KP123674 – KP123676
2. Озера Ллин Тегид, Уэльс, Великобритания (Ирландское море)	<100	161	52°53'23"	3°37'13"	MT862847, MT862850
3. Ютландия: озера Килен, Танге, оз. Флиндер, фьорды Рингкебинг, Ниссум – Дания (Северное море)	0–40	0–20	56°29'58" 56°20'11" 56°31'11" 56°03'60"	8°34'13" 9°35'01" 8°55'28" 8°12'44"	JQ661463 – JQ661480, JQ661443 – JQ661462, JQ661435 – JQ661442, JQ661427 – JQ661434, JQ661419 – JQ661426
4. р. Видаа – Дания (Северное море), <i>Coregonus oxyrinchus</i>	~30	~10	54°57'42"	8°39'51"	JQ661398 – JQ661418, NC_020765
5. Лагуна Ахтервассер – Германия; озера Инско, Медвие, Моржицко, Мариановское – Польша (Западная часть Балтийского моря)	0–350	0–50	53°59'47" 53°26'37" 53°16'07" 52°51'51" 53°22'33"	13°59'13" 15°32'39" 14°53'21" 14°24'44" 15°16'51"	JQ661397 – JQ661390, DQ399868, Q399864, DQ399865, Q399866, DQ399867
6. Российское побережье Финского залива (Восточная часть Балтийского моря), смешанное стадо	0	0	59°47'58"	28°20'59"	JQ661435 – JQ661442, PP317167 – PP317173, PP317176 – PP317184
7. Финское побережье Финского залива (Восточная часть Балтийского моря), смешанное стадо	0	0	60°17'36"	26°58'20"	KP123646 – KP123648, KP123652, KP123653, KP123658 – KP123666
8. Эстонское побережье Финского залива (Восточная часть Балтийского моря), смешанное стадо	0	0	59°27'09"	27°58'53"	JQ661382 – JQ661389, PP317174 – PP317175
9. оз. Ладожское (Балтийское море), смешанное стадо	74	5	60°57'26"	31°18'40"	KP123667 – KP123668, KX010454 – KX010455, PP317221 – PP317227, PP317185 – PP317196
10. р. Волхов (оз. Ладожское, Балтийское море), <i>C. lavaretus bairi</i>	669	154	60°07'03"	32°19'53"	PP317197 – PP317210
11. оз. Онежское (Балтийское море), смешанное стадо	~420	33	61°38'53"	35°37'4"	MN227169 – MN227182, PP317211 – PP317220
12. оз. Тулос (Балтийское море)	~750	157	63°33'8"	30°35'19"	PP317258 – PP317260
13. оз. Гимольское (Балтийское море)	~860	163	62°58'13"	32°22'4"	PP317240
14. оз. Суккозеро (Балтийское море)	~900	176	63°10'22"	32°14'49"	PP317241 – PP317242
15. оз. Каменное (Белое море)	~400	195	64°28'17"	30°13'51"	KX010456 – KX010459
16. оз. Толпанъярви (Белое море)	~250	262	65°59'46"	30°5'33"	–
17. оз. Пяозеро (Белое море)	~130	109	65°52'26"	31°13'32"	PP317228 – PP317239
18. оз. Кереть (Белое море)	80	88	65°51'47"	33°0'55"	PP317243 – PP317248
19. Князегубское вдхр. (Белое море)	~20	37	66°50'53"	31°42'17"	PP317249 – PP317254
20. оз. Имандра (Белое море)	36	127	67°26'57"	32°32'16"	–
21. оз. Мартимъявр (Баренцево море)	~220	179	68°50'15"	35°8'58"	PP317255 – PP317257
22. р. Тулома (Баренцево море)	~20	>2	68°47'57"	32°37'1"	PP317278
23. р. Пила (Белое море)	0–2	>2	66°45'56"	34°10'10"	PP336916 – PP336918
24. р. Умба (Белое море)	0–2	>2	66°41'45"	34°18'55"	–
25. р. Варзуга (Белое море)	0–2	>2	66°19'15"	36°45'42"	PP336914, PP336915
26. р. Северная Двина (Белое море)	0–5	>2	64°42'5"	40°12'26"	PP317261–PP317268
27. р. Вымь (р. Северная Двина, Белое море)	~1500	159	64°14'42"	51°33'35"	PP336912, PP336913
28. оз. Большое Восточное (Мегорские озера, Белое море)	122	51	65°35'29"	41°51'57"	PP317269, PP317270
29. р. Мегра (Белое море)	119	51	65°36'10"	41°48'21"	PP336909 – PP336911
30. р. Уса (р. Печора, Баренцево море)	~800	38	66°20'53"	60°0'56"	PP317271, PP317272
31. оз. Телецкое (Карское море)	>3000	434	51°33'54"	87°40'5"	HM535622, M535615, PP317273–PP317277
32. оз. Лангтибейто (Карское море)	~100	44	71°3'34"	70°20'1"	KU948980–KU948983
33. р. Буотама (р. Лена, море Лаптевых)	>1500	93	61°2'27"	127°55'46"	MT862527–T862533
34. Великие североамериканские озера, <i>C. clupeaformis</i>	~500	173–183	45°47'8"	84°4'15"	JQ390060, NC020762, JQ661482 – JQ661487

\* Гаплотипы сига из точек 3–5, 31, 33, 34 взяты из базы данных ГенБанка (NCBI).



включающего ген *nd1*, редактировали вручную с использованием программы BioEdit 7.2.5 [Hall, 1999] и депонировали в базу данных ГенБанк (NCBI) (см. табл. 1).

Для анализа генетического полиморфизма вычисляли: число полиморфных (сегрегирующих) сайтов (*S*), число гаплотипов (*h*), гаплотипическое ( $H_d$ ) и нуклеотидное ( $\pi$ ) разнообразие, среднее число нуклеотидных различий (*k*). Расчеты выполнялись в программе DnaSP v. 5.10. [Librado, Rozas, 2009]. Для оценки степени межпопуляционной дифференциации в программе ARLEQUIN v. 3.5 [Excoffier, Lischer, 2010] рассчитаны значения  $F_{ST}$  при 10 000 репликаций. Для оценки нейтральности эволюции использованы тесты Таджимы (Tajima's *D*) и Фу (Fu's  $F_S$ ) [Tajima, 1989; Fu, Li, 1993]. Статистическая значимость результатов вычислена при 10 000 репликаций. Для оценки генеалогических связей между гаплотипами предполагаемых форм/видов сига построена медианная сеть в программе Network v. 4.5 с помощью алгоритма медианного связывания (median-joining, MJ) [Bandelt et al., 1999]. Географическое распределение гаплотипов реконструировано на основании структуры медианной сети. Для проверки гипотезы популяционной экспансии использовали анализ распределения частот гаплотипов (MMD) [Rogers, Harpending, 1992] в программе ARLEQUIN v. 3.5. Сравнение наблюдаемого ( $SSD_{obs}$ ) и симулированного ( $SSD_{sim}$ ) распределения частот гаплотипов использовали для достоверной оценки его соответствия той или иной модели экспансии, применяя бутстрэп-тест на основе 1000 репликаций. Индекс шероховатости Харпендинга (*r*) применяли в качестве критерия отклонения распределения частот гаплотипов от унимодальной кривой [Harpending, 1994]. Статистическую значимость параметров проверяли по соответствующим *P* значениям; бутстрэп-тест (1000 репликаций) использовали для расчета 95%-го доверительного интервала.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Морфологический анализ.** По среднему числу прободенных чешуй в боковой линии изученные нами популяции сига на европейской территории различались в широких пределах,  $83,61 < n < 97,53$ . Наиболее низкие показате-

ли данного признака у европейских популяций отмечены в выборке из устья Северной Двины,  $83,61 \pm 0,29$  (табл. 2). Среднечешуйчатые популяции европейских сига обнаружены в р. Вымь (приток р. Северной Двины) ( $84,83 \pm 1,09$ ), в оз. Гимольское ( $85,10 \pm 0,71$ ) и оз. Суккозеро ( $88,30 \pm 0,73$ ) из верхнего течения р. Суна, в оз. Большое Восточное ( $87,33 \pm 0,61$ ) и р. Мегра ( $88,00 \pm 0,59$ ) – все выборки из бассейна Белого моря, а также в р. Тулома ( $87,26 \pm 0,71$ ) и р. Уса (приток р. Печоры) ( $88,72 \pm 0,69$ ) – обе выборки из бассейна Баренцева моря. Остальные исследованные популяции имели большее число прободенных чешуй в боковой линии – от  $90,88 \pm 0,47$  в оз. Пяозеро до  $97,53 \pm 1,02$  в р. Умба бассейна Белого моря и  $97,08 \pm 1,21$  у побережья Финляндии. Стандартное отклонение изменялось от 1,96 в выборке из р. Северной Двины до 6,17 в популяции сига оз. Лангтибейто.

По числу жаберных тычинок большинство изученных популяций относилось к малотычинковым сигам. Самое низкое количество жаберных тычинок у сига на территории Европы обнаружено в популяциях сига р. Варзуга ( $20,50 \pm 0,41$ ), устьевой части р. Северной Двины ( $21,12 \pm 0,22$ ) и оз. Мартмъявр ( $21,15 \pm 0,45$ ). К среднетычинковым сигам относились морские популяции Эстонии ( $31,20 \pm 0,89$ ) и Финляндии ( $30,04 \pm 0,56$ ), а также географически близкая к ним смешанная популяция сига Ладожского озера ( $29,38 \pm 0,50$ ).

Многотычинковые сики в нашем исследовании представлены выборкой из оз. Большого Восточной системы Мегорских озер Беломорско-Кулойского плато,  $52,88 \pm 0,45$ . Сики из карельского оз. Тулос представляли собой выборку из смешанного стада много- и среднетычиновых сига ( $50,14 \pm 2,96$  при значениях признака у исследованных рыб: 34, 47, 51, 52, 55, 55, 57), которая характеризовалась высокой дисперсией,  $\sigma = 7,84$ . При парных сравнениях выборок сига из различных водных объектов по числу прободенных чешуй в боковой линии и по числу жаберных тычинок число достоверных различий составило 26,92 и 26,08 % соответственно.

**Митохондриальная ДНК.** В исследованных популяциях сига параметры генетической изменчивости варьировали в широких

Среднее число прободенных чешуй в боковой линии (*ll*) и число жаберных тычинок на первой жаберной дуге (*Sp.br.*) в выборках сигов из водоемов Восточной Европы и Сибири

Водный объект	<i>ll</i>			<i>Sp. br.</i>		
	<i>n</i>	$M \pm m$	$\sigma$	<i>n</i>	$M \pm m$	$\sigma$
Российская часть Финского залива Балтийского моря	35	$94,77 \pm 0,68$	4,01	160	$28,77 \pm 0,22$	2,84
Эстонская часть Финского залива Балтийского моря	10	$95,50 \pm 0,85$	2,68	10	$31,20 \pm 0,89$	2,82
Финская часть Финского залива Балтийского моря	24	$97,08 \pm 1,21$	5,95	24	$30,04 \pm 0,56$	2,76
оз. Ладожское	48	$92,96 \pm 0,52$	3,61	13	$29,38 \pm 0,50$	1,80
р. Волхов, волховский сиг	22	$93,09 \pm 0,72$	3,38	22	$24,86 \pm 0,49$	2,29
оз. Онежское	200	$93,40 \pm 0,31$	4,28	187	$27,76 \pm 0,23$	3,12
оз. Тулос	14	$93,28 \pm 1,40$	3,56	7	$50,14 \pm 2,96$	7,84
оз. Гимольское	10	$85,10 \pm 0,71$	2,23	7	$27,28 \pm 0,42$	1,11
оз. Суккозеро	10	$88,30 \pm 0,73$	2,31	6	$26,00 \pm 0,37$	0,89
оз. Каменное	36	$92,86 \pm 0,43$	2,60	36	$23,69 \pm 0,48$	2,88
оз. Толпанярви	28	$92,39 \pm 0,60$	3,20	28	$23,21 \pm 0,50$	2,66
оз. Пяозеро	82	$90,88 \pm 0,47$	4,22	82	$27,15 \pm 0,47$	4,28
оз. Кереть	35	$91,83 \pm 0,65$	3,83	35	$21,86 \pm 0,17$	1,00
вдхр. Княжегубское	30	$94,60 \pm 0,80$	4,37	30	$23,43 \pm 0,17$	5,31
оз. Имандра	41	$92,90 \pm 0,50$	3,23	41	$23,83 \pm 0,68$	4,34
оз. Мартимъявр	35	$92,11 \pm 0,57$	3,38	20	$21,15 \pm 0,45$	2,03
р. Тулома	35	$87,26 \pm 0,71$	4,20	12	$25,92 \pm 1,00$	3,45
р. Пила	—	—	—	23	23,4	—
р. Умба	28	$97,53 \pm 1,02$	5,38	28	$22,18 \pm 0,35$	1,83
р. Варзуга	30	$90,27 \pm 0,83$	4,57	30	$20,50 \pm 0,41$	2,24
р. Северная Двина	44	$83,61 \pm 0,29$	1,96	48	$21,12 \pm 0,22$	1,57
р. Вымь	12	$84,83 \pm 1,09$	3,76	12	$23,00 \pm 0,56$	1,95
оз. Бол. Восточное	24	$87,33 \pm 0,61$	3,01	34	$52,88 \pm 0,45$	2,61
р. Мегра	34	$88,00 \pm 0,59$	3,41	34	$37,00 \pm 0,51$	2,97
р. Уса	32	$88,72 \pm 0,69$	3,90	29	$22,27 \pm 0,44$	2,39
оз. Телецкое	193	$82,68 \pm 0,21$	2,89	193	$27,26 \pm 0,09$	1,25
оз. Лангтибейто	23	$82,48 \pm 1,29$	6,17	—	>24	—
р. Буотомы (р. Лена)	25	$80,96 \pm 0,78$	3,90	25	$19,12 \pm 0,21$	1,05

П р и м е ч а н и е.  $M$  – среднее значение;  $m$  – статистическая ошибка;  $\sigma$  – среднеквадратичное отклонение.

пределах, от полного отсутствия вариабельности и невысоких ее значений в ряду карельских озер (Тулос, Гимольское, Суккозеро, Каменное), в водных объектах из верховьев бассейнов рек Печора (р. Уса), Северная Двина (р. Вымь), Мегра (оз. Большое Восточное) до максимальных показателей, фиксируемых в выборках из восточной части Финского залива Балтийского моря, а также в выборке волховского сига из бассейна Ладожского озера:  $H_d = 0,952-0,967$ ,  $\pi = 0,0062-0,0066$ ,  $k = 6,072-6,459$  (табл. 3). Следует при этом отметить, что для малочисленных выборок приводимые цифры нужно принимать с осторожностью, поскольку генетические параметры положительно коррелируют с размером исследованной выборки.

При объединении всех выборок по бассейновому принципу максимальные значения об-

щих характеристик генетического полиморфизма выявлены для Балтийского и Белого морей и составили соответственно:  $H_d = 0,856$ ,  $\pi = 0,0041$ ,  $k = 3,967$  и  $H_d = 0,862$ ,  $\pi = 0,0026$ ,  $k = 2,494$ . В обобщенной выборке сигов из бассейна Баренцева моря параметры генетической изменчивости были несколько ниже –  $H_d = 0,690$ ,  $\pi = 0,0019$ ,  $k = 1,870$ .

**Реконструкция генеалогических взаимоотношений.** В медианной сети гаплотипов проанализированные образцы были объединены в четыре гаплогруппы (рис. 2). Связь между гаплогруппами в полученной сети осуществлялась через гипотетический гаплотип *mv5*, являющийся точкой ветвления всех основных кластеров и связанный с первой гаплогруппой через три мутации, со второй – через два гипотетических гаплотипа – *mv2* и *mv4*, и одну замену – в каждом случае. Третья га-

Значения индексов генетического полиморфизма в выборках сигов из водных объектов Европы и Сибири на основе последовательностей участка мтДНК, включающего ген *nd1*

Водный объект, вид/форма сига	<i>n</i>	<i>S</i>	<i>h</i>	<i>H<sub>d</sub></i>	<i>π</i>	<i>k</i>
Альпы: оз. Траунзее (Австрия)	18	15	7	0,634	0,0031	2,948
Ютландия: оз. Килен (Дания)	65	17	10	0,724	0,0021	2,075
р. Видаа (Дания), <i>Coregonus oxyrhinchus</i>	22	8	3	0,584	0,0024	2,312
Эстонская часть Финского залива Балтийского моря	22	17	7	0,788	0,0037	3,597
Российская часть Финского залива Балтийского моря	40	28	25	0,952	0,0066	6,459
р. Волхов, <i>C. lavaretus baeri</i>	18	16	14	0,967	0,0062	6,072
оз. Ладожское	46	26	18	0,841	0,0029	2,813
оз. Тулос	7	0	1	0,000	0,0000	0,000
оз. Суккозеро	6	1	2	0,333	0,0003	0,333
оз. Гимольское	4	0	1	0,000	0,0000	0,000
оз. Онежское	62	26	20	0,775	0,0023	2,228
р. Пила	4	2	3	0,833	0,0012	1,167
р. Варзуга	5	2	3	0,700	0,0010	1,000
р. Вымь	4	1	2	0,500	0,0005	0,500
оз. Каменное	16	4	4	0,642	0,0017	1,675
р. Кереть	15	7	6	0,641	0,0022	2,181
оз. Пяозеро	47	12	12	0,742	0,0025	2,192
вдхр. Князегубское	8	6	12	0,928	0,0023	2,214
р. Северная Двина	14	15	8	0,857	0,0036	3,516
оз. Б. Восточное	5	2	2	0,400	0,0008	0,800
р. Мегра	5	3	3	0,700	0,0016	1,600
р. Уса	6	1	2	0,333	0,0003	0,333
оз. Мартимъявр	8	7	3	0,464	0,0018	1,750
р. Тулома	14	5	5	0,802	0,0016	1,549
оз. Телецкое	31	7	11	0,589	0,0013	1,264
оз. Лангтибейто	4	9	4	1,000	0,0046	4,500
р. Буотама (р. Лена)	10	9	7	0,933	0,0030	3,089
Балтийское море	183	52	60	0,856	0,0041	3,967
Белое море	123	30	26	0,856	0,0041	3,367
Баренцево море	28	13	8	0,690	0,0019	1,187
Карское море	19	10	5	0,620	0,0014	1,357

П р и м е ч а н и е. *n* – число анализируемых нуклеотидных последовательностей; *S* – число полиморфных (сегрегирующих) сайтов; *h* – число гаплотипов; *H<sub>d</sub>* – гаплотипическое разнообразие; *π* – нуклеотидное разнообразие; *k* – среднее число нуклеотидных различий.

плотгруппа связана с точкой ветвления сети через гипотетический гаплотип mv3 и два мутационных шага. С четвертой гаплотипной группой, сформированной гаплотипами *C. clupeaformis*, гаплотип mv5 был связан через 15 мутаций и гаплотип H51, выявленный у сигов из бассейна р. Лены.

В гаплотипной группе I хорошо различимы тричетыре доминирующие звездообразные структуры (помимо гаплотипа H\_1, это гаплотипы H\_5, H\_19, H\_20), связанные друг с другом непосредственно либо через минорные гаплотипы на расстоянии одного-трех мутационных шагов. Наиболее широко распространенным оказался гаплотип H\_1, который был выявлен в популяциях сигов Центральной, Запад-

ной и Восточной Европы. Гаплотип H\_5, частота которого превалировала над частотами остальных гаплотипов, обнаружен в популяциях из внутренних водоемов бассейна Белого моря, Финского залива Балтийского моря, Западной Балтики. Промежуточный между H\_1 и H\_5 гаплотип H\_20 был общим для популяций сигов из водоемов бассейна Белого и Балтийского морей. Он же обнаружен у волховского сига, популяция которого была выделена в отдельную группу для филогенетического анализа. Гаплотип H\_19 напрямую связывает гаплотипную группу I с точкой ветвления всех гаплотипных групп – гипотетическим гаплотипом mv5. Помимо рыб из бассейнов Белого

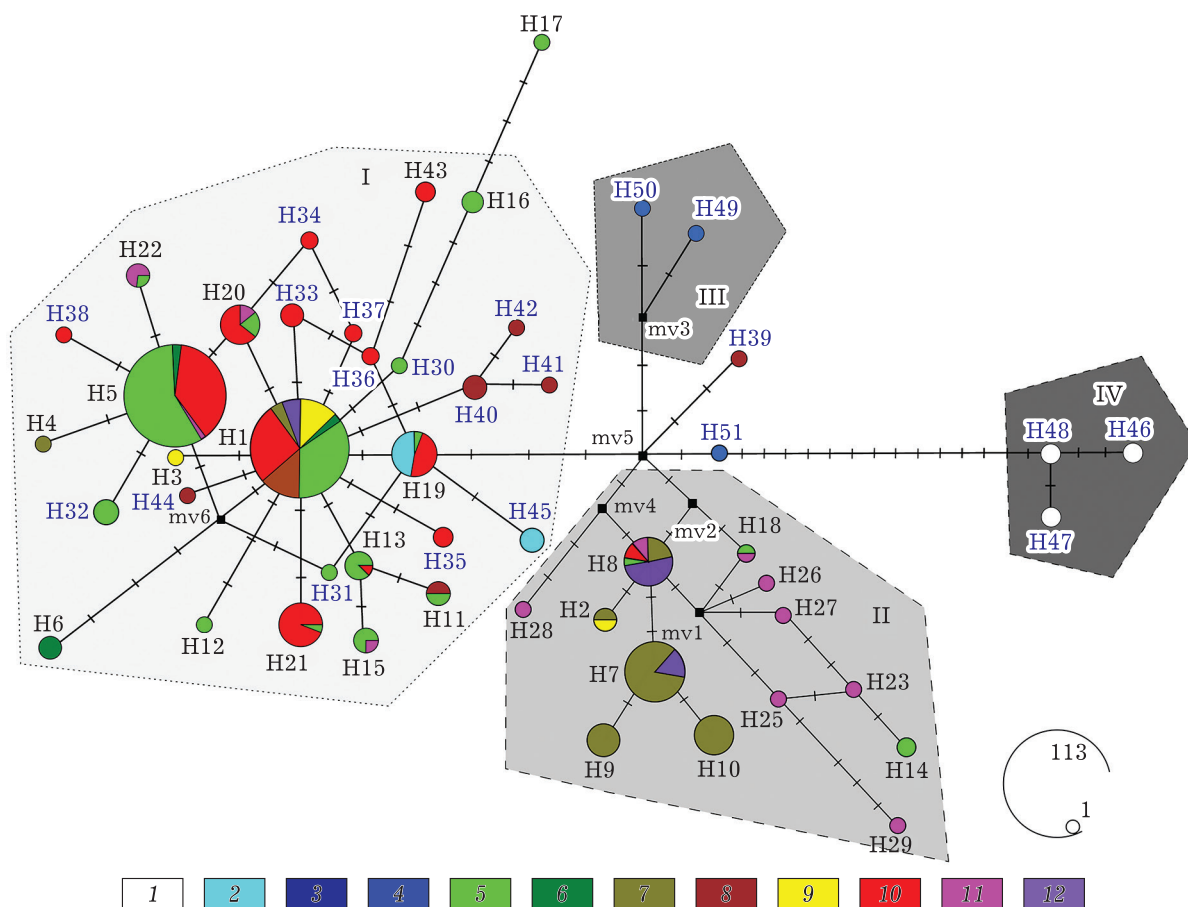


Рис. 2. Медианная сеть гаплотипов (ND1 мтДНК) сигов некоторых водоемов. 1 – *C. clupeaformis*, Великие североамериканские озера; 2 – оз. Телецкое; 3 – оз. Лангтибейто; 4 – р. Лена; 5 – Восточная Балтика; 6 – Западная Балтика; 7 – Северное море, Ютландия; 8 – Баренцево море; 9 – оз. Траунзее, Альпы; 10 – Белое море; 11 – *C. lavaretus baeri*, р. Волхов; 12 – *C. oxyrhynchus*, р. Видаа. mv1–mv6 – медианные векторы (гипотетические гаплотипы). Размер кружков соответствует относительной частоте гаплотипов (масштаб указан в правом нижнем углу)

и Балтийского морей данный гаплотип выявлен в популяциях сигов из Западной Сибири.

Как правило, прямые дериваты центральных гаплотипов в звездообразных структурах гаплогруппы I не отстояли от доминирующих гаплотипов далее чем на один-три мутационных шага.

Во второй гаплогруппе выделялась одна звездообразная структура с центральным гаплотипом H\_8, который выявлен в популяциях *C. oxyrhynchus* из бассейна р. Видаа Северного моря, волховского сига, сигов из бассейнов Балтийского и Белого морей. Гаплогруппа II сформирована в основном гаплотипами сигов из бассейнов Северного моря и Западной Балтики. Однако к этой же гаплогруппе относились слабо связанные между собой уникальные гаплотипы волховского

сига из бассейна Ладожского озера (Восточная Балтика).

Несколько гаплотипов сигов из бассейна р. Лены составили третью группу. Согласно полученной схеме эта гаплогруппа находится в отдаленном родстве с группой североамериканских сигов *C. clupeaformis* (в данном исследовании принятой в качестве внешней группы), поскольку гаплотип H\_51 находится на линии прямой связи между гаплогруппой IV и точкой ветвления mv5. Кроме того, гаплогруппа ленских сигов через незначительное число мутаций и гипотетических гаплотипов связана со второй (западноевропейской) гаплогруппой.

**Анализ потока генов.** Парное сравнение выборок (популяционное) выявило в основном низкие, реже средние и высокие значения  $F_{ST}$  между изучаемыми группировками (от 0,006



до 0,929). Высокие и низкие значения  $F_{ST}$  распределены мозаично (рис. 3, а). Тем не менее наиболее высокие значения, как правило, выявлены между географически удаленными популяциями сигов из сибирских водоемов, Альп, Северного моря. Среди географически близких популяций низкий поток генов обнаруживается между выборками сигов Ютландии (включая *C. oxyrhynchus*) и остальными популяциями, которые расположены как к югу от полуострова, разделяющего Северное и Балтийское моря, так и к востоку от него.

После объединения выборок по принципу принадлежности к регионам и/или бассейнам (с сохранением *C. lavaretus baeri* и *C. oxyrhynchus* в качестве отдельных единиц анализа) высокие значения  $F_{ST}$  выявлены при сравнении всех групп с *C. clupeaformis*. Высокие значения обнаружили также при сравнении *C. oxyrhynchus* с остальными выборками сигов (рис. 3, б).

**Тест на нейтральность эволюции.** Тест Таджимы  $D$  в большинстве случаев прини-

мал отрицательные и недостоверные значения (77 %). Достоверные отрицательные значения выявлены в выборках сигов из Ладожского и Онежского озер. Положительные недостоверные значения  $D$  зарегистрированы в выборках сигов из рек Пила, Варзуга, Кереть, Мегра, *C. oxyrhynchus* и волховского сига (23,6 %) (табл. 4). Тест Фу  $F_S$  почти в трети случаев (30,77 %) принимал отрицательные и недостоверные значения. Исключение составили балтийская, волховская, ладожская, онежская, княжегубская и телецкая выборки, где отрицательные величины  $F_S$  были достоверны. Тесты на нейтральность эволюции для совокупных выборок сигов в большинстве случаев продемонстрировали отрицательные и достоверные значения (Карское, Белое, Балтийское моря).

**Демографический анализ.** Параметры моделей демографической и пространственной экспансии  $SSD_{obs}$  и индекс Харпендинга ( $r$ ) для выборок сигов оказались практически идентичными. Этот факт позволяет допустить

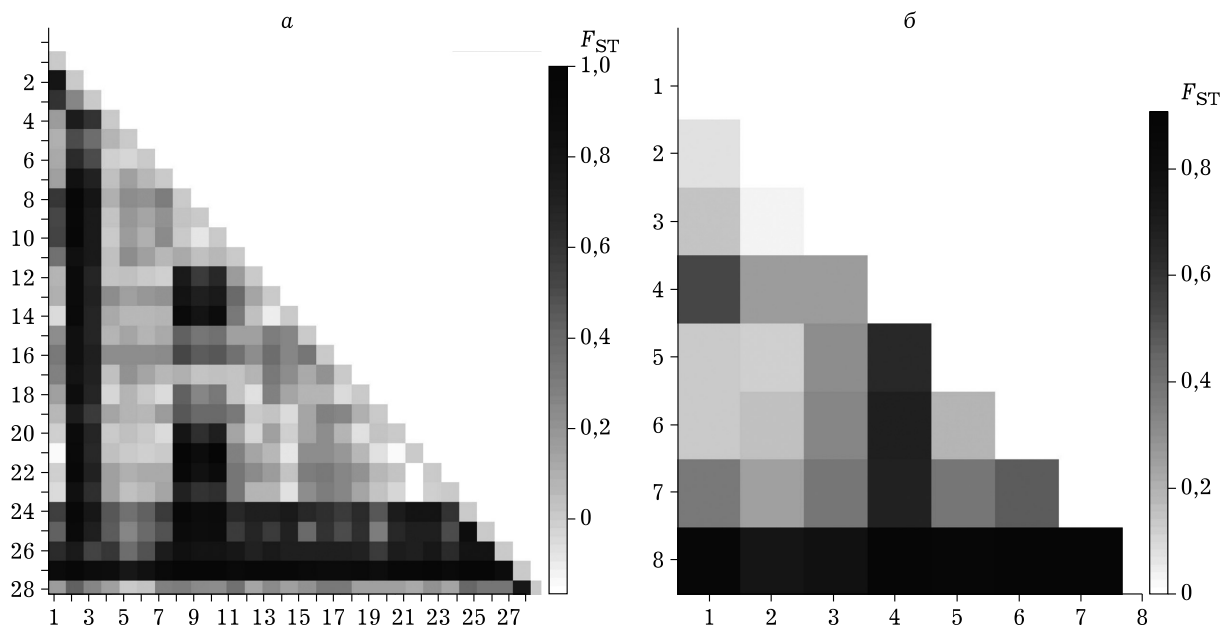


Рис. 3. Оценка подразделенности полиморфизма  $ND1$  мтДНК с помощью критерия  $F_{ST}$ . а: 1 – Альпы, 2 – Северное море, Ютландия, 3 – *C. oxyrhynchus*, 4 – Эстонское побережье Финского залива Балтийского моря, 5 – Финское побережье Финского залива Балтийского моря, 6 – российское побережье Финского залива Балтийского моря, 7 – оз. Ладожское, 8 – оз. Тулос, 9 – оз. Суккозеро, 10 – оз. Гимольское, 11 – оз. Онежское, 12 – р. Пила, 13 – р. Варзуга, 14 – р. Вымь, 15 – оз. Каменное, 16 – оз. Кереть, 17 – оз. Пяозеро, 18 – Княжегубское водохранилище, 19 – р. Северная Двина, 20 – оз. Большое Восточное, 21 – р. Мегра, 22 – р. Уса, 23 – оз. Мартимъявр, 24 – р. Тулома, 25 – оз. Телецкое, 26 – р. Буотама (р. Лена), 27 – *C. clupeaformis*, 28 – *C. lavaretus baeri*. б: 1 – Альпы, 2 – Балтика, 3 – *C. lavaretus baeri*, 4 – *C. oxyrhynchus*, 5 – Белое море, 6 – Баренцево море, 7 – Карское море, 8 – *C. clupeaformis*

Тесты на нейтральность эволюции для изученных группировок, популяций/форм/видов сегов на основе последовательностей участка мтДНК, включающего ген *nd1*

Морской бассейн	Выборка	<i>n</i>	Тажима <i>D</i>	<i>p</i>	Ф <sub>у</sub> <i>F<sub>S</sub></i>	<i>p</i>
I. Черное море	1. оз. Траунзее (Альпы)	18	-1,229	0,104	0,286	0,450
II. Северное море	2. оз. Киллен (Ютландия)	65	-1,261	0,085	-1,309	0,304
	3. р. Видаа, <i>C. oxyrhynchus</i>	22	0,175	0,620	3,950	0,962
III. Балтийское море	4. Эстонское побережье Балтики	22	-0,835	0,222	0,794	0,694
	5. Финское побережье Балтики	40	-0,064	0,553	-10,517	0,002
	6. р. Волхов, <i>C. lavaretus baeri</i>	18	1,165	0,907	-5,006	0,014
	7. оз. Ладожское	46	-1,743	0,019	-8,472	0,001
	8. оз. Тулос	7	-	-	-	-
	9. оз. Суккозеро	6	-0,930	0,263	-0,003	0,283
	10. оз. Гимольское	4	-	-	-	-
	11. оз. Онежское	62	-1,902	0,009	-11,862	0,000
IV. Белое море	12. р. Пила	4	0,591	0,821	-0,657	0,155
	13. р. Варзуга	5	0,243	0,733	-0,475	0,191
	14. р. Вымь	4	-0,612	0,390	0,171	0,337
	15. оз. Каменное	16	-0,218	0,894	0,952	0,701
	16. р. Кереть	15	0,047	0,535	-0,590	0,346
	17. оз. Пяозеро	47	-0,577	0,315	-3,380	0,073
	18. вдхр. Князегубское	8	-0,201	0,453	-2,358	0,028
	19. р. Северная Двина	14	-1,037	0,166	-1,444	0,202
	20. оз. Б. Восточное	5	-0,972	0,112	1,040	0,656
	21. р. Мегра	5	0,699	0,753	0,276	0,499
V. Баренцево море	22. р. Уса	6	-0,933	0,259	-0,003	0,273
	23. оз. Мартимъявр	8	-1,674	0,027	1,286	0,782
	24. р. Тулома	14	-0,050	0,482	-0,550	0,323
VI. Карское море	25. оз. Телецкое	31	-1,815	0,240	-6,894	0,000
	26. оз. Лангтибейто	4	-0,829	0,125	-0,663	0,166
VII. Море Лаптевых	27. р. Буотама (р. Лена)	10	-0,127	0,468	-1,969	0,077
	28. Балтийское море	183	-1,679	0,010	-25,661	0,000
	29. Белое море	123	-1,642	0,010	-14,214	0,000
	30. Баренцево море	28	-1,475	0,058	-1,657	0,199
	31. Карское море	19	-1,864	0,013	-0,408	0,387

П р и м е ч а н и е. Тажима *D* и Ф<sub>у</sub> *F<sub>S</sub>* – тесты на нейтральность эволюции; *p* – достоверность.

резкий рост численности популяций и пространственную экспансию как равновероятные события. Унимодальный характер распределения частот гаплотипов при анализе евразийских сегов встречается редко. Гораздо чаще наблюдается мультимодальное распределение (рис. 4).

**Анализ молекулярного разнообразия.** Проведенный для европейских популяций анализ молекулярного разнообразия (AMOVA) на популяционном уровне значимых различий по генетическому разнообразию между популяциями не выявил (41,23 % от общего разнообразия). Внутрипопуляционная компонента оказалась более значимой (58,77 %) (табл. 5).

Объединение выборок по бассейновому (географическому) принципу – Черное море

(Альпы), Северное море, Балтика, Белое море, Баренцево море и две отдельные группы *C. oxyrhinchus* и волховского сига, практически не изменило результата. Тем не менее уровни межгрупповой и внутрипопуляционной изменчивости несколько понизились, а межпопуляционная вариабельность внутри групп при этом составила 7,89 % (см. табл. 5).

## ОБСУЖДЕНИЕ

**Морфология.** Анализ числа жаберных тычинок сегов показал, что большинство исследованных популяций относится к малотычинковым сигам, реже встречаются средне- и многотычинковые популяции. Величина среднеквадратичного отклонения

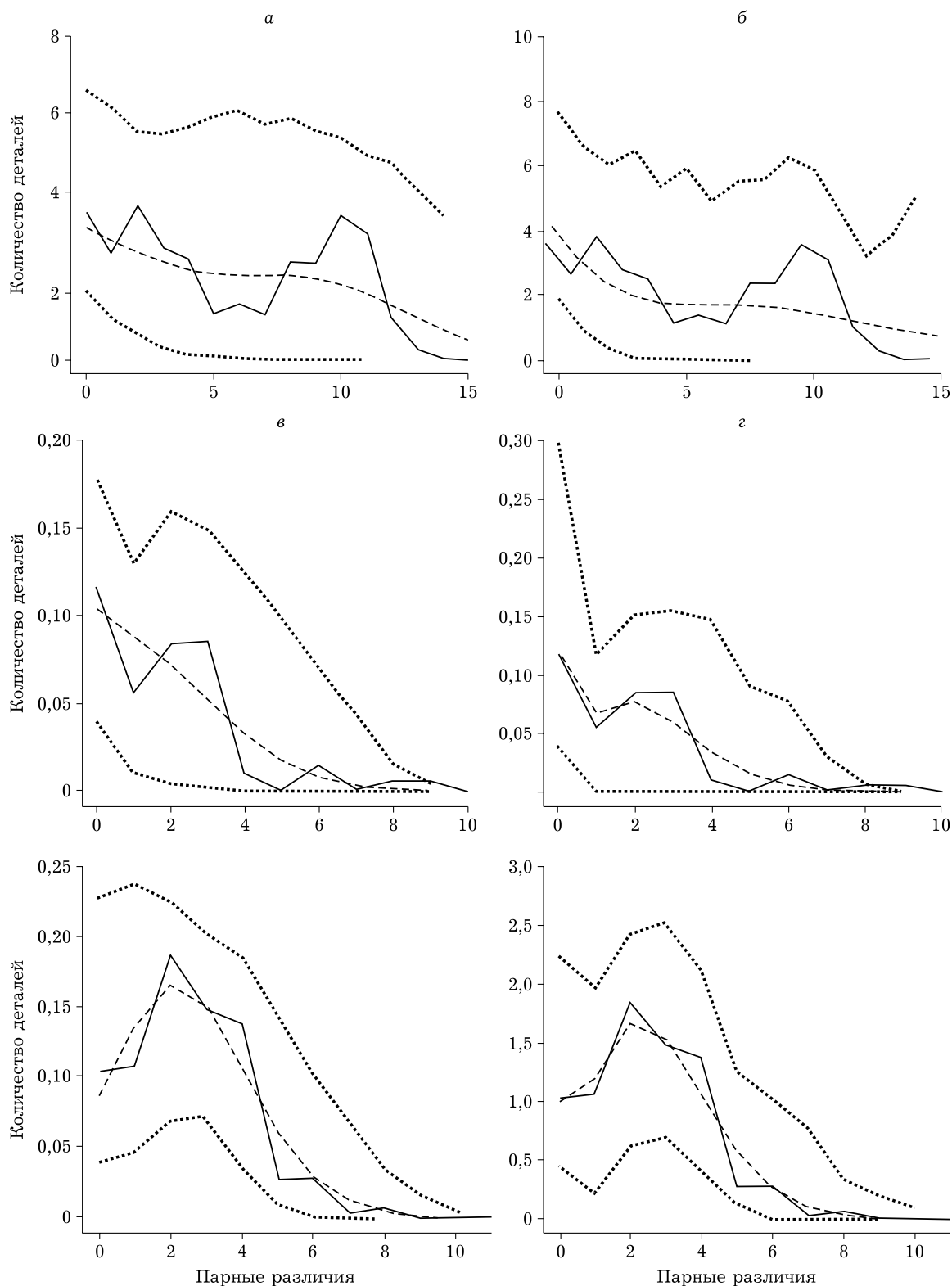


Рис. 4. Графики распределения частот гаплотипов (MMD) для моделей демографической (*a*, *в*, *д*) и пространственной (*б*, *г*, *е*) экспансии для изучаемых популяций сига на основе последовательностей участка мтДНК, включающего ген *nd1*. *a*, *б* – бассейн Балтийского моря; *в*, *г* – бассейн Баренцева моря; *д*, *е* – бассейн Белого моря. Черная линия – наблюдаемое распределение; штриховая линия – ожидаемое распределение; пунктирная линия – доверительный интервал 95 %

**Иерархические анализы молекулярной дисперсии (AMOVA), сгруппированные по популяционному и бассейновому принципам для 25 изученных популяций сегов на европейской территории**

Уровень иерархии	d.f.	Процент изменчивости	Индекс фиксации ( <i>p</i> )
На уровне популяций			
Между популяциями	24	41,23	0,412 (0,000)
Внутри популяций	436	58,77	–
На уровне бассейнов			
Между популяциями разных морских бассейнов	6	37,45	0,37449 (0,000)
Между популяциями внутри групп	18	7,89	0,12606 (0,000)
Внутри популяций	436	54,67	0,45334 (0,000)

числа жаберных тычинок в популяциях европейских сегов изменяется в широких пределах – от 0,89 до 5,31, причем в большинстве выборок наблюдаются высокие значения этого параметра. Выборку сего из оз. Тулос в данном случае следует исключить из рассмотрения, поскольку она представлена смешанной выборкой симпатрических разнотычиновых сегов, что обуславливает заведомо высокое значение стандартного отклонения – 7,84. Значительно более низкие значения этого параметра отмечены для большинства популяций сегов из сибирских водоемов: например, в оз. Кадыш бассейна р. Б. Енисей ( $\sigma = 0,986$ ) данный показатель в два раза и более ниже средних величин, отмеченных в популяциях сегов Фенноскандии, бассейнов Белого и Балтийского морей [Бочкарев, Зуйкова, 2009; Bockharev et al., 2011]. Широкие пределы варьирования числа жаберных тычинок в популяциях обычно характерны для гибридных популяций, например, такая картина отмечена для смешанной популяции сегов из оз. Севан [Решетников, 1980].

Большая часть проанализированных нами популяций относится к многочешуйчатым сегом (более 90 чешуй), среди которых встречаются среднечешуйчатые популяции (84–90 чешуй), например, в р. Вымь, системах рек Суна, Мегра. Малочешуйчатые популяции отмечены только в бассейне Северной Двины (менее 84 чешуй). Как и в случае с количеством жаберных тычинок, величины среднечешуйчатого отклонения ( $\sigma$ ) по числу чешуй в выборках европейских сегов изменяются в широких пределах, от 1,96 до 6,31. Максимальные значения стандартного откло-

нения ( $\sigma > 4$ ) были отмечены в 33 % изученных популяций. Среди сибирских популяций высоким значением среднечешуйчатого отклонения ( $\sigma = 6,17$ ) выделяется популяция сегов из оз. Лангтибейто п-ова Ямал. Однако в целом сибирские популяции характеризуются более низкими значениями изменчивости данного признака, минимальные величины которого отмечены в популяции сегов из оз. Борзу-Холь,  $\sigma = 2,10$  (бассейн р. Б. Енисей) [Бочкарев, Зуйкова, 2009]. В гибридных по своему происхождению популяциях сегов забайкальских Баунтовских озер величина среднечешуйчатого отклонения изменяется в пределах 2,98–3,34.

Примечательно, что по обоим счетным признакам в исследованных популяциях сегов наблюдается закономерность, когда пределы варьирования количества тычинок и прободенных чешуй в популяциях, расположенных выше и дальше относительно уровня моря, имеют, как правило, более узкие значения, и более широкие – в выборках, собранных в низовьях крупных рек и вблизи морского побережья. На наш взгляд, подобные закономерности могут объясняться временной асинхронностью прибытия разных филогенетических линий вида/видов на освобождавшиеся от льда территории Европы и повышенной вероятностью их гибридизации при формировании современной гидрологической сети на более поздних стадиях дегляциации.

**Полиморфизм митохондриальной ДНК.** Высокие значения гаплотипического и нуклеотидного разнообразия в природных популяциях характерны для больших стабильных и/или смешанных популяций. Из всех

исследованных нами популяций сигов наиболее высокие параметры общей генетической изменчивости отмечены для выборок сигов из Балтийского и Белого морей. Следует отметить, что стабильные по численности популяции сигов из низовьев крупных водотоков, а также близко расположенных к морю озер (например, устьевая часть р. Северной Двины, озера Ладожское, Онежское) также обладают повышенными характеристиками генетической изменчивости, что предполагает поддержание определенного уровня потока генов между смежными популяциями. Поток генов между географически удаленными популяциями на исследованной нами территории сильно ограничен либо прекращен, что хорошо иллюстрируется повышенными значениями  $F_{ST}$  как на более масштабном географическом уровне (популяции сигов в Сибири, группировки сигов из восточной и западной частей Балтийского моря), так и на локальном уровне (обособленные популяции, обитающие в озерах верхнего течения рек Карелии: Тулос, Суккозеро, Гимольское).

Сравнительно высокие уровни нуклеотидной и гаплотипической изменчивости были отмечены и для выборок из крупнейших европейских озер – Ладожского и Онежского, которые в нашем анализе представляли собой смешанные нагульные стада разных “экологических форм” сигов, описанных для этих озер [Берг, 1948; Правдин, 1954].

Значительная часть исследованных популяций характеризуется низким гаплотипическим и нуклеотидным разнообразием. Как правило, такие показатели наблюдаются в локальных популяциях из водоемов, высоко расположенных относительно современного уровня моря. К их числу относятся популяции сигов из озер Тулос, Гимольское, Суккозеро, Большое Восточное, а также рек Вымь (приток р. Северной Двины) и Уса (приток р. Печоры). Низкие показатели генетического полиморфизма в популяциях могут объясняться эффектом основателя в результате расселения одной филогенетической линии на ранних постледниковых стадиях (без ее смешения с другими линиями) и/или эффектом “бутылочного горлышка”.

Для популяций из ряда небольших водотоков (р. Тулома из бассейна Баренцева моря и р. Пила из бассейна Белого моря) харак-

терно высокое гаплотипическое и низкое нуклеотидное разнообразие. Подобное сочетание показателей обычно является следствием быстрого роста предковой популяции, которая изначально имела низкий эффективный размер. Одни из наиболее высоких показателей генетического полиморфизма отмечены в выборке искусственно поддерживаемого *C. lavaretus baeri*, что указывает на генетическую неоднородность современной популяции.

В отличие от некоторых южно-сибирских популяций сигов, эволюция которых проходила в относительно стабильных условиях окружающей среды на протяжении продолжительного времени [Bochkarev et al., 2017], европейские популяции при своем становлении испытали существенное влияние многих факторов, о чем свидетельствуют результаты тестов на нейтральность, которые для отдельных популяций принимают достоверные отрицательные значения теста  $F_u F_s$ . Учитывая то, что этот тест является более чувствительным для выявления недавней экспансии, мы предполагаем, что, несмотря на недостоверность результатов теста, в недавнем прошлом некоторая часть исследованных популяций существенно отклонилась от равновесного состояния. Незначимые значения тестов на нейтральность эволюции очевидно обусловлены как недостаточными размерами выборок, так и разнонаправленностью эволюционных процессов в гибридных популяциях. Подобные результаты тестов предполагают в недавнем геологическом прошлом расширение, очищающий отбор или генетический хитчхайкинг. Положительные значения  $F_u F_s$  в наших исследованиях в большинстве случаев были связаны с малыми по объему выборками.

Параметры моделей демографической и пространственной экспансии  $SSD_{obs}$  и индекс Харпендинга ( $r$ ) для выборок сигов оказались практически идентичными, что отмечалось и в более ранних исследованиях [Бочкарев и др., 2022, 2023]. Мультимодальный характер распределения частот гаплотипов (MMD) свидетельствует о демографическом равновесии исследуемых популяций, но также может быть следствием анализа смешанной выборки. Унимодальный характер распределения указывает на недавнюю экспансию с высокой миграционной активностью соседних популяций [Slatkin, Hudson, 1991; Rogers, Harpend-



ing, 1992; Ray et al., 2003; Excoffier, 2004]. Как правило, демографическая экспансия предшествует пространственной экспансии, и интенсивность последней зависит от числа мигрантов [Schneider, Excoffier, 1999; Ray et al., 2003; Excoffier, 2004]. Распределение частот гаплотипов для популяций сига в целом не противоречит направленности демографических процессов, выявленных по другим генетическим показателям. Для большинства выборок характер ММД-распределения свидетельствует о пространственной экспансии с высоким уровнем миграции между соседними популяциями и/или о гетерогенности выборок сига.

**Географическое распределение гаплотипов.** Характер взаимного расположения гаплотипов и гаплогрупп на медианной сети указывает на то, что сиги из водоемов Центральной Сибири, вероятно, являлись источником первичного расселения вида как в Европе, так и в Северной Америке. Об этом свидетельствует предполагаемая принадлежность необнаруженного гаплотипа mv5 (являющегося точкой ветвления всех основных гаплогрупп) к виртуальной гаплогруппе, объединяющей гаплотип H\_51, находящийся в прямой связи с американскими *S. clupeaformis*, с гаплогруппой III ленских сига. Медианные сети с аналогичным расположением основных ветвей, включая восточносибирские, западносибирские, североамериканские кластеры, были получены при более детальном изучении сибирских популяций сига теми же методами и отчасти с использованием тех же выборок [Бочкарев, 2022]. Характерно, что звездообразная структура с центральным гаплотипом H\_8 гаплогруппы II расположена достаточно близко к mv5 и при этом сиги, формирующие эту группу, обитают преимущественно в Западной Европе. В это же время гаплогруппа I широко представлена европейскими популяциями, но к ней относятся и сиги из Западной Сибири, центральный гаплотип которых располагается на пути транзита от гаплотипа mv5 к гаплотипу H\_1. Подобная картина более тесной ассоциации сига из Центральной Сибири с западноевропейскими сигами из гаплогруппы II может объясняться общностью их происхождения в результате наиболее раннего по времени проникновения восточносибирских сига на территорию Западной Евро-

пы. Ограниченность распространения данной филогенетической линии в Восточной Европе объясняется последствиями плейстоценовых покровных оледенений, которые практически полностью уничтожили всю пресноводную фауну, существовавшую в приарктических районах Европы и Западной Сибири до наступления льдов. Так, в позднечетвертичное время самым масштабным было оледенение позднего Заала (Московское оледенение, 160–130 тыс. лет назад (л. н.)), когда некоторые из лепестков ледника в Европе простирались на юг до 50° с. ш. После отступления позднезаальских ледников обширные площади освободившихся ото льда участков суши были затоплены морскими водами в период Эемского потепления (Микулинское межледниковье, около 130 тыс. л. н.) [Mangerud et al., 2004; Svendsen et al., 2004]. Таким образом, неблагоприятные условия в периоды ледниковых максимумов пресноводные виды рыб переживали в приледниковых убежищах по окраинам ледников, а периоды морских трансгрессий – во внутренних пресноводных водоемах, расположенных по периферии водоемов с морской водой. Длительные периоды географических изоляций в специфических условиях могли сопровождаться эволюцией популяций до уровня приледниковых рас (в более продолжительные периоды – до уровня дискретных филогенетических линий). Ранее были получены свидетельства о генетической обособленности западноевропейских сига от сига, расселенных восточнее и севернее (Фенноскандия и бассейн Балтики) [Hansen et al., 1999; Østbye et al., 2005]. Анализ гляциологических карт максимальных оледенений плейстоцена показывает, что в Европе приледниковое пресноводное убежище могло существовать в предгорных районах Альп, а также южнее Британских островов. Этот географический регион находится вблизи ареала сига из гаплогруппы II из нашего исследования.

Более поздние волны расселения сига центрально-сибирского происхождения на запад происходили в интерстадиальные периоды Ранневалдайского (около 90–80 тыс. л. н.) и Средневалдайского (около 60–50 тыс. л. н.) оледенений (менее обширных по сравнению с Заалем) и характеризовались большим влиянием сига южносибирского происхождения. На этих этапах расселения сига из верховьев

р. Оби (и Б. Енисея) распространились вниз по системе реки до обширного западносибирского приледникового оз. Манси и затем расселились на восток и запад вдоль арктического побережья, ограниченно проникнув в Восточную Европу. Именно такую последовательность событий подразумевает отсутствие сигов западносибирского генезиса среди сигов гаплогруппы II и транзитную роль гаплотипа H<sub>19</sub> при связи центральносибирских сигов с основным генетическим пулом восточноевропейских сигов из гаплогруппы I.

Отметим, что границы Заальского оледенения совпадали с примерными максимальными пределами более ранних четвертичных оледенений, например с днепровским (300–250 тыс. л. н.), что допускает повторяемость событий межледниковых расселений и уничтожений (или катастрофических сокращений) пресноводной фауны наступающими ледниками. Подтверждением этому является обнаружение в Балтийском море сигов с филогенетическими признаками байкальского происхождения: ареал этих рыб в Европе отделен от Байкальского региона зонами активной нижнечетвертичной деятельности покровных ледников – обширными площадями Восточной Европы и Западной Сибири, где в генотипах сигов местных водоемов признаки рыб байкальского происхождения отсутствуют [Sendek et al., 2017].

Характер распространения массовых гаплотипов в проанализированных популяциях сигов свидетельствует о том, что в водоемах из бассейнов Балтийского, Белого и Баренцева морей они сильно перемешаны. На это же указывают наибольшие значения индексов генетического полиморфизма в популяциях сигов из бассейнов этих морей. На протяжении всей нижнечетвертичной истории оледенений после Зааля в Европе сохранялись приледниковые рефугиумы, в которых под действием факторов окружающей среды и на фоне сильных флуктуаций численности могли идти разнонаправленные эволюционные процессы. При отступлении на север тающих ледников сиги из изолированных приледниковых озер по вновь образующимся гидрологическим сетям мигрировали в низовые водоемы, где при отсутствии строгих репродуктивных барьеров происходило смешение генофондов разных рас/экологических форм сигов в результа-

те интрогрессивной гибридизации. Аналогичные выводы были сделаны ранее на основании анализа генетической изменчивости европейских популяций сига по изоферментным локусам [Sendek, 2002, 2004, 2012; Sendek et al., 2012; Сендек и др., 2016]. Процесс гибридизации мог сопровождаться быстрым формообразованием у потомков за счет расширения их способностей к освоению свободных экологических ниш.

Таким образом, повторяющиеся события фрагментации ареалов сига и реколонизации водоемов дискретными приледниковыми расами вида в эпоху нижнечетвертичных циклов оледенений/межледниковий и морских трансгрессий/регрессий являются основной причиной мозаичного распределения гаплотипов в современных популяциях на большей территории Европы. Появление/исчезновение приледниковых водоемов и глобальные перестройки водных связей были причиной периодических сокращений численности обитавших в них популяций сигов, что нашло свое отражение в наличии нескольких хорошо оформленных звездообразных структур в медианной сети гаплотипов [Säisä et al., 2008; Ильмаст и др., 2016; Sendek et al., 2017; Ilmast et al., 2020].

Интересно отметить, что все исследованные образцы многотычинкового сига из оз. Тулос представлены гаплотипом H<sub>5</sub>, а из оз. Большое Восточное – наиболее широко распространенным в Европе гаплотипом H<sub>1</sub> гаплогруппы I. Известно, что заселение сигом водоемов Карелии, Центральной и Восточной Финляндии, включая его многотычинковые формы, происходило уже после таяния ледника ледникового максимума и не ранее времени существования Анцилового озера (10 700–9800 л. н.). Палеолимнологические реконструкции свидетельствуют о том, что расположенное на Беломорско-Кулойском плато оз. Большое Восточное могло находиться за пределами непосредственного влияния последнего покровного оледенения [Mangerud et al., 2004, Svendsen et al., 2004, Hughes et al., 2016], т. е. обитающие в нем сиговые рыбы являются реликтовой фауной, заселение которой в водоем произошло в период Ранневалдайского (90–80 тыс. л. н.) или Средневалдайского (60–50 тыс. л. н.) оледенения. Это предположение подтверждается дан-

ными генетической обособленности ряпушек озер Беломорско-Кулойского плато по отношению к другим популяциям европейской ряпушки из бассейнов Белого и Балтийского морей [Sendek, 2021]. Таким образом, гаплотип Н\_1 логично рассматривать как предковый по отношению к гаплотипу Н\_5, а многотычинковую популяцию сига из оз. Большое Восточное – более древней по сравнению с многотычинковой популяцией оз. Тулос. Гаплотип Н\_1 может происходить из популяции сигов приледникового оз. Коми – восточноевропейского рефугиума, который располагался в верховьях р. Печоры в нижнечетвертичное время.

**Влияние рыбохозяйственных мероприятий на генетическую структуру популяций.** Помимо глобальных причин естественного характера пеструю картину смешения разных филогенетических линий сигов в современных популяциях сигов из европейских водоемов усиливают антропогенные факторы, среди которых важную роль играют результаты активностей по акклиматизации и искусственному воспроизводству некоторых популяций [Winkler et al., 2011; Dierking et al., 2014; Sendek et al., 2017]. Из попавших в наше исследование популяций в этой связи наиболее показателен пример волховского сига (*сиголова*) – *C. lavaretus baeri*. Проходной озерно-речной сиг из бассейна Ладожского озера до постройки плотины Волховской ГЭС в 1922 г. поднимался по р. Волхов до оз. Ильмень и оттуда мигрировал на несколько сот километров к нерестилищам в ряде притоков (преимущественно в р. Мста). Сообщалось, что в связи с перекрытием привычного нерестового пути естественный нерест волховского сига переместился в Волховскую губу Ладожского озера [Берг, 1948]. Начиная с 1927 г. занесенная в настоящее время в Красную книгу России популяция волховского сига поддерживается почти исключительно за счет искусственного воспроизводства на Волховском рыбзаводе [Костюничев и др., 2015], где также периодически содержались другие формы сигов Ладожского озера.

При идентичной частоте встречаемости гаплотипов волховского сига в двух гаплогруппах, в гаплогруппе I не было обнаружено ни одного уникального гаплотипа этой формы, а в гаплогруппе II таких связанных между со-

бой гаплотипов оказалось шесть. Своеобразная картина расположения гаплотипов волховского сига может объясняться общностью его происхождения с ситами Западной Европы и особенностями расселения родоначальников волховской популяции сига при освобождении водоемов бассейна оз. Ильмень ото льда около 15–16 тыс. л. н. [Hughes et al., 2016]. Уместно предположить, что до вмешательства человека в привычный жизненный цикл волховского сига в его генофонде доминировали или были зафиксированы гаплотипы, относящиеся к гаплогруппе II, куда также относится западноевропейский анадромный сиг *C. oxyrhynchus* из Северного моря. После зарегулирования р. Волхов естественные нерестилища волховского сига в реках оказались недоступны для него, и его репродуктивная обособленность оказалась нарушена в связи с перекрыванием нерестовых площадей сигалова и типичных озерных форм сига Ладожского озера. Кроме того, в связи с периодически возникающим недостатком производителей волховского сига при его искусственном разведении и из-за ошибок при визуальной диагностике производителей в смешанном нерестовом стаде рыбаводы могли допускать непроизвольное скрещивание разных форм/видов сигов. Самые высокие значения индексов генетической изменчивости, обнаруженные в нашем исследовании у сигалова (см. табл. 3), косвенно указывают на неоднородность заводской выборки волховского сига. По нашему мнению, гибридизацией с последующим переносом мтДНК волховского сига к ситам из Ладожского озера и восточной части Балтийского моря объясняется наличие гаплотипов последних (Н\_14, Н\_18) на периферии сети гаплотипов типичного волховского сига в гаплогруппе II (см. рис. 2). Аналогичный сценарий замещения мтДНК типичных ладожских сигов на мтДНК волховского сига можно предполагать и для проанализированных рыб из гаплогруппы I, хотя нельзя исключать вероятность попадания в улов волховского сига при траловом облове смешанного нагульного стада сигов в Ладожском озере.

Современное состояние популяции волховского сига – не единственный пример влияния работ по искусственному воспроизводству на естественное разнообразие фауны этих рыб, представленных во многих водо-

емах симпатрическими экологическими формами. Так, при изучении внутривидового разнообразия сигов оз. Пяозеро (Карелия) была обнаружена глубоководная форма, ранее не описанная в данном водоеме. Судя по популяционным характеристикам, данный экотип не мог эволюционировать от других симпатрических форм оз. Пяозеро за несколько десятков лет со времени описания И. Ф. Правдина [1954] или возникнуть в результате их гибридизации [Sendek et al., 2020]. Появление в оз. Пяозеро этой формы сига уместно связать с работами по зарыблению водоема сигом неустановленного происхождения, выращиваемого на рыбоводных заводах Карелии и Ленинградской области. Последствия мероприятий по искусственному зарыблению могут проявляться в повышенных индексах генетической вариабельности и усреднении морфологических параметров в некоторых естественных популяциях в случае гибридизации нативных рыб с вселенцами [Seehausen, 2006]. Для поддержания естественного внутривидового разнообразия и устойчивого управления рыбными ресурсами промысловых видов необходимы дополнительные исследования генетической структуры естественных популяций комплексных видов, анализ эволюционных сдвигов в популяциях под влиянием изменения климата и окружающей среды, селективного рыболовства [Olsson et al., 2007], а также учет сведений об успешности программ зарыбления и их генетических последствиях [Lasenby et al., 2001].

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Высокая экологическая гетерогенность популяций сигов на севере Евразии во многом обусловлена глобальными климатическими перестройками, происходившими на этих территориях в плейстоцене – голоцене. Фрагментация ареалов сига в результате повторяющихся событий покровных оледенений и под влиянием морских трансгрессий и регрессий, эволюция дискретных географических линий вида в изолированных рефугиумах до уровней устойчивых экологических форм/подвидов, последующее их расселение и смешение в общих водосборных бассейнах – все это выразилось в многообразии морфологических, генетических, поведенческих качеств совре-

менных популяций сигов, распространенных на обширных пространствах Субарктики.

Проведенный генетический анализ позволил выполнить реконструкцию последовательности наиболее значимых событий, предшествовавших последним по времени этапам колонизации сигами водоемов бассейнов северных морей при формировании современных популяций. Ареал сигов при наиболее раннем расселении из Сибири на запад достигал побережья Атлантики, однако позднее он был рассечен покровными оледенениями, наиболее мощные из которых имели место в Западной Сибири, а также в Центральной и Восточной Европе. В стадии межледниковых потеплений происходили повторные волны колонизаций сибирских сигов в Европу, причем в периоды последних массовых миграций (Ранневалдайское – Средневалдайское оледенения) на запад распространялись сиви западносибирского происхождения, генетически обособленные от центральносибирских сигов ранней волны колонизации. В современных популяциях сигов на территориях от Балтийского моря на западе до р. Печоры на востоке обнаруживаются гаплотипы разных эволюционных линий в сильно перемешанном состоянии. Во многих естественных популяциях вида наблюдаются повышенные уровни генетической изменчивости, которые могут сопровождаться широкими популяционными вариациями таких морфологических признаков, как число жаберных тычинок и количество прободенных чешуй в боковой линии, что характерно при гибридизации сильно дифференцированных линий в результате встречного расселения. Необычайно высокое разнообразие экологических вариаций сига в Европе объясняется сложным эволюционным сценарием, когда из “гибридного роя”, образованного смешением нескольких филогенетических линий сигов [Hudson et al., 2007], при наличии множественных экологических ниш в постледниковых водоемах возникли современные формы/виды [Sendek, 2004; Østbye et al., 2005; Hudson et al., 2011; Præbel et al., 2013].

Помимо естественных причин, обусловивших пеструю картину разнокачественности сигов Севера Евразии, существенное влияние на внутривидовое разнообразие оказывают рыболовные мероприятия по акклиматизации и/или поддержанию отдельных популяций.



Так, у включенной в Красную книгу РФ [2021] популяции волховского сига, демонстрирующей генетические признаки принадлежности к кладе западноевропейских сегов, обнаруживаются свидетельства происходящей в настоящее время интенсивной интрогрессивной гибридизации с симпатрическими популяциями сегов из Ладожского озера. Повышение доли гибридных особей в симпатрических популяциях вне зависимости от причин этого явления (естественной природы или искусственно индуцированные) свидетельствуют о действии процесса, обратного видообразованию [Seehausen, 2006; Vonlanthen et al., 2012]. Выявление подобных примеров должно побуждать менеджеров к принятию управленческих мер для сохранения естественного внутривидового разнообразия сегов и для рационального использования рыбохозяйственных ресурсов.

#### Благодарности

Авторы статьи благодарны всем своим коллегам, принимавшим участие в выполнении полевых работ и отлове сегов для последующих анализов. Авторы также выражают свою глубокую признательность рецензенту рукописи, чьи ценные замечания и предложения позволили улучшить финальное качество публикации.

#### Вклад авторов

Сендек Д. С. – идея проекта, администрирование проекта, ресурсы и методология, проведение исследований, привлечение финансирования, написание (черновика рукописи, рецензирование, редактирование); Бочкарев Н. А. – идея проекта, ресурсы и методология, проведение исследований, привлечение финансирования, написание (черновика рукописи, рецензирование, редактирование), визуализация; Зуйкова Е. И. – проведение исследований, написание (рецензирование, редактирование); Новоселов А. П. – ресурсы и методология; Титов С. Ф. – ресурсы и методология, привлечение финансирования; Алексеев М. Ю. – ресурсы и методология; Бознак Э. И. – ресурсы и методология; Ильмаст Н. В. – ресурсы и методология, написание (редактирование).

#### Финансирование

Выполнение исследования частично поддержано из следующих источников: Программой фундаментальных научных исследований на 2013–2020 гг., проект № VI (AAAA-A16-116121410119-4); Программой фундаментальных научных исследований на 2021–2030 гг., проект № FWGS-2021-0003/; Программой экологических и социальных инициа-

тив Есо-1 при поддержке компании Nord Stream 2, договор № PO18-5331.

#### Соблюдение этических стандартов

Пробы рыб для последующих исследований были собраны по разрешениям на добычу (вылов) водных биологических ресурсов, выданным территориальными управлениями Федерального агентства по рыболовству для осуществления рыболовства в научно-исследовательских целях.

#### Конфликт интересов

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. I. М.: Изд-во АН СССР, 1948. 468 с.
- Богущая Н. Г., Насека А. М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. 389 с.
- Бочкарев Н. А. Сиги комплекса *Coregonus lavaretus* (Pisces: Coregonidae) из водоемов Сибири: филогеография и филогения: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2022. 49 с.
- Бочкарев Н. А., Зуйкова Е. И. Популяционная структура сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) в озерах Тоджинской котловины и в верхнем течении реки Большой Енисей (Республика Тыва) // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 1. С. 47–60.
- Бочкарев Н. А., Зуйкова Е. И., Соловьев М. М. Вторичная интерградация различных форм сегов (*Coregonus lavaretus sensu lato*, Coregonidae) в водоемах Алтае-Саянской горной страны // Экол. генетика. 2017. Т. 15, № 2. С. 31–43. doi: 10.17816/ecogen15231-43
- Бочкарев Н. А., Сендек Д. С., Зуйкова Е. И., Пестрякова Л. П., Захаров Е. С., Захарова Н. Н., Карякина Л. П., Политов Д. В. Популяционная структура и происхождение некоторых экологических форм *Coregonus lavaretus pidschian* из р. Оленек // Генетика. 2021. Т. 57, № 7. С. 797–809. doi: 10.31857/S0016675821070043
- Бочкарев Н. А., Сендек Д. С., Зуйкова Е. И., Пестрякова Л. А., Ушницкая Л. А., Захаров Е. С., Эверстова А. А., Захарова Н. Н., Политов Д. В. Причины морфологической и генетической неоднородности сегов *Coregonus lavaretus sensu lato* арктической части бассейна р. Лены // Генетика. 2023. Т. 59, № 11. С. 1235–1252. doi: 10.31857/S0016675823110036
- Бочкарев Н. А., Сендек Д. С., Катохин А. В., Зуйкова Е. И., Матвеев А. Н., Пестрякова Л. А., Захаров Е. С., Самусенок В. П., Юрьев А. Л., Политов Д. В. Морфологическая, экологическая и генетическая изменчивость сегов *Coregonus lavaretus sensu lato* из верхнего и среднего течения р. Лены // Генетика. 2022. Т. 58, № 11. С. 1292–1310. doi: 10.31857/S0016675822110030
- Голубцов А. С., Малков Н. П. Очерк ихтиофауны Республики Алтай: систематическое разнообразие, распространение и охрана. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2007. 164 с.



- Зуйкова Е. И., Бочкарев Н. А. Особенности строения и функционирования жаберно-челюстного аппарата сига Правдина *Coregonus lavaretus pravdinellus* Dulkeit // Вопр. ихтиологии. 2008. Т. 48, № 6. С. 767–776.
- Ильмаст Н. В., Сендек Д. С., Титов С. Ф., Абрамов С. А., Зуйкова Е. И., Бочкарев Н. А. К вопросу о дифференциации экологических форм/подвидов сига *Coregonus lavaretus* озера Каменное // Уч. зап. Петрозавод. гос. ун-та. 2016. № 4 (157). С. 42–53.
- Костюничев В. В., Богданова В. А., Шумилина А. К., Остроумова И. Н. Искусственное воспроизводство рыб на Северо-Западе России // Тр. ВНИРО. 2015. Т. 153. С. 26–41.
- Красная книга Российской Федерации, том “Животные”. 2-е изд. М.: ФГБУ “ВНИИ Экология”, 2021. 1128 с.
- Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Д. Методы генетической инженерии. Молекулярное клонирование. М.: Мир, 1984. 480 с.
- Правдин И. Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 324 с.
- Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.
- Сендек Д. С., Новоселов А. П., Бознак Э. И. Генетическая дифференциация сиговых рыб в реке Печоре // Сиб. экол. журн. 2016. № 2. С. 194–201. doi: 10.15372/SEJ20160203 [Sendek D. S., Novoselov A. P., Boznak E. I. Genetic differentiation of coregonid fishes in Pechora River // Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 9, N 2. P. 166–171. doi: 10.1134/S1995425516020062]
- Шапошникова Г. Х. Сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) водоемов Советского Союза // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14, вып. 5 (88). С. 749–768.
- Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. and Evolut. 1999. Vol. 16, N 1. P. 37–48. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036
- Bochkarev N. A., Zuykova E. I., Abramov S. A., Katokhin A., Matveev A. A., Samusenok V. P., Baldina S. N., Gordon N. Y., Politov D. V. Morphological, ecological and mtDNA sequence variation in coregonid fish from the Baunt Lake system (the Vitim River basin) // Adv. Limnol. 2013. Vol. 64. P. 257–277. doi: 10.1127/1612-166X/2013/0064-0025
- Bochkarev N. A., Zuykova E. I., Abramov S. A., Podorozhnyuk E. V., Politov D. V. The sympatric whitefishes *Coregonus ussuriensis* and *C. chadary* from the Amur River basin: morphology, biology and genetic diversity // Fundam. Appl. Limnol. 2017. Vol. 189, N 3. P. 193–207. doi: 10.1127/fal/2016/0801
- 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 // Evolut. Ecol. 2011. Vol. 25. P. 557–572. doi: 10.1007/s10682-010-9437-7
- Borovikova E., Nikulina Yu. The contact zone of phylogenetic lineages of freshwater fish in Arctic Eurasia: genetic polymorphism of coregonid populations // Diversity. 2023. Vol. 15 (2). 163. doi.org/10.3390/d15020163
- Crotti M., Bean C. W., Gowans A. R. D., Winfield I. J., Butowska M., Wanzenböck J., Bondarenko G., Præbel K., Adams C. E., Elmer K. R. Complex and divergent histories gave rise to genome-wide divergence patterns amongst European whitefish (*Coregonus lavaretus*) // J. Evolut. Biol. 2021. Vol. 34. P. 1954–1969. doi.org/10.1111/jeb.13948
- Dierking J., Phelps L., Præbel K., Ramm G., Prigge E., Borcherdig J., Brunke M., Eizaguirre C. Anthropogenic hybridization between endangered migratory and commercially harvested stationary whitefish taxa (*Coregonus* spp.) // Evol. Appl. 2014. Vol. 7. P. 1068–1083. doi: 10.1111/eva.12166
- Excoffier L. Patterns of DNA sequence diversity and genetic structure after a range expansion: lessons from the infinite-island model // Mol. Ecol. 2004. Vol. 3. P. 853–864. doi: 10.1046/j.1365-294x.2003.02004.x
- Excoffier L., Lischer H. E. L. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Mol. Ecol. Resources. 2010. Vol. 10, N 3. P. 564–567. doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x
- Fu Y.-X., Li W.-H. Statistical tests of neutrality of mutations // Genetics. 1993. Vol. 133, N 3. P. 693–709.
- Gasowska M. Genus *Coregonus* L. Discussed in connection with a new systematic feature that of shape and proportion of os maxillare and os supramaxillare // Annal. Zool. 1960. Vol. XVIII, N 26. P. 471–513.
- Hall T. A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucleic Acids Symp. Ser. 1999. Vol. 41. P. 95–98.
- Hansen M. M., Mensberg K.-L. D., Berg S. Postglacial recolonization patterns and genetic relationships among whitefish (*Coregonus* sp.) populations in Denmark, inferred from mitochondrial DNA and microsatellite markers // Mol. Ecol. 1999. Vol. 8. P. 239–252. doi.org/10.1046/j.1365-294X.1999.00557.x
- Harpending H. Signature of ancient population growth in a low resolution mitochondrial DNA mismatch distribution // Hum. Biol. 1994. Vol. 66. P. 591–600.
- Hudson A. G., Vonlanthen P., Muller R., Seehausen O. Review: The geography of speciation and adaptive radiation in coregonines // Advan. Limnol. 2007. Vol. 60. P. 111–146.
- Hudson A. G., Vonlanthen P., Seehausen O. Rapid parallel adaptive radiation from a single hybridogenic ancestral population // Proc. Royal Society. B: Biol. Sci. Vol. 278 (1702). 2011. P. 58–66. https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0925
- Hughes A. L. C., Gyllencreutz R., Lohne Ø. S., Mangerud J., Svendsen J. I. The last Eurasian ice sheets – a chronological database and time-slice reconstruction, DATED-1 // Boreas. 2016. Vol. 45. P. 1–45. doi: 10.1111/bor.12142
- Jacobsen M. W., Hansen M. M., Orlando L., Bekkevold D., Bernatchez L., Willerslev E., Gilbert M. T. Mitogenome sequencing reveals shallow evolutionary histories and recent divergence time between morphologically and ecologically distinct European whitefish (*Coregonus* spp.) // Mol. Ecol. 2012. Vol. 21 (11). P. 2727–2742. doi: 10.1111/j.1365-294X.2012.05561.x
- Ilmast N., Sendek D., Zuykova E., Milyanchuk N., Savosin D., Borisovskaya A., Alekseev M., Bochkarev N. Morphological and Genetic Variability of the Mass Whitefish Forms in Lake Onega // Journal “KnE Life Sciences”. 2020. P. 141–151. doi: 10.18502/klsv5i1.6037
- Kahilainen K. Ecology of sympatric whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) forms in a subarctic lake. Helsinki: Edita Prima, 2004. 44 p.

- Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European Freshwater Fishes. Switzerland – Berlin, Germany: Cornol, 2007. 640 p.
- Lasenby T. A., Kerr S. J., Hooper G. W. Lake whitefish culture and stocking: An annotated bibliography and literature review // Fish and Wildlife Branch, Ontario Ministry of Natural Resources. Peterborough, Ontario, 2001. 72 p. + appendices.
- Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. Vol. 25. P. 1451–1452. doi: 10.1093/bioinformatics/btp187
- Mangerud J., Jakobsson M., Alexanderson H., Astakhov V., Clarke G. K. C., Henriksen M., Hjort C., Krinner G., Lunkka J.-P., Moller P., Murray A., Nikolskaya O., Saarnisto J. M., Svendsen J. I. Ice-dammed lakes and re-routing of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation // Quat. Sci. Rev. 2004. Vol. 23. P. 1313–1332. doi: 10.1016/j.quascirev.2003.12.009
- Olsson J., Aho T., Florin A.-B., Vainikka A., Bekkevold D., Dannewitz J., Hindar K., Koljonen M.-L., Laikre L., Magnusson E., Pålsson S. Genetic research on commercially exploited fish species in Nordic countries // TemaNord. 2007. Vol. 542. 153 p.
- Østbye K., Bernatchez L., Naesje 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. 4371–4388. doi: 10.1111/j.1365-294x.2005.02737.x
- Pamminger-Lahnsteiner B., Weiss S., Winkler K. A., Wanzenböck J. Composition of native and introduced mtDNA lineages in *Coregonus* sp. in two Austrian lakes: evidence for spatio-temporal segregation of larvae // Hydrobiologia. 2009. Vol. 632 (1). P. 167–175. doi: 10.1007/s10750-009-9836-3
- Præbel K., Knudsen R., Siwertsson A., Karhunen M., Kailainen 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. Evolut. 2013. Vol. 3 (15). P. 4970–4986. https://doi.org/10.1002/ece3.867
- Ray N., Currat M., Excoffier L. Intra-deme molecular diversity in spatially expanding populations // Mol. Biol. Evol. 2003. Vol. 20. P. 76–86. doi: 10.1093/molbev/msg009
- Rogers A. R., Harpending H. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences // Mol. Biol. Evol. 1992. Vol. 9. P. 552–569.
- Säisä M., Rönn J., Aho T., Björklund M., Pasanen P., Koljonen M.-L. Genetic differentiation among European whitefish ecotypes based on microsatellite data // Hereditas. 2008. Vol. 145. P. 69–83. doi: 10.1111/j.0018-0661.2008.02050.x
- Schneider S., Excoffier L. Estimation of past demographic parameters from the distribution of pairwise differences when the mutation rates vary among sites: application to human mitochondrial DNA // Genetics. 1999. Vol. 152. P. 1079–1089.
- Seehausen O. Conservation: losing biodiversity by reverse speciation // Curr. Biol. 2006. Vol. 16, N 9. P. R334–R337. doi: 10.1016/j.cub.2006.03.080
- Selz O. M., Seehausen O. A taxonomic revision of ten whitefish species from the lakes Lucerne, Sarnen, Sempach and Zug, Switzerland, with descriptions of seven new species (Teleostei, Coregonidae) // ZooKeys. 2023. Vol. 1144. P. 95–169. https://doi.org/10.3897/zookeys.1144.67747
- Sendek D. S. Electrophoretic studies of Coregonid fishes from across Russia // Advan. Limnol. 2002. Vol. 57. P. 35–55.
- 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.
- Sendek D. S. Intra-species alliance of the European whitefish *Coregonus lavaretus* L. and vendace *Coregonus abula* L. from the Russian part of the Gulf of Finland and the largest lakes of the Eastern Baltic basin // Oceanography. 2012. Vol. 52. P. 790–796.
- Sendek D. S. Phylogenetic relationships in vendace and least cisco, and their distribution areas in western Eurasia // Ann. Zool. Fennici. 2021. Vol. 58. P. 289–306. doi: 10.5735/086.058.0413
- Sendek D. S., Bochkarev N. A., Savosin D. S., Borisovskaya A. A., Ilmast N. V. Current state of sympatric whitefish from Lake Pyaozero, Kovda river basin, Karelia // IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci. 2020. Vol. 539. 012195. doi: 10.1088/1755-1315/539/1/012195
- Sendek D. S., Bochkarev N. A., Zuykova E. I., Politov D. V., Wanzenböck J., Himberg M., Titov S. F. Signs of introgression of Baikal omul (*Coregonus migratorius*) or Arctic cisco (*C. autumnalis*) into European whitefish (*C. lavaretus*) in the eastern Baltic Sea // Fundamental and Appl. Limnol./Archiv für Hydrobiol. 2017. Vol. 189 (3). P. 209–225. doi: https://doi.org/10.1127/fal/2016/0791
- Sendek D. S., Novoselov A. P., Studenov I. I., Gurichev P. A. The origin of Coregonid fishes of the White Sea Kuloi Plateau // Advan. Limnol. 2012. Vol. 63. P. 209–227.
- Slatkin M., Hudson R. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations // Genetics. 1991. Vol. 129. P. 555–562.
- 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., Ingólfson Ó., Jakobsson M., Kjer K., Larsen E., Lokrantz H., Lunkka J., Lyså A., Mangerud J., Mätiouchkov A., Murray A., Moller P., Niessen F., Nikolskaya O., Polyak P., Saarnisto M., Siegert C., Siegert M., Spielhagen R., Stein R. Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia // Quat. Sci. Rev. 2004. Vol. 23. P. 1229–1271. doi: 10.1016/j.quascirev.2003.12.008
- Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // Genetics. 1989. Vol. 123, N 3. P. 585–595. doi: 10.1093/genetics/123.3.585
- Vonlanthen P., Bittner D., Hudson A. G., Young K. A., Müller R., Lundsgaard-Hansen B., Roy D., di Piazza S., Largiader C. R., Seehausen O. Eutrophication causes speciation reversal in whitefish adaptive radiations // Nature. 2012. Vol. 458. P. 357–363. doi: 10.1038/nature10824
- Winkler K., Pamminger-Lahnsteiner B., Wanzenböck J., Weiss S. Hybridization and restricted gene flow between native and introduced stocks of Alpine whitefish (*Coregonus* sp.) across multiple environments // Mol. Ecol. 2011. Vol. 20 (3). P. 456–472. doi: 10.1111/j.1365-294X.2010.04961.x

# Variability of some countable characters and polymorphism of the mitochondrial DNA fragment, including the *nd1* gene, of whitefish of the *Coregonus lavaretus* sensu lato group from water bodies of northern Europe

D. S. SENDEK<sup>1</sup>, N. A. BOCHKAREV<sup>1, 2</sup>, E. I. ZUYKOVA<sup>1, 2</sup>, A. P. NOVOSELOV<sup>3</sup>, S. F. TITOV<sup>1</sup>,  
M. YU. ALEXEEV<sup>4</sup>, E. I. BOZNAK<sup>5</sup>, N. V. ILMAST<sup>6</sup>

<sup>1</sup>*Saint Petersburg Branch of "VNIRO" ("GosNIORKH" named after L. S. Berg)  
26, Naberezhnaya Makarova st., Petersburg, 199053, Russia  
E-mail: sendek@mail.ru*

<sup>2</sup>*Institute of Systematics and Ecology of Animals of SB RAS  
11, Frunze st., Novosibirsk, 630091, Russia*

<sup>3</sup>*Federal Research Center for Comprehensive Study of the Arctic  
named after N. P. Laverov of UB RAS  
109, nab. Severnoy Dviny, Arkhangelsk, 163020, Russia*

<sup>4</sup>*Polar Branch of "VNIRO" ("PINRO" named after N. M. Knipovich)  
6, Akademika Kniporicha st., Murmansk, 183038, Russia*

<sup>5</sup>*Institute of Biology of Komi Science Centre of UB RAS  
24, Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, 167982, Russia*

<sup>6</sup>*Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS  
50, Aleksandra Nevskogo ave., Petrozavodsk, 185910, Russia*

Phylogeographic and morphological analyzes of the whitefish *Coregonus lavaretus* of Europe, the level of polymorphism of the mtDNA *nd1* gene indicate a relatively ancient origin of the populations inhabiting water bodies west of Jutland. It is suggested that these populations in Europe represent remnants of the primary wave of settlement by founders from Central Siberia (Lena River basin). In later waves of whitefish migrations from Siberia, synchronized in time with the events of repeated Lower Quaternary glaciations, whitefish settled west of the Urals from the lower reaches of large watercourses of Western Siberia (Ob River, Yenisei River), which evolved relatively independently of whitefish from Central Siberia. As a result of repeated events of settlement from disconnected periglacial refugia from the east and west, in the geographical space of Eastern Europe from the Baltic Sea to the Pechora River, whitefish haplotypes were greatly mixed. In addition to natural-historical reasons, the distribution of genetic variability in natural whitefish populations in Eastern Europe in recent decades has been influenced by fish hatchery activities for acclimatization and/or artificial maintenance of populations/species.

**Key words:** *Coregonus lavaretus* s. l., Europe, Siberia, mtDNA, haplotypes, haplogroups.