

На правах рукописи

**БОЧКАРЕВ
НИКОЛАЙ АНАТОЛЬЕВИЧ**

**СИГИ КОМПЛЕКСА *COREGONUS LAVARETUS*
(PISCES: COREGONIDAE) ИЗ ВОДОЕМОВ СИБИРИ:
ФИЛОГЕОГРАФИЯ И ФИЛОГЕНИЯ**

1.5.12 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Новосибирск 2022

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте систематики и экологии животных Сибирского Отделения Российской Академии наук в лаборатории экологии сообществ позвоночных животных.

Научный консультант:	Романов Владимир Иванович , доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой ихтиологии и гидробиологии Национального исследовательского Томского государственного университета.
Официальные оппоненты:	Олейник Алла Геннадьевна , доктор биологических наук, Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, старший научный сотрудник лаборатории генетики. Новоселов Александр Павлович , доктор биологических наук, Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лавёрова УрО РАН, директор Института комплексных исследований Арктики. Лукин Анатолий Александрович , доктор биологических наук, профессор, Федеральный селекционно-генетический центр рыбоводства филиал ФГБУ «Главрыбвод», начальник селекционно-генетического центра рыбоводства.
Ведущая организация:	Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии», Полярный филиал (ПИНРО им. Н.М. Книповича), г. Мурманск.

Защита диссертации состоится _____ 2022 года в 10 часов на заседании диссертационного совета 24.1.119.01 (Д 003.033.01) при Институте систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11. Факс: (383)217-09-73, e-mail: dis@eco.nsc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института систематики и экологии животных СО РАН и на сайте института www.eco.nsc.ru.

Автореферат разослан: «___» _____ 2022 года.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Петрожицкая
Людмила
Владимировна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. В настоящее время сигов выделяют в отдельное семейство Coregonidae (в зарубежных источниках – подсемейство Coregoninae Bonaparte, 1845) в составе отряда Salmoniformes (Cope, 1872; Медников и др., 1977; Решетников, 1980; Nelson et al., 2016). В состав семейства входят 3 рода (*Prosopium*, *Coregonus*, *Stenodus*) и от 20 до 100 видов. В составе вида *C. lavaretus* (Linnaeus, 1758) насчитывают 6 подвигов и более 100 экологических форм (Решетников, 1980), большая часть из которых была описана для европейских водоемов (Правдин, 1954). В водоемах Сибири известно до 25 форм. Существует точка зрения, согласно которой *C. lavaretus* является одним из самых сложных в таксономическом отношении видом пресноводных рыб северного полушария. Считается, что причина морфологического разнообразия заключается в его высокой адаптивности. В результате многолетних разнонаправленных исследований стало понятно, что число описанных форм/видов сигов в большей степени зависит от взглядов исследователей, чем от степени выявленных между группировками морфологических и/или экологических различий (Решетников, 1980; Kottelat, Freyhof, 2007; Богуцкая, Насека, 2004). В настоящей работе подробно рассматриваются только настоящие сиги (по Ю.С. Решетникову – пыжьяновидные), структура комплексного вида *C. lavaretus*, а точнее, одного из его подвигов *C. lavaretus pidschian*, в пределах которого остается много неразрешенных вопросов касающихся структуры его экологических форм.

Степень изученности и разработанность проблемы. Исследования сигов группы *C. lavaretus* в водоемах Южной Сибири, проводились интенсивно на протяжении второй половины XX века (Мишарин, 1947; Дулькейт, 1949; Мухомедияров, 1949; Скрыбин, 1977, 1979; Решетников, 1980; Мамонтов, 2000; Politov et al., 2000; Голубцов, Малков 2007; Боровикова, Махров 2009; Яхненко, Мамонтов, 2009; Sukhanova et al., 2012 и др.). В результате обширных исследований вышли в свет несколько коллективных монографий (Пресноводные рыбы..., 2001; Смирнов и др., 2009). Опубликованы новые данные по сигам из р. Анадырь (Шестаков, Хохлов 2012), и ряд работ таксономической направленности (Атлас пресноводных рыб, 2003; Решетников, Лукин, 2006; Рыбы в заповедниках..., 2012). Целенаправленное изучение филогенетических связей сиговых рыб с использованием молекулярно-генетических методов в нашей стране начались с публикации работ Л.В. Сухановой, Д.В. Политова,

и Д.С. Сендека (Суханова и др., 1999; Сендек, 2000, 2017; Politov *et al.*, 2000, 2004; Sukhanova *et al.*, 2002, 2004; Балдина, 2010). В результате исследований были сделаны некоторые теоретические наработки, согласно которым была предложена гипотеза, согласно которой вследствие таяния ледника и повышения уровня воды в теплые фазы плейстоцена между формами/видами происходил вторичный контакт и гибридизация (Svardson, 1979; Avise, 2000; Мамонтов, 2000; Медников и др., 2000; Sendek, 2017). При различной численности гибризирующих форм/видов происходило замещение мтДНК у одного из них, и в дальнейшем гибридные формы/виды сига эволюционировали уже симпатрично (Медников и др., 2000; Avis, 2000). Итогом длительного изучения стало понимание того, что значительное число экологических форм сига-пыжьяна с широким диапазоном морфологической изменчивости сформировалось вследствие гибридизации различных морфологически и генетически дистантных форм/видов. Однако продолжают рассматриваться и другие способы формообразования в пределах концепции Адаптивной Радиации, и показаны условия, при которых может происходить дифференциация новых форм/видов (Avise, 2000; Østbye *et al.*, 2006; Seehausen 2004, 2006; Hudson *et al.*, 2011; April *et al.*, 2013; Kagawa, Seehausen, 2020).

Цель работы. Целью настоящей работы является выявление закономерностей формирования внутривидовых экологических форм пыжьяновидных сига *C. l. pidschian* в водоемах Южной Сибири, анализ их морфологического, экологического и молекулярно-генетического разнообразия.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

1. Изучить морфологические и биологические характеристики наиболее известных симпатрических и аллопатрических форм/видов пыжьяновидных сига Сибири.
2. Изучить изменчивость фрагмента 16S rRNA-tRNA-Leu-NAD1-tRNA-Ile-tRNA-Gln (1929 bp) мтДНК, ND3 (246 bp) митохондриальной ДНК и первого внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS1) ядерной ДНК (620-754 bp) наиболее известных популяций, форм/видов сига.
3. Оценить возможности и вероятность симпатрического и аллопатрического формообразования *современных* форм/видов сига в водоемах Сибири, на основании полученных оригинальных морфологических и молекулярных данных.

4. Обосновать возможность изменения таксономического статуса тех или иных экологических форм/видов сигов на основании морфологических и генетических данных.

5. Определить современный ареал и пути распространения некоторых форм/видов пыжьяновидных сигов в водоемах Сибири.

Научная новизна. Изучение пыжьяновидных сигов до последнего времени было ограничено морфологическими, паразитологическими исследованиями, изучением скорости роста и плодовитости, вопросами экологии и поведения. Эти работы выполнялись большим числом исследователей, чьи результаты, особенно морфологические, плохо соотносились друг с другом. Этот факт приводил к определенным трудностям при сравнительных анализах. В связи с этим в представляемой работе морфологический анализ всех выборок сигов проводился одним оператором по цифровым фотографиям, сделанным одной и той же моделью фотокамеры (Бочкарев, Зуйкова, 2007).

В процессе исследования разнотычинковых форм/видов пыжьяновидных сигов была обнаружена высокая корреляционная связь между числом жаберных тычинок на первой жаберной дуге и пластическими признаками (размерами верхней и нижней челюсти) ($p > 0.01$). На основании полученных корреляций сделан вывод об их высокой адаптивности. В результате исследований сигов из водоемов Тоджинской котловины и Баунтовской системы озер было показано, что такой признак как число прободенных чешуй в боковой линии не менее перспективен для популяционных и филогенетических исследований, чем число жаберных тычинок. Анализ ареалов разно чешуйчатых форм/видов сигов подтверждает предположение о том, что число прободенных чешуй следует считать эволюционно нейтральным признаком (Зуйкова, Бочкарев, 2008). Географическое распределение популяций сигов в водоемах Сибири мы рассматривали исходя из этого признака.

Изучение молекулярно-генетической изменчивости популяций сигов из Сибири началось относительно недавно и до последнего времени оставалось фрагментарным. Анализ фрагмента генов мтДНК 16S RNA-tRNA-Leu-NAD1-tRNA-Phe-tRNA, ND3 мтДНК и ITS1 яДНК выявил обособленность нескольких форм сигов, и подтвердил видовую состоятельность большинства видов сиговых рыб. В наших исследованиях был применен комплексный пошаговый морфогенетический анализ.

Впервые была единообразно рассмотрена морфологическая и генетическая изменчивость популяций/форм/видов пыжьяновидных сига от Телецкого озера на западе до популяций сига бассейнов р. Амур и р. Анадырь на востоке российской части Евразии. Особое внимание было уделено исследованию вновь обнаруженных и малоизученных форм/видов сига из бассейнов рек Енисей и Витим. Показано, что генетическая дифференциация группировок сига обусловлена различной степенью покровного оледенения в разных регионах Евразии.

Впервые изучена молекулярно-генетическая изменчивость популяций пыжьяновидных форм/видов сига из большинства известных водоемов Сибири. Результаты этих исследований выявили близость верхнее-обских и верхнее-енисейских популяций сига. В процессе изучения симпатрических сига из Баунтовских озер Забайкалья было подтверждено их морфологическое и молекулярно-генетическое разнообразие. Показана древность ряпушковидного сига из оз. Баунт, который ранее был отнесен к подвиду сибирских ряпушек. Обоснована гипотеза, согласно которой «букет» эндемичных форм/видов сига в Баунтовских озерах сформировался в результате проникновения в эту систему сига ленского происхождения с последующей гибридизацией с местной реликтовой фауной (Bochkarev *et al.*, 2013). Исследование амурских симпатрических сига подтвердило их морфологическую и выявило генетическую обособленность. В результате исследований была подтверждена гипотеза о том, что уссурийский сиг *C. ussuriensis* относится к байкальской группе сига. Наиболее вероятным сценарием происхождения сига-хадары *C. chadary* является проникновение сибирских малотычинковых и малочешуйчатых пыжьяновидных сига в бассейн р. Амур с их последующей гибридизацией с уссурийским сигом и утратой последним видоспецифичной мтДНК (Bochkarev *et al.*, 2017).

Предварительное изучение пыжьяновидных сига из бассейнов рек Колыма и Индигирка показало, что в бассейне этих рек доминирует сиг, близкий по морфологическим признакам к ледниково-равнинным сигам. Однако по структуре фрагмента гена ND1 мтДНК он значительно отличается от всех известных форм/видов пыжьяновидных сига из водоемов Сибири. На основании проведенного исследования был сделан вывод о его недавнем аллопатрическом происхождении (Bochkarev *et al.*, 2021).

Утверждается, что происхождение большинства современных проблемных форм/видов сигов связано с вторичной интерградацией морфологически и генетически дистантных форм/видов сигов. Показано, что в бóльшей части популяций симпатрических сигов помимо собственной (анцестральной) митохондриальной ДНК присутствует мтДНК видов-вселенцев (Бочкарев и др., 2017).

Показано, что в настоящее время комплекс *C. lavaretus sensu lato* состоит из группировок сигов самого различного уровня, от популяций до видов. Генетические исследования некоторых «экологических форм» сигов из бассейна рек Енисей (описанные ранее как *C. l. pidschian n. fluviatilis*), Анадырь (*C. l. pidschian n. anaulorum*) и Лена (баунтовский ряпушковидный сиг) продемонстрировали, что собственная мтДНК у них дифференцирована на уровне видов (Bochkarev *et al.*, 2013; Бочкарев и др., 2017).

Теоретическая и практическая значимость. Проведенное исследование существенно расширяет знания об истории формирования и видовом разнообразии пыжьяновидных сигов в водоемах Сибири. Изучение диверсификации этого изменчивого вида позволяет выявить закономерности микроэволюционных процессов и оценить роль разных факторов в формировании популяций/форм/видов сигов. Гибридная природа симпатрических озерных сигов позволяет определить основные направления эволюции в этой группе. На примере сигов из Телецкого озера и Баунтовской системы озер показано, что большая часть исследованных форм/видов озерных сигов прошла этап гибридизации. Однако полного смешения форм/видов с потерей *внешнего облика* в гибридных популяциях/формах не происходит. При этом симпатрические пары речных сигов более дифференцированы, чем озерные. Была показана более высокая значимость числа прободенных чешуй в боковой линии в филогенетических построениях, как «эволюционно нейтрального» признака. Параллельно с морфологическими исследованиями изучали фрагменты митохондриального (16S-ND1-Ile-tRNA и ND3) и ядерного (ITS1) геномов, в результате чего был подтвержден видовой статус некоторых «экологических форм». Сосредоточение обширного, однообразно собранного и проанализированного материала в одних руках позволяет адекватно оценивать степень морфологической изменчивости различных популяций/форм/видов и избегать излишнего дробления, или укрупнения исследуемых таксонов.

Полученные в ходе работы результаты по сигам из р. Оленек и междуречья рек Колыма и Индигирка, позволяют утверждать, что роль симпатрического формообразования в эволюции сигов сильно переоценена.

Методология и методы исследования. В процессе изучения пыжьяновидных сигов Сибири применялись классические морфологические и биологические методы изучения рыб. Дополнительно использовали методы молекулярно-генетического анализа. Комплексное изучение объектов позволяет выявить противоречия между результатами, которые были получены с применением различных анализов. При выявлении таких противоречий привлекались дополнительные анализы, например, увеличивался размер выборок, использовался дополнительный ген, и/или метод. В большинстве случаев результаты дополнительных исследований позволяли снять обнаруженные противоречия. В тех случаях, когда противоречия между результатами, полученными с помощью различных методов, не обнаруживались, или были разрешены предпринятыми усилиями, то исследования (на уровне наших возможностей) полагали завершенными.

Положения, выносимые на защиту

1. Подвид *C. lavaretus pidschian* требует ревизии и уточнения типового ареала. Согласно современным генетическим данным ареал подвида *C. l. pidschian* накладывается на ареал сестринских **видов**. В составе *C. l. pidschian* обнаружено несколько морфологически и генетически дистантных «экологических форм» сигов требующих (согласно генетическим данным) повышения их таксономического статуса до видового.
2. Обнаружение филогенетических линий с заимствованной мтДНК в группах современных озерных симпатрических сигов позволяет утверждать, что они сформировались в результате встречного расселения, гибридизации и замещения анцестральной мтДНК у одного из гибридизирующихся форм/видов.
3. Изменчивость фрагмента ITS1 яДНК у сигов из Телецкого озера и водоемов верхнего течения реки Б. Енисей и их сходство с сигами вида *C. clupeaformis* позволяет утверждать, что они представляют собой остатки древнего комплекса с высокой степенью генетической дифференциации.
4. Географическое распределение гаплотипов и число прободенных чешуй в боковой линии позволяют утверждать, что современное состояние *симпатрических*

сигов из Баунтовской системы озер связано с встречной миграцией и гибридизацией различных по происхождению форм/видов сигов в водоемы Байкальской Рифтовой Зоны.

5. Наличие спилвеев между бассейнами рек Витим и Амур, морфологическая схожесть сига-хадары с сигами южно-сибирского происхождения и генетическая удаленность от уссурийского сига позволяют подтвердить ранее существовавшую гипотезу о его сибирском происхождении.

Соответствие паспорту научной специальности. Работа соответствует Паспорту специальности 1.5. «Зоология», поскольку она посвящена изучению «многообразия и систематики животного мира», а также «закономерностям распространения ... и эволюции животных». Работа лежит в областях исследования (1) Систематика животных и фаунистика. (2) Распространение и численность животных. Из Паспорта Специальности «Зоология» ВАК РФ.

Личный вклад соискателя. Разработкой представленной к защите темы автор занимается с 1989 г. За этот период времени для сбора материала были организованы экспедиции на Телецкое озеро, крупные озера бассейна р. Большой Енисей, р. Абакан, оз. Каракуль. Озера Капылюши, Баунт, Доронг бассейна р. Витим. В бассейне р. Амур проводили исследования на реке Буря, Хованда и Писуй. Кроме того в составе различных экспедиций автор изучал сигов в бассейне Хантайского озера, устья р. Пясины, оз. Таймыр, рек Анабар, Оленек, Лена, Индигирка, Алдан, Амгуэма. Автором лично обработаны и проанализированы все используемые выборки сигов – по внешней морфологии, темпу роста, плодовитости и генетике.

Степень достоверности и апробация результатов. Использование большого объема единообразно собранных морфологических данных и применение современных методов анализа обуславливает высокую надежность полученных результатов. Материалы диссертации обсуждались на отчетных научных сессиях ИСиЭЖ СО РАН (Новосибирск, 1993, 1995, 1998), на научной конференции по изучению водоемов Сибири (Томск, 1996), научных чтениях, посвященных памяти профессора Б. Г. Иоганзена (Томск, 1998), научной конференции, посвященной 110-летию начала регулярных зоологических исследований и зоологического образования в Сибири (Томск, 1998), на международных симпозиумах по биологии и управлению сиговых рыб в Мондзее, Австрия (2011), Иркутске (2014) и Байфилде, США (2017). Кроме

того, результаты диссертации обсуждались на VII и VIII международных научно–производственных совещаниях в Тюмени 2010, 2013 годах, на съезде ГБО в Петрозаводске в 2019 году.

Публикации. Результаты исследований представлены в 28 статьях рецензируемых российских и международных журналов. В том числе 24 входящих в перечень ВАК. Пятнадцать, из которых входят в международные базы Web of Science и Scopus.

Структура и объем работы. Основная часть диссертации изложена на 347 страницах печатного текста и состоит из введения, восьми глав, обсуждения и списка цитируемой литературы. Диссертация включает 86 рисунков, 29 таблиц и четыре приложения. Список цитируемой литературы содержит 471 источник, в том числе 193 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает сердечную благодарность своему учителю – заведующему кафедрой ихтиологии и гидробиологии Томского государственного университета д.б.н. Романову В. И. за помощь, оказанную при подготовке диссертации. Работа не могла быть выполнена без моральной и материальной поддержки директора Института систематики и экологии животных СО РАН доктора биологических наук член-корреспондента РАН Глупова В.В. и член-корреспондента РАН **В.И. Евсикова**. Автор благодарит сотрудников ИСиЭЖ СО РАН **Миронову Н.Б.**, Зуйкову Е.И., Абрамова С.А., Литвинова Ю.Н., **Гуляева В.Д.** и других за поддержку, оказанную при подготовке диссертации. Работа также не могла быть выполнена без консультаций с д.б.н. Д.В. Политовым (ИОГен РАН, г. Москва), к.б.н. Д.С. Сендеком (ГОСНИРХ, г. Санкт-Петербург), к.б.н. Е.С. Захаровым (Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск) Автор так же благодарит всех рецензентов за доброжелательное отношение к своей работе. Работа была выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты №№ 10-04-01757, 16-04-01708).

ГЛАВА 1 ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СИГОВЫХ РЫБ

1.1 Происхождение сиговых рыб

Согласно доминирующей в конце XX в. гипотезе, сиговые рыбы произошли относительно недавно (Berg, 1932; Thienemann, 1950). Собственно сиги группы С.

lavaretus, по мнению Л.С. Берга, дивергировали в районе Балтийского моря, образовав «букет» видов и форм. Г.У. Линдберг относит формирование сиговых рыб к предпоследней трансгрессии, которая произошло около 3 млн. л. назад (Линдберг, 1955). В.Г. Лебедев полагал, что изменения условий существования рыб в четвертичный период привели к структуризации и возникновению новых видов сиговых рыб (Лебедев, 1960). Большинство отечественных авторов допускало, что центром видообразования сигов р. *Coregonus* была Сибирь или водоемы Беренгии (Пирожников и др., 1975; Решетников, 1980). Согласно последним генетическим данным сиговые возникли около 35 мл. лет назад (Crete-Lafreniere *et al.*, 2012).

1.2 Филогенетические схемы

К настоящему времени создано много схем филогенетических связей рода *Coregonus*. Одна из первых попыток построить реальную филогенетическую схему, основанную на остеологических признаках, была предпринята Г.Х. Шапошниковой (Шапошникова, 1968; 1974). Интересный подход к систематике сиговых рыб был у П.Л. Пирожникова (Пирожников и др., 1975). В 1977 году была опубликована схема филогенетических связей между сиговыми рыбами Ю.С. Решетникова (Решетников, 1977). В 1991 г. Л. Бернаше и Д. Додсон (1991) опубликовали филогению сиговых рыб на основе изменчивости мтДНК. Несколько позже были предложены схемы на основе анализа ферментного и рестриктного анализов мтДНК (Сендек, 2000; Baldina *et al.*, 2007). Наиболее полные схемы филогении сиговых рыб получены по результатам секвенирования митохондриальных генов (Смирнов и др., 2009; Балдина, 2010; Sukhanova *et al.*, 2012).

1.3 Структура вида *C. lavaretus sensu lato*

В результате ревизии сигов вида *C. lavaretus* s.l. Ю.С. Решетниковым (1980) выделено шесть подвигов, а именно: *C. lavaretus lavaretus*, *C. lavaretus pallasi*, *C. lavaretus mediospinatus*, *C. lavaretus maraenoides*, *C. lavaretus pidschian*, *C. lavaretus baunti*. В основу классификации положено число жаберных тычинок на первой жаберной дуге. В настоящем исследовании основное внимание уделено сигам подвида *C. lavaretus pidschian* и близким к нему формам/видам из бассейнов крупных рек Сибири. В бассейнах рек Обь и Енисей они обитают в верхнем и нижнем течении,

при этом в Енисее – повсеместно. В оз. Байкал и его притоках сиг-пыжьян не обнаружен, но обитает сиг Исаченко, который по меристическим признакам не отличается от сига-пыжьяна. В бассейне р. Лена сиг обитает во всех ее притоках. Наибольшее число форм/видов (до восьми) обнаружено в бассейне р. Витим. В бассейнах рек Амур и Анадырь симпатрические формы/виды сигов обитают от верхнего течения до лимана.

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1 Используемый материал

В настоящей работе использован материал, собранный автором в период с 1989 по 2017 год из более чем 40 точек, расположенных в основном в верхнем и нижнем течении сибирских рек. Дополнительно были использованы гаплотипы сигов из водоемов Арктики. Всего было проанализировано 1246 экз. рыб на изменчивость фрагмент a16S RNA-tRNA-Leu-NAD1-tRNA-Ile-tRNA-Gln) мтДНК, 127 экз. – на изменчивость фрагмента гена ND3 мтДНК, и 220 – на изменчивость внутреннего транскрибируемого спейсера ITS1 яДНК (Рис. 1).

2.2 Морфологический анализ

В работе проанализировано 1533 экз. рыб из разных популяций. Измерение рыб осуществляли по методике И.Ф. Правдина (1966) на основе цифровых фотографий рыб с использованием программы AxioVision v.3.1 (Bailey, Byrnes, 1990, Loughheed *et al.* 1991, Palmeirim, 1998; Rao, Suryawanshi, 1998; Бочкарев, Зуйкова 2007; Munoz–Munoz, Perpnan, 2010; Muir *et al.*, 2012). Степень различий оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента, теста Тьюки, или χ^2 . Для многомерных анализов все морфометрические данные были скорректированы с учетом размеров особей (Mosimann, 1970; Darroch, Mosimann, 1985). Для визуализации различий использовали дискриминантный анализ и метод главных компонент. Достоверность различий между выборками определяли с помощью многомерного дисперсионного анализа MANOVA (Андерсон, 1963).

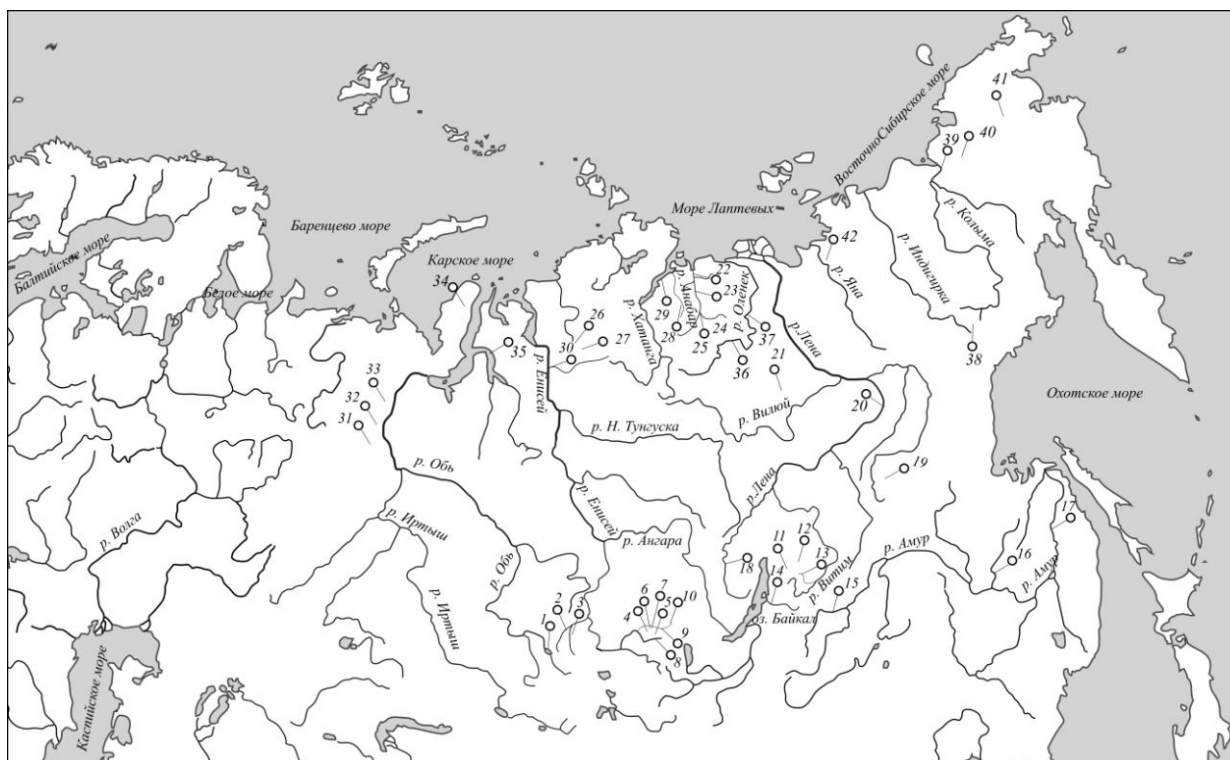


Рисунок 1 – Карта-схема точек лова сига *Coregonus lavaretus pidschian* 1 – оз. Телецкое, 2 – р. Б. Абакан, 3 – оз. Каракуль, 4 – оз. Тоджа, 5 оз. Кадыш, 6 – оз. Борзу-Холь, 7 – оз. Нойон-Холь, 8 – р. Б. Енисей, 9 – р. Хамсара, 10 – оз. Додот, 11 – оз. Капылюши, 12 – оз. Доронг, 13 – оз. Баунт, 14 – р. Баргузин, 15 – р. Онон, 16 – р. Бурей, 17 – р. Хованда. **Дополнительные точки сбора:** 18 – р. Лена, 19 – оз. Б. Токо, 20 – р. Буотама, 21 – р. Марха, 22-25 – р. Анабар, 26 – оз. Кутарамакан, 27 – Хантайское озеро, 28 – р. Попигай, 29 – р. Захарова Рассоха, 30 – р. Курейка, 31 – р. Северная Сосьва, 32 – р. Войкар, 33 – р. Собь, 34 – оз. Лангтибейто, 35 – р. Таз, 36-37 – р. Оленек, 38 – оз. Ичелях, 39 – р. Колыма, 40 – оз. Илирней, 41 – р. Анадырь, 42 – р. Яна

Для изучения изменчивости костей черепа у сига из оз. Телецкого использовали метод геометрической морфометрии (Rohlf, 1998; Павлинов, Микешина, 2002). Оценку межвидовой изменчивости формы костей проводили на основе анализа относительных деформаций (RV) с помощью главных компонент. Результаты анализа по пластическим признакам использованы только для демонстрации наличия и степени наблюдаемых различий между выборками.

2.3 Исследование возраста, темпа роста и плодовитости

Для выявления экологических различий между изучаемыми формами/видами изучали возраст, темп роста и плодовитость в популяциях сига. Возраст рыб определяли по чешуе (Чугунова, 1959). Чешую фотографировали, а цифровое изображение обрабатывали в программе Photoshop. Изменения роста сига характеризовали по наблюдаемым данным (Брылинска, Брылински, 1974; Дгебуадзе,

Чернова, 2009). Плодовитость вычисляли счетно-весовым методом (Брылинска, Брылински, 1974).

2.4 Особенности питания сига

Для выявления особенностей питания с целью выявления экологических различий между формами/видами сига их желудочно-кишечные тракты фиксировали в 10% формалине, затем содержимое рассортировывали по таксономическим группам (Методическое пособие..., 1974). Зоопланктон определяли до рода или вида, бентос – до рода, семейства, отряда или класса.

2.5 Генетический анализ

Общую геномную ДНК выделяли из фиксированной 96% этанолом печени сига фенольно-хлороформным методом (Sambrook *et al.*, 1989). Анализировали фрагмент генов 16SRNA-tRNA-Leu-NAD1-tRNA-Ile-tRNA-Gln митохондриальной ДНК, амплифицированного с использованием пары внешних и трех пар внутренних праймеров (Politov *et al.*, 2004; Bochkarev *et al.*, 2011). Для арктических популяций сига амплифицировали только ген ND1 (Ильмаст и др., 2016). В результате амплификации фрагмента гена 16SRNA-tRNA-Leu-NAD1-tRNA-Ile-tRNA-Gln мтДНК были получены последовательности длиной в 1929 п.н. Для анализа структуры ITS1 яДНК получено 435 последовательностей для 49 популяций и 241 последовательность длиной около 350-800 п.н. Кроме того, проанализирована 51 последовательность фрагмента гена ND3 мтДНК длиной 250 п.н. для различных форм/видов сига рода *Coregonus*. ПЦР продукты очищали с помощью набора реактивов «БИОСИЛИКА» (Новосибирск, Россия) и секвенировали по прямому и обратному праймерам на автоматическом анализаторе ABI 3130xl Genetic Analyser (Applied Biosystems) в «Центре секвенирования ДНК» СО РАН (Новосибирск, Россия, [http:// sequest.niboch.nsc.ru](http://sequest.niboch.nsc.ru)), используя BigDye терминатор (Applied Biosystems). Последовательности депонировали в международную базу данных NCBI.

Показатели генетического полиморфизма рассчитывали в программе DnaSP v.5.10 (Librado, Rozas, 2009). Филогенетический анализ выполнен с помощью методов ближайшего соседа (NJ) и максимального правдоподобия (ML) в программе MEGA v.5.0. Оценку достоверности филогенетических реконструкций проводили с помощью

бутстреп-теста при числе репликаций равном 1000 (Saitou, Nei, 1987). Выбор моделей, описывающих эволюцию изучаемых последовательностей, выполняли с помощью программы jModelTest v.2.1.7. Лучшей моделью была трехпараметрическая модель Тимуры с инвариантными сайтами (TIM3+I). Байесовский анализ проводили в программе MrBayes v.3.2 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003), используя модель GTR+I+G при числе генераций равном 500000 и частоте записи параметров 500. Генетические дистанции внутри видов и между ними оценивались по 2-параметрической модели Кимуры (Kimura, 1980). Генетическую дифференциацию между популяциями и видами оценивали по парным значениям индекса фиксации F_{ST} в программе Arlequin 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010). В качестве внешней группы использовали оригинальные нуклеотидные последовательности сибирской ряпушки *C. sardinella* и нельмы *S. leucichthys nelma* из нижнего течения р. Енисей, байкальского омуля *C. migratorius* и других видов сиговых рыб. Для установления генеалогических связей между гаплотипами сигов строили медианные сети (MJ) в программе Network v.4.5 (Bandelt *et al.*, 1999). Зависимость генетического разнообразия от географического расстояния оценивали по тесту Мантела (Mantel, 1967). Демографические события в популяциях оценивали по распределению парных нуклеотидных различий в программе DnaSP v.5.10 (Rogers, Harpending, 1992).

2.6 Понятия и формулировки

При анализе биоразнообразия мы оперируем разными таксономическими единицами, характеризующими положение интересующего нас организма. Понятие «вид» является одним из самых дискуссионных в биологии. В настоящее время считается, что виды политипичны и состоят из популяций, распределенных как в пространстве, так и во времени (Щербаков, Харченко, 2018).

«Формы» – это группы особей одного вида, различающихся по морфологическим, биологическим и другим признакам. Формы внутривидовой изменчивости бывают ареальными и безареальными. Ареальные формы – подвид, популяция, экотип, клон; безареальные – мутантные и гибридные формы (Щербаков, Хохлов, 2018).

Термин «популяция» является ключевым в данной работе, и мы принимаем определение А.В. Яблокова и Н.И. Лариной (1985, с. 12). Из всего многообразия

названий внутривидовых группировок рыб наиболее конкретным нам представляется термин «субпопуляция» (Marr, 1957; Kristofferson, Clauton, 1970). Термин «группа» или «группировка» в данной работе обозначает совокупность особей неопределенного на данный момент статуса или структуры. Под термином «экологическая форма» рассматривается морфологически хорошо дифференцированная группировка особей со значительными отличиями.

В отечественной ихтиологии по отношению к роду *Coregonus* специалисты разделились на два лагеря – объединителей и дробителей (Решетников, 1980; Богуцкая, Насека, 2004). И какую бы автор не занял позицию, всегда будет присутствовать специалист придерживающийся диаметрально противоположной точки зрения на систематику того или иного вида. Мы считаем, что без глубоких исследований структуры ядерной и мтДНК любое изменение статуса сигов с неопределенным таксономическим статусом будет преждевременным. Исходя из этих соображений, для спорных и/или неописанных видов рыб мы используем термин «форма/вид».

Под термином «пыжьяновидные сиги» мы, как и Ю.С. Решетников (1980, с. 176), понимаем различные формы/популяции/виды сигов *C. lavaretus* s.l. с нижним и полунижним ртом из водоемов Сибири и Дальнего Востока. Термин не несет в себе жесткого ограничения, и включение той или иной группировки в эту категорию достаточно произвольно.

ГЛАВА 3 МЕРИСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ КАК ГЛАВНЫЕ ДИФФЕРЕНЦИРУЮЩИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

3.1 Число жаберных тычинок

Число жаберных тычинок на первой жаберной дуге является традиционным при исследовании сигов. До последнего времени считалось очевидным, что сиги употребляют в пищу планктонные организмы, чьи средние линейные размеры больше, чем расстояние между жаберными тычинками. Однако в содержимом желудков сигов часто обнаруживают большое число науплиусов, линейные размеры которых меньше, чем межтычиночное расстояние. Данное явление сложно объяснить, если придерживаться гипотезы о том, что эффективность удержания добычи рыбами-планктофагами определяется только расстоянием между жаберными тычинками

(Seghers, 1975; Drenner *at al.*, 1978). Присутствие в содержимом желудков жертв, чьи линейные размеры, меньше межтычиночного расстояния, говорит в пользу гипотезы активной фильтрации (Рис. 3.1) и согласуется с исследованиями Лангеленда и Носта (Langeland, Nøst, 1995). Нами обнаружена положительная связь между числом жаберных тычинок и длинами верхней и нижней челюстей – ($p < 0.01$; 0.001). Корреляция между пластическими и счетными признаками указывает на сопряженную эволюцию жаберно-челюстного аппарата (Зуйкова, Бочкарев, 2008).

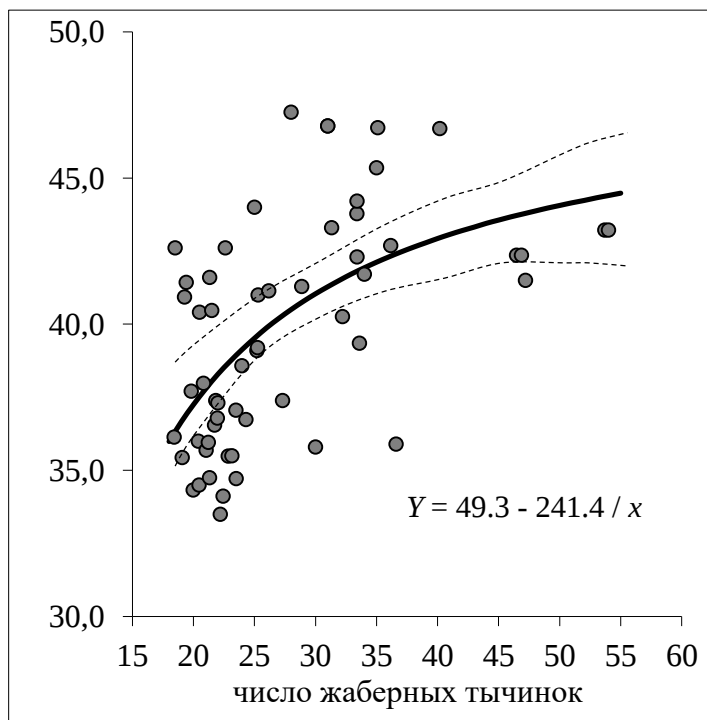


Рисунок 3.1 – Зависимость между числом жаберных тычинок и длиной нижней челюсти у *C. lavaretus* s.l. ($\pm 5\%$ дов. интервал). По (Y) длина нижней челюсти в % от длины головы

3.2 Число прободенных чешуй в боковой линии

По сравнению с числом жаберных тычинок на первой жаберной дуге прямой связи между числом прободенных чешуй и морфологическими признаками и экологическими предпочтениями

сигов пока не обнаружено. Поэтому мы полагаем, что число прободенных чешуй в боковой линии является эволюционно более нейтральным признаком, чем число жаберных тычинок.

В сибирских водоемах обитают мало-, много- и среднечешуйчатые формы/виды сигов (Рис. 3.2). Незначительное число среднечешуйчатых форм и особенности их географического распределения указывают на их гибридное происхождение. На основании распределения разночешуйчатых сигов в сибирских водоемах обнаружены зоны вторичной интерградации. Исходя из вышесказанного, в основу географического распределения популяций пыжьяновидных сигов мы положили не число жаберных тычинок, как это делало большинство исследователей, а альтернативный признак – число прободенных чешуй в боковой линии (Бочкарев, Зуйкова, 2009).

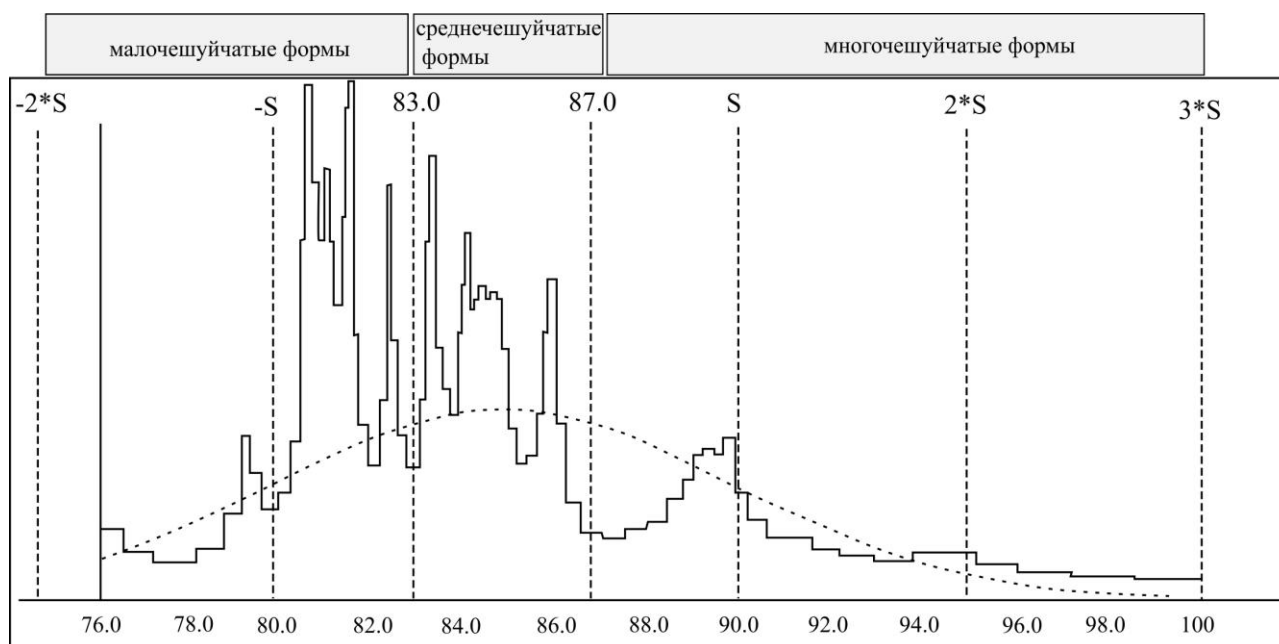


Рисунок 3.2 – Распределение чешуй в боковой линии в популяциях сигов Евразии (Правдин, 1954; Калашников, 1968, 1978; Кирилов, 1972; Скрыбин, 1977, 1979; Карасев, 1989; Бочкарев, Зуйкова, 2006; 2009; Bockharev *et al.*, 2011; 2013; 2016)

ГЛАВА 4 МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СИГОВ ИЗ ВОДОЕМОВ АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ

4.1 Сиги из бассейна верхней Оби

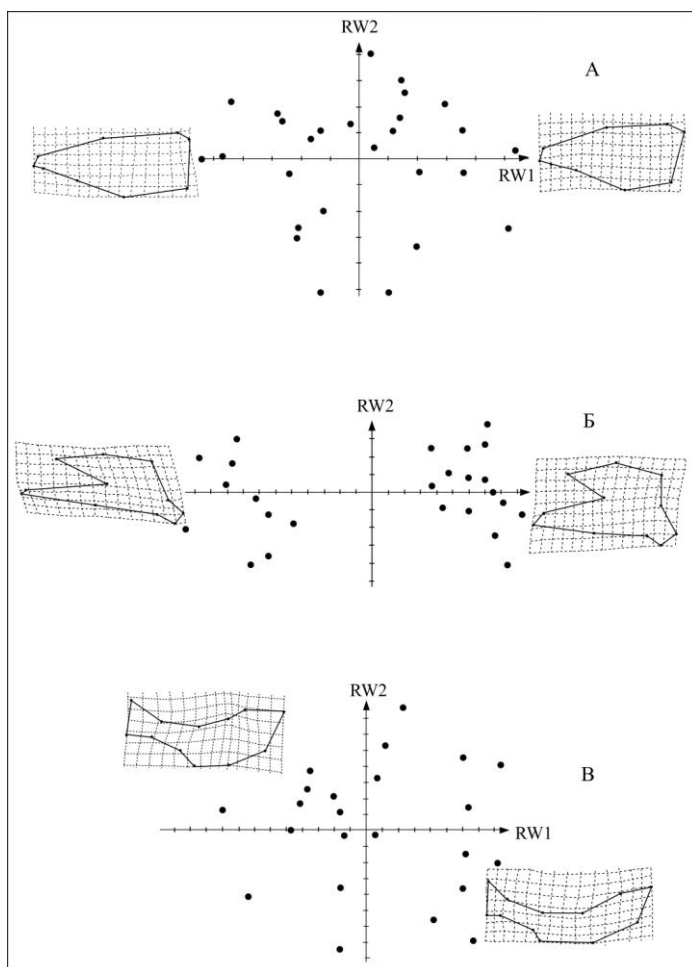
В верхнем течении р. Обь сиги обитают только в Телецком озере. Малотычинковый телецкий сиг *C. lavaretus* n. *smitti* и среднетычинковый сиг Правдина *C. lavaretus pravdinellus* визуально хорошо отличаются друг от друга. Телецкий, осенне-нерестующий всеядный сиг, тогда как сиг Правдина – мелкий, рано созревающий, осенне-нерестующий планктофаг. Ареал этих сигов ограничен нижним течением р. Чулышман, Телецким озером и р. Бия; в верхнем течении р. Обь встречаются крайне редко.

4.1.1 Морфологическая изменчивость

Симпатрические сиги из Телецкого озера (сиг телецкий, сиг Правдина) различаются по пластическим и меристическим признакам. Количество прободенных чешуй в боковой линии (*ll*) у этих форм/видов примерно одинаково. Основные различия приходятся на число жаберных тычинок (*sp.br.*, $p < 0.001$).

Многомерный дисперсионный анализ MANOVA по пластическим признакам демонстрирует, что выборки с высокой достоверностью отличаются друг от друга

Рисунок 4.1 – Графическое представление различий формы костей черепа у симпатрических сигов Телецкого озера вдоль градиента I (RW1) и II (RW2) относительных деформаций и конфигурации трансформационной решетки, соответствующие экстремальным значениям каждой из этих деформаций; А – череп, Б – нижнечелюстная кость, В – верхнечелюстная кость. Ландмарки L1-L_n – по часовой стрелке



(Wilk's $\lambda = 0.0493$, $F = 32.14$, $df1 = 36$, $df2 = 60$, $p < 0.001$). Геометрический анализ, проведенный по некоторым костям черепа сигов из Телецкого озера, подтвердил выводы, сделанные на основе классических методов (Рис. 4.1).

4.1.2 Темп роста, размерно-возрастная структура и плодовитость сигов

Группировка телецкого сига представлена, по крайней мере, 10-ю возрастными группами. Половозрелым телецкий сиг становится в 3-4 летнем возрасте. Абсолютная плодовитость варьирует от 1009 до 9262 икринок при относительной плодовитости 18.7 икринок на 1 грамм. Популяция сига Правдина включает в себя 5-6 возрастных групп; а созревание наступает в 3-4 летнем возрасте. Абсолютная плодовитость изменяется от 821 до 1200 икринок. Относительная плодовитость составляет 33.7 икринок на 1 грамм.

4.1.3 Особенности питания сигов

Изучение содержимого желудков симпатрических сигов Телецкого озера выявило различия в их типах питания. Взрослые особи телецкого сига являются эврифагами, тогда как сиг Правдина питается исключительно зоопланктоном.

4.2.1 Сиги из бассейна Б. Абакан

Нерест сигов из бассейна р. Абакан происходит в осенний период на галечных отмелях. Пыжьяновидный сиг из оз. Каракуль – мелкий, рано созревающий всеядный сиг. В русле р. Абакан обитает крупный сиг-бентофаг. Обе популяции осенне-нерестующие.

4.2.2 Морфологические характеристики

Пыжьяновидные (малочешуйчатые и среднетычинковые) сиги из оз. Каракуль и р. Б. Абакан (малотычинковые) достоверно ($p < 0.001$) различаются по числу жаберных тычинок. По числу прободенных чешуй различий не обнаружено. Анализ MANOVA по пластическим признакам выявил достоверные различия между выборками ($\text{Wilk's } \lambda = 0.0076$, $F = 57.66$, $df1 = 64$, $df2 = 354$, $p < 0.001$).

4.2.3 Темп роста, размерно-возрастная структура и плодовитость сигов

Популяция сига-пыжьяна из оз. Каракуль представлена 13-ю возрастными группами и характеризуется низким темпом роста. Половозрелым сиг оз. Каракуль становится в 4-хлетнем возрасте. Абсолютная и относительная плодовитость у сига из оз. Каракуль низкие. Популяция сига из р. Б. Абакан представлена 15-ю возрастными группами. Темп роста у речного сига по сравнению с другими сибирскими популяциями сигов относительно высокий.

4.2.4 Особенности питания сигов

Взрослые особи сига из оз. Каракуль в течение лета питались планктоном, тогда как в питании сига из р. Б. Абакан представлен только бентос.

4.3 Сиги из водоемов Тоджинской котловины

Сиги из водоемов Тоджинской котловины относятся к бентофагам, несмотря на то, что в некоторых озерах в летнее время они переключаются на планктон. Все сиги осеннее нерестующие. Озерно-речные популяции сигов нерестятся в начале сентября, озерные нерестятся позже – в октябре-декабре, а в глубоких озерах нерест длится до февраля.

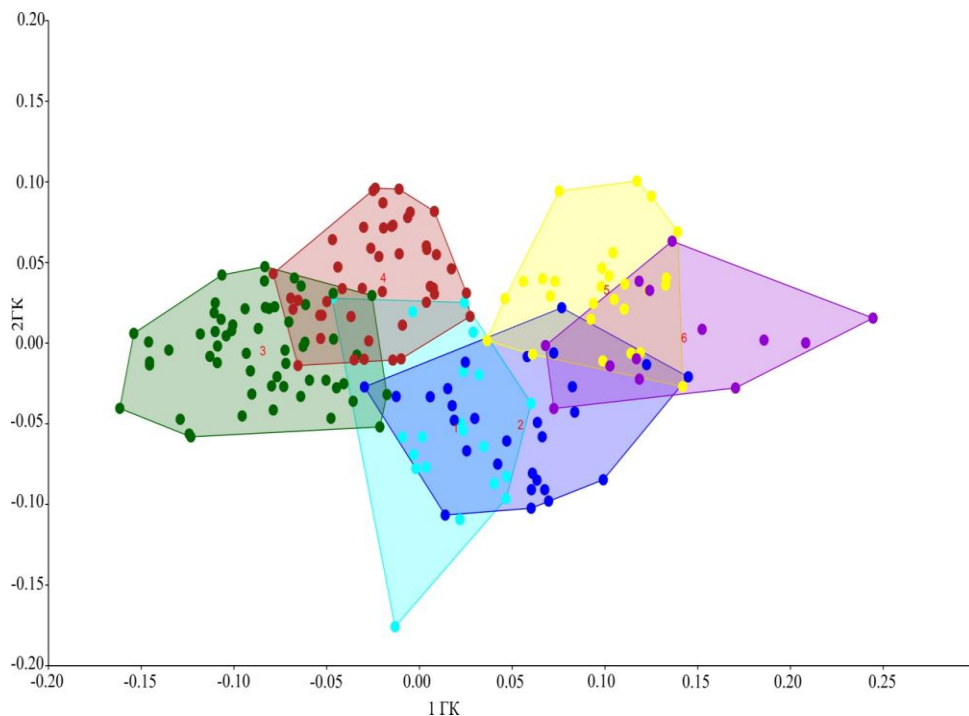
4.3.1 Морфологическая изменчивость

В озерах обитают как средне, так и малотычинковые популяции. Как малочешуйчатые так и многочешуйчатые. Сравнение выборок сигов из оз. Тоджа подтвердило выводы А.Н. Гундризера относительно популяционной структуры сигов

в этом озере.

Рисунок 4.3

Расположение выборок сигов в пространстве 1 и 2 главных компонент по пластическим признакам (1 – озерный сиг из оз. Тоджа, 2 – озерно-речной сиг из оз. Тоджа, 3 – озерный сиг из оз. Кадыш, 4 – озерный сиг из оз. Нойон-Холь, 5 – озерно-речной сиг из оз. Борзу-Холь, 6 – речной сиг из р. Б. Енисей)



Морфологический анализ выявил достоверные различия между озерной и озерно-речной популяциями. Между всеми изучаемыми популяциями сигов (озера Борзу-Холь, Нойон-Холь, Кадыш, Тоджа, р. Б. Енисей) выявлены достоверные различия. Многомерный дисперсионный анализ MANOVA проведенный по пластическим признакам показал, что все выборки достоверно отличаются друг от друга (Wilk's $\lambda = 0.0000023$, $F = 58.85$, $df1 = 176$, $df2 = 2258$, $p < 0.001$). В озерах расположенных выше по течению обитают малочешуйчатые, в нижних озера обитают многочешуйчатые популяции сигов (Рис. 4.3).

4.3.2 Размерно-возрастная структура популяций, темп роста

Согласно полученным данным, в популяциях пыжьяновидного сига из озер Тоджинской котловины насчитывается не менее 14 возрастных групп. Сиги из озер Нойон-Холь и Кадыш характеризуются относительно меньшими линейными размерами, чем сиги из озер, расположенных в нижнем течении рек.

4.3.3 Особенности питания сига из водоемов Тоджинской котловины

Пыжьяновидный сиг из оз. Нойон-Холь в летний период питался преимущественно личинками и куколками комаров. В содержимом желудков сига из оз. Борзу-Холь преобладали ветвистоусые рачки. Сиг из оз. Кадыш главным образом потреблял зоопланктон. В питании сига из оз. Тоджа доминировали личинки и куколки хирономид. Речной сиг-пыжьян из верхнего течения р. Б. Енисей питался преимущественно моллюсками.

4.3.4 Изменчивость фрагмента генов мтДНК в популяциях сига из бассейна р. Абакан и Тоджинской котловины

Самое большое число гаплотипов и число полиморфных сайтов обнаружено у сига из рек Абакан и Хамсара, которые являются магистралями для расселения сига. Наибольшее нуклеотидное разнообразие зарегистрировано для сига из рек Абакан, Хамсара и оз. Додот. Среднее число нуклеотидных различий выше в популяциях сига из рек Енисей и Абакан, оз. Додот. Таким образом, наибольшее число гаплотипов и высокое нуклеотидное разнообразие обнаружено в речных популяциях сига, по которым потенциально мог происходить обмен генетическим материалом между популяциями из географически обособленных водоемов. Наименьшее среднее число нуклеотидных различий обнаружено в популяции сига из географически изолированного оз. Кадыш. Значения F_{ST} при всех попарных сравнениях были как относительно низкими, так и высокими (0.2791-0.79524). В медианных сетях гаплотипов для различных выборок сига из водоемов Алтае-Саянской горной страны отчетливо видны несколько центральных гаплотипов (Рис. 4.2). Сети гаплотипов характеризуются сложной структурой, наличием большого числа звездообразных структур. Особенно это касается гаплогруппы сига из Телецкого озера. Такая структура свидетельствует о длительной эволюции объединенных в нее популяций в достаточно изменчивых условиях при частых изменениях численности, и/или при наличии множества смежных рефугиумов. Отчетливая «звездообразная» структура сети характерна для популяций, прошедших в недавнем прошлом через «бутылочное горлышко» или связана с эффектом основателя. Исходя из структуры медианной сети, во время последнего оледенения в

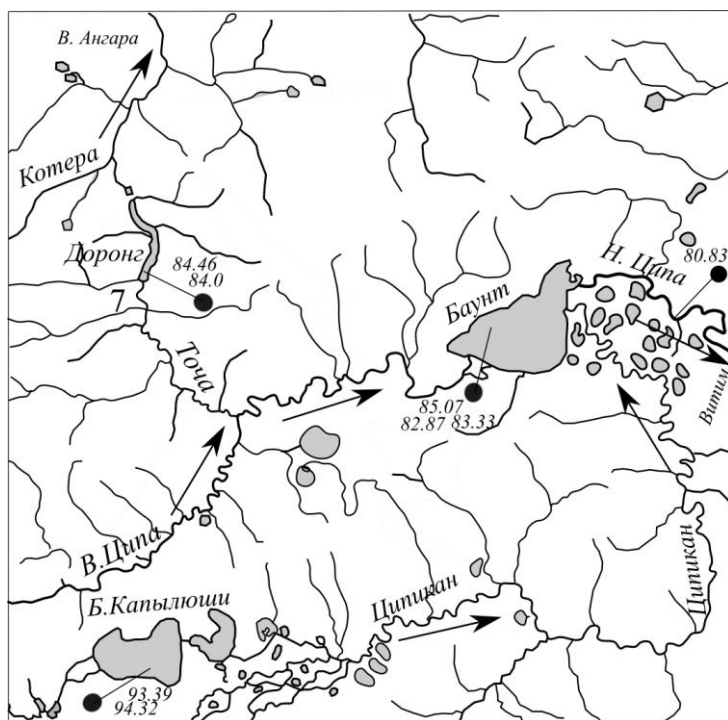
пределах Тоджинской котловины существовало несколько рефугиумов, в которых обитали сиги нескольких филогенетических линий (Bochkarev *et al.*, 2011).

4.3.5 Изменчивость фрагмента ITS1

При анализе изменчивости фрагмента ITS1 яДНК у сегов из оз. Каракуль обнаружено, что все они идентичны и имеют в составе ITS1 тандем из трех одинаковых блоков длиной 66 п.н. В р. Б. Абакан обнаружены сиги как с двумя, так и с тремя идентичными блоками в структуре ITS1. Кроме р. Б. Абакан, образцы сегов с двумя тандемными блоками выявлены в среднем течении р. Хамсара. Что подразумевает встречное расселение генетически дистантных форм/видов сегов в этом регионе (Бочкарев и др., 2017).

ГЛАВА 5 МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СИГОВ ИЗ БАУНТОВСКОЙ СИСТЕМЫ ОЗЕР

Наибольшее число форм пыжьяновидных сегов в сибирских водоемах обнаружено в Баунтовских озерах бассейна р. Витим. В них обитают по разным источникам до 8 форм/видов сегов. В водоемах обитают осенне и весеннее



нерестующие, малотычинковые и среднетычинковые формы/виды, в том числе и уникальный, таксономически не оформленный ряпушковидный сиг (Рис. 5.1).

Рисунок 5.1–Места лова сегов Баунтовской системы озер. Число жаберных тычинок

По числу прободенных чешуй сегов из озер Баунт и Доронг можно отнести к малочешуйчатым, а сегов из оз. Большие и Малые Капылюши – к многочиселуйчатым.

В связи с тем, что озера Доронг и Капылюши сливаются в оз. Баунт через реки Точа и Ципикан, то время от времени в водоеме встречаются все формы/виды сегов,

обитающие в этой системе озер (Bochkarev *et al.*, 2013).

5.1.1 Морфологическая изменчивость

Все выборки подвергли дискриминантному анализу по 30 пластическим признакам. В качестве внешней группы была использована сибирская ряпушка (*S. sardinella*) из р. Курейка (Рис. 5.2).

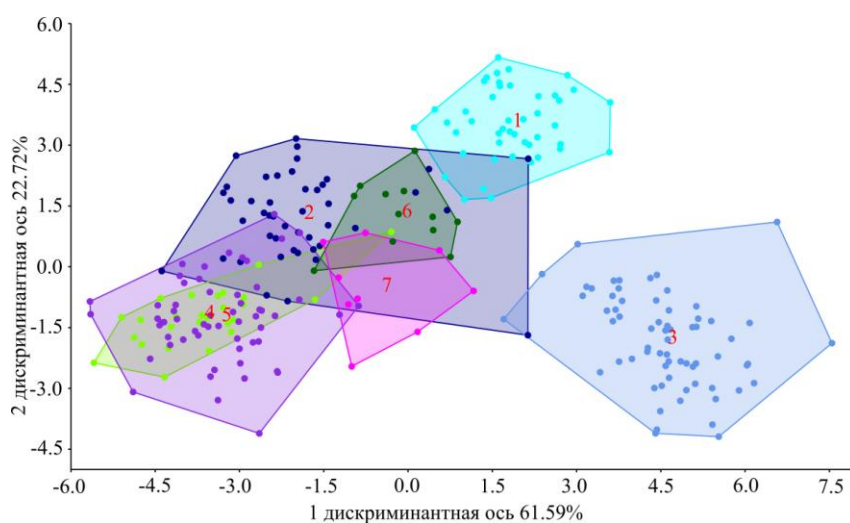


Рисунок 5.2 – Облака распределений выборок сигов из баунтовской системы озер в пространстве главных компонент. 1– *S. baunti* из оз. Б. Капылюши. 2 – малотычинковый сиг из оз. Б. Капылюши. 3 – ряпушковидный сиг оз. Баунт. 4– малотычинковый сиг оз. Доронг. 5–малотычинковый сиг оз. Баунт. 6–среднетычинковый сиг оз. Доронг. 7– среднетычинковый сиг оз. Баунт

Все формы/виды сигов достоверно различаются друг от друга. Первая дискриминанта функции (Уилкс' $\lambda = 0.0179$; $df = 155$, $p < 0,001$) позволила разделить настоящих ряпушек от других (средне и малотычинковых сигов из обоих озер и ряпушковидного сига). Различие среднетычинковых и малотычинковых сигов наблюдалось по второй дискриминантной функции (Уилкс' $\lambda = 0.163$; $df = 120$. $p < 0.001$).

5.1.2 Темп роста и размерно-возрастная структура популяций

Популяции малотычинкового пыжьяновидного сига из озер Баунт и Доронг представлены долгоживущими особями со сходной скоростью роста. Более низкой скоростью роста и значительно меньшим размерно-возрастным составом характеризуется среднетычинковый сиг, встречающийся во всех озерах. Самая низкая скорость роста отмечена у баунтовского ряпушковидного сига.

5.1.3 Особенности питания сигов

Основу питания малотычинкового сига из оз. Баунт в летний период составляли личинки комаров сем. Chironomidae. В содержимом желудков среднетычинкового сига из оз. Баунт преобладали личинки хирономид. Баунтовский ряпушковидный сиг питался преимущественно планктоном. Доронгские малотычинковые сиги питались бентосом, среднетычинковые сиги – планктоном.

5.1.4 Изменчивость фрагмента мтДНК сигов из озер Баунт и Доронг

Реконструкция филогенетических отношений сигов из бассейна р. Обь, Енисей, Лена показала, что их можно разделить на пять основных групп (Рис. 5.3 а, б).

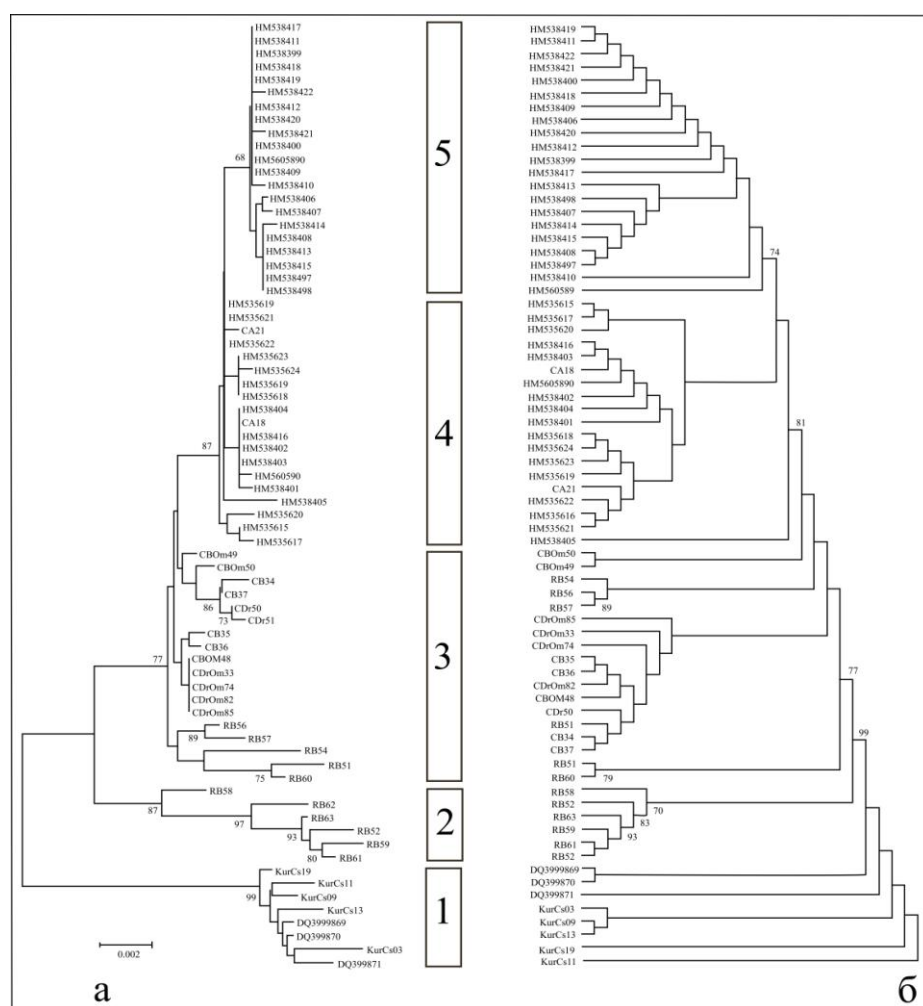


Рисунок 5.3 – Метод ближайшего соседа (бутстрэп поддержка при числе 1000 репликаций) (а) и максимальной парсимонии (б) дерева на основе фрагмента 16SRNA-tRNA^{Leu}-NAD1-tRNA^{Phe}-tRNA мтДНК образцов сигов. 1 – внешняя группа сибирская ряпушка, 2 – первая линия ряпушковидного сига, 3 – вторая линия ряпушковидного сига вместе с сигами из Баунтовских озер, 4 – сиги из р. Абакан, озер Каракуль и Телецкого, 5 – сиги из Тоджинской котловины

Первый кластер формирует внешнюю группу и состоит из гаплотипов сибирской и европейской ряпушек и пеляди. Гаплотипы ряпушковидных сига объединились во второй кластер и представляют специфичную митохондриальную линию. Третий кластер сформирован пятью гаплотипами ряпушковидных сига второй митохондриальной линии. В этот же кластер вошли все средне- и малотычинковые сиви из озер Доронг и Баунт. Четвертый кластер состоит из гаплотипов симпатрических сига из Телецкого озера и сига из среднего течения р. Енисей. Пятый кластер сформирован гаплотипами сига из бассейна р. Б. Енисей и водоемов Тоджинской котловины. Топология деревьев при применении различных методов практически не различалась. Значения F_{ST} при сравнении первой гаплогруппы баунтовской ряпушки с гаплогруппами сига из водоемов бассейнов рек Енисей, Б. Абакан и Обь варьировали в пределах 0.781-0.874 и были достоверными. Во всех остальных сравнениях различия между группами ниже, самые низкие в парах «Абакан – Телецкое» (0.244) и «вторая гаплогруппа баунтовской ряпушки – сиви Баунт и Доронг» (0.396). Реконструкция филогенетических отношений выявила высокую дифференциацию между исследуемыми популяциями, которая, главным образом, определяется географической изоляцией. Однако разделение баунтовского ряпушковидного сига на две четко обособленные митохондриальные линии оказалось неожиданным, учитывая морфологическую однородность особей. Напротив, значимой генетической дифференциации между среднетычинковыми сивами и пыжьяновидными из озер Баунт и Доронг не обнаружено. Первая митохондриальная линия баунтовского ряпушковидного сига формирует отдельный кластер с высокой бутстрэп поддержкой, вторая группируется с гаплотипами местных сига. Анализ фрагмента 16S rRNA-tRNA-Leu-NAD1-tRNA-Ile-tRNA-Gln мтДНК выявил высокий уровень генетической дивергенции в пределах популяции баунтовского ряпушковидного сига (1.0%), тогда как в пределах остальных популяций значения не превышали 0.2%. Высокие генетические дистанции между баунтовским ряпушковидным сивом и образцами сибирской и европейской ряпушек указывают на видовую обособленность ряпушковидного сига. Согласно значениям F_{ST} поток генов между первой митохондриальной линией баунтовского ряпушковидного сига и остальными сивами, за исключением второй гаплогруппы баунтовского ряпушковидного сига, крайне ограничен. Отрицательные значения тестов на

нейтральность эволюции во всех гаплогруппах, за исключением второй генетической линии баунтовского ряпушковидного сига, указывают на тенденцию к избытку мутаций, что может свидетельствовать о недавней экспансии и/или действии очищающего отбора. Мы полагаем, что баунтовский ряпушковидный сиг подвергся генетическому давлению со стороны пыжьяновидных сигов. При прохождении таких смещенных популяций через «бутылочное горлышко» может происходить вытеснение одного из геномов мтДНК родительских видов (Powell, 1983; Babik *et al.*, 2005 и др.).

5.2 Сиги из озера Большие Капылюши

Озеро Б. Капылюши входят в Баунтовскую систему озер. В озере обитают симпатрические сиги, известные как *C. lavaretus pidschian* и среднетычинковый пыжьяновидный сиг *C. baunti* (или *C. l. baunti*).

Симпатрические сиги из оз. Б. Капылюши достоверно различаются по числу жаберных тычинок на первой жаберной дуге (*sp.br.*, $p < 0.001$). В отличие от сигов из соседних водоемов (Доронг и Баунт) Капылюшинские сиги относятся, как и все байкальские виды сигов, к многочешуйчатым. Канонический дискриминантный анализ, показал, что выборки хорошо дифференцированы по пластическим признакам (Уилкс' $\lambda = 0.15$, $\chi^2 = 243,56$, $df = 31$, $p < 0.001$).

5.2.2 Темп роста и размерно-возрастная структура популяций

Согласно полученным данным популяция малотычинкового пыжьяновидного сига из оз. Б. Капылюши представлена долгоживущими особями. Более низким темпом роста и меньшим размерно-возрастным составом характеризуется *C. baunti*.

5.2.3 Особенности питания сигов

Основу питания малотычинкового пыжьяновидного сига из оз. Б. Капылюши составляли личинки комаров. В питании *C. baunti* главным образом были остатки веслоногих ракообразных, но встречались и остатки хирономид.

5.2.4 Изменчивость фрагмента мтДНК сигов из оз. Большие Капылюши

Филогенетическая схема, построенная для сигов из Баунтовской системы озер и дополненная гаплотипами сигов из бассейна р. Обь и Енисей сформировала три кластера с высокой степенью поддержки (Рис. 5.4а). В каждом кластере отмечается множество филогенетических линий, некоторые из них, в свою очередь тоже имеют высокую степень поддержки. Медианная сеть, построенная для всего бассейна верхней и средней Лены, демонстрирует, что, по крайней мере, шесть гаплогрупп, связанных через один-два гаплотипа. Значения тестов на нейтральность эволюции Tajima D и Фу Fs оказались близкими по величине: 0.635 ($p = 0.314$) и 5.212 ($p = 0.007$), соответственно (Рис. 5.5). Отрицательное значение F_s теста свидетельствует о демографической экспансии сигов.

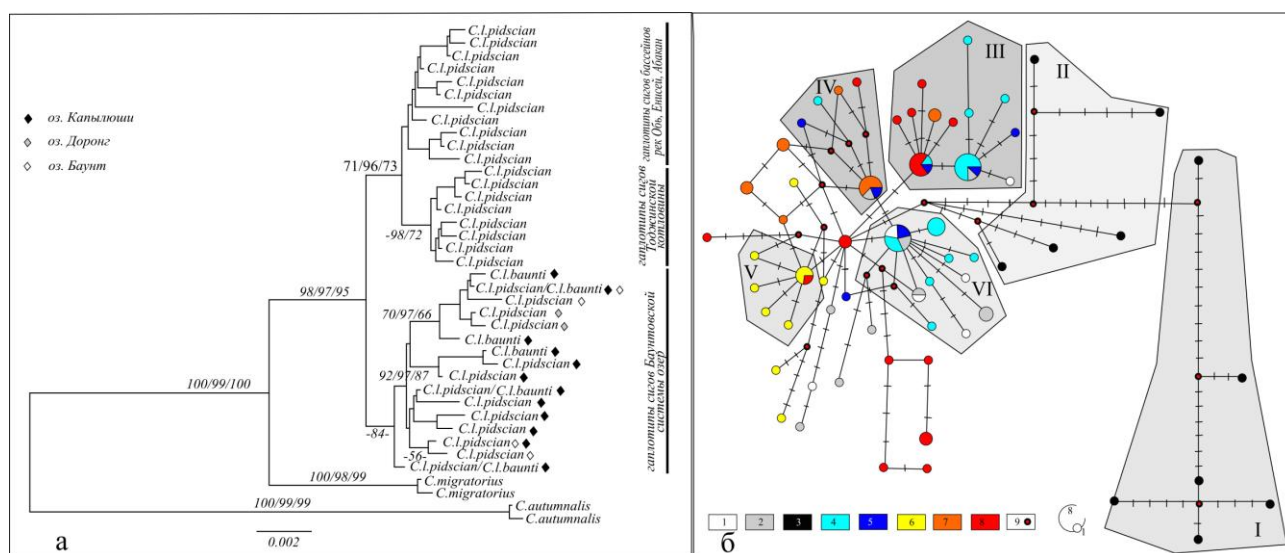
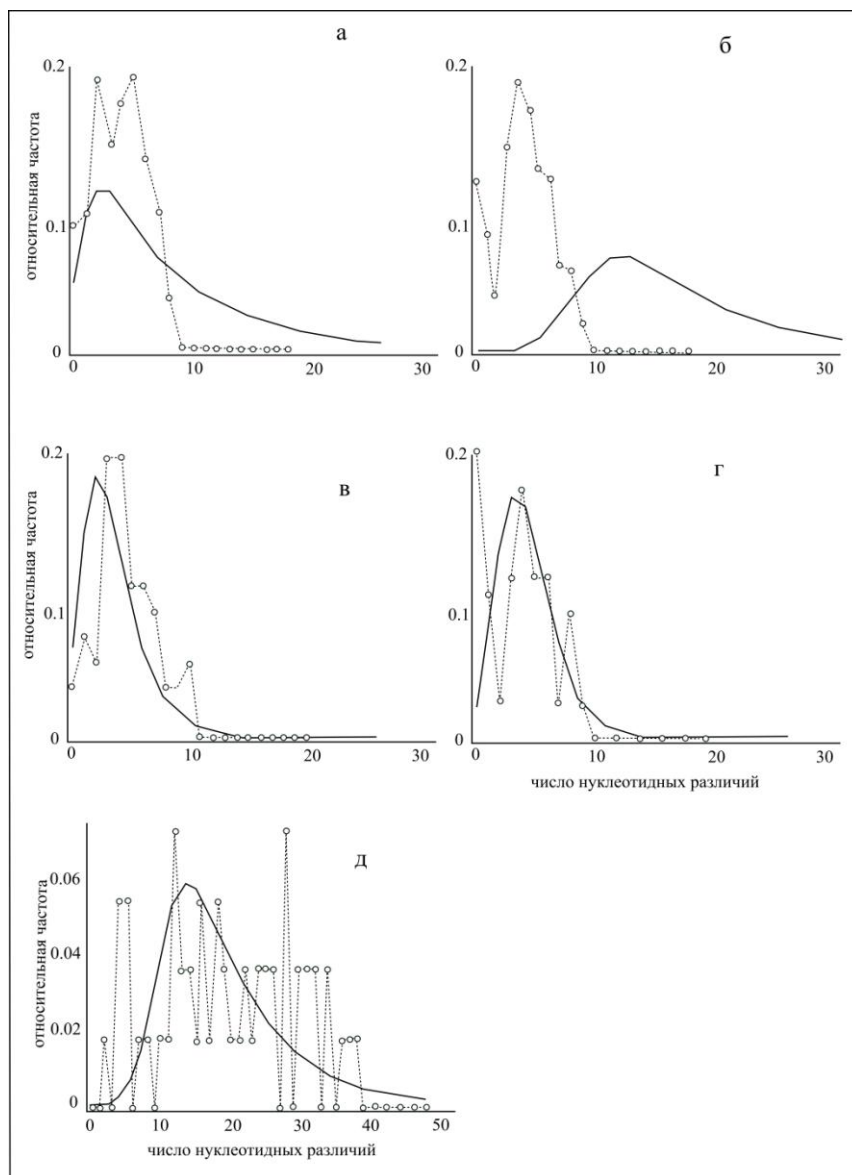


Рисунок 5.4 а – Филогенетическое древо, основанное на 1929 б.п. фрагмента 16SRNA–tRNA^{Leu}–NAD1–tRNA^{Phe}–tRNA мтДНК и отражает филогенетические отношения *C. lavaretus pidschian* и *C. baunti*. Степень поддержки соответствует NJ/ML/MrB. **б** - Медианные сети гаплотипов для сигов из бассейна верхнего и среднего течения р. Лена. Размер узла пропорционален частоте встречаемости гаплотипа. I–VI – выделенные гаплогруппы. 1 – баунтовский сиг (*C. baunti*), 2 – сиг из оз. Б. Капылюши, 3 – ряпушковидный сиг, 4 – сиги из оз. Баунт, 5 – сиги из р. Лена, 6 – сиги из оз. Б. Токо 7 – сиги из р. Витим, 8 – сиги из бассейна р. Лена, 9 – не обнаруженные гаплотипы

Во вторую (II) и шестую (VI) гаплогруппу гаплотипы ряпушковидного сига значительно удалены от всех остальных гаплотипов. Все остальные гаплотипы сигов, в том числе и гаплотипы сигов Баунтовской системы озер сильно перемешаны.



Несоответствие
распределения попарных
нуклеотидных различий
рассчитывалось для
объединенной выборки
малотычинкового сига и *S.
baunti* (Рис. 5.5 а, б).
Распределение попарных
нуклеотидных различий в
популяциях Баунтовских
симпатрических сигов
однообразно, что указывает
на общий характер
происходящих в
популяциях процессов
Анализ кривых однозначно
указывает на
интерградацию различных
форм/видов сигов.

Рисунок 5.5 – Распределение попарных нуклеотидных

различий между гаплотипами мтДНК в популяциях сигов бассейна Баунтовских озер. **а** – Баунт и Доронг, **б** – обе формы из оз. Б. Капылюши, **в** – малотычинковый сиг, **г** – среднетычинковый сиг, **д** – ряпушковидный сиг оз. Баунт. Непрерывная линия – ожидаемая частота парных различий по модели растущей численности популяции, пунктир с точками – наблюдаемая частота парных различий

Четкие отличия в распределении обнаружены для популяции баунтовской ряпушки, для которой как мы говорили выше, предполагается иной эволюционный сценарий.

Изменчивость фрагмента ITS1

При исследовании первого внутреннего транскрибируемого спейсера ITS1 было обнаружено, в Баунтовской системе обитают формы/виды сигов имеющих в

составе ITS1 tandem из двух идентичных блоков. Были обнаружены некоторые различия в структуре ITS1.

5.2.6 Миграции пыжьяновидных сигов в бассейнах крупных рек Сибири

В период таяния ледника и значительного подъема воды сига, широко распространенные в реках Сибири от истоков до устья, имели возможность мигрировать и между бассейнами больших рек Сибири (Рис. 5.6). Подтверждением тому служат гаплотипы ленских сигов, обнаруженные в бассейне р. Абакан. Данный факт подтверждается и миграциями сигов между бассейнами рек Обь и Енисей, Енисей и Лена. Отмечены общие гаплотипы в бассейнах рек р. Обь и р. Енисей и у сига-горбуна из бассейна р. Анадырь, что подтверждает расселение сигов вдоль арктического побережья, как в западном, так и в восточном направлениях.

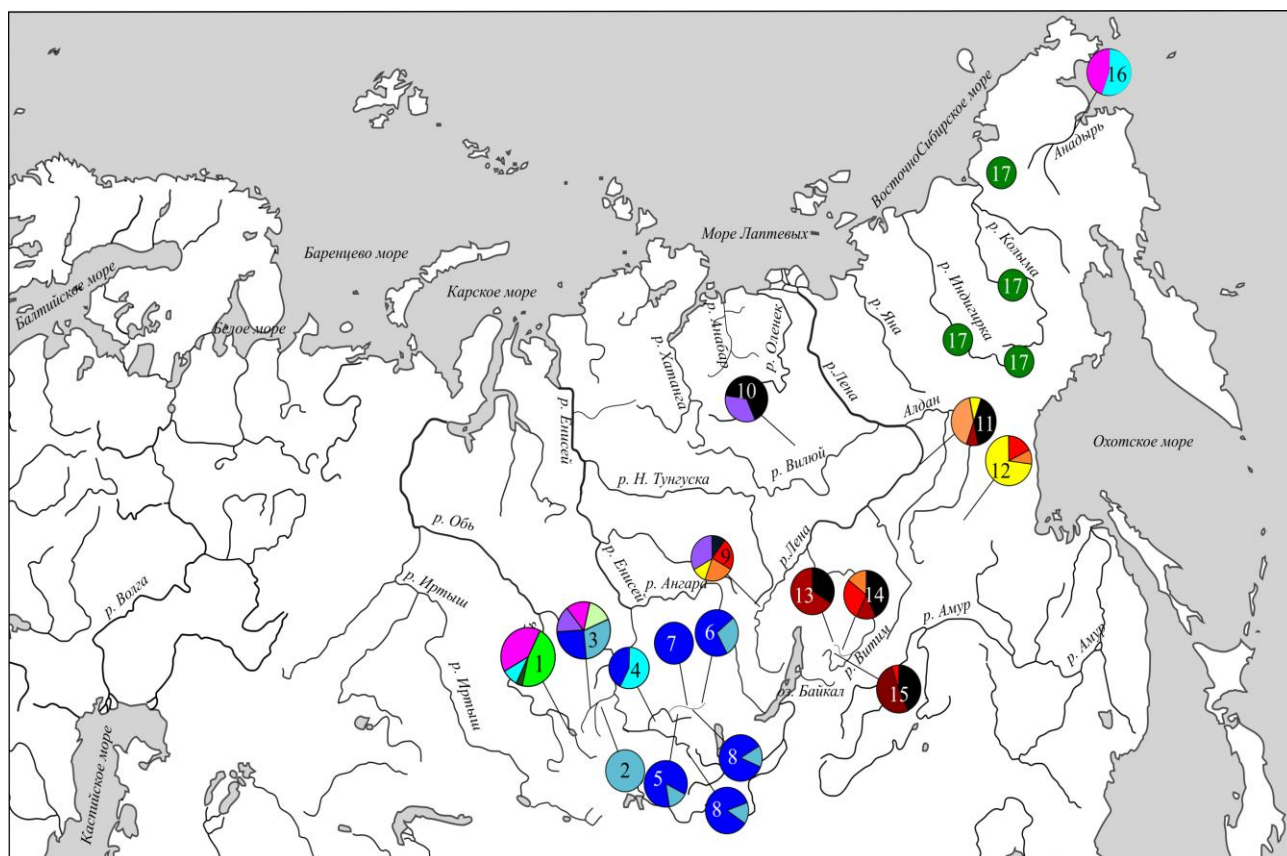


Рисунок 5.6 – Распределение гаплотипов пыжьяновидных сигов в бассейнах крупных рек Сибири: 1 – Телецкое озеро; 2 – оз. Каракуль; 3 – Р. Абакан; 4 – оз. Тоджа; 6 – оз. Додот; 7 – оз. Нойон-Холь; 8 – реки Хамсара, Б. Енисей; 9 – верхнее течение р. Лена; 10 – р. Марха; 11 – р. Буотама; 12 – оз. Б. Токо; 13 – оз. Доронг; 14 – оз. Баунт; 15 – оз. Б. Капылюши; 16 – р. Анадырь; 17 – юкагирский сиг. В анализ не включены гаплотипы сига-востряка, сига Исаченко, ряпушковидного сига из оз. Баунт

ГЛАВА 6 МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ УССУРИЙСКОГО СИГА И СИГА-ХАДАРЫ ИЗ БАССЕЙНА Р. АМУР

6.1 Сиги из бассейна р. Амур

В бассейне р. Амур обитает два вида речных сигов – уссурийский сиг и сиг-хадары занимающих близкие экологические ниши.

6.1.1 Морфологическая изменчивость

По числу жаберных тычинок оба вида относятся к малотычинковым сигам, но достоверно отличаются друг от друга по этому признаку. Что касается числа прободенных чешуй в боковой линии, то уссурийский сиг относится к многочешуйчатым сигам, тогда как сиг-хадары – к малочешуйчатым. Канонический дискриминантный анализ по пластическим признакам для четырех выборок сигов (две выборки уссурийских сигов, одна выборка сига-хадары и баунтовский пыжьяновидный сиг как внешняя группа) выявил высокую степень дифференциации между ними (Wilks' lambda = 0.027, $\chi^2 = 281.9$, df = 87, $p < 0.001$).

6.1.2 Темп роста, размерно-возрастная структура и плодовитость сигов

Популяция уссурийского сига в р. Буря представлена 11-ю возрастными группами, а в реках Хованда и Писуй – десятью. Темп линейного роста уссурийского сига в обеих выборках высокий и значительно превышает темп роста озерного пыжьяновидного сига из оз. Баунт. Темп линейного роста сига-хадары также достаточно высок и, по данным М.В. Подушко (1967), даже превышает таковой уссурийского сига.

6.1.3 Особенности питания уссурийского сига

Уссурийский сиг из р. Буря питается преимущественно воздушными формами насекомых. В содержимом пищевого комка у уссурийских сигов зарегистрированы пескоройки дальневосточной ручьевой миноги *Letheteron reissneri*. Желудки сига-хадары в летнее время были пусты.

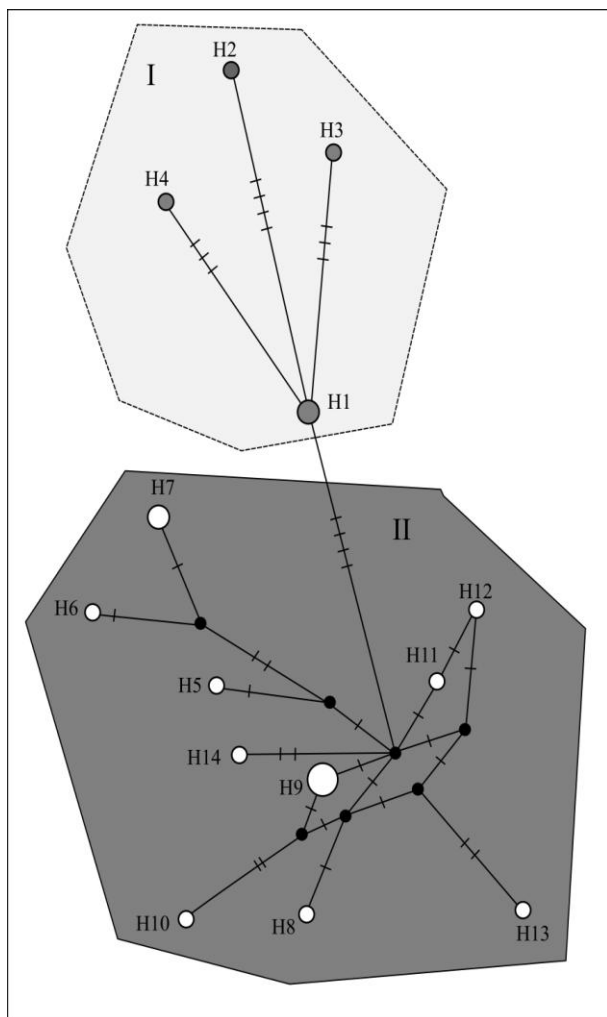


Рисунок 6.1 – Медианные сети гаплотипов 16S RNA-tRNA-Leu-NAD1-tRNA-Ple-tRNA мтДНК + ND3 для симпатрических сигов из бассейна р. Амур. Размер кружков пропорционален частоте встречаемости гаплотипа (от 1 до 3).

I – сиг-хадары (темно-серые кружки);
II – уссурийский сиг (белые кружки).
Маленькие черные точки обозначают необнаруженные, или утраченные гаплотипы.

6.1.4 Изменчивость фрагмента мтДНК

Формы/виды сигов из р. Амур сформировали несколько кластеров, один из которых объединяет уссурийского сига другой сига-хадары (Рис. 6.1). Гаплогруппы незначительно удалены друг от друга. Тесты на нейтральность эволюции в популяциях сига-хадары и уссурийского сига принимали достоверные отрицательные значения, что указывает на избыток редких мутаций и согласуется с

моделью популяционного роста. В общем анализе распределение нуклеотидных различий имеет мультимодальный характер, что не соответствует ожидаемому распределению. Расхождения между ожидаемым и наблюдаемым распределением указывают на высокую гетерогенность выборок, что, прежде всего, связано с процессами интрогрессивной гибридизации амурских сигов.

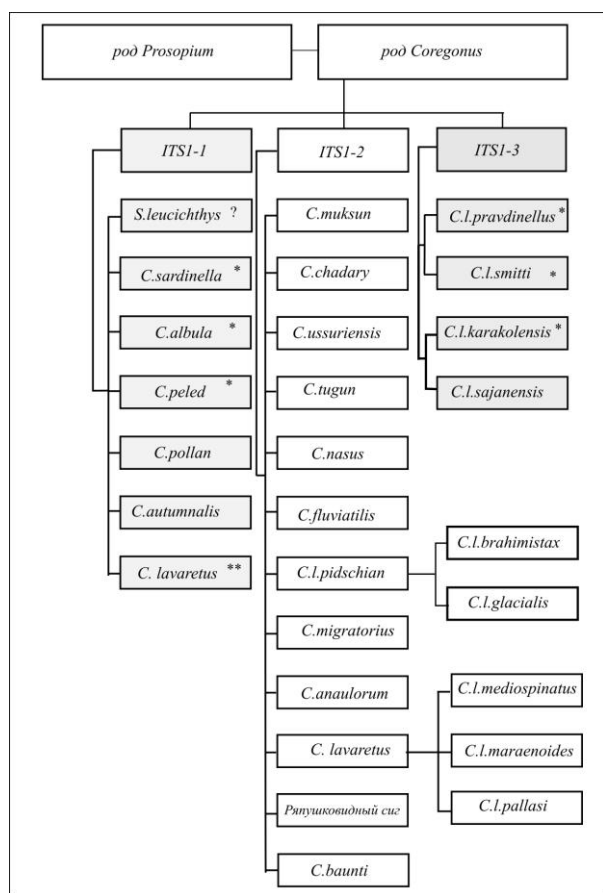
6.1.5 Изменчивость фрагмента ITS1

При исследовании первого внутреннего транскрибируемого спейсера было обнаружено, что фрагменты ITS1 уссурийского сига и сига-хадары не идентичны друг другу, хотя и относятся к группе сигов с двумя блоками в составе ITS1. Различия между формами/видами составляет одну замену

ГЛАВА 7 АНАЛИЗ ФРАГМЕНТА ITS1 ЯДЕРНОЙ ДНК НЕКОТОРЫХ ФОРМ/ВИДОВ СИГОВ ИЗ ВОДОЕМОВ СИБИРИ

Рибосомальная РНК в филогенетических взаимоотношениях используется уже давно (Avice, 1994; Sajdak, Phillips, 1997; Saidak *et al.*, 1997; Sukhanova *et al.*, 2004). Считается, что некодирующие ядерные маркеры эволюционируют медленнее, чем кодирующие митохондриальные гены. Одной из особенностей маркера ITS1 является наличие больших делеций и инсерций, число которых у сиговых рыб видоспецифично (Рис. 7.1). (Sajdak, Phillips, 1997; Sukhanova *et al.*, 2004).

7.1 Сравнительный анализ различных филогенетических схем



Реконструкция схемы

филогенетических отношений на основе больших tandemных повторов в ITS1 (66 п.н.) группирует все виды рода *Coregonus* в несколько ином порядке, чем на основе морфологических данных, или митохондриальных генов.

Рисунок 7.1 – Распределение изученных форм/видов сигов р. *Coregonus* согласно числу больших делеций в ITS1. Звездочками обозначены проблемные виды и видовые комплексы. Двумя звездочками обозначен морфологически пыжьяновидный сиг, обнаруженный в Финском заливе Балтийского моря. Знаком «?» обозначена нельма

К ранее известным формам/видам добавляется кластер сигов из водоемов Алтае-Саянской горной страны. Таким

образом, виды сигов рода *Coregonus* можно разделить в соответствии с числом повторов на несколько ITS1- форм (ITS1-1, ITS1-2, ITS1-3 формы). Результат анализа внутреннего транскрибируемого спейсера максимально приближен к результату анализа мтДНК, и отдельно группирует «омулей и ряпушек», «настоящих сигов» и «ITS1-3 формы». В первую группу (ITS1-1 форма) вошли рыбы с верхним и конечным ртом, с хищным или планктонным питанием и большим числом жаберных

тычинок на первой жаберной дуге. В ней находятся: арктический омуль сиг-поллан, американские ряпушки группы *C. artedi*, пелядь и ряпушки группы *C. albula/sardinella*, которые так же, как *C. artedi*, неоднородны по своей структуре. В эту же группу входит беренгийский омуль *C. laurettae* и нельма. Это почти все виды, ранее включенные в состав подрода *Leucichthys* и род *Stenodus*.

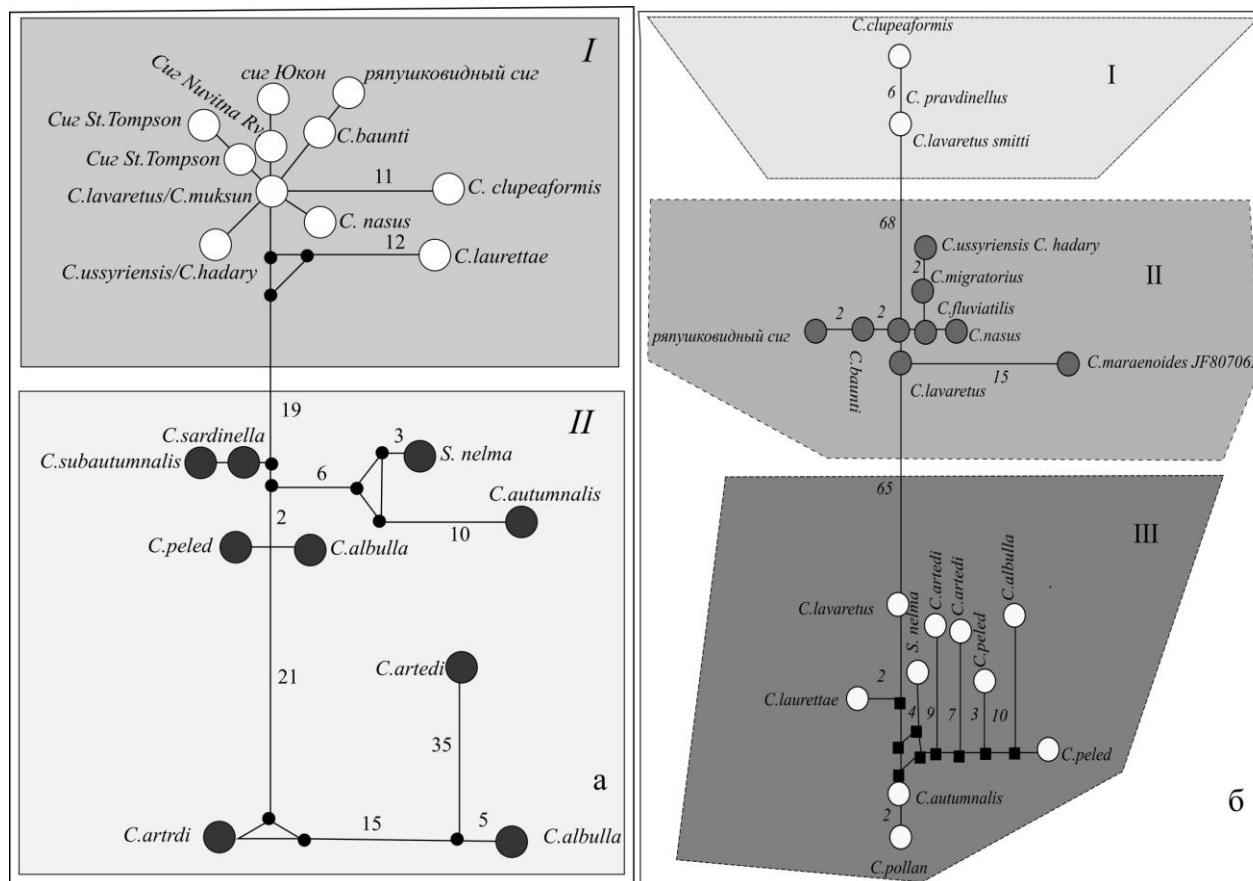


Рисунок 7.2 – а – медианная сеть, построенная на основе последовательностей в первом внутреннем транскрибируемом спейсере ITS1 методом ближайшего соседа. Кругами обозначены расположения видов и «экологических форм». Число замен обозначено над или под линией. (Согласно Л.В. Сухановой (2012), 1 и 2 группы соответствуют этапам видообразования). б – медианная сеть, построенная на основе делеций и замен в первом транскрибируемом спейсере (ITS1) методом ближайшего соседа. Кругами обозначены расположения видов и «экологических форм». На линии или под линией обозначено число замен

Настоящие сиги вошли во вторую группу (ITS1-2 форма). В центре группы находится пыжьяновидный сиг (в нашей работе ленского происхождения). К нему примыкают *C. baunti*, включая все формы сигов из Баунтовской системы озер, в том числе и ряпушковидный сиг из оз. Баунт. В этой группе находится европейский сиг, чир и сиг Исаченко. В состав пыжьяновидного сига из р. Лена вошли муксун и обе митохондриальные формы сига-вострыка. С чиром тесно связан байкальский омуль и

симпатрические сиги из р. Амур. Телецкие симпатрические сиги (ITS1-3 форма) удалены от ленского пыжьяновидного сига (68 мутаций), который является центром второй группы. С ними связана одна из «экологических форм» американского сельдевидного сига (*C. clupeaformis*) из оз. Нипигон (Рис. 7.2 б). Сравнение различных филогенетических ITS1 и мтДНК схем с нашей точки зрения дополняют друг друга. Анализ ITS1 фрагмента яДНК вносит свой вклад в филогению сиговых рыб в виде группы ITS1-3 форм/видов сигов. Согласно структуре яДНК пыжьяновидные сиги проявляют себя как высоко изменчивая и сложная в таксономическом отношении группа рыб. Низкую дифференциацию различных мтДНК линий можно объяснить регулярным прохождением некоторых популяций сигов сквозь «бутылочное горлышко» с замещением анцестральной мтДНК на донорскую. Филогенетические реконструкции по результатам анализов ITS1 яДНК демонстрируют высокое сходство с таковыми, полученными на основе митохондриальных маркеров. В то же время, анализ ITS1 выявил скрытую, ранее обнаруживаемую только с помощью морфологического или аллозимного анализов ITS1-3 группу сигов. Ранние исследования показали, что насыщение митохондриальных геномов наступает за период 15-20 млн. лет. В течение этого отрезка времени эволюция рода, оцененного по мтДНК, не должна противоречить эволюции рода, оцененного с помощью ядерных маркеров. Согласно нашим данным эволюция рассматриваемых форм/видов может быть оценена в половину и меньше предложенного срока.

ГЛАВА 8 ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ (НА ОСНОВЕ ГЕНА ND1 мтДНК) НЕКОТОРЫХ ФОРМ СИГОВ ПОДВИДА *COREGONUS LAVARETUS* *PIDSCHIAN* ИЗ ВОДОЕМОВ СИБИРИ

8.1 Современный видовой состав сигов р. *Coregonus* Евразии

Видовой состав р. *Coregonus* в водоемах Евразии включает в себя 12 общепризнанных видов. Три вида обитают в водоемах Европы: сиг обыкновенный (*C. lavaretus*), европейская ряпушка (*C. albula*), и сиг-поллан (*C. pollan*). Ареал остальных приурочен к водоемам Сибири и Дальнего Востока. К ним в настоящее время относятся сибирская ряпушка, пелядь (*C. peled*), арктический омуль (*C. autumnalis*), байкальский омуль, (*C. migratorius*), тугун (*C. tugun*), чир (*C. nasus*), муксун (*C.*

muksun), уссурийский сиг, сиг-хадары. Кроме этих сегов в качестве видов некоторые авторы рассматривают еще ряд «экологических форм» (Карасев, 1987; Черешнев, 1996; Решетников, 2013; Бочкарев и др., 2017). Исследования популяции сига-востряка из бассейна р. Анадырь выявили три различные филогенетические линии. При этом две из них принадлежат местному пыжьяновидному сигу (сиг-горбун), а третья является видоспецифичной и принадлежит сигу-востряку (Baldina *et al.*, 2007; Бочкарев и др., 2017). Анализ мтДНК сига Исаченко подтвердил его видовую обособленность (Смирнов и др., 2009; Бочкарев и др. 2017). Изучение мелкого ряпушковидного сига *C. sardinella baunti* из оз. Баунт, показало, что он относится к неопisanному и достаточно древнему виду сеговых рыб (Bochkarev *et al.*, 2013).

7.1.2 Филогенетические взаимоотношения сегов р. *Coregonus*

Реконструкция филогенетических взаимоотношений между гаплотипами сегов рода *Coregonus* по гену ND1 мтДНК показала, что все они разделились на одиннадцать (без учета сига-валька (*P. cylindraceum*) и нельмы) равноценных кластеров с высокими поддержками ветвей (Рис. 8.1). Гаплотипы сига-валька образуют базальную ветвь и удалены от гаплотипов нельмы, которые расположены в основе рода *Coregonus*. Оба вида образуют кластеры с высокой степенью поддержки. Сходство топологии кластеров и неразрешенность их в узлах ветвления свидетельствует об одновременном обособлении клад от предковой группы. В.В. Смирнов с соавторами (2009) определяет время дивергенции как 3-1.5 мл. лет и связывает время возникновения видов с двумя глобальными плейстоценовыми похолоданиями.

8.2.1 Изменчивость митохондриальной ND1 мтДНК

Практически все гаплогруппы различных видов/экологических форм сегов характеризовались высокими значениями генетического полиморфизма. Генетические дистанции между родами *Stenodus* и *Coregonus* при их сравнении с сегом-вальком рода *Prosopium* изменяются от 16% до 17. 8%. В пределах видов р. *Coregonus* значения генетических дистанций изменяются от 1.4% до 6.1%. Наибольшие различия обнаружены при сравнении арктического омуля и тугуна –

6.3%; наименьшие – при сравнении байкальского омуля и сига Исаченко – 1.4%. Различия между сигом и другими видами сигов родов *Coregonus* и *Stenodus* изменяются от 1.8% с (*C. clupeaformis*) до 5.1% с (*S. l. nelma*). Дистанции между сигом-востряком и остальными ситами варьируют от 2.6% (*C. fluviatilis*) до 6.2% (*S. l. nelma*). Дистанции между сигом Исаченко и остальной группой изменяются от 1.4% (*C. migratorius*) до 4.7% (*S. l. nelma*).

7.3 Сравнительный анализ различных филогенетических схем

Гаплогруппы различных видов сигов р. *Coregonus* по разным генам мтДНК представляются нам равноудаленными друг от друга (Рис. 8.1). Сиг-востряк и сиг Исаченко равноудалены как друг от друга, так и от группы общепризнанных видов р. *Coregonus*. Следует отметить высокое сходство филогенетических схем, полученных в результате исследования различных белок кодирующих генов мтДНК – ND1 и *cyt b*. Медианная сеть гаплотипов для большей части исследуемых сигов Евразии выявила тесную связь гаплотипов сигов из водоемов Западной Сибири, бассейна р. Енисей с альпийскими и с бóльшей частью гаплотипов сигов из Балтийского и Северного морей (гаплогруппа III). Гаплогруппа (II) включает в себя гаплотипы сигов из бассейна р. Лена. Первая гаплогруппа состоит из гаплотипов сигов из бассейнов Северного и Балтийского морей. В двух сибирских группах гаплотипы сигов сильно смешаны. Гаплотипы сига-востряка, сига Исаченко, уссурийского сига и сига-хадары формируют отдельные кластеры (V-VIII), удаленные от ленской (II) гаплогруппы (Рис. 8.2).

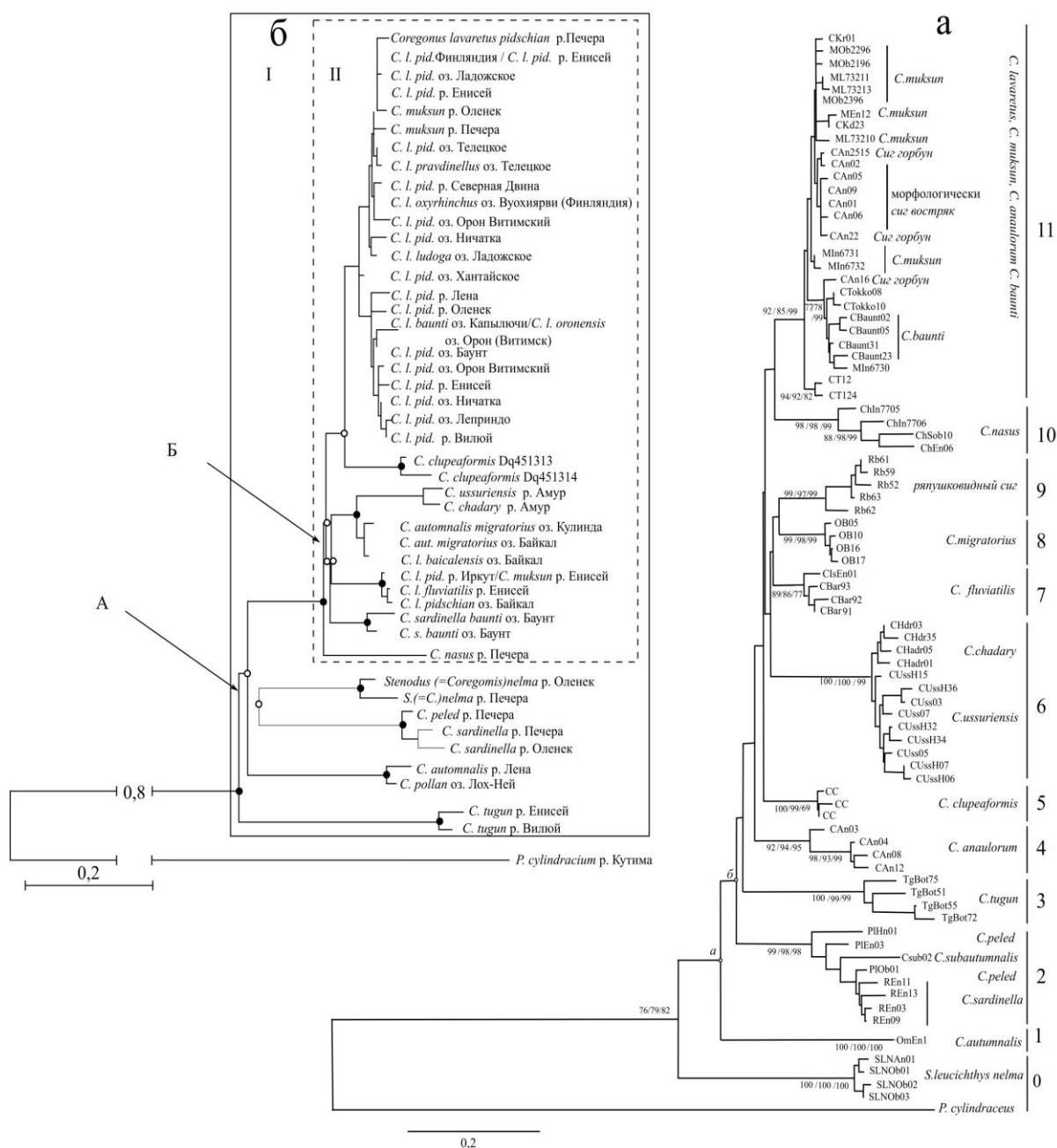


Рисунок 8.1 – Схема филогенетических отношений сиговых рыб рода *Coregonus*, построенная на основе нуклеотидных последовательностей **а** – гена ND1 и **б** – *cyt b* (Смирнов и др., 2009). В узлах ветвления указаны значения бутстрэп поддержки и апостериорной вероятности (NJ/ML/BI). 0 – сиг-валек, нельма 1 – омуль р. Енисей, 2 – пелядь, ряпушка, пенжинский омуль, 3 – тугун, 4 – сиг-востряк, 5 – американский сельдевидный сиг, 6 – уссурийский сиг, сиг-хадары, 7 – сиг Исаченко, 8 – байкальский омуль, 9 – баунтовский ряпушковидный сиг, 10 – чир, 11 – муксун, сиг телецкий, баунтовский сиг, пыжьяновые гаплотипы сига-востряка, сиг-горбун.

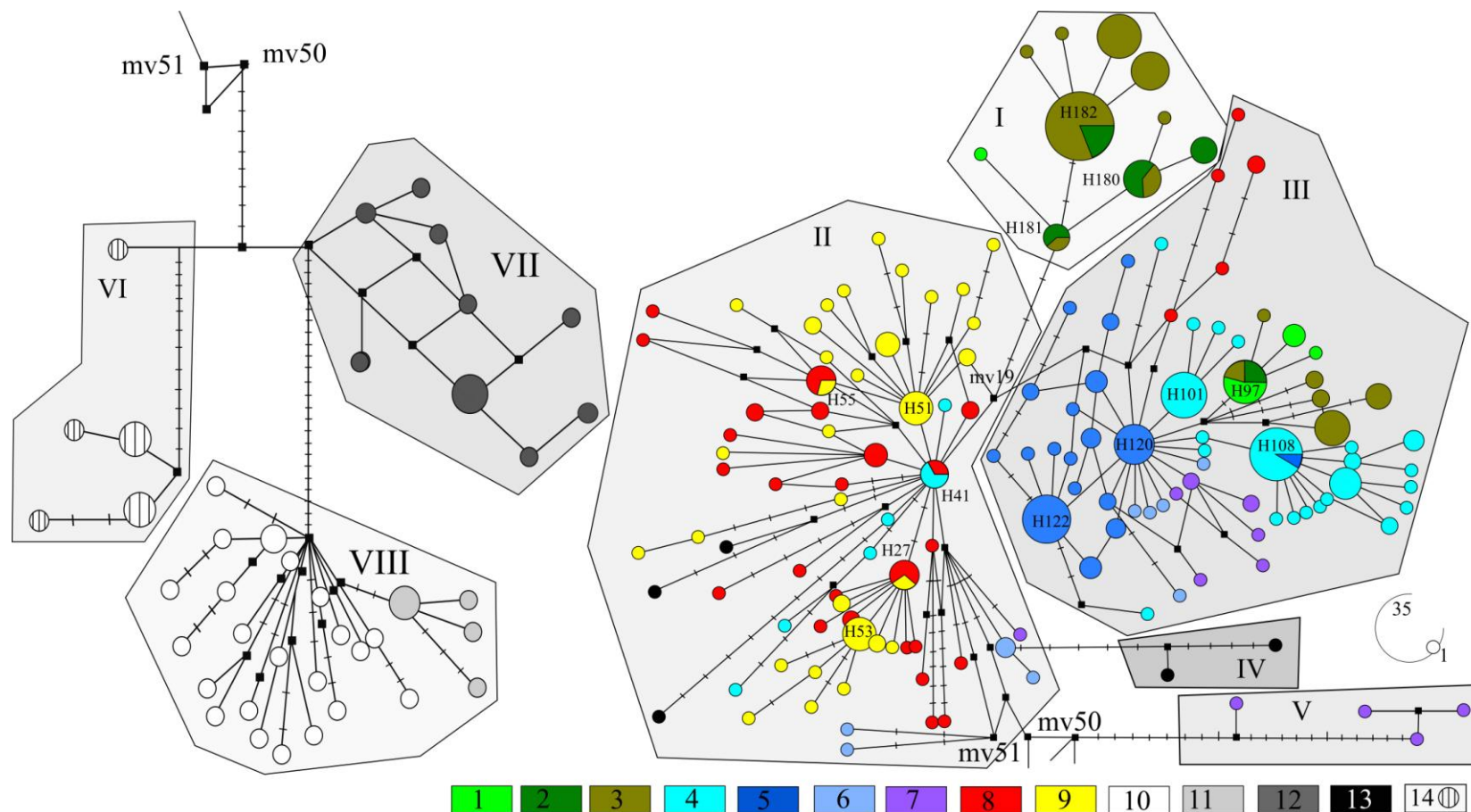


Рисунок 8.2 – Медианные сети гаплотипов на основе фрагмента 16S rRNA-tRNA-Leu-NAD1-tRNA-Ile-tRNA мтДНК для сигов Евразии. I-VIII гаплогруппы. 1 – гаплотипы сигов из альпийских озер; 2 – *C. oxyrhynchus*; 3 – *C. lavaretus* (Балтика); 4 – Телецкое озеро; 5 – Б. Енисей; 6 – реки Сось, С. Сосьва; 7 – сиг-востряк; 8 – р. Лена; 9 – Баунтовская система озер; 10 – уссурийский сиг; 11 – сиг-хадары; 12 – сиг Исаченко; 13 – ряпушковидный сиг (оз. Баунт); 14 – сельдевидный сиг. Гаплогруппы IV, V, VII, VIII представлены экологическими формами сигов, видовой статус которых подтвержден с помощью анализа мтДНК. Размер кружков пропорционален частоте встречаемости гаплотипа

ОБСУЖДЕНИЕ

Число жаберных тычинок как основной систематический признак. До последнего времени систематика сигов рода *Coregonus* строилась на основе числа жаберных тычинок на первой жаберной дуге. В то же время существовала и альтернативная гипотеза, согласно которой этот признак считался высоко адаптивным и подходящим для решения подобных задач. Предпосылкой к такому заключению служит то, что жаберные тычинки является частью жаберно-челюстного аппарата, который, находится под давлением естественного отбора. Недавно было обнаружено, что число жаберных тычинок в популяции может изменяться за довольно короткий промежуток времени. На основе незначительных различий в величине данного признака было ошибочно описано множество экологических форм и подвигов сигов (например, сиг Исаченко и сиг-пыжьян). Что касается числа прободенных чешуй в боковой линии, было показано, что использование этого признака выявляет случаи вторичной интерградации. Основываясь на собственных наблюдениях, мы полагаем, что данный признак близок к эволюционно нейтральному.

Морфологический анализ собственного однотипно взятого и обработанного материала подтвердил, что все ранее описанные другими авторами южно-сибирские симпатрические формы сигов хорошо различаются друг от друга и имеют собственный морфооблик. Благодаря результатам этого анализа часть вопросов относительно морфологической дифференциации самых спорных видов сигов, таких как сиг-востряк, сиг-горбун, сиг-пыжьян, сиг Исаченко, телецкий сиг и сиг Правдина, могут быть сняты. **Генетический анализ.** Анализ мтДНК форм/видов сибирских сигов показал, что речные симпатрические сии, как правило, хорошо отличаются друг от друга. В то же время, озерные симпатрические сии по структуре мтДНК могут быть как идентичны друг другу (сии из Телецкого озера), так и отличаться друг от друга (баунтовский ряпушковидный сиг). В целом большинство «экологических форм сигов» различаются от ранее описанных, «хороших» видов сигов на уровне 2.0%. Анализ ITS1 ядерной ДНК группирует виды в пределах рода согласно числу повторов в структуре рибосомальной ДНК.

Происхождение экологических форм. На происхождение *современных* экологических форм существует несколько точек зрения.

1. Предполагается, что симпатрические экологические формы произошли от какой-то одной, ранее в этот водоем заселившейся (Правдин, 1954; Шапошникова, 1977а, 1977б; Медников и др., 1977; Решетников, 1980; Steinmann, 1950а,б, 1951; Gasowska, 1960). Близкой точки зрения придерживается К. Østbye с соавторами (Østbye *et al.*, 2006). С помощью молекулярно-генетических методов было показано, что разные формы сигов из одного водоема, за небольшим исключением, почти всегда принадлежат (по мтДНК) к одной филогенетической линии ми (Østbye *et al.*, 2005). На основании чего был сделан вывод, что их формообразование происходит независимо в каждом отдельно взятом водоеме.

2. Согласно второй точки зрения, большая часть симпатрических экологических форм образовалась в результате встречного расселения, но все они являются внутривидовыми группами или видами (Thienemann, 1922; Jarvi, 1928; Svårdson, 1952, 1957, 1979, 1998; Правдин, 1954; Dottrens, 1959; Himberg, 1970; Китаев, 1976, 1981, 1983; Шапошникова, 1977а, б; Решетников, 1980; Мамонтов, 2000; Østbye *et al.*, 2005; Østbye *et al.*, 2006; Kottelat, Freyhof, 2007). Необходимо отметить, что большинство авторов были весьма осторожны в своих высказываниях и не настаивают на собственной концепции, допуская альтернативные точки зрения. И.Б. Книжин (2008, 2009), изучая многочисленные формы/виды хариусов, склонялся к их аллопатрическому происхождению. Генетический анализ, проведенный для большого числа популяций сигов из водоемов северо-запада Европы показал, что почти все симпатрические сиги имеют полифилетическое происхождение (Østbye *et al.*, 2005). Следует отметить, что **отсутствие значимых различий** между выборками по мтДНК не является решающим аргументом в пользу недавнего формообразования. Всегда возможен горизонтальный перенос мтДНК, маскирующий истинный возраст и высокий уровень дифференциации исследуемых форм/видов по ядерной ДНК.

Соответствие морфологической и генетической изменчивости в различных формах/видах сигов. При изучении симпатрических сигов из водоемов Сибири было выяснено, что в некоторых случаях внешний облик сигов не соответствует их структуре мтДНК. При изучении баунтовского ряпушковидного сига было обнаружено несоответствие в 50%. Близкое несоответствие было обнаружено при изучении сигов реки Анадырь, Анабар, оз. Кутарамакан. Данный факт позволяет говорить о значительной степени гибридизации у некоторых дистантных форм/видов

сигов. Можно предполагать, что дальнейшие подробные изучения других видов сиговых рыб так же выявят значительную гибридизацию.

Происхождение современных форм/видов сигов группы *C. lavaretus*. Исследования изменчивости мтДНК различных форм/видов сигов показало что, значительные морфологические различия, обнаруженные между экологическими формами сигов, не всегда сопровождаются изменениями в структуре мтДНК. При изучении морфологически хорошо дифференцированных озерных симпатрических сигов из водоемов Южной Сибири было обнаружено, что они имеют идентичную (или близкую к таковой) мтДНК. Речные симпатрические пары (сиг-горбун – сиг-востряк, уссурийский сиг – сиг-хадары, сиг Исаченко – сиг-пыжьян, сиг-пыжьян – ледниково-равнинный сиг) наоборот, несмотря на отсутствие, ярко выраженных различий по меристическим признакам, генетически дифференцированы. Такое поведение признаков очевидно связано с происхождением и историей дифференциации этих форм/видов. Нам представляется, что происхождение **современных** дистантных форм/видов сигов в Сибири, обусловлено в первую очередь их встречным расселением и гибридизацией (Рис. 5.7, 8.2). Согласно этой гипотезе, аллопатрические популяции/формы/виды сигов, при встречном расселении взаимодействуют друг с другом, в результате чего образуется множество гибридных форм (*гибридный рой*), которые в дальнейшем, подвергаются естественному отбору, формируя сестринские таксоны (Боркин, Литвинчук, 2013; Kagawa, Seehausen, 2020). Данному предположению есть некоторые косвенные доказательства.

1. Рассматривая филогенетическую схему, построенную на основании анализа фрагмента генов 16S RNA-tRNA-Leu-NAD1-tRNA-Ile-tRNA мтДНК, мы отмечаем, что сиг-востряк из реки Анадырь включает в себя две (или три) митохондриальные линии. Часть его гаплотипов **видоспецифична**, вторая/третья часть принадлежит пыжьяновидным сигам из популяций, населяющих смежные районы (Бочкарев и др., 2017).
2. При изучении ряпушковидного сига из Баунтовских озер обнаружено, что часть особей этого вида имеет **видоспецифичную** мтДНК, другая часть имеет мтДНК, пыжьяновидных сигов местных форм/популяций (Bochkarev *et al.*, 2013).

3. Известно, что часть популяции сига Исаченко имеет **видоспецифичную** мтДНК, другая часть популяции несет мтДНК, принадлежащую байкальскому омулю, обитающему с ним симпатрично (Смирнов и др., 2009).
4. У муксуна и пеляди **не обнаружено собственной** мтДНК. Во всех исследованных группах муксунов и пеляди различных бассейнов рек, присутствует только мтДНК пыжьяновидных сигов (муксун) или ряпушек (пелядь). Данный факт позволяет предположить замещение анцестральной мтДНК на донорскую, как это обнаружено у симпатрических сигов р. Анадырь (Бочкарев и др., 2017).
5. По аналогии следует сделать предположение, что и с большинством других форм/видов сигов, происходили сходные процессы горизонтального переноса мтДНК.

Необходимо отметить, что во всех вышеперечисленных примерах речь идет о настоящих видах, имеющих как морфологические, так и генетические различия. При анализе нуклеотидных последовательностей обнаружили (сиги оз. Баунт), что инвазивная мтДНК, в некоторых случаях, хоть и близка по своей структуре митохондриальной ДНК местных сигов, но не идентична ей (Bochkarev *et al.*, 2013). Из этого следует, что после краткого периода гибридизации сигов с утратой видоспецифичной мтДНК и замещением ее на инвазивную, в дальнейшем формы/виды эволюционируют независимо.

Как пример простого формообразования можно привести популяционную структуру малотычинковых и малочешуйчатых сигов из р. Оленек.

В устье р. Оленек обитают формы/виды сигов, идентичные сига из соседних регионов. Однако в среднем течении реки обнаружена форма, отличная от обеих форм из устья реки. Мы полагали, что в среднем течении р. Оленек будет обитать речной сиг типа *C. l. pidschian* n. *brachymystax*. Однако анализ мтДНК показал, что изучаемая форма относится к ледниково-равнинным сигам *C. l. pidschian* n. *glacialis*, более приспособленным к жизни в озерах и лиманах. Но аллозимный анализ этих же особей отнес их к речной форме/виду сигов *C. l. pidschian* n. *brachymystax*. В результате был сделан вывод о гибридной природе популяции сигов из среднего течения р. Оленек (Бочкарев и др., 2021).

Систематика некоторых экологических форм. Обсуждение вопросов систематики сигов не являлось *приоритетной задачей* наших исследований. Как мы и говорили, что относительно видового состава р. *Coregonus* существуют достаточно противоречивые точки зрения. В основном противоречия касаются комплексов *C. lavaretus* и *C. albula/sardinella*.

В свете результатов молекулярно-генетических исследований группа *C. lavaretus* выглядит не однозначно. Еще более неоднозначно выглядит внутривидовая структура одного из его *подвидов* – сига-пыжьяна. В его составе обнаружено несколько форм/видов сигов, дистантных как по морфологическим, так и по генетическим характеристикам. В связи, с чем *ареал* этого подвида, должен быть значительно уменьшен.

Исследование сиговых рыб посредством анализа первого транскрибируемого спейсера ядерной ДНК выявило новые, не противоречащие митохондриальным или морфологическим схемам детали естественной организации рода, позволяющего структурировать род *Coregonus* на несколько внутривидовых групп. Это в первую очередь рыбы, относящиеся к группе ряпушек и омулей. В иностранных источниках они обозначены как «*cisco*». Остальные формы/виды пыжьяновидных сигов, за исключением сигов бассейна Б. Енисея и Телецкого озера относятся к группе «настоящих» или пыжьяновидных» (по Ю.С. Решетникову) сигов «*pidschian-like*». К третьей группе относятся сиви Алтае-Саянской горной страны. Близкие по структуре ITS1 к ним сиви обитают в американских водоемах. По морфологическим, аллазимным и генетическим (ITS1) характеристикам наиболее дистантная группа форм сигов из бассейна верхнего и среднего течения р. Енисея и Телецкого озера. В среднем течении р. Енисей и оз. Байкал обитает сиг Исаченко, хорошо отличающийся от всех остальных форм/видов сигов, как по морфологическим, так и генетическим характеристикам. В бассейнах рек Анадырь и Пенжина обитает оригинальная пара симпатрических сигов (сиг-востряк, сиг-горбун), имеющих морфологические и генетические различия.

Периоды видообразования пыжьяновидных сигов в водоемах Европы и Азии. В своей работе Л.В. Суханова (2012) пишет о двух периодах видообразования сигов, произошедших от 2.82 до 2.48 и от 1.75 до 1.45 млн. лет назад (Williams и др., 1997) и на основании этого приводит схему видообразования, состоящую из двух групп видов

с различной степенью дифференциации. Наши результаты анализа мтДНК и ITS1 фрагмента подтверждают существование двух периодов видообразования, демонстрирую относительную древность ряпушковидного сига и сига-востряка. В то же время, A. Crete-Lafreniere (2012) с соавторами указывает на более раннее происхождение рода *Coregonus*, что несколько противоречит нашим выводам.

ВЫВОДЫ

1. Широко распространенный полиморфный вид *C. lavaretus* s.l. и его подвид *C. C. lavaretus pidschian* является компромиссом, принимаемым по умолчанию в связи с недостатком морфологических и генетических данных относительно происхождения и расселения его филогенетических форм/линий. По мере накопления объективных данных о его составляющих, этот комплекс неизбежно будет подвергаться ревизии. Все формы/виды сигов, ареалы которых находятся за пределами типового ареала, нуждаются в проверке по морфологическим, экологическим и генетическим признакам на предмет соответствия *C. lavaretus pidschian* (Gmelin, 1789).

2. На основании морфогенетического анализа из состава подвида *C. l. pidschian* можно обоснованно вывести четыре «экологических формы» сигов и в соответствии с генетическими данными рекомендуется рассматривать их в качестве полноценных видов: *C. l. pidschian* n. *fluviatilis* – сиг Исаченко из бассейна оз. Байкал и Енисей; *C. l. pidschian* n. *anaulorum* – сиг-востряк из бассейнов рек Анадырь и Пежина; сиг телецкий – *C. l. pidschian* n. *smitti* и сиг Правдина *C. l. pidschian* n. *pravdinellus* бассейна Телецкого озера. Баунтовский ряпушковидный сиг из оз. Баунт требует таксономического описания.

3. Вторичный контакт близкородственных форм/видов сигов, как правило, приводит к замене у одного из видов видоспецифичной мтДНК на партнерскую. При этом сохраняется их морфологическая обособленность, и накопление замен в мтДНК в дальнейшем продолжается независимо.

4. Происхождение форм/видов сигов в оз. Баунт связано с гибридизацией ряпушковидного сига с сигами ленского происхождения, которые проникли в систему Баунтовских озер в период перераспределения гидрографической сети Байкальской рифтовой зоны.

5. Анализ первого внутреннего транскрибируемого спейсера подтверждает ранее обоснованное структурирование р. *Coregonus* на несколько подродов.

6. Молекулярно-генетические исследования пыжьяновидных сигаев из водоемов Сибири свидетельствуют о том, что большинство крупных горных озер представляют собой ледниковые рефугиумы, в которых до последнего времени сохраняются исходные формы/виды сигевых рыб.

7. У большинства современных популяций сигаев число жаберных тычинок на первой жаберной дуге в большей степени отражает результаты гибридизации между различными формами/видами и действия стабилизирующего отбора в конкретных экологических условиях, чем родственные отношения. Число чешуй в боковой линии, как эволюционно нейтральный признак, отражает филогенетические связи в большей степени, чем число жаберных тычинок.

8. Географическое распространение многочиселуйчатых форм/видов пыжьяновидных сигаев в сибирских водоемах отражает результат гибридизации сигаев сибирского и байкальского происхождения. Все популяции многочиселуйчатых форм сигаев в водоемах Сибири расположены по краям ареалов сигаев Байкальского происхождения.

Статьи по теме диссертации, опубликованные в изданиях, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве науки и образования Российской Федерации:

Статьи в отечественных журналах:

1. Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. Морфобиологическая и экологическая дифференциация симпатрических сигаев рода *Coregonus* из Телецкого озера // Зоол. журн. 2006. № 8. С. 950–958. (Scopus)

2. 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. (WOS Core Collection)

3. Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. Популяционная структура сига–пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) в озерах Тоджинской котловины и в верхнем течении реки Б. Енисей (Республика Тыва) // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 1. С. 47–60. (Scopus)

4. Бочкарев Н.А., Романов В.И. Межгодовая изменчивость пластических признаков у некоторых видов рыб из различных экосистем // Вестн. Северо–Восточного науч. центра ДВО РАН. 2009 а. № 1. С. 49–56.

5. Бочкарев Н.А. Межгодовая изменчивость биологических признаков у симпатрических сигаев Телецкого озера // Вестн. Северо–Восточного науч. центра ДВО РАН. 2009 б. № 3. С. 40–45.

6. Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. Морфологическая изменчивость сига–пыжьяна в водоемах верхнего течения рек Обь и Енисей. Возможные пути расселения // Изв. Иркутск. гос. ун-та. 2009 в. Т. 2. № 2. С. 23–26.

7. **Бочкарев Н.А.**, Зуйкова Е.И. Популяционная структура и возможные пути дифференциации сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) в Додотских озерах Тоджинской котловины // Сибирск. экол. журн. 2010. № 1. С.41–55.

8. Зуйкова Е.И., **Бочкарев Н.А.** Популяционная и межвидовая морфологическая изменчивость видов рода *Daphnia* o.f. Müller 1785 (Cladocera, Daphniidae) // Зоол. журн., 2016. Т. 95. №7. С. 805–814. doi:10.7868/S0044513416050160. (Scopus)

9. Романов В.И., Зуйкова Е.И., **Бочкарев Н.А.** Морфологическая и экологическая дифференциация симпатрических сигов рода *Coregonus* из оз. Таймыр // Сибирск. экол. журн. 2016. № 9. С. 290–296. doi:10.15372/SEJ20160306.

10. **Бочкарев Н.А.**, Зуйкова Е.И., Соловьев М.М. Вторичная интерградация различных форм сигов (*Coregonus lavaretus sensu lato*, Coregonidae) в водоемах Алтае-Саянской горной страны // Экологическая генетика. 2017. Т. 15 №2. С. 31-43. doi:10.17816/ecogen15231-43. (Scopus)

11. **Бочкарев Н.А.**, Зуйкова Е.И., Политов Д.В. Таксономический статус и происхождение некоторых экологических форм сигов вида *Coregonus lavaretus* (L.) из водоемов Сибири // Генетика. 2017. Т. 53. №8. С. 922–932. doi:10.7868/S0016675817080033.

12. **Бочкарев Н.А.**, Зуйкова Е.И., Пестрякова Л.А., Захаров Е.С., Романов В.И., Соколов В.В., Политов Д.В. Сиг-пыжьян (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) реки Анабар // Генетика. 2018. Т. 54. № 9. С. 1–11. doi:10.1134/S0016675818090047.

13. **Бочкарев Н.А.**, Зуйкова Е.И., Романов В.И., Черданцев И.А., Беглецов О. А., Захаров Е.С., Ушницкая Л.А., Осипова Н.Н., Пестрякова Л.А. Морфологическая и генетическая изменчивость симпатрических сигов комплекса *Coregonus lavaretus pidschian* из озера Кутарамакан Хантайской гидросистемы (полуостров Таймыр) // Генетика. 2020. Т. 56. №5. С.1–13. doi:10.31857/S0016675820050033.

14. **Бочкарев Н.А.**, Сендек Д.С., Зуйкова Е.И., Пестрякова Л. П., Захаров Е. С., Захарова Н.Н., Корякина Л.П., Политов Д.В. Популяционная структура и происхождение некоторых экологических форм *Coregonus lavaretus pidschian* из р. Оленек // Генетика. 2021. Т. 57. № 7. С. 1–13. doi: 10.31857/S00166758 21070 043.

Статьи в зарубежных рецензируемых журналах, индексирующихся в системе WOS Core Collection, Scopus Web of science:

15. **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 // Evolutionary Ecology. 2011. V. 25. P. 557–572. doi: 10.1007/s10682-010-9437-7. (Scopus, WOS Core Collection)

16. Zuykova E.I., **Bochkarev N.A.**, Katokhin A.V. Identification of the *Daphnia* species (Crustacea: Cladocera) in the lakes of the Ob and Yenisei River basins: morphological and molecular phylogenetic approaches // Hydrobiologia. 2013. V. 715 pp. 135-150. doi: 10.1007/s10750-012-1423-3 . (Scopus, WOS Core Collection)

17. **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. 189/3. P. 193–207. doi:10.1127/fal/2016/0801. (Scopus, Web of science)

18. Sendek D.S., **Bochkarev N.A.**, Zuykova E.I. Politov D.V., Wanzenböck J., Himberg M., Titov S.F. Secondary contact of various form/species of *Coregonus lavaretus* complex with arctic ciscoes in the Eastern Baltic Sea // Fundam. Appl. Limnol. 2017. 189/3. P. 209–225. doi: 10.1127/fal/2016/0791. (Scopus, Web of science)

19. Zuykova E.I., Simonov E.P., S.A., **Bochkarev N.A.**, N.G., Kotov A.A. Contrasting phylogeographic patterns and demographic history in closely related species of *Daphnia longispina* group (Crustacea: Cladocera) with focus on North-Eastern Eurasia // PLoS ONE. 2018. V.13. №11. e0207347. doi:10.1371/journal.pone.0207347. (WOS Core Collection)

20. Zuykova E. I., **Bochkarev N. A.**, Taylor D.J., Kotov A.A. Unexpected endemism in the *Daphnia longispina* complex (Crustacea: Cladocera) in Southern Siberia // PLOS ONE. 2019. V. 14. № 9. e0221527. doi:10.1371/journal.pone.0221527. (WOS Core Collection)

21. Solovyev M.M., Kashinskaya E.N., **Bochkarev N.A.**, Andree K.B., Simonov E.P. The effect of diet on the structure of gut bacterial community of sympatric pair of whitefishes (*Coregonus lavaretus*): one story more // PeerJ. 2019. 7(9). doi:10.7717/peerj.80005 (WOS Core Collection)

22. Kashinskaya E.N., Vlasenko P., **Bochkarev N. A.**, Andree K.B. Feeding habits shape infection levels by plerocercoids of the tapeworm *Triaenophorus crassus* in muscle of a sympatric pair of whitefish in an oligotrophic lake // Jurnal of Helminthology. 2021. V. 95 doi:10.1017/S0022149X20000991.(Scopus)

23. **Bochkarev N.A.**, Zuykova E.I., Katokhin A.V., Andree K.B., Solovyev M.M. Evidence of dispersal between the Yenisei and the Lena river basins during the late Pleistocene within the whitefish (*Coregonus lavaretus pidschian*) complex // Can. J. Zool. 2021.V. 99. P.1028–1039 doi: 10.1139/cjz-2020-0255. (Scopus)

24. **Bochkarev N.A.**, Zuykova E.I., Pestryakova L. A., Ushnitskaya L.A., Zakharov E.S., Politov D.V., Andree K.B., Solovyev M.M. Intraspecific structure of the *Coregonus lavaretus* complex in water bodies of Siberia: a case of postglacial allopatric origin of Yukagirian whitefish // Can. J. Zool. 2021. V. 99. P. 1040–1053. doi:10.1139/cjz-2021-0045. (Scopus)

Статья в коллективной монографии:

1. **Бочкарев Н.А.**, Зуйкова Е.И. Сравнительная характеристика сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) из оз. Каракуль бассейна р. Б. Абакан. К вопросу о вторичной интерградации в бассейне верхнего и среднего течения р. Енисей // Сообщества и популяции животных: экологический и морфологический анализ. Труды ИСиЭЖ СО РАН. Вып.46. Новосибирск-Москва: Изд-во КМК. С. 187-211.

В других изданиях:

1. Романов В.И., **Бочкарев Н.А.** К вопросу о статусе экологических форм сегов *Coregonus lavaretus pidschian* Таймырского озера // Вестник ТГПУ Выпуск 11(89) 2009. С. 186-193.

2. **Bochkarev N.A.**, Zuykova E.I., Abramov S.A. Katokhin A.V., Matveev A.A., Samusenok V.P., Baldina S.N., Gordon N.Y., Politov D.V. Morphological, biological and mtDNA sequences variation of coregonid species from the Baunt Lake system (the Vitim River basin) // Advances in Limnology. 2013. № 64. P. 257–277. doi:10.1127/1612166X/2013/00640025.

3. Ильмаст Н.В., Сендек Д.С., Титов С.Ф., **Бочкарев Н.А.** К вопросу о дифференциации экологических форм/подвидов сига *Coregonus lavaretus* озера Каменного // Уч. зап. Петрозаводск. гос. ун-та. 2016. № 4 (157). С. 42–53.