

На правах рукописи

РГБ ОА

7 - АЯГ 2000

Сендек Дмитрий Сергеевич

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СИГОВЫХ РЫБ СЕМ. *COREGONIDAE*
МЕТОДОМ БЕЛКОВОГО ЭЛЕКТРОФОРЕЗА

03.00.10 – ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург

2000

Работа выполнена в лаборатории генетики рыб Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства.

Научный руководитель:

доктор биологических наук
М.А. Андрияшева

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
профессор Л.А. Кудерский
кандидат биологических наук
Д.Л. Лайус

Ведущая организация:

Санкт-Петербургский Государственный Университет, кафедра ихтиологии и гидробиологии.

Защита диссертации состоится "23" мая 2000 г. в 13 часов на заседании диссертационного совета К.117.03.01 в Государственном научно-исследовательском институте озерного и речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ) по адресу:
199053, г. Санкт-Петербург, наб. Макарова, 26.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ГосНИОРХа.

Автореферат разослан " " апреля 2000 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник

М.А.Дементьева

F 693.324.661.59

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Циркумпольно распространенные рыбы семейства *Coregonidae* считаются сложными объектами для изучения вопросов их систематики и истории расселения, что обусловлено относительно недавним становлением временного видового состава группы в конце третичного – начале четвертичного эриодов, и необычайно высокой морфологической и экологической пластичностью иговых рыб (Берг, 1948; Решетников, 1980). Традиционно используемые в аксономических и филогенетических построениях признаки (палеонтологические, орфологические, кариологические) имеют весьма ограниченное применение для рыб того семейства. Вместе с тем, исследования белкового полиморфизма показали перспективность применения находящихся под строгим генетическим контролем биохимических признаков для изучения родственных взаимоотношений иговых рыб на разных уровнях таксономической организации (Ferguson et al., 1978; Vuorinen, 1984; Bodaly et al., 1991, 1992).

Несмотря на широкое распространение иговых рыб на Севере Евразии, исследование вопросов их эволюции и истории расселения с привлечением генетических методов проводилось ранее только эпизодически и охватывало популяции с граничных территорий России (Перельпин, 1988; Ермоленко, 1989; Бодаль и др., 1994). Применение методов биохимической генетики позволяет описать и количественно измерить параметры генетического полиморфизма отдельных популяций, точнее предельно видовую структуру и выяснить родственные отношения между группами на разных уровнях таксономической организации. Данные подобных работ могут в дальнейшем использоваться как первичный материал для мониторинга популяций иговых, который является основой для разработки мер по охране генофонда этих видов рыб, в последние десятилетия повсеместно испытывающих негативное влияние от хозяйственной деятельности человека.

Цель и задачи исследования. Цель настоящей работы состоит в том, чтобы используя метод изоферментного анализа дать генетическое описание популяций иговых рыб Западной Сибири и Севера Европейской России с последующей количественной оценкой уровня межвидовой, а также внутривидовой генетической дифференциации; на основании сопоставления аллельных наборов локусов у популяций в пределах отдельных видов иговых и учитывая генетические расстояния между ними предельно вероятные пути расселения иговых рыб в ледниковое и послеледниковое время. Поставленная цель определила решение следующих задач:

Изучить полиморфные и мономорфные ферментные локусы в популяциях иговых рыб. Провести унификацию обозначения аллелей согласно общепринятой для иговых рыб номенклатуре; установить локусы, пригодные для последующих внутривидовых сравнений иговых Севера России на обширном географическом пространстве.

Количественно оценить уровни генетической дивергенции между представителями исследованных видов и родов сем. *Coregonidae*, а также между популяциями и субпопуляциями в пределах отдельных видов иговых. Определить основные параметры генетической изменчивости для популяций разных видов иговых рыб.

Сопоставить полученные данные геносистематических исследований иговых рыб с традиционными взглядами на таксономию сем. *Coregonidae*.

4. По результатам внутривидовых генетических сопоставлений имеющихся данных гляциологических и палеолимнологических исследований определить вероятные позднечетвертичные пресноводные убежища сиговой фауны, также установить возможные направления расселения приледниковых рас сиговых рыб из разных рефугиумов в послеледниковое и послеледниковое время.
5. Исследовать внутривидовую генетическую структуру сиговых рыб бассейна оз. Ладожского и р. Печоры и определить преобладающие эволюционные факторы способствовавшие формированию дискретных субпопуляций у фауны ряпушек в этих водоемах.

Научная новизна. Дано подробное описание наследственной изменчивости по белковым локусам восьми видов сем. *Coregonidae* из крупных водных бассейнов Западной Европы и Севера Европейской России, причем вариабельность по генам *PGM-3**, *PGM-4**, *mSOD** приводится впервые для сиговых рыб рода *Coregonus*. По данным настоящего исследования и более ранних работ отечественных авторов проведен унификация обозначений аллельной вариабельности аналогичных локусов в ПААИ согласно традиционно используемым в мировой литературе правилам генетической номенклатуры для рыб этого семейства. Для популяций из исследованных регионов определены основные параметры генетической изменчивости (уровень полиморфизма, средняя гетерозиготность). Получены генетические оценки (*D*) межвидовых межпопуляционных взаимоотношений сиговых рыб Севера Восточной Европы, Западной Сибири по 33-м локусам; с привлечением опубликованных ранее данных (Перельгин, 1988; Ермоленко, 1989) проведено генетическое сопоставление популяций пределах отдельных видов сиговых на обширном географическом пространстве Севера Евразии по 14-19 локусам. Определены вероятные приледниковые убежища, в которых сиговые рыбы пережили последний ледниковый период и установлены возможные пути их расселения из этих рефугиумов в ледниковое и послеледниковое время. Показана внутривидовая подразделенность ряпушек из оз. Ладожского и из р. Печоры выявлены преобладающие эволюционные факторы, способствовавшие локальной дифференциации стад в этих водоемах.

Теоретическая и практическая значимость. Приведенные описания ферментного полиморфизма, а также величины параметров наследственной изменчивости изученных популяций целесообразно использовать в качестве первичного материала при проведении генетического мониторинга естественных популяций сиговых рыб. Сведения о генетической структуре сиговых Западной Сибири и Севера Восточной Европы могут найти применение при проведении популяционно-генетических анализов рыб этого семейства из ранее необследованных регионов. Выявленные диагностические аллели локусы, идентифицирующие проанализированные виды и популяции, следует использовать в качестве генетических маркерных признаков при проведении работ по искусственному воспроизводству сиговых рыб.

Полученные сведения по межвидовым и внутривидовым генетическим связям сиговых рыб могут быть полезными при установлении преобладающих эволюционных факторов, способствовавших становлению видowego и внутривидового разнообразия сем. *Coregonidae*.

Апробация работы. Основные результаты настоящего исследования представляли на Первом Конгрессе ихтиологов России (Астрахань, 1997), совещании молодых ученых "Проблемы рыбного хозяйства внутренних водоемов" (Санкт-Петербург, 1998), международной научной конференции "Актуальные проблемы биологии и экологии

(Сыктывкар, 1999), международной конференции “Биологические основы изучения, освоения и охраны животного мира Восточной Фенноскандии” (Петрозаводск, 1999), VII Международном Симпозиуме по Биологии и Менеджменту Сиговых Рыб (Ани-Арбор, США, 1999), II съезде ВОГиС им. Н.И.Вавилова (Санкт-Петербург, 2000), а также на семинарах лаборатории генетики рыб ГосНИОРХа.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 работ, 2 находятся в печати.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, четырех глав, выводов и приложения. Список цитированной литературы содержит 233 источника, из них 103 на русском языке. Работа изложена на 214 страницах машинописного текста и иллюстрирована 40 рисунками и 78 таблицами.

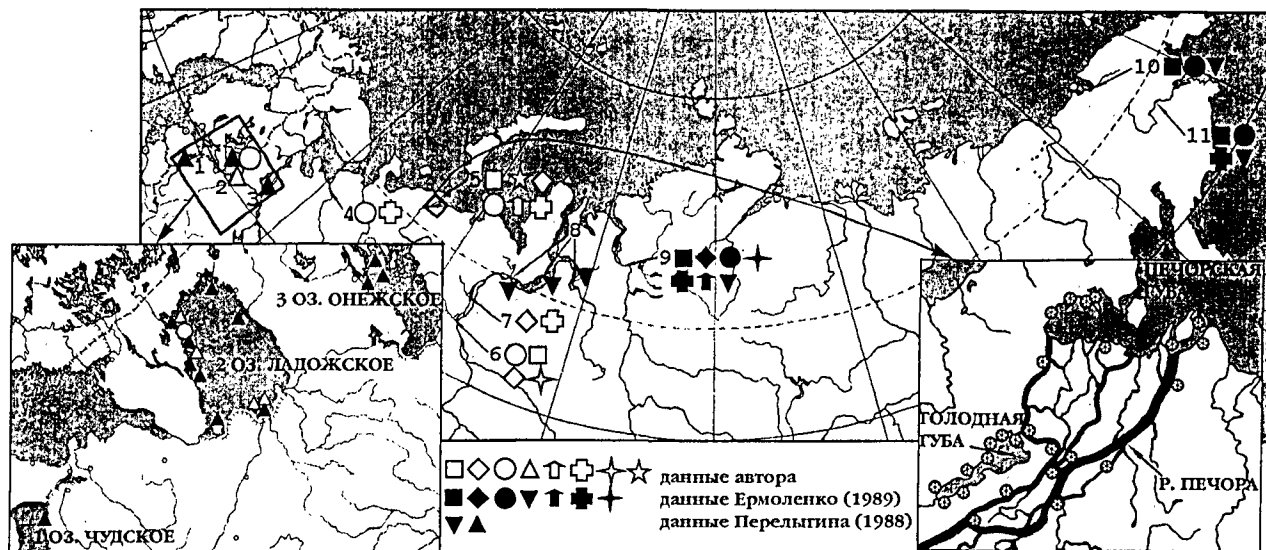
МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Были исследованы выборки из популяций сиговых рыб (семь “хороших” видов, а также выборка печорской ряпушки – гибридной формы европейской и сибирской ряпушек), относящихся к крупным водным бассейнам Севера Восточной Европы (оз. Падожское, р. Северная Двина, р. Печора), а также Западной Сибири (р. Обь). В таблице 1 представлены данные по объемам выборок из приуроченных к определенным географическим локальностям популяций и времени сбора первичного биологического материала. Места взятия проб схематически изображены на рисунке 1, где также показаны включенные в настоящий анализ популяции сиговых из других регионов Севера России (Перелыгин, 1988; Ермоленко, 1989).

Образцы тканей белых скелетных мышц и печени брали у свежепойманных рыб непосредственно на местах вылова, замораживали в жидком азоте и переправляли для дальнейшей генетической обработки в лабораторных условиях. Сохраняемые в оппендорфах кусочки мышц и печени заливали равным объемом 20% сахарозы, гомогенизировали и затем центрифугировали в течение 20 минут при 8000g. Пробы содержащего смесь белков супернатанта переносились в лунки на гелевой пластине.

Электрофорез выполнялся на полиакриламидных гелях в камерах конструкции Тоспелова (Кирпичников, 1979) согласно общим рекомендациям (Davis, 1964; Peacock et al., 1965). Для разделения белков были использованы три буферные системы: (А) трис-ЭДТА-боратная, pH=8,3 (Peacock et al., 1965), (В) трис-цитрат/трис-боратная, pH=8,0/pH=9,0 (Cross and Ward, 1980) и (С) трис-цитрат/трис-цитратная, pH=7,1 (Shaw and Prasad, 1970) с небольшими модификациями в уровне pH. Плотность геля зависела от зависимости от анализируемых локусов и используемой буферной системы, в среднем 4,5% (6,0-7,0%). В таблице 2 приведен список проанализированных ферментных локусов, их тканевой экспрессией и использованными для электрофореза буферными системами.

Гистохимическое окрашивание гелевых пластин на исследуемые энзимы выполнялось по стандартным методикам (Корочкин и др., 1977). Номенклатура энзимов локусов составлена согласно общепринятым для рыб обозначениям (Shaklee et al., 1990), при этом интерпретация выявленной генетической изменчивости по большинству локусов выполнялась по известным для сиговых рыб схемам (Vuorinen, 1984; Vuorinen and Piironen, 1984; Bodaly et al., 1991; Бодали и др., 1994). При описании полиморфизма локусов *sMEP-3,4** и *СК-А1,2** использовались схемы, предложенные Л.Н. Ермоленко соавторами (1988), и А.А. Перелыгиным (1988), соответственно. Привлеченные к



1. Чудское озеро; 2. Ладожское озеро; 3. Онежское озеро; 4. р. Северная Двина; 5. р. Печора; 6. р. Северная Сосьва (р. Обь); 7. р. Сыня (р. Обь); 8. Обская губа; 9. р. Енисей; 10. р. Чаун; 11. р. Анадырь.

□ C. nasus; ◇ C. peled; ○ C. lavaretus (C. l. pidschian); △ C. albulus; ▽ C. sardinella; ↑ C. autumnalis; ☆ C. tugun; ⊕ S. leucichthys.

☆ Гибридная форма C. albulus x C. sardinella из р. Печоры; ⊗ Места сбора проб на р. Печоре

Рис. 1. Места сбора проб сиговых рыб, включенных в настоящее исследование.

Таблица 1.

Исследованные популяции сиговых рыб с их приуроченностью к географическим локальностям, объемами выборок и временем сбора проб.

Вид и географическая локальность	Объем выборки	Год(ы)
А) Сиг (<i>Coregonus lavaretus</i> (L.); <i>C.l.pidschian</i> (Gmelin))		
1) оз. Ладожское (Северо-Запад; шхеры)	21	1996
2) р. Северная Двина (Дельта; р. Пинега)	23	1998-1999
3) р. Печора (Дельта*)	328	1995-1998
4) р. Обь (р. Северная Сосьва)	199	1995-1996
В) Европейская ряпушка (<i>Coregonus albula</i> (L.))		
1) оз. Ладожское (Северо-Запад; шхеры)	50	1996
2) оз. Ладожское (Северо-Запад; о-в Коневец)	50	1996
3) оз. Ладожское (Юг; Волховская губа; "рипус")	50	1996
4) оз. Ладожское (Юг, Волховская губа, молодь)	50	1996
С) Гибридная ряпушка (<i>Coregonus albula</i> (L.) x <i>Coregonus sardinella</i> (Valenciennes))		
1) р. Печора (Дельта; оз. Голодная Губа; "саурей")	44	1995, 1998
2) р. Печора (Дельта; главное русло; "зельдь")	216	1995-1997
D) Пелядь (<i>Coregonus peled</i> (Gmelin))		
1) р. Печора (Дельта*)	169	1995-1998
2) р. Обь (р. Северная Сосьва)	200	1995-1996
3) р. Обь (р. Сыня)	17	1996
Е) Чир (<i>Coregonus nasus</i> (Pallas))		
1) р. Печора (Дельта*)	123	1995-1996
2) р. Обь (р. Северная Сосьва)	11	1995-1996
F) Арктический омуль (<i>Coregonus autumnalis</i> (Pallas))		
1) р. Печора (Дельта; главное русло)	220	1995-1998
G) Тугун (<i>Coregonus tugin</i> (Pallas))		
1) р. Обь (р. Северная Сосьва)	100	1996
H) Нельма (<i>Stenodus leucichthys</i> (Güldenstadt))		
1) р. Северная Двина (Дельта)	20	1998-1999
2) р. Печора (Дельта*)	61	1995-1998
3) р. Обь (р. Сыня)	1	1996

* Выборки сиговых рыб из дельты р. Печоры собраны из нескольких географических локальностей; общее число таких станций 26.

настоящему исследованию первичные биохимические данные А.А. Перелыгина (1988) и И.Н. Ермоленко (1989) интерпретированы в соответствии с современной номенклатурой.

Статистическая обработка электрофоретических данных выполнена стандартными способами при помощи компьютерной программы BIOSYS-1 (Swofford, Selander, 1981). В случаях полиморфизма обоих изолюсов применялась компьютерная программа Р. Уоплеса (Waples, 1988), когда предполагается равенство частот аллелей упубликованных локусов. Определены аллельные частоты полиморфных локусов

($P_{0.99}$), и уровни ожидаемой гетерозиготности (H). Для построения дендрограмм применен метод UPGMA-кластеризации по величинам генетических расстояний D (Nei, 1978).

Таблица 2.

Проанализированные ферменты с числом исследованных локусов, их тканевой экспрессией (М, мышцы; L, печень) и использованными буферными системами.

Название фермента	Е.С.№	Локус	Ткань	Буфер
Аспаргатаминотрансфераза	2.6.1.1	<i>sAAT-1,2*</i>	М	А
Креатинкиназа	2.7.3.2	<i>CK-A1,2*</i>	М	А
Эстераза-D	3.1.-.-	<i>ESTD*</i>	М(L)	А
Глицерол-3-фосфатдегидрогеназа	1.1.1.8	<i>G3PDH-1*</i>	М	А
		<i>G3PDH-2*</i>	М	А
		<i>G3PDH-3*</i>	L	С
Глюкозо-6-фосфатизомераза	5.3.1.9	<i>GPI-A1*</i>	L	А
		<i>GPI-A2*</i>	М(L)	А
		<i>GPI-B1,2*</i>	М	А
Идитолдегидрогеназа	1.1.1.14	<i>IDDH-1,2*</i>	L	В
Изоцитратдегидрогеназа	1.1.1.42	<i>sIDHP-3,4*</i>	L	С
Лактатдегидрогеназа	1.1.1.27	<i>LDH-A1,2*</i>	М	В
		<i>LDH-B1,2*</i>	М	В
Малатдегидрогеназа	1.1.1.37	<i>sMDH-A1,2*</i>	L	А
		<i>sMDH-B1,2*</i>	М	А
НАДФ+-зависимый малик фермент	1.1.1.40	<i>mMEP-1,2*</i>	М	А
		<i>sMEP-3,4*</i>	L	А
Фосфоглюконатдегидрогеназа	1.1.1.44	<i>PGDH*</i>	М	А
Фосфоглюкомутаза	5.4.2.2	<i>PGM-3*</i>	L(M)	А
		<i>PGM-4*</i>	L	А
Супероксиддисмутаза	1.15.1.1	<i>mSOD*</i>	М(L)	А
		<i>sSOD*</i>	М(L)	А

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Описание ферментного полиморфизма в исследованных популяциях сиговых рыб.

Интерпретация электрофоретической экспрессии локусов проводилась по принятым в последние годы обозначениям для сиговых рыб (Vuorinen, 1984; Vuorinen and Piironen, 1984; Bodaly et al., 1991; Бодали и др., 1994). При сравнении данных настоящего исследования и схем генетического контроля, предложенных вышеупомянутыми авторами, не было обнаружено сходства в проявлении генетической изменчивости локусов *sMDH-B1,2** и *mMEP-1,2**, что может быть объяснено спецификой проявления аллельной вариабельности на полиакриламидных и крахмальных носителях; для этих

окусов, также как и для локусов *PGM-3**, *PGM-4** и *mSOD**, генетическая ариабельность которых у сиговых ранее не описывалась, были предложены обшвенные обозначения аллелей.

Выявленный характер распределения генотипов по ряду изолюкусов предполагал олиморфизм обоих генов дуплицированной пары у следующих сиговых рыб: *sAAT-1,2** ряпушка (оз. Ладожское), нельма; *CK-A1,2**- ряпушка (р.Печора); *GPI-B1,2** - чир; *IDDH-1,2** - нельма, ряпушка; *sMDH-A1,2** - тугун; *sMEP-3,4** - тугун, пелядь. Для ыборок из популяций этих рыб предполагалось равенство частот аллелей в обоих знах, в остальных случаях изменчивость приписывалась одному из двух локусов.

Обнаруженные в настоящем исследовании аллельные наборы большинства локусов целом хорошо соответствуют аналогичным описаниям, выполненным ранее для иговых рыб (Bodaly et al., 1991; Бодали и др., 1994). Существенное отличие касается деланного-нами вывода о фиксации в популяции тугуна уникального аллеля *GPI-A1*f*, а е аллеля *GPI-A1*b* (по Бодали и др., 1994), который широко распространен у видов змейства.

В связи со слабой экспрессией некоторых локусов был сделан ряд допущений: по окусам *G3PDH-3** и *mMEP-1,2** все выборки ряпушки и сига из оз. Ладожского ассматриваются как фиксированные по аллелям *100, наиболее распространенным или иксированным в других популяциях этих видов. Таким же образом ладожский сиг ринимается фиксированным по аллелю *GPI-A1*112*.

Для исследованных выборок сиговых рыб были рассчитаны основные параметры генетической изменчивости - величины уровня полиморфизма и средней гетерозиготности (Табл. 3).

Наши данные показали, что виды сиговых рыб в значительной степени различаются о этим параметрам, что подтверждает сделанный ранее вывод о существенной гетерогенности сем.*Coregonidae* по величинам наследственной изменчивости (ирпичников, 1987; Ермоленко, 1989). Наименьшие оценки Р и Н обнаружены у чира то же отмечалось ранее Локшиной (1980) и Ермоленко (1989)), что, по-видимому, связано с четкой экологической специализацией данного вида. Интересно отметить, что низкий уровень полиморфизма выявлен и у нельмы (Р =18,2), также весьма специализированного вида сиговых рыб. К числу рыб с наибольшими значениями средней гетерозиготности и полиморфизма относятся ряпушки, что совпадает с результатами, приводимыми ранее (Vuorinen et al., 1981; Vuorinen, 1984; Перелыгин, 1988; Ермоленко, 1989). Близкие к максимальным значения Р и Н получены для тугуна, торый, так же как и типичная ряпушка, является самым мелким видом р.*Coregonus*. ожно, что высокая генетическая изменчивость имеет для тугуна адаптивное значение в связи с большой удельной поверхностью тела и эвритермностью этой рыбы (Тирожников и др., 1975).

Для выполнения внутривидовых анализов сиговых рыб на возможно большем ографическом пространстве Евразии были использованы данные А.А.Перелыгина (1988) и Л.Н.Ермоленко (1989) по сопоставимым локусам. При этом учитывались результаты биохимической обработки 14-19 локусов (табл. 4), поскольку из ассмотрения были полностью исключены локусы *G3PDH-3**, *GPI-A1**, *GPI-A2**, *GPI-1,2**, *IDDH-1,2**, *sIDHP-3**, *sIDHP-4**, *sMDH-A1,2**, изменчивость которых было овозможно описать единой схемой.

Уровни полиморфизма (Р) и величины средней ожидаемой гетерозиготности (Н) :
исследованных сиговых рыб.

Вид и географическая локальность	Кол-во локусов	P _{0,99}	H
А) Сиг (<i>Coregonus lavaretus</i> (L.); <i>C.l.pidschian</i> (Gmelin))			
1) оз.Ладожское (Северо-Запад; шхеры)	29	41,4	0,077 (0,023)
2) р.Северная Двина (Дельта; р.Пинега)	33	27,3	0,084 (0,030)
3) р.Печора (Дельта)	33	39,4	0,086 (0,029)
4) р.Обь (р.Северная Сосьва)	33	30,0	0,060 (0,024)
В) Европейская ряпушка (<i>Coregonus albula</i> (L.))			
1) оз.Ладожское (Северо-Запад; шхеры)	30	46,7	0,095 (0,033)
2) оз.Ладожское (Северо-Запад; о-в Коневец)	30	50,0	0,095 (0,027)
3) оз.Ладожское (Юг; Волховская губа; “рипус”)	30	46,7	0,099 (0,034)
4) оз.Ладожское (Юг, Волховская губа, молодь)	30	40,4	0,096 (0,033)
С) Гибридная ряпушка (<i>Coregonus albula</i> (L.) х <i>Coregonus sardinella</i> (Valenciennes))			
1) р.Печора (Дельта; оз.Голодная Губа; “саурей”)	33	39,4	0,153 (0,043)
2) р.Печора (Дельта; главное русло; “зельдь”)	33	42,3	0,119 (0,038)
Д) Пелядь (<i>Coregonus peled</i> (Gmelin))			
1) р.Печора (Дельта)	33	33,3	0,057 (0,026)
2) р.Обь (р.Северная Сосьва)	33	30,3	0,060 (0,027)
3) р.Обь (р.Сыня)	33	18,2	0,066 (0,029)
Е) Чир (<i>Coregonus nasus</i> (Pallas))			
1) р.Печора (Дельта)	33	18,2	0,052 (0,024)
2) р.Обь (р.Северная Сосьва)	33	15,2	0,063 (0,028)
Ф) Арктический омуль (<i>Coregonus autumnalis</i> (Pallas))			
1) р.Печора (Дельта; главное русло)	33	36,4	0,056 (0,021)
Г) Тугун (<i>Coregonus tugun</i> (Pallas))			
1) р.Обь (р.Северная Сосьва)	33	45,5	0,133 (0,037)
Н) Нельма (<i>Stenodus leucichthys</i> (Güldenstadt))			
1) р.Северная Двина (Дельта)	33	18,2	0,087 (0,033)
2) р.Печора (Дельта)	33	18,2	0,066 (0,025)
3) р.Обь (р.Сыня)	33	-	-

Межвидовые генетические сопоставления рыб сем. *Coregonidae*.

Подвергнутые биохимическому анализу выборки сиговых агрегируются в сем дискретных генетических групп, составленных отдельными видами семейства. Картин взаимоотношений между этими группами представлена в виде дендрограммы построенной на основании индексов генетических расстояний (Рис. 2). Из “хороших” видов наиболее близкими оказались сиг и чир ($D_N=0,102$), а также пелядь и ряпушк ($D_N=0,106$). Обе пары видов состоят в более отдаленном родстве с омулем, тугуном

нельмой, причем последние три в значительной степени генетически дивергировали друг от друга.

Главным отличием приведенной схемы межвидовых взаимоотношений от аналогичных построений предыдущих исследований (Ермоленко, 1989; Bodaly et al., 1991) является положение нельмы относительно видов рода *Coregonus*. Дилогенетическая позиция монотипического рода *Stenodus* в семействе *Coregonidae* до сих пор остается предметом дискуссий (см. обзоры Sajdak, Phillips, 1997; Vuorinen et al., 1998). На основании характерных морфологических признаков (множество зубов, большой рот, максимально приспособленный для хищничества, некоторые остеологические признаки) нельму традиционно выделяют в отдельный род, альтернативный роду вальков (*p. Prosopium*) и собственно сигов (*p. Coregonus*). Тем не менее, существует ряд фактов, свидетельствующих о большем родстве нельмы с сиговыми рыбами рода *Coregonus*. Известно, например, что род *Stenodus* образует естественные гибриды с некоторыми видами рода *Coregonus*: отмечены гибриды нельма $\times$ сиг, нельма $\times$ омуль, нельма $\times$ муксун (Берг, 1948; Dymond, 1943; Alt, 1971; Reist et al., 1992). Согласно результатам изоферментных анализов, уровни генетической дивергенции между нельмой и видами *p. Coregonus* ($D_N = 0,150 - 0,284$, по нашим данным; $D_N = 0,305$, по Бодали и др. (1991)) не достигают величин, обычно наблюдаемых при межродовых сопоставлениях рыб (Avice, Aquardo, 1982; Thorp, 1982). Более того, из включенных в настоящее исследование видов наиболее генетически обособленными в семействе оказались не нельма, а тугун и омуль (*p. Coregonus*). В отличие от выводов зарубежных авторов (Bodaly et al., 1991), согласно которым *p. Stenodus* рассматривается как отдельный, хотя и близкородственный таксон *p. Coregonus*, наши данные показывают большее родство двух номинальных родов семейства и возможную искусственность выделения нельмы в отдельный таксон родового уровня. Следует отметить, что сделанный нами вывод подтверждается заключениями некоторых исследований ДНК сиговых рыб (Bernatchez et al., 1991; Lockwood et al., 1993; Reist et al., 1998).

Из всех конечноротых сиговых рыб подрода *Leucichthys* нельма оказалась в наибольшем генетическом родстве с ряпушками ($D_N = 0,150 - 0,176$), чем может подтверждаться аргументируемое Ю.С. Решетниковым (1975, 1988) предположение о сравнительно недавнем отделении *p. Stenodus* от ряпушкового предка.

Среди видов рода *Coregonus* наиболее генетически обособленными оказались тугун ($D_N = 0,252$) и арктический омуль ($D_N = 0,233$), что хорошо согласуется с результатами предыдущих работ по геносистематике сиговых (Ермоленко, 1989; Bodaly et al., 1991; Бодали и др., 1994). Оба этих вида вместе с исследованными нами ряпушками и пелядью относятся к сиговым рыбам с конечным и верхним положением рта, традиционно объединяемым в подрод *Leucichthys*. Результаты исследований остеологических признаков по-разному решали вопрос о предполагаемых родственных отношениях рыб этой группы: часть из них подтверждали монофилию сиговых с конечным и верхним положением рта (Shaposhnikova, 1970; Smith, Todd, 1992), другие опровергали эту точку зрения (Norden, 1961). Данными нашего анализа выделение тугуна, омуля, ряпушек и пеляди в отдельный таксон подродового уровня не подтверждается, поскольку все эти виды не показали признака монофилетической группы - более тесной генетической связи между собой. Выводы о полифилетическом происхождении видов номинального подрода *Leucichthys* были сделаны и на основании анализов с применением различных методик изучения ДНК (Bernatchez et al., 1991; Lockwood et al., 1993; Sajdak, Phillips, 1997), а также аллозимной изменчивости (Ермоленко, 1989; Bodaly et al., 1991; Бодали и

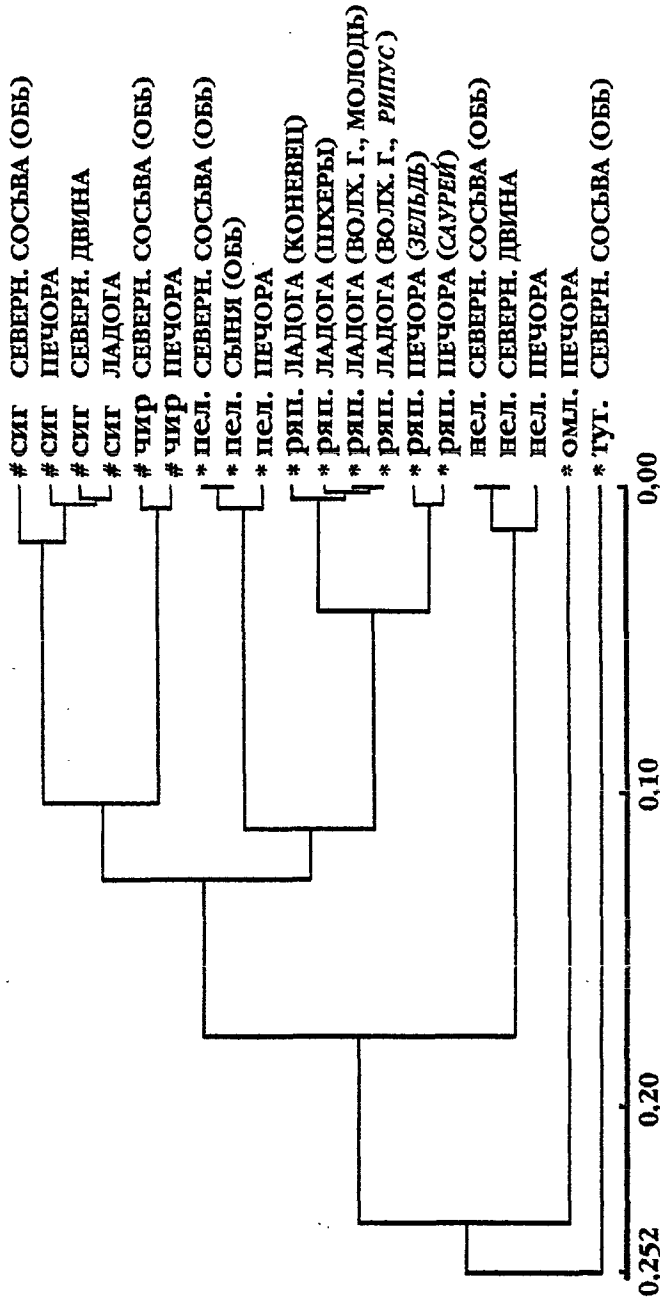


Рис. 2. Дендротрибама генетических расстояний (Nci, 1978) между выборками из популяций сиговых рыб по данным анализа 33-х локусов: # п/р *Coregonus*; * п/р *Leucichthys*.

др., 1994). Напротив, обнаруженная в настоящем исследовании генетическая близость сиговых с нижним положением рта (подрод *Coregonus*) может служить доводом в пользу гипотезы о происхождении сига и чира от единого предкового таксона (Рис.2).

Некоторые противоречия между выводами нашего исследования и традиционными взглядами на систематику сиговых рыб объясняются несовпадением темпов эволюции различных групп признаков, положенных в основы классификаций. Учитывая медленную скорость эволюции проанализированных нами белков-ферментов и значительную морфологическую и экологическую пластичность сиговых рыб даже на внутривидовом уровне, можно предполагать, что во многих случаях генетические данные более точно, чем оценки биологических качеств отражают реальные родственные взаимоотношения между изучаемыми таксонами (Wilson et al., 1977; Викторovsky, Ермоленко, 1982; Дорофеева, 1989).

Внутривидовые генетические отношения сиговых рыб.

По результатам анализа 33-х локусов в пределах “хороших” видов сиговых генетические расстояния между популяциями на географическом пространстве от оз. Ладожского на западе до р. Оби на востоке не отличались значительными величинами ($D_N=0,000-0,017$), что свидетельствует о сравнительно недавнем времени контакта между сиговыми фаунами из западносибирских и восточно-европейских регионов. Известно, что в период последнего континентального оледенения по обе стороны от Уральского хребта существовали обширные приледниковые озера (Квасов, 1975; Волков и др., 1978; Гроссвальд, 1983), которые могли служить убежищами для сиговых рыб. Вследствие глобального перераспределения стока пресноводных бассейнов в ледниковое и послеледниковое время многие виды, типичные для сибирской сиговой фауны, смогли проникнуть на Европейский континент, вплоть до южной части Кольского полуострова (Берг, 1948; Кудерский, 1987). Одним из доказательств выживания межледниковой сиговой фауны в восточно-европейских приледниковых озерах до колонизации последних сибирскими вселенцами является подтверждение на генетическом уровне высказывавшегося ранее предположения о гибридной природе печорской ряпушки (Соловкина, 1974; Решетников, 1980): в этой популяции обнаружен весь спектр аллелей и множество межаллельных комбинаций локусов *CK-A1,2**, которые, согласно данным А.А.Перелыгина (1988), являются диагностическими при идентификации трудно различаемых по морфологическим критериям *Calbula* и *C.sardinella*.

Ранее на примере североамериканского сельдевидного сига было показано, что в период последнего оледенения у долгое время изолированных в приледниковых водоемах сигов сформировались характерные генетические черты, типичные для каждой приледниковой расы. Сопоставление аллельных наборов локусов у современных популяций - дериватов разных приледниковых рас вида, помогло определить границы простираения четвертичных пресноводных рефугиумов и установить наличие и степень интрогрессии между отдельными расами, произошедшей в связи с послеледниковым расселением вида из убежищ по озерно-речным коммуникациям (Fanzin, Clayton, 1977; Bodaly et al., 1992; Foote et al., 1992).

На основании данных о распространении аллелей ряда локусов в исследованных нами популяциях сига (термином “сиг” в настоящем исследовании именуется любые популяции циркумполярного вида *C.lavaretus* complex, без отнесения их к таксонам подвидовых уровней) можно сделать заключение о приуроченности восточно-

европейских приледниковых озер, в которых обитали приледниковые расы вида, к двум большим позднечетвертичным водосборам - Балтийскому и Бело-Баренцевоморскому, что ранее показано геологическими данными Д.Д.Квасова (1975). Отсутствие свойственных для печорской и северодвинской популяций сигов аллелей *G3PDH-2*d*, *IDDH*f*, *sIDHP-4*f*, *LDH-A1*b* у ладожского сига ставит под сомнение предположение М.Г.Гросвальда (1983) о существовании единого стока приледниковых озер вдоль края ледника в западном направлении, вплоть до Северного моря. Генетические данные настоящего исследования скорее подтверждают справедливость выводов палеолимнологических (Квасов, 1975) и ихтиогеографических (Кудерский, 1987) исследований, согласно которым в период отступления ледника сброс приледниковых вод водосборов рек Печоры, Мезени и Северной Двины осуществлялся через Чешскую губу в Баренцево море, причем контакт между единой системой этих озер и пресноводными убежищами, располагавшимися к западу от них (из бассейна Балтики), был ограничен как в пространстве, так и во времени. Тем не менее интересно отметить, что генетически печорские и северодвинские пыжьяновидные сиги (определение И.Ф. Правдина (1954)) оказались ближе обыкновенному сигу из Ладоги ($D_N=0,005$), чем сигу-пыжьяну из р. Оби ($D_N=0,015$). На основании этого можно заключить, во-первых, что, в период предшествующий колонизации севера Восточной Европы западносибирской сиговой фауной, в Бело-Баренцевоморском приледниковом убежище существовала собственная раса сига, мало генетически отличающаяся от расы сига из региона Балтики, и, во-вторых, что проникновение сибирского сига-пыжьяна на запад было ограничено в пространстве и стало затухать уже в районах Баренцева и Белого морей. Данные заключения хорошо согласуются с представлениями о путях формирования ихтиофауны севера европейской России Л.А. Кудерского (1987).

Вопрос о времени, месте и форме контакта системы восточно-европейских приледниковых озер с Западно-Сибирским подпрудным приледниковым озером до сих пор остается предметом дискуссий (см. обзор Кудерский, 1987), однако принимая во внимание отсутствие у сига-пыжьяна из р. Оби широко распространенных в северодвинской и печорской популяциях вида аллелей *GPI-A2*b*, *IDDH-2*f*, *sMDH-A1*b*, можно высказать предположение о том, что подобное взаимодействие было непродолжительно и имело векторный характер в направлении восток → запад (возможно, оно происходило по типу пассивной речной миграции или как волновое явление). Эта гипотеза также подтверждается данными сравнения распространенности аллелей локусов *CK-A1,2** в популяциях ряпушек из региона Приуралья (Перелыгин, 1988; наши данные).

Результаты межпопуляционных сравнений европейской и сибирской ряпушек по данным анализа 14 ферментных локусов (с использованием материалов А.А. Перелыгина (1988) и Л.Н. Ермоленко (1989)) показали значительную неоднородность исследованных выборок по локусам *sAAT-A1,2**, *CK-A1,2**, *G3PDH-1**, *G3PDH-2**, *LDH-A2**, *sMEP-4**, *sSOD**. Наибольшее генетическое расстояние, $D_N=0,164$, обнаружено между типичной европейской ряпушкой (популяции из Чудского, Онежского и Ладожского озер) и кластером сибирской ряпушки из рек Оби и Енисея (Рис.3). Высокое значение данного индекса (значительно превосходящего величины аналогичных сопоставлений А.А. Перелыгина (1988), $D_I=0,90$ и Р.Бодали с соавторами (1991), $D_N=0,06$) в первую очередь обусловлено включением в число анализируемых локусов генов мышечной креатинкиназы, являющихся диагностическими при идентификации *C.albula* и *C.sardinella*. Между двумя названными ветвями на дендрограмме располагается

“промежуточный” кластер, образованный популяции ряпушек из рек Печора, Чаун и Анадырь. Хотя первые две из этих рек расположены на значительном географическом расстоянии друг от друга (около 5 тыс. км.), фенотипические спектры локусов *СК-А1,2** у популяций из Печоры и Чауна, уникальные для ряпушковой фауны, практически идентичны и могут быть интерпретированы только при условии полиморфизма обоих структурных генов фермента (Рис.4). Ранее Л.Н.Ермоленко (1989) отмечалась тождественность сибирской ряпушки из р.Анадырь (данные Л.Н. Ермоленко (1989)) и популяций европейской ряпушки (данные Ю. Вуоринена (1984) и А.А. Перелыгина (1988)) при сравнении их по локусам *СК-А1,2**. Учитывая показанный данными настоящего исследования гибридный статус печорской ряпушки, предположение Л.Н. Ермоленко (1989) о гибридном происхождении чаунской ряпушки кажется вполне справедливым. Если печорская ряпушка является межвидовым гибридом европейской и сибирской ряпушек, то ряпушка р. Чаун, учитывая современные представления об ареале *C.sardinella* (напр., Решетников, 1980; Решетников и др., 1997), представляет собой гибридную форму двух приледниковых рас последней из регионов Сибири и Берингии. Судя по аллельным наборам локусов *СК-А1,2**, популяция анадырской ряпушки находится в очень тесном родстве с популяциями Северо-Западных Территорий Канады и Аляски (данные Bodaly et al., 1991), поскольку все они, по-видимому, пережили последнее оледенение в едином приледниковом убежище Берингии. Последнее предположение косвенно подтверждается данными И.А.Черешнева (1992) и Ю.С. Решетникова с соавторами (1997), согласно которым сибирская ряпушка из ряда рек Чукотки по морфологическим признакам имеет большее сходство с североамериканскими популяциями, чем с расположенными к западу азиатскими популяциями вида. Феномен генетической близости ряпушки р.Анадырь с популяциями европейской ряпушки может в какой-то мере напоминать ситуацию с арктическим омулем (*C.autumnalis*) и ирландским полланом (*C.pollan* Thompson), одним из доказательств конспецифичности которых являлась тождественность уникальных спектров локусов *СК-А1,2**, весьма консервативных у видов семейства *Coregonidae* (Ferguson et al., 1978; Bodaly et al., 1991).

Наиболее правдоподобным объяснением своеобразных взаимоотношений популяций двух видов ряпушек является, на наш взгляд, предположение о том, что некогда единая межледниковая фауна ряпушек была изолирована последними плейстоценовыми оледенениями на нескольких территориях, причем под влиянием тех или иных эволюционных факторов формообразование у ряпушки в одном из центров “происхождения” Сибири в это время шло значительно интенсивнее, чем аналогичные процессы на Европейском континенте и в регионе северо-востока Азии. Главным сибирским позднечетвертичным центром расселения сиговых рыб являлось Западно-Сибирское приледниковое озеро (или озеро-море), откуда новый вид ряпушки, становление которого, вероятно, произошло именно здесь (Пирожников и др., 1975; Шапошникова, 1976), посредством возникших к этому времени озерно-речных коммуникаций смог сравнительно недалеко распространиться за Урал на запад и в значительно большей степени продвинуться на северо-восток Азии. Предположение о значительном генетическом сходстве *C.sardinella* из западносибирского и восточносибирского регионов подтверждается данными изоферментного анализа этого вида Д.В. Политова (из доклада на VII Международном Симпозиуме по Биологии и Менеджменту Сиговых Рыб, Мичиганский Университет, Анн-Арбор, США, 1999), согласно которым спектры *СК-А1,2** сибирской ряпушки из некоторых районов

Восточной Сибири практически не отличаются от приводимых здесь для обской и енисейской популяций вида.

Таблица 4.

Полиморфные (П) и мономорфные (М) локусы, использованные при внутривидовых сопоставлениях сиговых рыб Севера Евразии (данные Перелыгина, 1988; Ермоленко, 1989; наше исследование).

	Сиг	Чир	Ряпушка	Пелядь	Омуль	Тугун	Нельма
<i>sAAT-1,2*</i>	1П/1М	2М	2П	1П/1М	1П/1М	1П/1М	2П
<i>CK-A1,2*</i>	2М	2М	2П	1П/1М	2М	2М	2М
<i>ESTD*</i>	П	М	-	М	М	М	М
<i>G3PDH-1*</i>	П	М	П	М	П	П	М
<i>G3PDH-2*</i>	П	М	П	П	М	П	М
<i>LDH-A1,2*</i>	1П/1М	2М	1П/1М	1П/1М	2М	2П	2М
<i>LDH-B1,2*</i>	1П/1М	1П/1М	1П/1М	1П/1М	2М	1П/1М	2М
<i>sMDH-B1,2*</i>	1П/1М	2М	-	1П/1М	1П/1М	1П/1М	2М
<i>mMEP-1,2*</i>	2М	1П/1М	-	2М	1П/1М	2М	2М
<i>sMEP-3,4*</i>	2П	2М	1П/1М	2П	-	2П	2М
<i>PGDH*</i>	М	П	П	М	М	-	М
<i>sSOD*</i>	М	М	П	П	М	М	М

Результаты анализа 8-и популяций сига, *C. lavaretus* complex по 19-и локусам показали сравнительно низкие уровни генетической дивергенции в пределах этого вида. Наибольшее расстояние, $D_N = 0,035$, хорошо соответствует уровню генетических различий, обнаруженных при сравнении популяций европейского сига и американского сельдевидного сига *C. clupeaformis* (фактически являющегося тем же видом, *C. lavaretus* complex) Берингской приледниковой расы, $D_N = 0,038$ (Bodaly et al., 1991). Подобные низкие величины могут быть обусловлены существованием значительных генетических потоков между приледниковыми расами сигов в позднем Плейстоцене, причем, судя по величинам генетических различий между исследованными выборками (Рис.3), проникновение фауны сига-пыжьяна из водоемов Западной Сибири на Север Восточной Европы шло интенсивнее, чем продвижение западносибирской расы вида в восточную часть северной Азии. Тем не менее, Л.Н. Ермоленко (1989) на основании распространения аллелей в популяциях сигов рек Енисей, Чаун и Анадырь, а также величин генетических расстояний между ними показала, что формирование чаунской популяции сига шло преимущественно за счет мигрантов из западных (но не восточных) арктических популяций вида. По-видимому, в позднеледниковый период, когда существовали гидрологические условия для распространения сигов Азии в широтных направлениях, некие пространственные и (или) временные обстоятельства обуславливали векторность подобного расселения в направлении запад → восток. Учитывая обоснованное ранее предположение о направленности переноса сиговой фауны между Западной Сибирью и Восточной Европой с востока на запад, можно заключить, что в период последнего плейстоценового оледенения Западно-Сибирский приледниковый рефугиум выполнял роль буфера для взаимного обмена мигрантами рас сиговых рыб из регионов, располагающихся к западу и к востоку от него. Ранее идея о затрудненности взаимного обмена между европейской и восточносибирской

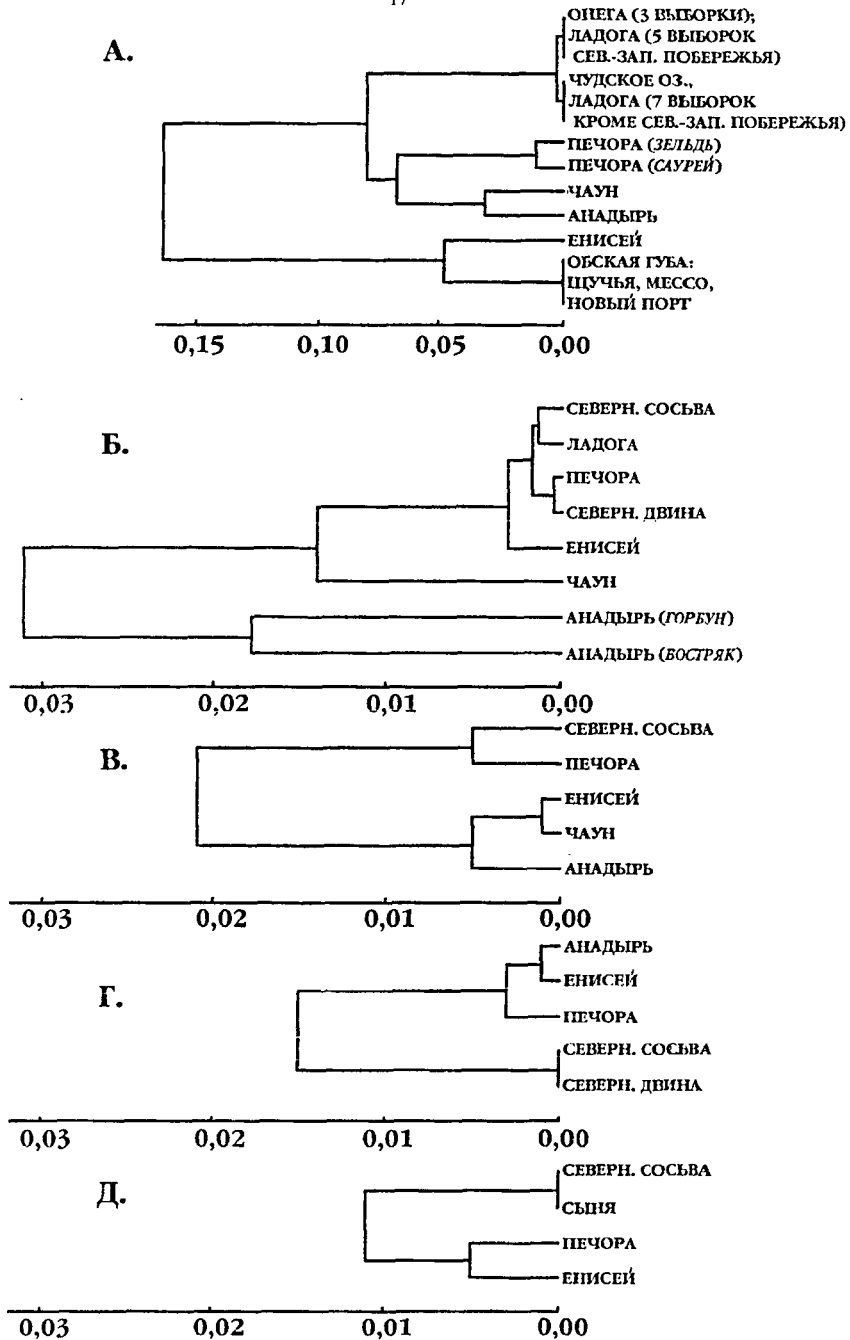


Рис.3 Дендрограммы генетических расстояний (Nei, 1978) между выборками из популяций сиговых рыб: А. *Calbula* и *C.sardinella* (14 локусов); Б. *C.lavaretus* (19 локусов); В. *C.nasus* (19 локусов); Г. *S.leucichthys* (19 локусов); Д. *C.peled* (19 локусов).

ихтиофаунами связанной с осолоненностью Западно-Сибирского озера-моря высказывалась Г.Х. Шапошниковой (1976).

Низкие величины генетических расстояний при сравнении четырех из пяти более восточных популяций чира по 19-и локусам (max. $D_N=0,019$) свидетельствуют о значительной гомогенности этого вида. По-видимому, более значительная генетическая обособленность печорского чира, расположенного на западной границе ареала вида, объясняется влиянием на генофонд его небольшой популяции более жестких условий окружающей среды. Схожие невысокие оценки были получены ранее Л.Н. Ермоленкс (1989) для североазиатских популяций чира (max. $D_N=0,008$), и Р. Бодали с соавторами (1994) при сравнении обской и североамериканских популяций вида ($D_N=0,03$).

Внутривидовые сопоставления других видов сиговых рыб по 17-19 локусам в среднем не превышают величины генетической дивергенции равной $D_N=0,015$ и в целом подтверждают вывод об относительной генетической близости популяций из Западной Сибири и Восточной Европы. Возможные ошибки в порядке расстановки популяций на дендрограммах обусловлены малым числом попавших в анализ вариабельных локусов (см. табл.2).

Из 17-и проанализированных локусов в выборках арктического омуля из рек Енисея и Печоры 5 оказались полиморфными, однако генетически эти популяции практически не различаются, $D_N=0,003$. По-видимому, это обусловлено значительным генетическим обменом между популяциями двух рек, происходящего из-за наличия общих нагульных площадей в Карском море.

Внутрипопуляционная генетическая дифференциация сиговых рыб.

Известно, что оз. Ладожское заселено двумя формами европейской ряпушки, мелкой (обыкновенной) и крупной ("рипус"), достигающей 850 гр. (Берг, 1948). Ранее А.А. Перелыгиным (1988) показано значительное генетическое сходство этих двух форм ($D_N=0,0013$). По данным настоящего исследования, порядок кластеризации между исследованными субпопуляциями ряпушек полностью соответствовал дендрограмме А.А. Перелыгина (1988) для выборок взятых в тех же географических локальностях озера. Кроме того, нашими данными подтверждается описанная ранее клинальная изменчивость в распределении аллелей локусов *sMEP-4** и *sSOD**. Оба эти факта доказывают пространственную и временную стабильность населяющих озеро стад ряпушки. Не было обнаружено генетических отличий между "рипусом" и молодью ряпушки из Волховской Губы ($D_N=0,000$), на основании чего можно предположить, что проанализированная неполовозрелая ряпушка является молодью "рипуса", которая (как и взрослый "рипус") обитает преимущественно в южных районах озера. По-видимому, ладожская ряпушка произошла от Балтийской приледниковой расы *C.albula*, а ее слабо генетически дифференцированные субпопуляции (в т.ч. и "рипус") сформировались в результате локальной адаптации к весьма гетерогенным условиям озера. Относительная генетическая обособленность ряпушки северо-западного побережья от ряпушки из других локальностей ($D_N=0,004$), скорее всего, не связана с непосредственными событиями ледниковой эпохи, как полагал А.А. Перелыгин (1988), а объясняется сравнительно недавней историей колонизации этого района озера ряпушкой из озер центральной Финляндии через озерно-речную систему Сайма-Вуокса (около 5 тыс. л.н.), что подтверждается данными некоторых палеолимнологических исследований (История озера Ладожского, 1990).

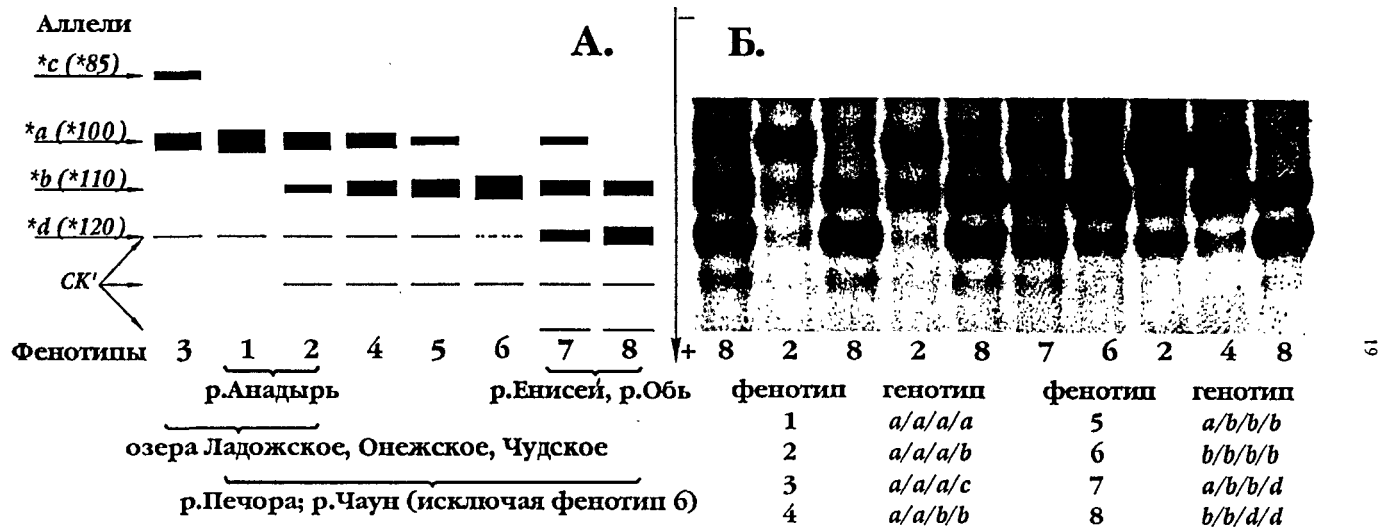


Рис. 4,А. Распределение фенотипов *СК-А1,2** в исследованных популяциях ряпушек; 4,Б. Фрагмент геля *СК-А1,2** печорской субпопуляции "саурея". СК' — посттрансляционные модификации субъединиц фермента.

Исследованные особи печорской ряпушки были отнесены к двум формам: 1. ряпушка, выловленная в основном русле реки на пути анадромной миграции до р. Усь (местное название “зельдь”); 2. ряпушка, пойманная на нерестилищах в оз. Голодная Губа дельтовой части р. Печоры (местное название “саурей”) (Рис.1). Вопрос о таксономическом статусе этих двух форм ранее неоднократно обсуждался (напр. Варпаховский, 1900; Солдатов, 1924; Берг, 1916, 1948). Наши данные показали существенные различия между “зельдью” и “сауреём” по ряду локусов: *sAAT-1**, *G3PDH-2**, *CK-A1,2**, *sMEP-4**. Генетическое расстояние между двумя печорскими стадами ряпушек по 30-м локусам оказались равными 0,006. Наиболее значительными оказались различия в аллельных и фенотипических частотах локусов *CK-A1,2** являющихся диагностическими при сравнении европейской и сибирской ряпушки (Рис.4). Так, у “зельди” процент фенотипов, свойственных для типичной *C.albula* оказался равным 0,0%, в то время как этот же показатель у “саурея” был 31,8%; частота аллеля **100*, характерного для европейской ряпушки, равна 0,164 у “зельди” и 0,346 у “саурея”.

По нашему мнению, описанному выше явлению может быть дано несколько возможных объяснений: 1. В период последнего континентального оледенения в бассейне р. Печоры происходил контакт ихтиофаун из Сибирского и Бело Баренцевоморского приледниковых убежищ, что явилось причиной образования в этой реке двух стад ряпушки, по крайней мере частично репродуктивно изолированных друг от друга. Одно из них (“зельдь”) имеет большее сходство с *C.sardinella*, другое (“саурей”) – с *C.albula*; 2. Аллели **110* и *120** локусов *CK-A1,2** могут иметь селективное преимущество для субпопуляции “зельди”, которая, как и большинство популяций типичной сибирской ряпушки, проделявает протяженные нерестовые миграции, в то время как аллель **100* в субпопуляции “саурея” может иметь адаптивное преимущество в условиях низкого кислородного содержания в оз. Голодная Губа в зимний период; 3. Сравнительно небольшая субпопуляция “саурея” из оз. Голодная Губа могла неоднократно проходить через “бутылочное горлышко” (например, в зимний период, когда озеро часто становится заморным), что и обусловило сдвиг частот некоторых генов. Однако, обнаруженные высокие уровни генетической изменчивости у “саурея” (индексы *P* и *H*) ставят под сомнение последнее предположение.

Наши генетические данные не позволили выявить статистически значимых генетических различий между выборками полярной, чира и сига, собранных на разных участках дельты р. Печоры. Учитывая немногочисленность проанализированных выборок, можно сделать лишь предварительное заключение о слабой внутрипопуляционной подразделенности названных видов сиговых рыб в исследованном регионе.

ВЫВОДЫ

1. По результатам электрофоретического исследования популяций сиговых рыб по 33-м ферментным локусам выявлены не описывавшиеся ранее в других исследованиях аллели локусов *GPI-A1**, *IDDH-1,2**, *LDH-B2**, *sMDH-A1,2**, *sMDH-B1,2**, *PGM-3**, *PGM-4**.

2. Анализ параметров генетической изменчивости показал значительную гетерогенность видов семейства по величинам уровня полиморфизма ($P_{2,000} = 15,7-50,0$).

относительной гетерозиготности ($H=0,052-0,153$): минимальными значениями этих индексов обладал чир, максимальными тугун и ряпушки.

3. Сравнительно низкие значения генетической дивергенции между видами сем. *Coregonidae* ($D_N=0,102-0,252$) могут свидетельствовать об их относительно недавнем эволюционном происхождении. Данными настоящего анализа не подтверждается таксономическое выделение нельмы в отдельный род *Stenodus*, а также объединение всех сиговых с конечным и верхним положением рта в подрод *Leucichthys*.

4. Внутривидовые сопоставления чира, пеляди, омуля, тугуна и нельмы по 17-19 ферментным локусам показали значительную генетическую однородность этих видов сиговых рыб, представленных популяциями из разных регионов Евразии ($\max. D_N<0,021$).

5. На основании анализа распространения биохимических признаков в популяциях сига и ряпушки и с учетом генетических расстояний между ними показано, что период последнего плейстоценового оледенения фауны этих видов сиговых рыб пережили по крайней мере в четырех приледниковых убежищах: Балтийском, Бело-Баренцевоморском, Сибирском (Западно-Сибирском) и Берингийском. В позднеледниковое время расселение рас сига и ряпушек из приледниковых рефугиумов проходило с востока на запад в Приуральском регионе, а на Севере Азии преимущественно в противоположном направлении.

6. В отличие от печорской ряпушки, имеющей полифилетическое происхождение и возникшей в результате гибридизации двух видов, *C.albula* и *C.sardinella*, стада ряпушки Ладожского озера произошли от единого предкового таксона из Балтийского приледникового убежища.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Сендек Д.С. 1997а. Генетическая изменчивость сиговых рыб Оби и Печоры / Первый Конгресс ихтиологов России: тезисы докладов. С. 365.
2. Сендек Д.С. 1997б. Полиморфизм супероксиддисмутазы сиговых рыб р. Печора / Первый Конгресс ихтиологов России: тезисы докладов. С. 366.
3. Сендек Д.С. 1998. О видовой принадлежности ряпушки, обитающей в реке Печоре // Сб. научных трудов ГосНИОРХ. Санкт-Петербург. Вып. 323.- С.191-198.
4. Богданов Д.В., Сендек Д.С. 1999. Морфометрический и генетический анализ локальных популяций ряпушки *Coregonus albula* (L.) Ладожского озера // Актуальные проблемы биологии и экологии: Тезисы докладов VI молодежной научной конференции Сыктывкар. С. 21-22.
5. Сендек Д.С. 1999. Электрофоретическое изучение сиговых рыб Европейской части России и Западной Сибири // Актуальные проблемы биологии и экологии: Тезисы докладов VI молодежной научной конференции. Сыктывкар. С. 216-217.
6. Сендек Д.С., Богданов Д.В. 1999. Сравнительный анализ некоторых симпатрических популяций европейской ряпушки *Coregonus albula* (L.) Ладожского озера // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного мира Восточной Финноскандии: Тезисы докладов международной конференции. Петрозаводск. С. 160-161.
7. Sendek D.S. 1999. Electrophoretic studies of Coregonid fishes from some parts of Russia // Biology and management of Coregonid fishes: Thesis of report of 7-th International Symposium. Ann Arbor, Michigan. P. 83.
8. Сендек Д.С. 2000. Исследование эволюционных процессов у рыб сем. *Coregonidae* методом изоферментного анализа // II съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров. – Тезисы докладов. Санкт-Петербург. Т.2, - С. 21-22.
9. Sendek D.S. Electrophoretic studies of Coregonid fishes from some regions of Russia / Archive für Hydrobiologie (в печати).
10. Sendek D.S. Pleistocene glacial refuge of Eurasia as determined by genetic analysis of Coregonid populations // Biology of Polar Fish: Thesis of report of International Symposium (в печати).