

© Н.А. Бочкарев¹,
Е.И. Зуйкова¹, М.М. Соловьев^{1,2}

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск;

²ФГАОУ ВО «Томский государственный университет», Томск

Цель данной работы заключалась в изучении взаимодействия морфологически близких форм сига группы *Coregonus lavaretus*, обитающих на ограниченной территории в системе река — озеро бассейна р. Большой Абакан. Были определены последовательности фрагмента 16S-ND1 митохондриальной ДНК и первого промежуточного транскрибируемого спейсера ITS1 ядерной ДНК. Показано, что популяции сига различаются по числу жабрных тычинок и комплексу пластических признаков. Анализ фрагмента 16S-ND1 мтДНК выявил несколько дивергентных линий, наличие которых подтверждено исследованием ITS1 яДНК. В результате показано, что в системе река — озеро обитают две генетически дивергентные популяции сига. Результаты исследования поддерживают гипотезу о многократной гибридизации между слабодифференцированными популяциями/формами сига в постледниковый период. В результате проведенных исследований выдвинута гипотеза о происхождении и возможных путях миграции некоторых филогенетических линий сига в водоемах бассейна р. Енисей.

✿ **Ключевые слова:** сиг-пыжьян; метод главных компонент; морфология; генетика; ITS1; 16S-ND1 мтДНК; озеро Каракуль; река Большой Абакан; озеро Тоджа; река Вилюй; Телецкое озеро.

ВТОРИЧНАЯ ИНТЕГРАЦИЯ РАЗЛИЧНЫХ ФОРМ СИГОВ (*COREGONUS LAVARETUS SENSU LATO*, *COREGONIDAE*) В ВОДОЕМАХ АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ

ВВЕДЕНИЕ

Сиговые рыбы семейства *Coregonidae* имеют циркумполярное распространение и на всем своем ареале представлены большим числом видов и «экологических форм». Одной из особенностей сиговых рыб является их способность образовывать плодовые межвидовые, и даже межродовые, гибриды. Данная особенность этой группы рыб в настоящее время достаточно хорошо изучена [1–3]. Тем не менее проблеме гибридизации между морфологически сходными, а иногда идентичными, формами/филогенетическими линиями сига группы *Coregonus lavaretus* по-прежнему уделено недостаточно внимания. В большинстве случаев установить факт гибридизации между такими формами/популяциями/линиями сига с помощью сравнительного морфологического анализа довольно сложно, хотя в некоторых случаях незначительные различия между ними по меристическим признакам позволяют выявить этот факт [4–6]. Значительное число молекулярно-генетических исследований, проведенных в начале XXI в. для большинства видов сиговых рыб, дало основание для пересмотра систематического статуса некоторых из них [7–10]. Сочетание методов морфологического, экологического и молекулярно-генетического анализов позволило выявить некоторые замаскированные последствия гибридизации между различными формами/видами симпатрических сига из Телецкого озера (бассейн р. Обь), крупных озер Тоджинской котловины (бассейн р. Большой Енисей), Баунтовской системы озер (бассейн р. Витим) и озера Каменное (бассейн р. Кемь) [6, 11–13]. Было обнаружено, что морфологически дифференцированные пары сибирских симпатрических озерных сига, как правило, обладают сходными паттернами митохондриальной изменчивости, как это было показано для некоторых других симпатрических (парапатрических) видов животных [14–16]. Идентичность мтДНК у разнотычиновых озерных «экологических форм» сига на первый взгляд подтверждает гипотезу экологической радиации. Однако дальнейшее изучение этого феномена показало, что при увеличении числа исследуемых особей сига всегда обнаруживаются удаленные гаплотипы [12, 13]. Поскольку эти гаплотипы в той или иной степени связаны друг с другом, можно предположить, что они являются остатками предковой мтДНК одного из гибридизующихся форм/видов, большая часть которой в результате гибридизации оказалась утерянной. На основании нескольких исследований, демонстрирующих аналогичные результаты, было выдвинуто предположение о том, что часть современных симпатрических форм/видов сига группы *C. lavaretus* получила свой современный облик в постледниковый период в результате встречного расселения и интрогрессивной гибридизации [17–20].

Цель данного исследования заключалась в изучении генетической изменчивости морфологически близких форм малотычиновых сига *C. lavaretus* на ограниченной территории в системе река — озеро бассейна реки Большой Абакан.

Поступила в редакцию 30.01.2017
Принята к публикации 15.06.2017

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Характеристика района работ

Озеро Каракуль вытянуто с севера на юг и находится на высоте 800 м над уровнем моря в отрогах хребта Карылган, несколько выше слияния рек Большой и Малый Абакан (рис. 1). Озеро длиной около 7 км, окружено горами и делится мысом на две примерно равные половины. Верхний плес озера глубокий (до 74 м), нижний — более мелкий. Прозрачность воды равна 5 м по белому диску Секки, минерализация — 35,1 μS при 22,6 °С поверхностного слоя воды. В озеро впадает несколько мелких ручьев, вытекает река Озерная длиной около 6 км, которая соединяет озеро с рекой Большой Абакан. Участок реки, где проводился лов сига, был расположен в озеровидных расширениях с замедленным течением, несколько выше впадения в Большой Абакан реки Иксу. Участок характеризуется ямами с песчаным и заиленным грунтом, где в основном и концентрировались сига на глубине 4–5 метров (рис. 1, I). Место лова

сигов в Телецком озере находилось в 5 км от села Артыбаш (рис. 1, II). Данный участок озера характеризуется заиленным дном, прозрачностью по белому диску Секки 4–6 м и температурой воды в июле-августе 14–17 °С.

Объекты исследования

Изучение озерной популяции сига из озера Каракуль (бассейн р. Большой Абакан) проводили в августе 2007 г. Рыбу ловили сетями с ячеей 10–30 мм на глубинах от 2 до 20 м. Для морфологического анализа использовали 137 экз. половозрелых особей (длина по Смиту 174–280 мм). Малотычинковый сиг из озера Каракуль впервые описан в 1955 г. как отдельная нация *C. lavaretus pidschian natio karakolensis*, а в 1959 г. отнесен к телецкому сигу *C. lavaretus pidschian natio Smitti* Waprachowski [11, 21–25] (рис. 2, a). В связи с чем для сравнительного морфологического анализа мы, так же как и предыдущие авторы, использовали собственную выборку (49 экз.) малотычинкового сига из Телецкого озера.

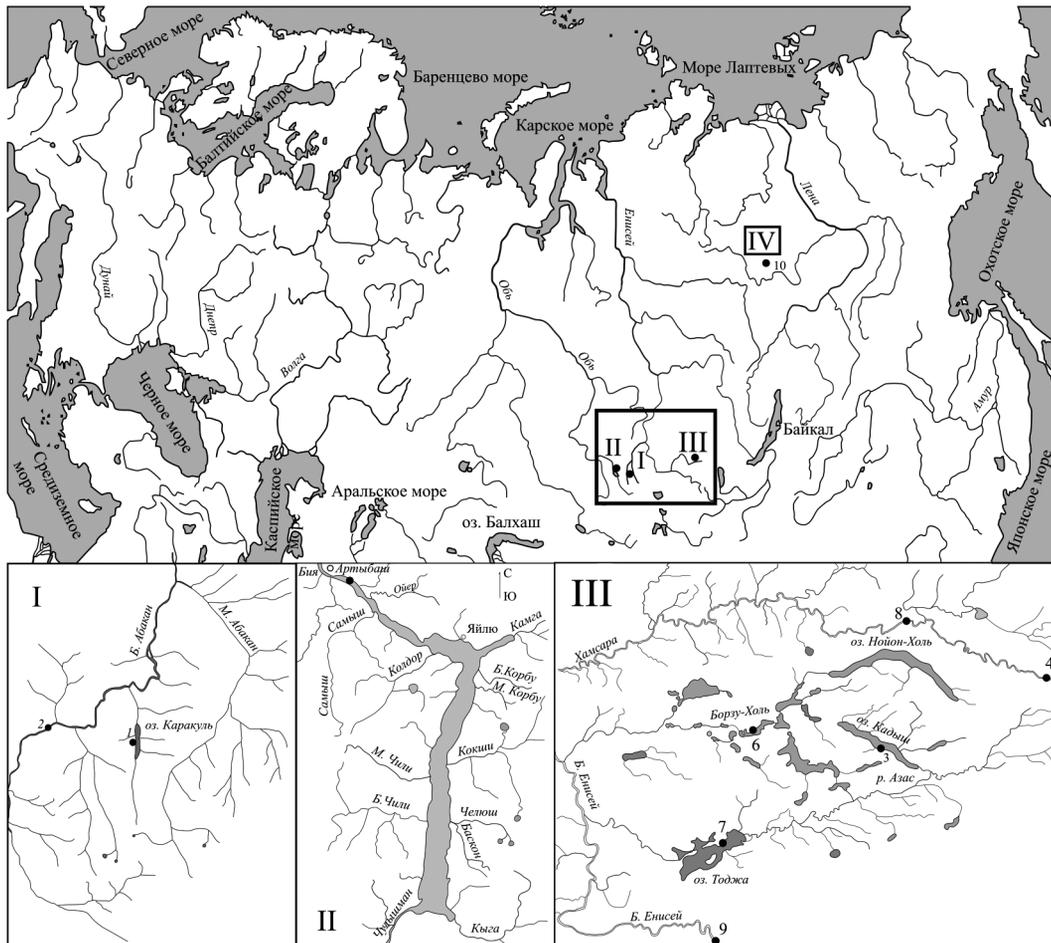


Рис. 1. Карта-схема водоемов изучаемого региона: р. Большой Абакан и оз. Каракуль — I, Телецкое озеро — II, озера Тоджинской котловины — III, р. Марха — IV. Черными точками отмечены места лова рыбы

Fig. 1. Map of the studied region: the Bolshoi Abakan River and Lake Karakul — I, Lake Teletskoye — II, the lakes of the Todzha Depression — III, the Marha River — IV. Fishing sites are marked by black circles

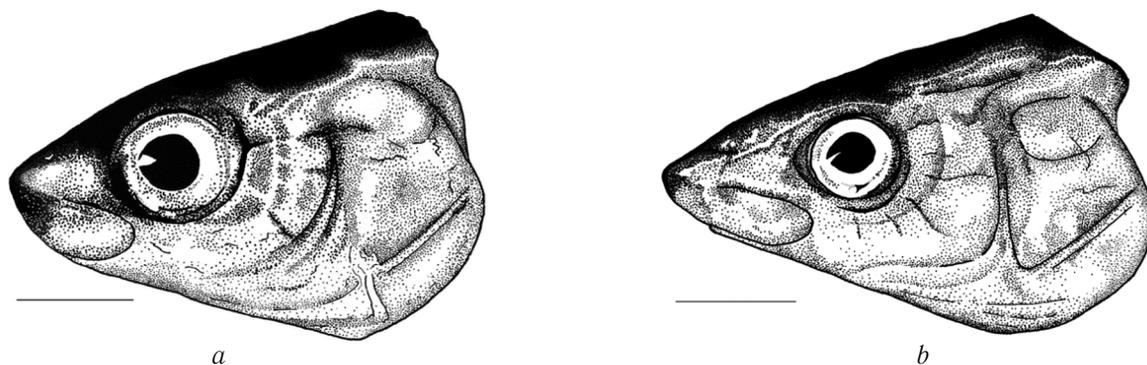


Рис. 2. Головы сига-пыжьяна оз. Каракуль (*a*) и р. Большой Абакан (*b*). Масштаб 1 см. Рисунок Н.А. Бочкарева

Fig. 2. Heads of the *pidschian*-like whitefishes from Lake Karakul (*a*) and the Bolshoi Abakan River (*b*) (drawing of Bochkarev N.A., scale bar 10 mm)

В реке Большой Абакан малотычинковый сиг был нами впервые обнаружен в 2008 г. (рис. 2, *b*). Сигов отлавливали в конце июля 2008 г. сетями с ячейей от 20 до 40 мм. Выборка для морфологического анализа состояла из 26 экз. (длина по Смиуту 250–500 мм). Для морфологического анализа все сиги были однообразно сфотографированы с помощью цифрового фотоаппарата Olympus sp-510 uz (Olympus, Tokyo, Japan). Измерение особей по методике И.Ф. Правдина с точностью до 0,1 мм проводили по цифровым изображениям в программе AxioVision v.3.1 (Zeiss, Oberkochen, Germany) одним оператором [13, 26, 27]. Подсчет жаберных тычинок на первой жаберной дуге (*sp.br.*) и прободенных чешуй в боковой линии (*ll*) осуществляли сразу после отлова рыб. Поскольку при аллометрическом росте форма тела зависит от размера особи, то перед анализом все морфометрические данные были скорректированы с учетом размерной составляющей [28, 29]. Межгрупповую морфологическую изменчивость сигов оценивали по пластическим признакам с помощью метода главных компонент (ГК). Для анализа морфологической изменчивости использовали две первые главные компоненты. Достоверность различий определяли с помощью многомерного дисперсионного анализа MANOVA [30, 31]. При обработке цифрового материала применяли статистические пакеты программ Statistica v.6 (StatSoft, USA), Snedecor v.5 (ODS Soft, 2009, Россия) и PAST v.3.06 [32].

Общую геномную ДНК выделяли из фиксированной 96 % этанолом печени сигов фенольно-хлороформным методом [33] и хранили при 4 °С. Амплификация фрагмента гена 16S-ND1 митохондриальной ДНК проведена с помощью полимеразной цепной реакции с использованием внешних праймеров LGL381 и LGL563 [34, 35] и четырех пар внутренних праймеров в реакционной смеси объемом 20 мкл согласно ранее описанному протоколу [10]. Все полученные ПЦР-продукты очищали с помощью набора реактивов БИОСИЛИКА (Биосилика, Новосибирск, Россия) и секвенировали по прямому и обратному праймерам на автоматическом анализа-

торе ABI 3130xl Genetic Analyser (Applied Biosystems, Waltham, USA) в центре «Геномика» СО РАН (Новосибирск, Россия, <http://sequest.niboch.nsc.ru>), используя терминатор Big Dye (Applied Biosystems, Waltham, USA). Длина последовательностей фрагмента генов 16S-ND1 мтДНК составила 1929 нуклеотидных оснований. Последовательности сначала выравнивали с помощью алгоритма ClustalW, а затем редактировали вручную. Первый внутренний транскрибируемый спейсер (ITS1) ядерной ДНК амплифицировали из тех же образцов, что и митохондриальные гены. Реакцию амплификации проводили согласно протоколам, примененным ранее с использованием праймеров MD1 и 28S [36, 37]. Полученную последовательность использовали как матрицу для внутренних праймеров KP2 и 5.8S. Все полученные последовательности депонированы в международную базу данных GenBank (табл. 1).

Для построения более объективной картины генетического разнообразия в анализе использованы уже известные гаплотипы сигов из водоемов Тоджинской котловины [13] и восточно-сибирских сигов из р. Марха (бассейн р. Виллой) (см. табл. 1).

Для анализа полиморфизма полученных нуклеотидных последовательностей мтДНК вычисляли следующие параметры: число полиморфных (сегрегирующих) сайтов (*S*), число гаплотипов (*h*), гаплотипическое (H_d) и нуклеотидное (π) разнообразие, среднее число нуклеотидных различий (*k*), среднее количество синонимичных (K_s) замен на синонимичный сайт и несинонимичных замен на несинонимичный сайт (K_a). Расчеты выполнялись в программе DnaSP v.5.10 [38]. Генетические дистанции внутри и между видами, гаплогруппами и популяциями оценивали согласно 2-параметрической модели Кимуры [39], а поток генов между ними — на основе парных значений F_{ST} с помощью программы Arlequin v.3.5 [40]. Для изучения образцов демографической экспансии популяций были вычислены тесты на нейтральность эволюции Фу F_s и Таджимы D [41, 42] и число попарных различий между нуклеотидными последовательностями

Таблица 1

Виды рыб, коды, координаты мест сбора, номера в GenBank

Fish species, codes, coordinates of the site sampling and the GenBank accession numbers

Вид, водоем	Код	<i>n</i>	Широта	Долгота	Номера последовательностей в GenBank
Омуль р. Енисей	OmEn	2	N66°29'	E87°15'	KJ767526*, KJ767526*
Омуль оз. Байкал	OB	4	N52°33'	E106°20'	JX402036 – JX402039
Сиг р. Б. Абакан	CA	20	N54°57'	E88°31'	KJ742910 – KJ742918*, HM538404, HM538405, JN628999, NJ629000
Сиг оз. Каракуль	CKr	11	N51°60'	E88°40'	HM538401 – HM538403, KJ742909*
Сиг оз. Кадыш	CKd	9	N52°30'	E97°00'	HM538417 – HM538418, KT844956 KJ742922*
Сиг оз. Додот	CDd	10	N52°22'	E98°26'	HM538413 – HM538416, KJ742923*
Сиг оз. Нойон-Холь	CNo	2	N52°50'	E97°00'	HM538421, HM538422
Сиг оз. Борзу-Холь	CBr	2	N52°40'	E96°50'	HM538419 – HM538420
Сиг оз. Тоджа	CGI	7	N52°50'	E97°08'	HM538406 – HM538410, HM538411, HM538412
Сиг р. Хамсара	CX	14	N52°50'	E96°40'	HM538397 – HM538400, KJ742919 – KJ742921*
Сиг р. Б. Енисей	CEn	2	N52°10'	E97°30'	HM560589, HM560590
Сиг р. Марха	CMarha	9	N65°06'	E116°42'	KM013405 – KM013409

Примечание: звездочками обозначены номера последовательностей, полученные для данной статьи. Номера последовательностей в базе данных GenBank ITS1 — KJ742924* (CA8) и KJ742925* (CA1).

Note: Sequences obtained for this study are marked by asterisks. The GenBank database accession numbers for ITS1 — KJ742924 (CA8) and KJ742925 (CA1)

(mismatch distribution) [43–45] в программе DnaSP v.5.10. Выбор моделей нуклеотидных замен, наилучшим образом описывающих эволюцию изучаемых последовательностей, выполнен с помощью программы MEGA v.5.2 [46]. Лучшей моделью оказалась 2-параметриче-

ская модель Кимуры с гамма-распределением (параметр $\alpha = 0,5$). Реконструкция филогенетических отношений между сигами выполнена с помощью методов ближайшего соседа (NJ) и максимального правдоподобия (ML) в программе MEGA v.5.2. Оценку достоверности филогенетических реконструкций проводили с помощью бутстреп-теста при числе репликаций, равном 1000 [47]. Байесовский анализ проводили в программе MrBayes v.3.2, используя модель GTR (lset nst=6 rates=invgamma) для 1 000 000 генераций при частоте записи параметров 100 [48]. В качестве внешней группы использовали собственные нуклеотидные последовательности омуля *C. autumnalis* из нижнего течения р. Енисей и байкальского омуля *C. migratorius* (см. табл. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфологическая изменчивость

Все сиги — из озер Телецкое, Каракуль и реки Большой Абакан — относятся к малотычинковой и малочешуйчатой группе. По числу жаберных тычинок на первой жаберной дуге они достоверно отличаются друг от друга по *t*-критерию Стьюдента ($p \leq 0,001$). По числу прободенных чешуй в боковой линии достоверных различий между ними не обнаружено. Анализ главных компонент показал, что в пространстве 1 и 2 ГК выборки хорошо дифференцированы (рис. 3).

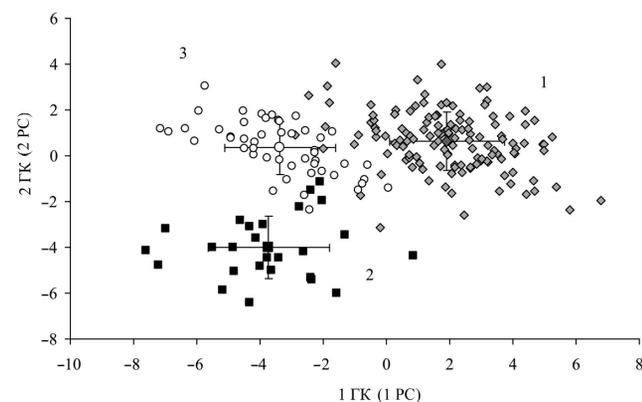


Рис. 3. Расположение выборок сигов в пространстве первых двух главных компонент по пластическим признакам: 1 — оз. Каракуль (серые ромбы), 2 — р. Большой Абакан (черные квадраты), 3 — Телецкое озеро (белые круги), \pm среднеквадратическое отклонение

Fig. 3. Plots of the first two principal component scores based on morphological traits of the pidschian-like whitefishes: 1 — Lake Karakul (grey diamond), 2 — the Bolshoi Abakan River (black square), 3 — Lake Teletskoye (white circle)

Таблица 1

Полиморфизм последовательностей фрагмента генов *16S-ND1* мтДНК в популяциях сига из водоемов бассейнов рек Большой Абакан, Большой Енисей и Вилюй

Polymorphism of the *16S-ND1* gene of mtDNA of the whitefish populations from the Bolshoi Abakan, Bolshoi Yenisei and Vilyui river basins

Виды	<i>n</i>	<i>S</i>	<i>h</i>	H_d	π	<i>k</i>	K_s	K_a
<i>C. l. pidschian</i> (оз. Каракуль)	11	2	3	0,230	0,00019	0,364	0,00069	0,00000
<i>C. l. pidschian</i> (р. Большой Абакан)	20	16	11	0,848	0,00210	4,048	0,01120	0,00092
<i>C. l. pidschian</i> (из всех водоемов Тоджинской котловины)	51	15	16	0,824	0,00101	1,955	0,00487	0,00057
<i>C. l. pidschian</i> (р. Марха)	9	9	5	0,722	0,00170	3,278	0,00719	0,00000

Примечание: *n* — число образцов, *S* — число полиморфных (сегрегирующих сайтов), *h* — число гаплотипов, H_d — гаплотипическое разнообразие, π — нуклеотидное разнообразие, *k* — среднее число нуклеотидных различий (на сайт) K_s — среднее число синонимичных замен на синонимичный сайт, K_a — среднее число несинонимичных замен на несинонимичный сайт.
 Note: *n* — sample size, *S* — number of segregating sites, *h* — number of haplotypes, H_d — haplotype diversity, π — nucleotide diversity, *k* — average number of differences, K_s — average number of synonymous substitution and K_a — average number of nonsynonymous substitution

Вдоль первой ГК расположены выборки сига из озер Каракуль и Телецкого. Вдоль второй главной компоненты расположена выборка сига из реки Большой Абакан и две выборки озерных сига. Основной положительный вклад в 1 ГК внесли признаки формы тела (*DC*, *VC*, *VA* и *pA*, *pD*), а основной отрицательный вклад — признаки формы головы (*Ch₂*, *lm*, *hm*, *aV*, *aD*, *aP*). Во вторую главную компоненту основной положительный вклад внесли признаки комплекса тела (*PA*, *PV*) и головы (*pO*, *C*), основной отрицательный — признаки формы тела (*pA*, *AC*) и головы (*O*, *Ch₁*, *lmd*). Многомерный дисперсионный анализ MANOVA по пластическим признакам показал, что выборки достоверно отличаются друг от друга ($Wilk's \lambda = 0,0089$; $F = 55,11$; $df1 = 62$; $df2 = 356$; $p < 0,001$). Уровень значимости с учетом поправки Бонферрони (Bonferroni corrected) был также высоким (Pillai trace = 1,802; $F = 52,49$; $df1 = 62$; $df2 = 358$; $p < 0,001$).

Изменчивость митохондриальной ДНК

Анализ изменчивости мтДНК популяций сига из озера Каракуль, рек Большой Абакан и Марха (бассейн р. Вилюй) показал, что наибольшим гаплотипическим и нуклеотидным разнообразием и самым высоким числом нуклеотидных различий характеризуется популяция сига из р. Большой Абакан (табл. 2).

Географически близкая к ней популяция сига из озера Каракуль характеризуется самым низким уровнем генетического полиморфизма. Сходный уровень гаплотипического разнообразия зарегистрирован также в суперпопуляции сига из водоемов Тоджинской котловины (озера Тоджа, Борзу-Холь, Нойон-Холь, Кадыш, Додот, реки Большой Енисей и Хамсара) и в популяции из реки Большой Абакан. При этом уровень нуклеотидного разнообразия и среднее число нуклеотидных различий в суперпопуляции сига из озер Тоджинской котловины ока-

зались в два раза ниже, несмотря на значительное число исследованных популяций из этого региона. Популяция сига из р. Марха бассейна р. Вилюй также характеризуется высоким уровнем генетического полиморфизма (табл. 2).

Филогенетические взаимоотношения

Реконструкция филогенетических взаимоотношений между гаплотипами сига из разных популяций относительно внешних групп арктических и байкальских омулей показала, что все они разделились на девять основных кластеров (рис. 4, а).

Первые два кластера сформированы гаплотипами арктического и байкальского омулей. Третий кластер сформирован двумя гаплотипами восточно-сибирского сига (*C. lavaretus pidschian natio brachymystax*) из р. Марха (Marha1) бассейна р. Вилюй, четвертый — двумя гаплотипами сига из р. Большой Абакан (Ab1). Пятый кластер включает в себя три гаплотипа сига из р. Марха (Marha2), шестой — три гаплотипа сига из р. Большой Абакан (Ab3). Седьмой кластер (Ab_Yen_MIX1) образован гаплотипами сига из р. Большой Абакан, оз. Каракуль и водоемов Тоджинской котловины. В восьмой кластер входят два гаплотипа сига из р. Большой Абакан, в девятый — гаплотипы сига из озер Тоджинской котловины и р. Большой Абакан (Ab_Yen_MIX2). В девятом кластере выделяется несколько дивергентных митохондриальных линий с высокой степенью поддержки, которые могут принадлежать потенциально новым формам/видам сига. Таким образом, в результате филогенетического анализа гаплотипы сига из озера Каракуль и реки Большой Абакан можно распределить по трем группам (I, II, III) (рис. 4).

В составе медианной сети оформились две звездобразные структуры с центральными гаплотипами H_2 и H_19 (рис. 4, б). Звездообразная структура H_19

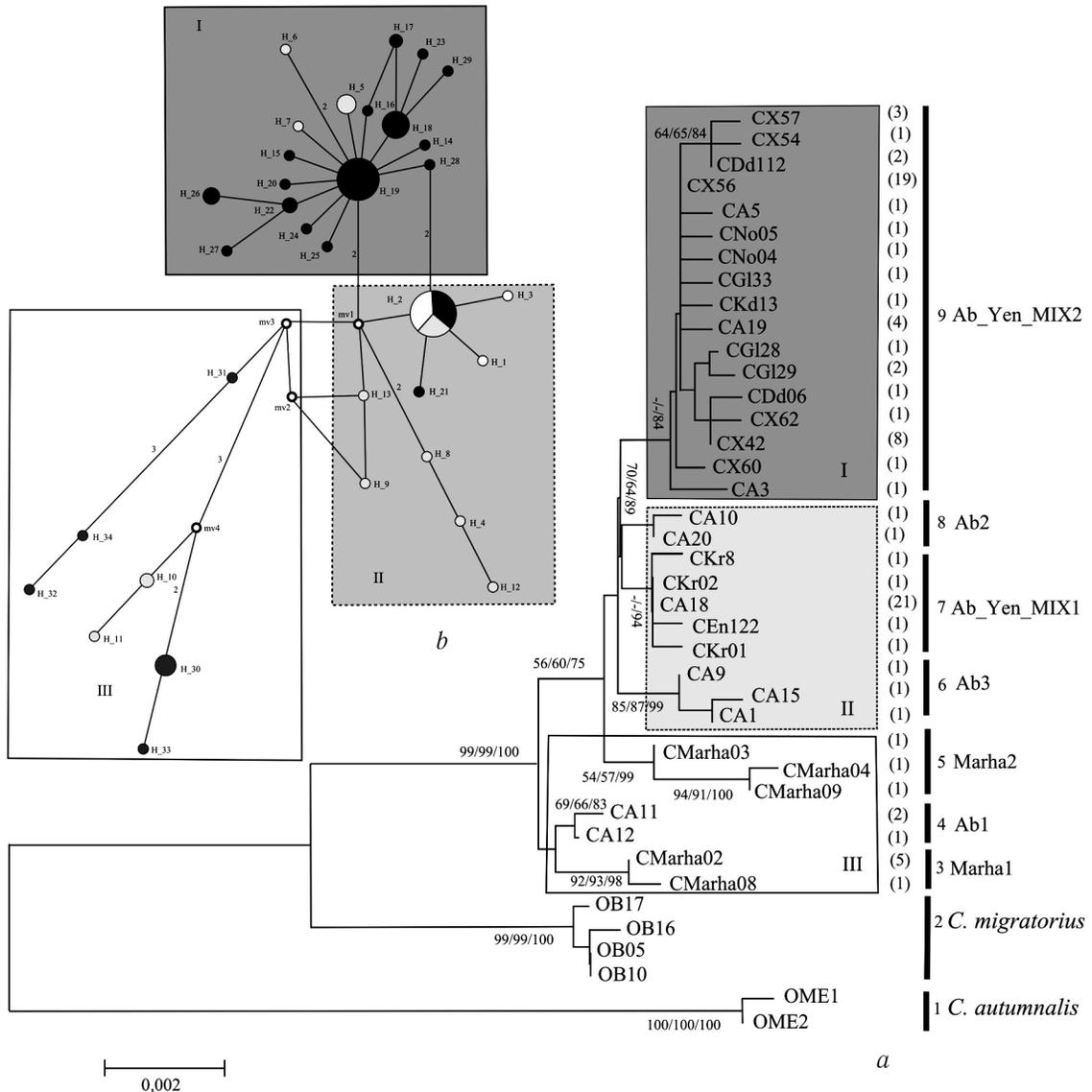


Рис. 4. Филогенетические взаимоотношения (a) и медианная сеть гаплотипов (b) сигаев из оз. Каракуль, р. Большой Абакан, озер Тоджинской котловины, р. Марха бассейна р. Вилуй на основе последовательностей гена *16S-ND1* мтДНК. Числа в узлах — значения бутстрэп-поддержки (1000 псевдорепликаций) и апостериорной вероятности, которые соответствуют NJ/ML/MrB-анализам. Белые круги — гаплотипы из оз. Каракуль, серые круги — гаплотипы из р. Большой Абакан, черные круги — гаплотипы из озер Тоджинской котловины, темно-серые круги — гаплотипы сигаев р. Марха

Fig. 4. Phylogenetic relationships (a) and median-joining network (b) for whitefishes from the Lake Karakul, the Bolshoi Abakan River, lakes of the Todzha Depression and the Marha River (the Vilyui River basin based on the *16S-ND1* sequences of the mtDNA). The bootstrap values and posterior probability are given in the following order: NJ/ML/ MrB. White circles – haplotypes from Lake Karakul, grey circles – haplotypes from the Bolshoi Abakan River and white circles – haplotypes from the lakes of the Todzha Depression, dark-grey circles – haplotypes from the Marha River

сформирована гаплотипами сигаев из водоемов Тоджинской котловины, которые удалены от второй звездообразной структуры (H_2) на 3–4 замены. В ее составе также находятся три гаплотипа сигаев из реки Большой Абакан. Смешанная звездообразная структура H_2 состоит из примерно равного числа гаплотипов сигаев из озера Каракуль, реки Большой Абакан и водоемов Тоджин-

ской котловины (рис. 4, b). Кроме двух звездообразных структур значительное число гаплотипов сигаев из реки Большой Абакан образуют цепи, слабо связанные между собой и удаленные от обеих структур на 3–6 замен.

Часть гаплотипов сигаев из реки Большой Абакан (H_10, H_11) сформировала небольшую (соседнюю) структуру с центральным «утерянным» гаплотипом mv4

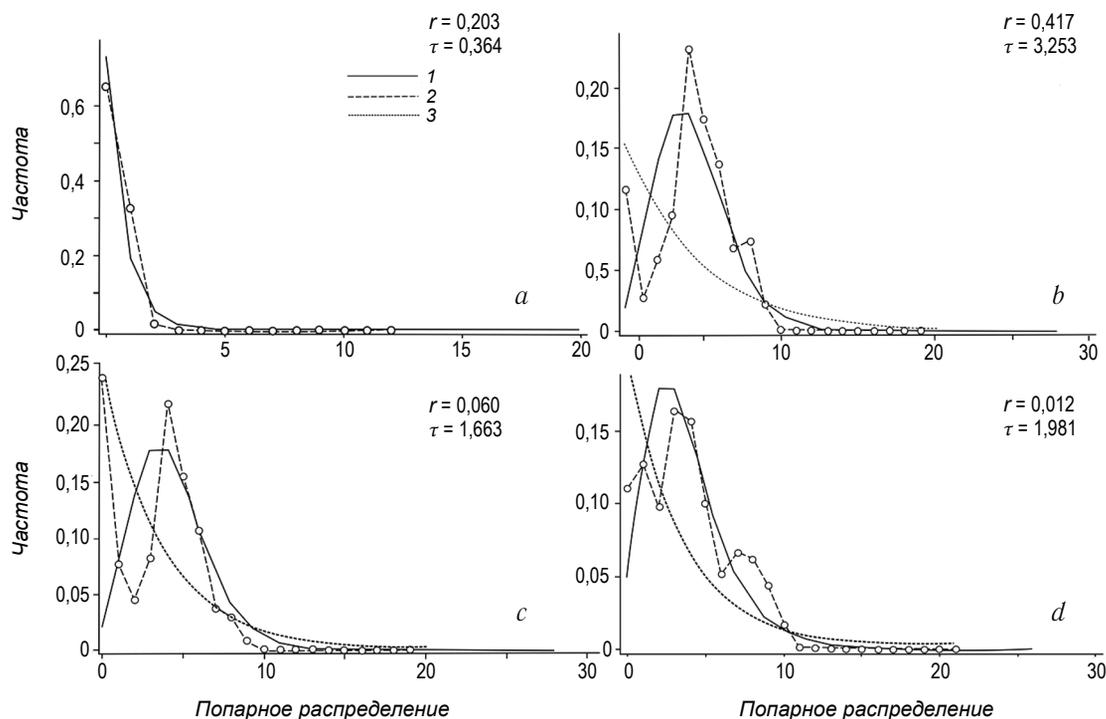


Рис. 5. График распределения числа попарных различий между нуклеотидными последовательностями в изучаемых популяциях сигов: *a* — популяция из оз. Каракуль, *b* — популяция из р. Большой Абакан, *c* — объединенная популяция из р. Большой Абакан и оз. Каракуль, *d* — все популяции (реки Большой Абакан и Марха, оз. Каракуль, озера Тоджинской котловины). 1 — наблюдаемое распределение; 2 — ожидаемые значения для стабильной популяции; 3 — ожидаемые значения при периодическом сокращении и увеличении численности популяции

Fig. 5. Results of the mismatch distribution of the studied whitefish populations: *a* — population from Lake Karakul, *b* — population from the Bolshoi Abakan River, *c* — joined population from the Bolshoi Abakan River and Lake Karakul, *d* — all populations (the Bolshoi Abakan and Marha rivers, Lake Karakul and the lakes of the Todzha Depression). 1 — observed values, 2 — expected values for the case of stable populations, 3 — the expected values for the case of episodic reductions in populations

и гаплотипами из р. Марха (H_30, H_33). Вторая часть образцов сформировала цепь гаплотипов (H_4, H_8, H_12), удаленную от звездообразной структуры H_2 на четыре замены и один «утерянный» гаплотип. С ней связана цепь гаплотипов сигов (H_9, H_13), удаленная от центрального гаплотипа H_2 на один «утерянный» гаплотип. Три гаплотипа сигов из реки Марха (H_32, H_32, H_34) сформировали отдельную цепь, удаленную от звездообразной структуры H_2 на два «утерянных» гаплотипа.

Анализ наблюдаемого и ожидаемого распределения числа попарных нуклеотидных различий между нуклеотидными последовательностями показал, что в графике распределения сигов из озера Каракуль все три кривые совпадают и имеют унимодальный характер распределения (рис. 5, *a*).

Во всех остальных случаях выявлены значительные различия между ожидаемым и наблюдаемым распределением попарных нуклеотидных различий и мультимодальный характер наблюдаемого распределения (рис. 5, *b, c, d*).

Тесты на нейтральность эволюции (Fu's F_s и Tajima's D) в большинстве популяций принимают отрицательные значения, за исключением популяции сигов из реки Марха (табл. 3). При этом статистически значимые значения отмечены только для Fu's F_s -теста в популяциях сигов из реки Большой Абакан и озер Тоджинской котловины.

Таблица 3

Тест на нейтральность для изучаемых популяций сигов
The neutrality tests for the different whitefish populations

Виды	Fu's F_s	Tajima's D
<i>C. l. pidschian</i> (оз. Каракуль)	-1,246	-1,430
<i>C. l. pidschian</i> (р. Большой Абакан)	-2,302*	-0,3839
<i>C. l. pidschian</i> (водоемы Тоджинской котловины)	-8,578**	-1,265
<i>C. l. pidschian</i> (р. Марха)	0,242	-0,047

Примечание: * $p < 0,05$, ** $p < 0,001$.
Note: * $p < 0.05$, ** $p < 0.001$

Таблица 4

Генетические дистанции (в процентах) между популяциями и видами исследуемых сиговых рыб на основе 2-параметрической модели Кимуры

Evolutionary divergence (in percent) over sequence pairs between the whitefish populations and species based on the 16S-ND1 gene of mtDNA according the Kimura 2-parameter method

Группы	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>C. autumnalis</i>	0							
<i>C. migratorius</i>	2,3	0						
<i>C. l. pidschian (Marha1)</i>	2,3	1,0	0					
<i>C. l. pidschian (Ab_1)</i>	2,3	1,0	0,4	0				
<i>C. l. pidschian (Marha1)</i>	2,5	1,2	0,3	0,4	0			
<i>C. l. pidschian (Ab_2)</i>	2,4	1,1	0,5	0,4	0,4	0		
<i>C. l. pidschian (Ab_Yen_MIX1)</i>	2,4	1,1	0,4	0,3	0,3	0,2	0	
<i>C. l. pidschian (Ab_3)</i>	2,3	1,1	0,4	0,3	0,3	0,2	0,2	0
<i>C. l. pidschian (Ab_Yen_MIX2)</i>	2,4	1,2	0,5	0,4	0,4	0,3	0,2	0,2

Таблица 5

Парные значения F_{ST} для популяций сиговых рыб из бассейнов рек Большой Абакан, Енисей и озера Байкал

Группы	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>C. autumnalis</i>	0							
<i>C. migratorius</i>	0,9748	0						
<i>C. l. pidschian (Marha1)</i>	0,9884	0,9593	0					
<i>C. l. pidschian (Ab_11)</i>	0,9807	0,9515	0,8571	0				
<i>C. l. pidschian (Marha2)</i>	0,9614	0,9151	0,7428	0,7826	0			
<i>C. l. pidschian (Ab_2)</i>	0,9744	0,9412	0,9091	0,8696	0,7273	0		
<i>C. l. pidschian (Ab_Yen_MIX1)</i>	0,9864	0,9669	0,9607	0,9215	0,7335	0,8091	0	
<i>C. l. pidschian (Ab_3)</i>	0,9783	0,9502	0,9669	0,8571	0,6562	0,7407	0,7634	0
<i>C. l. pidschian (Ab_Yen_MIX2)</i>	0,9729	0,9405	0,7826	0,8569	0,7124	0,7569	0,7840	0,7167

Примечание: Достоверность оценена на основе 1000 псевдорепликаций, $p < 0,05$. Шрифтом выделены достоверные значения.
Note: The data validity was evaluated based on 1000 permutation; bold type % values are significant, $p < 0,05$

Значения внутригрупповых генетических дистанций на основе 2-параметрической модели Кимуры для всех групп сигов варьировали от 0,2 до 0,5 %. Самые высокие значения межгрупповых генетических дистанций выявлены при попарном сравнении образцов арктического омуля из реки Енисей со всеми остальными группами сигов и байкальским омулем (2,3–2,5 %) (табл. 4).

Анализ распределения F_{ST} показал, что максимальные значения ожидаемо были обнаружены при попарном сравнении популяций арктического и байкальского омулей как друг с другом, так и с остальными популяциями сигов (табл. 5). Наименьшие достоверные значения были обнаружены при сравнении митохондриальных гаплогрупп *C. l. pidschian (Ab_Yen_MIX2)* и *C. l. pidschian (Marha2)*.

Изменчивость фрагмента ITS1

При изучении изменчивости фрагмента ITS1 ядерной ДНК в популяциях сигов, населяющих водоемы Алтае-Саянской горной страны, выявлена идентичность нуклеотидного состава. Однако структура фрагмента, состоящего из нескольких повторяющихся блоков длиной 66 п. н., была различна. Анализ изменчивости ядер-

ной ДНК в популяции сигов из озера Каракуль показал, что все образцы (11 экз.) имели в составе ITS1 тандем из трех одинаковых блоков. В реке Большой Абакан обнаружены сиги как с двумя (4 экз.), так и с тремя идентичными блоками (17 экз.).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты морфологического и биологического анализов указывают на разнокачественность популяций сигов, обитающих в озере Каракуль и реке Большой Абакан. По числу жаберных тычинок на первой жаберной дуге и биологическим характеристикам между выборками сигов обнаружены достоверные отличия. По числу прободенных чешуй в боковой линии различий между выборками не выявлено, и они характеризуются как малочешуйчатая и малотычинковая группа сигов [6, 13]. Различия по темпу роста, питанию и плодовитости сигов бассейна реки Абакан подробно обсуждались в опубликованной ранее работе [49].

Подобные популяции сигов на территории Южной Сибири обитают в бассейне Телецкого озера, в озерах Тоджинской, Дархатской котловинах и в озерах Доронг и Ба-

унт бассейна реки Витим. Незначительная протяженность реки Озерная (6–8 км), отсутствие на ней порогов и перекатов позволяют утверждать, что миграция сигов не ограничена в обоих направлениях. На основании данного факта можно предположить, что популяции в реке и озере должны иметь идентичное или близкое число жаберных тычинок на первой жаберной дуге. Такое распределение отмечали в озерной и озерно-речной популяциях малотычиновых сигов из Телецкого озера, имеющих, как мы полагаем, общее происхождение [49, 50]. Однако между исследуемыми популяциями сигов из бассейна реки Абакан обнаружены четкие различия по числу жаберных тычинок. Похожее контрастное распределение меристических признаков в популяциях сигов из соседних водоемов наблюдается в бассейне реки Большой Енисей [51]. Считается, что такое состояние признака, «ступень», обычно формируется в результате встречного расселения ранее изолированных форм/популяций [52]. На основе данного факта мы делаем предположение о том, что в настоящее время в бассейне реки Абакан (в системе река — озеро) обитают разные по происхождению популяции. В современной зарубежной и отечественной литературе совместное обитание популяций с разным числом жаберных тычинок чаще всего объясняют экологической радиацией [53–57]. Однако результаты генетического анализа, скорее всего, свидетельствуют о том, что данная «ступень» образовалась в результате вторичной интерградации [51, 52].

Высокие значения гаплотипического (H_d) разнообразия при низких значениях нуклеотидного (π) разнообразия были зарегистрированы в большинстве популяций сигов. Такое сочетание этих показателей предполагает быстрый рост популяции из древней популяции с низким эффективным размером [58]. При этом временной интервал должен быть достаточным для восстановления гаплотипического разнообразия посредством мутаций, но недостаточным для накопления значительных различий в последовательностях.

Популяция сигов озера Каракуль характеризуется чрезвычайно низким уровнем генетического полиморфизма. Низкие значения гаплотипического разнообразия при низких значениях нуклеотидного разнообразия в популяции сигов из озера Каракуль являются доказательством жесткого отбора в недавнем геологическом прошлом. Небольшое число минорных гаплотипов в медианной сети указывает на незначительный возраст озерной популяции, на «эффект основателя» и, скорее всего, на одностороннюю миграцию сигов из озера в реку. Повидимому, из-за удаленности от основной магистрали расселения на эту популяцию не оказали влияния основные миграционные потоки.

Демографический сценарий для популяции сигов из реки Большой Абакан подтверждается высоким и статистически значимым отрицательным значением теста F_u 's F_s [41]. Для остальных популяций значения тестов F_s и D также высоки, хотя в большинстве слу-

чаев и не достигают 5 % уровня значимости. Тем не менее они указывают на тенденцию к избытку мутаций с низкой частотой и свидетельствуют о недавней экспансии и/или действии очищающего отбора. Демонстрирующий противоположное значение F_u 's F_s -тест для популяции из реки Марха указывает на ведущую роль отбора в этом регионе [41]. Унимодальное распределение попарных нуклеотидных различий в популяции сигов из озера Каракуль свидетельствует о возможности недавней демографической экспансии или серии экспансий с высокой скоростью миграции между соседними группами [41, 42]. Значительные расхождения между ожидаемым и наблюдаемым характером распределений (рис. 5, *b*) указывают на высокую гетерогенность исследуемой популяции, что связано, как правило, с процессами интрогрессивной гибридизации (рис. 5, *c*).

Анализ медианной сети показал, что гаплотипы сигов структурируются в одну хорошо оформленную крупную звездообразную структуру (H_{19}), в которой, кроме уникальных, отмечены три гаплотипа сигов из реки Большой Абакан. Наличие многочисленных минорных гаплотипов и альтернативных связей разной длины, которые возникают в результате обратных или параллельных мутаций и приводят к образованию замкнутых циклов, однозначно указывает на существование рефугиума в бассейне реки Большой Енисей. Общие гаплотипы (озера Тоджа, Каракуль, р. Большой Абакан) во второй звездообразной структуре (H_2) свидетельствуют о том, что заселение сигами озера Каракуль произошло относительно недавно из географически близких популяций (водоемы Тоджинской котловины). В исследованной части популяции сигов из реки Большой Абакан, кроме центрального (H_2), отмечается несколько цепей гаплотипов. Эти цепи могут свидетельствовать либо о неполном сортинге, либо о недавнем вселении в водоем генетически дивергентных популяций с последующей гибридизацией и частичной утратой одной из материнских мтДНК. Включение в анализ гаплотипов сигов из реки Марха (бассейн р. Вилюй) подтверждает связь одной из филогенетических линий сигов из реки Большой Абакан с восточно-сибирскими сигами из бассейна реки Вилюй. Парные значения индекса F_{ST} между популяциями сигов с нижним ртом достаточно высокие (0,7124–0,9669) и в ряде случаев достоверные, что свидетельствует об ограниченном потоке генов между ними (табл. 5).

Известно, что у сиговых рыб фрагмент ITS1 состоит из нескольких повторяющихся блоков. У ряпушки (*C. sardinella*), пеляди (*C. peled*), арктического омуля (*C. autumnalis*) и нельмы (*S. leucichthys*) в составе фрагмента ITS1 зарегистрирован один такой блок, у сига-пыжьяна северных и восточных популяций, чира (*C. nasus*), муксуна (*C. muksun*), тугуна (*C. tugun*), уссурийского сига (*C. ussuriensis*) и сига-хадары (*C. chadary*) — два. Тандем из трех блоков в составе ITS1 ранее был обнаружен только у сельдевидного сига (*C. clupeaformis*) из озера Нипигон (Nipigon Lake)

[36, 37]. В настоящее время известно, что распространение форм сигов (*C. lavaretus*) в Сибири с тандемом из трех блоков в составе ITS1 ограничено бассейном Телецкого озера и водоемами бассейна реки Большой Енисей (Тоджинская котловина). Симпатрические сиги из Телецкого озера относятся к формам с тандемом из трех блоков, как и все исследованные сиги из озера Каракуль (20 экз.), тогда как в реке Большой Абакан встречаются формы сигов с тандемом как из двух (4 экз.), так и из трех блоков (17 экз.) в составе фрагмента ITS1. Неоднородная структура внутреннего транскрибируемого спейсера ITS1 яДНК в популяции сигов из реки Большой Абакан и его однообразие в озере свидетельствуют о направлении миграции сигов из озера Каракуль в реку Большой Абакан. Обратные миграции, вероятно, незначительны. По всей видимости, аборигенная популяция сигов из реки Большой Абакан, в отличие от сигов озера Каракуль, в составе ITS1 имела два блока и проникла в бассейн реки Абакан сравнительно недавно, значительно позже заселения сигами озера Каракуль.

Скорее всего, перераспределение водотоков в постледниковый период на короткий период времени привело к изменению ареалов и вторичному контакту между различными видами/формами, популяциями и филогенетическими линиями сигов. Во время высокой водности происходили встречное расселение и гибридизация между различными, ранее изолированными формами/видами. В зависимости от продолжительности изоляции и скорости образования мутаций происходило накопление генетической изменчивости. Степень обособленности новых форм проверялась в дальнейшем посредством гибридизации с широко распространенными формами/видами. Наиболее дифференцированные формы/виды после частичного или полного замещения мтДНК продолжали свою эволюцию уже симпатрично с другими видами, тогда как менее дифференцированные утрачивали свою обособленность [17, 18].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Достоверные морфологические различия между выборками сигов из озера Каракуль и реки Большой Абакан указывают на сосуществование в системе река — озеро двух популяций/форм. Различия по числу жаберных тычинок на первой жаберной дуге, обнаруженные между популяциями сигов на ограниченной территории, указывают не на формообразование в разных экологических условиях, а на недавнее встречное расселение сигов различных филогенетических линий. Факт вселения в регион сигов с иными морфогенетическими характеристиками подтверждается анализом митохондриальной и ядерной ДНК. Структура сети гаплотипов 16S-ND1 мтДНК для популяций сигов из бассейна реки Енисей подтверждает факт существования ледникового рефугиума в верхнем течении реки Большой Енисей, а также о недавнем заселении сигами озера Каракуль. Наличие

нескольких филогенетических линий сигов в реке Большой Абакан, связанных с гаплотипами сигов из других географических регионов, подтверждает постледниковое расселение сигов и поддерживает взгляды А.М. Мамонтова относительно возникновения современного многообразия популяций/форм настоящих сигов.

Перечень терминов:

озерный сиг — lacustrine; речной сиг — riverine; число жаберных тычинок на первой жаберной дуге — the gill raker number on the first brachial arch; число прободенных чешуй в боковой линии — the lateral line scale number.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность сотруднику ИСиЭЖ СО РАН С.А. Абрамову за помощь, оказанную при выполнении данного исследования. Работа проведена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 14-04-01708.

Конфликт интересов: не заявлен.

ЛИТЕРАТУРА

1. Павлов А.Ф. Гибриды тугуна *Coregonus tugun* Pal. с пелядью *C. peled* (Gmelin) и сигом *C. lavaretus pidschian* (Gm.) // Известия НИИ озерного и речного рыбного хозяйства. — 1981. — Вып. 171. — С. 37–50. [Pavlov AF. Gibridy tугuna *Coregonus tugun* Pal. s pelyad'yu *C. peled* (Gmelin) i sigom *C. lavaretus pidschian* (Gm.). *Izvestiya NII ozerного i rechnogo rybnogo hozyajstva*. 1981;(171):37-50. (In Russ.)]
2. Смирнов В.В., Смирнова-Залуми Н.С., Суханова Л.В. Микроэволюция байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi). — Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. — 246 с. [Smirnov VV, Smirnova-Zalumi NS, Suhanova LV. Mikroehvoljuciya bajkal'skogo omulya *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi). Novosibirsk: Izd-vo SO RAN; 2009. 246 p. (In Russ.)]
3. Яхненко В.М., Мамонтов А.М. Генетико-биохимический анализ гибридов омуля *Coregonus autumnalis migratorius* и озерно-речного сига *C. lavaretus pidschian* озера Байкал // Вопросы ихтиологии. — 2006. — Т. 46. — № 4. — С. 495–502. [Yahnenko VM, Mamontov AM. Genetiko-biohimicheskij analiz gibridov omulya *Coregonus autumnalis migratorius* i ozerno-rechnogo siga *C. lavaretus pidschian* озера Bajkal. *Voprosy ikhtiologii*. 2006;46(4):495-502. (In Russ.)]
4. Шапошникова Г.Х. Сравнительно-морфологическое описание сигов *Coregonus* оз. Севан // Вопросы ихтиологии. — 1971. — Т. 17. — № 4. — С. 575–586. [Shaposhnikova GH. Sravnitel'no-morfologicheskoe opisanie sigov *Coregonus* оз. Sevan. *Voprosy ikhtiologii*. 1971;17(4):575-586. (In Russ.)]

5. Первозванский В.Я. Сига *Coregonus lavaretus* (L.) водоемов системы р. Каменной // Лососевые (Salmonidae) Карелии. — Петрозаводск: Карелия, 1983. — С. 42–74. [Pervozvanskij VYa. Sigi *Coregonus lavaretus* (L.) vodoemov sistemu r. Kamennoj. Lososevyje (Salmonidae) Kareliya. Petrozavodsk: Kareliya; 1983. P. 42-74. (In Russ.)]
6. Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. Популяционная структура и возможные пути дифференциации сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) в Додотских озерах Тоджинской котловины // Сибирский экологический журнал. — 2010. — Т. 1. — С. 41–55. [Bochkarev NA, Zuykova EI. Population structure and possible routes of differentiation of whitefish (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) in Dodot Lakes of the Todzha Depression. *Contemporary problems of ecology*. 2010;(1):41-55. (In Russ.)]
7. Politov DV, Gordon NYu, Afanasiev KI, et al. Identification of Palearctic coregonid fish species using mtDNA and allozyme genetic markers. *J Fish Biol*. 2000;57:51-71. doi: 10.1111/j.1095-8649.2000.tb02244.x.
8. Politov DV, Gordon NY, Makhrov AA. Genetic identification and taxonomic relationships of six Siberian *Coregonus* species. *Adv Limnol*. 2002;57:21-34.
9. Sukhanova LV, Smirnov VV, Smirnova-Zalumi NS, et al. The taxonomic position of the Lake Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi), as revealed by sequence analysis of the mtDNA cytochrome *b* gen and control region. *Adv Limnol*. 2002;57:97-106.
10. Politov DV, Borovikova EA, Gordon NYu. Penzhina River cisco *Coregonus subautumnalis* Kaganovsky does not belong to the Arctic cisco species complex: first genetic evidence based on allozyme data. *Adv Limnol*. 2007;60:69-81.
11. Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. Морфобиологическая и экологическая дифференциация симпатрических сигов рода *Coregonus* из Телецкого озера // Зоологический журнал. — 2006. — Т. 85. — № 8. — С. 950–958. [Bochkarev NA, Zuykova EI. Morfobiologicheskaya i ehkologicheskaya differenciaciya simpatricheskikh sigov roda *Coregonus* iz Teleckogo ozera. *Zoologicheskii zhurnal*. 2006;85(8):950-958. (In Russ.)]
12. Ильмаст Н.В., Сендек Д.С., Титов С.Ф., и др. К вопросу о дифференциации экологических форм/подвидов сига *Coregonus lavaretus* озера Каменного // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. — 2016. — № 4(157). — С. 42–53. [Il'mast NV, Sendek DS, Titov SF, et al. K voprosu o differenciacii ehkologicheskikh form/podvidov siga *Coregonus lavaretus* ozera Kamennogo. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2016;4(157):42-53. (In Russ.)]
13. Bochkarev NA, Zuykova EI, Abramov SA, et al. Morphological, biological and mtDNA sequences variation of Coregonid species from the Baunt Lake system (the Vitim River basin). *Adv Limnol*. 2013;64:257-277. doi: 10.1127/1612-166X/20113/0064-0025.
14. Babik W, Branicki W, Crnobrnja-Isailovic J, et al. Phylogeography of two European newt species — discordance between mtDNA and morphology. *Mol Ecol*. 2005;14:2475-2491. doi: 10.1111/j.1365-294X.2005.02605.x.
15. Hailer FV, Kutscher E, Hallstro BM, et al. Nuclear genomic sequences reveal that polar bears are an old and distinct bear lineage. *Science*. 2012;336:344-347. doi: 10.1126/science.1216424.
16. Картавцев Ю.Ф. Генетическая дивергенция видов и других таксонов. Географическое видообразование и генетическая парадигма неodarвинизма в действии // Успехи современной биологии. — 2013. — Т. 133. — № 5. — С. 419–451. [Kartavtsev YuF. Genetic divergence of species and other taxa. Geographic species-formation and genetic paradigm of Neodarwinism at work. *Biology Bulletin Reviews*. 13;133(5):419-451. (In Russ.)]
17. Мамонтов А.М. Ледниковые периоды и формирование у реликтовых сиговых рыб в водоемах юга Сибири // Вопросы ресурсоведения, ресурсопользования, экологии и охраны. Ч. 5. — Якутск: Якутский гос. ун-т, 2000. — С. 127–146. [Mamontov AM. Lednikovye periody i formoobrazovaniya u reliktovykh sigovykh ryb v vodoemah yuga Sibiri. *Voprosy resursovedeniya, resursopol'zovaniya, ehkologii i ohrany*. Yakutsk: Yakut State University; 2000. P. 127-146. (In Russ.)]
18. Медников Б.М., Шубина Е.А., Мельникова М.Н. Сиговые рыбы: Новый механизм репродуктивной изоляции // Журнал общей биологии. — 2000. — Т. 61. — № 4. — С. 393–398. [Mednikov BM, Shubina EA, Melnikova MN. Whitefish: a new mechanism of reproductive isolation. *Biology Bulletin Reviews*. 2000;61(4):393-398. (In Russ.)]
19. Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. — М.: Наука, 1980. — 300 с. [Reshetnikov YuS. *Ekologiya i sistematika sigovykh ryb*. Moscow: Nauka; 1980. 300 p. (In Russ.)]
20. Иоганзен Б.Г., Моисеев В.П. Каракольский сиг из Восточного Алтая / Заметки по флоре и фауне Сибири. — Томск, 1955. — С. 25–30. [Ioganzhen BG, Moiseev VP. Karakol'skij sig iz Vostochnogo Altaya. *Zametki po flore i faune Sibiri*. Tomsk; 1955. P. 25-30. (In Russ.)]
21. Лобовикова А.А. О нахождении телецкого сига (*Coregonus lavaretus pidschian natio* Warpachowski) в озере Черном бассейна Среднего Енисея // Вопросы ихтиологии. — 1959. — Т. 13. — С. 55–58. [Lobovikova AA. O nahozhdenii teleckogo siga (*Coregonus lavaretus pidschian natio* Warpachowski) v ozere Chernom bassejna srednego Eniseya. *Voprosy ikhtiologii*. 1959;13:55-58. (In Russ.)]

22. Гундризер А.Н., Иоганзен Б.Г., Кафанова В.В., и др. Рыбы Телецкого озера. — Новосибирск: Наука, 1981. — 189 с. [Gundrizer AN, Ioganzen BG, Kafanova VV, et al. Ryby Teleckogo ozera. Novosibirsk: Nauka; 1981. 189 p. (In Russ.)]
23. Бочкарев Н.А., Гафина Т.Э. Сравнительная характеристика телецкого сига и сига Правдина Телецкого озера (Алтайский край) // Сибирский биологический журнал. — 1996. — Т. 2. — С. 64–69. [Bochkarev NA, Gafina TE. Sravnitel'naya charakteristika teleckogo siga i siga Pravdina Teleckogo ozera. (Altajskij kraj). *Sibirskiy Biologicheskij Zhurnal*. 1996;2:64-69. (In Russ.)]
24. Бочкарев Н.А. Популяционная структура сигов Телецкого озера // Сибирский экологический журнал. — 2000. — Т. 3. — С. 305–313. [Bochkarev NA. Populyacionnaya struktura sigov Teleckogo ozera. *Sibirskiy Ekologicheskij Zhurnal*. 2000;3:305-313. (In Russ.)]
25. Зуйкова Е.И., Бочкарев Н.А. Особенности строения и функционирования жаберно-челюстного аппарата сига Правдина *Coregonus pravdinellus* // Вопросы ихтиологии. — 2008. — Т. 48. — № 6. — С. 767–776. [Zuykova EI, Bochkarev NA. Osobennosti stroeniya i funkcionirovaniya zhaberno-chelyustnogo apparata siga Pravdina *Coregonus pravdinellus*. *Voprosy ikhtiologii*. 2008;48(6):767-776. (In Russ.)]
26. Правдин И.Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. — М.-Л.: Изд-во АН СССР; 1954. — 324 с. [Pravdin IF. Sigi vodoyomov Karelo-Finskoj SSR. Moscow-Leningrad: Izd-vo AN SSSR; 1954: 324 p. (In Russ.)]
27. Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., Политов Д.В. Дополнительные возможности сбора и регистрации морфологических данных у рыб // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб. Материалы междунар. конф. — Тюмень: ФГУП «Госрыбцентр», 2013. — С. 32–36. [Bochkarev NA, Zuykova EI, Politov DV. Dopolnitelnye vozmozhnosti sbora i registratsii morfologicheskikh dannykh u ryb. *Biologiya biotekhnika razvedeniia i sostoianie zasapov sigovykh ryb*. (Conference proceedings) *Materialy mezhdunarod konf. Tyumen FGUP "GosRybTsentr"*. 2013;32-36. (In Russ.)]
28. Thorpe RS. Quantitative handling of characters useful in snake systematics with particular reference to intraspecific variation in the ringed snake *Natrix natrix* (L.). *Biol J Linnean Soc*. 1975;7(1):27-43.
29. Leonart J, Salat J, Torres GJ. Removing allometric effects of body size in morphological analysis. *J Theor Biol*. 2000;205:85-93.
30. Klecka WR. Discriminant analysis. QASS. Beverly Hills and London: SAGE Publications, Inc. University Paper; 1980. 72 p.
31. Андерсон Т. Введение в многомерный статистический анализ. — М.: Физматгиз, 1963. — 500 с. [Anderson TW. An introduction to multivariate statistical analysis. New York: John Wiley & Sons, 1958. 374 p. (In Russ.)]
32. Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*. 2001. Available from: http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
33. Sambrook J, Fritsch EF, Maniatis T. Molecular cloning: a laboratory manual. NY Cold Spring: Harbor Laboratory Press; 1989. 2344 p.
34. Politov DV, Bickham JW, Patton JC. Molecular phylogeography of Palearctic and Nearctic ciscoes. *Ann Zool Fenn*. 2004;10:13-23.
35. Bochkarev NA, Zuykova EI, Katokhin AV. Morphology and mitochondrial DNA variation of the Siberian whitefish *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) in the upstream water bodies of the Ob and Yenisei rivers. *Evol Ecol*. 2011;25:557-572.
36. Sajdak SL, Phillips RB. Phylogenetic relationships among *Coregonus* species inferred from the DNA sequence of the first internal transcribed spacer (ITS1) of ribosomal DNA. *Can J Fish Aquat Sci*. 1997;54(7):1494-1503.
37. Sukhanova LV, Smirnov VV, Smirnova-Zalumi NS, et al. Grouping of Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* Georgi within the *C. lavaretus* complex confirmed by using a nuclear DNA marker. *Ann Zool Fenn*. 2004;41:41-9.
38. Librado P, Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*. 2009;25(11):1451-1452.
39. Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J Mol Evol*. 1980;16:111-120.
40. Excoffier L, Lischer HEL. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol Ecol Resour*. 2010;10:564-567.
41. Fu Y.-X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*. 1997;147:915-925.
42. Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*. 1989;123:585-595.
43. Rogers AR, Harpending H. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Mol Biol Evol*. 1992;9:552-569.
44. Ray N, Currat M, Excoffier L. Intra-deme molecular diversity in spatially expanding populations. *Mol Biol Evol*. 2003;20:76-86.
45. Excoffier L. Patterns of DNA sequence diversity and genetic structure after a range expansion: lessons from the infinite island model. *Mol Ecol*. 2004;13:853-864.
46. Tamura K, Peterson D, Peterson N, et al. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Mol Biol Evol*. 2011;28:2731-2739.
47. Saitou N, Nei M. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol Biol Evol*. 1987;4:6-25.

48. Ronquist F, Huelsenbeck JP. MRBAYES3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*. 2003;19:1572-1574.
49. Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. Сравнительная характеристика сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) из оз. Каракуль и р. Большой Абакан — к вопросу о вторичной интерградации сигов в бассейне верхнего и среднего течения р. Енисей / Сообщества и популяции животных: морфологический и экологический анализ. — Новосибирск; М.: КМК, 2010. — С. 187–211. [Bochkarev NA, Zuykova EI. Sravnitel'naya harakteristika siga-pyzh'yana (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) iz oz. Karakul i r. Bol'shoj Abakan — k voprosu o vtorichnoj intergradacii sigov v bassejne verhnego i srednego techeniya r. Enisej. Soobshchestva i populyacii zhivotnyh: morfologicheskij i ehkologicheskij analiz. Novosibirsk; Moscow: KMK; 2010. P. 187-211. (In Russ.)]
50. Бочкарев Н.А., Гафина Т.Э. Морфобиологическая характеристика телецкого сига р. Чулышман // Сибирский экологический журнал. — 1996. — № 2. — С. 175–178. [Bochkarev NA, Gafina TE. Morfobiologicheskaya harakteristika teleckogo siga r. Chulyshman. *Sibirskiy Ekologicheskij Zhurnal*. 1996;(2):175-178. (In Russ.)]
51. Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. Популяционная структура сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) в озерах Тоджинской котловины и в верхнем течении реки Большой Енисей (Республика Тыва) // Зоологический журнал. — 2009. — Т. 88. — № 1. — С. 47–60. [Bochkarev NA, Zuykova EI. Population structure of the whitefish (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) from water bodies of the Bolshoi Yenisei river basin (Tyva Region). *Zoologicheskii Zhurnal*. 2009;88(1):47-60. (In Russ.)]
52. Mayr E. Animal species and evolution. London: Belknap, Harvard University Press; 1965. 797 p.
53. Боровикова Е.А., Махров А.А. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*) Европы: морфоэкологический подход // Труды Карельского научного центра РАН. — 2013. — № 6. — С. 105–115. [Borovikova EA, Mahrov AA. Sistematicheskoe polozhenie i proiskhozhdenie sigov (*Coregonus*) Evropy: morfoehkologicheskij podhod. *Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN*. 2013;6:105-115. (In Russ.)]
54. Østbye K, Amundsen P-A, Bernatchez L, et al. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times. *Mol Ecol*. 2006;15:3983-4001.
55. Kahilainen KK, Malinen T, Tuomaala A, et al. Empirical evaluation of phenotype-environment correlation and trait utility with allopatric and sympatric whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.), populations in subarctic lakes. *Biol J Linn Soc*. 2007;92:561-572.
56. Kahilainen KK, Siwertsson A, Gjelland KØ, et al. The role of gill raker number variability in adaptive radiation of coregonid fish. *Evol Ecol*. 2011;25:573-588.
57. Hudson AG, Vonlanthen P, Seehausen O. Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenic ancestral population. *Proc R Soc B*. 2011;278:58-66.
58. Avise JC. Phylogeography: The history and formation of species. Cambridge, MA: Harvard University Press; 2000. 441 p.

HYBRIDIZATION BETWEEN DIFFERENT LINEAGES OF PIDSCHIAN-LIKE WHITEFISHES (*COREGONUS LAVARETUS PIDSCHIAN*, *COREGONIDAE*) IN WATER BODIES OF SOUTHERN SIBERIA

N.A. Bochkarev, E.I. Zuykova, M.M. Solovyov

For citation: *Ecological genetics*. 2017;15(2):31-43

✪ **SUMMARY: Background.** The purpose of this work was studying of interaction between morphologically similar forms of the *pidschian*-like whitefishes inhabiting restricted territory of “riverine-lacustrine” system situated in the Bolshoi Abakan River basin. **Material and methods.** In the morphological analysis were used 141 whitefish individuals from Lake Karakul and 26 – from the Bolshoi Abakan River. In the genetic analysis 11 and 26 whitefish individuals were used respectively. For them the sequences of a gene 16S-ND1 of mitochondrial DNA (mtDNA) and ITS1 of nuclear DNA (nDNA) were defined. **Results.** The whitefish populations clear differ on the gill raker numbers on the first branchial arch, growth. The analysis of the 16S-ND1 mtDNA genes variability revealed among them several divergent lineages and two lineages were revealed on the structure of ITS1 fragment of the nDNA. **Conclusions.** Based on the obtained data it is proved that two genetically divergent populations of the morphologically same forms of *pidschian*-like whitefishes inhabiting the “riverine-lacustrine” system (the Bolshoi Abakan River – Lake Karakul). Our results are supported a hypothesis of multiple hybridization between week differentiated populations/ form of *pidschian*-like whitefishes inhabiting region during the postglacial period.

✪ **KEYWORDS:** *Coregonus pidschian*; principal component; morphology; genetic; ITS1; 16S-ND1; Karakul Lake; the Bolshoi Abakan River; Teletskoye Lake; Todzha Lake; the Vilyui River; Siberia.

✪ Информация об авторах

Николай Анатольевич Бочкарев — канд. биол. наук, старший научный сотрудник. ИСиЭЖ СОРАН Экологии сообществ позвоночных животных. Новосибирск. E-mail: ih@eco.nsc.ru.

Елена Ивановна Зуйкова — канд. биол. наук, старший научный сотрудник. ИСиЭЖ СОРАН Экологии сообществ позвоночных животных. Новосибирск. E-mail: ih@eco.nsc.ru.

Михаил Марьянович Соловьев — канд. биол. наук, старший научный сотрудник. ИСиЭЖ СОРАН Лаборатория патологии насекомых. Новосибирск. E-mail: yarmak85@mail.ru.

✪ Information about the authors

Nikolai A. Bochkarev — PhD, Sen Sci Res, Laboratory of Animal Ecology. Institute of Systematics and Ecology of Animal SB RAS. Novosibirsk, Russia. E-mail: ih@eco.nsc.ru.

Elena I. Zuykova — PhD, Sen Sci Res, Laboratory of Animal Ecology. Institute of Systematics and Ecology of Animal SB RAS. Novosibirsk, Russia. E-mail: ih@eco.nsc.ru.

Michail M. Solovyov — PhD, Sen Sci Res, Laboratory of Insect Pathology. Institute of Systematics and Ecology of Animal SB RAS. Novosibirsk, Russia. E-mail: yarmak85@mail.ru.