

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт систематики и экологии животных
Сибирского отделения Российской академии наук

На правах рукописи
УДК 577.4

БОЧКАРЕВ Николай Анатольевич

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

1.5.12 – зоология

Диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант:
Доктор биологических наук
Романов В.И.

Новосибирск 2022

ВВЕДЕНИЕ.....	6
ГЛАВА 1 ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СИГОВЫХ РЫБ.....	21
1.1 Происхождение сиговых рыб.....	21
1.2 Филогенетические схемы.....	25
1.3 Структура вида <i>C. lavaretus</i>	35
1.4 «Экологические формы» рода <i>Coregonus</i>	38
1.5 Распространение сибирских пыжьяновидных сигов.....	40
1.6 Сиги из водоемов Алтае-Саянской горной страны.....	40
1.6.1 Сиги Телецкого озера, место обитания сигов.....	41
1.6.2 Сиг бассейна р. Абакан, место обитания	43
1.6.3 Сиги бассейна реки Большой Енисей, места обитания.....	44
1.6.4 Сиги бассейна р. Лена и Баунтовской системы озер бассейна р. Витим.....	48
1.6.5 Сиги бассейна р. Амур. Рек Бурей, Писуй озера Хованда нижнего течения реки Амур	53
1.6.6 Дополнительные исследования.....	56
1.6.7 Заключение к главе.....	56
ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА.....	59
2.1 Использованный материал.....	59
2.2 Морфологический анализ.....	59
2.3 Исследование возраста, роста, и плодовитости.....	70
2.4 Анализ питания	72
2.5 Молекулярно-генетический анализ.....	72
2.6 Понятия и формулировки.....	76
ГЛАВА 3 МЕРИСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ КАК ГЛАВНЫЕ ДИФФЕРЕНЦИРУЮЩИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА.....	81
3.1 Число жаберных тычинок.....	81
3.2 Число прободенных чешуй в боковой линии.....	89
3.3 Заключение к главе.....	93

ГЛАВА 4 МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СИГОВ ИЗ ВОДОЕМОВ АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ.....	95
4.1 Сиги бассейна Верхней Оби.....	95
4.1.1 Морфологическая изменчивость.....	96
4.1.2 Темп роста, размерно-возрастная структура и плодовитость сигов.....	103
4.1.3 Особенности питания сигов.....	105
4.1.4 Изменчивость фрагмента 16S RNA-tRNA-Leu-ND1-tRNA-Ile-tRNA-Gln мтДНК.....	107
4.1.5 Изменчивость фрагмента ITS1.....	111
4.2 Сиги из бассейна среднего и верхнего течения р. Енисей.	111
4.2.1 Сиги из бассейна Большой Абакан.....	111
4.2.2 Морфологические характеристики.....	112
4.2.3 Темп роста, размерно-возрастная структура и плодовитость.....	116
4.2.4 Особенности питания сигов.....	121
4.3 Сиги из водоемов Тоджинской котловины.....	122
4.3.1 Морфологическая изменчивость.....	122
4.3.2 Размерно-возрастная структура популяций, темп роста.....	130
4.3.3 Особенности питания сигов из водоемов Тоджинской котловины.....	130
4.3.4 Изменчивость фрагмента генов мтДНК в популяциях сигов из бассейна р. Абакан и Тоджинской котловины	133
4.3.5 Генетическая изменчивость сигов Алтае-Саянской горной страны.....	139
4.3.6 Изменчивость фрагмента ITS1.....	140
4.3.7 Миграции пыжьяновидных сигов в междуречье рек Обь и Енисей.....	140
4.4 Заключение к главе.....	140
ГЛАВА 5 МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СИГОВ БАУНТОВСКОЙ СИСТЕМЫ ОЗЕР.....	143
5.1 Сиги из озера Доронг и Баунт.....	145
5.1.1 Морфологическая изменчивость.....	147

5.1.2	Темп роста и размерно-возрастная структура популяций.....	151
5.1.3	Особенности питания сига.....	152
5.1.4	Изменчивость фрагмента 16S RNA-tRNA-Leu-ND1-tRNA-Ile-tRNA-Gln мтДНК сига из озер Баунт и Доронг.....	154
5.2	Сиги из озера Большие Капылюши.....	156
5.2.1	Морфологическая изменчивость.....	157
5.2.2	Темп роста и размерно-возрастная структура популяций.....	162
5.2.3	Особенности питания сига.....	163
5.2.4	Изменчивость фрагмента мтДНК сига из озера Б. Капылюши.....	164
5.2.5	Изменчивость фрагмента ITS1.....	168
5.2.6	Миграции пыжьяновидных сига между бассейнами крупных рек Сибири.....	168
5.3	Заключение к главе.....	169
ГЛАВА 6 МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ УССУРИЙСКОГО СИГА И СИГА-ХАДАРЫ БАССЕЙНА Р. АМУР		
		171
6.1	Сиги из бассейна реки Амур.....	171
6.1.1	Морфологическая характеристика.....	172
6.1.2	Темп роста, размерно-возрастная структура и плодовитость сига.....	176
6.1.3	Особенности питания уссурийского сига.....	177
6.1.4	Изменчивость фрагмента 16S RNA-tRNA-Leu-ND1-tRNA-Ile-tRNA-Gln и фрагмента гена ND3 мтДНК.....	178
6.1.5	Изменчивость фрагмента ITS1.....	184
6.2	Заключение к главе.....	185
ГЛАВА 7 АНАЛИЗ ФРАГМЕНТА ITS1 ЯДЕРНОЙ ДНК НЕКОТОРЫХ ФОРМ/ВИДОВ СИГОВ ИЗ ВОДОЕМОВ СИБИРИ.....		
		187
7.1	Изменчивость первого внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS1) яДНК.....	188
7.2	Сравнительный анализ различных филогенетических схем.....	194

7.3 Заключение к главе.....	196
ГЛАВА 8 ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ (НА ОСНОВЕ ГЕНА ND1 мтДНК) НЕКОТОРЫХ ФОРМ СИГОВ ПОДВИДА <i>COREGONUS LAVARETUS PIDSCHIAN</i> ИЗ ВОДОЕМОВ СИБИРИ.....	199
8.1 Современный видовой состав сигов рода <i>Coregonus</i> в водоемах Евразии.....	199
8.1.1 Филогенетические взаимоотношения сигов р. <i>Coregonus</i> на основе гена ND1 мтДНК.....	201
8.1.2 Изменчивость гена ND1 мтДНК у симпатрических сигов р. Анадырь.....	206
8.1.3 Изменчивость гена ND1 мтДНК у сигов р. <i>Coregonus</i>	207
8.1.4 Сравнительный анализ различных филогенетических схем основанных на разных митохондриальных генах.....	210
8.1.5 Медианные сети гаплотипов для исследованных форм/видов сигов из водоемов Евразии.....	210
8.2 Заключение к главе.....	212
ОБСУЖДЕНИЕ.....	216
ВЫВОДЫ.....	238
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	240
ПРИЛОЖЕНИЕ.....	285

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. В отечественной и зарубежной литературе сиговые рыбы рода *Coregonus* Linnaeus, 1758 занимают особое место. Циркумполярное распространение с преобладанием в арктических экосистемах, высокая степень изменчивости и крайне запутанная систематика издавна привлекали к ним внимание исследователей. На протяжении всего XX века сиговые рыбы использовались в качестве модельного объекта при изучении проблем видообразования и эволюции. За данный период времени была разработана структура рода, его видовой состав, изучались механизмы формирования форм/видов и определялись центры видообразования. В результате сигов принято выделять в отдельное семейство Coregonidae (в зарубежных источниках подсемейство Coregoninae Bonaparte, 1845) в составе отряда Salmoniformes (Cope, 1872; Медников и др., 1977; Решетников, 1980; Nelson *et al.*, 2016). В составе семейства выделяли три рода – *Prosopium* Jordan, 1878; *Coregonus* Linnaeus 1758; *Stenodus* Richardson, 1836 – в которых, по разным оценкам, находилось от 20 до 100 видов (Решетников, 1980, 2013; Bernatchez *et al.*, 1991a, б; Бодали и др., 1994; Bodaly *et al.*, 1994; Reist *et al.*, 1998; Пресноводные рыбы..., 2002; Богуцкая, Насека, 2004; Kottelat, Freyhof, 2007). Относительно рода *Stenodus* существуют различные точки зрения, в частности некоторые авторы полагают, что его следует объединить с родом *Coregonus* (Смирнов и др., 2009). Наши исследования в основном направлены на изучение сигов рода *Coregonus*, а точнее, комплекса видов *Coregonus lavaretus*, который включает в себя до шести подвидов (Решетников, 1980).

Среди специалистов существует точка зрения, согласно которой обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus* представляет собой один из самых разнообразных и сложных в таксономическом отношении рыб северного полушария. Причиной многообразия считают его чрезвычайно высокую пластичность в водоемах Палеарктики. Считается, что экологические формы комплекса *C. lavaretus* – это потенциальные виды, которые находятся на разных

стадиях дивергенции (Берг, 1948; Svärdson, 1952, 1957; Правдин, 1954, 1956; Himberg, 1970; Пирожников, 1973; Пирожников и др., 1975; Решетников, и др., 1979; Решетников, 1980; Kahilainen, 2004; Боровикова, Махров, 2009, 2013; Смирнов и др., 2009). Считается, что в пресных водоемах Палеарктики образование симпатрических форм является наиболее распространенным механизмом, позволяющим компенсировать низкое видовое разнообразие. Это позволяет формам или видам (далее – «формам/видам») более эффективно использовать скудные пищевые ресурсы (Решетников, 1980; Amundsen *et al.*, 2004a; Kahilainen, Østbye, 2006; Siwertsson *et al.*, 2008, 2010; Laske *et al.*, 2019; Skulason *et al.*, 2019). Таким образом, источником полиморфизма является дивергенция исходных слабо специализированных популяций на несколько более узкоспециализированных, что снижает конкуренцию при быстром изменении условий среды (Lundsgaard-Hansen *et al.*, 2013).

Наличие многочисленных симпатрических и аллопатрических форм/видов сделало сига интересным объектом для наблюдений. В свое время дискуссия, инициированная Э. Майром (Майр, 1968) по поводу возможности симпатрического видообразования у рыб и, в частности, сигов, была активно поддержана советскими ихтиологами (Китаев, 1976, 1981, 1983; Медников и др., 1977, 2000; Гундризер, 1978; Решетников, 1980). В своем большинстве отечественные специалисты не только не отрицали возможности симпатрического видообразования у сигов, напротив, они полагали его наиболее вероятным. Следует отметить, что сиги вида *C. lavaretus* являются не самыми главными претендентами на роль модельных объектов. Наиболее известными родами, для которых рассматриваются сценарии симпатрического видообразования, считаются цихлиды (Cichlidae Bonaparte, 1835), колюшки (Gasterosteidae Bonaparte, 1831), байкальские бычки (Cottocomphoridae Berg, 1907), гольцы (*Salvelinus* Richardson, 1836). В большинстве (и в отличие от сигов) – это территориальные виды, характеризующиеся сложным репродуктивным поведением и осуществляющие заботу о потомстве. Возможности формообразования у симпатрических видов сиговых и хариусовых (Thymallidae

Cuvier, 1829) рыб изучались гораздо реже (Кожов, 1962, 1973; McPhail, Lindsey 1970; Решетников, 1980; McPhail, 1984; Bernatchez *et al.*, 1999; Turgeon *et al.*, 1999, 2001; Kahilainen, 2004; Østbye *et al.*, 2005, 2006; Barluenga *et al.*, 2006; Книжин и др., 2009; Алексеев, 2016; Kagawa, Seehausen, 2020).

Несмотря на популярность гипотезы симпатрического видообразования, (Решетников, 1980; Mina *et al.*, 1996; Volpe, Ferguson, 1996; Gislason *et al.*, 1999; Danley *et al.*, 2000; Østbye *et al.*, 2005; Barluenga *et al.*, 2006) многие исследователи рассматривали и альтернативную гипотезу. В рамках этой гипотезы «букет» видов способен сформироваться в результате множественных вселений (Правдин, 1954; Сендек, 2000; Сендек и др., 2005, 2016; Himberg, 1970; Решетников, 1980; Pigeon *et al.*, 1997; Kahilainen, 2004; Sendek, 2002, 2004; Смирнов и др., 2009; Ильмаст, 2016; Sendek, 2012, 2013; 2017; Svardson, 1998; Østbye *et al.*, 2005, 2006; April *et al.*, 2013). Генетические исследования основных форм гольцов выявили значительную дифференциацию между пелагическими и бентическими гольцами и привели к предположению об их аллопатрическом происхождении (Hartley *et al.*, 1995; Wilson *et al.*, 2004; Verspoor *et al.*, 2010). История изучения симпатрических видов сигов показала, что выявить пути их происхождения – довольно сложная задача. Наиболее точно это можно сделать, только оперируя большими фрагментами ядерной ДНК (Медников и др., 1977). Следует понимать, что даже незначительная по времени постледниковая история форм/видов сигов наполнена множеством самых разных событий – от прохождения группировок через «бутылочное горлышко» до различных схем межвидовой и внутривидовой гибридизации.

Большая часть сигов комплекса *C. lavaretus* самого различного таксономического статуса была описана из водоемов Западной Европы. Наиболее известны в этом отношении работы И.Ф. Правдина, в которых приведены морфологические характеристики множества «natio» из крупных озер Фенноскандии (Правдин, 1925; 1931; 1949; 1950; 1954; 1956; 1957; 1964; 1966). В Сибири форм сигов было обнаружено гораздо меньше и по нашим данным их общее число не превышает 25. В Сибири сиги подвида *C. lavaretus pidschian*

(Gmelin 1788) (в некоторых источниках как вид *C. pidschian*) тяготеют к горным и предгорным водоемам. Непонятно по каким причинам, но сиг-пыжьян не встречается в среднем и верхнем течении р. Иртыш. В бассейне Верхней Оби популяции сигов обитают только в Телецком озере. Однако до конца 30-х годов прошлого столетия в бассейне р. Обь сиги обитали от Телецкого озера до р. Чулым. В крупных озерах бассейна р. Большой Енисей сиги комплекса *C. lavaretus* и в настоящее время достаточно многочисленны (Гундризер, 1978). Значительно меньше известны популяций из водоемов Дархатской котловины бассейна р. Малый Енисей (Дулмаа, 1973). В среднем течении р. Енисей сиг обитает в р. Б. Абакан и оз. Каракуль. В р. Енисей мелкий пыжьяновидный сиг (термин по Ю.С. Решетникову, 1980: стр. 176) замещается малоизученным крупным сигом Исаченко (*C. l. pidschian n. fluviatilis* или *C. fluviatilis* Issatchenko 1925). Эта форма/вид также обитает в бассейне оз. Байкал, где обычный сиг-пыжьян не встречается, хотя и упоминается в литературных источниках. Вероятно, сиг Исаченко (он же речной сиг) описывался авторами как сиг-пыжьян по причине высокого сходства по морфологическим признакам. Наибольшее число форм/видов сигов было обнаружено в Баунтовской системе озер бассейна р. Витим. В бассейне р. Лена сиг-пыжьян обитает в большинстве проточных водоемов, поднимаясь вверх по течению до самых истоков. В нижнем течении реки отмечается его множественная гибридизация с другими видами сигов рода *Coregonus*. Сиг населяет реки Индигирка и Колыма, где описан как *C. l. pidschian n. jucagiricus* Drjagin in (Berg), 1932 – юкагирский сиг. В озерах и лиманах сибирской Арктики отмечен ледниково-равнинный сиг (*C. l. pidschian n. glacialis*). В бассейне р. Анадырь описана пара симпатрических сигов. Один из которых, рассматривается специалистами как полноценный вид *C. anaulorum* Kaganovsky 1933 (Крогиус, 1933; Башмакова, 1949; Калашников, 1968, 1978; Скрыбин, 1979; Кириллов, 1972; Новиков, 1966; Романов и др., 2016; Вышегородцев, Заделенов, 2013; Vochkarev *et al.*, 2011, 2013; Шестаков, Хохлов, 2016).

В бассейне р. Амур сиг-хадары *C. chadary* (Dybowski, 1869), которого относят к сигам группы *C. lavaretus* обитает, как правило, в предгорных реках. На

большей части своего ареала он встречается симпатрично с уссурийским сигом *C. ussuriensis* (Berg, 1948). Симпатрические сиги из бассейна р. Амур в целом слабо изучены (Берг, 1948; Никольский, 1956; Подушко, 1967а, б; 1970а, б; Решетников, 1980; Yu *et al.*, 2009; Балдина и др., 2010; Горлачева, Афонин, 2009; Смирнов и др., 2009; Politov *et al.*, 2002).

Несмотря на продолжительный период времени изучения, единой точки зрения относительно происхождения большинства внутривидовых форм и их таксономического статуса не существует (Скрябин, 1979; Решетников, 1980; Карасев, 1987; Черняев, Пичугин, 1999; Богуцкая, Насека, 2004; Яхненко, Мамонтов, 2009; Kottelat, Freyhof, 2007). В результате многочисленных таксономических исследований, проведенных с конца XIX по начало XXI вв., стало понятно, что число описанных видов сигов в большей степени зависит от взглядов исследователей, чем от степени выявленных между реальными группировками морфологических и/или экологических различий (Решетников, 1980; Китаев, 1983; Богуцкая, Насека, 2004; Kottelat, Freyhof, 2007).

Молекулярно-генетические исследования популяций сигов, начатые в конце XX в., вновь подняли угасший было интерес к изучению проблемы происхождения сигов. На основе выявляемого генетического разнообразия было сделано предположение, что использование методов молекулярной генетики приведет к новому увеличению численности видов. Однако после нескольких лет изучения оказалось, что анализ молекулярно-генетической изменчивости приведет скорее к сокращению их числа, но повысит таксономический статус некоторых из них. Молекулярно-генетические методы хорошо продемонстрировали свои возможности при изучении таксономии и филогении хариусовых рыб, гольцов, планктонных ракообразных и т.д. В настоящее время систематика большинства животных подкрепляется данными молекулярно-генетических исследований (Книжин и др., 2004, 2006, 2007, 2008; Алексеев, 2016; Зуйкова, 2021; Garibian *et al.*, 2021; Kotov *et al.*, 2021 и т.д.). Изучение сигов рода *Coregonus* с помощью методов молекулярно-генетического анализа подтвердило валидность большинства известных видов и показало, что бóльшая

часть криптических видов выявляется в комплексах сигов с нижним и полунижним ртом, т.е. среди пыжьяновидных сигов (в зарубежных источниках *pidschian-like*) и ряпушек (*cisco*).

В настоящей работе рассматривается структура комплексного вида *C. lavaretus*, а точнее его подвида *C. lavaretus pidschian*, многие аспекты внутривидовой организации которого остаются не решенными.

Степень изученности и разработанность проблемы. Морфологические и экологические исследования сигов группы *C. lavaretus* в водоемах Сибири проводились интенсивно на протяжении всей второй половины XX в. (Мишарин, 1947; Дулькейт, 1949, Мухомедияров, 1949; Иоганзен, Моисеев, 1955; Стерлягова, 1958; Анпилова, 1959, 1967; Вершинин, 1961; Гундризер, 1962, 1978; Решетников, 1963; 1977; 1979 а, б, 1980; Амстиславский, 1966; Подушко, 1967, 1970; Калашников, 1968, 1978; Дрягин и др., 1969; Дулмаа, 1973; Шапошникова, 1974; Мамонтов, 1977, 2000; Скрябин, 1977, 1979; Гундризер, 1978; Гундризер и др., 1981, 1984). Результатом исследований стало понижение таксономического статуса большей части ранее описанных видов.

Целенаправленное изучение сибирских форм/видов сигов с применением молекулярно-генетических методов начались с публикаций Л.В. Сухановой и Д.В. Политова (Суханова и др., 1999; Politov *et al.*, 2000, 2004; Sukhanova *et al.*, 2002, 2004). В статьях показана генетическая изменчивость и обособленность байкальского омуля. Дальнейшие исследования также показали высокий уровень дифференциации большинства известных видов сигов р. *Coregonus* (Смирнов, 2009). В результате проведенных исследований был сделан вывод о том, что в Сибири большая часть **современных** симпатрических сигов (известных как «natio») сформировалась относительно недавно в результате разнонаправленных процессов – от демографической экспансии и встречного расселения до изоляции в немногочисленных рефугиумах.

В начале XXI века изучение сиговых рыб комплекса *C. lavaretus* проводилось менее интенсивно (Мамонтов, 2000; Politov *et al.*, 2000, 2002, 2004, 2007; Журавлев, 2003; Голубцов, Малков 2007; Боровикова, Махров, 2009;

Смирнов и др., 2009; Яхненко, Мамонтов, 2009; Sukhanova *et al.*, 2002, 2004, 2009, 2012; Черняев, 2017). Вышла в свет монография коллектива авторов под руководством И.А. Черешнева «Пресноводные рыбы Анадырского бассейна» (Пресноводные рыбы..., 2001); опубликованы новые данные по сигам из р. Анадырь (Шестаков, Хохлов, 2012). Филогенией сиговых рыб занималась С.Н. Балдина и С.А. Сендек (Балдина, 2010; Sendek *et al.*, 2012, 2013, 2017; Сендек, 2000). Ю.С. Решетниковым был опубликован ряд монографий и статей таксономической направленности (Атлас пресноводных рыб, 2003; Решетников, Лукин, 2006; Рыбы в заповедниках..., 2012). Итогом длительного изучения стало понимание того, что большое число экологических форм сига-пыжьяна с широким диапазоном изменчивости меристических признаков является следствием внутренней неоднородности этого подвида/вида. Предварительный анализ структуры некоторых генов мтДНК в популяциях сигов Сибири выявил в составе подвида *C. l. pidschian* группировки как видовой, так и внутривидового уровня (Балдина, 2010; Смирнов и др., 2009). Подобная ситуация с дифференциацией сибирского сига в меньшей мере подтверждена и для европейского вида. Полученные результаты подтвердили гипотезу о гибридном происхождении большинства современных форм/видов сигов (Сендек, 2000; Sendek, 2002, 2004; Sendek *et al.*, 2012; Ильмаст и др., 2016; Sendek *et al.*, 2017).

Механизмы формообразования у сигов изучались многими авторами (Jarvi, 1928; Steinmann, 1951; Правдин, 1954; Himberg, 1970; Китаев, 1976, 1981, 1983; Решетников и др., 1979, 1980; Скрыбин, 1979; Svardson, 1979; Решетников, 1980; Карасев, 1987; Bernatchez, Wilson, 1998; Turgeon *et al.*, 1999; Мамонтов, 2000; Turgeon, Bernatchez 2001; Douglas, Brunner, 2002, 2005; Sendek, 2002, 2004; Kahilainen, 2004; Østbye *et al.*, 2005, 2006; Rogers, Bernatchez, 2006; Балдина и др., 2008; Андрияшева, 2011; Hudson *et al.*, 2011; Sendek *et al.*, 2008, 2011, 2017 и т.д.). Одним из главных вопросов всегда стоял вопрос о возможности симпатрического происхождения разнотычинковых форм сигов. В результате этих исследований достоверных аргументов в пользу основной роли симпатрического формообразования в дифференциации сигов так и не было получено. Тем не

менее, некоторые общие теоретические выкладки в пользу той или иной гипотезы все же были сделаны (Svardson, 1979; Мамонтов, 2000; Медников и др., 2000; Avise, 2000; Østbye *et al.*, 2005, 2006; Hudson *et al.*, 2011; April *et al.*, 2013; Kagawa, Seehausen, 2020). Согласно современным взглядам, при различной численности гибридизирующихся форм митохондриальная ДНК (мтДНК) одной из них за достаточно короткий промежуток времени неизбежно будет замещена на мтДНК более распространенного на данной территории вида. В дальнейшем преобразованные формы/виды сигов эволюционируют уже симпатрично (Avise, 2000). Б.М. Медников с соавторами (Медников и др., 2000, 2009) предложил механизм дифференциации сиговых рыб, при котором гибридизация и возвратное скрещивание гибридов не мешают сохранению их морфологической обособленности. В настоящее время вырабатываются новые взгляды на вопросы дифференциации рыб вообще и сигов в частности, конкретизирующие разнообразие взглядов на механизмы симпатрического видообразования. В результате исследований экологически различных форм/видов рыб в рамках теории Адаптивной Радиации (далее – АР) были предложены концепции «транспортера», «гибридного роя», «сингамеона», которые снимают часть противоречий между доминирующими гипотезами (Avise, 2000; Seehausen, 2004; Østbye *et al.*, 2006; Schluter, Conte, 2009; Hudson *et al.*, 2011; Liu Y *et al.* 2017; Kagawa, Seehausen, 2020).

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

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

1. Изучить морфологические и биологические характеристики наиболее известных симпатрических и аллопатрических форм/видов пыжьяновидных сигов Сибири.
2. Изучить изменчивость фрагмента 16S RNA-tRNA-Leu-NAD1-tRNA-Ile-tRNA-Gln (1929 bp) мтДНК, ND3 (246 bp) митохондриальной ДНК и первого

внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS1) ядерной ДНК (620-754 bp) наиболее известных популяций, форм/видов сигов.

3. Оценить возможности и вероятность симпатрического и аллопатрического формообразования *современных* форм/видов сигов в водоемах Сибири, на основании полученных оригинальных морфологических и молекулярных данных.

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

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

Научная новизна. Изучение сигов с нижним и полунижним ртом до последнего времени было ограничено морфологическими, паразитологическими исследованиями, изучением скорости роста, плодовитости и вопросами экологии и поведения. В работе участвовало большое число авторов, результаты исследований которых, особенно по морфологической изменчивости, слабо соотносились между собой, что доставляло определенные трудности при сравнении многочисленных выборок (Мина и др., 2005). Исследования, проведенные одними специалистами и по единой методике, позволяют избежать ошибок в интерпретации результатов, и точнее определить степень изменчивости изучаемых группировок. Поэтому все исследования, представленные в данной работе, проведены автором.

Несмотря на то, что жаберные тычинки, как правило, являются приоритетными в исследовании морфологии сиговых рыб (Решетников и др., 1980), всегда существовало предположение, согласно которому структуры жаберной дуги имеют высокую изменчивость, и не пригодны для филогенетических построений. В конечном итоге, в процессе изучения разнотычинковых форм сигов, была показана связь числа жаберных тычинок с пластическими признаками жаберно-челюстного аппарата (Gasowska, 1960; Шапошникова, 1974; Kahilainen, 2004). На основании этого было сделано обоснованное заключение о высокой адаптивности числа жаберных тычинок к

условиям среды. Было показано, что число прободенных чешуй в боковой линии как признак *не менее перспективен* в популяционных и филогенетических исследованиях, чем число жаберных тычинок (Бочкарев, Зуйкова, 2008).

Изучение молекулярной изменчивости сигов началось относительно недавно, и сведения в этой области до настоящего времени остаются фрагментарными (Суханова и др., 1994, 1996, 1999; Суханова, 2004; Смирнов и др., 2008; Политов и др., 2008). Особенно это касается пыжьяновидных сигов из сибирских водоемов. Внутривидовая изменчивость сиговых комплексов тем более остается без должного внимания. В результате исследований было показано, что в водоемах Евразии мы наблюдаем группировки сигов, находящиеся на разных уровнях генетической дифференциации. Все исследования молекулярно-генетической изменчивости форм, видов сигов азиатского ареала (по фрагментам генов 16S RNA-tRNA-Leu-NAD1-tRNA-Ile-tRNA-Gln и ND3 мтДНК) различных форм/видов сигов были опубликованы впервые. Впервые были проведены исследования по изменчивости первого внутреннего транскрибируемого спейсера ядерной ДНК (ITS1) для всех изучаемых сибирских «экологических форм» сигов.

Комплексный морфо-генетический анализ выявил общность происхождения симпатрических сигов из Телецкого озера и водоемов Тоджинской котловины. Выявлены дистантные гаплотипы и доказана обособленность этой группы сигов. В процессе изучения симпатрических сигов Баунтовских озер Забайкалья было подтверждено их морфологическое и генетическое разнообразие. Показано, что в сибирских водоемах сиги со средним и большим числом *прободенных чешуй* в боковой линии обитают только в пределах влияния Байкальской Рифтовой Зоны. Приведены доказательства, согласно которым «букет» эндемичных форм/видов сигов из Баунтовских озер сформировался в результате проникновения (после перераспределения стока р. Витим с байкальского на ленский) в систему озер сигов ленского происхождения, и их гибридизацией с местной реликтовой фауной изначально байкальского происхождения.

Исследование амурских симпатрических сигов подтвердило их морфологическую и генетическую обособленность. В результате генетических

исследований была подтверждена гипотеза о том, что уссурийский сиг (*C. ussuriensis* Berg, 1906) относится к байкальской группе сигов.

В результате морфо-генетических исследований симпатрических и аллопатрических сигов из бассейнов крупных рек Сибири показано, что значительная часть популяций симпатрических сигов кроме собственной (анцестральной) митохондриальной ДНК несет мтДНК близкородственного вида, обитающего с ним симпатрично. Показано, что в настоящее время комплекс *C. lavaretus pidschian* сформирован группировками сигов самого различного таксономического уровня. Молекулярно-генетические исследования некоторых сигов из бассейнов рек Енисей (*C. l. pidschian* n. *fluviatilis*), Анадырь (*C. l. pidschian* n. *anaulorum*) и Лена (баунтовский ряпушковидный сиг) продемонстрировали, что собственная мтДНК у них дифференцирована на уровне общепризнанных видов.

Теоретическая и практическая значимость. Проведенное исследование существенно расширяет знания об истории формирования, морфологическом и генетическом разнообразии сигов группы *C. l. pidschian* в водоемах Сибири. Изучение диверсификации этого подвида/вида дает возможность выявить закономерности микроэволюционных процессов и оценить роль разных факторов в формировании популяций, форм/видов пыжьяновидных сигов. Гибридная природа симпатрических озерных сигов позволяет определить основные направления эволюции в этой группе. Показано, что большая часть исследованных **дистантных** форм/видов озерных сигов прошла этап гибридизации, однако поглощения морфологически дистантных форм на этом уровне обособленности, вероятно, не происходит. В отличие от озерных, симпатрические пары речных сигов уже длительный период эволюционируют независимо, и, вероятно, имеют аллопатрическое происхождение.

В результате исследования большого фрагмента генов мтДНК и фрагмента (ITS1) яДНК было рекомендовано изменение таксономического статуса некоторых «экологических форм».

Полученные в ходе работы результаты позволяют утверждать, что роль симпатрического формообразования в эволюции сибирских сига в значительной степени переоценена, а существующие примеры симпатрического формообразования в комплексе *C. lavaretus* не отвергают возможности формирования через гибридизацию с замещением мтДНК. Тем более что изучение формирования дискретных группировок строится на изучении глубоко гибридных форм/видов, что не отрицают, как правило, и сами авторы (Østbye *et al.*, 2006; Schluter, Conte, 2009; Алексеев, 2016).

Методология и методы исследования. В процессе изучения сига Сибири применялись классические морфологические и биологические методы изучения рыб. Дополнительно использовали методы молекулярно-генетического анализа как мтДНК так и фрагментов яДНК. Комплексное, пошаговое изучение объектов позволяет увидеть противоречия между результатами, которые были получены с применением анализов различного типа. При выявлении таких противоречий, предпринимались более серьезные усилия по анализу обозначенной проблемы. Увеличивалась морфологическая или генетическая выборка, в работу включали дополнительный ген (или выполняли дополнительный анализ). В большинстве случаев результаты дополнительных исследований позволяли снять обнаруженные противоречия. В тех случаях, когда противоречия между результатами, полученными с помощью различных методов, не обнаруживались, или были разрешены предпринятыми усилиями, то исследования (на уровне наших возможностей) полагали завершенными.

Приоритетными в нашей работе между сравниваемыми группировками продолжали быть морфологические различия между выборками. Мы полагаем, что различия по мтДНК могут только **подтвердить выводы**, основанные на внешних различиях. Отсутствие различий по мтДНК не является прямым доказательством общности выборок. Только анализ больших фрагментов яДНК может опровергнуть результаты, полученные с помощью морфологического анализа.

Положения, выносимые на защиту.

1. Подвид *C. lavaretus pidschian* требует ревизии и уточнения типового ареала. Согласно современным генетическим данным ареал подвида *C. l. pidschian* накладывается на ареал сестринских **видов**. В составе *C. l. pidschian* обнаружено несколько морфологически и генетически дистантных «экологических форм» сигов требующих (согласно генетическим данным) повышения их таксономического статуса до видового.
2. Обнаружение филогенетических линий с заимствованной мтДНК в группах современных озерных симпатрических сигов позволяет утверждать, что они сформировались в результате встречного расселения, гибридизации и замещения анцестральной мтДНК у одного из гибридизирующихся форм/видов.
3. Изменчивость фрагмента ITS1 яДНК у сигов из Телецкого озера и водоемов верхнего течения реки Б. Енисей и их сходство с сигами вида *C. clupeaformis* позволяет утверждать, что они представляют собой остатки древнего комплекса с высокой степенью генетической дифференциации от сигов арктического происхождения.
4. Географическое распределение гаплотипов и число прободенных чешуй в боковой линии позволяют утверждать, что современное состояние симпатрических сигов из Баунтовской системы озер связано с встречной миграцией и гибридизацией различных по происхождению форм/видов сигов в водоемы Байкальской Рифтовой зоны.
5. Наличие спилвеев между бассейнами рек Витим и Амур, морфологическая схожесть сига-хадары с сигами южно-сибирского происхождения и генетическая удаленность от уссурийского сига позволяют подтвердить ранее существовавшую гипотезу о его сибирском происхождении.

Степень достоверности и апробация результатов. Материалы диссертации обсуждались на ежегодных отчетных научных сессиях ИСиЭЖ СО РАН (Новосибирск, 1993, 1995, 1998) на научной конференции по изучению водоемов Сибири (Томск, 1996) научных чтениях, посвященных памяти профессора Б. Г.

Иоганзена (Томск, 1998) научной конференции, посвященной 110-летию начала регулярных зоологических исследований и зоологического образования в Сибири (Томск, 1998) на международных симпозиумах по биологии и управлению сиговых рыб в Мондзее, Австрия (2011), Иркутске (2014) и Байфилде, США (2017). Кроме того, результаты диссертации обсуждались на VII и VIII международных научно-производственных совещаниях в Тюмени в (2010) и (2013) годах, на съезде ГБО в Петрозаводске в 2019 году.

Личный вклад автора. Разработкой представленной к защите темы автор занимается с 1989 по 2021 г. За этот период времени для сбора материала были организованы экспедиции на Телецкое озеро, крупные озера бассейна р. Большой Енисей, р. Абакан, оз. Каракуль. Озера Капылюши, Баунт, Доронг бассейна р. Витим, р. Лена. В бассейне р. Амур, мы работали на реке Буряя, Хованда и Писуй. Кроме того в составе различных экспедиций автор изучал сига в бассейне Хантайского озера, устья р. Пясины, оз. Таймыр, рек Анабар, Алдан, Амгуэма, Оленек, Индигирка. *Автор лично обработал все используемые выборки сига по внешней морфологии, темпу роста, плодовитости и генетике.* Некоторые статистические анализы выполнялись под руководством сотрудника ИСиЭЖ СО РАН С.А. Абрамова. Изучение структуры питания сига выполнялось совместно со старшим научным сотрудником, к.б.н. ИСиЭЖ СО РАН Е.И. Зуйковой. На начальном этапе, генетические исследования автор проводил под руководством старшего научного сотрудника, к.б.н. ИЦиГ СО РАН А.В. Катохина.

Благодарности. Автор выражает сердечную благодарность своему учителю – заведующему кафедрой ихтиологии и гидробиологии Томского государственного университета д.б.н. В. И. Романову за большую оказанную при подготовке диссертации. Работа не могла быть выполнена без моральной и материальной поддержки директора Института систематики и экологии животных СО РАН доктора биологических наук член-корреспондента РАН Глупова В.В. и член-корреспондента РАН **В.И. Евсикова**. Автор благодарит сотрудников ИСиЭЖ Е.И. Зуйкову, С.А. Абрамова, Ю.Н. Литвинова, **В.Д. Гуляева** и других за помощь, оказанную при подготовке диссертации. Работа также не могла быть

выполнена без консультаций с заведующим лаборатории популяционной генетики ИОГен им. Н.И. Вавилова РАН, д.б.н. Д.В. Политовым, ведущим научным сотрудником ГОСНИОРХ к.б.н. Д.С. Сендеком, старшим научным сотрудником Института биологических проблем криолитозоны, к.б.н. СО РАН Е.С. Захаровым. Автор так же благодарит рецензентов за доброжелательное отношение к своей работе. Работа была выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 10-04-01757-а, № 16-04-01708-а).

Публикации. Результаты исследований представлены в 29 статьях рецензируемых российских и международных журналов. В том числе 24 входящих в перечень ВАК.

Содержание и объем работы. Рукопись состоит из введения, 8 глав обсуждения, выводов, списка цитируемой литературы и приложений. Общий объем диссертации составляет 347 страниц машинописного текста, включая 29 таблиц, 86 рисунков и приложения А-В. Список цитируемой литературы содержит 471 источник, в том числе 193 на иностранном языке.

ГЛАВА 1 ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СИГОВЫХ РЫБ

С начала XX века проблемой филогеографии и систематики сиговых рыб занималось большое число исследователей. В результате совместных усилий было обнаружено, что наиболее проблемными в роде *Coregonus* оказались сиги комплекса *C. lavaretus* (Рисунок 1.1) и ряпушки *C. albula/sardinella* (Thienemann, 1922, 1950; Березовский, 1924; Правдин, 1925, 1931, 1949, 1954, 1956, 1957, 1964, 1966; Дрягин, 1933; Световидов, 1934; Шапошникова, 1941, 1967, 1968, 1971а, б, 1972, 1973, 1974, 1976, 1977, 1980; Мишарин, 1947; Берг, 1948; Мухамедиаров, 1949; Пирожников, 1949, 1959, 1966, 1967, 1971, 1973; Steinmann, 1950а, б, 1951; Svardson, 1952, 1957, 1970, 1979, 1998; Пирожников и др., 1975; Остроумов, 1953; Иоганзен, Моисеев 1955; Линдберг 1955, 1972; Тюрин, 1958; Покровский, 1967; Дрягин и др., 1969; Behnke, 1970, 1972; Himberg, 1970; Norden, 1970; Москаленко, 1971; Гундризер, 1978; Решетников, 1979, 1980; Гундризер и др., 1981, 1984 и др.). Для того чтобы структурировать их казалось бесконечное разнообразие, всех сигов комплекса *C. lavaretus* разделили соответственно числу жаберных тычинок на мало, средне и многотычинковых, положив в основу дифференциации характер питания сигов (Решетников, 1980). Соответственно по числу прободенных чешуй в боковой линии сигов разделили на малочешуйчатых, средне и многочешуйчатых. Вторая схема не нашла большого числа приверженцев и в дальнейшем всерьез не рассматривалась (Гундризер, 1978).

1.1 Происхождение сиговых рыб

Относительно происхождения, была выдвинута гипотеза, согласно которой сиговые рыбы сформировались относительно недавно (Berg, 1932; Thienemann, 1950). Собственно сиги группы *C. lavaretus*, по мнению Л.С. Берга, дивергировали в районе Балтийского моря, образовав букет видов и форм. Г.У. Линдберг относит формирование основных видов сиговых рыб к предпоследней трансгрессии, которая произошла около 3 м.л. назад (Линдберг, 1955). По мнению В.Н. Сакса в

четвертичном периоде существовал гигантский морской ледник, который ограничивал сток Западносибирских рек в Ледовитый океан (Сакс, 1951). За счет затрудненного речного стока, перед ледником образовалось подпорное озеро, в котором и происходило видообразование сиговых рыб. И в дальнейшем уже оформленные формы, виды мигрировали как на восток, так и на запад.



Рисунок 1.1 Внешний вид типичного пыжьяновидного сига *C. lavaretus pidschian* (из р. Абакан). Фото автора

Исследования как отечественных, так и зарубежных ученых в дальнейшем подтвердили существование приледниковых озер в разные периоды оледенений (Гросвальд, Котляков, 1989; Mangerud *et al.*, 2004; Astakhov, *et al.*, 2016). По мнению В.Г. Лебедева, значительные изменения условий существования рыб в четвертичный период привело к структурированию по экологическим нишам и возникновению новых видов сиговых рыб (Лебедев, 1960). М.М. Кожов полагал что, проникновение байкальского омуля из полярных регионов в оз. Байкал произошло в четвертичное время (Кожов, 1962). Примерно в этот же период времени, по мнению П.Л. Пирожникова, шло расселение различных форм, видов сигов из приледникового озера в водоемы северо-западной Якутии, бассейн р.

Лена, Баунтовские озера и дальше на восток. Опреснение морской прибрежной зоны позволило им заселить бассейн р. Амур и водоемы острова Сахалин (Пирожников, 1973).

Предполагалось что в подпорных солоноватых водоемах, (которые возникали в результате подпруживания рек морским ледником, примечание наше) *«...происходила эколого-физиологическая адаптация исходных пресноводных форм, в частности изменение осморегуляции применительно к солевым условиям. Трофические условия в виде зоопланктона здесь были относительно благоприятны для общего предка пеляди, омуля и ряпушки (Пирожников, 1973, с. 136).* В результате проведенного логического анализа автор приходит к мнению *«... вероятно, что основным очагом видообразования у сиговых рыб была Западная Сибирь. Этому процессу способствовал широкий диапазон ряда экологических факторов на огромном протяжении четвертичного западносибирского озера-морья, пресноводного и относительно теплого в южной половине, но холодного и солоновато водного в северной» (Пирожников, 1973, с. 137).* Автор полагал, что в процессе расселения некоторые группировки попадали в весьма специфические условия и сформировали в дальнейшем многочисленные локальные формы. В таксономическом отношении П.Л. Пирожников их относит к *patio*, или к подвидам. Автор полагал что, попав в новые условия, с течением времени популяция сигов распадается на много и малотычинковую формы. Близкой позиции придерживался и Стейнман (Steinmann, 1950 а, б). Большинство специалистов не сомневалось, что дифференциация популяций по местам и срокам размножения у сиговых рыб способна привести к происхождению новых форм (Мишарин, 1947; Стерлягова, 1964). Автор гипотезы полагал, что уже в плиоцене существовали многотычинковая и малотычинковая форма сиговых рыб (Пирожников, 1959, 1966). Первая адаптировалась к условиям пелагиали, вторая осваивала бенталь. Считалось что, гибриды среди сиговых рыб встречаются крайне редко и имеют пониженную жизнеспособность. В связи с чем, гибридные возможности видообразования почти не рассматривались. Считалось, что формообразование у сигов группы *C. lavaretus* проходило равномерно и

параллельно во всех областях от Европы до Америки, и в процессе видообразования нигде не образовалось таксонов выше подвида. «В течение четвертичного времени, главным образом, в эпоху великих оледенений, трансгрессий и отступления моря, формирования речной сети, и обособления разнообразных по величине озер, происходил распад первоначально единых мощных популяций каждого вида. При этом замечательно, что крупные локальные популяции омуля, ряпушки и нельмы, обособившиеся в послеледниковое время в речных системах, начиная с Печеры и кончая р. Макензи, в морфобиологическом отношении остались идентичными» (Пирожников, 1973, с.140). В другой своей работе автор переносит центр видообразования из Западносибирского приледникового водоема в Восточную Сибирь, но эволюцию данной группы продолжает связывать с существованием гипотетических подпорных водоемов Западносибирской низменности и Вилюйско-Алданской депрессии (Пирожников, 1973).

Несмотря на недостаток данных, замечательно что, автор обратил внимание на низкую структурированность стад омуля, который по своим экологическим характеристикам довольно близок с другими сига́ми планктофагами. Кроме того, интересным является тот факт, что американские исследователи 70-х годов не смогли дифференцировать настоящих ряпушек (*C. sardinella*) от группы видов *C. artedi*. Изучение генетической изменчивости ряпушек комплекса *C. artedi* показало, что вся группа американских эндемичных ряпушек, к настоящим ряпушкам не имеет никакого отношения, и относится к омулям группы – *C. autumnalis* (Bickham *et al.*, 1997; Politov *et al.*, 2004). Несколько позднее, происхождение сиговых рыб изучал Ю.С. Решетников, который относит центр видообразования в Восточную Сибирь и далее в Беренгию (Решетников, 2010).

Время происхождения рода *Coregonus* не имеет к настоящей работе прямого отношения. Тем не менее, мы приводим здесь некоторые точки зрения. К середине прошлого века большинство авторов пришли к мысли, что в середине третичного периода все основные группы сигов уже существовали (Лебедев, 1960; Цепкин, 1967). П.Я. Пирожников с соавторами склонялись к гипотезе о

значительной древности рода *Coregonus*. Ю.С. Решетников полагал что, по всей видимости, сиговые возникли в плиоцене (Решетников, 1980, с. 143). Норден относит происхождение подотряда лососевидных к промежутку от верхнего мела до нижнего эоцена (Norden, 1961). Так как прямых археологических данных почти не существует, то к вышеперечисленным точкам зрения нужно относиться с большой долей скептицизма, и в целом нашей работы не касаются. Последние данные, основанные на результатах молекулярно–генетических исследований, относят время возникновения сиговых рыб к раннему олигоцену (Сычевская 1979, 1979, 1988; Crete-Lafreniere *et al.*, 2012).

1.2 Филогенетические схемы

В настоящее время известно довольно много схем описывающих филогенетические связи сиговых рыб. Первоначально, данные схемы строились на основании общих взглядов специалистов. В более поздние времена, в основе дифференциации лежали различия морфологического, остеологического, а затем и генетического характера. Одна из первых в нашей стране попыток представить реальную филогенетическую схему, основанную на остеологических признаках, была предпринята Г.Х. Шапошниковой (Шапошникова, 1968, 1974). Изучив материал, автор четко и однозначно указала на видовой статус байкальского омуля, и отметила значительную дифференциацию сига Исаченко из р. Енисей. К сожалению, данные факты в последующих таксономических исследованиях в расчет не были приняты. Интересная систематика сиговых рыб была предложена П.Л. Пирожниковым (Пирожников и др., 1975). Согласно его схеме, род *Leucichthys* включал в себя 5 видов. Это арктический омуль *Leucichthys autumnalis*, байкальский омуль (*L. migratorius*), пелядь (*L. peled*), тугун (*L. tugun*), и сиг-поллан (*L. pollan*). Род *Argyrosomus* с одним видом и двумя подвидами – сибирская ряпушка, европейский и американский подвида сибирской ряпушки – (*Argyrosomus sardinella*, *A. sardinella albula*, *A. sardinella artedi*). Род *Coregonus* включал сига-пыжьяна (*C. l. pidschian*), баунтовский подвид пыжьяна (*C. l.*

baunti), европейского сига (*C. lavaretus*), американского сига (*C. clupeaformis*), муксуна (*C. muksun*), чира (*C. nasus*), уссурийского сига (*C. ussuriensis*), и сига-хадары (*C. chadary*). Род *Stenodus* включал в себя нельму (*S. leucichthys nelma*) и белорыбицу (*S. l. leucichthys*). Род *Prosopium* включал в себя сига-валька (*Prosopium cylindraceum*) и несколько видов североамериканских сигов. В настоящее время данная схема в значительной степени утратила свое значение, но обращает на себя внимание правильным объединением в отдельные группы арктических омулей и сига-поллана, уссурийского сига и сига-хадары. Интересующие нас «экологические формы», за исключением баунтовского сига П.Л. Пирожниковым не рассматривались.

В 1977 году была опубликована схема филогенетических связей сиговых рыб Ю.С. Решетникова (Решетников, 1977). В семействе Coregonidae автор рассматривает 3 рода *Stenodus* (нельмы), *Prosopium* (вальки), *Coregonus* (настоящие сиги). Рассматриваемые нами виды сигов с нижним и полунижним ртом в данной схеме разбросаны по двум соседним ветвям соответствующим п/родам *Coregonus* и *Leucichthys*. Большая часть рассматриваемых сигов сосредоточена в одноименном п/р *Coregonus*. Во втором подроде *Leucichthys*, вместе с тугуном, пелядью, и омулями, включая байкальского омуля, находится интересующий нас уссурийский сиг. Аутгруппой всему разнообразию сиговых рыб является группа вальков *Prosopium* и нельма *Stenodus* (Рисунок 1.2). Данная филогенетическая схема является результатом экспертного анализа проделанного собственно автором. При всех достоинствах данной схемы, осталось невыясненным происхождение и биологический смысл подразделения сигов, известных под названием «экологическая форма». Большинство из известных «экологических форм», в филогенетическую схему не вошли. В данной схеме, из всех среднетычинковых сигов известных на тот период, в качестве подвида присутствует только баунтовский сиг. Несколько позже, была опубликована альтернативная филогенетическая схема сиговых рыб, которые, по мнению ее автора, расселялись из водоемов Байкальской рифтовой зоны (Карасев, 1987).

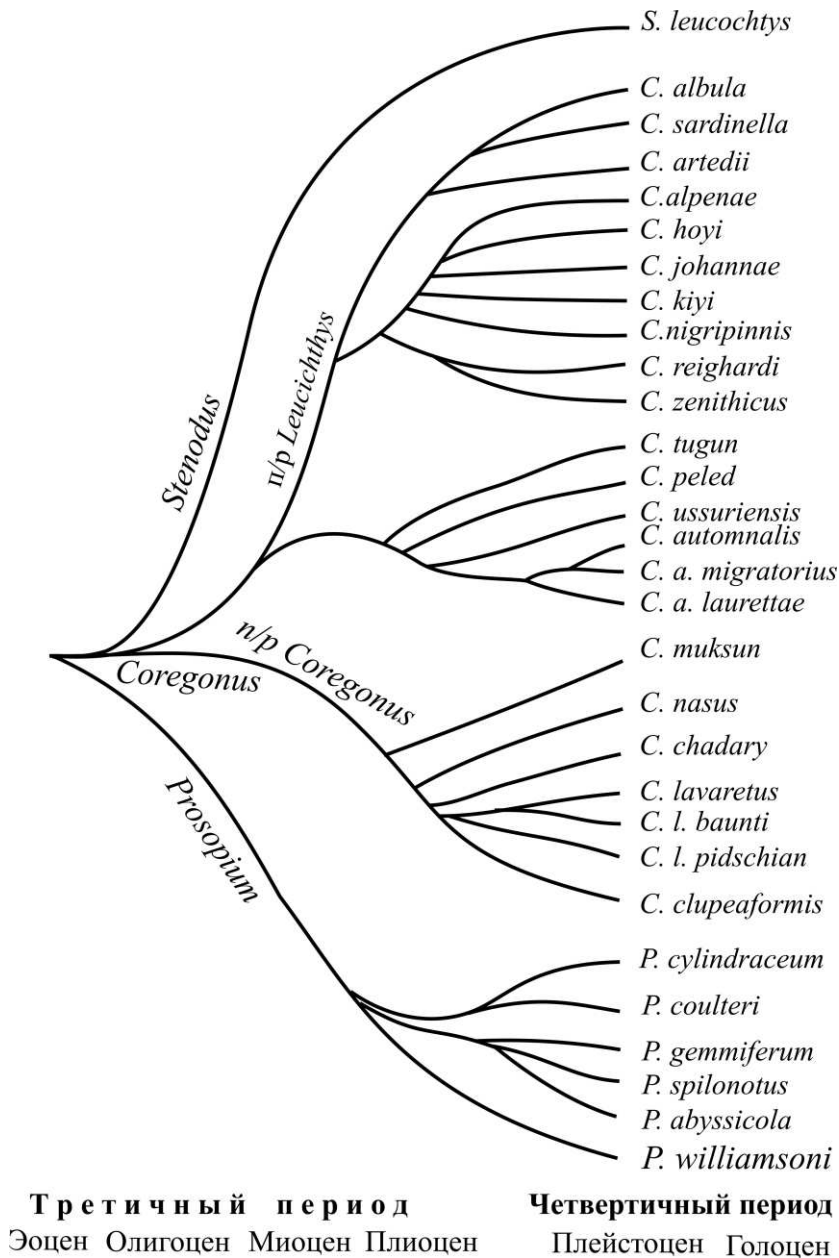


Рисунок 1.2 – Предполагаемые филогенетические связи сиговых рыб
(Решетников, 1977)

В основу данной схемы автор положил весенний нерест некоторых форм, видов сигов из озер Забайкалья (Рисунок 1.3). В связи с некоторой внешней схожестью баунтовского сига и байкальского омуля, автор называет среднетычинковые формы из Баунтовских озер «омулевидными сигами». Предполагалось что, они и есть наиболее древние формы сигов. И что именно они должны лежать в основании филогенетического древа семейства Coregonidae.

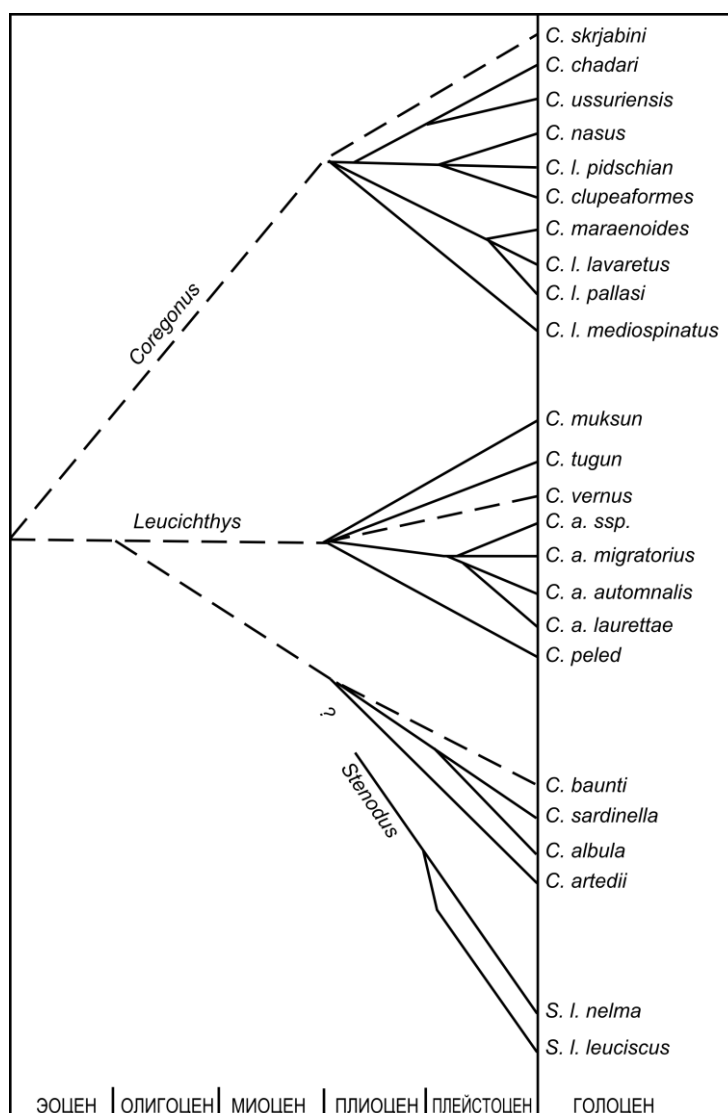


Рисунок 1.3 – Филогенетическое дерево сиговых рыб расселявшихся из Байкальской рифтовой зоны (Карасев, 1987)

В этой части своих рассуждений автор проявил значительную прозорливость и предугадал результаты генетических исследований. Согласно последним, одна из форм сигов, «баунтовская ряпушка» оз. Баунт, на самом деле оказалась ранее не описанным, достаточно древним видом рода *Coregonus*. Кроме того, не имея генетических данных, автор абсолютно точно объединил два не похожих друг на друга вида амурских симпатрических сигов в одну кладу.

В 1991 году опубликована статья Л. Бернаше с соавторами (Bernatchez *et al.*, 1991), где они уже на основе мтДНК рассматривают филогенетические связи

некоторых видов рыб. Данная схема, в значительной степени отражает внутреннюю структуру рода *Coregonus* (Bernatchez, Dodson, 1991). Несколько позже была предложена филогенетическая схема, основанная на остеологических данных (Рисунок 1.4) (Smith, Todd, 1992).

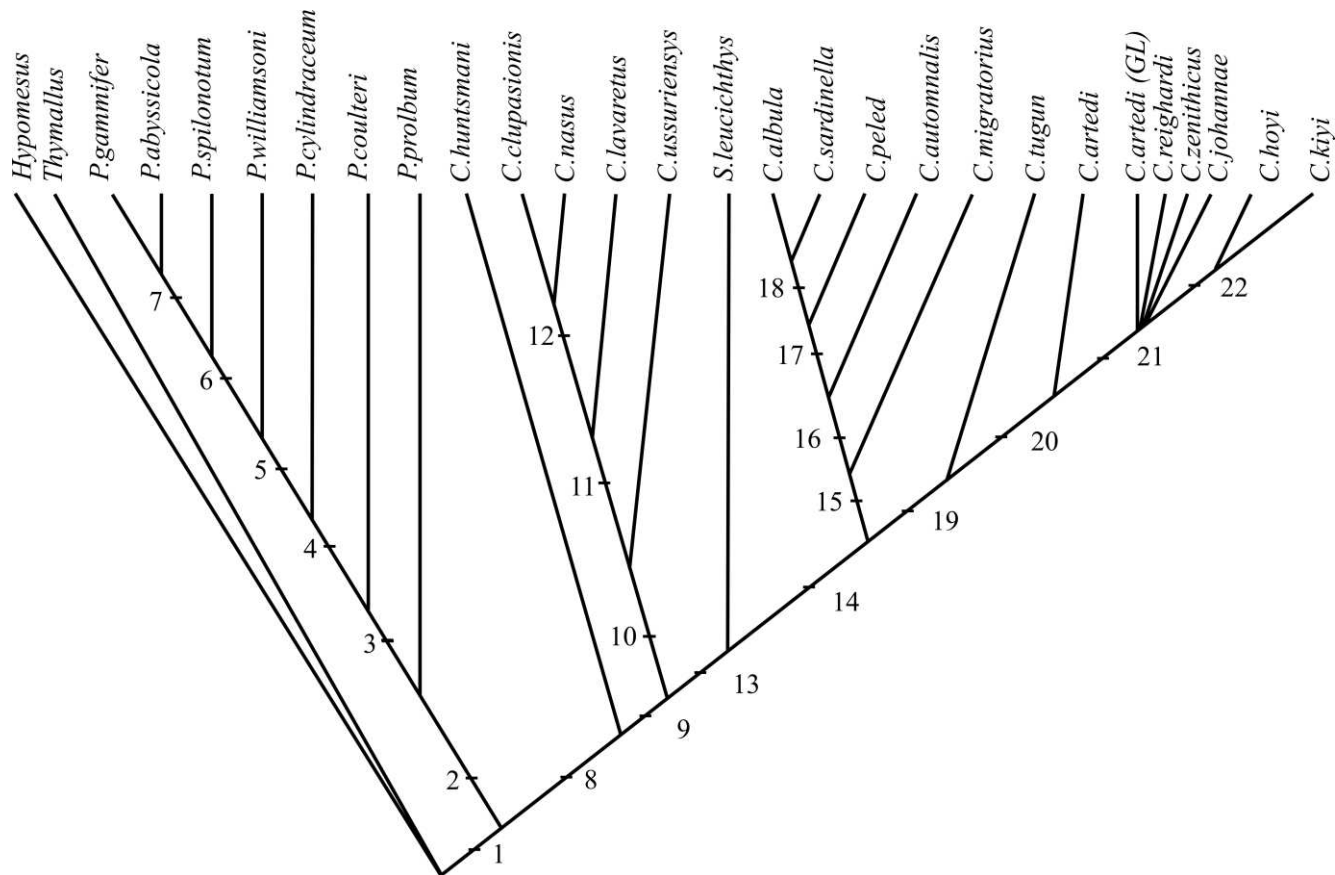


Рисунок 1.4 – Схема филогенетических связей сиговых рыб, основанная на остеологических признаках (Smith, Todd, 1992)

Интересующие нас сиги занимают в данной схеме несколько иное, чем в схеме Ю.С. Решетникова, положение. Собственно говоря, все разнообразие сигов Сибири уместилось в одну ветвь под номером 9. Куда вошли сиг-пыжьян, муксун, баунтовский сиг и сиг-хадары. Все эти сиги принадлежат группе *C.lavaretus*. Несколько особняком находится уссурийский сиг, как наиболее примитивный. Аутгруппой в данной схеме является гипотетический сигообразный предок.

В 1991 году вышла известная работа Р.А. Бодали (Bodaly) с соавторами. В которой на основе аллозимного анализа 9 видов в основном американских сигов, была построена уже известная филлограмма, построенная на анализе более строгих

признаков находящихся под генетическим контролем (Рисунок 1.5). К сожалению, сиви Советского Союза в ней отсутствовали (Bodaly, 1991; Бодали и др., 1994). Однако омуля, чир и ряпушки с пелядью уже занимают собственные, генетически подтвержденные места.

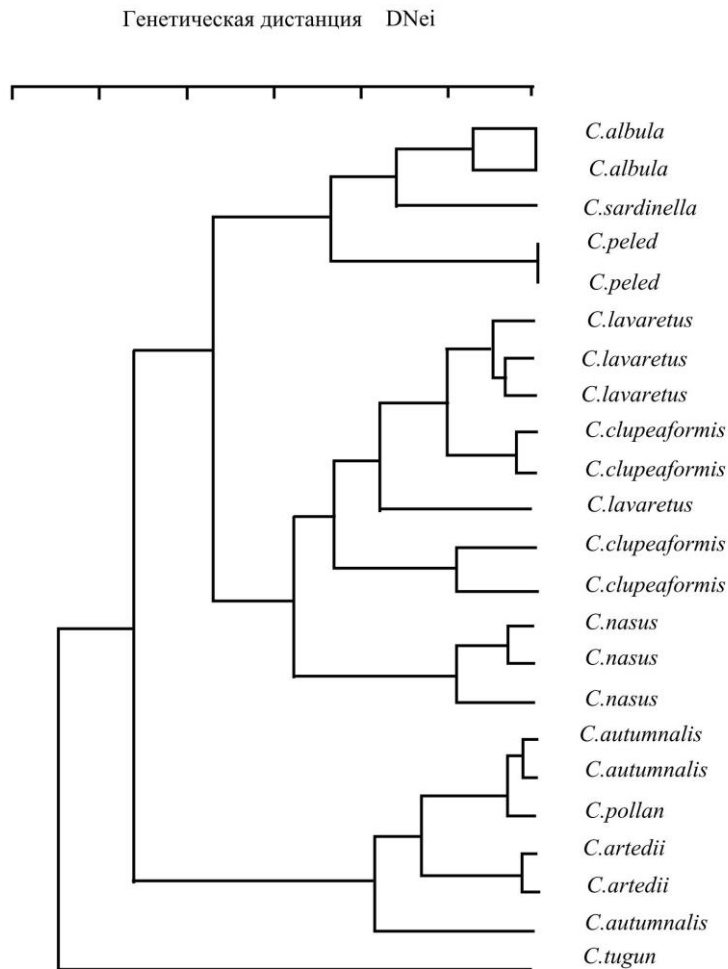


Рисунок 1.5 – Генетические дистанции между выборками из 23 популяций 9 видов сиговых рыб из водоемов Европы Сибири и Северной Америки (Бодали и др., 1994)

В это же время опубликована филогенетическая схема, основанная на электрофоретических свойствах белков небольшого числа Евразийских видов сиговых рыб (Рисунок 1.6) (Ermolenko, 1992).

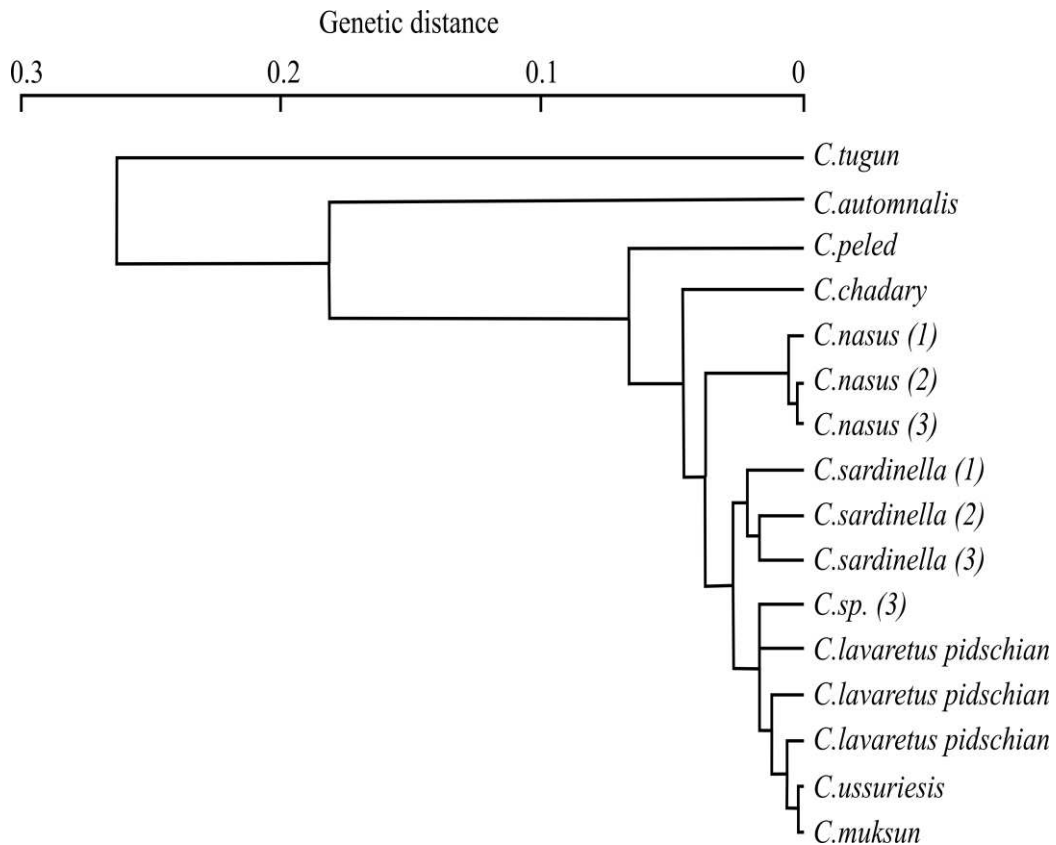


Рисунок 1.6 – Филогенетическая схема, основанная на электрофоретических свойствах белков (Ermolenko, 1992)

При всех своих недостатках, данная схема правильно (согласно современным молекулярно-генетическим исследованиям) структурирует группу *C.lavaretus*, и указывает на значительную близость сига-пыжьяна и муксуна, что перекликается с филогенетической схемой, предложенной Смитом и Тоддом.

В начале нашего века А.С. Сендеком была предложена филогенетическая схема сиговых рыб, основанная на 33 ферментных системах, в которой уделено большее внимание комплексам *C. lavaretus* и *C. albulla/sardinella* (Сендек 2000, 2002). Автор указал на генетическую близость ряпушки и пеляди, сигов и чира (Рисунок 1.7). Несколько позже была предложена схема филогенитических связей сиговых рыб, так же основанная на результатах аллозимного анализа (Baldina et al., 2007; Балдина и др., 2008; Балдина, 2010). В данной схеме известные виды занимают те же позиции, что и были предложены ранее (Ermolenko, 1992; Сендек, 2000).

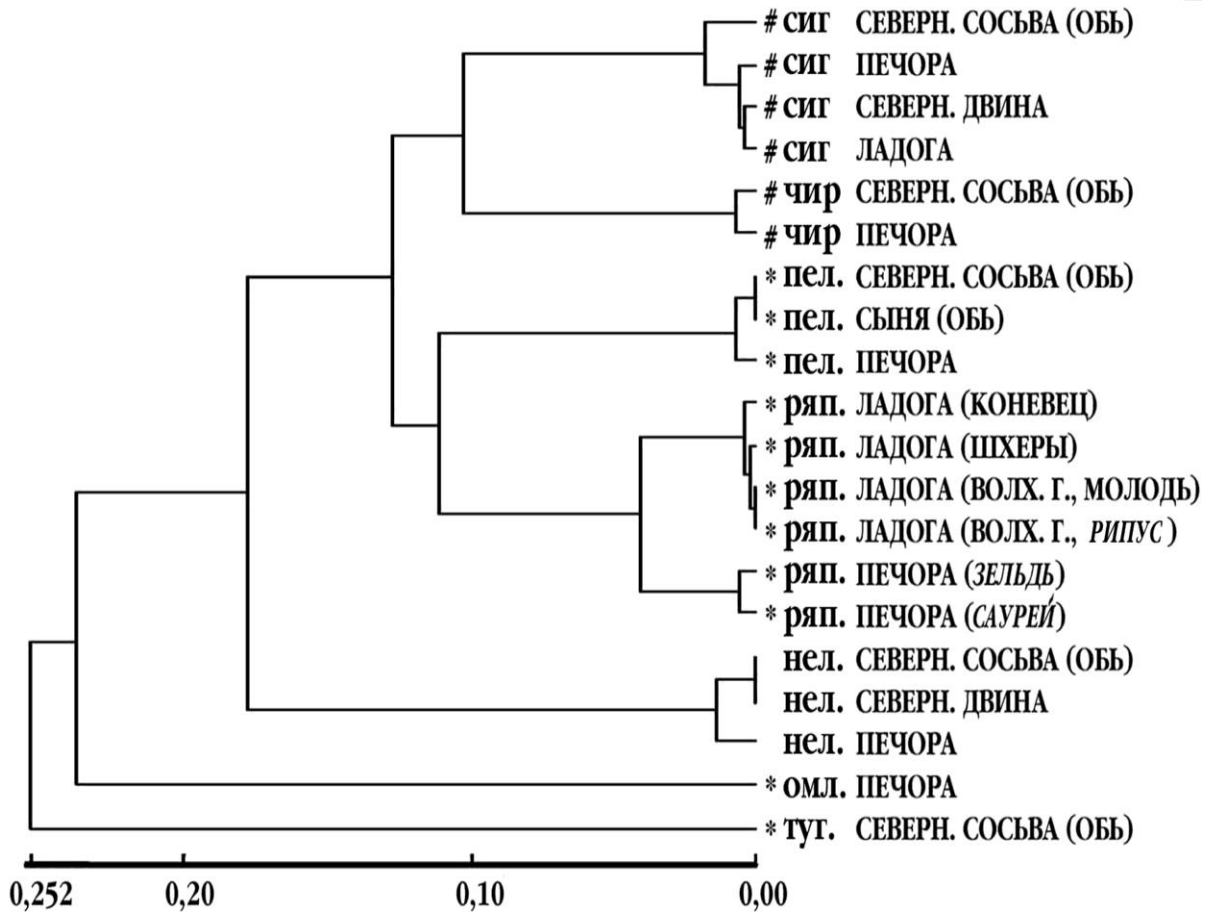


Рисунок 1.7 – Дендрограмма генетических расстояний (Nei, 1978) между выборками из популяций сиговых рыб по данным анализа 33–х локусов: # п/р *Coregonus*; * п/р *Leucichthys* (Сендек, 2000)

Данная филогенетическая схема подтверждает родственные связи сиговых рыб и их отношение друг к другу (Рисунок 1.8). В частности, по интересующим нас сигам с нижним ртом филогенетическая схема больше напоминает результат работы Смита и Тодда. Авторы филогенетической схемы рассматривают род *Coregonus* без родов *Stenodus* и *Prosopium*, что несколько упрощает их задачу. На радиальном дереве группа сигов с нижним ртом занимает центральное положение. Данное филогенетическое древо было проверено с помощью анализа нескольких митохондриальных генов, что в значительной степени повышает уровень его достоверности. Кроме того, оно способно достраиваться без изменения места составляющих его групп. Слабым местом этого

филогенетического дерева является недостаточная проработанность собственно группы *C. lavaretus*.

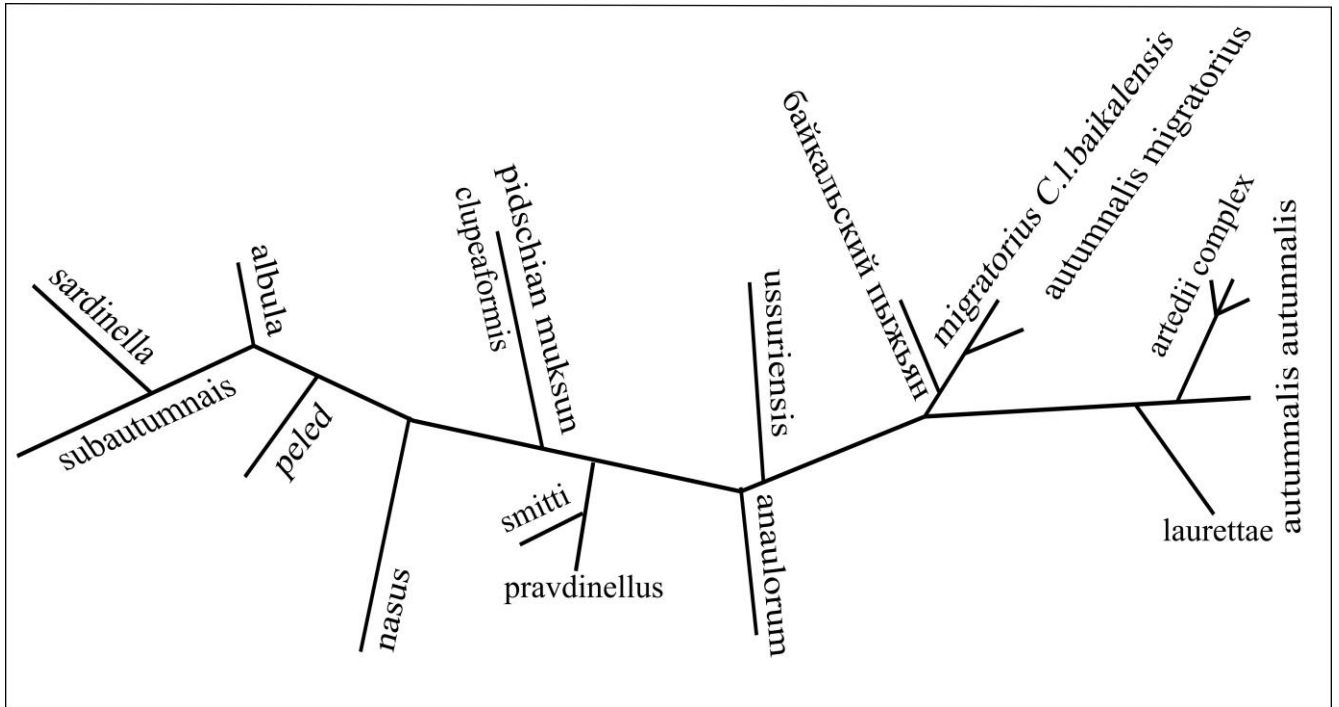


Рисунок 1.8 – Филогенетическая схема сиговых рыб, основанная на аллозимном анализе (Политов и др., 2010)

В данной, чисто генетической, схеме достаточно обоснованно расставлены наиболее древние виды. Тем не менее, она далеко не полностью отражает естественные связи наименее специализированной группы сигов.

Наиболее полная схема филогении сиговых рыб, основанная на секвенировании митохондриального гена цитохрома *b*, была предложена Л.В. Сухановой и В.В. Смирновым с соавторами (Суханова, 2004; Смирнов и др., 2009). В данную схему вошло большинство видов сигов, обитающих в водоемах Сибири (Рисунок 1.9) (Sukhanova *et al.*, 2012). Аутгруппой в данном исследовании выступает сиг валец из р. Кутима бассейна р. Лена. В данном исследовании все основные виды сиговых рыб занимают согласно мтДНК обоснованные места. Из данной схемы вытекает, что структурирование различных видов сигов

происходило, не менее чем в два этапа. Наиболее дифференцированными, как и предполагалось ранее, оказались сиги-вальки.

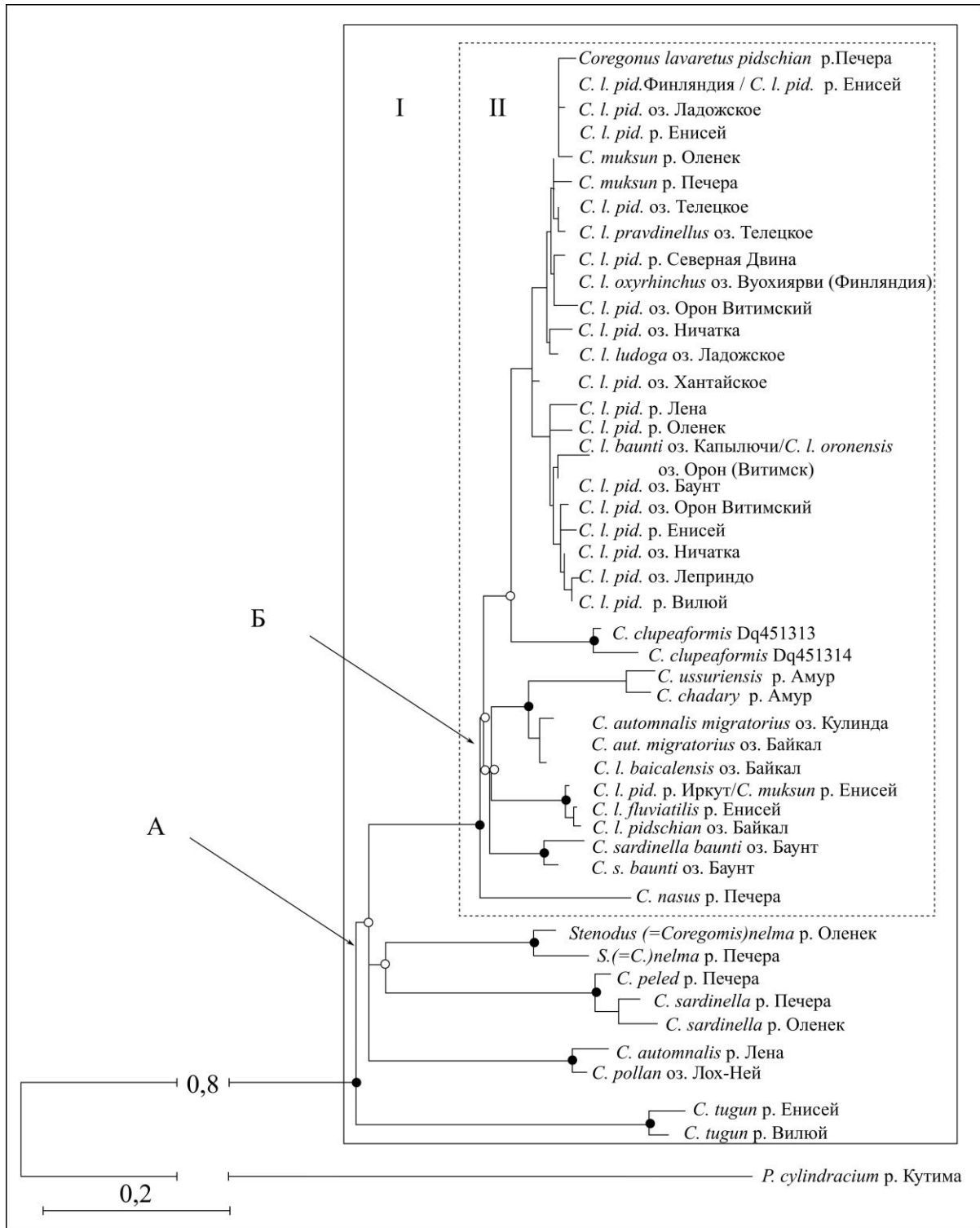


Рисунок 1.9 – Схема филогенетического взаимоотношения рыб рода *Coregonus* построенная на основе последовательностей гена цитохрома *b* (Смирнов и др., 2009). Стрелками показаны неопределенные узлы

Примерно одинаково дифференцированы друг от друга тугуны, арктические омуля, ряпушка с пелядью, и нельмы. В следующую, более молодую группу вошли амурские симпатрические сиги, байкальский омуль, сиг Исаченко и баунтовский ряпушковидный сиг, обозначенный в данной работе как *C. sardinella baunti* (Рисунок 1.9).

Сибирские сиги, вместе с частью европейских образовали два кластера с невысокой степенью поддержки. Данная схема в значительной степени напоминает филогенетическую схему предложенную Ю.С. Решетниковым. Тем не менее, анализ экологических форм по данному филогенетическому дереву провести невозможно. Нужно отметить, что та степень генетической изменчивости различных экологических форм/видов, которую мы наблюдаем на филогенетической схеме, не соответствует наблюдаемой в природе разными авторами морфологической изменчивости (Скрябин, 1979, Карасев, 1987).

Одной из последних ревизий сигов рода *Coregonus* является каталог Н.Г. Богуцкой и А.М. Насеки (2004) «Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями» где авторы рассматривают некоторые *patio*. Не смотря на схожее понимание (с авторами каталога) большинства вопросов в отношении разнообразия сигов группы *C. lavaretus*, автор диссертации придерживается своей, отличной, иногда диаметрально противоположной, точки зрения на приведенную (авторами каталога) аргументацию в поддержку того или иного вида сигов.

1.3 Структура вида *C. lavaretus sensu lato*

В результате ревизии сигов группы *C. lavaretus sensu lato*, проведенной Ю.С. Решетниковым (которой в настоящее время придерживается большинство отечественных специалистов) число подвидов сократилось до 6. Основой данного сокращения послужило исследование географического распределения и структуры принятого за основу морфологического признака – числа жаберных тычинок.

Нужно отметить, что среди части специалистов существует мнение, что классификация, основанная на числе жаберных тычинок, носит искусственный характер, поскольку она не удовлетворяет описанию всего спектра морфологического и экологического многообразия сигов. Всегда предполагалось, что в пределах выделенных подвидов могут находиться как гибридные по своей природе таксоны, так и криптические виды (Himberg, 1970; Первозванский, 1983, 1986; Svärdson, 1998; Мамонтов, 2000; Sander, 2004). В соответствии с классификацией Ю.С. Решетникова значительная часть сибирских подвидов и видов сигов, (за исключением *C. l. baunti*) была понижена до уровня экологической формы и вошли в состав одного из 6 подвидов *C. l. pidschian*. Приведем их краткие характеристики.

1. *C. l. lavaretus. Sp.br.* – 16-48; Число прободенных чешуй в боковой линии автор в монографии не указывает, но из других источников мы знаем что признак имеет диапазон от 74 до 103. Этот вид включает в себя все известные формы сигов Альпийских водоемов, Балтийского моря, Северного моря, озер Южной Швеции. Указанные для вида *C. lavaretus* диапазоны признаков столь велики, что перекрывают собой пределы варьирования для всех существующих в природе видов сиговых рыб и всех их «экологических форм» вместе взятых (Решетников, 1980, с. 172).

2. *C. l. pallasii Sp.br.* – в среднем 40; Число прободенных чешуй (*ll*) – (в монографии не отмечена, но сиги отмечаются как многочешуйчатые). Чаще мелкие сиги, но бывают и крупные. Населяет водоемы бассейна Балтийского моря. Его ареал совпадает с ареалом *C. l. lavaretus*, но значительно уже. Встречается мозаично.

3. *C. l. mediospinatus.* Данные по числу жаберных тычинок и количеству прободенных чешуй в боковой линии не приводится. Промежуточная форма между много и малотычинковым сигом. По мнению Ю.С. Решетникова данная форма имеет гибридное происхождение. «Несомненно, эта сборная группа и ее выделение оправдано только прагматическими соображениями». К этому виду

относят *C. l. chinae*, *C. l. bergianus*, *C. l. voronensis*. Ареал этого вида совпадает с ареалом *C. l. pallasii* (Решетников, 1980, с.175).

4. *C. l. maraenoides* Sp.br. – 30-40. ll – в монографии не отмечено. Занимает водоемы вдоль южных берегов Балтики. От *C. l. pallasii* отличается почти конечным ртом, вертикально усеченным рылом, и челюстями почти равной длины. К ним относят *C. l. generosus*, *C. l. maraena*, *C. l. wartmani* (Решетников, 1980, с. 175).

5. *C. l. pidschian* Sp.br. – малое число. ll – в монографии не отмечена. К данному подвиду относятся все сиги бассейна Северного Ледовитого океана. Это все выделенные Сибирские подвиды *C. l. fluviatilis*, *C. l. glacialis*, *C. l. pravdinellus*, *C. l. oronensis*, *C. l. baicalensis*, анадырские симпатрические сиги, сиги Баунтовских озер, за исключением *C. l. baunti*. Выделение сига-пыжьяна в самостоятельный вид, как предлагал П.Л. Пирожников и М. Гасовска Gasovska, 1960; Пирожников и др., 1975, Ю.С. Решетников посчитал мало обоснованным (Решетников, 1980, с.176).

6. *C. l. baunti*. Sp.br. – 28-42. ll – 78-104. Мелкий планктофаг имеющий короткий жизненный цикл. На основании имеющихся первичных данных автор монографии делает обобщение. «Все многотычинковые озерные сиги относятся к подвиду баунтовских сигов *C. l. baunti* имеют весенний нерест в апреле – мае. Характерные признаки этих сигов – большое число жаберных тычинок, весенний нерест, малые размеры, раннее созревание и планктонный характер питания». «...все малотычинковые озерные и озерно-речные сиги из системы Ципо–Ципиканских (Баунтовских) озер, несомненно, относятся к подвиду ледовитоморского пыжьяна. Выделение же среди многотычинковых сигов самостоятельного подвида *C. l. oronensis* как это делают некоторые авторы (Калашников 1968; Шапошникова, 1974), лишено серьезных оснований. Мы полагаем, что сибирские среднетычинковые сиги (Баунтовские озера, Байкал, Телецкое озеро) ведут свое происхождение не от современных пыжьяновидных сигов из соседних регионов, как это допускают некоторые ихтиологи (Пирожников и др., 1975; Скрыбин, 1977), а являются реликтовыми популяциями

более широко распространенного в прошлом европейского многотычинкового сига *C. l. pallasi*. В настоящее время они сохранились только в верховьях рек; вероятно в результате частичной гибридизации с малотычинковыми сигами уменьшили число тычинок и превратились в группу среднетычинковых сигов. Однако своеобразные черты экологии, в частности, весеннее икрометание, и четко выраженный ареал в бассейне р. Ципа позволяют выделить среднетычинковых Баунтовских сигов в самостоятельный подвид... » (Решетников, 1980, с. 181).

В связи с тем, что меристические признаки у большинства форм/видов пыжьяновидных сигов перекрываются, то реально определить даже выделенные подвиды, за редким исключением, практически невозможно. С чем согласен и сам автор, признавая искусственность некоторых подвидов. Для точного определения определения всегда требуются данные сведения, ареал формы/вида, места лова и т.д..

1.4 «Экологические формы» рода *Coregonus*

Как мы уже писали ранее, в Сибири не было отмечено такого большого, как в Европе, числа *экологических форм*. Проблема «экологических форм» далеко не всеми специалистами воспринимается так остро как специалистами изучающими сиговых и лососевых рыб. Многообразие морфологических форм ставило перед таксономистами дилемму, либо согласится на увеличение числа видов, либо на искусственное их понижение. Наиболее известные из них включены в таблицу 1.1. Нужно отметить значительную морфологическую разнокачественность этих экологических форм. Среди выделенных группировок встречаются «экологические формы» с оригинальной формой тела и головы. К ним относятся сиг Правдина, баунтовские сиви – планктофаги, ледниково-равнинный сиг (*C. l. pidschian n. glacialis*), сиг-востряк (*C. anaulorum*), сиг Исаченко. При этом симпатричные с ними малотычинковые пыжьяновидные сиви из различных

водоемов визуально мало отличаются друг от друга, и только статистический анализ позволяет их распознавать.

Таблица 1.1 Основные подвиды и нации сигов Сибири по Г.Х. Шапошниковой (1974) с нашими добавлениями и уточнениями.

Название	<i>Sp.br</i>		<i>ll</i>	
	\bar{X}	<i>Lim</i>	\bar{X}	<i>Lim</i>
1. <i>C. l. pidschian n. karakolensis</i> ***	25.3	22–30	82.8	73–95
2. <i>C. l. pidschian n. smitti</i> ***	27.3	24–30	82.7	73–90
3. <i>C. l. sajanensis n. noioncholensis</i> ***	25.1	21–19	85.62	79–88
4. <i>C. l. pidschian n. jucagiricus</i> *	21.8	19–24	83.6	79–89
5. <i>C. l. pidschian n. fluviatilis</i> *	20.2	17–24	90.5	83–100
6. <i>C. l. pidschian n. mokshegor</i> **	23.5	20–27	88.9	81–98
7. <i>C. l. pidschian n. taimyrensis</i> **	23.4	19–27	80.8	70–90
8. <i>C. l. pidschian n. oleneki</i> ***	21.9	18–26	81.9	–
9. <i>C. l. sajanensis</i> ***	22.1	20–26	86.4	82–92
10. <i>C. l. pidschian n. lacustris?</i>	23.4	20–25	82.4	75–88
11. <i>C. lavaretus pidschian n. glacialis</i> **	21.3	19–24	76.3	69–84
12. <i>C. anaulorum</i> *	27.5	23–31	79.7	71–89
13. <i>C. skrjabini sp. nova</i> (в природе не обнаружен)	23.2	19–24	89.2	79–88
14. <i>C. lavaretus baicalensis</i> *	26.7	22–39	99.2	89–111
15. <i>C. lavaretus pravdinellus</i> *	34.1	30–40	82.0	78–88
16. <i>C. l. baunti</i>	35.5	30–40	80.6	77–89
17. <i>C. lavaretus oronensis?</i>	33.6	30–38	81.9	77–90
18. <i>C. lavaretus pidschian n. brachymystax</i> **	18.4	17–20	78.7	76–83
19. <i>C. l. pidschian n. logaschevi</i> **	23.8	21–27	80.8	74–88
20. <i>Coregonus sp.</i> (ряпушковидный сиг оз. Баунт)*	40.4	34–48	83.8	79–89
21. <i>C. chadary</i> *	28.3	–	80.9	78–85
22. <i>C. lavaretus pidschian n. ajaklien</i> **	21.8	19–24	83.6	79–88
23. <i>C. lavaretus pidschian n. norilensis</i> **	25.0	18–23	88.9	80–93
24. <i>C. lavaretus pidschian n. bargusini</i> **	22.2	18–27	90.6	82–99

* С нашей точки зрения являются полноценными видами, ** вероятно являются синонимами, *** популяции, ? – не выясненный статус

1.5 Распространение сибирских пыжьяновидных сигов

Сиги вида *C. lavaretus sensu lato* и морфологически близкие к нему формы/виды населяют бассейны всех крупных рек Сибири, за исключением бассейна р. Иртыш, где они встречаются только в нижнем его течении. В бассейне р. Обь сиги обитают в Телецком озере и в Нижней Оби (Меньшиков 1979; Москаленко, 1971; Гундризер и др., 1981). Совсем недавно, еще в 30х годах прошлого столетия пыжьяновидные сиги обитали и в средней Оби, устье рек Томь и Чулым. Однако в настоящее время в этих местах сиги не встречаются (Рузский, 1920; Башмакова, 1949). В бассейне р. Енисей, сиги обитают от горных водоемов бассейна Большого Енисея до Енисейского залива. Пыжьяновидный сиг обитает и в Дархатской котловине бассейна р. Малого Енисей (Дулмаа, 1973). В оз. Байкал и его притоках обитает сиг Исаченко (он же речной сиг) (Исаченко, 1925; Крогиус, 1933; Скрябин, 1979). В связи с тем, что в прошлом столетии исследователи, в большинстве случаев, не отличали сига-пыжьяна от сига Исаченко, то точных данных об ареале этих форм/видов в бассейне р. Енисей в отечественной литературе не приводится. В самом озере Байкал, кроме сига Исаченко обитает байкальский озерный сиг (*C. l. baicalensis*) (Крогиус, 1933; Скрябин, 1979). В бассейне р. Лена пыжьяновидный сиг обитает повсеместно. Наибольшее число его форм/видов обнаружено в бассейне р. Витим (Калашников 1967, 1968; Кириллов, 1972; Скрябин, 1979). В бассейне р. Амур, сиги обитают от верхнего течения до лимана.

1.6 Сиги из водоемов Алтае-Саянской горной страны

Сиги юго-западной части своего ареала Сибири, представлены популяциями из Телецкого озера, озера Каракуль, верхнего течения р. Большой Абакан, и озер Тоджинской котловины, бассейна р. Большой Енисей. В связи с тем, что численность сигов в среднем течении рек Обь и Енисей крайне низка, или они

отсутствуют, то следует признать, что популяции сига верхнего и нижнего течения этих рек в той или иной степени изолированы. Научная литература по сигам из этого региона достаточно многочисленна (Дулькейт, 1949; Гундризер и др., 1981; Голубцов, Малков, 2007; Kashinskaya, 2021 и др.). Сиги бассейна Большого Енисея также хорошо изучены (Гундризер, 1978). Сиги бассейна р. Абакан известны из работ Б.Г. Иоганзена и В.П. Моисеева (1955) и А.А. Лобовиковой (1959).

1.6.1 Сиги Телецкого озера, место обитания

Бассейн р. Обь. Наиболее мягкими климатическими условиями в Сибири характеризуется регион Телецкого озера бассейна р. Обь. В связи с большой глубиной (325 м) и при значительном перемешивании водных масс Телецкое озеро полностью замерзает один раз в 10-12 лет (Рисунок 1.10) (Селегей, Селегей, 1978). Озерная котловина в целом достаточно древняя. Считается, что она лежит в зоне растяжения и имеет тектоническое происхождение (Гундризер и др., 1981; Высоцкий, 2001). В процессе развития озера на его формирование большое влияние оказывали ледники. По поводу степени последнего оледенения существует две точки зрения. Согласно одной из них ледник не спускался в долину озера, по второй – оледенение коснулось всего озера (превратив его, по сути, в ледоем), или только южной его части (Высоцкий, 2001). Подобных Телецкому озеру, озер в горной части Алтая, в постледниковый период, было достаточно много. Наиболее крупные постледниковые озера находились на месте Чуйской и Курайской степи. В настоящее время, котловины древних озер заполнены рыхлыми осадками. По-видимому, в каждом из таких водоемов обитали виды рыб, встречающиеся в Телецком озере в настоящее время. В озере из сиговых рыб обитает малотычинковый телецкий сиг (*C. l. pidschian n. smitti*) и среднетычинковый сиг Правдина (*C. l. pravdinellus*). В некоторых источниках для их обозначения используют видовые названия. Для обеих форм, видов сига описаны морфологические характеристики, темп роста, плодовитость, питание,

зараженность паразитами (Дулькейт, 1948; Гундризер, 1962; Гундризер и др., 1981, 1984; Голубцов, Малков, 2007; Балдина, 2010; Kashinskaya, 2021).

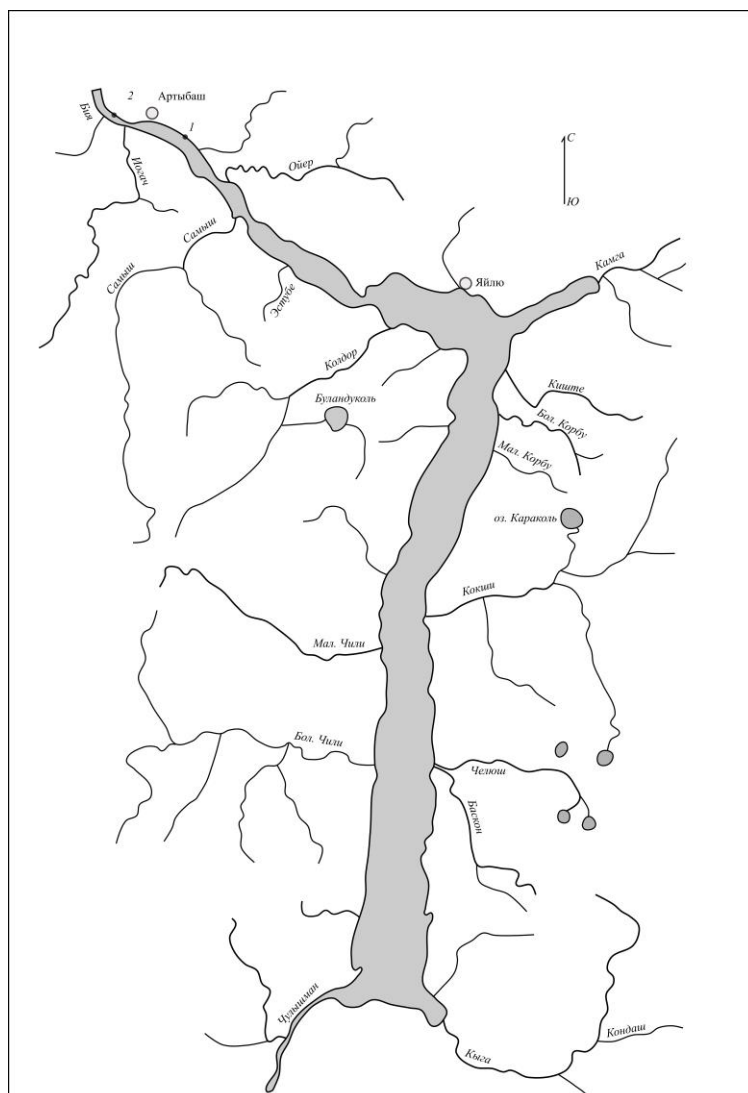


Рисунок 1.10 – Карта схема Телецкого озера. Цифрами обозначены места лова рыб

В последние годы изучался белковый полиморфизм (Политов и др., 2008). Популяционная структура сига Телецкого озера не отличается сложностью. Существуют озерная и озерно-речная популяция телецкого малотычинкового сига. Популяция сига Правдина, по всей видимости, единая. Все сиги осенне-нерестующие. Нерест растянут, начинается с конца октября – начала ноября и продолжается до середины декабря – начала января (Гундризер и др., 1981). Систематическое положение и внутривидовая структура сига не определено, и

эти темы постоянно обсуждается в отечественной литературе (Бочкарев, Гафина, 1993, 1994; Бочкарев, 2000; 20 Бочкарев, Зуйкова, 2008, Бочкарев, Романов, 2009а, б).

1.6.2 Сиг бассейна р. Абакан, место обитания

Бассейн р. Енисей. Озеро Каракуль находится на высоте 800 м над уровнем моря. Из него вытекает р. Озерная, впадающая в р. Большой Абакан. Озеро глубокое, до 170 м. (Иоганзен, Моисеев, 1955; Лобовикова, 1959). По нашим данным максимальная глубина составляет около 70 м. По всей видимости, озеро имеет тектоническое происхождение (Рисунок 1.11). В период оледенения долина озера была проработана ледником, спускавшимся с хребта Карлыган, высота которого достигает 2207 м.

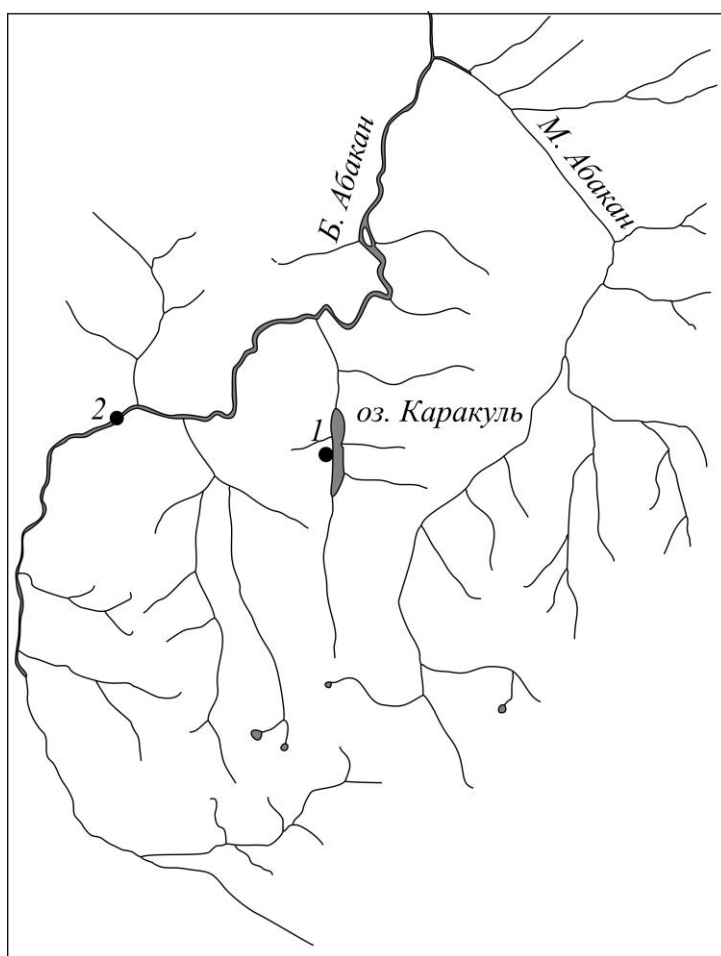


Рисунок 1.11– Карта схема бассейна р. Абакан и оз. Каракуль.

1, 2 места лова рыб

Природные условия в озерной котловине в целом схожи для всего северного Алтая. Сиг оз. Каракуль описан в работах Б.Г. Иоганзена с соавторами (1955) и А.А. Лобовиковой (1959), где представлены его морфологические характеристики, темп роста и плодовитость. На основании числа жаберных тычинок и числа чешуй в боковой линии А.А. Лобовикова относит малотычинкового сига из оз. Каракуль к телецкому подвиду. Б.Г. Иоганзен и В.П. Моисеев (1955) выделяют его в особое племя *C. l. pidschian n. karakolensis*.

В 2008 г. в реке Б. Абакан несколько выше устья р. Озерная нами обнаружен сиг с отличными от каракульского морфологическими и биологическими характеристиками. Популяционная структура сига-пыжьяна оз. Каракуль до последнего времени не изучалась. Но на основании того, что озеро не велико по размерам и в него не впадают крупные реки и отсутствуют большие заливы, можно предположить, что в озере обитает единая популяция озерных сигов. Абаканский сиг обитает в условиях озеровидных расширений среднего течения реки. Сиги сосредотачиваются в заиленных и песчаных затоках и ямах. В реке обитает гибридная популяция сигов, состоящая из речных сигов и мигрантов из оз. Каракуль. Обе популяции сигов осеннее-нерестующие (Бочкарев и др., 2017). Существуют сведения об обитании сигов в Можарской системе озер р. Казыр бассейна р. Енисей (Пирожников, 1973; Колядин, 1975; Вышегородцев, Заделенов, 2013). К Можарской системе озер относятся Семеновское, и Можарское озеро, а так же озеро Тиберкуль. По опросным данным, в большинстве озер обитает пыжьяновидный сиг. Но популяционных характеристик сигов из этих водоемов в современной литературе мы не обнаружили.

1.6.3 Сиги бассейна реки Большой Енисей, места обитания

Бассейн р. Большой Енисей. Современные озера Тоджинской котловины бассейна р. Большой Енисей, расположены на высоте 900-1100 м над уровнем моря. Все озера находятся в зоне Азасского оледенения (Гросвальд, 1999). После

отступления ледника регион неоднократно подвергался затоплению из за подпорной плотины, которая образовывалась в результате землетрясений в створе порогов на р. Б. Енисей. Последнее подобное событие отмечалось 10–13 тыс. лет назад. Около 2–3 тыс. лет назад в результате прорыва подпорной плотины и значительного понижения уровня воды в р. Енисей, водоемы Тоджинской котловины приобрели современный облик (Аржанников и др., 2000). Существует предположение, что меньшие по размеру приплотинные озера в данном регионе возникали значительно чаще, чем известно из геологических источников. Озера Тоджинской котловины имеют как тектоническое (озера Нойон-Холь, Шерам-Холь, Борзу-Холь, Кадыш, Додот), так и ледниковое происхождение (оз. Тоджа и некоторые другие) (Рисунок 1.12). Все озера глубокие: от 25 м в оз. Тоджа, до 185 м в озере Нойон-Холь (собственные данные), по А.Н. Гундризеру – 225 м). Природные условия в Тоджинской котловине резко континентальные. Ледостав происходит с конца октября по конец ноября. Вскрываются озера к середине мая, за исключением озера Тоджа, которое замерзает несколько раньше, чем глубокие озера, и вскрывается в начале мая. Известно, что максимальные четвертичные оледенения, как по количеству, так и по мощности, наблюдались в Алтайском регионе. В районе Западного Саяна по мощности они также были значительны. Различные авторы насчитывают от 2 до 8 циклов. Наибольшим считается предпоследнее оледенение, языки которого достигали 200 км длины. Центр оледенения связан с максимальными высотами Алтайской горной страны и располагался в районе горы Белуха и на Чулышманском нагорье. Саяны и Тоджинская котловина имели ледяной покров меньшей мощности, но все же оледенение было покровным или полупокровным. Известно, что излишки льда стекали из Тоджинской котловины в долину р. Ока бассейна р. Ангара (Гросвальд, 1965; Аржанников и др., 2000). Толщина ледяного покрова в Тоджинской котловине по некоторым данным достигала 1.5 км. Таким образом, большая часть исследуемых озер в последнее оледенение превращались в ледоемы. Существовавшие по окраинам ледника водоемы вряд ли могли иметь значительный геологический возраст, (в силу незначительного возраста самого

ледника) чтобы у сига, обитающих в них, могли происходить значительные эволюционные перестройки. Тем не менее, существование рефугиумов в этом районе нельзя отрицать. Различные популяции, формы сига из водоемов бассейна р. Б. Енисей известны по статье А.Н. Гундризера (1978), в которой он на основании различий по морфологическим признакам, плодовитости, темпу роста и питанию описывает новый подвид *C. l. sajanensis* и несколько «*infrasubspecies*». Наиболее известный из них *C. l. sajanensis* n. *nojoncholensis*. Нами изучены сиги из оз. Нойон-Холь, Борзу-Холь, Кадыш, Тоджа, Додот, реки Б. Енисей, Хамсара. У сига из этих озер изучены морфологические характеристики, темп роста, плодовитость, проанализировано питание. Рассматривалась молекулярно-генетическая изменчивость (Vochkarev *et al.*, 2011). В крупном и глубоком озере Маны-Холь, которое расположено в центральной части Тоджинской котловины, природные популяции сига отсутствуют. Отсутствие сига в озере, вероятно связано с максимально длительным по времени существованием в котловине озера остатков Азасского ледника. Сложность популяционной структуры сиг-пыжьяна из озер Тоджинской котловины напрямую связана с наличием в водоемах озерных и речных нерестилищ. Если в озеро впадают достаточно крупные реки, а в самом озере есть места, пригодные для нереста, то, как правило, озеро населяют две популяции – озерных и озерно-речных сига, а в некоторых случаях, если приток достаточно большой, и речных сига. Все популяции сига осенне-нерестующие. Время нереста зависит от температуры воды на нерестилищах. Озерно-речные сиги нерестятся значительно раньше озерных. В глубоких озерах нерест сига начинается позже, и сильно растянут во времени. Озерно-речные и озерные сиги обитают в таких озерах как Тоджа (бассейн р. Азас) и в озере Додот (бассейн р. Хамсара). В озерах Нойон-Холь и Кадыш обитают только озерные сиги, которые в значительной степени отличаются по морфологическим признакам, темпу роста, скорости созревания от озерно-речных сига, которые обитают в озерах, расположенных ниже по течению – Шурам-Холь и Борзу-Холь, Тоджа.

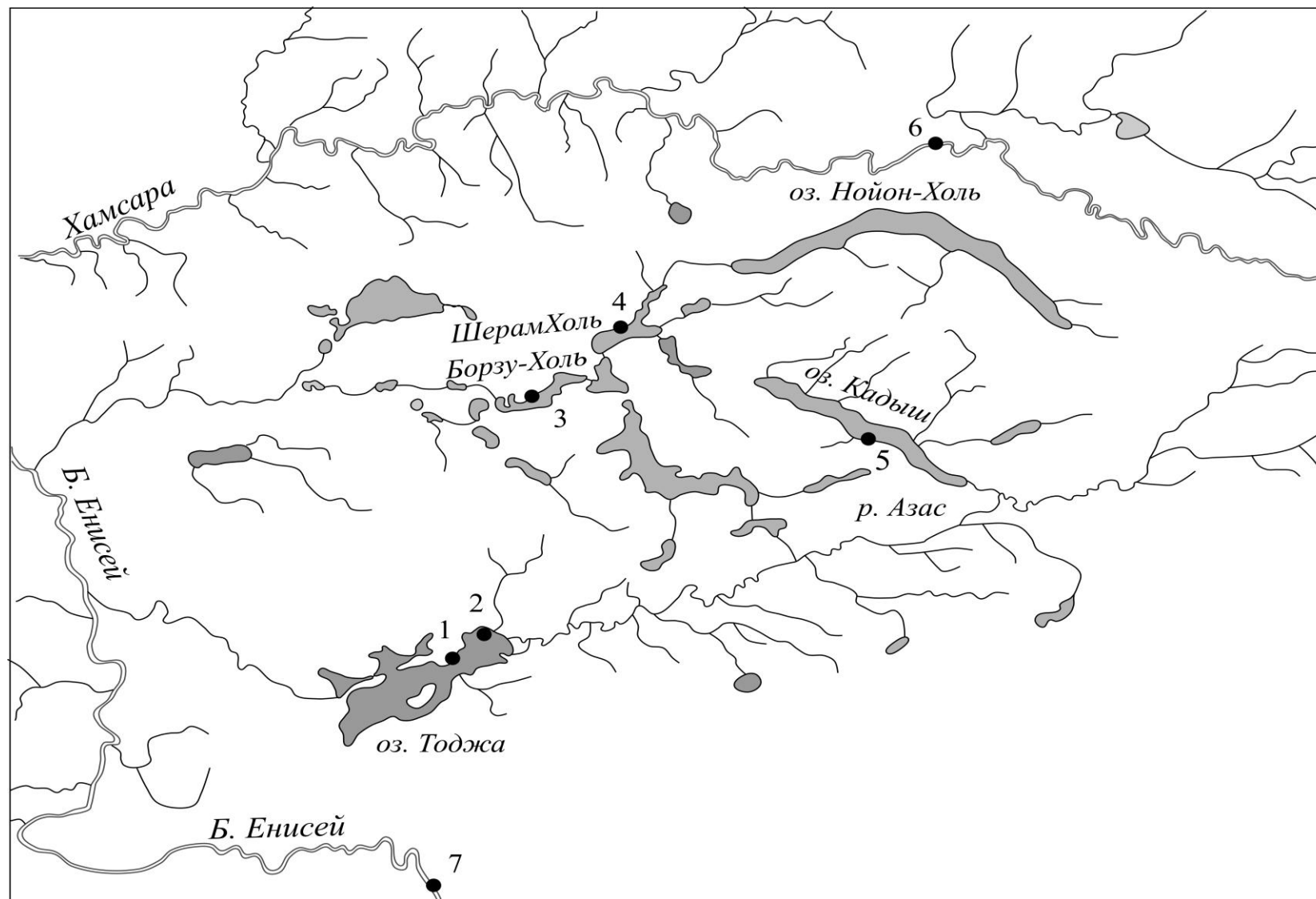


Рисунок 1.12 – Карта схема водоемов Тоджинской котловины. Цифрами обозначены станции лова сига

Такое распределение связано в первую очередь со сложностью проникновения и наличием нерестилищ для озерно-речных сига. В верхних озерах нет крупных притоков, и озерно-речные сиги имеют низкую численность, или отсутствуют вовсе. В реках Б. Енисей и Хамсара по озеровидным расширениям обитают популяции речных сига (Бочкарев, Зуйкова, 2009а; 2010а; Vochkarev *et al.*, 2011).

1.6.4 Сиги бассейна р. Лена и Баунтовской системы озер бассейна р. Витим

В бассейне р. Лена сиги обитают от верхнего течения до дельты. Не многочисленные стада обитают во всех крупных притоках. В речной части ареала численность сига не значительна, в проточных озерах сиги доминируют по численности (Кириллов, 1972). Согласно литературным данным сиг относится к восточносибирскому подвиду, характеризующийся малым числом жаберных тычинок и числом прободенных чешуй в боковой линии (Скрябин, 1979; Кириллов, 1972). Вероятно, в бассейне р. Лена обитает множество однообразных популяций сига малоразличимых друг от друга. В то же время, известно несколько популяций отличающихся от фоновых по число прободенных чешуй в боковой линии (оз. Дальнее, Окуневое). Среднее число, которых в популяциях сига этих озер несколько больше. Что отличает их от всех арктических популяций сига. Все популяции сига осенне нерестующие. Наши исследования охватывают верхнее течение р. Лена (граница Иркутской области) и оз. Б. Токо, реку Марха, (приток р. Вилюй), и устье р. Буотама среднего течения р. Лена. Считается, что в недавнее время, на большей части ленского бассейна существовало Ленско-Вилюйское озеро, которое было включено в схему трансконтинентального стока талых вод (Волков, Казьмин, 2007). Верхнее течение всех южных и юго-восточных притоков р. Лена (оз. Б. Токо) затоплению не подвергались.

Баунтовская система озер расположена в верхнем течении р. Витим на высоте от 1060-1175 метров над уровнем моря, в Байкальской рифтовой зоне (Рисунок

1.13). Оледенение в этом регионе было незначительным, и носило преимущественно долинный характер (Смирнов и др., 2009). Озеро Баунт расположено у подножья горы Хаптон на высоте 1060 м над уровнем моря и имеет почковидную форму. По всей видимости, озеро имеет ледниковое происхождение, поскольку характеризуется незначительной глубиной и пологими берегами. Гигантская котловина, где лежит водоем, неоднократно подпиралась завалами или ледниками в районе Муйского хребта, в результате

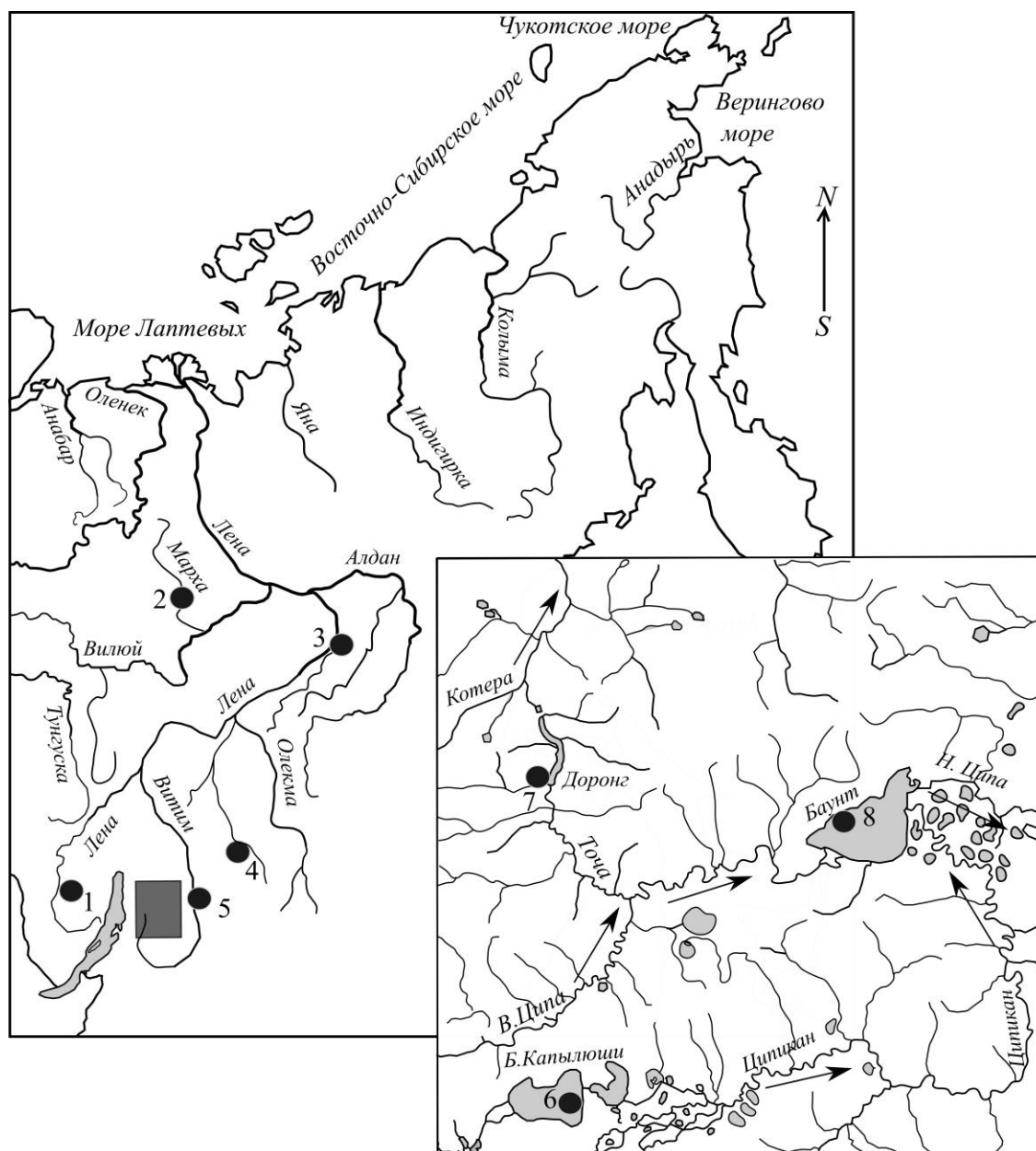


Рисунок 1.13 – Карта схема ,бассейна р. Лена и Баунтовских озер.

1-8 Места лова рыб. 1-р. Лена. 2-р. Марха. 3-устье р. Буотома. 4-оз. Б. Токо, 5. Оз.

Орон, 6-оз. Б. Капылюши. 7 оз. Доронг. 8-оз. Баунт

чего озеро значительно увеличивалось в размерах. В результате стояния высокого уровня воды, по берегам палеозера (оз. Баунт), образовались высокие песчаные гряды высотой более 100 м. Наиболее высокие гряды в настоящее время поросли сосновым лесом и хорошо сохранились по правому берегу р. Верхняя Ципа. Озеро Баунт – самый большой водоем в данном регионе. Его площадь составляет 11.1 тыс. га при длине около 20, и ширине в 9 км. Глубина озера достигает 33 м. В него впадают две достаточно крупные реки – Верхняя Ципа и Ципикан. Вытекает одна река – Нижняя Ципа (Скрябин, 1979).

Озеро Доронг – узкий вытянутый водоем, достигающий в длину 12 и шириной до 0.8 км. Озеро представляет собой подпруженную долину р. Точа окруженную высокими горами. Озеро лежит на водоразделе с бассейном реки Верхняя Ангара бассейна оз. Байкал, на высоте 1112 м над уровнем моря. Глубина озера достигает 30 м (Скрябин, 1977). Судя по находящимся вблизи озера вершинам Южно-Муйского хребта высотой в 2254 м, очевидно, что в период оледенения озеро Доронг превращалось в ледоем. Есть предположение что, через оз. Доронг вся система Баунтовских озер сливалась в реку В. Ангара бассейна оз. Байкал (Карасев, 1987).

Озера Большое и Малое Капылюши (Орон Баунтовский) расположены у подножья горы Бурпала (1588 м) на высоте 1175 м над уровнем моря. В озеро Большие Капылюши впадает незначительная по размерам р. Орон. Через неширокую, но довольно полноводную и быструю протоку длиной около 600 м озеро Большие Капылюши соединяется с озером Малые Капылюши. Из оз. Малые Капылюши вытекает сильно меандрирующая Окуневская протока, которая протекает через мелкие заморные Окуневские озера, лежащие на заболоченной равнине, и впадает в р. Ципикан. С юга равнина ограничена хребтом Малый Хаптон, с севера – отрогами хребта Большой Хаптон. Берега озера Б. Капылюши пологие, с хорошо выраженными песчано-галечными отмелями. Глубины нарастают медленно и в прибрежной части озера, на небольшой глубине, отмечены заросли рдеста (*Potamogeton sp.*). Площадь озера составляет 6400 га при максимальной глубине 13 м (Скрябин, 1977). Баунтовская (Ципа-Ципиканская)

система озер бассейна р. Витим характеризуется наиболее разнообразной эндемичной фауной сигов с нижним и полунижним ртом в Сибири.

Ихтиологические исследования водоемов системы были начаты в 30-40е годы XX века (Кожов, 1950). По материалам работ комплексной экспедиции Биолого-географического научно-исследовательского института при Иркутском госуниверситете, проведенных в 1939, 1941-1942 гг., Ф.Б. Мухомедияров (1948) по объединенной выборке из озер Большие Капылюши (Орон Баунтовский) и Малые Капылюши (Капылючикан) описал новый подвид ряпушки *C. sardinella baunti* Mухomediarov, 1948. Автор приводит для данной формы характеристики, по которым она отличается от других ряпушек. Позднее В.И. Анпилова (1956, 1967) обосновывает принадлежность этой формы к группе *lavaretus* в качестве подвида – баунтовского сига *C. l. baunti* (Mухomediarov, 1948) с чем сегодня согласны большинство отечественных специалистов.

В 1969-1971 гг. детальные исследования фауны сиговых рыб проводит А.Г. Скрябин (1977). Он указывает на обитание в водоемах Баунтовской системы осеннее нерестующих речных, озерно-речных и озерных (озера Доронг, Баунт, Бусани, Б. и М. Капылюши), весенне-нерестующих озерных сигов (озера Баунт, Доронг), многотычинкового сига (озера Бол. и Мал. Капылюши) и весенне-нерестующей озерной формы сибирской ряпушки «баунтовская ряпушка», не придавая, однако, ни одной из перечисленных форм самостоятельного таксономического статуса и не вводя, соответственно, их латинских наименований. В ходе ревизии сиговых рыб, проведенной Ю.С. Решетниковым (1980), подвидовой статус баунтовского (весенне-нерестующего многотычинкового) сига *C. l. baunti* (Mухomediarov, 1948) был подтвержден. Позже Г.Л. Карасев (1987), основываясь на данных А.Г. Скрябина, описывает в Баунтовских озерах четыре вида сигов:

1) баунтовский малотычинковый (весенне-нерестующий) сиг *C. skrjabini* sp. nova (*Sp.br.* – 23.2; *ll* – 89.2), обитающий в оз. Баунт и Доронг;

2) сиг-пыжьян (*Sp.br.* – 21.23; *ll* – 83.6);

3) баунтовский (весенне-нерестующий) омулевидный сиг *C. vernus* sp. nova. (*Sp.br.* – 37.1; *ll* – 94.2), переописанный автором в новый вид из *C. l. baunti*, ранее описанного Ф.Б. Мухомедияровым из озер Бол. и Мал. Капылюши;

4) баунтовская весенне–нерестующая ряпушка *C. baunti* sp.nova (*Sp.br.* – 42.7 и *ll* – 83.9) из оз. Баунт.

Следует отметить, что при описании новых видов Г.Л. Карасевым (1987) был нарушен ряд статей Международного кодекса зоологической номенклатуры (1966). В частности, при описании баунтовской весенне–нерестующей ряпушки из оз. Баунт, автором не прилагается описание и диагноз со словесным указанием признаков, по которым дифференцируется данный таксон (статья 13, Кодекса Зоол. Номенкл. 2004). Таким образом, согласно правилу приоритета, подвидовое название *C. l. baunti* (*C. baunti*) принадлежит многотычинковому весенненерестующему сигу из озер Б. и М. Капылюши и не может быть присвоено «баунтовской ряпушке» из оз. Баунт.

Несмотря на хорошую проработку морфологического материала, и биологических характеристик, упомянутые авторы не приводят рисунков и фотографий исследованных сигов. Единственными рисунками являются общий вид «баунтовской ряпушки», под названием *C. sardinella baunti* оз. Баунт в работе А.Г. Скрябина (Скрябин, 1979) и голова крупного среднетычиночного сига *C. l.baunti* из оз. Капылюши в статье В.И. Анпиловой (Анпилова, 1956), что не позволяет составить общего представления о сигах.

В более поздней работе, посвященной ревизии рыб из водоемов России (Атлас..., 2003) среди форм *C. lavaretus* упомянут баунтовский весенненерестующий сиг (из оз. Б. Капылюши) *C. l. baunti*. В каталоге Н.Г. Богущкой и А.Н. Насеки (2004) без значительной аргументации подвидовой статус *C. lavaretus baunti* был повышен до видового – *C. baunti*. Видовой статус этой формы подтвержден онтогенетическими исследованиями (Черняев, Пичугин, 1999). Не касаясь таксономических проблем, В.М. Яхненко и А.М. Мамонтов (2009) опубликовали данные по аллозимной изменчивости Баунтовских сигов (оз. Баунт, Большие и Малые Капылюши, оз. Бусани) и их предполагаемой эволюции,

подтверждающие значительную генетическую дифференциацию некоторых форм, видов.

Популяционная структура сиговых рыб Баунтовских озер напрямую связана с большим числом экологических форм. Так как озера не большие и не глубокие то, по всей видимости, каждая форма представлена в виде единой популяции. Исключением является обычный сиг, у которого в оз. Баунт известны, по крайней мере, две популяции – озерная и озерно-речная. Хотя возможны и другие варианты, где средне и малотычинковые озерные сиви представляют единую гибридную популяцию. Нерест у сиговых рыб в этих водоемах сильно растянут, некоторые популяции, формы, виды сигов начинают нереститься в сентябре, и заканчивают в марте-апреле (Скрябин, 1977; Яхненко, Мамонтов, 2009). В реке Ципа обитает речной осеннее-нерестующий сиг, который мигрирует по всей озерной-речной системе до нерестилиц на реке Тоца и Верхняя Ципа. В целом структура и разнообразие сигов в оз. Баунт в значительной степени напоминает структуру и разнообразие сигов водоемов Фенноскандии (Правдин, 1954).

1.6.5 Сиви бассейна р. Амур. Рек Бурея, Писуй озера Хованда нижнего течения реки Амур

В отличие от всех основных Сибирских рек, текущих с юга на север, река Амур течет с запада на восток. Фауна р. Амур является частью китайской ихтиофауны, с примесью сибирских видов. Считается, что в бассейне р. Амур никогда не было покровного или даже полупокровного оледенения (Готванский, Махинов, 1983) (Рисунок 1.15). Река Бурея, левый приток р. Амур стекает с южных склонов хребта Эзоп и Дусе-Алинь. Длина – 623 км (от истоков Правой Буреи – 739 км), площадь бассейна – 70700 км². В бассейне реки около 1.5 тыс. озер общей площадью свыше 51 км². В верхнем течении Бурея – горная река, ее среднее и нижнее течение приходится на Зейско–Буреинскую равнину. Ложе реки каменистое, пойма представлена фрагментарно. Ледостав проходит в первой декаде ноября, вскрытие – в конце апреля или начале мая. Реки Писуй и Хованда

это небольшие горные притоки нижнего течения р. Амур (Рисунок 1.16). Устья этих рек, где в летнее время накапливаются суги, представляют собой небольшие озеровидные расширения (Махинов, 2006). Симпатрические суги из р. Амур могут быть отнесены к пыжьяновидным сугам с некоторой натяжкой. Морфологическая характеристика суга-хадары позволяет это сделать с большим основанием, тогда как уссурийский суг имеет собственный морфотип.

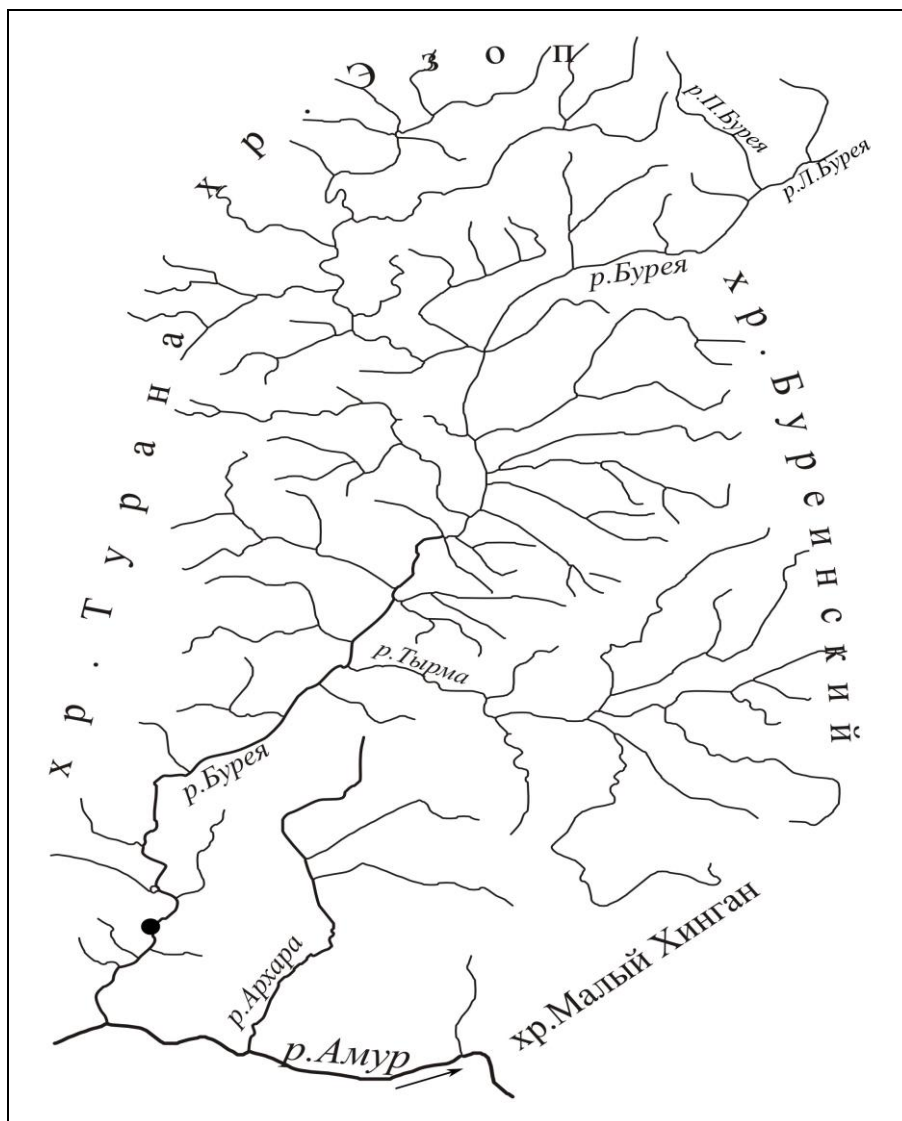


Рисунок 1.15– Карта схема бассейна р. Буряя. Место лова рыб

Генетические исследования показали, что оба вида относятся к самостоятельной ветви сиговых рыб, отдаленно связанной с кластером байкальского омуля. Сиговые рыбы бассейна р. Амур, уссурийский суг *S.*

ussuriensis и сиг-хадары *C. chadary* представляют собой пару симпатрических речных видов. Оба вида широко распространены в бассейне р. Амур. По некоторым сведениям сиг-хадары ранее был распространен в притоках верхнего и среднего течения р. Амур, однако в настоящее время он сохранился в основном лишь в р. Онон (Никольский, 1956; Карасев, 1987; Горлачева, Афонин, 2009).

В нижней части горных притоков рек бассейна р. Амур оба вида обитают симпатрично. Сведения по морфологии, биологии и экологии сигов из р. Амур весьма ограничены и, за редким исключением (Горлачева, Афонин, 2009), относятся к середине прошлого столетия (Берг, 1948; Никольский, 1956; Подушко, 1967а, б, 1970а, б; Шапошникова, 1968, 1976; Решетников, 1980).

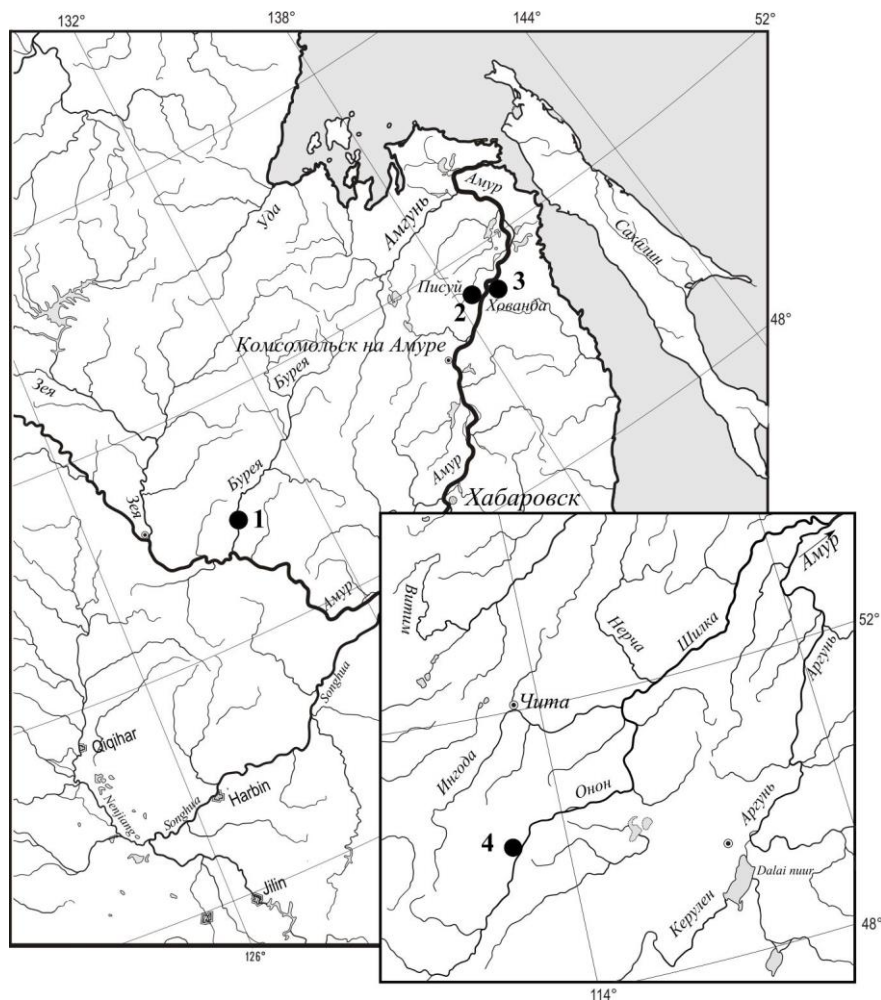


Рисунок 1.16 – Карта схема части бассейна р. Амур. 1-4 – места лова рыб

Таксономический статус сига-хадары не однозначен, но большинство специалистов полагает, что он близок к сигам (Решетников, 1980; Скрыбин, 1979;

Атлас пресноводных рыб..., 2003). В последнее время опубликовано несколько работ по молекулярно-генетической изменчивости уссурийского сига и сига-хадары (Yu *et al.*, 2004; Baldina *et al.*, 2007; Смирнов и др., 2009; Vochkarev *et al.*, 2017). Популяционная структура симпатрических сигов бассейна р. Амур не изучалась, но, по всей видимости, в крупных удаленных друг от друга притоках обитают отдельные популяции. Оба вида сигов осеннее нерестующие.

1.6.6 Дополнительные исследования.

При исследовании сигов Сибири, мы не могли не обратить внимания на несколько уникальных «экологических форм» сигов, известных под названиями сиг Исаченко (*C. l. fluviatilis* Isachenko или *C. fluviatilis*) из бассейна среднего Енисея, и симпатрических сигов бассейна р. Анадырь (*Coregonus anaulorum* Kaganowsky). Если сигу Исаченко посвящено не так много работ, то вокруг происхождения и таксономического статуса симпатрических сигов р. Анадырь проходила значительная дискуссия (Берг, 1932, Решетников, 1979, 1980; Черешнев, 1983, 1996; Пресноводные рыбы..., 2001). Мы не имеем собственного морфологического материала (за исключением 6 фотографий экземпляров сига Исаченко из р. Баргузин и сигов из р. Селенга) по этой форме/виду. Но у нас имеется материал для проведения ДНК-анализов для секвенирования. И мы имеем достаточный, как морфологический так и генетический материал по сигу-востряку и сигу-горбуну из р. Анадырь. В этой связи в одной из глав мы рассмотрели эти уникальные экологические формы осенне нерестующих сигов.

1.6.7 Заключение к главе

Краткий обзор предложенных филогенетических схем позволяет сделать несколько выводов. Совокупный морфо-экологический анализ сиговых рыб (*Coregonus*) позволил приблизиться к современной (морфогенетической) классификации сиговых рыб. В целом, полученный результат отражал общую

концепцию авторов – создать максимально удобную в обращении систематику сигов с минимальным числом видов, максимально пригодную для решения рыбохозяйственных задач. Поздние авторы, в некоторых случаях были более точны, тогда как в других случаях так же делали не совсем верные выводы (с точки зрения автора данной работы). Г.Л. Карасев (1987) абсолютно точно объединил сига-хадары и уссурийского сига с сигом-пыжьяном и обыкновенным сигом, но перенес в другую ветвь муксуна и тугуна. Хорошо аргументирована филогенетическая схема Смита и Тодда (1992), но она имеет очень мелкий масштаб. Большинство видов рыб в ней занимают морфологически обоснованные позиции, и даже американские ряпушки, которых значительно позже отнесли к группе арктических омулей. Интересна и в целом правильно выглядит филогенетическая схема, предложенная Ермоленко (1992). На своем месте находится тугун, пелядь, омуль, сиг-хадары и все пыжьяновидные сиви. Уже современная филогенетическая схема сигов, предложенная Д.С. Сендеком (2000), Д.В. Политовым (2008) и В.В. Смирновым (2009), максимально отражает генетические взгляды, но совершенно не учитывает факт существования узко ареальных криптических видов. Несмотря на большую проделанную работу, таксономическая неопределенность сохраняется в отношении большинства «экологических форм», а их как полагают некоторые специалисты более 100. Прямое секвенирование мтДНК небольшого числа особей некоторых форм, видов сигов не позволяет выяснить их истинное происхождение и генетические связи. Так гибридное происхождение ряпушковидного сига из оз. Баунт удалось обнаружить только с помощью увеличения выборки. Этот же подход позволил выяснить обособленность и гибридную природу сига-востряка из р. Анадырь. Несмотря на то, что систематика рода *Coregonus* не входит напрямую в нашу задачу, обойти данный вопрос практически невозможно. Тем более что, так или иначе, мы секвенировали все известные виды и формы сиговых рыб из водоемов Сибири.

Анализируя историю изучения сигов в Сибири, нужно отметить, что сиви западной, центральной и восточной Сибири, оказались более изученными, чем

сиги Дальнего Востока нашей страны. Большое число авторов подробно рассмотрели разнообразные характеристики достаточно многочисленных видов сигов. Были сделаны обоснованные выводы. Популяционных работ по сиговым рыбам не много. Очень мало информации по биологии и популяционной структуре сигов юго-восточной, северо-западной и северо-восточной Якутии. Совсем мало, или отсутствуют работы по сигам из бассейна Охотского моря.

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1 Используемый материал

Данная работа в большинстве своем ограничена анализом сигов из водоемов Сибири. Это связано с тем, что анализ сигов водоемов Фенноскандии сам по себе является достаточно большой работой. Однако в некоторых случаях мы привлекаем гаплотипы сигов из водоемов европейского севера и сибирской Арктики. В настоящей работе использован материал, собранный автором в период с 1989 по 2019 год в бассейнах рек Обь, Телецкое озеро, Енисей, Б. Енисей, оз. Нойон-Холь, Борзу-Холь, Тоджа, р.р. Лена, Абакан, Алдан, Амур, Анабар, Анадырь, Баргузин, Буряя, Витим, Лена, Оленек и т.д. (Рисунок 2.1). На всех водоемах автор лично участвовал в отборе материала. Кроме того были получены фотографии и спиртовый материал для генетических исследований из бассейна р. Марха, Попигай, Хрома, Яна, Индигирка, Колыма, М. Анюй. Полный перечень и величина выборок находится в таблице 2.1.

Все измерения, статистический анализ, анализ возраста, темпа роста и плодовитости и рисунки сигов были выполнены автором. Сигов ловили сетями, иногда использовали невод или ставные ловушки. После лова все подлежащие исследованию особи были сфотографированы, у них были подсчитаны число жаберных тычинок и число прободенных чешуй в боковой линии, отображена чешуя, в некоторых случаях икра, желудок вместе с его содержимым. Взятые и зафиксированы ткани для генетического анализа.

2.2 Морфологический анализ

Измерения рыб для морфологического анализа осуществляли согласно методике И.Ф. Правдина (Правдин, 1966), на основе цифровых фотографий рыб (Бочкарев, Зуйкова, 2007; Muir *et al.*, 2012; Бочкарев и др., 2013; Munoz–Munoz,

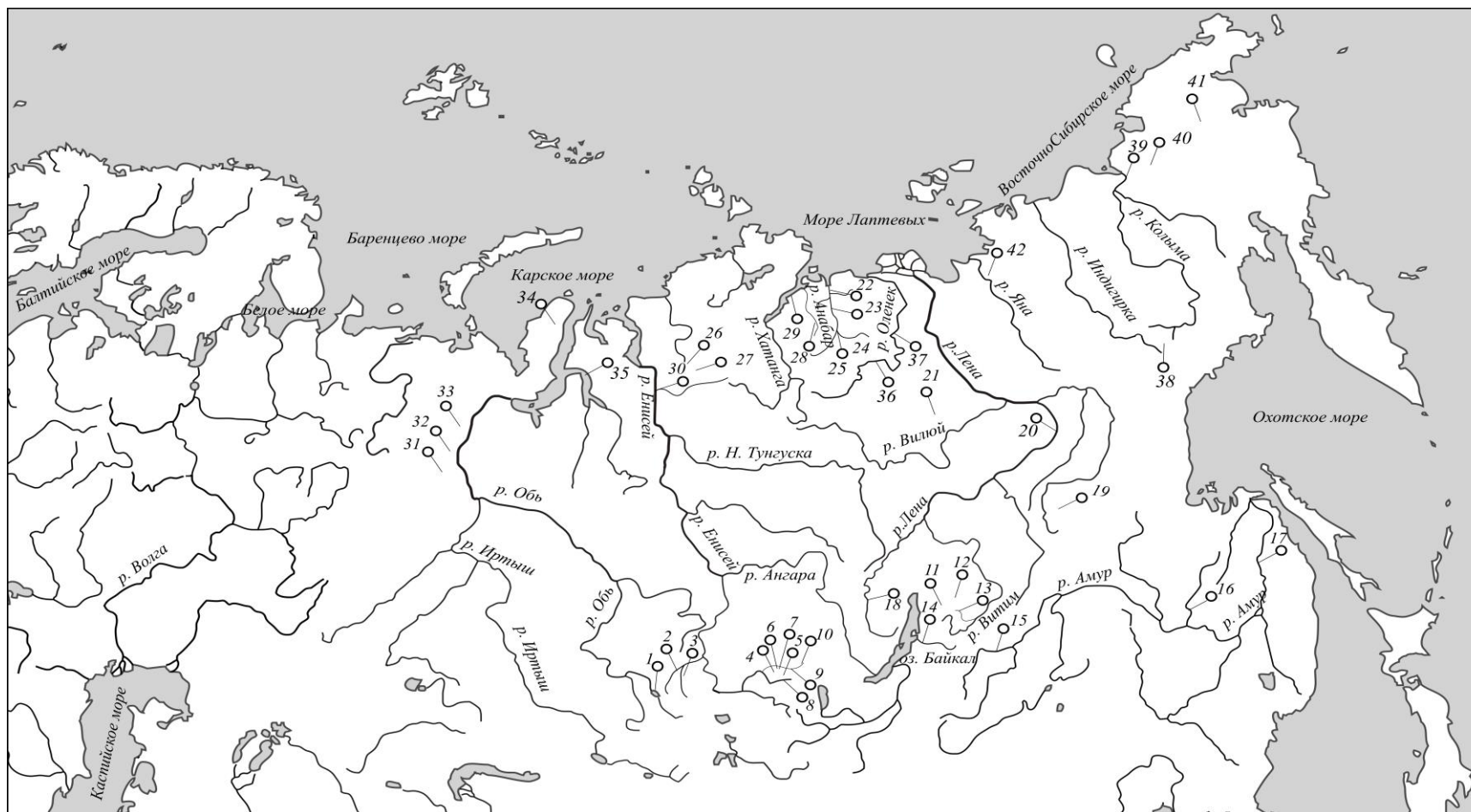


Рисунок 2.1 – Карта схема основных районов сбора сигов вида *Coregonus lavaretus pidschian* в водоемах Сибири 1–Телецкое озеро, 2–р. Б. Абакан, 3–оз. Каракуль, 4–оз. Тоджа, 5 оз. Кадыш, 6–оз. Борзу–Холь, 7– оз. Нойон Холь, 8– р. Енисей, 9–р. Хамсара, 10–оз. Додот, 11–оз. Капылюши, 12–оз. Доронг, 13–оз. Баунт, 14–р. Баргузин, 15–р. Онон, 16–р. Буряя, 17–р. Хованда, 17–р. Писуй. **Дополнительные точки сбора:** 18–р. Лена, 19- оз. Б. Токо, 20– р. Буотама; 21–р. Марха; 22-25 р. Анабар; 26 – Хантайское озеро; 27-оз. Кутарамакан; 28–р. Попигай; 29–Рассоха; 30 – р. Курейка; 31– Северная Сосьва 32–Войкар; 33–р. Сосьва; 34 – Лангтибейто; 35–р. Таз; 36, 37 р. Оленек; 38–оз. Лыбынкыр; 39 – р. Колыма; 40 – оз. Илirianей; 41-р. Анадырь

Таблица 2.1– Характеристика собранного материала с привязкой к координатной сетке, количеством рыб, участвующих в: n_1 – морфологическом анализе; n_2 – анализе мтДНК, 16S RNA – tRNA-Leu – ND1 – tRNA α -IletR – NA-Gln (1929 bp); под чертой ND3; n_3 – анализе ITS1 ядерной ДНК. Номера гаплотипов (Приложение Таблица А.3).

Место сбора	Вид	широта	долгота	n_1	n_2	n_3
1	2	3	4	5	6	7
Телецкое озеро	<i>C. l. pidschian</i>	51° 59' N	87° 65' E	193	24/6	10
Телецкое озеро	<i>C. l. pravdinellus</i>	51° 59' N	87° 65' E	192	30/5	8
оз. Каракуль	<i>C. l. pidschian</i>	52° 10' N	88° 30' E	137	11	12
р. Абакан	<i>C. l. pidschian</i>	52° 00' N	87° 65' E	26	24	23
р. Б. Енисей	<i>C. l. pidschian</i>	52° 10' N	97° 30' E	13	2/2	5
оз. Борзу-Холь	<i>C. l. pidschian</i>	52° 40' N	96° 50' E	28	2/2	2
оз. Нойон-Холь	<i>C. l. pidschian</i>	52° 50' N	97° 00' E	45	2/2	2
оз. Тоджа	<i>C. l. pidschian</i>	52° 50' N	96° 40' E	48	7/7	9
оз. Кадыш	<i>C. l. pidschian</i>	52° 30' N	97° 00' E	58	10/2	5
р. Хамсара	<i>C. l. pidschian</i>	52° 50' N	96° 40' E	51	18/4	30
оз. Додот	<i>C. l. pidschian</i>	52° 56' N	98° 56' E	90	10/4	4
оз. Баунт	<i>C. l. pidschian</i>	55° 27' N	113° 14' E	59	4/3	6
оз. Баунт	Ср. Тыч. сиг	55° 27' N	113° 14' E	9	3/3	3
оз. Баунт	Ряпушков. сиг	55° 27' N	113° 14' E	67	11	7
оз. Доронг	<i>C. l. pidschian</i>	55° 17' N	112° 16' E	24	6	2
оз. Доронг	Ср. Тыч. сиг	55° 17' N	112° 16' E	12	10	4
оз. Капылюши	<i>C. l. pidschian</i>	54° 49' N	112° 16' E	48	17	7
оз. Капылюши	<i>C. l. baunti</i>	54° 49' N	112° 16' E	41	12	7
р. Марха	<i>C. l. pidschian</i>	65° 06' N	116° 42' E	18	9	4
р. Верхняя Лена	<i>C. l. pidschian</i>	59° 39' N	112° 45' E	15	11	4
оз. Б. Токо	<i>C. l. pidschian</i>	56° 02' N	130° 52' E	12	11	4
р. Витим	<i>C. l. pidschian</i>	57° 07' N	116° 32' E	25	5	5
р. Онон	<i>C. chadary</i>	50° 07' N	113° 01' E	8	3	2
р. Буряя	<i>C. ussuriensis</i>	50° 08' N	130° 06' E	22	11/11	3

Место	Вид	широта	долгота	n ₁	n ₂	n ₃
1	2	3	4	5	6	7
р. Писуй	<i>C. chadary</i>	51° 19' N	138° 54' E	2	2	2
оз. Хованда	<i>C. ussuriensis</i>	51° 19' N	138° 54' E	18	2	3
р. Анадырь	<i>C. anaulorum</i>	64° 90' N	176° 02' E	11	4	3
р. Анадырь	Сиг-горбун	64° 90' N	176° 02' E	10	9	3
р. Анабар	<i>C. l. p. glacialis</i>	71° 57' N	114° 05' E	45	17	3
р. Анабар	<i>C. l. pidschian</i>	71° 57' N	114° 05' E	60	20	3
р. Оленек	<i>C. l. pidschian</i>	68° 30' N	112° 26' E	66	41	3
оз. Кутарамакан	<i>C. l. p. glacialis</i>	64° 90' N	176° 02' E	50	20	3
оз. Кутарамакан	<i>C. l. pidschian</i>	64° 90' N	176° 02' E	30	15	3
р. Енисей	<i>C. l. fluviatilis</i>	66° 35' N	90° 09' E	–	1	1
р. Баргузин	<i>C. l. fluviatilis</i>	53° 38' N	109° 54' E	–	3	3
L. Lough Neagh	<i>C. pollan</i>	–	–	–	*	*
р. Индигирка	<i>Coregonus sp.</i>	–	–	–	–	5
Балтийское море	<i>C. albula</i>	–	–	–	*	*
Балтийское море	<i>C. l. mediospinatus</i>	–	–	–	*	*
Балтийское море	<i>C. l. pallasii</i>	–	–	–	*	*
рр. Обь, Енисей	<i>C. peled</i>	–	–	–	3	3
р. Енисей	<i>C. sardinella</i>	66° 29' N	87° 15' E	–	5	5
р. Енисей	<i>C. autumnalis</i>	66° 29' N	87° 15' E	–	2	2
оз. Байкал	<i>C. migratorius</i>	53° 17' N	108° 29' E	–	3	4
р. Лена, Буотома	<i>C. tugun</i>	61° 14' N	128° 34' E	–	4	5
Temiscouata Lake	<i>C. clupeiformis</i>	–	–	–	*	*
рр. Обь, Енисей	<i>S. l. nelma</i>	–	–	–	4	4
р. Сось, р.Енисей,	<i>C. nasus</i>	–	–	–	4	4
рр. Обь, Лена	<i>C. muksun</i>	–	–	–	9	9
р. Попигай	<i>C. l. p. glacialis</i>	70° 49' N	106° 09' E	–	8	2

Продолжение таблицы 2.1 * образцы, взятые из NCB

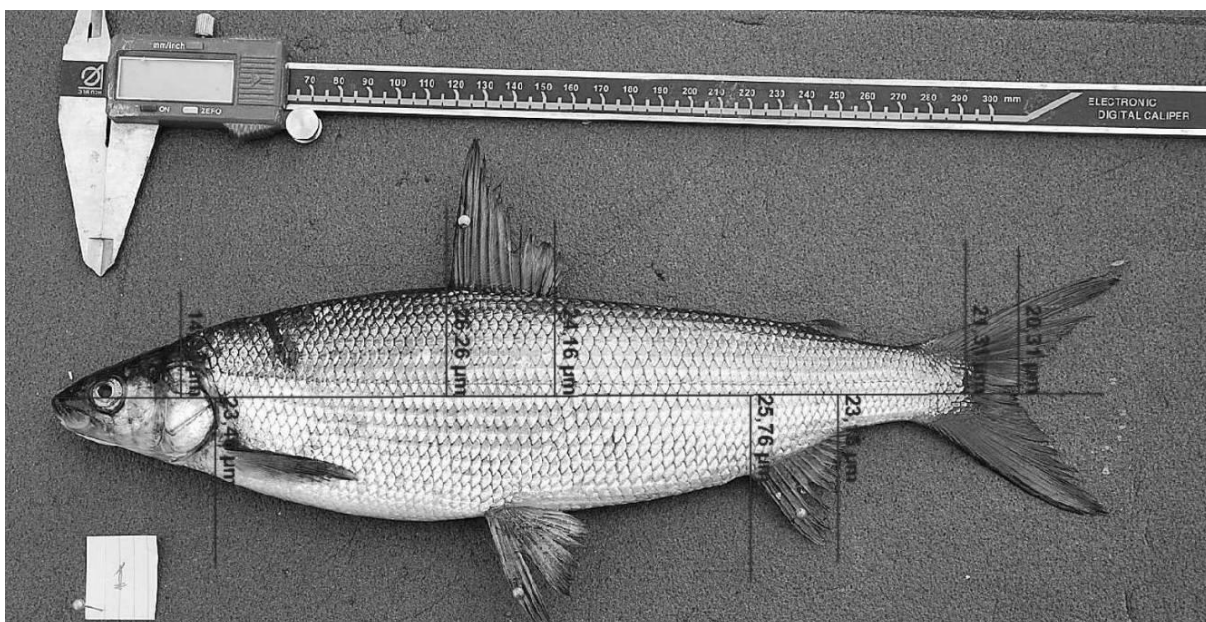


Рисунок 2.2 – Примеры проведения морфологических измерений по фотографии. Элементы сбора морфологических данных

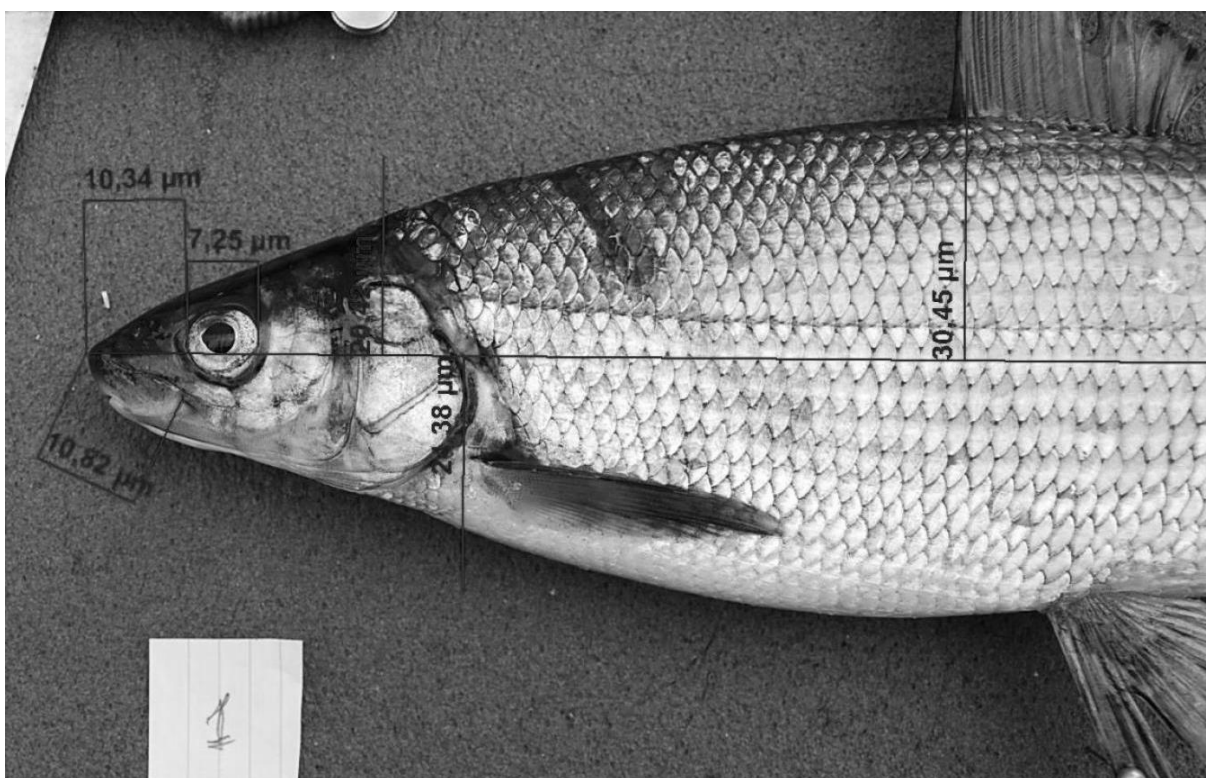


Рисунок 2.3 – Элементы сбора морфологических данных

Perinan, 2010). Данная методика была выбрана в связи с необходимостью сбора большого числа особей, за короткий период времени.

При полевых условиях выполнить такую работу бывает очень сложно или невозможно. И большинство исследователей фиксируют рыб формалином, что сильно искажает ее форму. Что делает невозможным дальнейшие сравнения с выборками обработанными на свежем материале. Нужно отметить, что все недостатки фотографирования окупаются быстротой и однообразием сбора материала. Точность исследования, необходимая для наших исследования достигается за счет однообразно выполненных фотографий. Фотографирование осуществляли следующим образом. На однотонный пенопленовый туристический коврик, по оси, слева, направо, выкладывали рыбу. Фотографируемая поверхность рыбы должна лежать на одной плоскости. Чтобы избежать эффекта линзы, под голову и хвостовой стебель подкладывается срезанный на конус кусочек ластика, или другие подходящие по высоте предметы. Плавники расправляются и подкалываются булавками. Фотоаппарат надевается на штатив и выставляется на заданную высоту. Если рыбы достаточно крупные (25 мм и больше) или разноразмерные, то возможно фотографирование с произвольной высоты, но не менее 0.7-1.0 м. Детали фотографировали с меньшей высоты (Рисунок 2.2, 2.3, 2.4).

При фотографировании оптическая ось должна проходить через точку пересечения боковой линии с визуальной линии промера максимальной высоты тела рыбы (H), или через центр глаза (при фотографировании головы). Рядом выкладывается мерная линейка и подписанный на карточке номер. Как правило, делается несколько фотографий. Общий вид, голова, (голова с максимально открытым ртом), возможно, хвостовой стебель, плавники, жаберная дуга и т.д. *Подсчет числа жаберных тычинок и числа прободенных чешуй в боковой линии проводится в поле, сразу после фотографирования.* При слаженной работе, все эти операции занимают не более 3-4 минут на одну особь. Нумерация объектов, как правило, сквозная. Дальнейшая обработка материала осуществляется в лаборатории. Промер признаков рыбы проводится в программе AxioVision 3.1, или любой подобной, предназначенной для измерения объектов. Данные заносятся в таблицу Excel. На основании 100-200 мм отрезка измеряемого

по линейке определяется поправочный коэффициент пересчета для каждой особи. С помощью поправочного коэффициента все данные переводятся в миллиметры. При недостаточной четкости, или излишней затемненности, фотография обрабатывается в программе Adobe Photoshop или ей подобной программе редактирования изображений. При анализе пластических признаков, иногда проявляются субъективные и объективные ошибки измерений. Так как фотографии рыб сохраняются в электронном виде, то к ним всегда можно вернуться и выполнить недостающие или необходимые промеры признаков повторно. Кроме того, можно промерить любое число дополнительных признаков, описывающих ту или иную морфологическую структуру. В результате такого сбора и обработки морфологических данных мы получаем более точные (коэффициент вариации всегда $< 8\%$) размерные показатели и *исключаем случайное попадание в анализ ошибочных данных.*

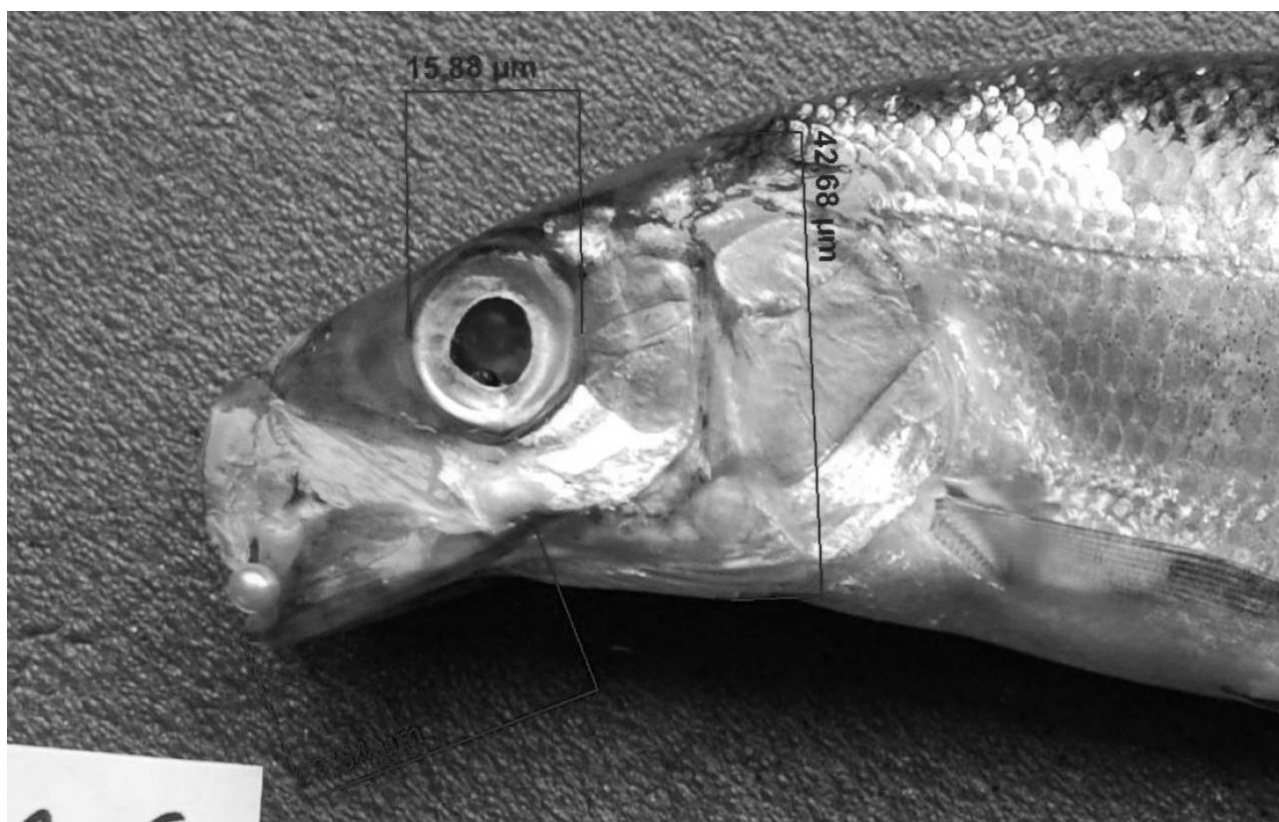


Рисунок 2.4 – Элементы сбора морфологических данных

Более того, автор может лично промерить необходимое число объектов, получив собственную матрицу, избавленную от ошибок других исследователей.

Аналогичные морфологические исследования проводятся и зарубежными исследователями (Bailey, Byrnes 1990, Loughed *et al.*, 1991, Palmeirim 1998; Rao, Suryawanshi 1998; Munoz–Munoz, Perpinan, 2010; Muir *et al.*, 2012 и т.д.). Полученные фотографии, в дальнейшем, могут служить основой для морфологического анализа методом геометрической морфометрии (Павлинов, Микешина, 2002; Мандрица, 2007; Зуйкова и др., 2013; Зуйкова Бочкарев, 2016; Zuykova *et al.*, 2013, 2018; Гордеева, Нанова, 2017). В настоящее время применение цифровых методов анализа объектов исследования считаются более надежными (Munoz–Munoz, Perpinan, 2010; Мелехин и др., 2021).

У всех рыб подсчитывали 2 меристических ll – число прободенных чешуй в боковой линии и $sp.br.$ – число жаберных тычинок на первой жаберной дуге. Измеряли 34 пластических признака, а именно: Sm – длина тела по Смитту; L – длина тела, H – наибольшая высота тела, h – высота хвостового стебля; aA , aV , aD , aP – антеанальное, антевентральное, антедорсальное, антепектральное расстояния; DC , VC , AC – дорсокаудальное, вентрокаудальное и анальнокаудальное расстояния; PA , PV , VA – пектроанальное, пектровентральное, вентроанальное расстояния; pA – длина хвостового стебля; pD – постдорсальное расстояние; ID , IA , IV , IP – длина спинного, анального, брюшного и грудного плавников, соответственно; hD , hA – высота спинного и анального плавников, соответственно; C – длина головы; a – наклон рыльной площадки; hrp – высота рыльной площадки; r – длина рыла; o – диаметр глаза; b – диаметр зрачка; po – заглазничное расстояние; Ch_1 и Ch_2 – высота головы на уровне глаза и затылка; $lmax$ и $hmax$ – длина и высота верхней челюсти, lmd длина нижней челюсти (Рисунок 2.5). Для некоторых признаков рассчитывали индексы в отношении длины тела по Смитту. Перед сравнением оценивали нормальность распределения признаков. Различия оценивали с помощью t -критерия Стьюдента, U -критерий Манна-Уитни, теста Тьюки, или χ^2 , которые отражают уровень достоверности. Кроме того, межгрупповая морфологическая изменчивость сигов оценивалась по пластическим признакам с использованием канонического дискриминантного анализа или метода главных компонент (Klecka, 1980).

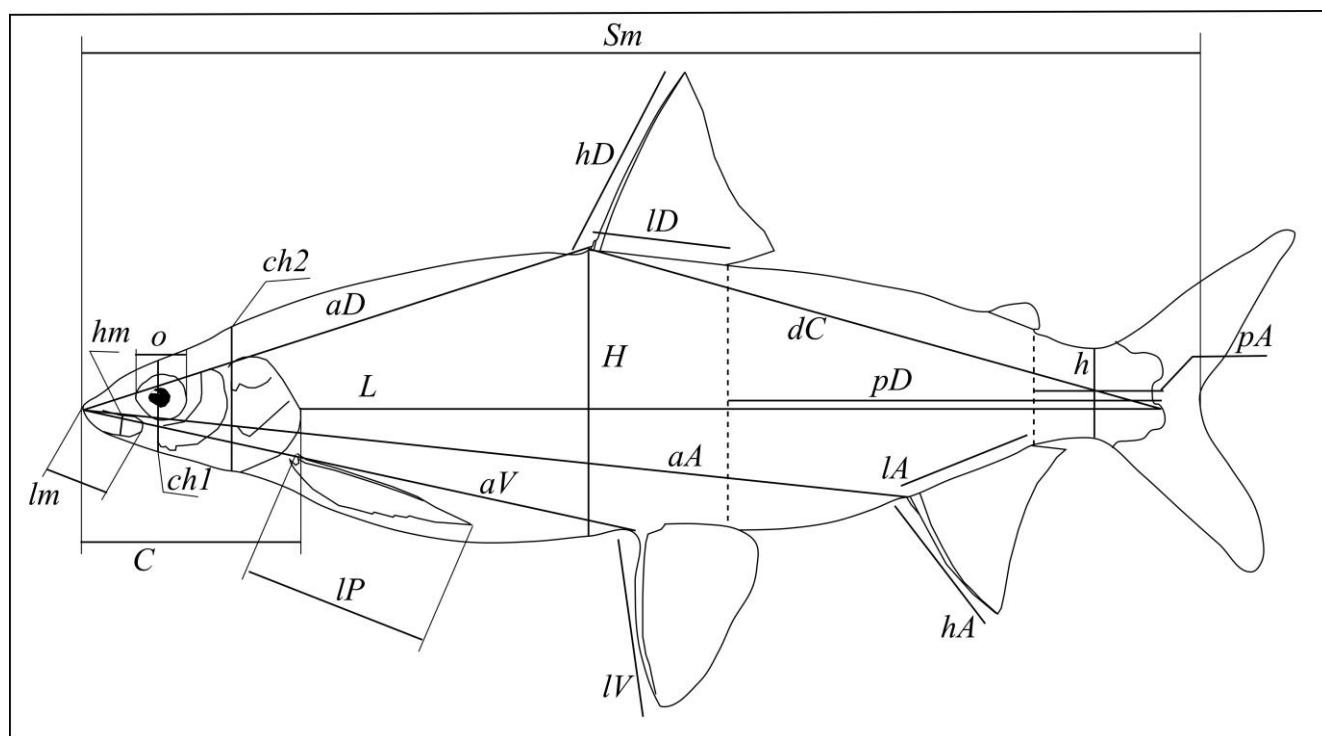


Рисунок 2.5 – Схема промеров основных пластических признаков
(по Правдину, 1966)

При анализе близких по размерам разновозрастных выборок сигов перед проведением многомерного анализа все морфометрические данные были скорректированы с учетом размеров особей. В части наших исследований общий размер особи X_i определялся как среднее геометрическое всех промеров одной особи (Mosimann, 1970; Darroch, Mosimann, 1985). В других, все морфометрические данные стандартизованы с использованием эмпирического уравнения (Thorpe, 1975; Leonart *et al.*, 2000): $Y_{ij}^* = Y_{ij} (X_0/X_i)^{b_j}$, где Y_{ij} и X_i – морфометрическая переменная j (исходный признак) и общий размер особи i соответственно, X_0 – средний размер особи в выборке, Y_{ij}^* – теоретическое значение морфометрической переменной при среднем общем размере особи X_0 , b_j – аллометрический коэффициент для переменной j . Значения аллометрических коэффициентов b_j получены методом наименьших квадратов путем подстановки исходных морфометрических переменных в уравнение простой аллометрии (Huxley, 1924, 1932), которое в логарифмической форме представляет собой уравнение прямой: $\log Y_{ij} = \log a + b * \log X_i$. Описанное преобразование удаляет

всю «размерную» информацию не только приводя всех особей к одному общему размеру, но и корректируя их форму с учетом аллометрической изменчивости (Leonart et al., 2000). Полученные таким образом теоретические значения Y_{ij}^* морфометрических признаков были использованы в качестве переменных при проведении канонического дискриминантного анализа или метода главных компонент (Клеcka, 1980). Априорные вероятности были выбраны как пропорциональные величине выборок. Интерпретация дискриминантных функций проводилась на основе полных структурных коэффициентов, которые представляют собой коэффициенты корреляции Пирсона между морфометрическими переменными и дискриминантными функциями. Для визуальной оценки различий между выборками были построены графики распределения особей в пространстве дискриминантных функций. В некоторых случаях использовали метод главных компонент. Перед выполнением анализа, абсолютные значения признаков были преобразованы в натуральные логарифмы. Если использовали не преобразованные данные, то в связи с тем, что первая компонента аккумулирует размерную изменчивость, выборки сигов анализировали по второй, третьей и т.д. главным компонентам, отражающим изменчивость общей формы. Мету и направление изменчивости признака определяли по знаку и величине его вклада. Главные компоненты в дальнейшем рассматривали как новые признаки и для каждой выборки рассчитывали среднее значение и среднеквадратическое отклонение (Животовский, 1984; Реализация..., 2004). Сравнение выборок проводили с помощью *t*-критерия Стьюдента (Трут и др., 1991; Фалеев, Галактионов, 1997; Реализация..., 2004; Thorpe, 1976; Gibson et al., 1984). В большинстве случаев использовали многомерный дисперсионный анализ MANOVA (Андерсон, 1963). При обработке цифрового материала использовали статистический пакет программ Statistica 6, Snedecor v5., PAST (Сорокин, 2000; Hammer, et al., 2001).

Материалом для исследования методом геометрической морфометрии послужили выборки сигов из Телецкого озера, взятые в июле 2010 г.

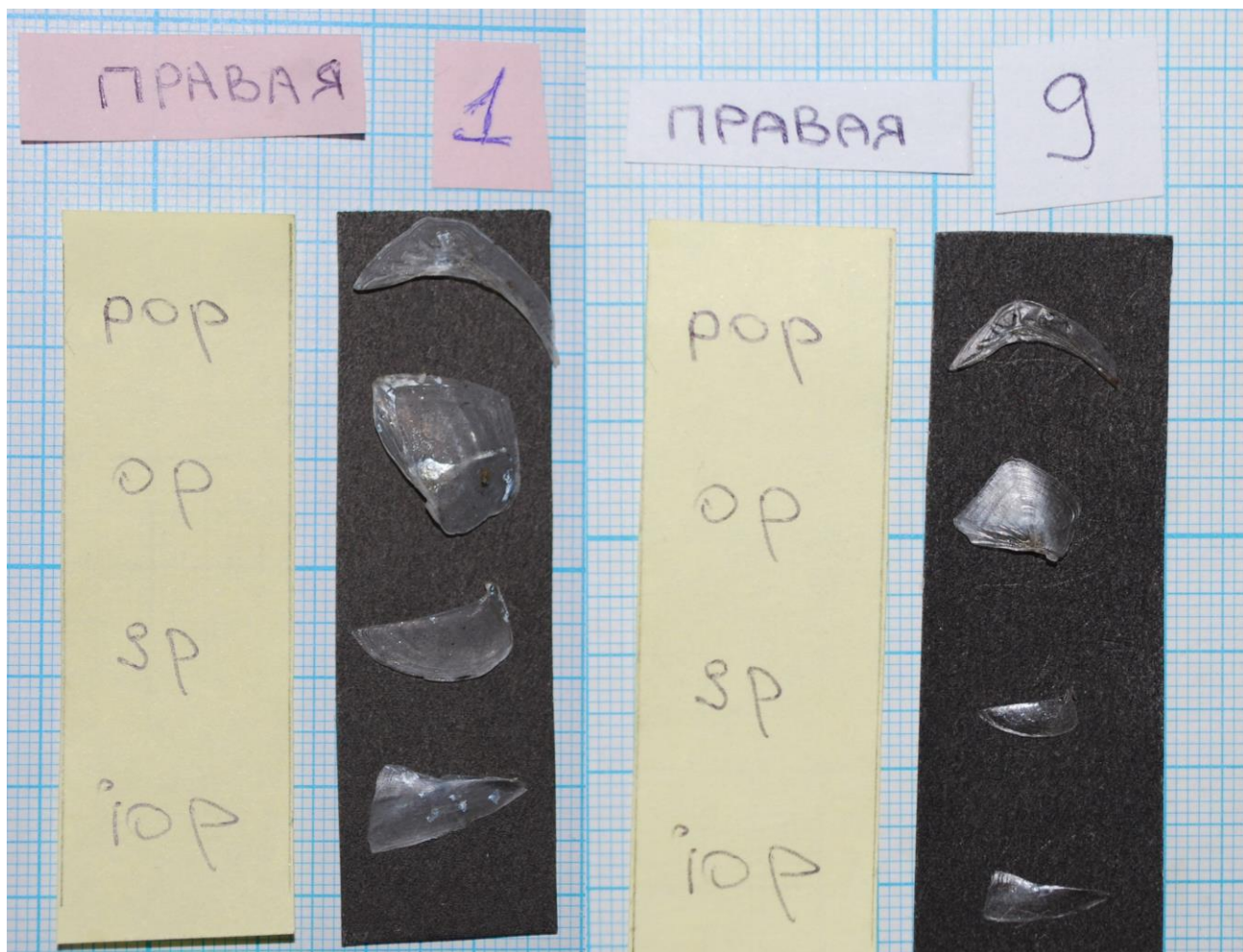


Рисунок 2.6 – Подготовка костей черепа симпатрических сигов Телецкого озера для проведения геометрического анализа. 1-малотычинковый сиг, 9-сиг Правдина

Свежезамороженные головы рыб обрабатывали горячей водой и тщательно очищали от кожи. Впоследствии череп освобождали от покровных костей, мягких тканей и висцеральных костей. Кости слегка обсушивали на фильтровальной бумаге, помещали на темный фон. Для масштабирования объекта использовали миллиметровую бумагу. Сначала череп (*cranium*) в латеральном положении, а затем и висцеральные и покровные кости фотографировали с помощью фотоаппарата NIKON для получения цифровых изображений. В результате были получены изображения черепа и четырех висцеральных костей с левой стороны, а именно: нижнечелюстной *dentale*, верхнечелюстной *maxillare*, предкрышечной

praeoperculum и межкрышечной кости *interoperculum*. Цифровые изображения черепа и висцеральных костей сигов анализировали в пакете программ TPS (Rolf, 2000; 2004а, б; 2005). В программе tpsDig2 расставили от 6 до 12 меток (ландмарок, далее – L), характеризующих форму. Последующая обработка полученных данных в программе tpsSuper позволила получить усредненную для совокупности особей конфигурацию меток, определить и оценить направления и размах изменений компонент в форме черепа и костей. Полученные конфигурации меток трансформировали и стандартизировали относительно центроидного размера и выравнивали согласно алгоритму общего прокрустова анализа (General Procrustes Analysis, GPA) в программе TpsRelw v. 1.46 (Rohlf, Slice, 1990; Rohlf, Marcus, 1993). В результате этих преобразований различия в форме тела были представлены как остатки (residuals) от каждого преобразования или как единое изменение в общей форме. Данная процедура необходима для стандартизации данных и исключения влияния различий в общих размерах на изменчивость внутри выборки. Оценку изменчивости формы тела сигов проводили на основе анализа относительных деформаций (RW) с метода главных компонент (Rohlf, 1993). Использовали деформационные решетки для крайних вариантов формы тела ($\alpha = 0$), основанные на методе тонких пластин (TPS) (Bookstein, 1989). Визуализацию различий между формой костей черепа у сигов проводили с помощью метода главных компонент (ГК). Нужно отметить, что в нашей работе результаты морфологического анализа по пластическим признакам ***призваны продемонстрировать только степень различий*** между изучаемыми выборками сигов, и не ставятся во главу угла при дальнейших филогенетических построениях.

2.3 Исследование возраста, роста и плодовитости

Возраст рыб определяли по чешуе (Чугунова, 1959). Для этого чешую при необходимости просветляли в глицерине и фотографировали с помощью цифрового фотоаппарата Nikon COOLPIX 4500 под биноклем Micros. Далее

цифровое изображение обрабатывали в программе Photoshop CS и подсчитывали годовые кольца. Фотографировали и в дальнейшем анализировали 4-5 разных чешуй. Вывод о возрасте рыбы делали по совокупному анализу. Выборку обрабатывали от рыб меньших размеров к рыбам больших размеров (Рисунок 2.7).

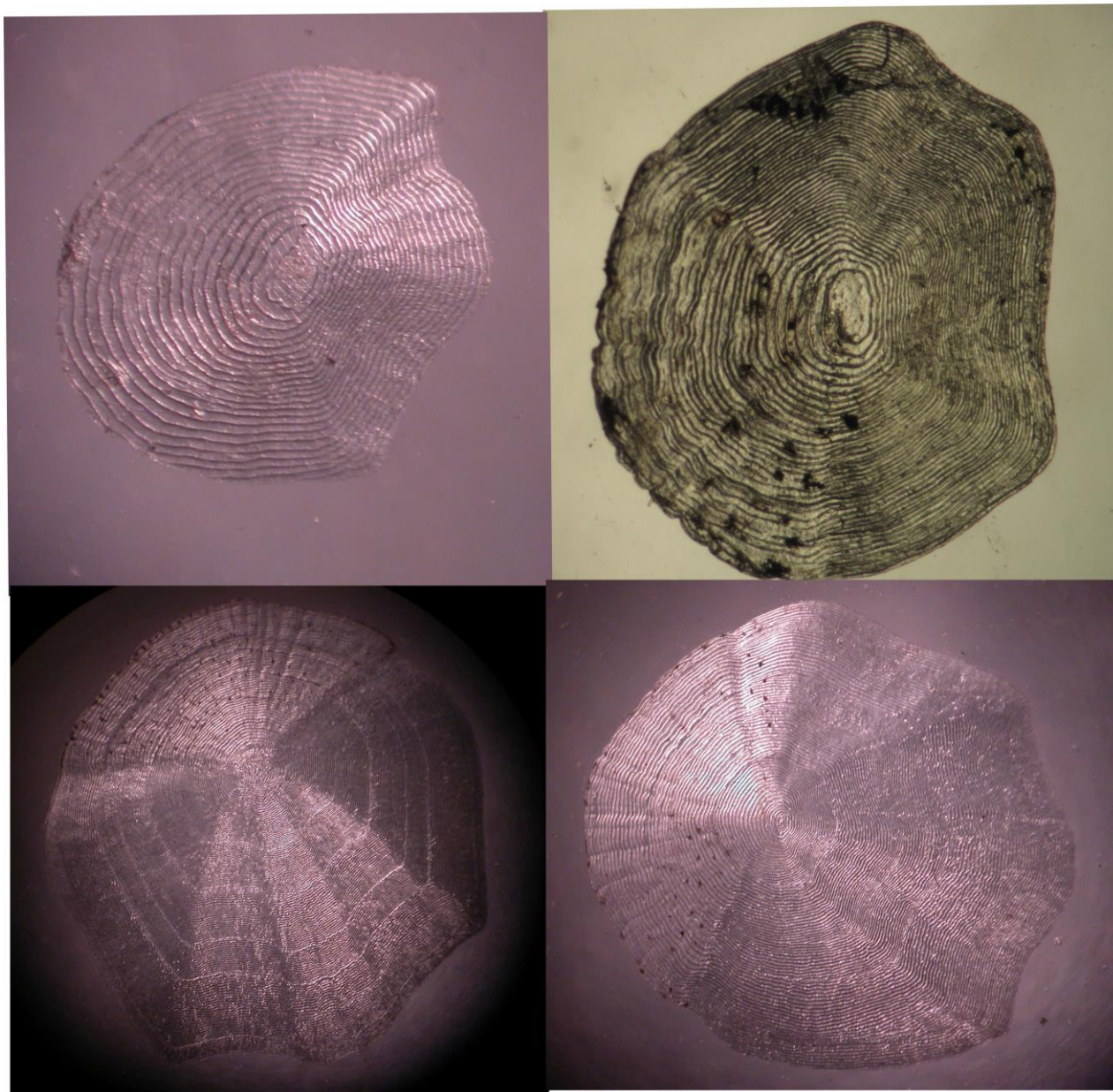


Рисунок 2.7 – Чешуя разновозрастных малотычинковых сигов из р. Хамсара

Изменения скорости роста сигов характеризовали по наблюдаемым данным (Брылинска, Брылински, 1974; Спановская, Григоращ, 1976; Дгебуадзе, Чернова,

2009). Плодовитость вычисляли счетно–весовым методом (Брылинска, Брылински, 1974; Спановская, Григоращ, 1976).

2.4 Анализ питания

Для выявления особенностей питания сига их желудочно–кишечные тракты фиксировали в 10 % формалине. Содержимое желудков сига рассортировывали по таксономическим группам, в каждой группе определяли число жертв и долю каждой группы от суммарного числа жертв (Методическое пособие..., 1974). При этом процентное соотношение кормовых объектов в питании сига–пыжьяна определяли по количеству, иногда и по массе. Те кормовые объекты, доля которых в содержимом желудков была незначительной, объединили в группу «прочие». Как правило, в них входили водяные клещи *Hydrocarina*, ракообразные подкласса *Ostracoda*, родов *Alona*, *Cyclops*, *Diatomus*, виды *Polyphemus pediculus* и *Leptodora kindtii* Focke. Зоопланктон из желудков сига определяли до рода или вида, бентос – до рода, семейства, отряда или класса по следующим определителям: Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (1977) и Определитель пресноводных беспозвоночных России (1995).

2.5 Молекулярно-генетический анализ

Генетический анализ, и обработка нуклеотидных последовательностей проводилась автором. Общую геномную ДНК выделяли из фиксированной 96% этанолом печени сига фенольно-хлороформным методом (Sambrook *et al.*, 1989). Выделенную ДНК хранили при 4°C. Нами проведен анализ изменчивости фрагмента генов 16S RNA–tRNA-Leu–ND1–tRNA-Ile–tRNA-Gln (1929 bp) митохондриальной ДНК, амплифицированного в полимеразной цепной реакции с использованием внешних праймеров LGL381 5'–accccgcctgtttaccsaaaacat–3' и LGL563 5'–ggttcattagtgaggggaagg–3' (Politov *et al.*, 2004) и трех пар внутренних

праймеров (Bochkarev *et al.*, 2011). ND1pr1,Rv5'-tcacgtagactttaatcggtt-3'; ND1pr2,Fr5'-ccgctattaagggttcggtt-3' ND1pr2,Rv5'-cataaggtaagtgcgagtggt-3' ; ND1pr3,Fr5'-cccttctattcctcgcctac-3' ND1pr3,Rv5'-gcgtatttatgaggagagatggt-3' ; ND1pr4,Fr5'-actagtctctgggtttaatgtagaa-3' В некоторых случаях использовали пару праймеров, с помощью которых амплифицировали только ген ND1 Fr5'-ggcctaagcccttttctca-3' и Rv5'-gaggggacttgaaccsctat-3' (Ильмаст и др., 2016). Амплификацию фрагмента проводили в реакционной смеси объемом 20–50 мкл (согласно протоколу, используемому в Bochkarev *et al.*, 2011). В результате амплификации фрагмента гена 16S RNA-tRNA-Leu-ND1-tRNA-Ile-tRNA-Gln мтДНК были получены последовательности длиной в 1929 нуклеотидных оснований. Для анализа некоторых форм/видов сигов использовали дополнительно ген ND3 мтДНК. Фрагмент гена ND3 длиной 246 оснований получали из тех же образцов, что и фрагмент ND1 с помощью пары праймеров согласно протоколу, предложенному Шульцом с соавторами (Schulz *et al.*, 2006). Для анализа арктических популяций сигов использованных дополнительно использовали ген ND1 длиной 1091 оснований (Бочкарев и др., 2017, 2018, 2020).

Продукты реакции амплификации разделяли электрофорезом в 1.0% агарозном геле в TAE буфере, окрашенном бромистым этидием, и документировались. В качестве маркера длины фрагментов ДНК использовали 1-2 kb ДНК ladder (ООО «Медиген», г. Новосибирск, Россия). Полученные ПЦР продукты очищали с помощью набора реактивов «БИОСИЛИКА» (г. Новосибирск, Россия) и секвенировали по прямому и обратному праймерам с помощью автоматического анализатора ABI PrISM 3100 Avant Genetic Analyzer (Applied Biosystems) в «Центре секвенирования ДНК» СО РАН (г. Новосибирск, Россия, <http://sequest.niboch.nsc.ru>) и в компании СИНТОЛ (г. Москва, Россия, www.syntol.ru). Нуклеотидные последовательности редактировали вручную в программе BioEdit v. 7 (Hall, 1999) и выравнивали с помощью алгоритма ClustalW (Larkin *et al.*, 2007).

Для анализа полиморфизма полученных в результате нашего исследования нуклеотидных последовательностей вычисляли следующие параметры: число

полиморфных (сегрегирующих) сайтов (S), число гаплотипов (h), разнообразие гаплотипов (H_d), нуклеотидное разнообразие (π), среднее число нуклеотидных различий (k), среднее количество синонимичных замен на синонимичный сайт (K_s) и среднее количество несинонимичных замен на несинонимичный сайт (K_a). Все расчеты выполнялись в программе DnaSP v. 5.10 (Librado, Rozas, 2009). Выбор моделей нуклеотидных замен, наилучшим образом описывающих эволюцию изучаемых последовательностей для фрагмента генов, выполняли с помощью программы jModelTest v. 2.1.7 на основе показателей правдоподобия для 88 разных моделей и информационных критериев Акаике (AIC) и Байеса (BIC) (Guindon, Gascuel, 2003; Darriba et al., 2012). Филогенетический анализ выполнен с помощью методов ближайшего соседа (NJ) и максимального правдоподобия (ML) на основе трехпараметрической модели Тимуры с инвариантными сайтами (TIM3+I) в программе MEGA v.5.0. Оценку достоверности филогенетических реконструкции проводили с помощью бутстреп-теста при числе репликаций равном 1000 (Saitou, Nei, 1987). Байесовский анализ проводили в программе MrBayes v.3.2 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003), используя модель GTR+I+G при числе генераций равном 500000 и частоте записи параметров 500. Генетические дистанции внутри видов и между ними оценивались по 2-параметрической модели Кимуры (Kimura, 1980), а дивергенцию между различными видами оценивали, используя парные значения F_{ST} , вычисленные в программе Arlequin 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010). В качестве внешней группы использовали **собственные** нуклеотидные последовательности сибирской ряпушки *C. sardinella* и нельмы *S. leucichthys nelma* из нижнего течения р. Енисей, байкальского омуля *C. migratorius*, и других видов сиговых рыб. Филогенетический анализ сигов Баунтовской системы озер выполняли с помощью методов ближайшего соседа (NJ) и максимального правдоподобия (ML) на основе трехпараметрической модели Тимуры с инвариантными сайтами (TIM3+I) в программе MEGA v.5.0, при числе генераций равном 500000 и частоте записи параметров 500 и $\alpha=0.06$.

В настоящее время первый внутренний транскрибируемый спейсер ITS1 часто используют в целях систематики, как животных, так и растений (Nazar, Roy, 1978; Sajdak, Phillips, 1997; Teshima *et al.*, 2003; Uit de Weerd *et al.*, 2004; Uit de Weerd, Gittenbereg, 2005). Для его амплификации использовали праймеры MD1 и 28S. 5'-cttgactatctagaggaagt-3'; 5'-atatgcttaaattcagcggg-3'. KP25'-aaaaagcttccgtaggtgaacctgcg-3' и 5.8S5'-agcttggtgcgttcttcacga-3' (Sajdak, Phillips, 1997). Реакцию проводили согласно протоколам (Sajdak, Phillip, 1997; Sukhanova *et al.*, 2004). Полученную последовательность использовали как матрицу для внутренних праймеров KP2 и 5.8S. ПЦР продукты очищали с помощью набора реактивов «БИОСИЛИКА» (Новосибирск, Россия) и секвенировали в прямом и обратном направлениях на автоматическом анализаторе ABI 3130xl Genetic Analyser (Applied Biosystems) в центре «Геномика» СО РАН (Новосибирск, Россия, [http:// sequest. niboch.nsc.ru](http://sequest.niboch.nsc.ru)), используя Big Dye терминатор (Applied Biosystems). В результате получены нуклеотидные последовательности фрагмента ITS1 ядерной ДНК длиной в 665–802 нуклеотидных оснований. Основная изменчивость фрагмента ITS1 заключена в числе повторяющихся последовательностей длиной в 66 bp. Тандем может включать в себя от одного до трех таких последовательностей. Доказано, что структура ITS1 структуру рода *Coregonus* (Sajdak, Phillip, 1997; Sukhanova *et al.*, 2004). Полученные последовательности были выложены в базу данных GenBank под собственными номерами (Приложение А, Таблицы А.1, А.2).

Тест Мантела применяли для изучения зависимости генетического разнообразия от географического расстояния в виде логарифмически преобразованных значений системы координат UTM (Universal Transverse Mercator). Демографические события в популяциях оценивали по распределению парных нуклеотидных различий и сопоставляли с ожидаемым распределением по различным моделям изменения численности популяции, DnaSP v.5.10 (Rogers, Harpending, 1992). Для оценки генетических расстояний между популяциями были рассчитаны парные значения F_{ST} . Соответствующие значения вероятности рассчитывались с использованием программы ARLEQUIN v.3.5. Эта же

программа использовалась для анализа молекулярного разнообразия (AMOVA) (Exoffer, Smouse, 1992)

2.6 Понятия и формулировки

При анализе биоразнообразия мы оперируем разными таксономическими единицами, характеризующими положение интересующего нас организма. Понятие «вид» является одним из самым дискуссионным в биологии, однако без этого понятия обсуждение биоразнообразия становится беспредметным. В настоящее время считается, что виды политипичны и состоят из популяций, распределенные как в пространстве, так и во времени (Щербаков, Харченко, 2018). В принципе нас устраивает термин «вид» как его понимает Ю.С. Решетников. *«Вид мы рассматриваем как объективно существующую совокупность географически или экологически викарирующих популяций, способных в природных условиях свободно скрещиваться и давать плодовитое потомство; все особи данного вида отличаются от особей близкого вида рядом морфологических, экологических, биохимических или других признаков; главным отличительным признаком вида является практически полная биологическая изоляция (не скрещиваемость), благодаря чему возможно полное или частичное перекрывание ареалов видов»* (Решетников, 1980, с.9). Нужно отметить, что в настоящее время критерий не скрещиваемости вида уже не столь очевиден (Медников и др., 2000; Vabik *et al.*, 2005; Hailer *et al.*, 2012). В отечественной ихтиологии по отношению к роду *Coregonus* специалисты разделились на два лагеря, объединителей и дробителей (Решетников, 1980; Богуцкая, Насека, 2004). И какую бы автор не занял по отношению к тому или иному **виду рыб** позицию, всегда будет присутствовать специалист придерживающийся иной, диаметрально противоположной точки зрения на вопрос систематики того или иного вида. Например, такой общепринятый вид как муксун, имеющий с морфологических позиций обоснованный видовой статус, не имеет собственной, присущей только этому виду мтДНК. На основании чего, некоторые авторы рекомендуют понизить

его таксономический статус и отнести его к виду *C. lavaretus* (Боровикова, Будин, 2020). Естественно другие настаивают на его сегодняшнем таксономическом статусе (Решетников, 1980). Наша позиция заключается в том что, без глубоких исследований структуры ядерной ДНК, любое изменение таксономического статуса, в отношении муксуна, или другого вида будет преждевременно. И соответственно, исходя из этих же соображений, мы применяем наиболее употребительные названия форм, для спорных и неописанных видов рыб. Например, такое как *C. lavaretus pidschian* в отношении морфологически и генетически дистантных форм/видов, обозначенных как *natio*, хотя прекрасно понимаем, что под этим обозначением могут скрываться подвиды или виды, как это случилось с *C. lavaretus pidschian n. jucagiricus* Drjagin (Berg), 1932 (Bochkarev *et al.*, 2021). Соответственно и употребление в тексте словосочетаний «форма/вид» обозначает организмы с неопределенным таксономическим статусом. Либо форма, либо вид.

Термин популяция является одним из ключевых в данной работе, поэтому считаем необходимым уточнить его объем и содержание. В ихтиологической литературе употребляется множество определений популяции (Алтухов, 1974; Грант, 1991; Никольский, 1968, 1971; Одум, 1975; Поддубный, Халько, 1990 и др.). Многообразие терминов и понятий, описывающих структуру вида и, в особенности, его внутривидовых группировок, настолько велико, что ставит перед каждым автором проблему выбора определенной формулировки. Мы считаем определение популяции, данное А.В. Яблоковым, и Н.И. Лариной (1985, с. 12) приемлемым для наших исследований, применимым и взвешенным. Данное определение позволяет рассматривать в качестве популяции «...*достаточно многочисленную совокупность особей одного вида, в течение длительного времени (большого числа поколений) населяющую определенное пространство (часть видового ареала), внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии и нет устойчивых изоляционных барьеров, и отделенная от соседних, таких же совокупностей особей одного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции*». Это определение предполагает

основные свойства реальной популяции – генетическое единство и генетическая самостоятельность (обособленность), а также стабильность во времени и пространстве. Несколько ранее сходное определение предлагал Н.В. Тимофеев-Ресовский с соавторами (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). *Мы, следуя этому определению, понимаем популяцию как совокупность особей определенного вида рыб достаточно долгое время обитающая в водоеме, внутри которой осуществляется та или иная степень панмиксии, нет изоляционных барьеров, и которая отличается от такой же совокупности особей той или иной степенью изоляции.*

Г.В. Никольский (1968, 1971) предлагает считать элементарным структурным элементом или единицей популяции экологические группировки или сезонные формы, достаточно изменчивые, часто имеющие ненаследственную природу. Из всего многообразия названий внутрипопуляционных группировок рыб наиболее ясным и конкретным, на наш взгляд, представляется термин «субпопуляция» (Marr, 1957; Kristofferson, Clauton, 1970; Лугаськов и др., 1989). *Под субпопуляцией мы понимаем наименьшие самовоспроизводящиеся внутрипопуляционные группировки. Различия между субпопуляциями бывают незначительными, но они могут быть наследуемы. Члены субпопуляций скапливаются в нерестовой период на определенных нерестилищах в определенное время и, следовательно, скрещивание внутри нее идет в любых возможных направлениях, тогда как генный обмен между реальными популяциями в той или иной мере затруднен. Вследствие этого, каждая субпопуляция характеризуется специфическими чертами роста, плодовитости и возможно некоторыми, незначительными морфологическими особенностями. Мы полагаем, что генетически субпопуляций идентичны.*

Под термином «пыжьяновидные сиги» мы принимаем различные популяции/формы/виды сигов с нижним, полунижним ртом вида *C. lavaretus* из водоемов Сибири и Дальнего Востока. Термин не несет в себе жесткого ограничения, и включение той или иной формы/вида в эту категорию достаточно произвольно, как это предлагает в своей работе Ю.С. Решетников

(Решетников, 1980, с. 176). Данный термин не имеет никакого отношения к экологической форме/подвиду *C. l. pidschianoides* выделенной И.Ф. Правдиным в бассейне Белого моря (Правдин, 1950). К пыжьяновидным сигам мы относим все те популяции, что понимаются под названием сиг-пыжьян, и все его на сегодняшний день известные узко ареальные формы/виды. До некоторой степени в рамках принятого термина мы рассматриваем муксуна, сига-вострыка, сига-хадары из р. Амур. Всех этих сигов объединяет либо пыжьяновая форма тела, как у сига-хадары или сига-вострыка, либо близкая с сигом-пыжьяном мтДНК, как у муксуна или ряпушковидного сига. А в некоторых случаях, и то и другое вместе взятое.

Под термином *«экологическая форма»* мы принимаем группировку, имеющую значительные морфологические различия, хорошо определяемую без применения статистических анализов (разрядка наша). Это либо форма=форма, либо форма=популяция. Так как термин форма встречается в текстах постоянно, то необходимо определиться с его содержанием и биологическим смыслом. Согласно последним взглядам «формы» это в первую очередь морфологические группы, представляющие особей одного вида, которые отличаются между собой по своим морфологическим, биологическим, и другим признакам. Формы внутривидовой изменчивости бывают ареальными и безареальными. Ареальные формы это подвид, популяция, экотип, клон. Безареальные это мутантные и гибридные формы (Щербаков, Хохлов, 2018). Некоторые авторы, термином *«экологическая форма»* обозначают популяции одного вида, обитающие в сходных экологических условиях (Черепанов, 1986). Они возникают в связи с адаптациями популяций к меняющимся условиям среды. Рыбы одного вида в зависимости от типа питания, сроков нереста и других причин могут образовывать *речные и озерные, пелагические и донные, быстро и медленно растущие формы»* (Гончаренко, 2000, с. 61).

Однако, на страницах отечественных работ встречается и другое понятие «экологическая форма», которое говорит об высоком (до подвидового) таксономическом уровне (Решетников, 1980). *«С нашей точки зрения, наряду с*

подвидом не меньше оснований для признания имеет экологическая форма...» но не требует к ней таксономического описания, так как это сильно бы усложнило систематику (Решетников, 1980). Такие формы=виды в водоемах Сибири немногочисленны. Все они встречаются по окраинам ареала и степень дифференциации большинства из них столь велика, что ихтиолог, столкнувшись в природе с этими экологическими формами, **однозначно возводит их в ранг вида**. В отличие от Европейских водоемов, где и в самом деле реальное число описанных видов, подвидов и экологических форм сигов достаточно велико, (причины многообразия так до конца и не выяснены) число «экологических форм» и подвидов в водоемах Сибири не так значительно. Согласно литературным, и нашим собственным данным их число не превышает 25 (Таблица 1.1). При этом реальное их число, по всей видимости, в конечном итоге будет значительно меньше. Некоторые формы/виды, например *C. skrjabini sp. nova* в оз. Баунт, при повторном исследовании данного озера не были обнаружены (Vochkarev *et al.*, 2013). Другие «экологические формы», имея разные названия, при тщательном исследовании вернее окажутся идентичными друг другу (Романов и др., 2009). Именно такие экологические формы Ю.С. Решетников имеет в виду предлагая, относится к ним как к видам, но не придавать реального таксономического статуса (Решетников, 1980). В собственной работе мы избегаем понятия «экологическая форма» (где это возможно), рассматривая их как полноценные виды.

Термин «группа» или «группировка» в данной работе обозначает совокупность особей с не ясным на данный момент статусом или структурой. Это может быть субпопуляция, популяция или группа популяций, подвид, вид, группа видов.

ГЛАВА 3 МЕРИСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ КАК ГЛАВНЫЕ ДИФФЕРЕНЦИРУЮЩИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

Число жаберных тычинок на первой жаберной дуге является традиционным объектом исследования для ихтиологов уже довольно значительный период времени. И в отечественной литературе накоплены многочисленные данные по изменчивости этого признака (Шапошникова, 1971; Скрыбин, 1979; Решетников, 1980 и др.). С помощью распределения числа жаберных тычинок делались попытки решить множество популяционно-филогенетических задач. И, несмотря на то, что всеми исследователями признается необходимость использования в таксономических работах дополнительные признаки (число позвонков, пилорических придатков, лучей в спинном плавнике), на практике, как правило, обходятся числом жаберных тычинок (Steinmann, 1950a, 1951; Himberg, 1970; Решетников, 1980 и т.д.).

3.1 Число жаберных тычинок

Как признак, жаберные тычинки просты в сборе и, на первый взгляд, удобны в интерпретации полученных результатов. Кроме того, считается, что жаберные тычинки генетически детерминированы и их число стабильно во времени (Решетников, 1980). Данный факт подтверждается многочисленными исследованиями, полученными при выращивании в прудовых комплексах различных видов сиговых рыб (Svärdson, 1952; Шапошникова, 1971). В том числе и при вселении двух разнотычинковых форм/видов сигов в оз. Севан (Маилян, 1954, 1957). Между тем, определенные сомнения в высокой стабильности данного признака во времени иногда высказывались (Gasowska, 1960; Kahilainen, 2004).

Значительные усилия, приложенные к построению филогенетической схемы пыжьяновидных сигов, основанной на числе жаберных тычинок неоднократно предпринимаемые учеными, не увенчались успехом. Было сделано предположение, что число жаберных тычинок уменьшается с запада на восток

согласно температурному градиенту. Однако в дальнейших исследованиях это предположение не нашло подтверждения (Шапошникова, 1941; Михин, 1959; Himberg 1970; Кириллов, 1972). При более тщательном изучении данного признака в водоемах Евразии было обнаружено его мозаичное распределение, что вернее говорит в пользу вторичной интерградации форм/видов сигов (Майр, 1968), чем о связи числа жаберных тычинок с климатическими факторами (Рисунок 3.1). На основании проведенных в последнее время исследований, можно утверждать, что число и размер жаберных тычинок в каждой отдельно взятой популяции уникальны, и являются результатом воздействия на нее комплекса факторов, действующих в течение относительно длительного периода времени. В соответствии с числом жаберных тычинок определяют одну из главных экологических характеристик сигов – тип питания. Многотычинковых сигов относят к планктофагам, малотычинковых – к бентофагам (Правдин, 1954; Bodaly, 1979; Svärdson, 1979; Решетников, 1980; Amundsen *et al.*, 2003; Knudsen *et al.*, 2003; Kahilainen *et al.*, 2004). Хотя, тип питания у рыб, все же определяется не столько числом жаберных тычинок, сколько строением всего жаберно-челюстного аппарата, в частности, положением рта, физиологией и поведенческими реакциями рыб, направленными на выбор и захват жертв (Гиляров, 1987; Павлов, Касумян, 1998; Utne-Palm, 1999; Amundsen *et al.*, 2004a; Truemper, Lauer, 2005; Михеев, 2006; Tanaka *et al.*, 2006). Крупного многотычинкового муксуна, питающегося бентосом значительную часть времени, следует отнести к бентофагам, а некоторые популяции малотычинковых сигов, питающихся в летнее время планктоном – к планктофагам, хотя это и противоречит их классификации по числу жаберных тычинок. Таким образом, число жаберных тычинок является важным, но не основополагающим признаком в построении филогенетических и экологических схем.

До последнего времени считалось очевидным, что сиги употребляют в пищу планктонные организмы, чьи средние линейные размеры больше, чем расстояние между жаберными тычинками. Однако в содержимом желудков сигов часто обнаруживают науплиусов, чьи линейные размеры значительно меньше, чем



Рисунок 3.1– Распределение жаберных тычинок в популяциях пыжьяновидных сигов в водоемах Евразии. По: Правдин, 1954; Подушко, 1970а, б; Nimberg, 1970; Скрыбин, 1979; Решетников, 1980; Бочкарев, Зуйкова, 2006,2009,2010; Kottelat, Freyhof, 2007; Vochkarev *et al.*, 2011, 2013, 2017

межтычиночное расстояние. Несмотря на то, что они перевариваются значительно быстрее крупных ракообразных, количество их в пище бывает высоким.

При сравнении съеденных жертв и размеров потенциальных жертв в водоеме было обнаружено, что избирательный захват пищи распространяется только на крупных и заметных животных (Зуйкова, Бочкарев, 2008). А в остальном размеры жертв в желудке рыб и пищевые объекты в водоеме примерно совпадают (Рисунок 3.2).

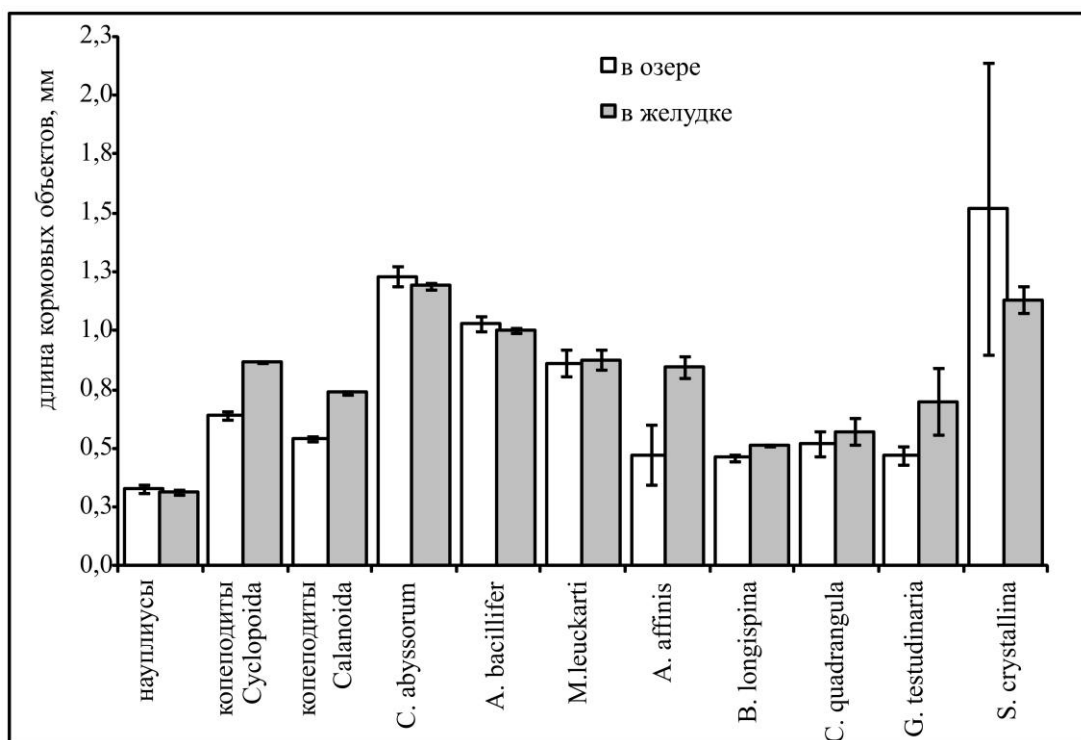


Рисунок 3.2 – Линейные размеры зоопланктонных животных в содержимом желудков сига Правдина и в Телецком озере ($\pm 5\%$ доверительный интервал)

Данное явление сложно объяснить, если придерживаться гипотезы о том, что эффективность удержания добычи рыбами-планктофагами определяется только расстоянием между жаберными тычинками, а размер съеденной жертвы всегда больше промежутка между ними (Drenner et al., 1978; Seghers, 1975; Решетников, 1980).

С нашей точки зрения, присутствие в содержимом желудков сигов жертв, линейные размеры которых меньше межтычиночного расстояния, говорит в пользу гипотезы активной фильтрации жертв, связанное со способностью рыб

изменять межтычиночное расстояние (Рисунок 3.3). Данный факт согласуется с исследованиями Лангеленда и Носта (Langeland, Nøst, 1995), и свидетельствует о том, что число жаберных тычинок и межтычиночное расстояние совсем не обязательно жестко связано с размером потребляемых жертв (Heikinheimo *et al.*, 2000).

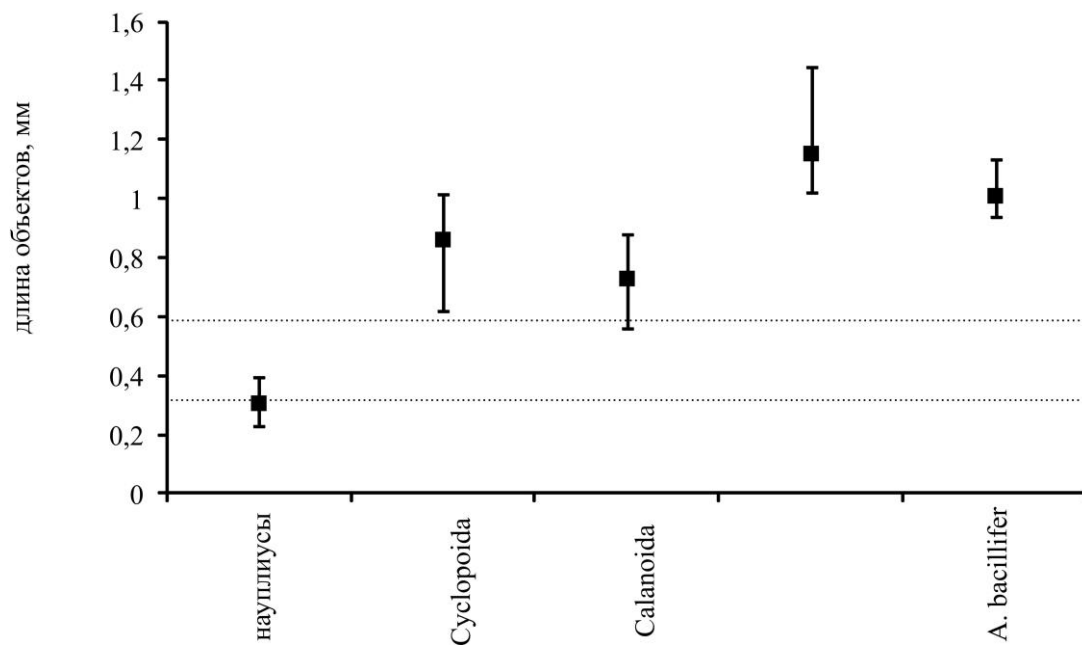


Рисунок 3.3 – Соотношение линейных размеров планктонных жертв сига Правдина с межтычиночным расстоянием на первой жаберной дуге (пунктирными линиями показано среднее межтычиночное расстояние (*Grs*); \pm – минимальный и максимальный размер объектов)

Мы полагаем, что активное функционирование жаберного аппарата при питании рыб позволяет сигам более эффективно использовать кормовую базу олиготрофных и ультра-олиготрофных водоемов. Прямым подтверждением того, что жаберные тычинки способствуют удержанию добычи, является положительная корреляция между межтычиночным расстоянием (*Grs*) и минимальным линейным размером жертв, которые несколько меньше межтычиночного расстояния (Рисунок 3.4).

Для выявления связи между размерами жертв с межтычиночным расстоянием был проведен корреляционный анализ размера жертв с некоторыми

морфологическими признаками первой жаберной дуги типичного планктофага, — сига

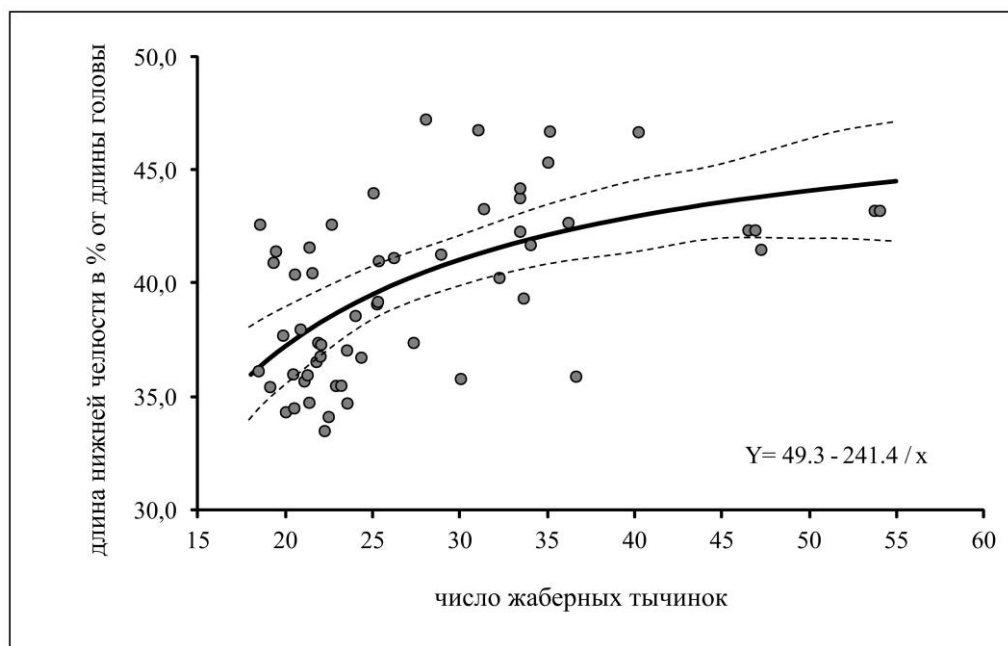


Рисунок 3.4 – Зависимость между числом жаберных тычинок и длиной нижней челюсти у сигов *Coregonus lavaretus sensu lato* ($\pm 5\%$ доверительный интервал). В анализе использованы данные И.Ф. Правдина (1954) и А.Г. Скрябина (1979), а так же собственные данные

Правдина из Телецкого озера (Приложение А., Таблица А.3). Корреляция между межтычиночным расстоянием (Grs) и длиной крупных планктонных ракообразных не была обнаружена. По всей видимости, эффективность потребления таких жертв уже не зависит от плотности тычинок на жаберной дуге. Для удержания крупных и подвижных объектов в этом случае более важную роль играет длина жаберных тычинок (lsb), на что и указывает положительная корреляция между длиной центральной жаберной тычинки с линейными размерами крупных жертв. Обнаруженные нами корреляции между числом жаберных тычинок на нижней доле жаберной дуги ($sp.br.2$) с линейными размерами крупных ракообразных позволяют выдвинуть предположение о **различиях в функционировании нижней ($sp.br.2$), и верхней долей жаберной дуги ($sp.br.1$)**. Общее число жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге (у сига

Правдина) положительно связано с числом жаберных тычинок на верхней и нижней долях жаберной дуги ($p < 0.01$) и отрицательно – с межтычиночным расстоянием ($p < 0.01$). При анализе взаимосвязи размеров планктонных жертв и признаков 1-й жаберной дуги сига выявлена достоверная ($p < 0.05$) отрицательная связь между числом жаберных тычинок на нижней доле жаберной дуги с линейными размерами крупных ракообразных, максимальной длиной *C. abyssorum* и средней длиной *A. bacillifer*. Межтычиночное расстояние положительно коррелирует с минимальной длиной науплиусов ($p < 0.05$) и отрицательно – со средней длиной циклопов *A. bacillifer* ($p < 0.05$). Длина центральной жаберной тычинки положительно коррелирует с размерами крупных ракообразных: с максимальными размерами *C. abyssorum* ($p < 0.01$), со средними и минимальными размерами *A. bacillifer* ($p < 0.05$).

Таким образом, несмотря на достаточно широкие промежутки между жаберными тычинками, сига в состоянии употреблять в пищу мелких рачков и науплиусов. Очевидно, что такая способность жаберной дуги связана с изменением центрального угла (в районе центральной жаберной тычинки). При уменьшении угла между двумя жаберными долями, промежуток между жаберными тычинками будет соответственно уменьшаться. Так как при изменении центрального угла жаберные тычинки имеют свойство сохранять параллельность друг другу. Что позволяет рыбе, при процеживании захваченной в ротовую полость пищи, фильтровать более мелкие организмы.

Проведенные нами исследования демонстрируют положительную связь числа жаберных тычинок с длиной верхней и нижней челюсти ($p < 0.01$; 0.001) соответственно (Рисунок 3.4). Если расположить относительную величину (в % от длины головы) нижней челюсти в порядке возрастания, то мы получим ряд, где в самом начале будут находиться малотычинковые сига бентофаги, у которых самая короткая челюсть, а в конце шкалы сига планктофаги, имеющие максимально длинные челюсти (сиг Правдина и баунтовский сиг): 36.6 → 38.4 → 42.4 → 44.0 → 44.2 → 46.7 → 46.7%. При этом различные формы сигов неопределенного таксономического статуса присутствуют на всем протяжении

этого ряда. Данный факт демонстрирует нам либо труднообъяснимую в пределах одного вида изменчивость сигов с нижним и полунижним ртом, либо дискретность, отмечаемую ранее, но которой не придавалось особого значения (Зуйкова, Бочкарев, 2008).

В процессе эволюции естественный отбор обеспечивает коррелированное изменение отдельных признаков, давая преимущество максимально эффективным морфологическим конструкциям. Примером, такой конструкции, обеспечивающей максимальное приспособление рыб к обитанию в среде с различной турбулентностью, являются расположение, размеры и форма плавников. Жаберно-челюстной аппарат рыб также является примером такой конструкции (Андрияшев, 1944; Зуйкова, Бочкарев, 2008), а связь между его отдельными частями у сигов отмечала еще Г.Х. Шапошникова (Шапошникова, 1980).

На основании вышесказанного можно сделать основной вывод о том, что жаберно-челюстной аппарат находится под жестким естественным отбором (Langeland, Nøst, 1995; Heikinheimo *et al.*, 2000; Бочкарев, Зуйкова 2008). Изменение в строении жаберно-челюстного аппарата, вероятно, происходят согласовано и в сжатые сроки, и изменение одного параметра влияет на строение всего механизма в целом. Данные изменения будут происходить при условии, что характер питания всей популяции будет плавно и направленно изменяться на протяжении достаточно короткого (измеряемого в поколениях) промежутка времени. Увеличение или уменьшение числа жаберных тычинок в незначительных пределах без изменения стратегии питания носит, вероятно, случайный характер, и не служит основой для диверсификации форм. Мы полагаем, что характер и направленность значительных морфологических изменений в популяциях сигов, в свою очередь, напрямую связаны с историей ее гибридизации. Последние исследования подтверждают предложенную ранее гипотезу, согласно которой количество жаберных тычинок на первой жаберной дуге в популяции в состоянии изменятся за достаточно короткий промежуток времени (Østbye *et al.*, 2005; Vonlanthen *et al.*, 2009; Bittner *et al.*, 2010).

Таким образом, следует признать, что число жаберных тычинок, как признак, достаточно быстро адаптируется к новым условиям существования популяции и способен за относительно короткий период времени измениться и маскировать родственные отношения между различными формами или видами сигов.

3.2 Число прободенных чешуй в боковой линии

Если жаберная дуга и число жаберных тычинок являются частью быстро эволюционирующего комплекса, то связь числа прободенных чешуй с пластическими или меристическими признаками у рыб пока не обнаружена. Число прободенных чешуй в боковой линии у сигов из сибирских водоемов изменяется в пределах от 70 до 100 с четко обозначенными диапазонами (Рисунок 3.5, 3.6). Максимальное число прободенных чешуй в боковой линии обнаружено у байкальских форм/видов сигов. Байкальский омуль имеет в среднем 94.6 прободенных чешуй в боковой линии. Байкальский озерный сиг 90.6, а сиг Исаченко 91.87 прободенных чешуй в боковой линии. В бассейне реки Ангара число прободенных чешуй сохраняется в пределах 88-89.

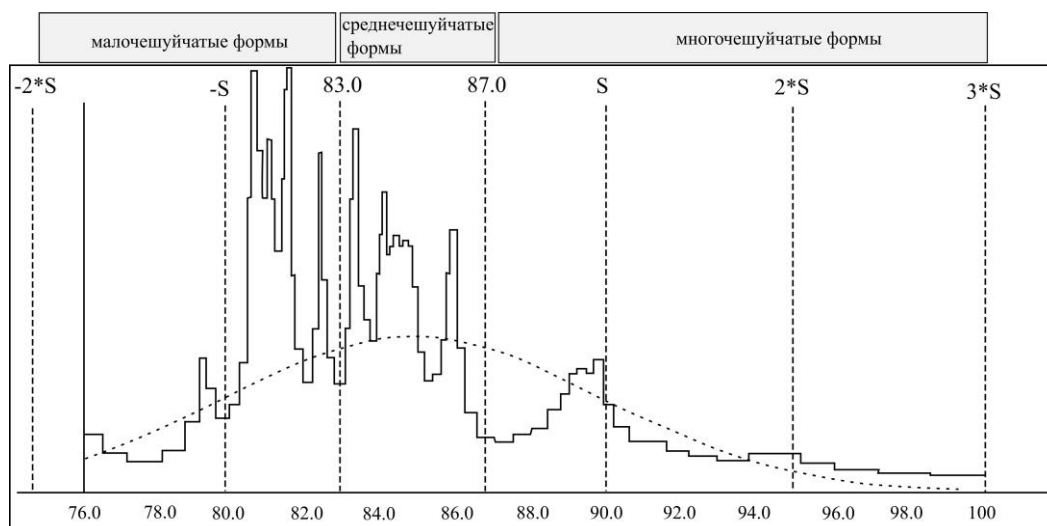


Рисунок 3.5 – Распределение чешуй в боковой линии в популяциях сигов Евразии (Правдин, 1954; Калашников, 1968, 1978; Кирилов, 1972; Скрыбин, 1977, 1979; Карасев, 1989; Бочкарев, Зуйкова, 2006; 2009; Vochkarev *et al.*, 2011; 2013; 2016)

Приуроченность популяций сигов с различным числом прободенных чешуй, к каким либо биотопам в настоящее время не отмечена. В реках с быстрым течением и в озерах с медленно текущей, или стоячей водой обитают популяции сигов, как с малым, так и большим числом прободенных чешуй в боковой линии (Кириллов, 1972; Скрябин, 1979; Решетников, 1980; Бочкарев, Гафина, 1996; Бочкарев, Зуйкова, 2006; Бочкарев и др., 2017а; 2017б). При этом существует несколько группировок, где те и другие формы обитают на одной акватории (Подушко, 1967, 1970; Бочкарев, Зуйкова, 2010; Bochkarev *et al.*, 2017). Наиболее контрастно такие группировки выглядят в системе озер Тоджинской котловины, в системе Баунтовских озер бассейна р. Витим (Рисунок 3.6), и у симпатрических сигов бассейна р. Амур.

Популяции сигов с малым числом чешуй в верхнем и среднем течении р. Енисей не многочисленны, и представлены озерными популяциями из озер верхнего течения реки Азас, оз. Кадыш ($ll=82.9$). В бассейне реки Ий-Хем, оз. Нойон-Холь обитают среднечешуйчатые сиви ($ll=85.6$). Эти озера находятся в истоках второстепенных рек значительно удаленных от магистрали расселения р. Б. Енисей (Рисунок 3.7). В озерах, находящихся ближе к магистрали, обитают только многочешуйчатые сиви в оз. Тоджа ($ll=88-89$), в оз. Борзу-Холь ($ll=89.4$). В оз. Додот бассейна крупной и проходимой р. Хамсара обитают многочешуйчатая и среднечешуйчатая формы сигов ($ll=88.2$; 85.39). Многочешуйчатые сиви обитают в верхнем оз. Капылюши ($ll=93.3$) Баунтовской системы озер. Тогда как в магистральном озере Баунт и Доронг обитают уже среднечешуйчатые сиви ($lim ll=83.3-85.7$).

Среднетычинковые сиви из оз. Орон среднего течения р. Витим обитают на магистрали расселения малочешуйчатых сигов, и соответственно число чешуй в боковой линии ($ll=80.83$) у них идентично сивам р. Лена ($ll=81.22$). Хотя по числу жаберных тычинок они идентичны среднетычинковым сива из оз. Доронг и Баунт (Рисунок 3.8). В несколько удаленных от магистрали расселения Жаровских озерах, нижнего течения р. Витим обитает среднечешуйчатая ($ll=84.89$) популяция малотычинковых сигов (Скрябин, 1977).



Рисунок 3.6 – Распределение прободенных чешуй в боковой линии в водоемах Евразии. (Правдин, 1954; Скрыбин, 1979; Решетников, 1980; Бочкарев, Зуйкова, 2006; 2009; 2010; Kottelat, Freyhof, 2007; Vochkarev *et al.*, 2011; 2013). Номерами обозначены: 1– бассейн Балтийского и Белого моря; 2 – влияние на популяции сигов Байкальской Рифтовой Зоны

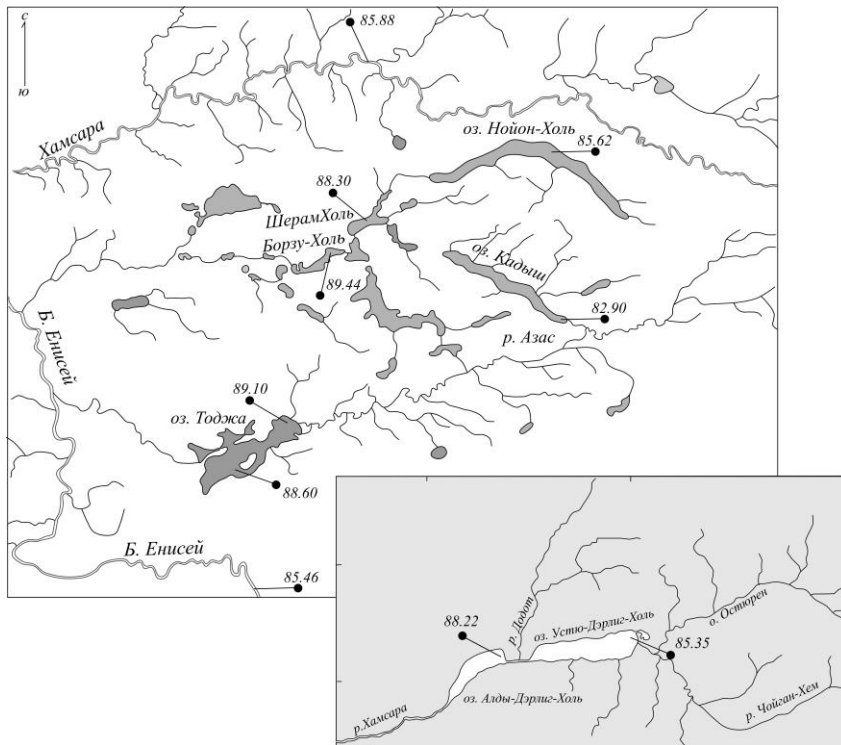


Рисунок 3.7 – Распределение прободенных чешуй в боковой линии в популяциях сигов Тоджинской системы озер (Озеро Устю-Дерлиг-Холь находится в истоке р. Хамсара)

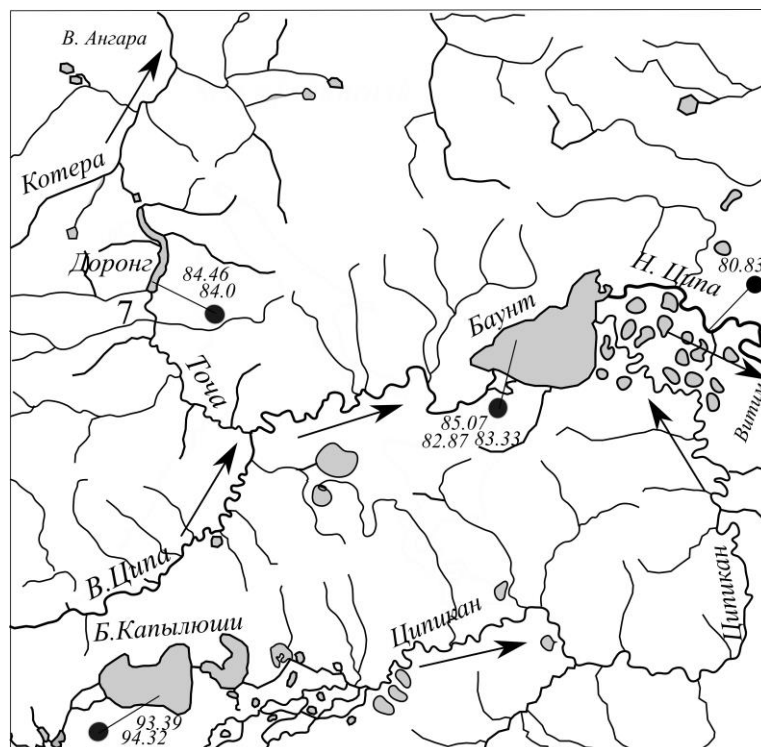


Рисунок 3.8 – Распределение прободенных чешуй в боковой линии в различных популяциях сигов Баунтовской системы озер. Стрелкой указано направление течения реки

В русле р. Лена обитают малочешуйчатые, малотычинковые сиги, и только в удаленных от магистрали расселения озере Дальнее, обитают среднечешуйчатые сиги ($ll=84.35$). У сига-хадары, число чешуй ($ll=81.80$) мало отличается от числа чешуй сигов бассейна р. Лена, ($lim ll=79-82$) откуда вероятно он и мигрировал в бассейн р. Амур. Местный, уссурийский сиг многочиселый ($lim ll=87-88$).

3.3 Заключение к главе

В настоящее время известно, что на число прободенных чешуй в боковой линии влияет уровень тиреоидных гормонов. Чем выше уровень гормонов, тем больше в процессе развития личинки закладывается чешуй в боковой линии (Levin, 2010; Левин, 2011). Известно так же, что чем ниже температура выклева и развития личинки, тем меньше у нее образуется миомеров и прочих чередующихся образований (Hubbs, 1922; Hubbs, 1965; Татарко, 1968). Исходя из вышесказанного, при прочих равных условиях число прободенных чешуй в боковой линии в арктических популяциях сигов будет всегда меньше, чем у сигов, обитающих в водоемах умеренной зоны. Примерно к такому же выводу пришел Ф.Н. Кирилов при исследовании сиговых рыб Якутии (Кирилов, 1972, с. 166).

Использование жаберных тычинок в филогенетических построениях часто приводит к ошибочной интерпретации изучаемых процессов (примером тому совпадение числа жаберных тычинок у сига Исаченко и ряда других популяций, форм пыжьяновидных сигов), но позволяет определить экологические характеристики сигов. Тогда как *альтернативный признак* – число прободенных чешуй в боковой линии, обладая меньшей изменчивостью, в ряде случаев вернее позволяет выявлять родственные отношения экологически различных разнотычинковых сигов (Зуйкова, Бочкарев, 2008). В любом случае, комплексный пошаговый анализ различных популяций, форм сигов дает возможность более объективно рассматривать сложные филогенетические взаимоотношения разнотычинковых и среднечешуйчатых сигов на больших территориях. Однако легко представить себе ситуацию, когда встречному расселению будут

подвергнуты генетически различные, но имеющие близкие морфологические характеристики популяции сигов. Как это наблюдается в р. Анадырь. В этом случае выявить результаты гибридизации или зоны вторичной интерградации без генетического анализа будет практически невозможно (Бочкарев и др., 2017а).

Исходя из вышесказанного, мы попытаемся положить в основу географического распределения популяций пыжьяновидных сигов не число жаберных тычинок, как это делало большинство исследователей, а число прободенных чешуй в боковой линии.

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

4.1 Сиги бассейна верхней Оби

В настоящее время в верхнем течении р. Обь сиги с нижним и полунижним ртом обитают только в Телецком озере. В озере обитают две формы, малотычинковый телецкий сиг известный под названием *C. lavaretus natio smitti* Warpachowski и среднетычинковый сиг Правдина *C. lavaretus pravdinellus* Dulkeit. Телецкий сиг – некрупный бентофаг, по форме головы несколько отличается от малотычинковых сигов из Нижней Оби (Рисунок 4.1). В весенне–осенний период он совершает слабо выраженную нагульную миграцию из южной части озера в северо–западную. Продолжительность миграции в значительной степени зависит от погодных условий и температуры воды в озере. На северо–западном мелководном плесе сиг появляется в конце июня, начале июля. Телецкий сиг образует устойчивые группировки в заливе Камга, по устьям некоторых притоков озера и в нижнем течении реки Чулышман (Гундризер и др., 1981; Бочкарев, Гафина, 1996).

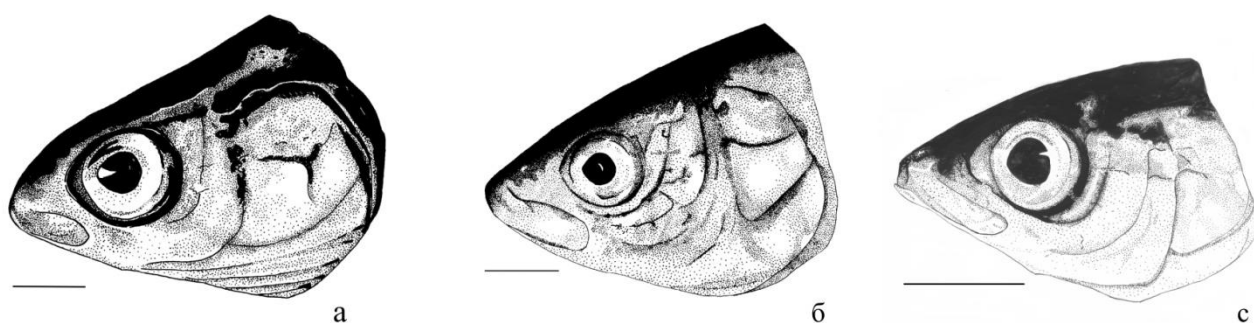


Рисунок 4.1 – Сиги из бассейна р. Обь. А – сиг р. Северная Сосьва, б – телецкий сиг, с – сиг Правдина (Приложение Б, Рисунок Б.1)

К середине октября большая часть популяции телецкого сига мигрирует к

нерестилищам в глубоководный район северо-западного плеса, в район р. Эстубе – м. Ажи и центральный плес Телецкого озера. Нерест происходит на галечных отмелях в конце октября – начале ноября при температуре воды ниже 7°С.

Сиг Правдина – мелкий ранозревающий планктофаг. В конце июня – начале июля сиг Правдина совершает нагульную миграцию в северо-западный мелководный плес озера и реку Бия, где нагуливается в течение всего лета и первой половины осени. К середине октября большая часть популяции сига Правдина мигрирует к местам расположения нерестилищ – в центральный плес Телецкого озера. В заливе Камга сиг Правдина образует устойчивую группировку. По нашим данным, сиг Правдина нерестится одновременно и несколько позже телецкого сига на тех же нерестилищах (Бочкарев, Гафина, 1993; Бочкарев, 2000).

4.1.1 Морфологическая изменчивость

Симпатрические сиги хорошо различаются, как по пластическим, так и по меристическим признакам (Таблица 4.1, Рисунок 4.2). Большинство различий высокого уровня значимости. Телецкий сиг имеет достоверно больше лучей в грудном и брюшном плавниках (P , V), и достоверно меньше не ветвистых и ветвистых лучей в анальном плавнике (A , A_1), чем у сига Правдина. Количество прободенных чешуй (ll) в боковой линии у сигов изменяется от 73 до 90, и симпатрические сиги различаются по этому признаку с низкой степенью достоверности ($p < 0.05$). Более выраженные различия приходятся на число жаберных тычинок на первой жаберной дуге ($sp.br.$ $p < 0.001$). Проведенный многомерный однофакторный дисперсионный анализ (MANOVA) выявил достоверные различия между выборками симпатрических сигов Телецкого озера по меристическим признакам и признакам головы.

Таблица 4.1 – Сравнительная характеристика телецкого сига и сига Правдина

По меристическим признакам

Признак	сиг телецкий ($n = 193$)				сиг Правдина ($n = 192$)				P
	x	$m \pm$	δ	C	x	$m \pm$	δ	C	
меристические признаки									
D	4.13	0.03	0.36	8.6%	4.11	0.03	0.38	9.2%	–
D_I	10.30	0.04	0.62	6.0%	10.18	0.06	0.81	7.9%	–
P	14.95	0.05	0.68	4.6%	14.51	0.04	0.56	3.9%	0.001
V	10.41	0.04	0.57	5.5%	9.90	0.04	0.51	5.1%	0.001
A	3.88	0.02	0.32	8.4%	4.03	0.02	0.27	6.7%	0.001
A_I	11.94	0.04	0.59	4.9%	12.13	0.05	0.67	5.5%	0.01
ll	82.68	0.21	2.89	3.5%	82.00	0.18	2.44	3.0%	0.05
$sp.br$	27.26	0.09	1.25	4.6%	34.27	0.13	1.82	5.3%	0.001

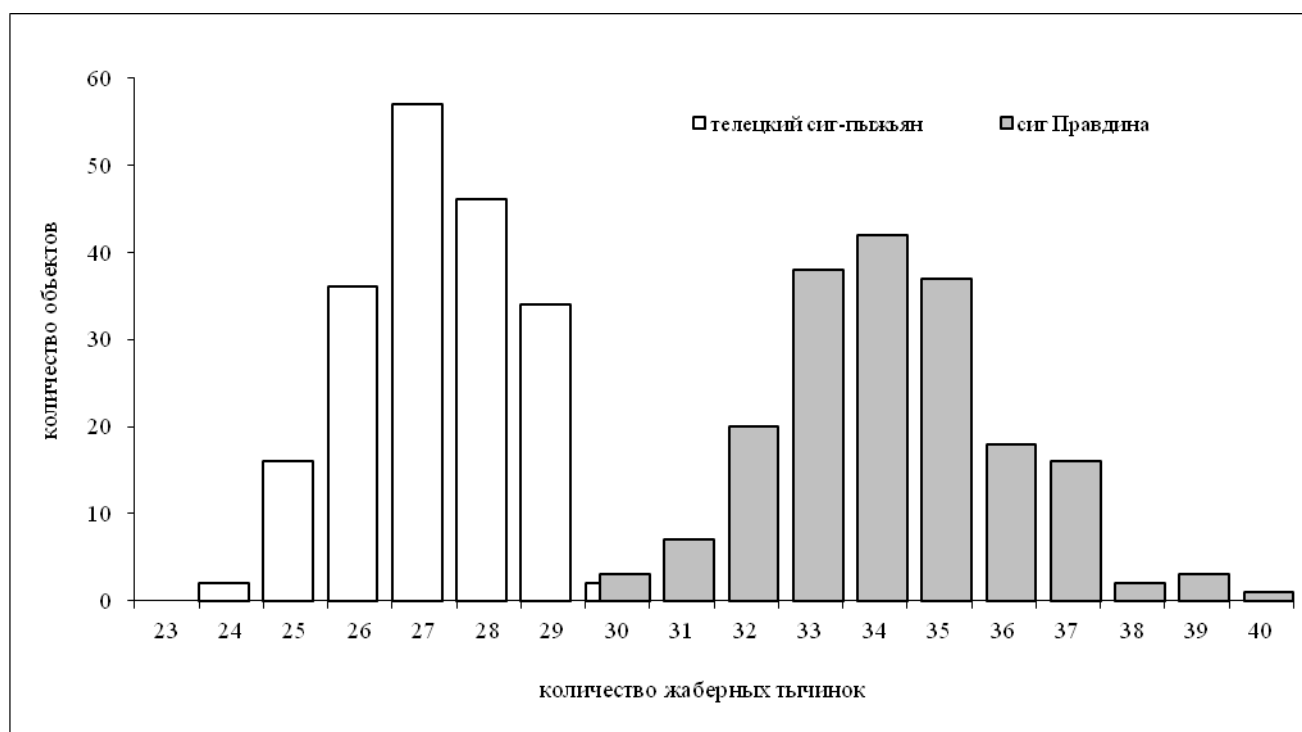


Рисунок 4.2 – Распределение жаберных тычинок на первой жаберной дуге у телецкого сига и сига Правдина.

Визуализация методом главных компонент так же демонстрирует значительные различия. Сравнение выборок сигов по 2 главной компоненте методом t -критерия Стьюдента показало достоверные отличия $p < 0.001$ (Рисунок 4.3). Многомерный дисперсионный анализ по пластическим признакам так же подтвердил что, выборки достоверно отличаются друг от друга (Wilk's $\lambda = 0.0493$, $F = 32.14$, $df1 = 36$, $df2 = 60$, $p < 0.001$).

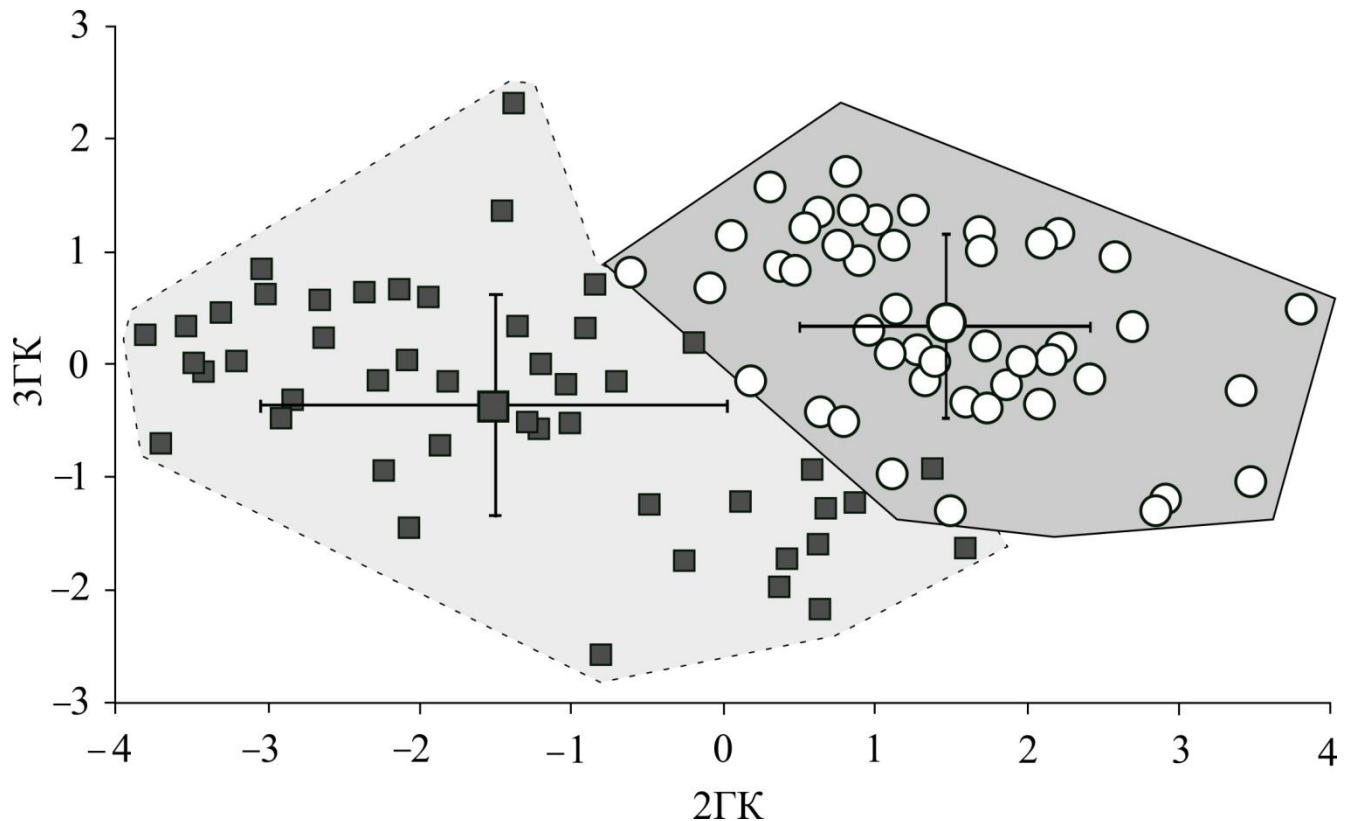


Рисунок 4.3 – Расположение выборок симпатрических сигов Телецкого озера в пространстве 2–3 главных компонент по пластическим признакам головы.

Квадраты – телецкий сиг ($n = 47$); круги сиг Правдина ($n = 49$).

(по не преобразованным данным)

Несмотря на достаточно полное морфологическое исследование симпатрической пары сигов из Телецкого озера, остеологический анализ для них ранее не проводился, хотя и представляет собой один из наиболее перспективных методов изучения морфологической изменчивости (Шапошникова, 1968; Heese, 1990). Ранее подобные исследования были сопряжены с высокой трудоемкостью. В настоящее время использование цифровой фотографии несколько облегчает

обработку морфологических данных. Данный метод позволяет изучать изменчивость как общей формы тела, так и отдельных морфологических структур (Павлинов, Микешина, 2002; Zuykova *et al.*, 2013). Использование данного метода при изучении морфологической изменчивости рыб позволило обнаружить различия между формами и симпатрическими видами, которые невозможно было выявить с помощью традиционных методов (Andersson, 2003; Helland *et al.*, 2009; Muschick *et al.*, 2011).

По 9 меткам, расставленным на черепе (*cranium*), было вычислено 14 относительных деформаций, первая из которых объясняла 27.60% общей изменчивости, вторая – 19.29%, третья – 15.25% и четвертая – 11.54%. В целом они объясняли 73.68% общей изменчивости формы черепа симпатрических сигов

(Рисунок 4.3 А).

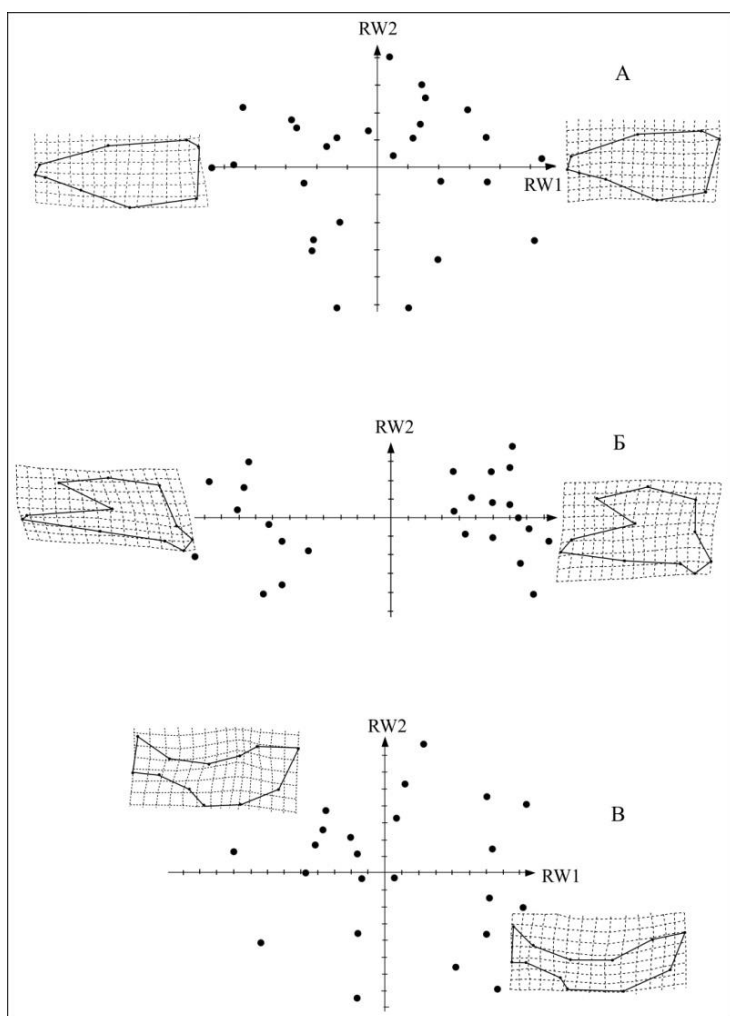


Рисунок 4.3 – Графическое представление различий формы костей черепа у симпатрических сигов Телецкого озера вдоль градиента I (RW1) и II (RW2) относительных деформаций и конфигурации трансформационной решетки, соответствующие экстремальным значениям каждой из этих деформаций; А – череп, Б – нижнечелюстная кость, В – верхнечелюстная кость

Вдоль первой относительной деформации произошло разделение формы черепа рыб согласно видам – сиг Правдина и сиг телецких. Самые высокие различия между исследуемыми видами

определяются расстоянием между сошником и средней обонятельной костью (L1, L9). Меньший вклад в изменчивость вносит расстояние от затылочной кости до угла парасфеноида (L6, L7). По 11 меткам (L), расставленным (по часовой стрелке, с лево на право) на крупной нижнечелюстной кости (*dentale*), было вычислено 18 относительных деформаций, первая из которых объясняла 70.01% общей изменчивости ее формы. Вдоль оси первой относительной деформации кости также разделились согласно исследуемым видам (Рисунок 4.3 Б). Самые высокие различия между исследуемыми видами определяются формой в месте сочленения этой парной кости, которое у телецкого сига более короткое и широкое (L1, L2), и формой ее нижнего отростка, более длинного и узкого у сига Правдина (L5). Меньший вклад в изменчивость вносит форма верхнего отростка нижнечелюстной кости (L7 и L9).

По 12 меткам, расставленным на верхнечелюстной кости (*maxillare*), было вычислено 20 относительных деформаций, первая из которых объясняла 36.87%, вторая – 18.52% и третья – 15.51%, которые объясняли 70.34% общей изменчивости формы черепа сиговых. Вдоль первой относительной деформации кости разделились по принадлежности к сигу Правдина и сигу телецкому (Рисунок 4.3 В). Самые высокие различия между исследуемыми видами определяются формой узкой передней части этой кости (L4, L5, L6, L9). По 6 меткам, расставленным на межкрышечной кости (*interoperculum*), было вычислено 8 относительных деформаций, первая из которых объясняла 53.95%, вторая – 18.88% общей изменчивости. В целом они объясняли 72.83% общей изменчивости формы этой кости. Вдоль первой относительной деформации кости также разделились по принадлежности к исследуемым видам. Самые высокие различия определяются формой нижнего края кости (L2, L3) и формой верхнего края в месте сочленения с предкрышечной костью и жаберной крышкой (L5, L6). У телецкого сига межкрышечной кости короткая и широкая, у сига Правдина – длинная и узкая.

По 10 меткам, расставленным на предкрышечной кости (*praeopercuium*), вычислено 16 относительных деформаций, первая из которых объясняла 36.90%,

вторая – 17.62% общей изменчивости и третья – 13.63%, которые объясняли 68.14% общей изменчивости формы этой кости у этих симпатрических видов. Вдоль первой относительной деформации предкрышечные кости разделились согласно исследуемым видам. Самые высокие различия между исследуемыми видами определяются формой кости в месте ее сочленения с межкрышечной костью (L3) и нижней челюстью (L8, L9, L10). У сига Правдина предкрышечная кость в месте сочленения с нижней челюстью более длинная и узкая.

Анализ главных компонент, выполненный по значениям относительных деформаций, показал, что вдоль первой ГК, описывающей большую часть общей изменчивости костей черепа наблюдаются четкие различия между телецким сигом и сигом Правдина. То есть, первая главная компонента объясняет изменчивость формы костей, связанную с видовой принадлежностью рыб. Однако величина вклада в каждом конкретном сравнении была разной. Самые большие различия отмечены при сравнении нижнечелюстной кости, когда вклад достигал 70.8% (Рисунок 4.4 В). В остальных случаях величина вклада колебалась от 28.2% (*cranium*) до 56.3% (*interoperculum*) (Рисунок 4.4 А, Б, Г, Д). Вторая ГК связана большей частью с индивидуальной изменчивостью формы костей черепа сигов. Самый низкий вклад во вторую ГК зарегистрирован при сравнении нижнечелюстных костей – 6.5%, в остальных случаях его величина изменялась от 17.7% (*praeoperculum*) до 19.7% (*cranium* и *interoperculum*). Таким образом, в результате проведенного исследования выявлена четкая дифференциация симпатрических сигов из Телецкого озера по, верхнечелюстным, нижнечелюстным, предкрышечным и межкрышечным костям. Эти различия наиболее сильно проявились при сравнении нижнечелюстных костей, что хорошо согласуется с проведенными ранее исследованиями по питанию сигов, строению и функционированию жаберно-челюстного аппарата сига Правдина (Бочкарев, Зуйкова, 2006; Зуйкова, Бочкарев, 2008).

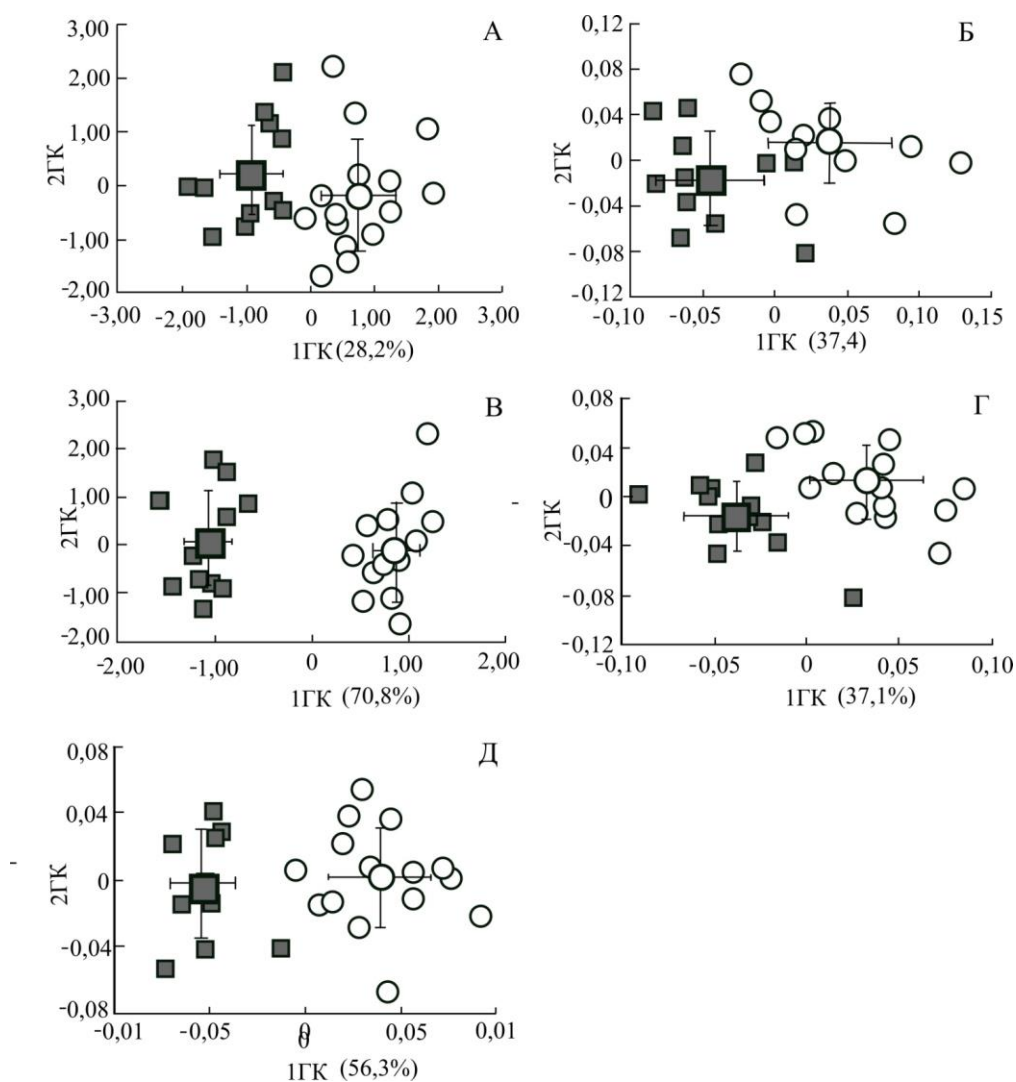


Рисунок 4.4. Анализ главных компонент по ординатам индивидуальных конфигураций формы костей черепа у симпатрических сигов; серые круги – телецкий сиг, черные квадраты – сиг Правдина; *А* – череп, *Б* – верхнечелюстная кость, *В* – нижнечелюстная кость, *Г* - предкрышечная кость, *Д* – межкрышечная кость

Полученные результаты подтверждают, что форма нижнечелюстной кости обусловлена различиями в трофической специализации симпатрических сигов. Индивидуальная изменчивость этой кости была значительно ниже, чем остальных, что, вероятно, определяется ее высокой функциональной ролью. Узкая и длинная нижнечелюстная кость (конечный рот) позволяет сигу Правдина более точно осуществлять захват и поимку планктонных организмов. Тогда как форма нижнечелюстной кости у телецкого сига (нижний рот) адаптирована для питания

бентосом. В целом, дифференциация между телецким сигом и сигом Правдина по форме костей черепа оказались более значимой, чем по пластическим признакам.

Таким образом, любые другие сравнения по преобразованным признакам, или анализ костей черепа методом геометрической морфометрии только подтверждает результат, полученный более простым способом.

4.1.2 Темп роста, размерно-возрастная структура и плодовитость сигов

Согласно полученным данным, группировка телецкого сига представлена, по крайней мере, 10-ю возрастными группами (Рисунок 4.4).

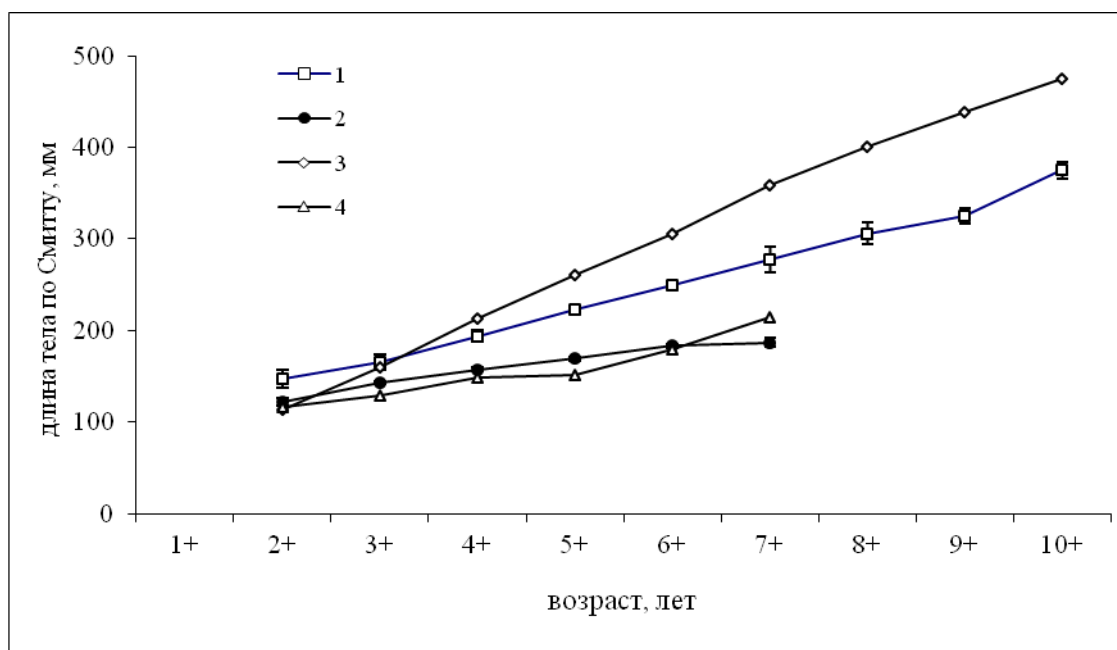


Рисунок 4.4 – Сравнительный линейный рост симпатрических сигов Телецкого озера и экологически близких форм сигов. 1– кривая линейного роста телецкого сига ($n = 47$); 2– кривая линейного роста сига Правдина ($n = 47$); 3 – кривая линейного роста сига из озер Дархатской котловины (Скрябин, 1979); 4 – кривая линейного роста баунтовского многотычинкового сига (Скрябин, 1979)

Очень редко встречаются 13–14-летние особи. Нерестовая часть популяции телецкого сига представлена 8-ю возрастными группами от 3 до 10 лет. Половозрелым телецкий сиг становится в четырехлетнем возрасте, самцы иногда

на год раньше. Абсолютная плодовитость варьирует от 1009 до 9262 икринок (в среднем 4564) при относительной плодовитости 18.7 икринок на 1 грамм (Рисунок 4.5, 4.6).

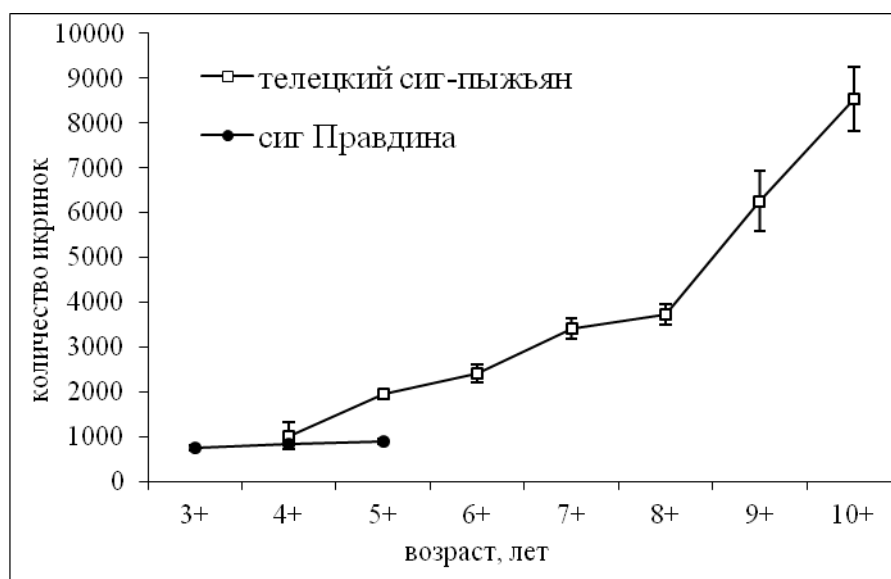


Рисунок 4.5 – Абсолютная плодовитость симпатрических сигов Телецкого озера

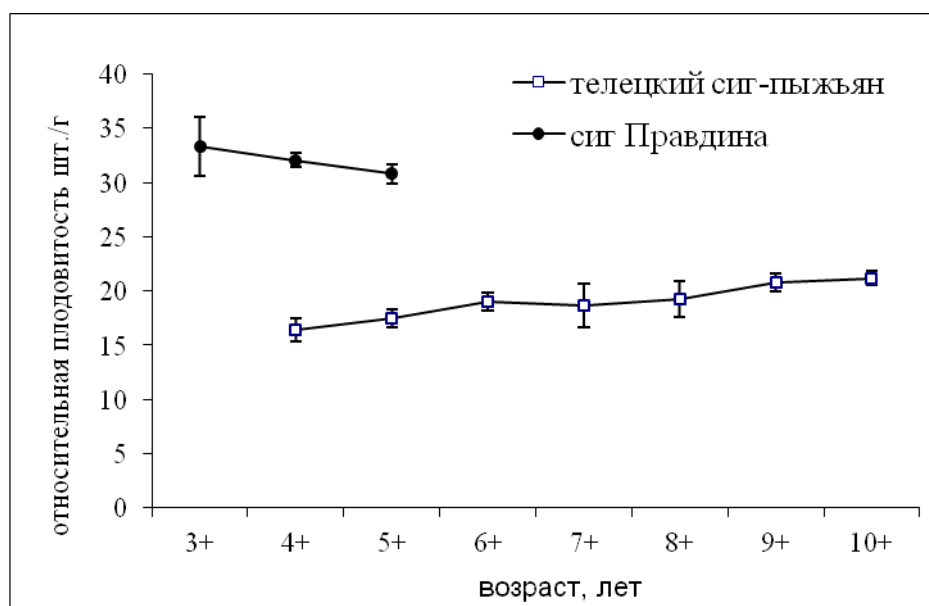


Рисунок 4.6 – Относительная плодовитость симпатрических сигов Телецкого озера. Сиг телецкий $n = 50$, сиг Правдина $n = 38$

Выборка сига Правдина в Телецком озере состоит из 5-6 возрастных групп. В популяции по численности доминируют 3-4 летние особи. Половое созревание сига Правдина наступает в трехлетнем, у части самцов – в двухлетнем возрасте.

Нерестовая часть популяции насчитывает четыре возрастные группы от 2 до 6 лет. Сиг Правдина в возрасте 7+ встречается очень редко. Абсолютная плодовитость низкая и варьирует от 821 до 1200 икринок (в среднем 845) (Рисунок 4.5, 4.6). Относительная плодовитость составляет 33.7 икринок на 1 грамм.

4.1.3 Особенности питания сигов

Изучение содержимого желудков симпатрических сигов Телецкого озера выявило значительные различия в их типах питания. Взрослые особи телецкого сига являются типичными бентофагами. В их желудках чаще всего встречались личинки и куколки комаров сем. Chironomidae и моллюски рода *Lymnaea*. Большая часть от общего количества всех кормовых объектов из 29-ти желудков приходилась на долю куколок хирономид – 21.7 % (Рисунок 4.7 А). Примерно одинакова была доля личинок хирономид (14.8 %), моллюсков родов *Lymnaea* (16.4 %) и *Planorbis* (13.4 %), рачка *E. lamellatus* (14.2 %). Личинки насекомых сем Trichoptera составляли 6.7 % от общего количества жертв телецкого сига, водяные клещи *Hydrocarina* – 4.1 %; на долю моллюсков класса *Bivalvia*, гаммарусов, ракообразных и прочих жертв приходилось от 1.6 до 2.6 %. Сиг Правдина питался преимущественно зоопланктоном. В содержимом желудков взрослых особей этого сига наиболее высока доля шести типов жертв (от общего количества из 25 проанализированных желудков). Это копеподиты и взрослые особи *Arctodiaptomus bacillifer* – 61.6 % и 1.8 %, копеподиты и взрослые особи *Cyclops abyssorum* – 12.5 % и 7.0 % соответственно; ветвистоусые ракообразные *B. longispina* – 11.4 % и *S. crystallina crystallina* – 4.7 % (Рисунок 4.7–Б).

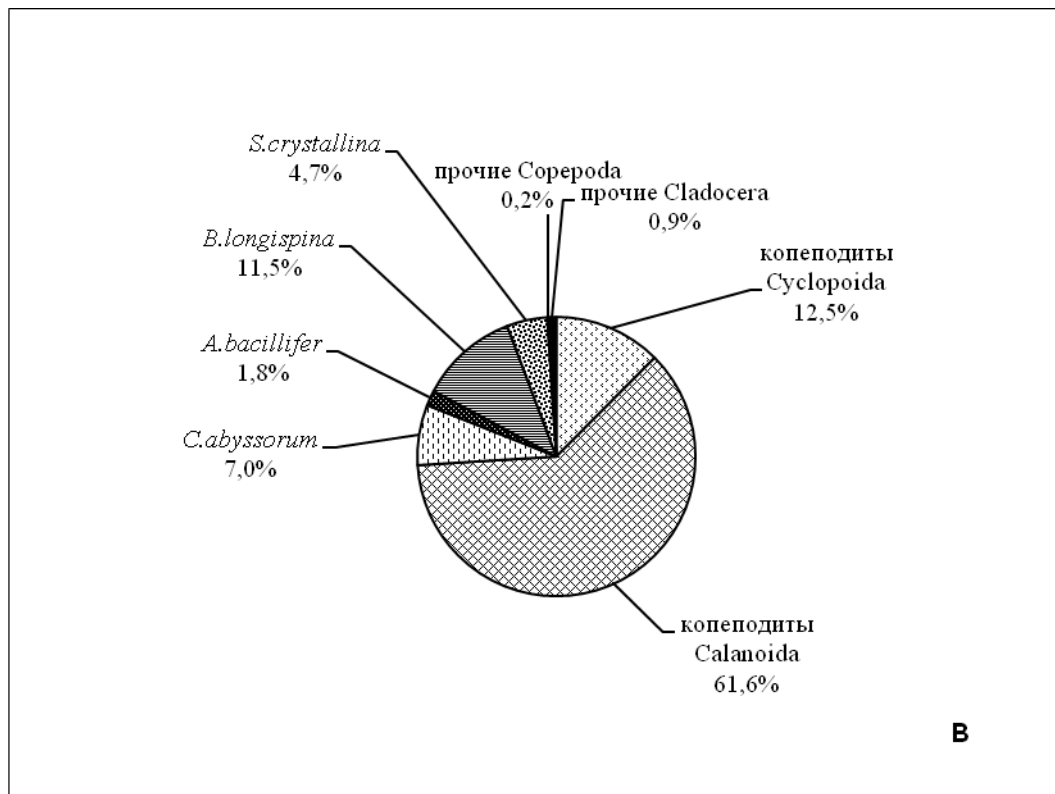
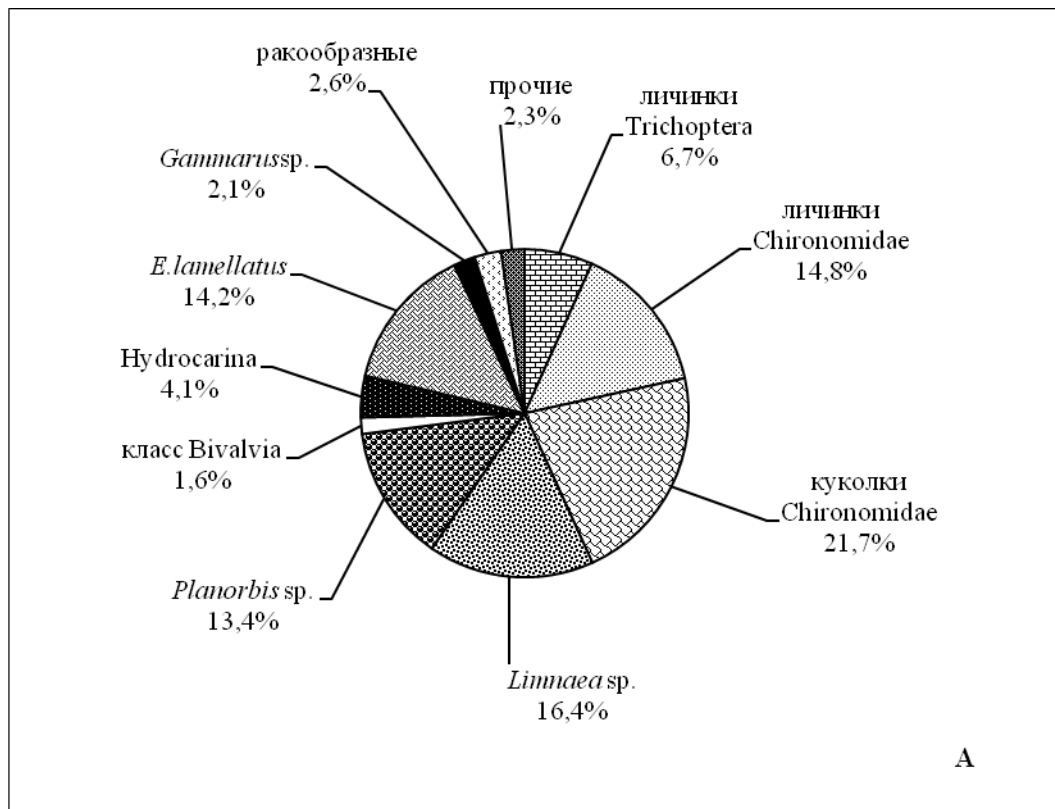


Рисунок 4.7 – Спектры питания симпатрических сигов Телецкого озера
 (в % от общего количества жертв; A – телецкий сиг $n= 29$;
B – сиг Правдина $n= 25$)

4.1.4 Изменчивость фрагмента 16S RNA-tRNA-Leu-ND1-tRNA-Ile-tRNA-Gln генов мтДНК

Среди проанализированных нами образцов обеих форм, видов сигов выявлено 19 гаплотипов (Таблица 4.2).

Таблица 4.2 – Полиморфизм последовательностей фрагмента 16S RNA-tRNA-Leu-ND1-tRNA-Ile-tRNA-Gln мтДНК сигов водоемов Телецкого озера

Популяции	Локус	Длина, bp	<i>n</i>	<i>h</i>	H_d	<i>S</i>	π	<i>K</i>
1.сиг Правдина	16S rRNA	735	30	3	0.503	2	0.0007 4	0.182
	tRNA-Leu	75	30	1	0.000	0	0.0000	0.000
	ND1	975	30	8	0.692	6	0.0011 8	1.152
	tRNA-Ile	72	30	1	0.000	0	0.0000	0.000
	tRNA-Gln	68	30	1	0.370	1	0.0514	0.370
	Complete region	1929	30	12	0.883	9	0.0010 7	2.069
2.сиг телецкий	16S rRNA	735	24	2	0.605	2	0.0009 4	0.692
	tRNA-Leu	75	24	1	0.000	0	0.0000	0.000
	ND1	975	24	7	0.879	9	0.0014 2	1.384
	tRNA-Ile	72	24	2	0.159	1	0.0022 1	0.159
	tRNA-Gln	68	24	2	0.159	1	0.0022 1	0.159
	Complete region	1929	24	10	0.855	13	0.0012 4	2.395

Примечание. *n* – число образцов, *S* – число полиморфных (сегрегирующих сайтов), *h* – число гаплотипов, H_d – разнообразие гаплотипов, π – нуклеотидное разнообразие, *k* – среднее число нуклеотидных различий

У сига Правдина выявлено 12 гаплотипов, у телецкого сига несколько меньше 10. Большое число полиморфных (сегрегирующих) сайтов и высокое нуклеотидное разнообразие зарегистрировано у сига Правдина (0.00124). У телецкого сига зарегистрировано большее гаплотипическое разнообразие (0.883), и примерно одинаковое с сигом Правдина среднее число нуклеотидных различий (2.069).

Поток генов между симпатрическими ситами не ограничен, на что указывают достаточно низкие значения F_{ST} (0.07588).

При анализе медианных сетей хорошо заметно, что гаплотипы симпатрических ситов из Телецкого озера незначительно удалены от гаплотипов ситов бассейна р. Енисей (гаплогруппа I и II) и связаны с ними через один гаплотип H_45 (Рисунок 4.8). Исключение составляют гаплотипы ситов из р. Абакан, которые присутствуют в обеих гаплогруппах (H_21–H_29). Кроме того, обнаружено несколько гаплотипов ситов из Телецкого озера, значительно удаленных от центральных гаплотипов (H_14–H_19). Данный факт позволяет сделать предположение о гибридизации, по крайней мере, трех форм, видов ситов в сравнительно недавнем геологическом прошлом. Возможно, что обнаруженные гаплотипы (H_14, H_19) являются видоспецифичными для сита Правдина. В целом гаплогруппа принадлежащая ситам из Телецкого озера более сложно структурирована, чем гаплогруппа ситов Тоджинской котловины. Связи гаплогрупп с гаплотипами ситов из других регионов Сибири мы рассмотрим несколько позже.

Данные тестов на нейтральность эволюции в популяциях сита Правдина и телецкого малотычинкового сита демонстрируют достоверные отрицательные значения, что указывает на избыток редких мутаций в анализируемых локальностях и согласуется с моделью популяционного роста (Таблица 4.3).

Таблица 4.3 – Тесты на нейтральность эволюции для изучаемых популяций Телецких симпатрических ситов по фрагменту генов 16S RNA–tRNA-Leu–ND1–tRNA-Ile–tRNA-Gln мтДНК

Виды	Fu's F_S	Tajima's D
1. <i>C. l. pidschian pravdinellus</i>	-5.294*	-0.277
2. <i>C. l. pidschian</i>	-2.618	-0.981

Примечание. * $p < 0.01$

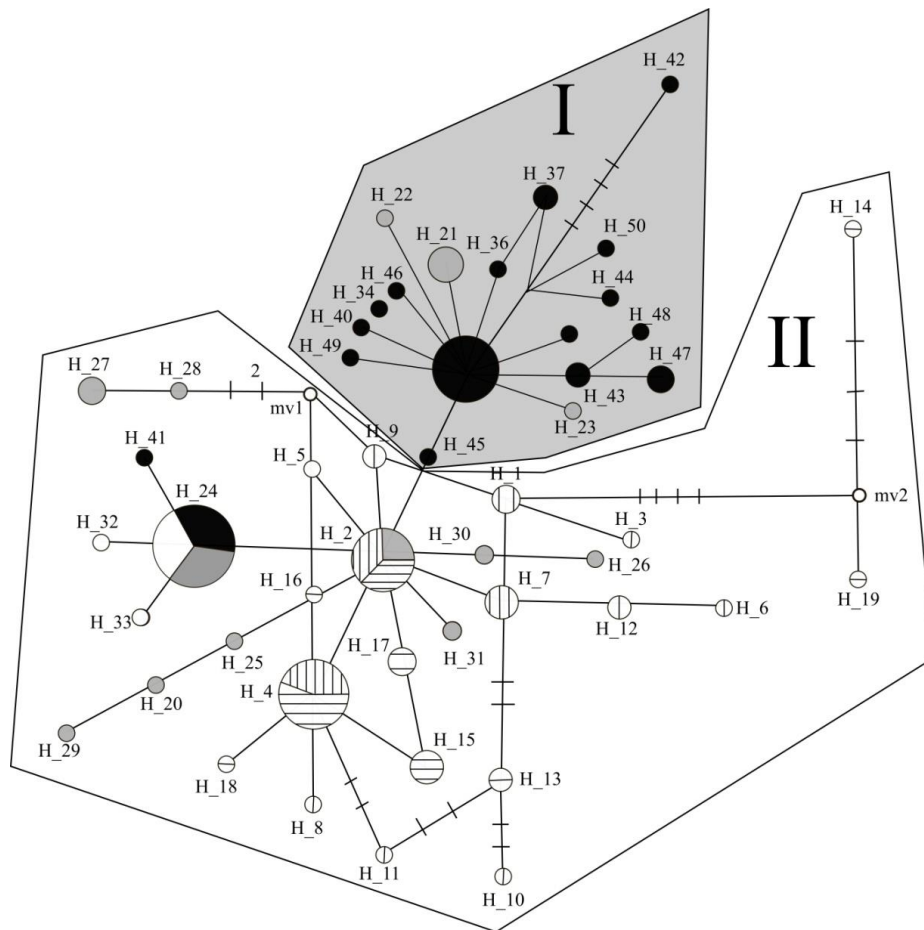


Рисунок 4.8 – Медианная сеть расстояний между гаплотипами сигов по объединенному участку мтДНК 16S RNA–tRNA-Leu–ND1–tRNA-Ile–tRNA-Gln (1924 н.п.). Длина ветвей, соединяющих отдельные гаплотипы, пропорциональна количеству мутационных шагов. Обозначения: белый – сиг оз. Каракуль, серый – сиг р. Абакан, черный – гаплотипы сигов водоемов Тоджинской котловины, горизонтальные полосы – Телецкий сиг, вертикальные полосы – сиг Правдина, мелкие кружки (mv) – не обнаруженные или вымершие гаплотипы.

I, II выделенные гаплогруппы

Распределение попарных нуклеотидных различий в популяциях Телецких симпатрических сигов однообразно, что указывает на то, что процессы, происходящие в популяциях обеих форм, видов, имеют общий характер (Рисунок 4.9 а, б).

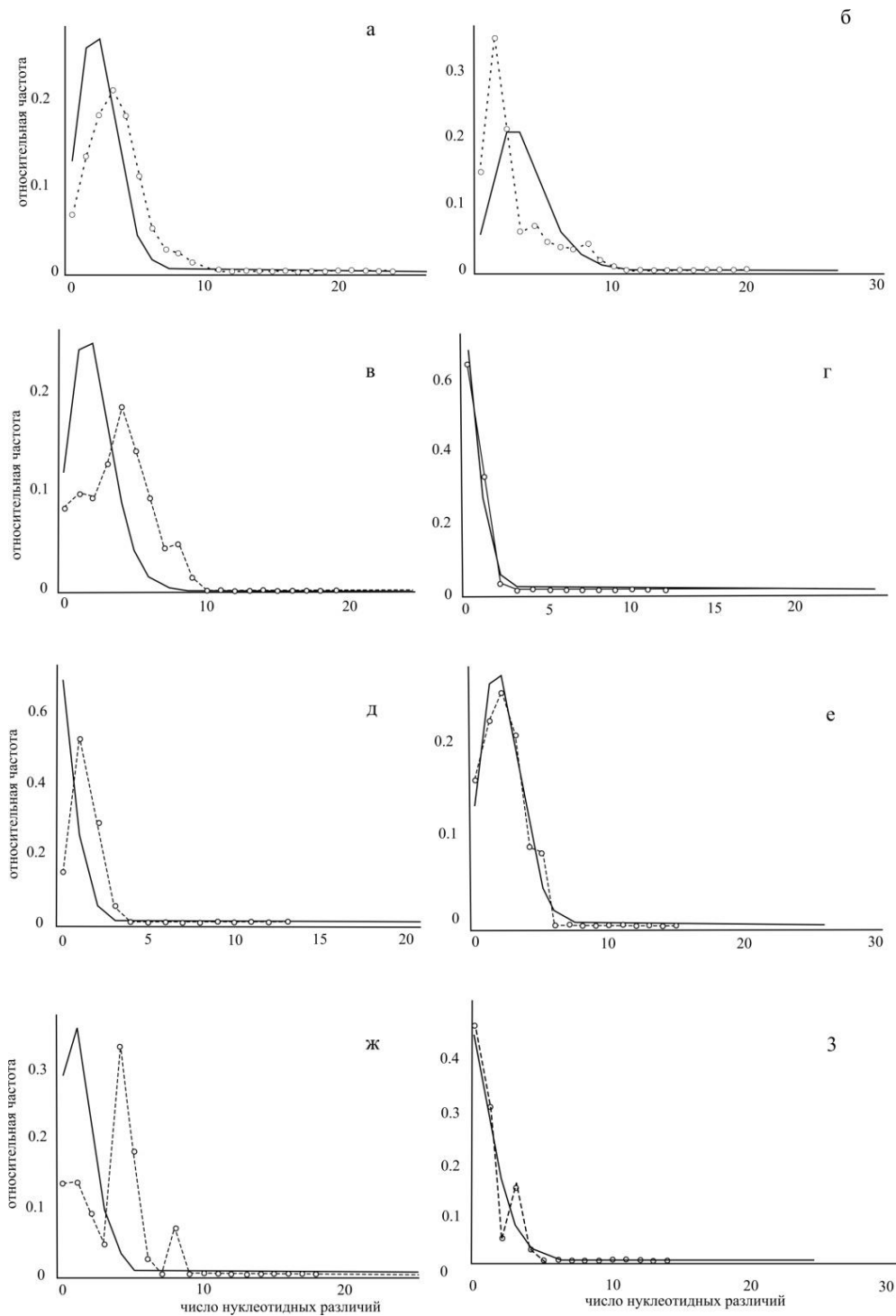


Рисунок 4.9 – Распределение попарных нуклеотидных различий между гаплотипами мтДНК в популяциях сигов бассейна верхней Оби и верхнего Енисея: а – сиг Правдина, б – телецкий малотычинковский сиг, в – сиг р. Абакан, г – сиг оз. Каракуль, д – сиг из оз. Тоджа, е – сиг из р. Хамсара, ж – сиг оз. Додот, з – сиг из оз. Кадыш. Непрерывная линия – ожидаемая частота парных различий по модели растущей численности популяции, пунктир с точками – наблюдаемая частота парных различий

4.1.5 Изменчивость фрагмента ITS1

При исследовании первого внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS1) было обнаружено, что фрагменты форм/видов идентичны друг другу (Приложение В. № 70,71). И у телецкого сига, и у сига Правдина в составе ITS1 присутствует тандем из трех идентичных блоков (66 н.п.) (Приложение В). До последнего времени тандем из 3 идентичных блоков был зарегистрирован только у сельдевидного сига оз. Нипигон бассейна великих Американских озер (Sajdak, Phillips, 1997) и муксуна бассейна р. Хатанга (Боровикова, Будин, 2020).

4.2 Сиги бассейна среднего и верхнего течения р. Енисей.

В среднем и верхнем течении бассейна р. Енисей сиги обитают повсеместно. Они достоверно известны из бассейна р. Абакан, водоемов Тоджинской и Дархатской котловины бассейнов рек Малый и Большой Енисей. Кроме того, существуют сведения об обитании сигов в Можарской системе озер бассейна р. Казыр, правого притока р. Енисей. Ранее полагали, что в р. Абакан обитает сиг Исаченко. Однако современные исследования не подтверждают эти данные (Бочкарев, Зуйкова, 2006; Vochkarev *et al.*, 2011).

4.2.1 Сиги бассейна Большой Абакан

Наибольшая численность сигов сосредоточена в озеровидных расширениях реки, расположенных несколько выше слияния реки Большой и Малый Абакан. Сиг из р. Б. Абакан является малотычинковым бентофагом (Рисунок 4.10). Следует отметить, что средняя величина числа прободенных чешуй в боковой линии у сигов бассейна р. Абакан является пограничной с среднетычешуйчатыми сигами. Значительных нагульно–нерестовых миграций сиг не совершает. Его нерест происходит в осенний период на галечных отмелях, недалеко от нагульных участков. Сиг из оз. Каракуль, бассейна р. Б. Абакан – мелкий раносозревающий

среднетычиночный всеядный сиг, весь жизненный цикл которого проходит в пределах озера. В летний период времени сиг питается в основном планктоном, в осеннее и зимнее время переключается на бентос. Нерестится сиг осенью в озере, вблизи от устьев небольших рек и ручьев (Иоганзен, Моисеев, 1955; Лобовикова, 1959; Бочкарев, Зуйкова, 2010б). В связи с незначительными размерами озера и отсутствия крупных заливов и притоков следует предположить, что в озере обитает единая популяция сига.

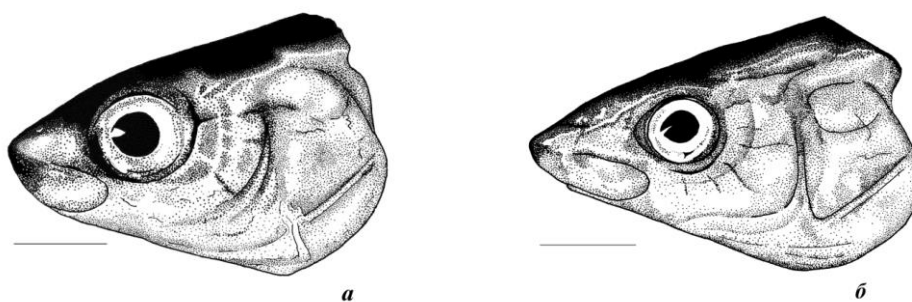


Рисунок 4.10 – Голова сига из оз. Каракуль – а, Голова сига из р. Б. Абакан – б.
(Приложение Б., Рисунок А.2)

4.2.2 Морфологические характеристики

Сиги из оз. Каракуль и р. Б. Абакан достоверно ($t, p < 0.001$) различаются по числу жаберных тычинок. По числу прободенных чешуй в боковой линии различий не обнаружено (Таблица 4.4, рисунок 4.11, 4.12).

Таблица 4.4 – Сравнительная характеристика сигов бассейна р. Абакан по меристическим признакам.

Признак	Сиг оз. Каракуль ($n=137$)			Сиг р. Б. Абакан ($n=26$)			p
	$X \pm m$	σ	C	$X \pm m$	σ	C	
	Меристические признаки						
ll	82.84 ± 0.30	3.54	4.27%	82.83 ± 0.57	3.12	3.77%	–
$sp.br.$	25.34 ± 0.11	1.44	5.70%	21.67 ± 0.21	1.15	5.33%	0.001

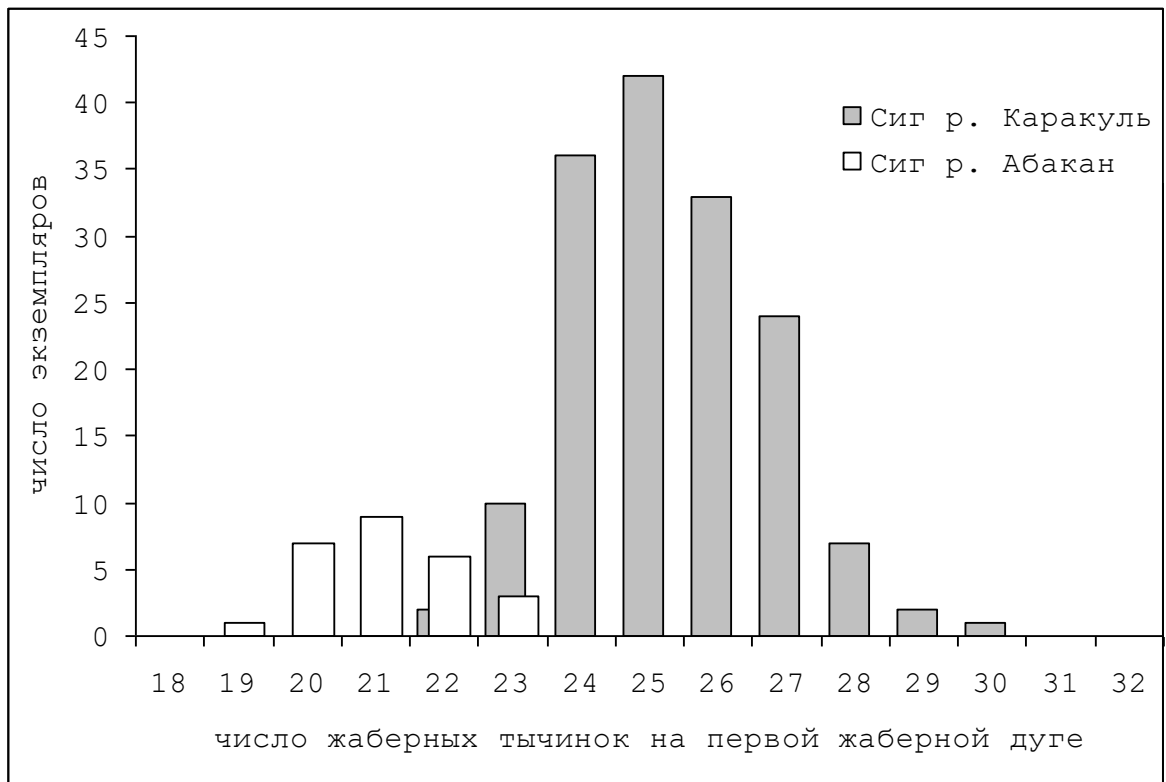


Рисунок 4.11 – Число жаберных тычинок на первой жаберной дуге у сигов из оз. Каракуль и р. Б. Абакан

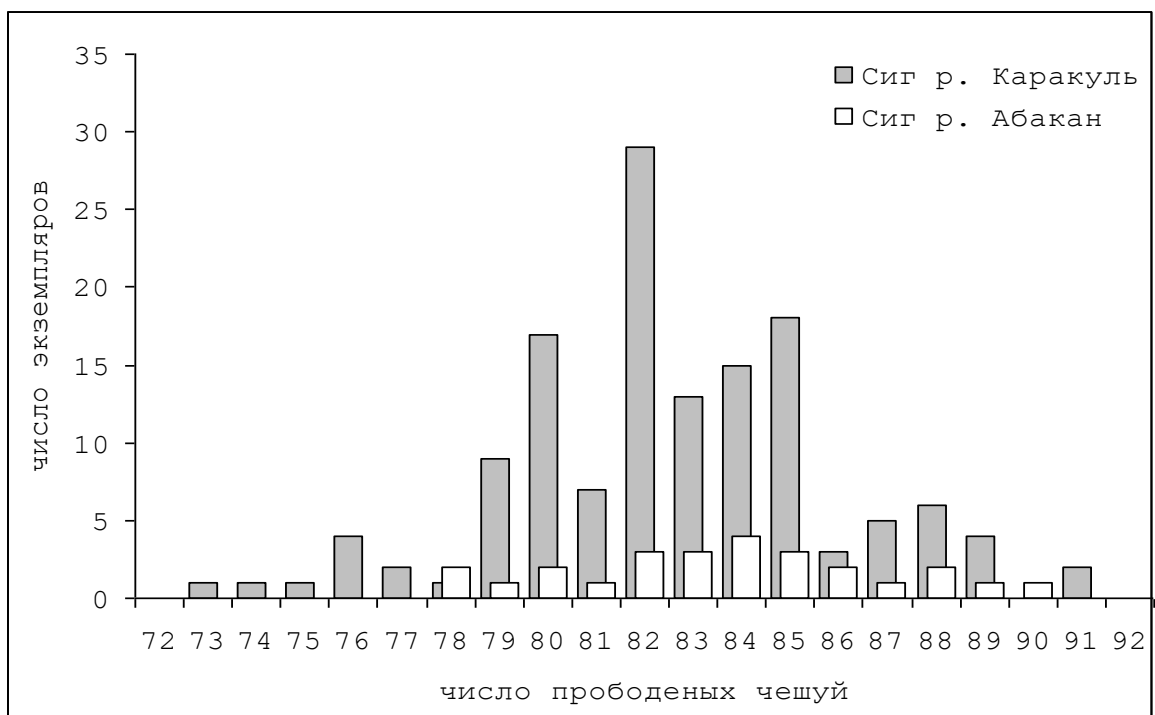


Рисунок 4.12 – Число прободенных чешуй в боковой линии у сигов оз. Каракуль и р. Б. Абакан

С помощью метода главных компонент выявлено, что популяции сигов хорошо различаются по форме тела (Рисунок 4.13).

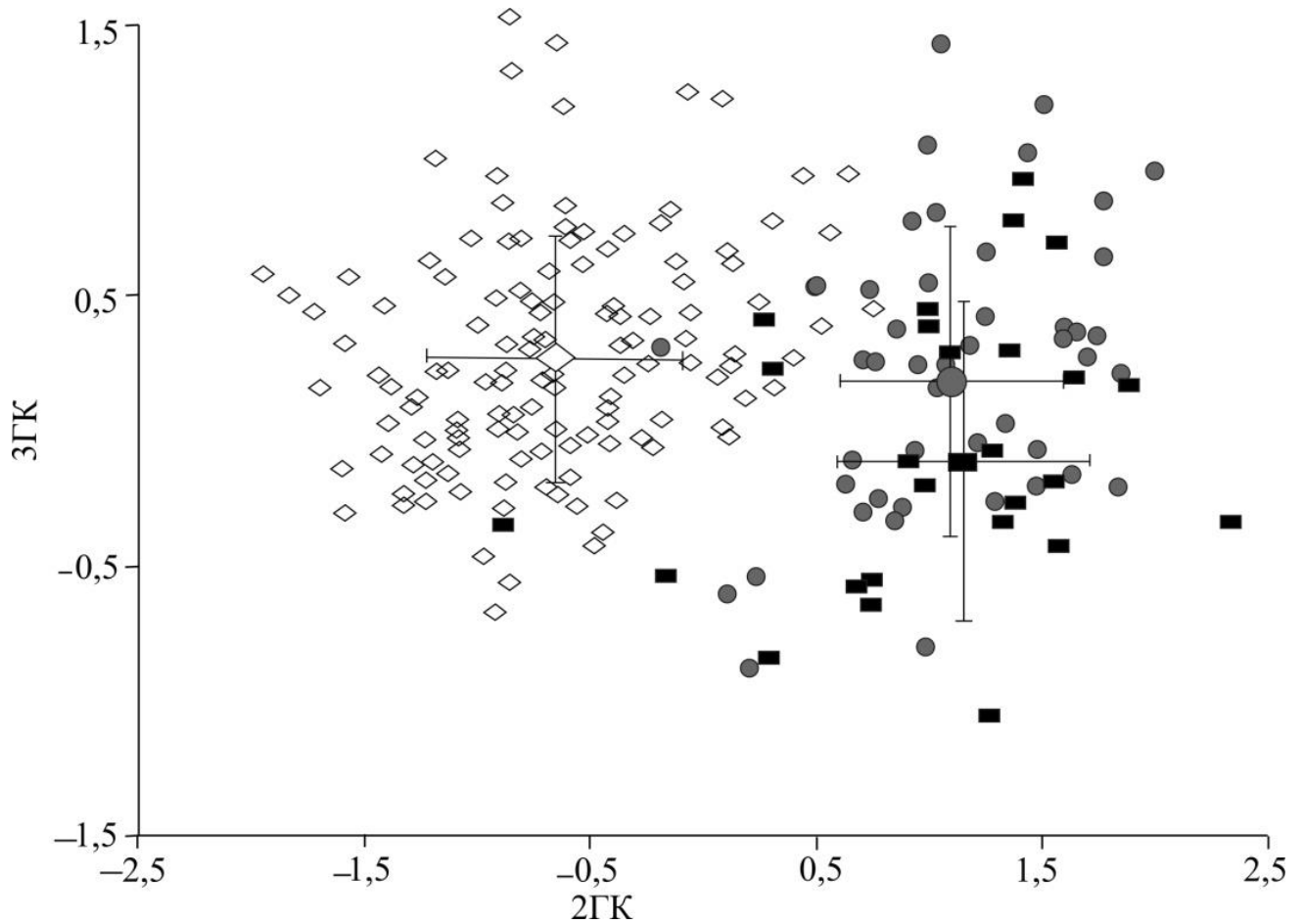


Рисунок 4.13 – Расположение центроидов и выборки сигов в пространстве главных компонент по пластическим признакам: ромбы – озерный сиг из оз. Каракуль ($n = 137$), черный прямоугольник – озерно-речной сиг из р. Б. Абакан ($n = 26$), круги – телецкий сиг ($n = 49$). \pm среднеквадратичное отклонение

Основной положительный вклад во вторую главную компоненту внесли следующие признаки: длина рыла, (aO) длина головы (C), наклон рыльной площадки, (a), высота головы на уровне глаза ($Ch1$), длина верхней челюсти (lm), длина нижней челюсти (lmd). Отрицательный вклад внесли – длина хвостового стебля, вентроанальное расстояние, постдорсальное расстояние, длина грудного плавника, диаметр зрачка глаза (pA , VA , pD , lP , v) (Таблица 4.5). Третья главная компонента целиком состоит из положительных вкладов признаков глаза – (O , d .зрачка).

Таблица 4.5 – Вклады пластических признаков сигов из озера Каракуль, реки Б. Абакан, Телецкого озера в главные компоненты (1–4)

Признак	Главные компоненты			
	1	2	3	4
<i>Sm</i>	0.17	-0.07	-0.06	0.00
<i>L</i>	0.17	-0.07	-0.06	0.03
<i>CC</i>	0.17	-0.14	-0.07	0.04
<i>H</i>	0.17	-0.03	-0.14	-0.03
<i>pA</i>	0.17	-0.19	-0.15	0.49
<i>h</i>	0.17	0.05	-0.10	-0.04
<i>aA</i>	0.17	-0.06	-0.06	-0.03
<i>aV</i>	0.17	0.02	-0.04	-0.04
<i>aD</i>	0.17	0.06	-0.07	-0.02
<i>aP</i>	0.17	0.18	-0.04	0.00
<i>DC</i>	0.17	-0.15	-0.07	0.07
<i>VC</i>	0.17	-0.18	-0.09	0.07
<i>AC</i>	0.17	-0.10	-0.08	0.19
<i>PA</i>	0.17	-0.15	-0.06	-0.04
<i>PV</i>	0.17	-0.08	-0.05	-0.05
<i>VA</i>	0.17	-0.24	-0.08	-0.02
<i>pD</i>	0.17	-0.20	-0.08	0.17
<i>ID</i>	0.17	-0.04	-0.03	-0.20
<i>hD</i>	0.17	-0.09	-0.03	-0.24
<i>IA</i>	0.17	-0.10	-0.01	-0.10
<i>hA</i>	0.17	-0.15	0.03	-0.24
<i>IP</i>	0.17	-0.21	0.13	-0.20
<i>IV</i>	0.17	-0.14	0.02	-0.30
<i>h p.n</i>	0.17	0.10	-0.08	0.52

Продолжение Таблицы 4.5

<i>aO</i>	0.16	0.36	-0.02	0.01
<i>O</i>	0.16	0.16	0.43	0.08
<i>d.зрачка</i>	0.16	-0.19	0.81	0.18
<i>pO</i>	0.17	0.18	-0.07	-0.06
<i>C</i>	0.17	0.25	-0.01	-0.01
<i>Нак. р. П.</i>	0.17	0.23	0.01	-0.06
<i>Ch1</i>	0.17	0.22	0.05	-0.04
<i>Ch2</i>	0.17	0.13	0.00	-0.02
<i>lm</i>	0.17	0.26	0.03	0.15
<i>m</i>	0.17	0.06	0.14	-0.18
<i>lmd</i>	0.16	0.33	0.01	-0.05
Собственное значение, %	94.18	1.74	0.69	0.37

Примечание. Жирным шрифтом выделены максимальные вклады признаков. Длина собственного вектора равна 1

Достоверные различия по 2 главной компоненте ($p < 0.001$) обнаружены между выборками из оз. Каракуль и р. Б. Абакан и между выборкой из оз. Каракуль и выборкой сига из Телецкого озера. По третьей главной компоненте обнаружены различия только (по «*t*» критерию Стьюдента) между выборками из оз. Каракуль и р. Б. Абакан ($p < 0.001$). Многомерный дисперсионный анализ MANOVA проведенный по пластическим признакам показал, что все выборки достоверно отличаются друг от друга (Wilk's $\lambda = 0.0076$, $F = 57.66$, $df1 = 64$, $df2 = 354$, $p < 0.001$).

4.2.3 Темп роста, размерно–возрастная структура

И ПЛОДОВИТОСТЬ СИГОВ

Согласно полученным данным популяция сига из оз. Каракуль представлена 13 возрастными группами (Рисунок 4.14 а, б). Данный сиг характеризуется низкой

скоростью как линейного, так и весового роста. Половозрелым сиг оз. Каракуль становится в 4-летнем возрасте. Самцы иногда созревают на год раньше.

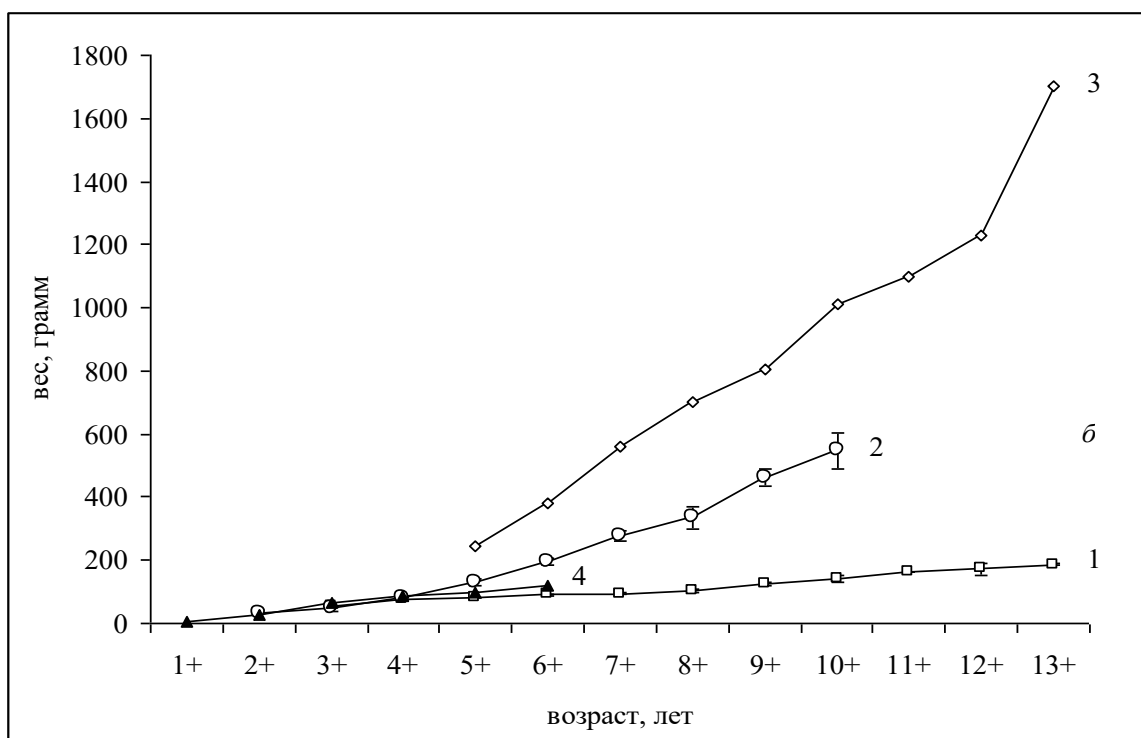
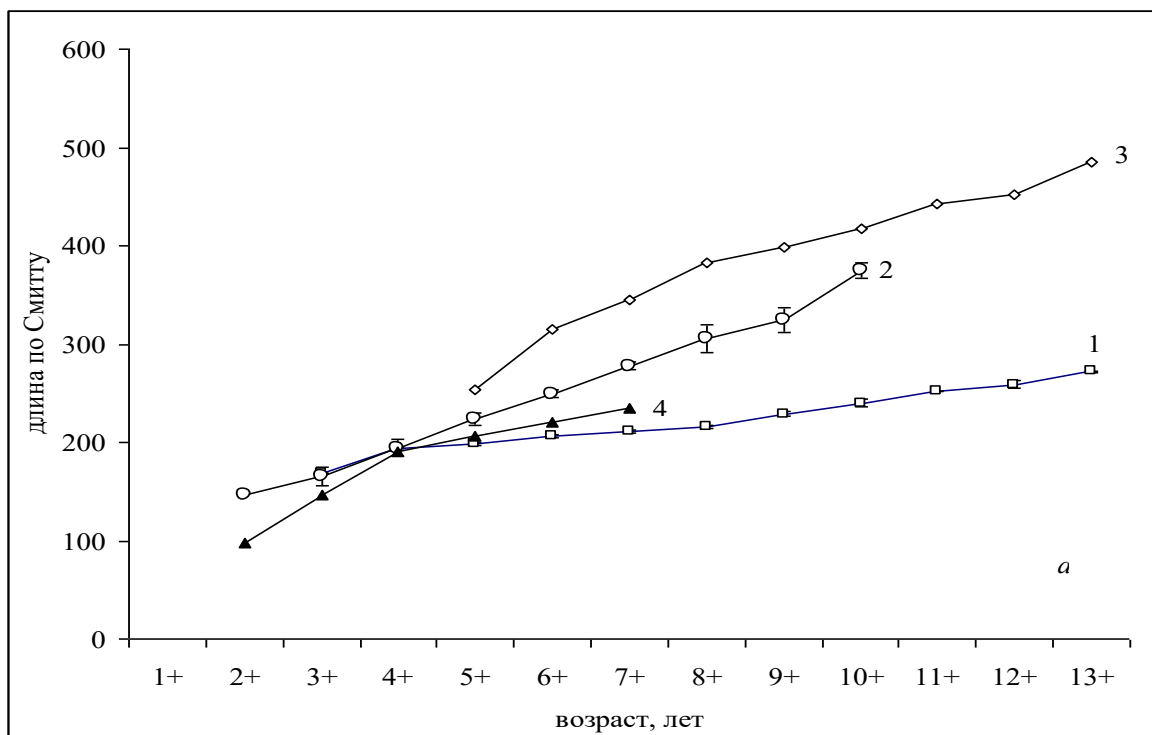


Рисунок 4.14 – Кривая линейного роста (а) и роста массы тела (б) в популяциях сига: сига оз. Каракуль (1), сига из Телецкого озера (2), сига реки Б. Абакан (3), – сига оз. Каракуль (4, по Лобовикова, 1959)

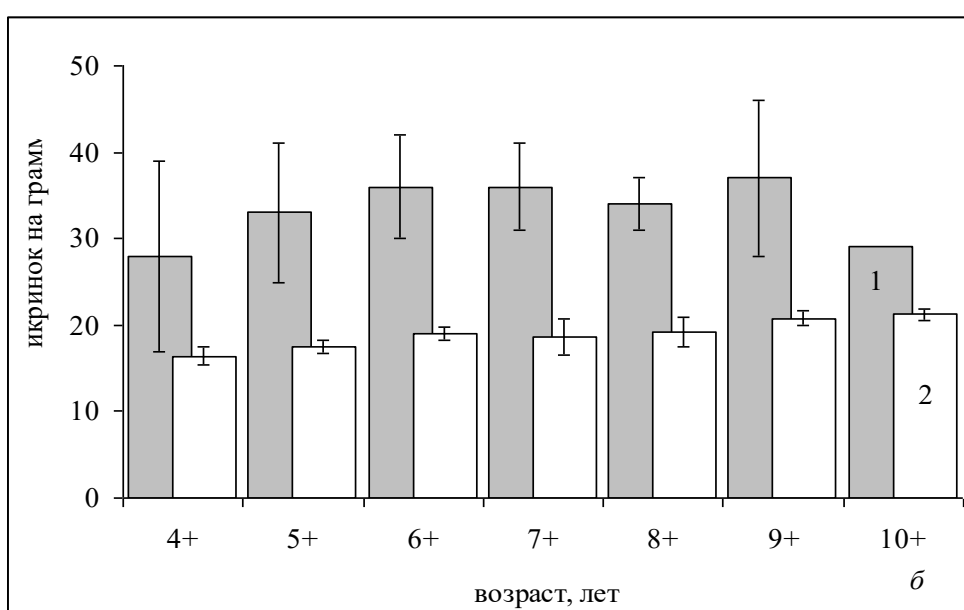
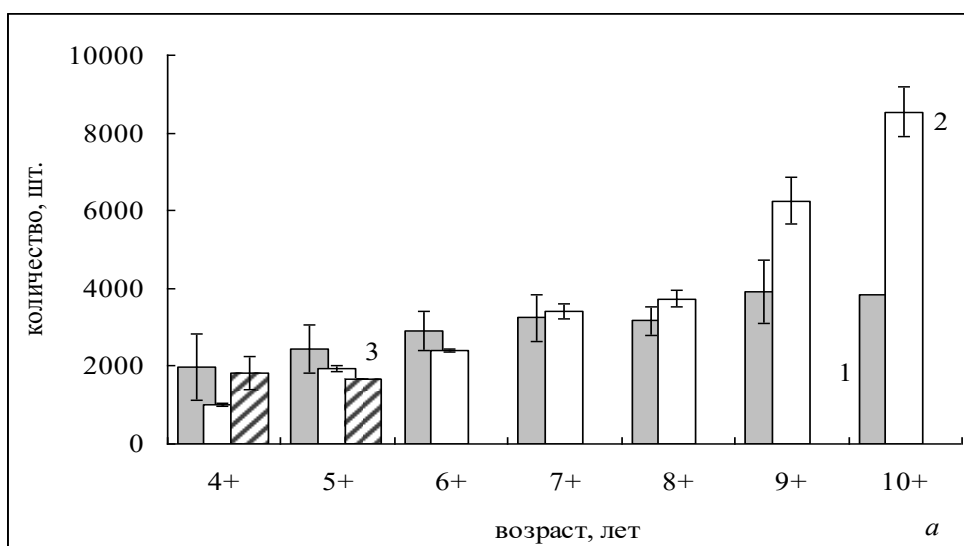


Рисунок 4.15 – Абсолютная (а) и относительная (б) плодовитость малотычинковых сига из оз. Каракуль и Телецкого озера: 1 – плодовитость сига оз. Каракуль, 2– плодовитость сига из Телецкого озера, 3 – плодовитость сига оз. Каракуль (Лобовикова, 1959)

Нерестующая часть популяции представлена рыбами от 4 до 13 лет. Выборка сига из реки Большой Абакан представлена 13 возрастными группами. Абаканский сиг обладает достаточно высоким как линейным, так и весовым ростом. Абсолютная плодовитость у сига из оз. Каракуль не высокая и характерная для всех малотычинковых сига (Рисунок 4.15 а, б). По сравнению с телецким сигом, она несколько выше в младших, но значительно ниже в старших возрастных группах.

Относительная плодовитость у сига оз. Каракуль несколько выше, чем у телецкого сига. В старших возрастных группах различия достоверны. Кривые распределения обычны для сигов, и в целом относительная плодовитость несколько повышается от младших к старшим возрастным группам.

Плодовитость сига из р. Большой Абакан специально не анализировали. Тем не менее, можно утверждать, что она довольно высокая. Исследованная нами самка сига возраста 10+ имела абсолютную плодовитость 12200 икринок, при относительной плодовитости 26 икринки на один грамм тела без внутренностей.

4.2.4 Особенности питания сигов

Изучение содержимого желудков сигов из озера Каракуль показало их значительное отличие по характеру питания от абаканского сига. Взрослые особи сига из оз. Каракуль в течение лета питались планктоном, преимущественно *Daphnia galeata*, доля которой в питании достигала 99.4%. По весу дафнии составляли 88.4%, личинки и куколки сем. Chironomidae – только 1.3 и 9.7%, соответственно (Рисунок 4.16 а). В питании сига из р. Б. Абакан основную долю от общего количества жертв составляли личинки комаров сем. Chironomidae (34.9%), личинки насекомых сем. Ephemeroptera и Trichoptera – 26.1 и 19.8%, соответственно, двустворчатые моллюски класса Bivalvia – 15.1%. По массе преобладали личинки насекомых сем. Ephemeroptera и Trichoptera – 36.4 и 34.8%, соответственно (Рисунок 4.16 а, б). То есть, в питании сига из р. Б. Абакан доминируют бентос, что характерно для рыб, обитающих в условиях реки.

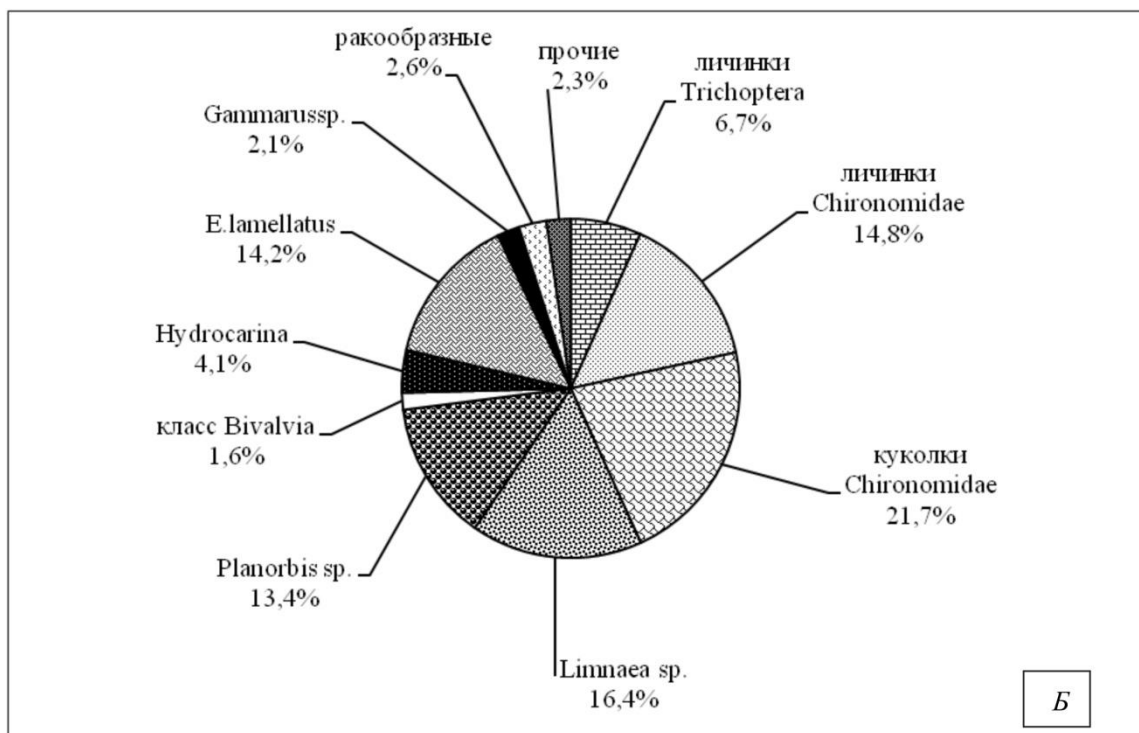
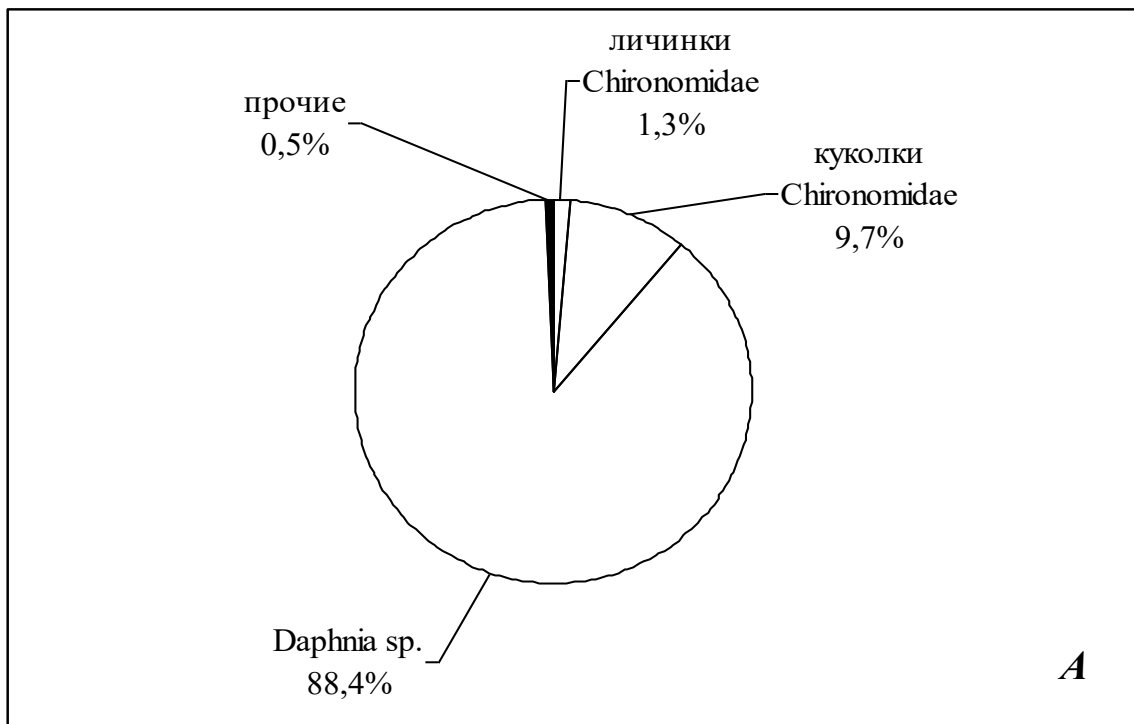


Рисунок 4.16 – Спектры питания сегов. Условные обозначения: А – сиви оз. Каракуль ($n = 24$) (в % от общей массы жертв), Б – сиви р. Большой Абакан ($n = 26$) (в % от общей массы жертв)

4.3 Сиги из водоемов Тоджинской котловины

Сиги из водоемов Тоджинской котловины (кроме Нойон-Хольской популяции) относятся к малотычинковым бентофагам, несмотря на то что, в некоторых озерах в летнее время они переходят на питание планктоном. Нойон-Хольская популяция является среднетычиночной. Все сиги осенне-нерестующие. Нерест сильно растянут, озерно–речные популяции сигов нерестятся в начале сентября, озерные нерестятся позже, в октябре–ноябре. В глубоких озерах текущие самки встречаются до конца февраля.

4.3.1 Морфологическая изменчивость

При обработке и анализе собственных данных по сигам из оз. Тоджа, мы опирались на материалы А.Н. Гундризера (1978), который выделял в озере «высокотельных» озерно-речных и «низкотельных» озерных сигов, различающихся по высоте тела на уровне спинного плавника. В устье р. Азас, где мы отбирали пробы, в сети ловились только высокотельные сиги, которые отличаются от низкотельных и по форме головы (Рисунок 4.17). Низкотельные сиги были обнаружены на мелководных разливах между островами, где он активно питался. По нашим данным, низкотельный озерный сиг из оз. Тоджа имеет достоверно меньшую высоту тела (H), высоту хвостового стебля (h), толщину тела (B), длину рыла (r), но больший диаметр глаза (o) по сравнению с высокотельным озерно-речным сигом. По меристическим признакам озерный и озерно-речной сиги очень незначительно различаются по числу ветвистых лучей в брюшном плавнике (V) и числу жаберных тычинок (*sp.br.*) (Таблица 4.6). Половое созревание сигов из оз. Тоджа наступает в разном возрасте. Озерный сиг созревает в возрасте 4–5 лет при весе от 200 г, тогда как озерно–речной сиг в возрасте 7–8 лет, при весе около 500 г.

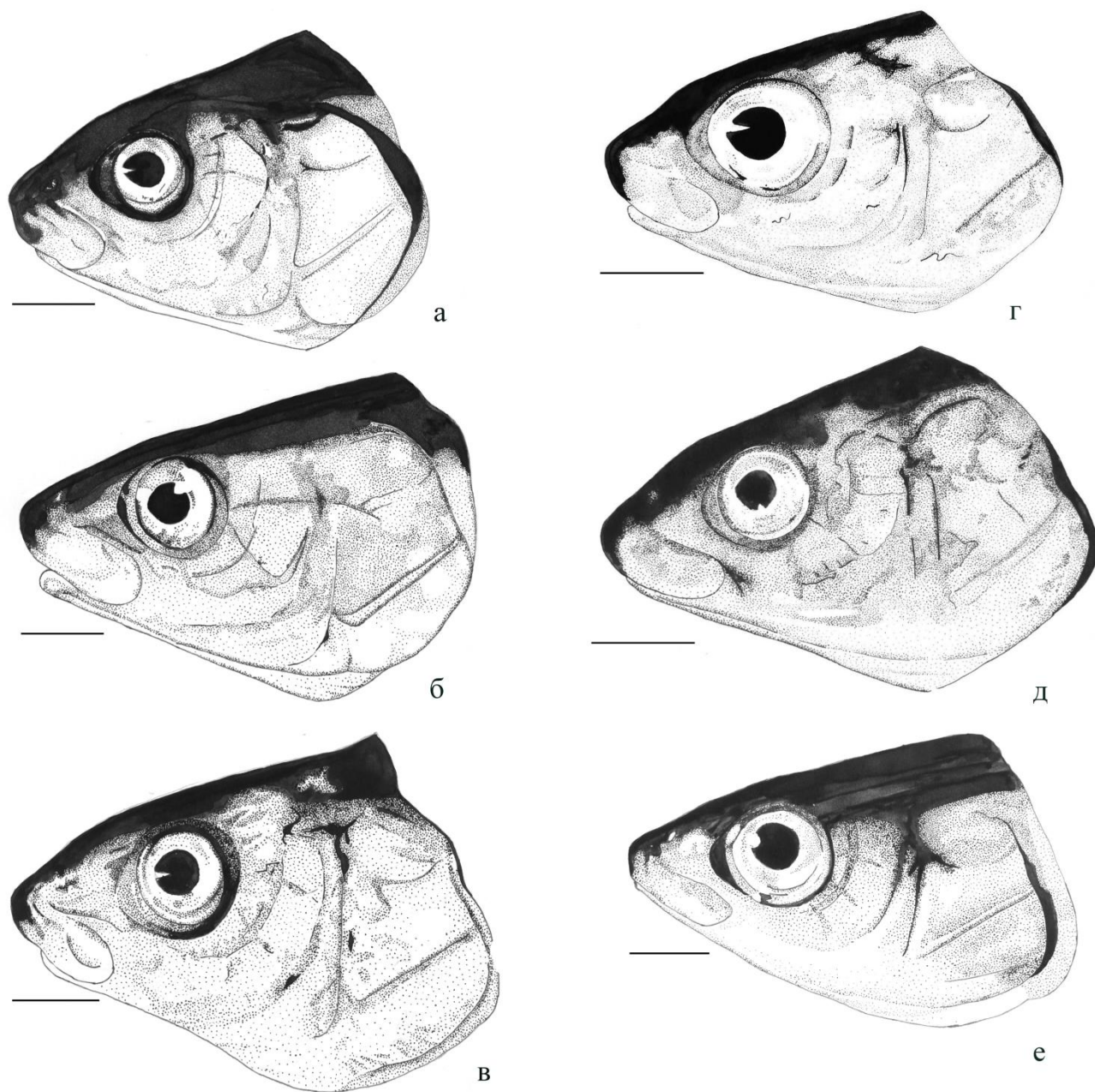


Рисунок 4.17 – Сиги водоемов Тоджинской котловины. а – озерно-речной сиг оз. Тоджа, б – озерный сиг оз. Кадыш, в – речной сиг из р. Б. Енисей, г – озерный сиг из оз. Додот, д – озерно-речной сиг из оз. Додот, е – озерный сиг из оз. Нойон-Холь. (Приложение Б., Рисунок А.3)

Таблица 4.6 – Сравнительная характеристика озерного и озерно-речного сига из оз. Тоджа по морфологическим признакам.

Признаки	Озерные сиги из оз. Тоджа ($n=20$) <i>lim</i> 227–300 мм			Озерно-речные сиги из оз. Тоджа ($n = 28$) <i>lim</i> 290 – 412 мм			p
	$X \pm m$	δ	$CV, \%$	$X \pm m$	δ	$CV, \%$	
1	2	3	4	5	6	7	8
Меристические признаки							
D	3.95±0.09	0.39	9.98	3.97±0.11	0.58	14.53	–
D_l	10.65±0.11	0.49	4.60	10.85±0.12	0.65	5.99	–
P	14.00±0.13	0.56	4.01	14.10±0.10	0.57	4.02	–
V	10.05±0.05	0.22	2.23	10.35±0.09	0.49	4.71	*
A	3.80±0.09	0.41	10.80	3.82±0.07	0.39	10.21	–
A_l	12.30±0.11	0.47	3.82	12.17±0.11	0.61	5.02	–
ll	88.60±0.55	2.44	2.75	89.10±0.49	2.61	2.93	–
$sp.br.$	20.60±0.31	1.39	6.76	21.59±0.23	1.26	5.82	*
В процентах к длине тела по Смитту							
L	93.98±0.20	0.91	0.97	94.27±0.12	0.64	0.68	–
H	21.75±0.23	1.04	4.79	23.08±0.23	1.20	5.21	0.001
h	7.17±0.08	0.37	5.11	7.53±0.08	0.40	5.36	0.010
B	10.55±0.12	0.52	4.90	11.24±0.14	0.73	6.51	0.001
pA	13.16±0.27	1.20	9.11	13.03±0.17	0.87	6.69	–
pD	40.77±0.37	1.66	4.07	40.38±0.30	1.57	3.88	–
lD	11.86±0.16	0.73	6.13	12.13±0.19	1.00	8.23	–
hD	19.54±0.28	1.26	6.43	19.00±0.28	1.49	7.83	–
lA	11.99±0.23	1.04	8.63	11.74±0.14	0.73	6.18	–
hA	14.05±0.21	0.96	6.82	13.70±0.21	1.12	8.14	–
lP	15.73±0.20	0.91	5.81	16.42±0.13	0.67	4.06	0.010
lV	16.46±0.16	0.72	4.35	16.79±0.12	0.62	3.67	–
C	20.50±0.15	0.65	3.16	20.23±0.12	0.66	3.25	–

Продолжение таблицы 4.6

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>r</i>	28.96±0.34	1.52	5.25	31.09±0.41	2.14	6.90	0.001
<i>o</i>	21.57±0.25	1.10	5.09	20.59±0.25	1.30	6.32	0.010
<i>po</i>	51.76±0.43	1.91	3.69	51.79±0.30	1.58	3.06	–
<i>bC</i>	42.66±0.68	3.03	7.10	41.89±0.48	2.54	6.06	–
<i>Ch₁</i>	43.21±0.35	1.55	3.59	44.87±0.73	3.87	8.63	–
<i>Ch₂</i>	61.55±0.53	2.35	3.82	63.30±1.07	5.67	8.97	–
<i>f</i>	25.64±0.43	1.94	7.57	26.99±0.38	2.01	7.46	*
<i>l max</i>	28.73±0.35	1.58	5.49	29.80±0.35	1.85	6.22	–
<i>h max</i>	9.46±0.16	0.70	7.37	9.31±0.17	0.87	9.38	–
<i>l md</i>	37.34±0.50	2.25	6.03	36.19±0.34	1.80	4.99	–

Примечание. *lim* – минимальная и максимальная длины особей сигов по Смитцу; $X \pm m$ – среднее значение \pm ошибка среднего значения; обозначения признаков здесь и в других таблицах даны в тексте; прочерк «–» – различия не достоверны; *CV* – коэффициент вариации; * достоверность $p < 0.05$.

В других озерах, как и в оз. Тоджа, озерные и озерно-речные сиги также значительно различаются по меристическим признакам (Рисунок 4.18, 4.19; Таблица 4.6). Достоверные различия между популяциями выявлены по двум–семи из восьми анализируемых признаков (Таблица 4.8).

При сравнении выборки озерного сига из оз. Тоджа, с выборкой среднетычинкового озерного сига из оз. Нойон-Холь, выявлены достоверные ($p < 0.01$ – 0.001) различия по наибольшему числу признаков – семь. По шести признакам различаются выборки озерных сигов из озер Кадыш и Нойон-Холь. При сравнении выборок озерного сига из оз. Тоджа, с озерным сигом из оз. Кадыш, и озерного сига из оз. Кадыш, с озерно-речным сигом из оз. Борзу-Холь, различия по таким признакам как число жаберных тычинок на первой жаберной дуге и число прободенных чешуй в боковой линии достигают и превышают подвидовой уровень ($CD \geq 1.28$).

Таблица 4.7 – Сравнительная характеристика сигов из озер Тоджинской котловины по меристическим признакам.

Признак	1		2		3		4		5		6		7	
	$X \pm m$	δ	$X \pm m$	δ	$X \pm m$	δ	$X \pm m$	δ	$X \pm m$	δ	$X \pm m$	δ	$X \pm m$	δ
<i>D</i>	4.02±0.02	0.13	4.04±0.04	0.30	4.19±0.08	0.4	3.92±0.08	0.28	–	–	4.00±0.07	0.43	4.00±0.04	0.30
<i>D₁</i>	9.83±0.08	0.60	9.91±0.09	0.60	10.70±0.13	0.67	10.31±0.18	0.63	–	–	10.33±0.08	0.48	10.35±0.09	0.61
<i>P</i>	14.02±0.09	0.66	14.87±0.09	0.63	14.37±0.14	0.74	14.77±0.12	0.44	–	–	14.33±0.11	0.64	14.35±0.09	0.64
<i>V</i>	9.91±0.05	0.34	10.29±0.08	0.51	10.3±0.09	0.47	10.08±0.08	0.28	–	–	10,12±0.09	0.54	10,06±0.05	0.37
<i>A</i>	3.84±0.05	0.37	3.98±0.02	0.15	4.07±0.05	0.27	3.77±0.12	0.44	–	–	3.97±0.05	0.3	3.86±0.05	0.35
<i>A₁</i>	11.88±0.05	0.38	12.58±0.11	0.72	13.15±0.14	0.72	12.69±0.21	0.75	–	1,25	12.58±0.10	0.61	12.71±0.11	0.74
<i>ll</i>	82.90±0.39	2.97	85.62±0.46	3.08	89.44±0.41	2.12	85.46±0.83	2.99	85.86±0.40	2.88	85.39±0.51	1.32	88.22±0.44	2.95
<i>sp.br.</i>	23.10±0.12	0.93	25.13±0.25	1.66	23.04±0.30	1.56	21.85±0.32	1.14	21.51±0.18	1.31	23.85±0.03	1.92	23.65±0.15	1.12

Примечание. 1 – озерный сиг из оз. Кадыш ($n=58$), *lim* 230 – 277 мм, 2– озерный сиг из оз. Нойон-Холь ($n=45$), *lim* 239 – 259 мм, 3 – озерно-речной сиг из оз. Борзу-Холь ($n=28$), *lim* 340 – 465 мм 4 – речной сиг из р. Б. Енисей ($n=13$), *lim* 360 – 512 мм, 5 – речной сиг из р. Хамсара ($n=51$), *lim* 248 – 459 мм , 6 – озерный сиг из оз. Додот ($n=33$), *lim* 220 – 359 мм , 7 – озерно-речной сиг из оз. Додот ($n=57$), *lim* 160 – 448 мм (по сигам оз. Тоджа отдельная таблица).

Таблица 4.8 – Достоверность различий (*t*-критерий) между выборками сигов из озер Тоджинской котловины.

Признак	Выборки													
	1–2	1–3	1–4	1–5	1–6	1–7	1–8	2–3	2–4	2–5	2–6	2–7	2–8	3–4
<i>D</i>	–	–	*	–	–	–	–	–	0.01	–	–	–	–	–
<i>DI</i>	0.001	0.001	–	–	–	0.01	0.001	–	0.001	–	–	0.001	0.001	0.001
<i>P</i>	–	0.001	*	–	–	*	*	0.001	*	–	–	*	0.01	0.01
<i>V</i>	0.001	–	–	–	–	–	–	0.001	0.001	–	–	*	*	–
<i>A</i>	–	0.01	0.01	–	–	–	–	*	0.01	–	–	–	–	–
<i>AI</i>	0.001	0.01	0.001	*	–	0.01	0.001	0.001	0.001	–	–	0.001	0.001	0.01
<i>L.l</i>	0.001	0.001	–	0.001	0.001	0.001	–	0.001	0.001	0.01	0.001	–	0.001	0.001
<i>Sp.br</i>	0.001	0.001	0.001	–	–	0.001	0.001	0.001	–	0.001	0.001	*	0.01	0.001
Признак	Выборки													
	3–5	3–6	3–7	3–8	4–5	4–6	4–7	4–8	5–6	5–7	5–8	6–7	6–8	7–8
<i>D</i>	–	–	–	–	–	–	*	–	–	–	–	–	–	–
<i>DI</i>	–	–	0.001	0.001	–	–	*	*	–	–	–	–	–	–
<i>P</i>	–	–	0.001	0.001	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>V</i>	–	–	–	0.01	–	–	–	*	–	–	–	–	–	–
<i>A</i>	–	–	–	0.01	–	–	–	0.01	–	–	–	–	–	–
<i>AI</i>	–	–	–	–	–	–	*	*	–	–	–	–	–	–
<i>L.l</i>	–	–	0.01	0.001	0.001	0.001	0.001	–	–	–	0.001	0.001	0.001	0.001
<i>Sp.br</i>	0.001	0.001	0.01	0.001	–	0.001	–	*	–	0.001	0.001	0.001	0.001	–

Примечание. 1– озерный и озерно-речной сиг из оз. Тоджа; 2 – озерный сиг из оз. Кадыш 3 – озерный сиг из оз. Нойон-Холь; 4 – озерно-речной сиг из оз. Борзу-Холь; 5 – речной сиг из р. Б. Енисей; 6 – речной сиг из р. Хамсара; 7– озерный сиг из оз. Додот; 8 – озерно-речной сиг из оз. Додот.

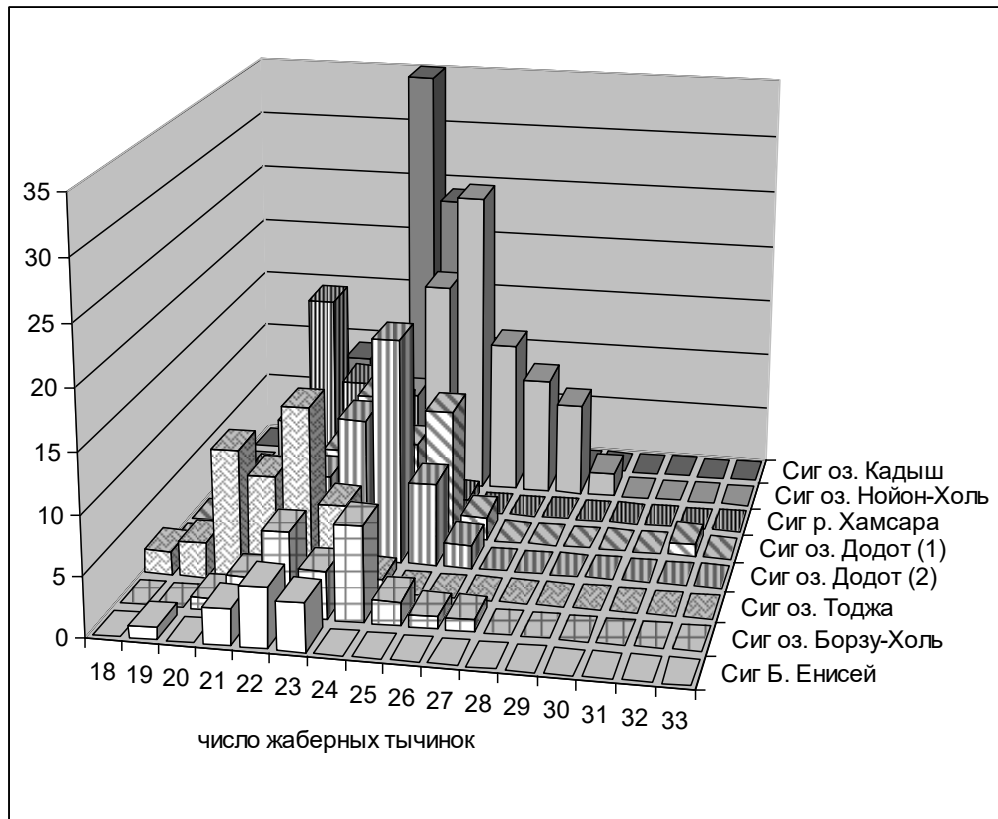


Рисунок 4.18 – Число жаберных тычинок в различных популяциях сигов из водоемов Тоджинской котловины

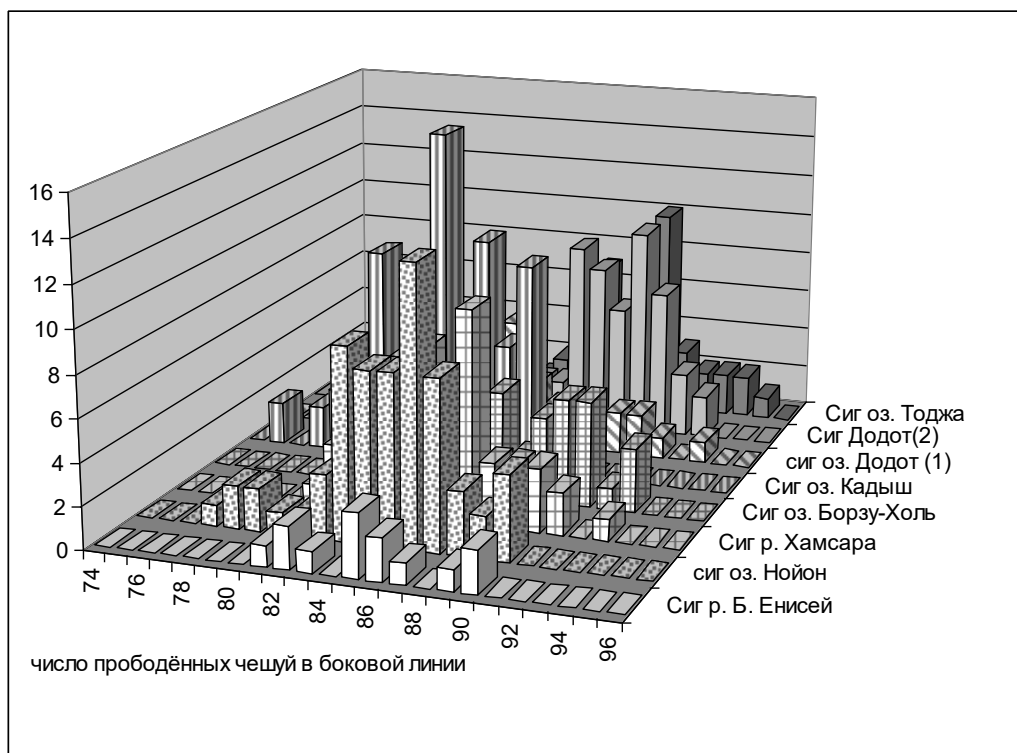


Рисунок 4.19 – Число прободенных чешуй в боковой линии у сигов из водоемов Тоджинской котловины

В пространстве впервой и второй главных компонент большинство выборок сигов озер Тоджинской котловины достоверно отличаются друг от друга (Рисунок 4.20, таблица. 4.9). При сравнении выборок озерного сига из оз. Тоджа с озерным сигом из оз. Кадыш, озерного сига из оз. Нойон-Холь с озерно-речным сигом из озер Борзу-Холь и Шурам-Холь, озерно-речного сига из озер Борзу-Холь и Шурам-Холь с речным сигом из р. Большой Енисей по второй главной компоненте достоверных различий не обнаружено. Изменчивость сигов по первой компоненте распределилась согласно экологии популяций, от максимально озерных сигов из оз. Кадыш до сигов из р. Б. Енисей (Рисунок 4.20).

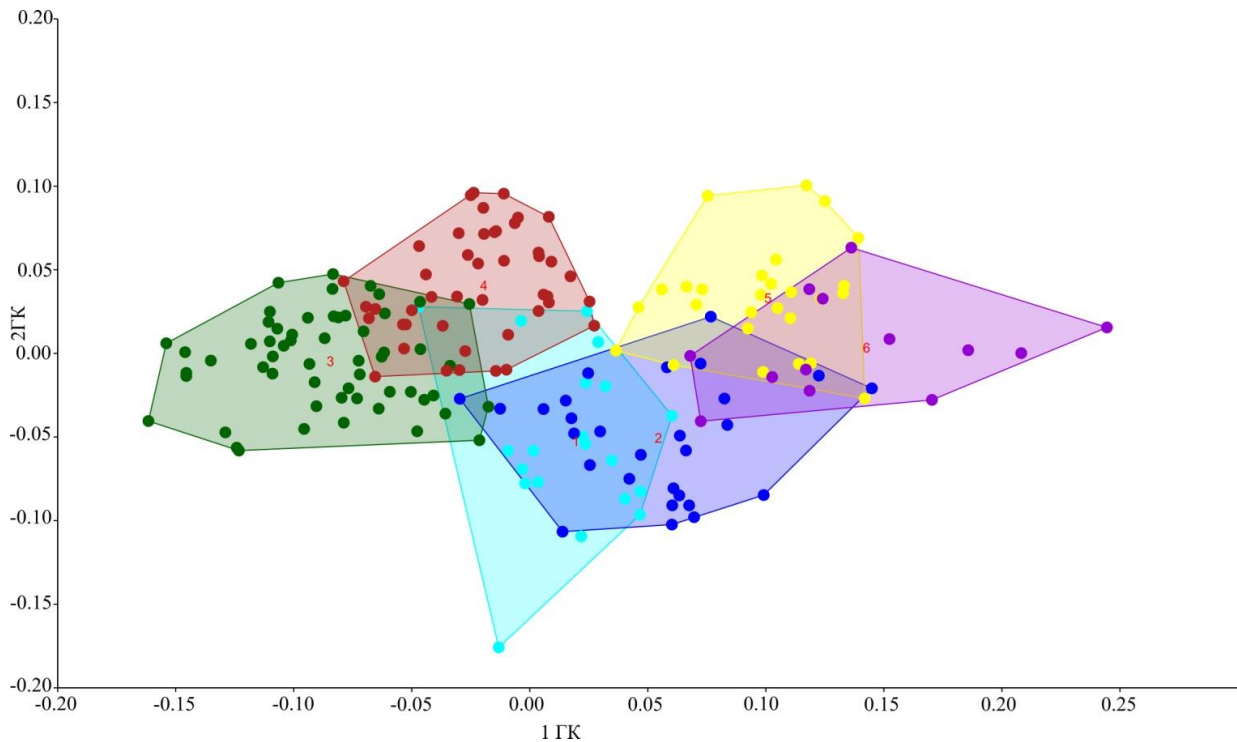


Рисунок 4.20 – Расположение выборок сигов в пространстве 1и 2 главных компонент по пластическим признакам (1 – озерный сиг из оз. Тоджа, 2 – озерно-речной сиг из оз. Тоджа, 3 – озерный сиг из оз. Кадыш, 4 – озерный сиг из оз.

Нойон-Холь, 5 – озерно-речной сиг из оз. Борзу-Холь, 6 – речной сиг из р. Б. Енисей)

Выборки озерного сига из оз. Кадыш и озерного сига из оз. Нойон-Холь, озерного сига из оз. Кадыш и озерно-речного сига из оз. Борзу-Холь, озерного сига из оз. Нойон-Холь различаются друг от друга.

Таблица 4.9 – Вклады пластических признаков различных популяций сигов из озер Тоджинской котловины в главные компоненты (1–2).

Признаки	Главные компоненты	
	1ГК	2ГК
<i>H</i>	0.33	0.08
<i>h</i>	0.32	-0.02
<i>pA</i>	-0.19	0.60
<i>pD</i>	-0.09	0.43
<i>lD</i>	0.41	-0.20
<i>hD</i>	0.18	-0.10
<i>lA</i>	0.27	0.40
<i>hA</i>	0.14	-0.07
<i>aO</i>	-0.02	-0.02
<i>O</i>	-0.54	-0.07
<i>pO</i>	-0.02	-0.12
<i>C</i>	-0.11	-0.09
<i>bC</i>	-0.02	-0.01
<i>Ch1</i>	-0.08	-0.13
<i>Ch2</i>	-0.06	-0.07
<i>f</i>	0.09	-0.14
<i>lm</i>	-0.14	0.05
<i>m</i>	-0.15	-0.38
<i>lmd</i>	-0.31	-0.13
Собственное значение. %	37.12%	12.51%

Примечание. Жирным шрифтом выделены максимальные вклады признаков.

Многомерный дисперсионный анализ, проведенный по пластическим признакам показал, что все выборки достоверно отличаются друг от друга (Wilk's $\lambda = 0.01306$. $F = 12.52$. $df1 = 95$. $df2 = 865$. $p < 0.001$). Попарное сравнение подтвердило ($p > 0.001$) выявленные различия. Максимальный отрицательный вклад в первую главную компоненту внесли диаметр глаза (o), длина нижней челюсти длина нижней челюсти (lmd); максимальный положительный вклад внесли высоты тела (H) и высота хвостового стебля (h), длина и высота спинного плавника (lD , hD). (Таблица 4.9).

5.3.2 Размерно-возрастная структура популяций, темп роста

Согласно полученным данным. 14 возрастных групп представляют популяции сига в озерах Тоджинской котловины (Рисунок 4.21). Сиги из озер Нойон-Холь и Кадыш характеризуются в среднем меньшими линейными размерами, чем сиги из озер, расположенных в нижнем течении рек. Им свойственна меньшая скорость роста, чем озерно-речным сигам из озер Тоджа и Борзу-Холь и сигам из р. Большой Енисей (Рисунок 4.21). Медленнорастущие и короткоцикловые сиги, типа каракульского сига или сига Правдина в озерах Тоджинской котловины в настоящее время не обнаружены.

4.3.3 Особенности питания сигов из водоемов Тоджинской котловины

Сиг с полунижним и нижним ртом из оз. Нойон-Холь в летний период питался преимущественно личинками и куколками комаров сем. Chironomidae и рачком *Daphnia galeata* Sars – от общего количества жертв на их долю приходилось 56.2 и 35.3 %. соответственно (Рисунок 4.22 а). Кроме этого. в питании сига из оз. Нойон-Холь встречались *Eurycercus lamellatus* (O.F. Müller) (4.6 %). моллюски (2.3 %) и *Bythotrephes longimanus* Leydig (1.1 %). Доля остальных жертв была незначительной – 0.2 %. Основной вклад в общую массу

кормовых объектов сига из оз. Нойон-Холь вносили личинки и куколки хирономид – 62.5 % (Рисунок 4.22б). В содержимом желудков сига из оз. Борзу-Холь ($n = 11$) преобладал ветвистоусый рачок *E. lamellatus* – 47.6 % от общего

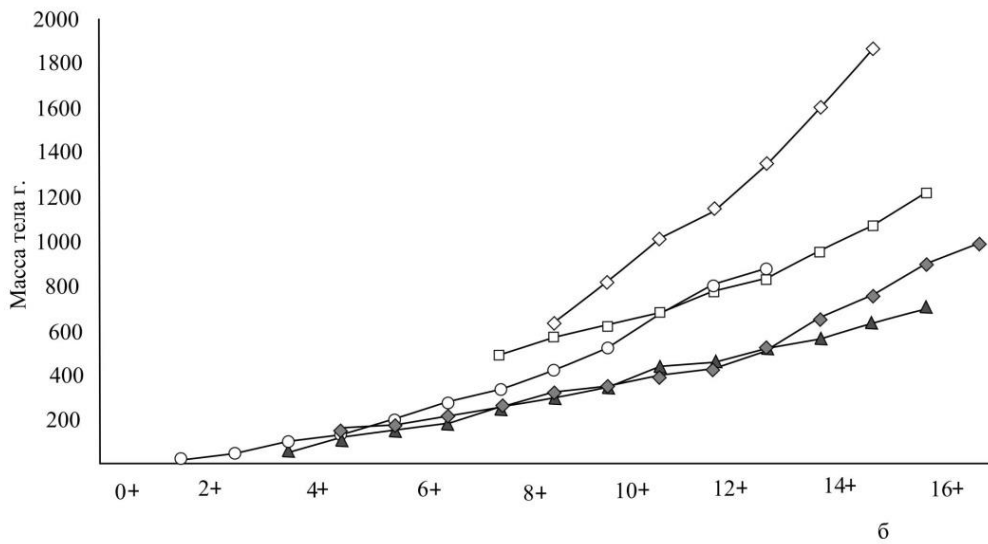
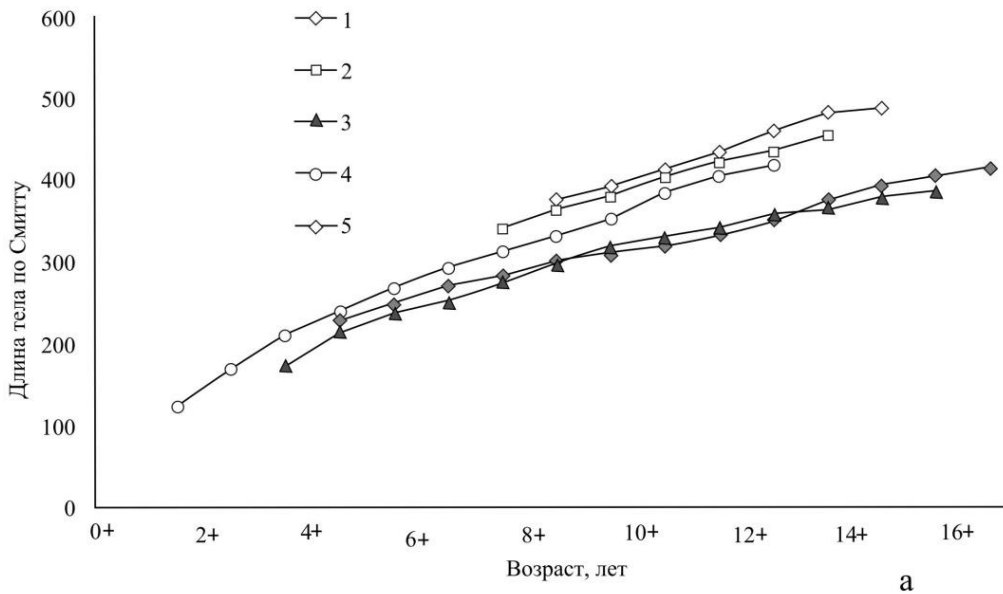
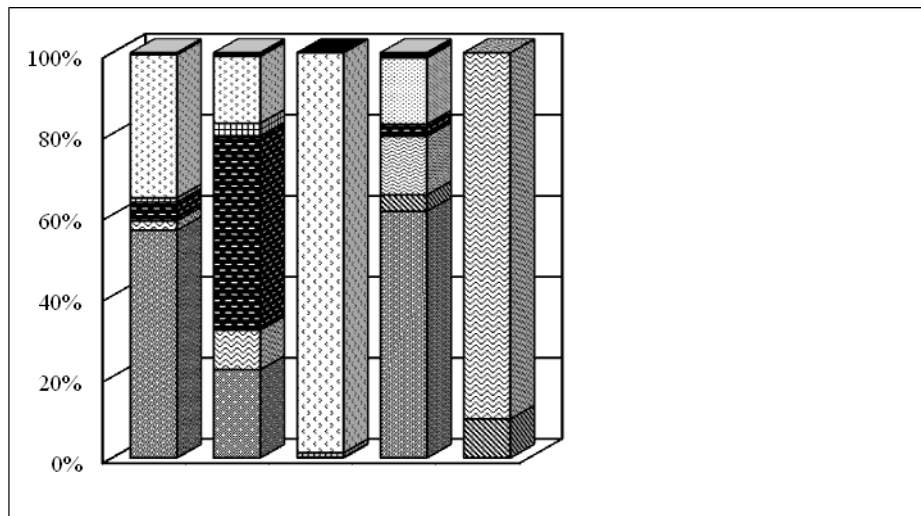
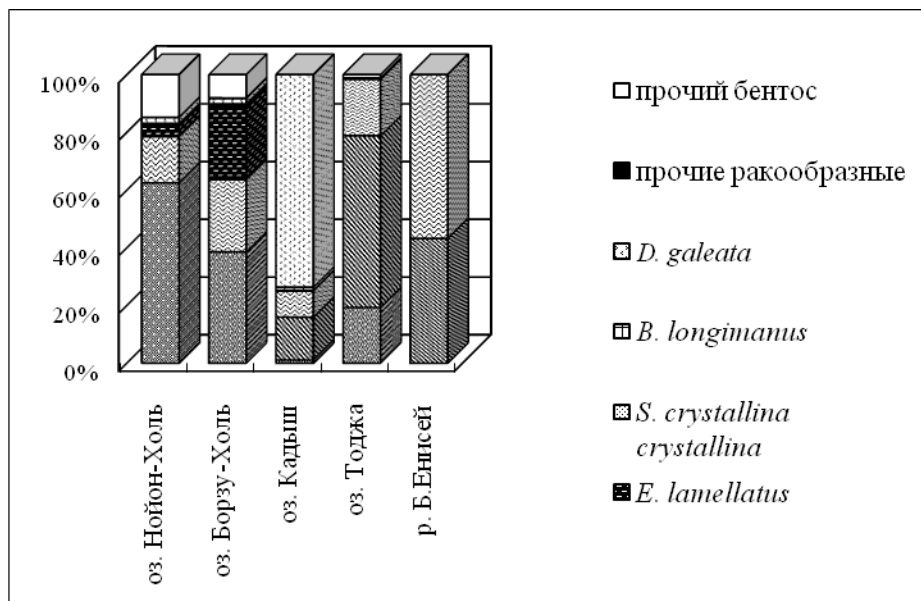


Рисунок 4.21 – Кривые линейного роста (а) и роста массы сигов (б) из водоемов: 1 – оз. Нойон-Холь ($n = 45$); 2 – оз. Борзу-Холь ($n = 28$); 3 – оз. Кадыш ($n = 58$); 4 – оз. Тоджа ($n = 48$); 5 – р. Большой Енисей ($n = 13$)

количества жертв. Доля личинок и куколок сем. Chironomidae и дафний составляла 21.8 % и 16.5 %, соответственно. Также в содержимом желудков были



а



б

Рисунок 4.22 – Спектры питания сига: а – в % от общего количества жертв; б – в % от общей массы жертв

зарегистрированы моллюски (9.8 %) и *B. longimanus* (3.5 %). По массе в пищевом комке сига из оз. Борзу-Холь преобладали личинки и куколки хирономид – 38.6 %, на долю моллюсков и эврицеркуса приходилось примерно по 25.0 %. Сиг из оз. Кадыш ($n = 42$) главным образом потреблял дафнию, доля которой составила 98.7 % от общего количества жертв и 73.6 % от общей массы (Рисунок 4.22б).

Доля прочих организмов не превышала 1.1 %. На втором месте по массе стояли личинки ручейников – 14.8 %. В питании сига из оз. Тоджа ($n = 24$) доминировали личинки и куколки хирономид – 60.9 % от общего количества жертв во всех проанализированных желудках. Значительную долю в содержимом желудков сига составляли ветвистоусый рачок *Sida crystallina crystallina* (O.F. Müller) (16.4 %), моллюски (14.5 %), личинки отр. Trichoptera (4.1 %) и *E. lamellatus* (3.0 %). По массе доминировали личинки ручейников – 59.6 %, доля личинок хирономид и моллюсков была практически одинаковой – 19.3 и 19.5 %. Речной сиг из верхнего течения р. Большой Енисей ($n = 11$) питался преимущественно моллюсками – 90.4 % от общего количества жертв, кроме них отмечены личинки сем. Trichoptera (9.6 %). Масса этих кормовых объектов в пищевом комке различалась незначительно – 56.8 и 43.2 % соответственно.

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

Анализ изменчивости фрагмента генов 16S RNA–tRNA-Leu–ND1–tRNA-Ile–tRNA-Gln мтДНК сигов из водоемов среднего и Б. Енисея показал, что наибольшая изменчивость сосредоточена в гене ND1 мтДНК. Среди исследованных популяций сига из оз. Каракуль бассейна р. Б. Абакан и оз. Кадыш бассейна Б. Енисея имеют самые низкие общие генетические характеристики (Таблица 4.10). Самые высокие характеристики имеют популяции речных сигов, по которым идет расселение различных форм/видов. Значения F_{ST} при всех попарных сравнениях были как относительно низкими, так и высокими (0.2791–0.7952). Самые высокие значения F_{ST} зарегистрированы при попарном сравнении сигов из оз. Каракуль и р. Абакан с разными гаплогруппами сигов водоемов Тоджинской котловины. Высокие значения F_{ST} обнаружены так же при сравнении хорошо изолированных озер Кадыш и Каракуль. Кадыш и сигов из рек Хамсара и Б. Енисей. При этом высокие различия были достоверны, что указывает на

довольно длительную географическую изоляцию сравниваемых популяций. Низкое значение F_{ST} при сравнении сигов р. Абакан и Каракуль свидетельствует о гибридизации сигов в этом регионе.

Таблица 4.10 – Полиморфизм последовательностей фрагмента 16S rRNA–tRNA-Leu–ND1–tRNA-Ile–tRNA-Gln мтДНК сигов бассейна р. Абакан и водоемов Тоджинской котловины.

Популяции	Локус	bp	n	h	H_d	S	π	K
1.оз. Каракуль	16S rRNA	735	11	2	0.182	1	0.00025	0.182
	tRNA-Leu	75	11	1	0.000	0	0.00000	0.000
	ND1	975	11	2	0.182	1	0.00019	0.182
	tRNA-Ile	72	11	1	0.000	0	0.00000	0.000
	tRNA-Gln	68	11	1	0.000	0	0.00000	0.000
	Complete region	1929	11	2	0.345	1	0.00019	0.364
2.р.Абакан	16S rRNA	735	24	2	0.100	1	0.00140	0.100
	tRNA-Leu	75	24	1	0.000	0	0.00000	0.000
	ND1	975	24	10	0.879	13	0.00369	3.595
	tRNA-Ile	72	24	2	0.337	1	0.00445	0.337
	tRNA-Gln	68	24	2	0.268	1	0.00383	0.268
	Complete region	1929	24	13	0.909	16	0.00195	3.754
3. Озера Тоджинской котловины	16S rRNA	735	30	5	0.253	5	0.00045	0.333
	tRNA-Leu	75	30	1	0.000	0	0.00000	0.000
	ND1	975	30	6	0.662	7	0.00136	1.322
	tRNA-Ile	72	30	1	0.000	0	0.00000	0.000
	tRNA-Gln	68	30	2	0.186	1	0.00266	0.186
	Complete region	1929	30	12	0.818	13	0.00950	1.841
4.р. Хамсара, Б. Енисей	16S rRNA	735	20	1	0.000	0	0.00000	0,000
	tRNA-Leu	75	20	1	0.000	0	0.00000	0.000
	ND1	975	20	7	0.826	8	0.00227	2.211
	tRNA-Ile	72	20	2	0.100	1	0.00135	0.100
	tRNA-Gln	68	20	1	0.000	0	0.00000	0.000
	Complete region	1929	20	18	0.842	9	0.00120	2.311
5. оз. Нойон-Холь	Complete region	1929	2	2	1.000	2	0.00104	2.000
6. оз. Тоджа (1)	Complete region	1929	5	5	1.000	3	0.00083	1.600
7. оз. Тоджа (2)	Complete region	1929	2	1	-	2	-	-
8. оз. Борзу-Холь	Complete region	1929	1	-	-	1	-	-
9. оз. Кадыш	Complete region	1929	10	4	0.533	4	0.00050	0.656
10. р. Додот	Complete region	1929	10	6	0.867	11	0.00173	3.333
11. р. Хамсара	Complete region	1929	18	8	0.843	8	0.00108	2.074
12.р. Б. Енисей	Complete region	1929	2	2	1.000	4	0.00207	4.000

Примечание: (n) – размер выборки. число полиморфных (сегрегирующих) сайтов (S), число гаплотипов (h), разнообразие гаплотипов (H_d), нуклеотидное

разнообразии (π), среднее число нуклеотидных различий (k). Малочисленные выборки и выборки сигов с общей экологией объединили между собой. Более низкие значения F_{ST} при сравнении различных групп сигов с сигами р. Абакан (чем с сигами оз. Каракуль) указывает на неоднородность абаканской популяции сигов. Данный факт подтверждается с помощью медианных сетей.

Несмотря на то, что значения F_{ST} между выделенными гаплогруппами не высокие, тем не менее, они указывают на вторичный контакт различных филогенетических линий в недавнем прошлом (Таблица 4.11). Об этом также может свидетельствовать и высокое число гаплотипов в изучаемых группах сигов. При этом самое высокое число гаплотипов зарегистрировано только для совокупных выборок сигов из озер Тоджинской котловины и из оз. Каракуль и р. Большой Абакан. В выделенных нами группах число гаплотипов не превышало четырех, но для группы Абакан-Енисей оно было довольно высоким – 18. При этом для всех групп (кроме сигов из оз. Каракуль) зарегистрированы высокие значения разнообразия гаплотипов при низких значениях разнообразия нуклеотидов. Такое сочетание может свидетельствовать о быстром росте популяции из одной древней, характеризующейся низким эффективным размером при условии достаточного времени для восстановления разнообразия гаплотипов посредством мутаций в течение короткого периода времени (Avice. 2000). Низкие значения разнообразия гаплотипов при низких значениях нуклеотидного разнообразия, которые отмечены для сигов оз. Каракуль. Кадыш. являются доказательством того, что эта митохондриальная линия сигов претерпела длительный, или жесткий отбор посредством эффекта бутылочного горлышка (эффект основателя) в недавнем геологическом прошлом (Рисунок 4.8).

Таблица 4.11 – Попарные значения (F_{ST}) для выделенных гаплогрупп сигов по фрагменту генов 16S RNA–tRNA-Leu–ND1–tRNA-Ile–tRNA-Gln мтДНК.

Популяция	Гаплогруппы						
	1	2	3	4	5	6	7
1. р. Абакан	0	0.2773	0.3408	0.1743	0.2138	0.2564	0.3448
2. оз. Каракуль		0	0.7952	0.4839	0.6097	0.7711	0.7994
3. оз. Нойон. Борзу-Холь			0	0.197	0.1001	0.0222	0.0784
4. оз. Додот				0	0.0324	0.0324	0.1975
5. р. Енисей. Хамсара					0	0.0279	0.0897
6. оз. Кадыш						0	0.0967
7. оз. Тоджа							0

Примечание: Достоверность оценена на основе 1000 псевдорепликаций. $p < 0.05$.

Шрифтом выделены достоверные значения.

Данные тестов на селективную нейтральность в исследуемых группировках имеют в основном недостоверные отрицательные значения, что указывает на избыток редких мутаций в анализируемых популяциях, что согласуется с моделью популяционного роста (Таблица 4.12). Распределение попарных нуклеотидных различий в каждой популяции неодинаково (Рисунок 4.9). Для популяций из оз. Каракуль и речных сигов бассейна р. Б. Енисей и Хамсара наблюдаемое соответствует ожидаемому (Рисунок 4.9 г. е). Наибольшее расхождение между ожидаемыми и наблюдаемыми попарными нуклеотидным различиями отмечено в случае абаканской, додотской и кадышской популяций. В этих водоемах в настоящее время наблюдается проникновение дистантных популяций сигов байкальского и ленского происхождения. Значительные расхождения между ожидаемым и наблюдаемым характером распределений указывают на более высокую гетерогенность исследуемых популяций. Что связано, прежде всего, с процессами интрогрессивной гибридизации.

Таблица 4.12 – Тест на нейтральность для изучаемых популяций сигов по фрагменту генов 16S RNA–tRNA-Leu–ND1–tRNA-Phe–tRNA-Gln мтДНК.

Популяции/формы	Fu's F_S	Tajima's D
1. <i>C. l. pidschian</i> (оз. Каракуль)	-1.246*	-1.430*
2. <i>C. l. pidschian</i> (р. Абакан)	-4.127*	-6.629
3. <i>C. l. pidschian</i> (оз. Нойон-Холь. Борзу-Холь)	-0.887	-0.710
4. <i>C. l. pidschian</i> (оз. Додот)	-0.564	-0.639
5. <i>C. l. pidschian</i> (р. Енисей, Хамсара)	-0.377	-2.639
6. <i>C. l. pidschian</i> (оз. Кадыш)	-0.971	-1.245
7. <i>C. l. pidschian</i> (оз. Тоджа)	-2.658**	0.050

Примечание. * $p < 0.05$. **0.01 Популяции из оз. Нойон-Холь и Борзу-Холь объединены по причине тесного соседства и небольшой выборки.

4.3.5 Генетическая изменчивость сигов Алтае-Саянской горной страны

В медианных сетях, построенных для различных выборок сигов водоемов Алтае-Саянской горной страны, отчетливо видно доминирование нескольких центральных гаплотипов (Рисунок 4.8). Кроме основных гаплотипов в сети присутствует и значительное число минорных гаплотипов, которые отстоят от центрального, на один, редко два мутационных шага. В целом гаплогруппа характеризуется сложной структурой гаплотипической сети, наличием большого числа звездообразных структур и альтернативных связей разной длины, которые возникают в результате обратных или параллельных мутаций. Такая структура свидетельствует о длительной эволюции объединенных в нее популяций сигов в достаточно изменчивых условиях, при частых изменениях численности, и/или при наличии множества смежных рефугиумов существовавших одновременно. Преобладание центрального гаплотипа предполагает, что он, с высокой вероятностью, является предковым. Отчетливая звездообразная структура сети характерна для популяций, прошедших в недавнем прошлом через «бутылочное горлышко» с быстрой последующей экспансией, о чем свидетельствует высокая степень фиксации редких вариантов (Depaulis, 2003). Структура медианной сети сигов водоемов Тоджинской котловин несколько проще и представлена несколькими тесно связанными звездообразными структурами с большим числом минорных гаплотипов. Данный факт говорит о недавнем значительном сокращении численности сигов до минимума и дальнейшей демографической экспансией. По всей видимости, во время последнего оледенения в пределах Тоджинской котловины существовало несколько рефугиумов, в которых сформировались сиги разных филогенетических линий. Наиболее разнокачественные гаплотипы сигов обнаружены в р. Б. Абакан. Их присутствие наблюдается как в «Телецкой», так и в «Тоджинской» гаплогруппе. В то же время «Тоджинские» и «Телецкие» гаплогруппы хотя и находятся в тесной связи, но не идентичны друг другу.

Распределение гаплотипов сигов водоемов Тоджинской котловины не однотипно. Особенно хорошо различаются распределения гаплотипов сигов из оз.

Каракуль и гаплотипов сигов среднего течения р. Абакан, и озер Додот и Кадыш, что подтверждает расселение сигов дистантных гаплогрупп.

5.3.6 Изменчивость фрагмента ITS1

При анализе изменчивости фрагмента ITS1 у сигов из оз. Каракуль обнаружено, что все они ($n = 12$) идентичны и имеют в составе ITS1 тандем из трех одинаковых блоков длиной 66 н.п. В р. Большой Абакан обнаружены сиги как с двумя (4 экз.), так и с тремя идентичными блоками ($n = 19$). Кроме р. Большой Абакан, образцы сигов с двумя тандемными блоками выявлены в среднем течении р. Хамсара ($n = 30$). Исследование сигов из Телецкого озера и из озер Тоджинской котловины показало, что они имеют в составе фрагмента ITS1 тандем из трех идентичных блоков (Бочкарев и др., 2017) (Приложение В. №18,19, 61-69,72,73).

5.3.7 Миграции пыжьяновидных сигов в междуречье рек Обь и Енисей

Генетический анализ, проведенный на основе фрагмента генов 16S RNA–tRNA-Leu–ND1–tRNA-Ile–tRNA-Gln показал, что гаплотипы сигов бассейна р. Енисей проникали в водоемы бассейна р. Обь, что хорошо соотносится с историей крупных озер Тоджинской котловины. В среднем течении р. Енисей (бассейн р. Абакан) обнаружены гаплотипы сигов из бассейна р. Обь (Рисунок 4.8).

5.4 Заключение к главе

При сравнительном изучении меристических признаков различных популяций сигов из Телецкого озера и водоемов верхнего течения р. Енисей и бассейна р. Большой Енисей обнаружено, что в регионе в основном обитают малотычинковые сиги бентофаги. К группе среднетычинковых сигов планктофагов относится только сиг Правдина из Телецкого озера бассейна р. Обь. Во всех

речных бассейнах присутствуют как озерные, так и озерно-речные популяции малотычинковых сигов. Все изученные популяции/формы сигов можно разделить на две большие группы, многочешуйчатые и малочешуйчатые. Которые, судя по распределению данного признака в водоемах Сибири, имеют различное происхождение. Многочешуйчатые сиги в Сибири обитают только в бассейне оз. Байкал и Байкальской Рифтовой Зоне. Которая в последний геологический период оказывает значительное влияние на структуру и население рыб бассейна р. Енисей (Рисунок 3.6).

Среднетычинковый сиг Правдина обитает только в Телецком озере. Это хорошо отличающийся от малотычинковых сигов планктофаг, имеющий незначительные размеры и оригинальный морфологический облик (Приложение Б. Рисунок 2). Ни в бассейне р. Абакан, ни в Тоджинской котловине бассейна р. Енисей подобные формы сигов пока не обнаружены (Приложение Б. Рисунок 3-6). Хотя в Додотских озерах (бассейн р. Хамсара) нами был обнаружен внешне не отличимый от основной массы сигов сиг с 32 тычинками на жаберной дуге. Данный факт указывает на то, что вероятно в этих озерах в недавнем прошлом обитала (или ограниченно обитает) среднетычинковая форма сигов.

Геометрический анализ, проведенный для некоторых костей черепа симпатрических сигов Телецкого озера, подтвердил значительные морфологические различия между сигами, в том числе и на функциональном уровне. В то же время нужно отметить что, полученный нами результат, является избыточным в отношении решаемых нами задач. *В связи с чем, в дальнейшей работе мы ограничимся применением анализов, реализованных на основе классических промеров и методов.*

Молекулярно генетический анализ выявил сложную структуру сигов из верхнего течения рек Обь и Енисей. Вероятно последний ледниковый период, обские и енисейские сиги переживали в разных рефугиумах. На что указывает наличие нескольких звездообразных паттернов, незначительно удаленных друг от друга. Увеличение генетической выборки сигов из Телецкого озера позволило обнаружить удаленные на несколько нуклеотидных замен, возможно

видоспецифичные сигу Правдина гаплотипы.

На основании трехблочной структуры фрагмента ITS1 ядерной ДНК можно утверждать что, сиги из Телецкого озера и большинства озер Тоджинской котловины, а так же оз. Каракуль изначально имеют общее происхождение (Бочкарев и др., 2017). К такому же выводу пришел Д.В. Политов (2010) на основе *аллозимного анализа* анализируя Телецкие и Тоджинские группировки сигов. Анализ ITS1 фрагмента ядерной ДНК указывает нам на то, что в настоящее время происходит наступление восточносибирских (ленских) сигов в водоемы бассейна верхнего и среднего течения р. Енисей.

На основании молекулярно генетических исследований сигов бассейна Обь и Енисей можно утверждать, что в постледниковый период осуществлялись не только долготные, но и широтные перемещения сигов (Vochkarev *et al.*, 2021). Водоемы Тоджинской котловины значительный период времени были изолированы от среднего и нижнего течения р. Енисей, поэтому миграции возможности сигов были ограничены. В верхнем течении реки Б. Енисей расселение, вернее всего, имело направленный характер, от верхних водоемов к водоемам находящимся ниже по течению (в связи с завалом на р. Б. Енисей) (Аржанников, 2000). В связи с чем, озера Тоджинской котловины стали доступны для миграций рыб с севера только в последние 3–5 тыс.л. Исходя из этого очевидно, что гибридизация сигов Тоджинской котловины и мигрантов байкальского происхождения еще не охватывает удаленные от основного русла водоемы. Этот вывод хорошо иллюстрируется по основе распределения числа жаберных тычинок, прободенных чешуй в боковой линии и разноразмерных фрагментов ITS1 ядерной ДНК (Бочкарев, Зуйкова, 2009, 2010; Vochkarev *et al.*, 2011; Бочкарев и др., 2017).

ГЛАВА 5 МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СИГОВ БАУНТОВСКОЙ СИСТЕМЫ ОЗЕР БАССЕЙНА Р. ВИТИМ

В Сибири наибольшее число форм/видов сигов обнаружено в Баунтовской системе озер бассейна р. Лена (Рисунок 5.1). В них обитают по разным источникам до 8 форм/видов сигов различного таксономического уровня. В водоемах обитают осенне-нерестующие и весенне-нерестующие, малотычинковые и среднетычинковые сиви. По числу прободенных чешуй сигов из озер Баунт и Доронг можно отнести к малочешуйчатым, а сигов из оз. Большие и Малые Капылюши этой же системы озер к многочешуйчатым (Калашников, 1978; Скрябин, 1979). Сиви в этих озерах характеризуются простой популяционной структурой. Во всех водоемах обитают в основном озерные популяции сигов, и только в оз. Баунт обитает озерно-речная популяция сигов. По причине того, что озера Доронг, Большие и Малые Капылюши сливаются в оз. Баунт через реки Точа и Ципикан, то время от времени в нем встречаются все формы/виды сигов, обитающие в Баунтовской системе озер. Так, Г.Л. Карасевым (1987) на основании данных А.Г. Скрябина в оз. Баунт описан новый вид – *S. skrjabini*, который по меристическим признакам хорошо подходит под описание малотычинкового сига из оз. Б. Капылюши. Однако, за все время, которое мы посвятили изучению сигов оз. Баунт (2010–2013, 2020, 2021 годы), эта форма сига нами в оз. Баунт не была обнаружена. В то же время был обнаружен среднетычинковый малочешуйчатый сиг, по морфологическим характеристикам идентичный сигу из оз. Доронг, который ранее в озере Баунт не обнаруживался (Vochkarev et al., 2013). На основании встречаемости в озере Баунт различных форм/видов сигов мы будем рассматривать все озера как систему, в которой миграции сигов возможны почти во всех направлениях.

При изучении сигов Баунтовской системы озер, среди первоочередных, встает вопрос о времени нереста той или иной формы/вида. На данный вопрос

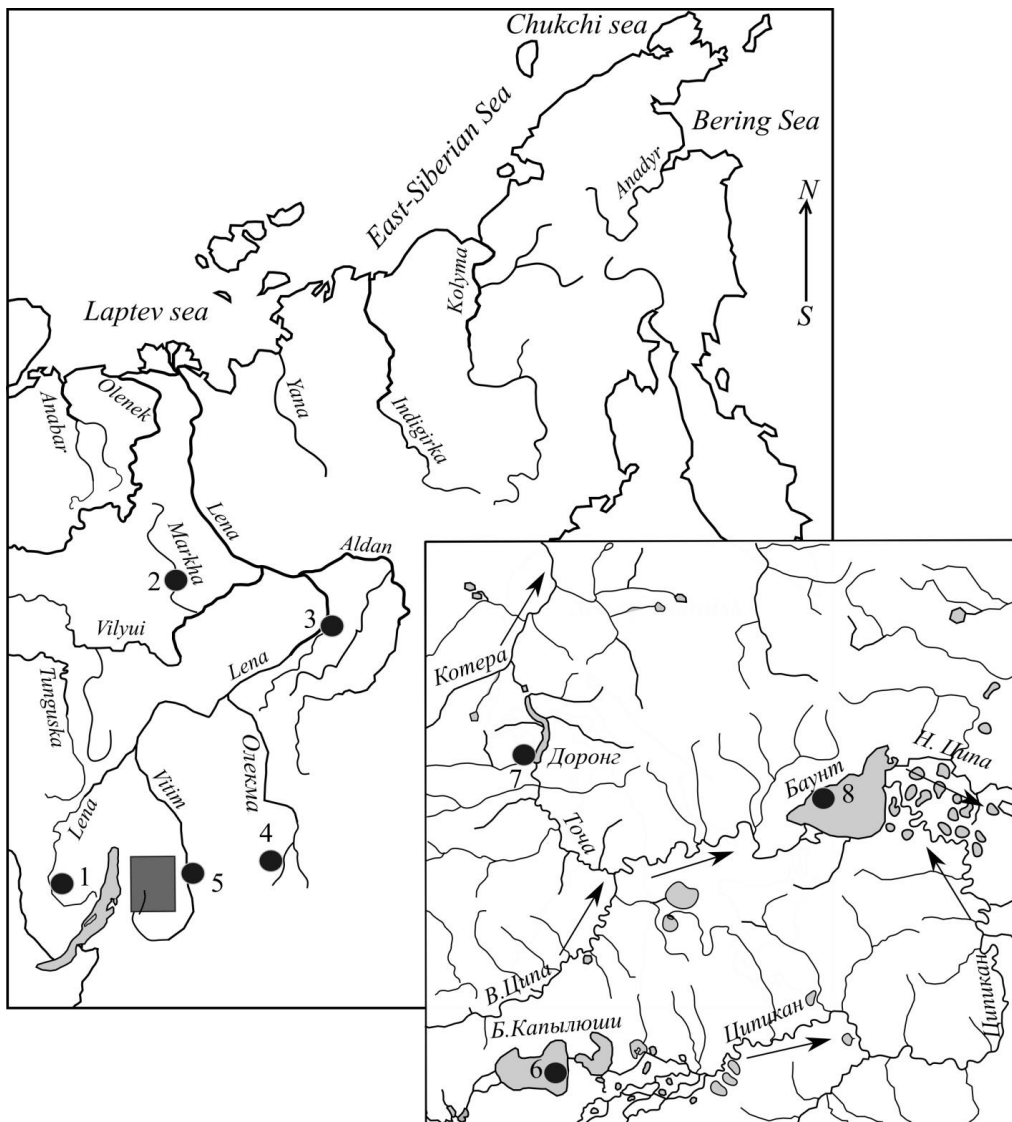


Рисунок 5.1–Места лова сигов в бассейне р. Лена.6-8 места лова рыб. 1-5 дополнительный материал

существуют различные взгляды (Карасев, 1987; Мамонтов, 2000; Черняев, Пичугин, 1999). Г.Х. Карасев (1987) полагает, что время нереста является основополагающим признаком для выделения группы весенне–нерестующих сигов. И соответственно, собственную систематику сигов он строил исходя из данного свойства обитающих там форм/видов. М.А. Мамонтов (2000) полагает, что это свойство баунтовских сигов является следствием влияния местных условий среды, и не придает этому признаку особого значения. В своей работе мы рассматриваем местные (озерные) группировки сигов как весенне-нерестующие, тогда как пришлые (речные, озерно-речные) популяции сигов – как осенне-

нерестующие. Не меньшие затруднения при изучении сигов Баунтовской системы озер вызывает присутствие в озере Баунт морфологически близких озерных и озерно-речных популяций малотычинковых сигов. Мы отнесли почти всех пойманных нами в озере Баунт малотычинковых сигов к озерной популяции, исходя из следующих предпосылок. Все пойманные нами сиги были небольшого размера и имели половые продукты одной стадии зрелости. Кроме того, по данным местной рыбинспекции, в оз. Баунт озерно-речная популяция сигов (рыбы более крупного размера) в настоящее время имеет низкую численность, так как в значительной степени страдает на нерестилищах от браконьерского лова. Таким образом, процент попадания в выборку озерно-речных сигов был в любом случае незначительным.

В последующем анализе все популяции, формы, виды сигов были разделены на две группы. В первую группу вошли малочешуйчатые формы/виды сигов из озера Баунт и Доронг, во вторую группу – многочешуйчатые формы сигов из оз. Большие Капылюши. Данное деление сигов соответствует тем представлениям, что мы обсуждали в главе 2, и несколько упрощает анализ материала. Кроме того, подобная дифференциация подтверждается геологическими данными, согласно которым долина р. Ципа в раннем плейстоцене относилась к бассейну оз. Байкал, где все обитающие виды сиговых рыб (байкальский омуль, сиг Исаченко, байкальский озерный сиг) были многочешуйчатыми. (Кожов, 1962, 1973; Красев, 1987).

5.1 Сиги озера Доронг и Баунт

В морфологическом, биологическом и генетическом анализе использовали выборки сигов, взятые в оз. Доронг и Баунт: малотычинковый озерный сиг из оз. Доронг и Баунт, среднетычинковый сиг из оз. Доронг и Баунт, ряпушковидный многотычинковый сиг из оз. Баунт (Рисунок 5.2; Приложение Б. 9-15). Относительно ряпушковидного сига существовало мнение, что эта «экологическая форма» является подвидом сибирской ряпушки. Впоследствии

генетические исследования показали, что это новый, не описанный и достаточно

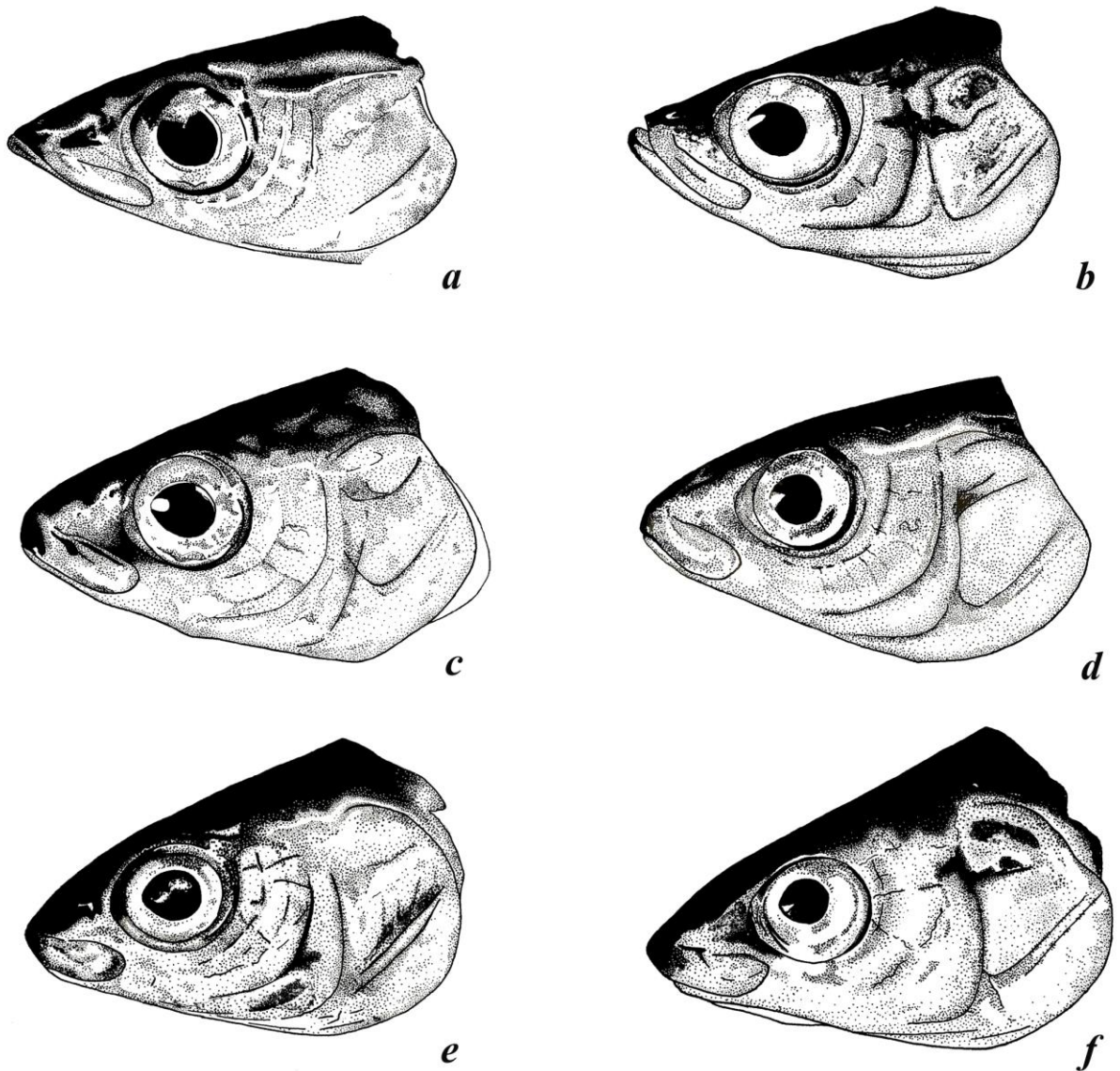


Рисунок 5.2– Сиги из оз. Баунт и Доронг Баунтовской системы озер: *a* – баунтовский ряпушковидный сиг, *b* – сибирская ряпушка из р. Курейка, *c* – среднетычинковый сиг из оз. Баунт, *d* – среднетычинковый сиг из оз. Доронг, *e* – малотычинковый сиг из оз. Баунт, *f* – малотычинковый сиг из оз. Доронг.

(Приложение Б., Рисунок А., 5, 6, 7)

древний вид сига (Смирнов, 2008; Vochkarev *et al.*, 2013). В связи с внешней схожестью баунтовский ряпушковидный сиг с сибирской ряпушкой в морфологическом анализе в качестве внешней группы была использована

выборка сибирской ряпушки из р. Курейка, бассейна р. Енисей.

5.1.1 Морфологическая изменчивость

Результаты измерений всех обнаруженных форм/видов сига из оз. Доронг и Баунт подвергли дискриминантному анализу. Для всех выборок сиговых рыб были определены пять канонических переменных. Однако большинство различий между ними объясняется первыми двумя дискриминантными функциями (76.4% и 12.2%, соответственно) (Рисунок 5.3; Таблица 5.1).

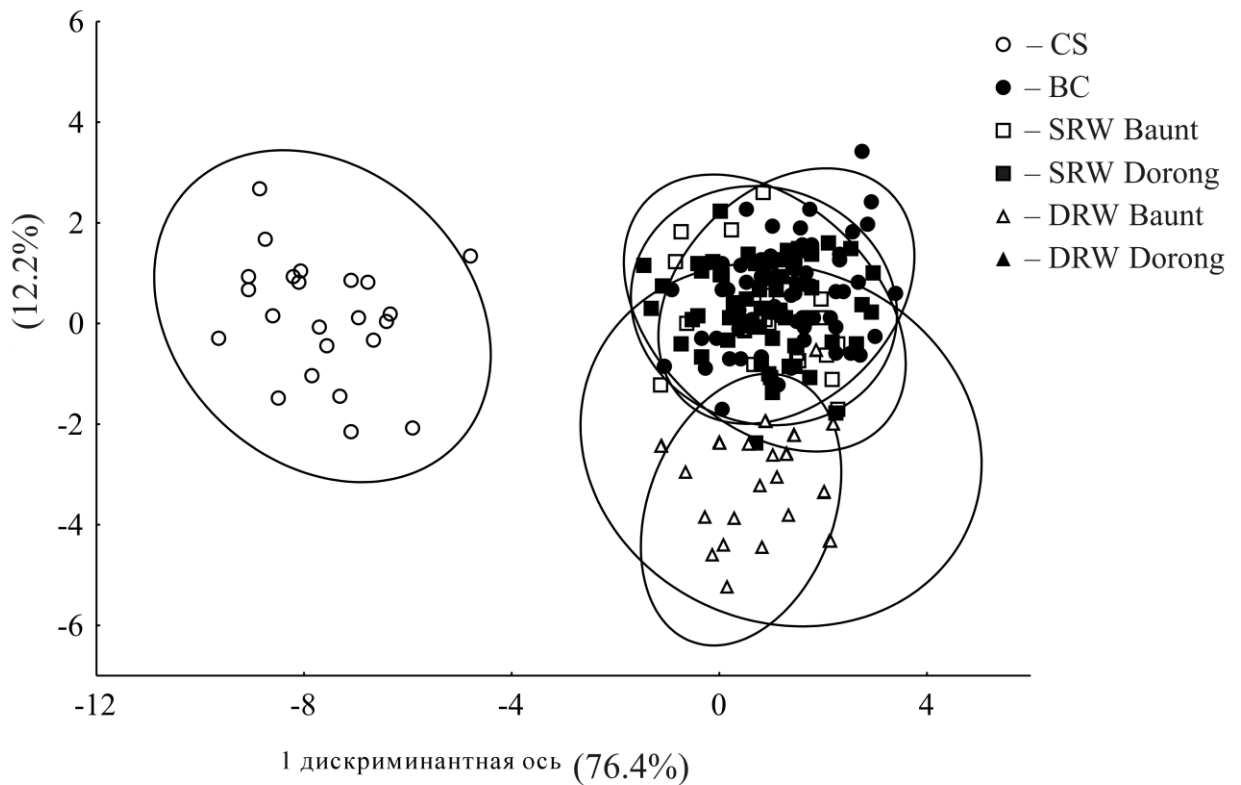


Рисунок 5.3 – Облака распределений выборок сига из оз. Баунт и Доронг в пространстве первой и второй дискриминантных осей. Обозначения: CS – ряпушка Курейка, BC – ряпушковидный сиг оз. Баунт, SRW Baunt – малотычинковый сиг оз. Баунт, SRW Dorong – малотычинковый сиг оз. Доронг, DRW Baunt – среднетычинковый сиг оз. Баунт; DRW Dorong – среднетычинковый сиг оз. Доронг

Общий уровень классификации (78.6%) указывает на высокую степень дифференциации между рассматриваемыми образцами. Две группы, сибирская ряпушка и среднетычинковый сиг из оз. Баунт и Доронг были правильно классифицированы с 100% точностью. Первая дискриминантная функция (Уилкс $\lambda = 0.0179$; $DF = 155$, $p < 0.001$) позволила четко отделить настоящих ряпушек (из р. Курейка) от других образцов (средне- и малотычинковых сигов из обоих озер и ряпушковидного сига). Эти различия объясняются большими отрицательными нагрузками большинства признаков тела и плавников и положительными нагрузками некоторых признаков головы. Настоящие ряпушки характеризуется относительно меньшим размером тела по сравнению с другими группами. Различие среднетычинковых и малотычинковых сигов наблюдалось по второй дискриминантной функции (Уилкс $\lambda = 0.163$; $DF = 120$, $p < 0.001$). Вторая функция имеет умеренно негативную нагрузку на большинство размеров тела и положительную нагрузку на некоторые признаки головы и плавников (hD , O , $Ch1$, $Ch2$, lm).

Таблица 5.1 – Корреляция между дискриминантными переменными и каноническими дискриминантными функциями

переменные	первая дискр. ось	вторая дискр. ось
<i>L</i>	-0.72***	-0.36***
<i>CC</i>	-0.79***	-0.26***
<i>H</i>	-0.22**	-0.16*
<i>pA</i>	-0.19**	-0.12
<i>h</i>	-0.63***	-0.07
<i>aA</i>	-0.64***	-0.36***
<i>aV</i>	0.30***	-0.32***
<i>aD</i>	0.46***	-0.02
<i>aP</i>	0.61***	-0.02
<i>DC</i>	-0.76***	-0.28***
<i>VC</i>	-0.82***	-0.14*
<i>AC</i>	-0.59***	-0.15*
<i>PA</i>	-0.76***	-0.22**
<i>PV</i>	-0.36***	-0.26***
<i>VA</i>	-0.80***	-0.17*
<i>pD</i>	-0.81***	-0.28***

Продолжение таблицы 5.1		
<i>ID</i>	-0.25***	-0.09
<i>hD</i>	-0.34***	0.42***
<i>lA</i>	-0.62***	0.03
<i>hA</i>	0.05	0.17*
<i>lP</i>	0.01	0.01
<i>lV</i>	-0.37***	-0.06
<i>aO</i>	0.84***	0.09
<i>O</i>	0.30***	0.32***
<i>pO</i>	0.40***	-0.25***
<i>C</i>	0.77***	0.06
<i>Ch₁</i>	0.31***	0.29***
<i>Ch₂</i>	0.03	0.34***
<i>l_{max}</i>	-0.21**	0.63***
<i>h_{max}</i>	0.46***	0.07
<i>l_{md}</i>	0.40***	0.14
$\lambda, \%$	76.4	12.2

Примечание. λ – процент общей изменчивости; значение уровня корреляции (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

Распределение образцов в пространстве первых двух дискриминантных функций показывает четкую дифференциацию настоящей ряпушки от всех форм сигов Баунтовских озер(Таблица 5.2).

Таблица 5.2 – Место лова, размер выборки, длина рыб, основные меристические признаки.

река, озеро	форма, вид	<i>n</i>	<i>Sm</i> $x \pm m$	<i>sp.br</i> $x \pm m$	<i>ll</i> $x \pm m$
оз. Баунт	<i>C. l. pidschian</i>	59	252.30 \pm 5.02	22.13 \pm 0.21	85.07 \pm 0.38
оз. Баунт	<i>Coregonus sp.</i>	9	208.08 \pm 15.34	33.33 \pm 0.67	83.33 \pm 0.97
оз. Доронг	<i>C. l. pidschian</i>	24	299.90 \pm 12.21	22.04 \pm 0.27	84.46 \pm 0.65
оз. Доронг	<i>Coregonus sp.</i>	12	200.60 \pm 7.54	32.58 \pm 0.72	84.00 \pm 0.86
оз. Баунт	<i>Baunt cisco</i>	67	139.00 \pm 1.72	43.22 \pm 0.44	82.87 \pm 0.34
р. Курейка	<i>C. sardinella</i>	26	188.60 \pm 3.59	40.36 \pm 0.17	80.88 \pm 0.66

Примечание. *Baunt cisco* – баунтовский ряпушковидный сиг.

По числу жаберных тычинок на первой жаберной дуге исследуемые сиги представлены малотычинковым сигом, морфологически близкие популяции, формы, которого широко распространенным во всех сибирских водоемах, и

среднетычинковыми сига́ми, распространение которых в водоемах Сибири ограничено Баунтовскими озерами, оз. Орон и Телецким озером. На гистограмме хорошо видно, что по этому признаку основные группы сига́в не перекрываются и между ними обнаружены достоверные различия ($p < 0.001$). Выборки малотычинкового сига́ из озер Доронг и Баунт по числу жаберных тычинок достоверно не различаются (Рисунок 5.4 а, б).

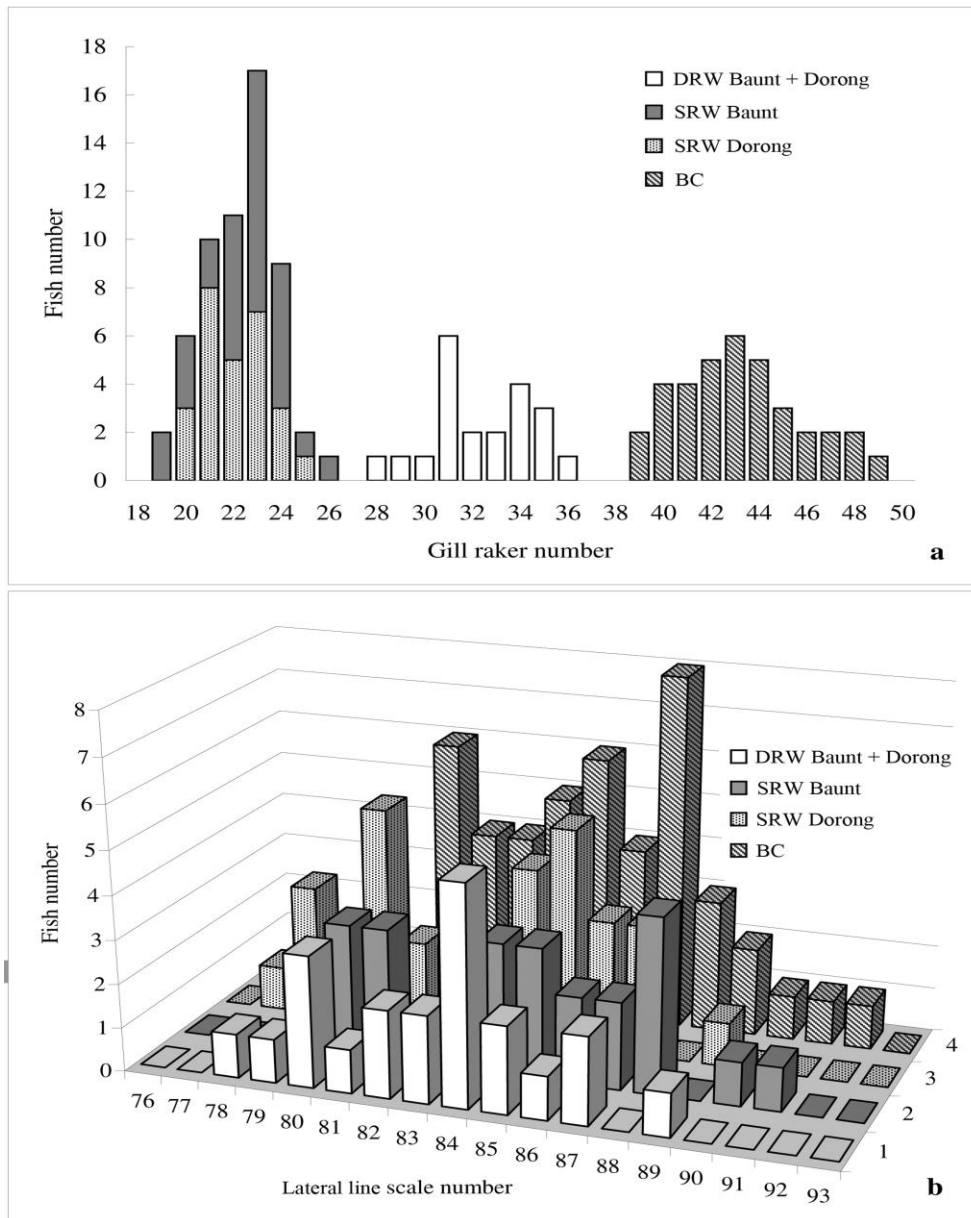


Рисунок 5.4 – Распределение числа жаберных тычинок (а) и числа прободенных чешуй в боковой линии (б) у различных форм, видов сига́в озера Доронг и Баунт.

DRW– среднетычинковые сига́и из оз. Доронг и Баунт. SRW – малотычинковый сиг из оз. Доронг и Баунт. BC – баунтовский ряпушковидный сиг

Среднетычинковые сига из озер Баунт и Доронг на гистограмме представлены совокупной выборкой и занимают промежуточное положение между выборками сига из обоих озер и баунтовского ряпушковидного сига. Достоверные (но не принципиально) различия по числу прободенных чешуй в боковой линии обнаружены между ряпушковидным сигом и сигом озера Баунт ($p < 0.001$). Между другими выборками сигов достоверных различий не обнаружено

5.1.2 Темп роста и размерно-возрастная структура популяций

Согласно полученным данным, популяции малотычинкового сига из озер Баунт и Доронг представлены долгоживущими особями со сходной скоростью роста (Рисунок 5.5).

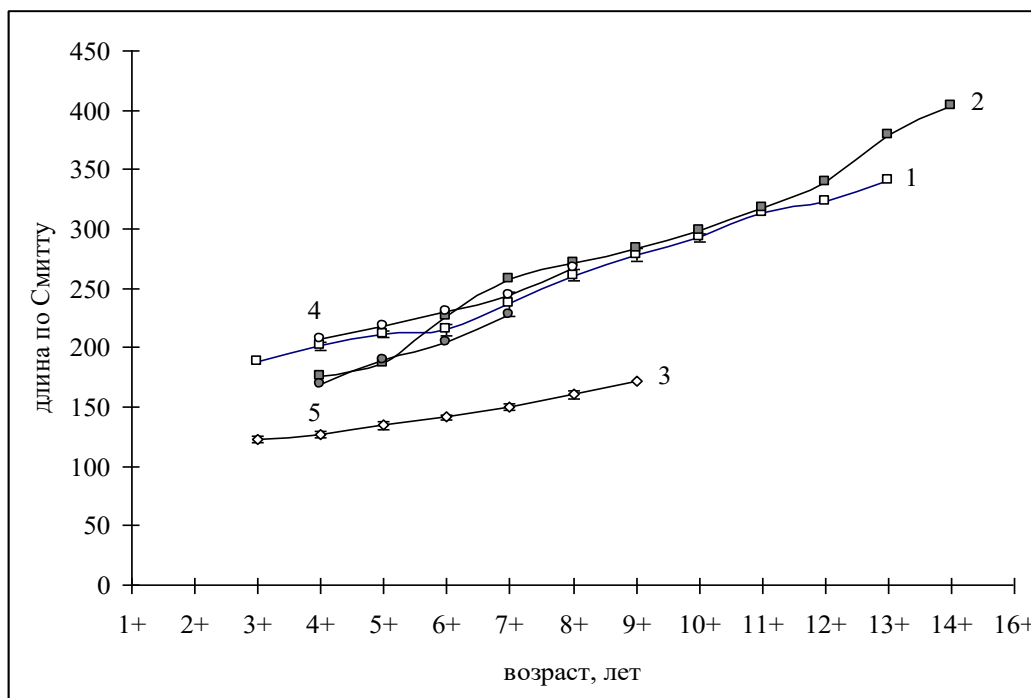


Рисунок 5.5 – Кривые линейного роста: 1 – малотычинковый сиг оз. Баунт; 2 – малотычинковый сиг оз. Доронг; 3 – ряпушковидный сиг оз. Баунт; 4 – среднетычинковый сиг оз. Баунт; 5 – среднетычинковый сиг оз. Доронг

Несмотря на то, что озеро Баунт интенсивно облавливается, в уловах встречаются рыбы, как младших, так и старших возрастных групп. Более низкой

скоростью роста и значительно меньшим размерно-возрастным составом характеризуется среднетычинковый сиг, населяющий оба эти озера (5). Самая низкая скорость роста отмечена для баунтовского ряпушковидного сига (3).

5.1.3 Особенности питания сигов

Основу питания малотычинкового сига из оз. Баунт в летний период составляли личинки комаров сем. Chironomidae: от общего количества жертв на их долю приходилось 87.5% (Рисунок 5.6 a-d).

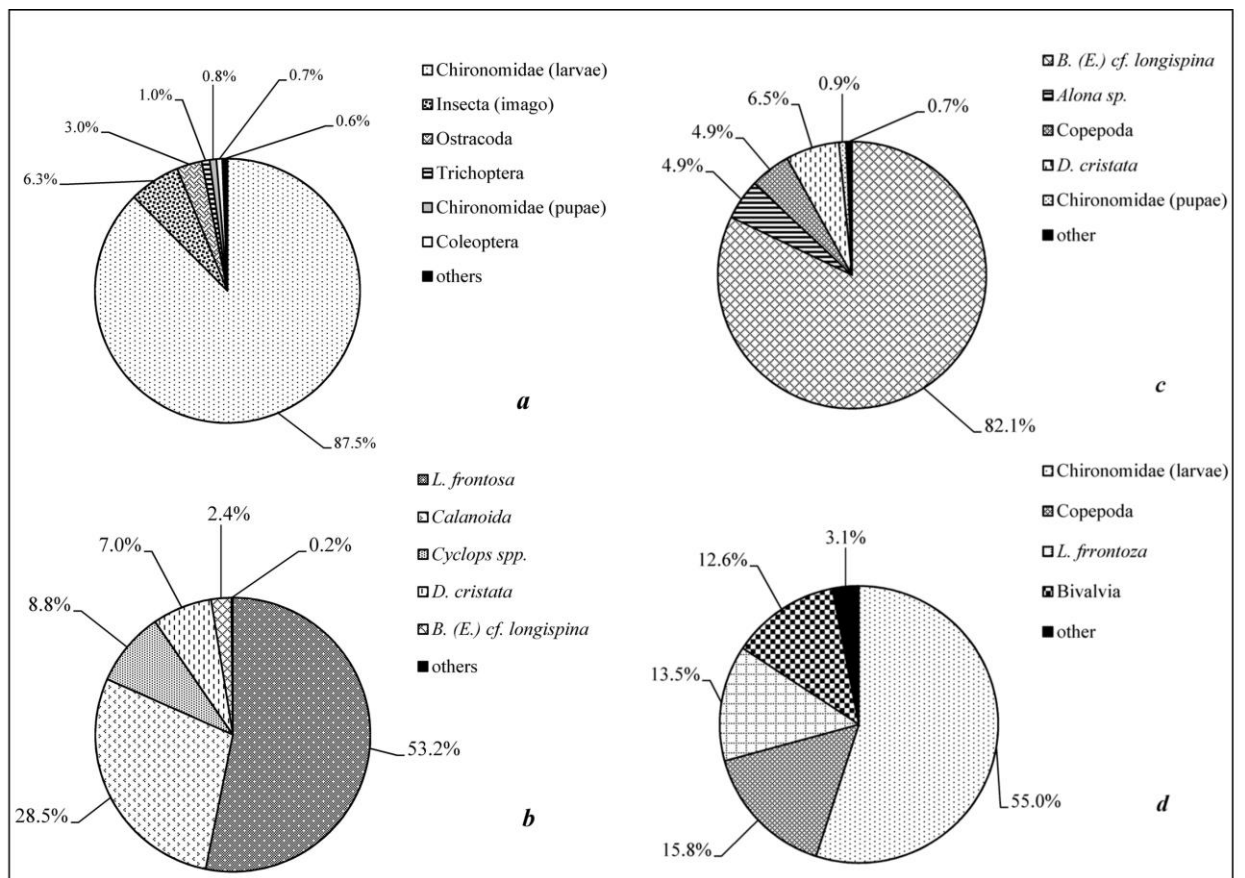


Рисунок 5.6 – Частота встречаемости различных категорий жертв в питании сигов – малотычинковый сиг Доронг ($n = 17$); и Баунт ($n = 22$); (a, d), среднетычинковый сиг из озер Доронг ($n = 9$); и Баунт ($n = 5$); (c) и ряпушковидный сиг из оз. Баунт (b) ($n = 17$)

Значительно меньшую долю составляли воздушные насекомые и ракушковые раки (п/класс Ostracoda) – 6.3% и 3.0%, соответственно. Доля

остальных жертв, отмеченных в пищевых комках сига – жуки (Coleoptera), куколки комаров (сем. Chironomidae) и личинки насекомых (сем. Trichoptera) – не превышала 1.0%. В содержимом желудков среднетычинкового сига из оз. Баунт преобладали личинки хирономид. Однако, в отличие от сига, они были представлены младшими возрастными стадиями и, соответственно, имели меньшие размеры. Кроме этого, в питании среднетычинкового сига отмечены ракушковые рачки и воздушные насекомые, но их доля была незначительной. Баунтовский ряпушковидный сиг питался преимущественно планктоном, при этом основную долю от общего числа жертв составляла *Limnosida frontosa* – 53.2%. Второе место в питании ряпушковидного сига занимали представители п/отр. Calanoida – *Eudiaptomus gracilodes* и *Heterocope* sp. и их копеподитные стадии – 28.5%. Доля *Cyclops* spp. и *Daphnia cristata* в составе пищевых комков была практически одинаковой – 8.8% и 7.0%, соответственно. Кроме этого, отмечались *Bosmina (E.) cf. longispina*, *Alona* sp. и *Leptodora kindtii*, последние два типа жертв встречались единично. Бентосные организмы в питании ряпушковидного сига также регистрировались крайне редко – только в двух желудках. Значительно меньшую долю составляли воздушные насекомые и ракушковые раки (п/класс Ostracoda) – 6.3% и 3.0%, соответственно. Доля остальных жертв, отмеченных в пищевых комках сига – жуки (Coleoptera), куколки комаров (сем. Chironomidae) и личинки насекомых (сем. Trichoptera) – не превышала 1.0%. В содержимом желудков среднетычинкового сига из оз. Баунт преобладали личинки хирономид. Однако, в отличие от сига, они были представлены младшими возрастными стадиями и, соответственно, имели меньшие размеры. Кроме этого, в питании среднетычинкового сига отмечены ракушковые рачки и воздушные насекомые, но их доля была незначительной. Баунтовский ряпушковидный сиг питался преимущественно планктоном, при этом основную долю от общего числа жертв составляла *Limnosida frontosa* – 53.2%. Второе место в питании ряпушковидного сига занимали представители п/отр. Calanoida – *Eudiaptomus gracilodes* и *Heterocope* sp. и их копеподитные стадии – 28.5%. Доля *Cyclops* spp. и *Daphnia cristata* в составе пищевых комков

была практически одинаковой – 8.8% и 7.0%, соответственно. Кроме этого, отмечались *Bosmina (E.) cf. longispina*, *Alona* sp. и *Leptodora kindtii*, последние два типа жертв встречались единично. Бентосные организмы в питании ряпушковидного сига также регистрировались крайне редко.

5.1.4 Изменчивость фрагмента 16S RNA–tRNA-Leu–ND1– tRNA-Ile–tRNA-Gln мтДНК гаплотипов сегов оз. Баунт и Доронг

При исследовании 24 образцов сегов из оз. Доронг и Баунт обнаружено 20 гаплотипов (Таблица 5.3). Наибольшее гаплотипическое разнообразие обнаружено у ряпушковидного сига, у которого каждый экземпляр представлял отдельный гаплотип. Нуклеотидное разнообразие у них также высоко.

Таблица 5.8 – Оценки генетического разнообразия в используемых локусах 16S RNA–tRNA-Leu–ND1–tRNA-Ile–tRNA-Gln сегов Баунтовских озер.

Population	Locus	Length, bp	<i>n</i>	<i>h</i>	<i>H_d</i>	<i>S</i>	π	<i>K</i>
1. <i>C.baunti</i>	16S rRNA	735	13	3	0.182	3	0.0006	0.462
оз. Капылюши	tRNA-Leu	75	13	1	0.000	0	0.0000	0.000
	ND1	975	13	5	0.692	8	0.0028	2.692
	tRNA-Ile	72	13	3	0.295	2	0.0043	0.308
	tRNA-Gln	68	13	2	0.154	1	0.0021	0.154
	Complete region	1929	13	7	0.795	14	0.0019	3.615
2. СКр1	16S rRNA	735	11	3	0.473	4	0.0014	1.018
Малотычинковый	tRNA-Leu	75	11	1	0.000	0	0.0000	0.000
сиг оз. Капылюши	ND1	975	11	8	0.927	12	0.0029	2.872
	tRNA-Ile	72	11	3	0.473	2	0.0071	0.509
	tRNA-Gln	68	11	2	0.182	1	0.0025	0.182
	Complete region	1929	11	9	0.964	19	0.0024	4.582
3. Rb	16S rRNA	735	11	9	0.964	5	0.0048	3.527
Ряпушковидный	tRNA-Leu	75	11	2	0.182	1	0.0024	0.182
Сиг оз. Баунт	ND1	975	11	11	1.000	39	0.0158	15.382
	tRNA-Ile	72	11	2	0.436	1	0.00611	0.436
	tRNA-Gln	68	11	1	0.000	0	0.00000	0.000
	Complete region	1929	11	11	1.000	52	0.01012	19.527
Продолжение таблицы 5.8								
4. CDг	16S rRNA	735	6	2	0.533	1	0.00073	0.533
Малотычинковый	tRNA-Leu	75	6	1	0.000	0	0.0000	0.000
Сиг оз. Доронг	ND1	975	6	6	1.000	12	0.00479	4.667
	tRNA-Ile	72	6	1	0.000	0	0.0000	0.000
	tRNA-Gln	68	6	1	0.000	0	0.0000	0.000
	Complete region	1929	6	6	1.000	13	0.00271	5.200

5.СВ	16S rRNA	735	4	1	0.000	0	0.0000	0.000
Малотычинковый	tRNA-Leu	75	4	1	0.000	0	0.0000	0.000
Сиг оз. Баунт	ND1	975	4	4	0.1000	8	0.00479	4.667
	tRNA-Ile	72	4	1	0.000	0	0.0000	0.000
	tRNA-Gln	68	4	1	0.000	0	0.0000	0.000
	Complete region	1929	4	4	0.866	8	0.00242	4.667
6. CDrOm	16S rRNA	735	10	1	0.000	0	0.0000	0.000
Среднетычинковый	tRNA-Leu	75	10	1	0.000	0	0.0000	0.000
Сиг оз. Доронг	ND1	975	10	5	0.800	5	0.0014	1.333
	tRNA-Ile	72	10	1	0.000	0	0.0000	0.000
	tRNA-Gln	68	10	1	0.000	0	0.0000	0.000
	Complete region	1929	10	5	0.800	5	0.0007	1.333
7. OmBaunt	16S rRNA	735	4	1	0.000	0	0.0000	0.000
Среднетычинковый	tRNA-Leu	75	4	1	0.000	0	0.0000	0.000
Сиг оз. Баунт	ND1	975	4	4	0.1000	8	0.00479	4.667
	tRNA-Ile	72	4	1	0.000	0	0.0000	0.000
	tRNA-Gln	68	4	1	0.000	0	0.0000	0.000
	Complete region	1929	4	4	0.866	8	0.00242	4.667

Примечание. n – число выборки; S – общее число полиморфных сайтов; h – число гаплотипов; H_d – Гаплотипическое разнообразие; π – нуклеотидное разнообразие; K – среднее число нуклеотидных различий

Реконструкция филогенетических отношений сигов из бассейна р. Обь, Енисей, оз. Баунт и ряпушковидных сигов показала, что гаплотипы можно разделить на пять основных групп (5.7 а, б). Первый кластер формирует внешнюю группу и состоит из гаплотипов сибирской и европейской ряпушки и пеляди. Шесть гаплотипов ряпушковидных сигов с высокой поддержкой объединились во второй кластер и представляют видоспецифичную митохондриальную линию ряпушковидных сигов. Третий кластер был сформирован пятью гаплотипами ряпушковидных сигов второй митохондриальной линии. Здесь же оказались сгруппированы все средне и малотычинковые сиви из озер Доронг и Баунт. Четвертый кластер состоит из гаплотипов симпатрических сигов Телецкого озера и сигов среднего течения р. Енисей. Пятый кластер был сформирован гаплотипами сигов из бассейна р. Большой Енисей и водоемов Тоджинской котловины. Топология деревьев при применении различных методов анализа мало различалась (Рисунок 5.7 б).

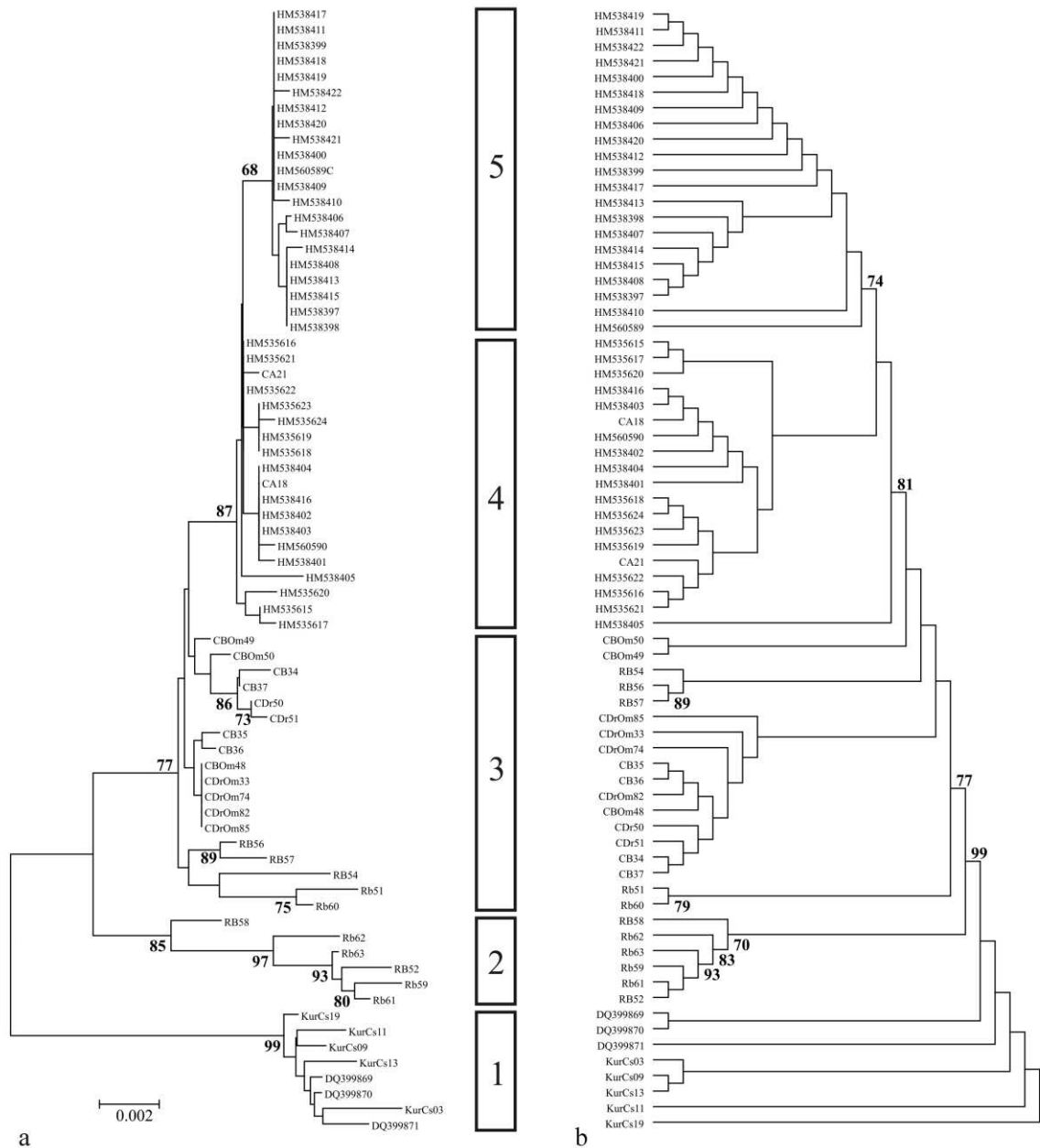


Рисунок 5.7 – Метод ближайшего соседа (ветвление с поддержкой 1000 повторов) (а) и максимальной парсимонии (б) дерева в 16S-ND1 последовательностей образцов сегов. 1 – внешняя группа ряпушка р. Енисей, 2 – первая линия ряпушковидного сига, 3 – вторая линия ряпушковидного сига вместе с сиграми из Баунтовских озер, 4 – сиги из реки Абакан, Каракуль и Телецкого озера, 5 – сиги из озер Тоджинской котловины

5.2 Сиги озера Большие Капылюши

Озеро Малое и Большое Капылюши входят в Баунтовскую систему озер. В обоих озерах обитают симпатрические сиги известные как *C. lavaretus pidschian*

малотычинковый сиг и среднетычинковый сиг – *C. l. baunti*, или *C. baunti* (Рисунок 5.8).

6.2.1 Морфологическая изменчивость

Симпатрические сиви из оз. Б. Капылюши достоверно различаются по числу жаберных тычинок на первой жаберной дуге $Sp.br$ ($p < 0.001$) (Рисунок 5.9). При сравнении по этому признаку малотычинкового сига из оз. Б. Капылюши с экологически сходным малотычинковым сигом из оз. Баунт достоверных различий не обнаружено. Сравнения, проведенные между баунтовским сигом *C. baunti* и выборками малотычинковых сивов из озер Б. Капылюши и Баунт, выявили по числу прободенных чешуей достоверные различия ($p < 0.001$).

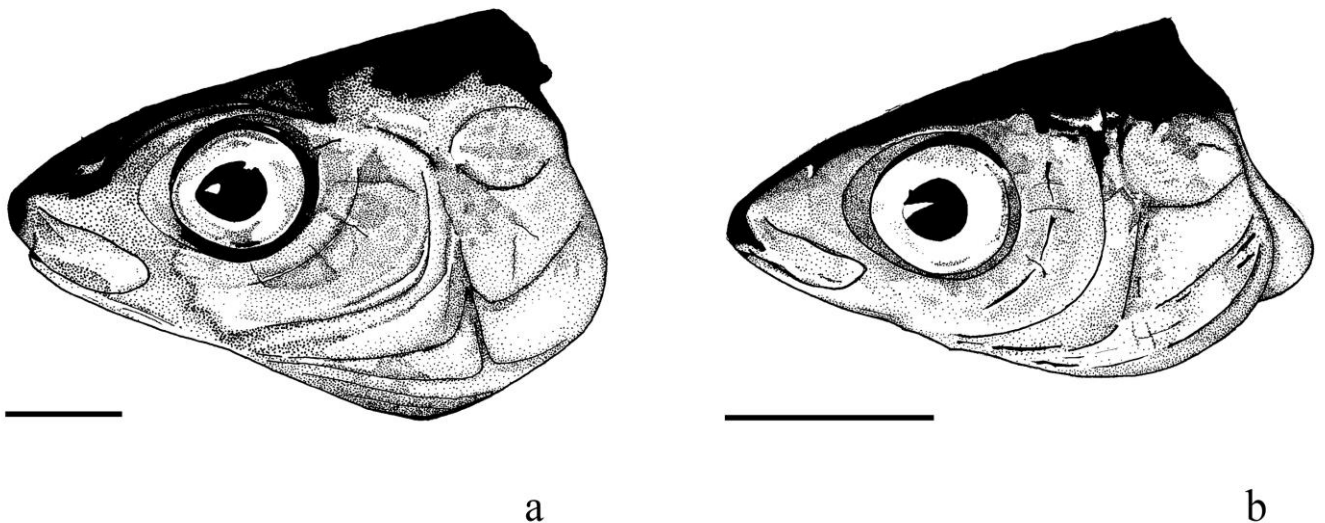


Рисунок 5.8–Малотычинковый и среднетычинковый сиви оз. Б. Капылюши.

(Приложение Б., Рисунок А.8)

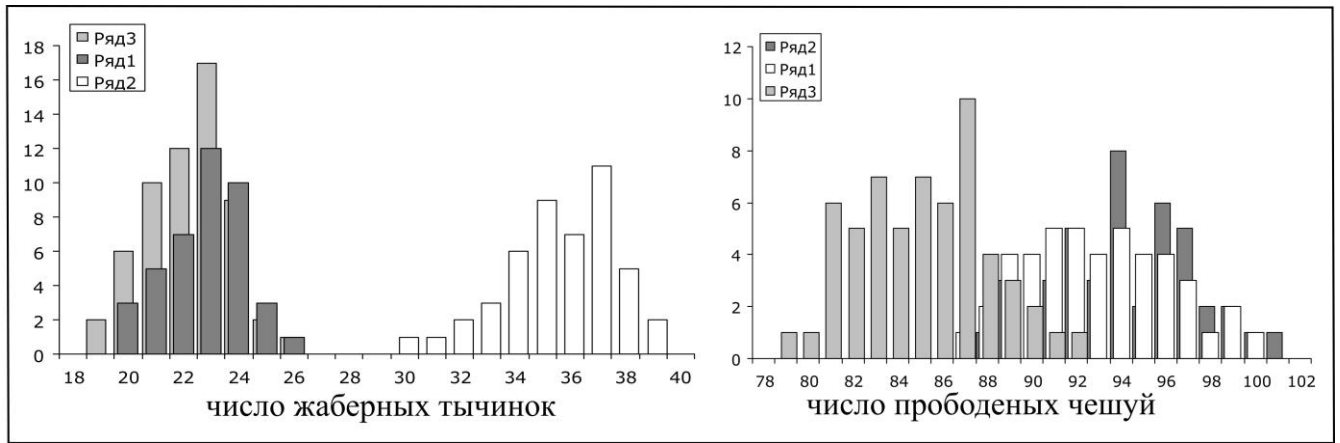


Рисунок 5.9 – Число жаберных тычинок и прободенных чешуй боковой линии у сигов из оз. Баунт и Б. Капылюши: 1 – малотычинковый сиг из оз. Б. Капылюши, 2 – среднетычинковый сиг из оз. Б. Капылюши *C. baunti*, 3 – малотычинковый сиг из оз. Баунт

По числу прободенных чешуй в боковой линии между симпатрическими сигами из оз. Б. Капылюши достоверных различий не обнаружено (Рисунок 5.9). Очевидно, что у симпатрических сигов из оз. Б. Капылюши, чешуй в боковой линии в среднем значительно больше, чем у баунтовских и доронгских сигов

Таблица 5.6 – Характеристика популяций сигов из озер Баунт и Б. Капылюши по меристическим признакам.

Признак	<i>C. baunti</i> n=48		<i>C. l. pidschian</i> Капылюши n=41		<i>C. l. pidschian</i> оз. Баунт n=59		<i>t</i>		
	$X \pm m$	δ	$X \pm m$	δ	$X \pm m$	δ	1–2	1–3	2–3
<i>ll</i>	93.40±0.46	3.21	94.32±0.48	3.08	85.07±0.38	2.93	1.37	13.99	15.19
<i>sp.br.</i>	35.52±0.29	2.02	22.83±0.23	1.45	22.13±0.20	1.52	33.52	38.63	1.78

Примечание. Выделенным шрифтом обозначены достоверные различия.

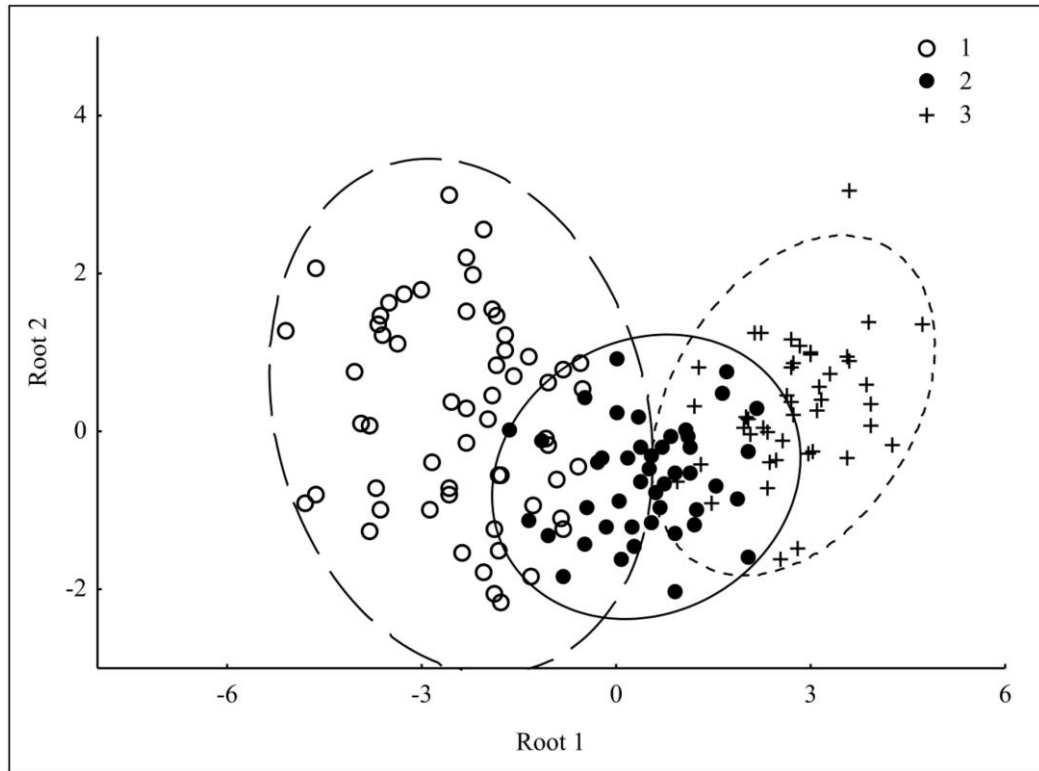


Рисунок 5.10 – Облака распределений выборок сигов из озера Баунт и Б. Капылюши в пространстве дискриминантных функций. 1 – малотычинковый сиг из оз. Баунт ($n = 59$); 2 – *S. baunti* из оз. Б. Капылюши ($n = 41$); 3 – малотычинковый сиг оз. Б. Капылюши ($n = 48$)

Канонический дискриминантный анализ, проведенный по пластическим признакам, показал, что все выборки хорошо дифференцированы (Wilks' lambda = 0.15, $\chi^2 = 243,56$, $df = 31$, $p < 0.001$) (Рисунок 5.10). Общее качество правильной классификации составило 88.51%. Первая дискриминантная функция, на которую приходится 96.86% (собственное число $\lambda = 4.65$) всей изменчивости, описывает различия между всеми выборками сигов из оз. Б. Капылюши и выборкой малотычинкового сига из оз. Баунт, которая взята в качестве аутгруппы. На вторую дискриминантную функцию приходятся остальные 3.14% ($\lambda = 0.15$) межгрупповой дисперсии, и наблюдаемые вдоль нее различия менее выражены. Полные структурные коэффициенты, отражающие связь дискриминантных функций с морфометрическими признаками представлены в таблице 5.7.

Таблица 5.7 – Корреляция между дискриминантными переменными и каноническими дискриминантными функциями.

Признак	Функция 1	Функция 2
<i>L</i>	-0.03	0.09
<i>CC</i>	-0.41	-0.23
<i>H</i>	-0.39	0.42
<i>pA</i>	0.35	-0.16
<i>h</i>	-0.69	0.25
<i>aA</i>	-0.14	0.26
<i>aV</i>	0.23	0.58
<i>aD</i>	0.02	0.36
<i>aP</i>	-0.11	0.63
<i>DC</i>	-0.31	-0.31
<i>VC</i>	-0.17	-0.40
<i>AC</i>	0.11	-0.20
<i>PA</i>	-0.08	-0.21
<i>PV</i>	0.30	0.07
<i>VA</i>	-0.24	-0.27
<i>pD</i>	0.33	-0.34
<i>lD</i>	-0.65	0.15
<i>hD</i>	-0.84	0.28
<i>lA</i>	-0.44	0.04
<i>hA</i>	-0.68	0.24
<i>lP</i>	-0.34	0.14
<i>lV</i>	-0.56	0.49
<i>aO</i>	-0.02	0.70
<i>O</i>	0.02	0.35
<i>pO</i>	-0.10	0.33
<i>C</i>	0.09	0.68
<i>Ch₁</i>	-0.16	0.40
<i>Ch₂</i>	-0.38	0.30
<i>lmax</i>	-0.24	0.36
<i>hmax</i>	-0.37	0.17
<i>lmd</i>	-0.01	-0.35
$\lambda, \%$	96.86	3.14

Положительные вклады в первую дискриминантную функцию вносят признаки пропорций тела – длина хвостового стебля (*pA*), антевентральное (*aV*), пектроевентральное (*PV*) и постдорсальное расстояния (*pD*). Отрицательные – длина тела, максимальная высота тела и хвостового стебля рыб (*H*, *h*), а так же признаки плавников и головы (*lD*, *hD*, *lA*, *hA*, *lP*, *lV*, *Ch1*, *lm*, *hm*).

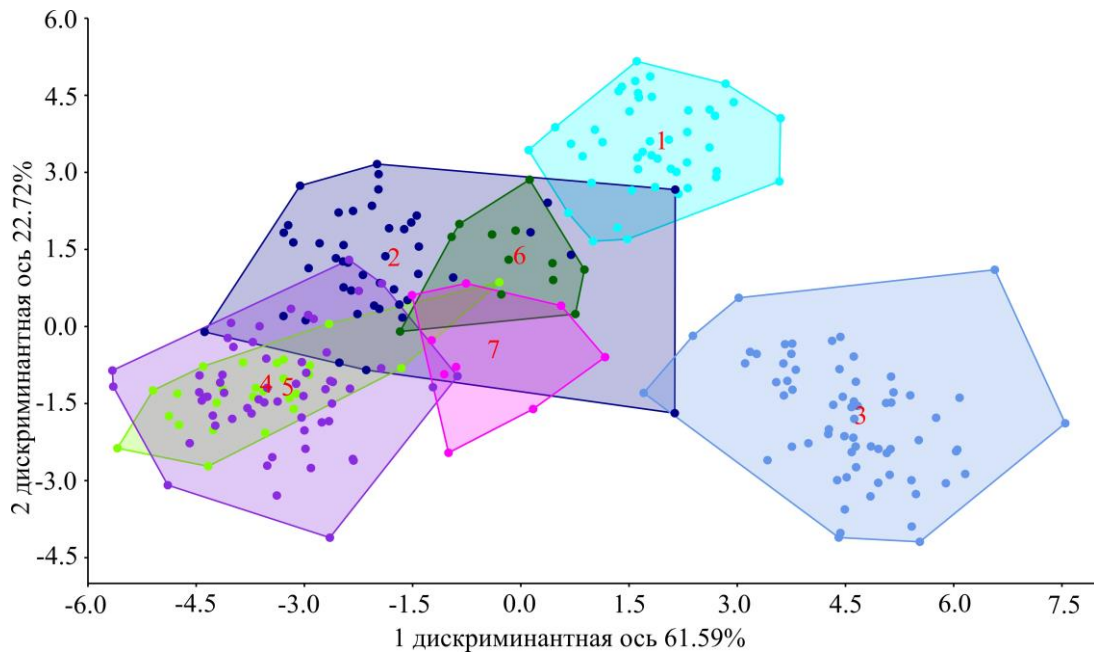


Рисунок 5.11 – Облака распределений выборок сигов из баунтовской системы озер в пространстве главных компонент. 1– *C. baunti* из оз. Б. Капылюши. 2 – малотычинковый сиг из оз. Б. Капылюши. 3 – ряпушковидный сиг оз. Баунт. 4– малотычинковый сиг оз. Доронг. 5–малотычинковый сиг оз. Баунт. 6– среднетычинковый сиг оз. Доронг. 7–среднетычинковый сиг оз. Баунт

Все исследованные выборки сигов Баунтовской системы озер отличаются друг от друга в пространстве первой дискриминантной оси (λ , % = 96.86), и между всеми выборками наблюдаются достоверные различия ($p < 0.001$) (Рисунок 5.11). Общее качество правильной классификации составило 88.51%.

Первая дискриминантная функция, на которую приходится 61.59%, описывает различия между всеми выборками сигов Баунтовской системы озер, включая выборки сигов из оз. Б. Капылюши. На вторую дискриминантную функцию приходятся 22.72% межгрупповой дисперсии, и наблюдаемые вдоль нее различия не выражены. Положительные вклады в первую дискриминантную функцию внесли признаки головы – диаметр глаза (o), длина верхней челюсти (lm), длина нижней челюсти (lmd). Отрицательные – максимальная высота тела (H), высота хвостового стебля (h). Нужно отметить, что облака распределения различных форм/видов сигов структурированы вдоль первой главной компоненты от ряпушковидных сигов оз. Баунт до малотычинковых сигов Доронг и Баунт.

Попарное сравнение показало, что большинство выборок достоверно отличаются друг от друга, за исключением сравнения выборок малотычинковых сига из оз. Доронг со среднетычинковыми ситами оз. Доронг и Баунт, а так же среднетычинковых сига из оз. Доронг и Баунт.

5.2.2 Темп роста и размерно-возрастная структура популяций

Согласно полученным данным популяция малотычинкового сига из оз. Б. Капылюши представлена долгоживущими особями.

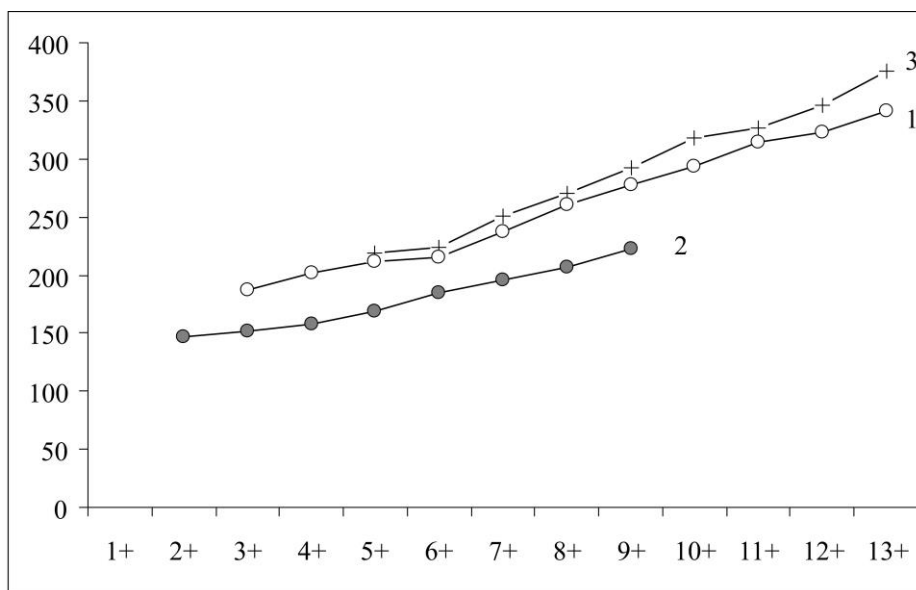


Рисунок 5.12 – Кривые линейного роста сига из оз. Баунт и Б. Капылюши: 1 – малотычинковый сиг из оз. Б. Капылюши. 2 – *S. baunti*, 3 – малотычинковый сиг из оз. Баунт

Несмотря на то, что озеро интенсивно облавливается, в уловах встречаются рыбы, как младших, так и старших возрастных групп (Рисунок 5.12). Размерно-возрастные характеристики малотычинкового сига из озер Баунт и Б. Капылюши оказались довольно близкими. Более низкой скоростью роста и значительно меньшим размерно-возрастным составом характеризуется *S. baunti*.

5.2.3 Особенности питания сегов

Основу питания малотычинкового сига из оз. Б. Капылюши в летний период составляли личинки комаров сем. *Chironomidae*: на их долю приходилось 98.2% от общего числа жертв (Рисунок 5.13).

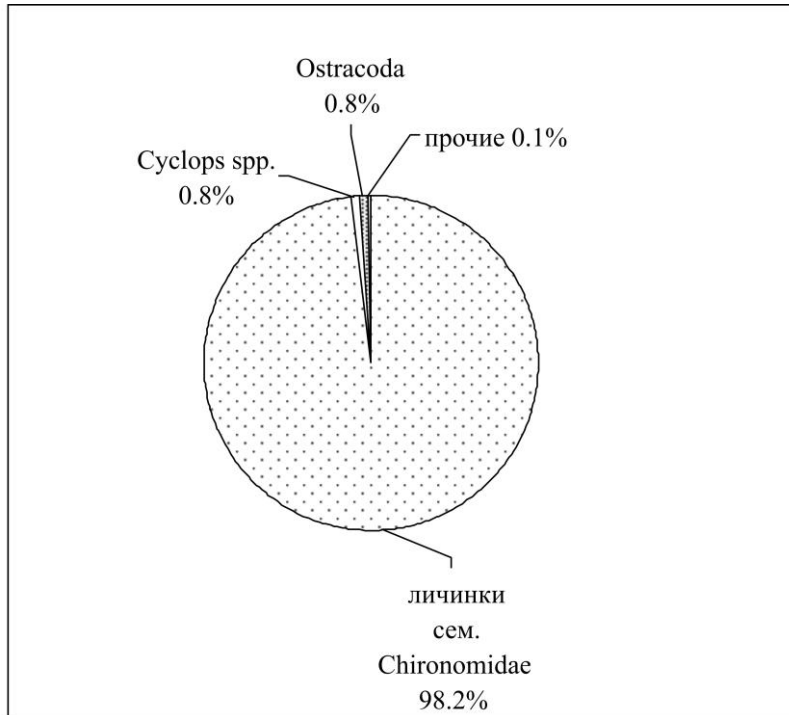


Рисунок 5.13– Спектр питания малотычинкового сига из оз. Б. Капылюши (в процентах от общего числа жертв)

Представители п/класса *Ostracoda* и р. *Cyclops* составляли незначительную долю в питании – по 0.8%. В содержимом некоторых желудков отмечены представители веслоногих ракообразных р. *Diaptomus* и моллюсков класса *Bivalvia*, общая доля которых не превысила 0.1%. В питании *C. baunti* (среднетычинкового сига) главным образом были зарегистрированы остатки веслоногих ракообразных. родов *Cyclops* и *Diaptomus*. Кроме того, встречались ветвистоусые ракообразные родов *Bosmina*, *Daphnia* и *Holopedium*. В трех желудках, наряду с остатками зоопланктона, отмечены сильно переваренные единичные особи личинок комаров сем. *Chironomidae* и насекомых класса *Diptera*. В содержимом желудков двух крупных экземпляров среднетычинковых сегов

(длина по Смитту 191 и 196 мм) обнаружены исключительно личинки комаров сем. *Chironomidae*. Так как полноценного анализа питания *C. baunti* провести не удалось, то гистограмма его питания не была построена.

5.2.4 Изменчивость фрагмента 16S RNA–tRNA-Leu–ND1–tRNA-Ile–tRNA-Gln мтДНК сигов оз. Б. Капылюши

При исследовании разнотычинковых сигов из оз. Б. Капылюши обнаружено 16 гаплотипов (Таблица 5.3). Наибольшее гаплотипическое разнообразие обнаружено у баунтовского сига (*C. baunti*), в выборке малотычинковых сигов число гаплотипов несколько меньше, однако обнаружено несколько большее гаплотипическое разнообразие.

Филогенетическое древо, построенное на 1929 н.п. фрагмента мтДНК (16S RNA–tRNA-Leu–ND1–tRNA-Ile–tRNA-Gln) показало, что всю суперпопуляцию сигов из ранее рассматриваемых сибирских водоемов можно разделить на три группы (Рисунок 5.14). Группа баунтовских сигов состоит, по крайней мере, из трех кластеров, имеющих высокую поддержку. В ней было обнаружено 16 гаплотипов из 17 изученных образцов *C.l. pidschian* и 12 образцов *C. baunti*; 10 из них были уникальны для *C.l. pidschian*, три гаплотипа были уникальны для *C. baunti* и три гаплотипа были общими для обоих видов (Таблица 5.8; рисунок 5.14). Реконструкции филогении сигов водоемов Южной Сибири различными методическими подходами имели близкую топологию. Все гаплотипы принадлежащие *C.l. pidschian* образуют хорошо поддерживаемую группу (> 90%) с двумя основными кластерами. Первый кластер состоит из *C.l. pidschian* из Телецкого озера, озер Тоджинской котловины, рек Енисей и Большого Абакан (бассейна р. Обь и Енисей). Вторая группа представляет оба вида сигов из Забайкалья. В пределах популяции *p*-дистанции между популяциями забайкальских сигов варьируют от 0.1 до 0.6%. Тогда как генетическое расстояние у сигов, обитающих в Обь-Енисейском междуречии, изменяется в пределах от 0.1 до 0.3%.

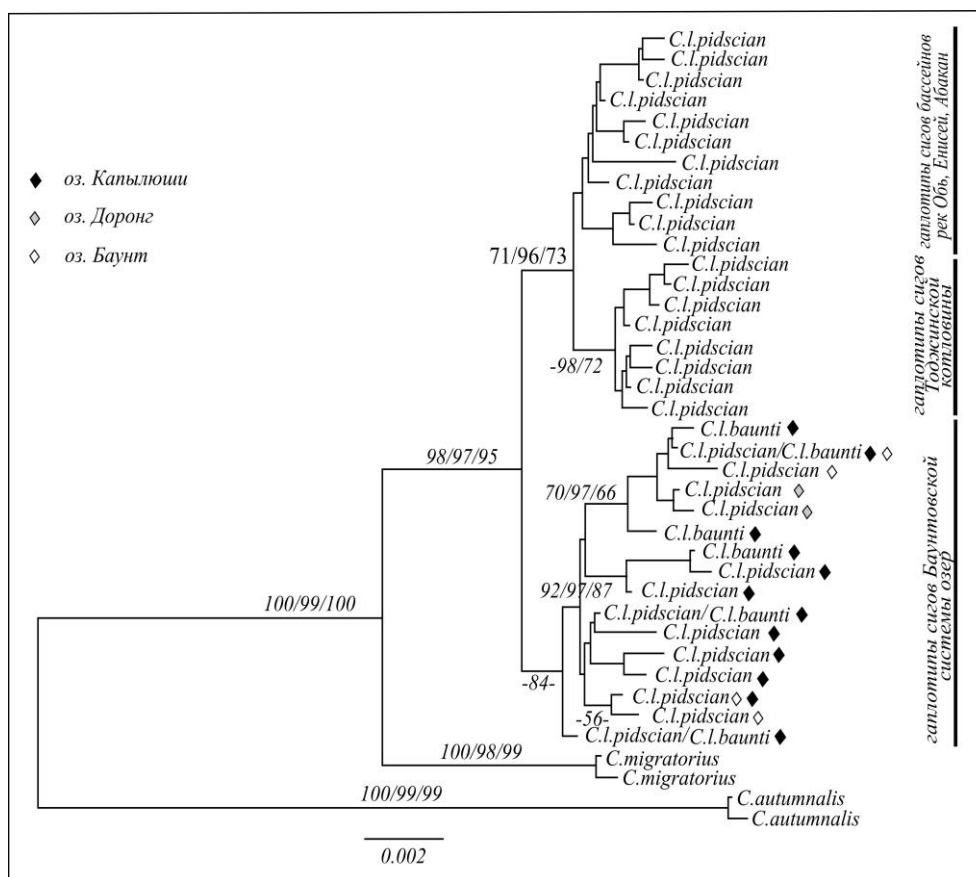


Рисунок 5.14 – Филогенетическое древо, основанное на 1929 н.п. фрагмента мтДНК (16S RNA–tRNA-Leu–ND1–tRNA-Ile–tRNA-Gln) и отражает филогенетические отношения *C. lavaretus pidschian* и *C. baunti*. Бутстреп поддержки приведены выше или под ветвями деревьев в следующем порядке: ML/BI/MP

отмечен в двух озерах (Баунт и Б. Капылюши) и был общим для обоих видов. С помощью глобального теста не удалось отвергнуть нулевую гипотезу об отсутствии различий между популяциями в общей выборке ($p = 0.161$). Как и следовало ожидать от результатов филогенетического анализа, различия между группами *C.l. pidschian* и *C. baunti* не объясняют изменчивости согласно анализу AMOVA (Long, 1986). Кроме того, в соответствии с используемой в анализе AMOVA модели, 22 и 87% дисперсии были объяснены внешней и внутренней изменчивостью, соответственно. Результаты теста Tadjima D и Фу F_s оказались близкими по величине: -0.635 ($p = 0.314$) и -5.212 ($p = 0.007$). В медианной сети,

построенной для сигов бассейна верхней и средней Лены можно выделить до 6 гаплогрупп, связанных с друг другом через 1 – 7 гаплотипов (Рисунок 5.15).

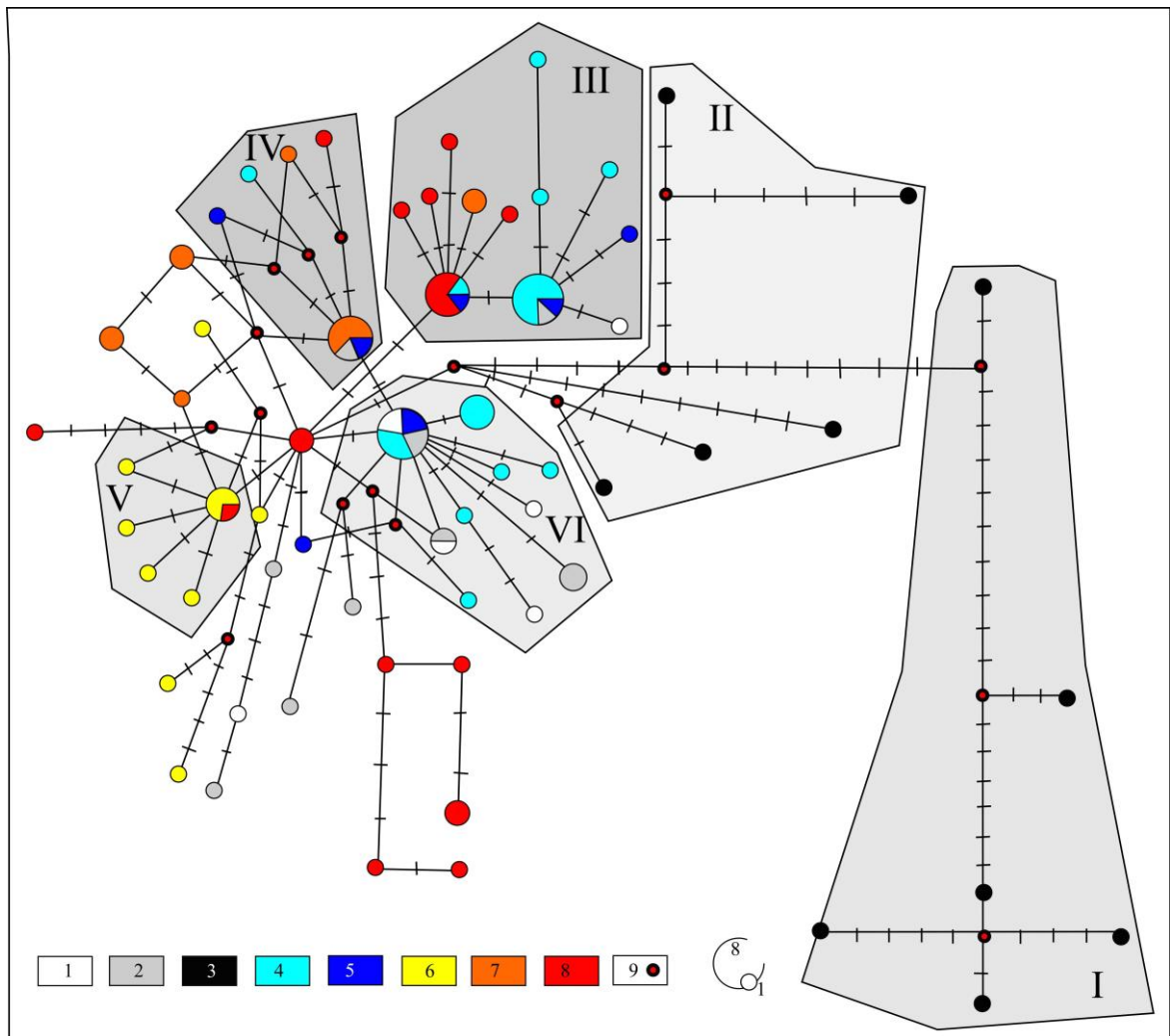


Рисунок 5.15 – Медианные сети гаплотипов для сигов бассейна верхнего и среднего течения р. Лена. Размер узла пропорционален частоте встречаемости гаплотипа. I–VI – выделенные гаплогруппы. 1 – Гаплотипы Баунтовского сига (*S. baunti*), 2 – сиг оз. Б. Капылюши, 3 – ряпушковидный сиг, 4 – сиги оз. Баунт, 5 – сиги р. Лена, 6 – сиги оз. Б. Токо, 7 – р. Витим, 8 – сиги бассейна р. Лена, 9 – не обнаруженные или вымершие гаплотипы

Гаплотипы ряпушковидного сига вошли во вторую (II) и (VI) гаплогруппу и значительно удалены от всех остальных. Все остальные гаплотипы сигов, в том числе и гаплотипы сигов Баунтовской системы озер сильно перемешаны. Гаплотипы капылюшанских сигов включены в три (III, IV, VI) гаплогруппы, что подтверждает их гибридное происхождение.

Несоответствие распределения рассчитывалось для объединенной выборки малотычинкового сига и *S.baunti* (Рисунок 5.16 а, б).

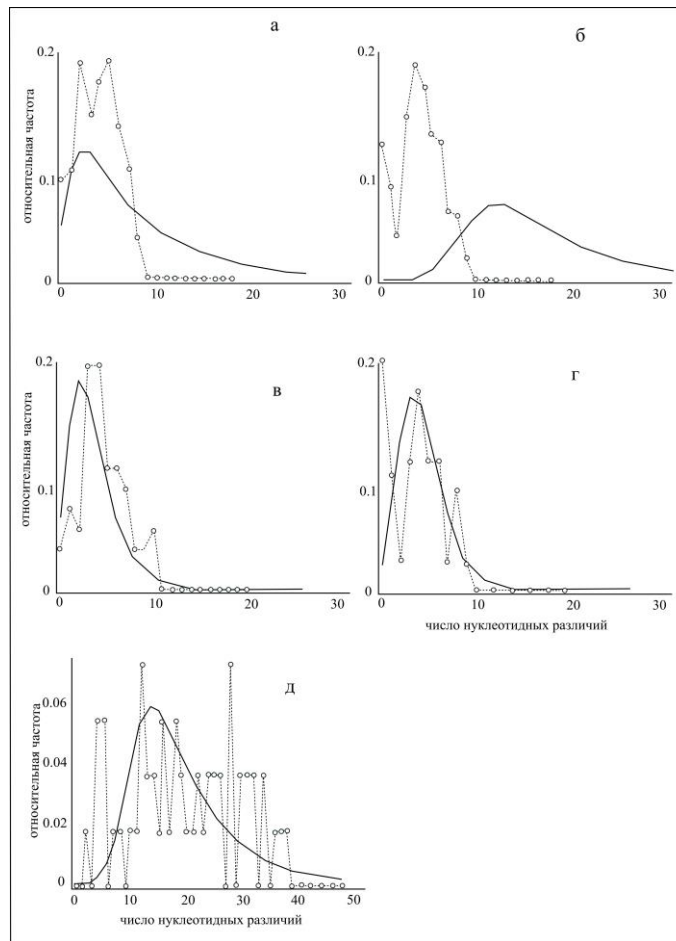


Рисунок 5.16 – Распределение попарных нуклеотидных различий между гаплотипами мтДНК в популяциях сигов бассейна Баунтовских озер. а – Баунт и Доронг б – Б. Капылюши обе формы, в – малотычинковый сиг, г – среднетычинковый сиг, д – ряпушковидный сиг оз. Баунт. Непрерывная линия – ожидаемая частота парных различий по модели растущей численности популяции, пунктир с точками – наблюдаемая частота парных различий

Наилучшим образом подходит унимодальное распределение ($SSD = 0.011$, $p = 0.465$; $0,035 = HRI$, $p = 0.595$), и вместе со значительным отрицательным значением F_s теста предполагается модель демографической экспансии. Распределение попарных нуклеотидных различий в популяциях Баунтовских симпатрических сигов однообразно, что указывает на общий характер происходящих в популяциях процессов (Рисунок 5.16 а, б). Анализ кривых

однозначно указывает на множественную интерградацию различных форм, видов сигов. Четкие отличия в распределении обнаружены для популяции баунтовской ряпушки, для которой как мы говорили выше, предполагается иной эволюционный сценарий.

5.2.5 Изменчивость фрагмента ITS1

При исследовании первого внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS1) ядерной ДНК было обнаружено, что в баунтовской системе озер обитают сиги, имеющие в составе ITS1 тандемы из двух идентичных блоков (Приложение А. № 33-39). В то же время, в результате секвенирования фрагмента было обнаружено, что в популяции присутствует гаплотипы различающийся на один-два нуклеотида. Различия были сосредоточены в конце фрагмента позиция № 783, 784 (Приложение А). Различия между ряпушковидным сигом и остальными ситами оз. Баунт более значительны (Приложение В. №33, позиция 95, 96, 617, 783, 784).

5.2.6 Миграции пыжьяновидных сигов в бассейнах крупных рек Сибири

В период таяния ледника и значительного подъема воды сиги, широко распространенные в реках Сибири от истоков до устья, имели возможность мигрировать и между бассейнами больших рек Сибири. Подтверждением тому служат гаплотипы Ленских сигов, обнаруженные в бассейне р. Абакан (Рисунок 5.17).

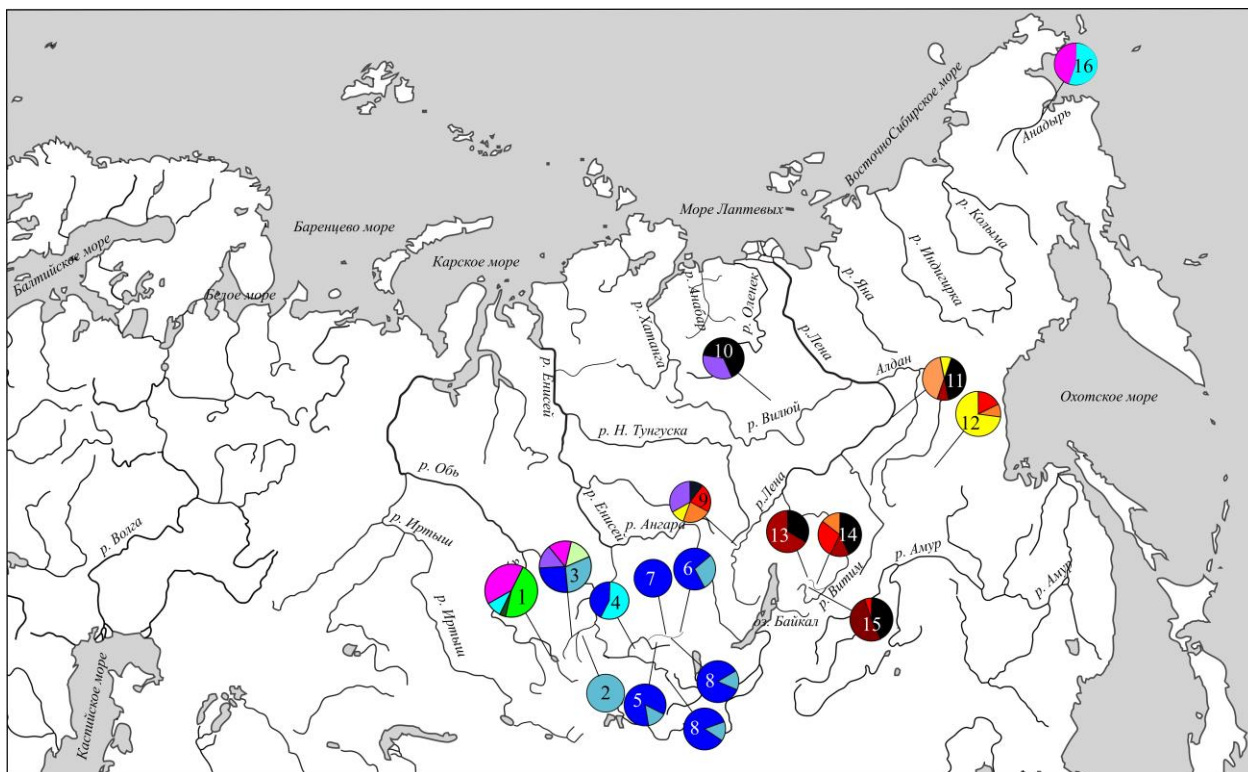


Рисунок 5.17. Распределение гаплотипов пыжьяновидных сига в бассейнах крупных рек Южной Сибири. 1-Телецкое озеро. 2-оз. Каракуль. 3. Р. Абакан. 4-оз. Тоджа. 6-оз. Додот. 7-оз. Нойон-Холь, 8 р. Хамсара, Б. Енисей. 9-Верхнее течение р. Лена. 10-р. Марха. 11- р. Буотама. 12-оз. Б. Токо. 13-оз. Доронг. 14. Оз. Баунт. 15-оз. Б. Капылюши. В работе *не участвуют* гаплотипы сига-востряка, сига Исаченко, ряпушковидного сига оз. Баунт

Данный факт подтверждается и обменом гаплотипов сига между бассейнами рек Обь и Енисей, Енисей и Лена. Отмечены идентичные гаплотипы сига из бассейнов рек р. Обь и Енисей и у сига горбуна бассейна р. Анадырь, что подтверждает значительные миграционные потоки сига вдоль арктического побережья в восточном направлении.

5.3 Заключение к главе

На основании результатов морфологического анализа можно утверждать, что большая часть выборок сига достоверно отличаются друг от друга. Но среднетычинковые сиги из оз. Дорог и Баунт близки по своим как пластическим,

так и меристическим признакам. Анализ меристических признаков позволяет утверждать, что влияние БРЗ распространяется на бассейны рек ранее связанных с ней. Вероятность такого вывода подтверждается обнаруженными в бассейне р. Лена байкальскими эндемиками (Кожов, 1962, 1973). Очевидно что, многообразие сигов Баунтовской системы озер связано с гибридизацией различных форм, видов сигов, произошедшей после присоединения Баунтовской системы озер к бассейну р. Витим. Данный факт подтверждается и результатами аллозимного анализа (Яхненко Мамонтов, 2009). Ареал всех изученных экзотических форм сигов ограничен Баунтовской системой озер.

Известно, что данный регион не подвергался сплошному оледенению, и в озерах сохранялись остатки реликтовых форм ранее широко распространенных в Сибири. Одним из представителей доледниковой фауны является баунтовский ряпушковидный сиг. Филогенетический анализ доказывает гибридное происхождение морфологически однородного баунтовского ряпушковидного сига. На это указывает две линии мтДНК, обнаруженные в популяции.

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

6.1 Сиги бассейна реки Амур

Симпатрических сигов из бассейна р. Амур включили в данную работу исходя из следующих соображений. Во-первых, истоки р. Амур лежат в Восточной Сибири, отрогах Чикойского хребта, где сиг-хадары уже встречается. Достоверно неизвестно, как высоко уссурийский сиг поднимается по р. Онон и Шилка, однако в верхнем течении р. Амур уссурийский сиг был отмечен.

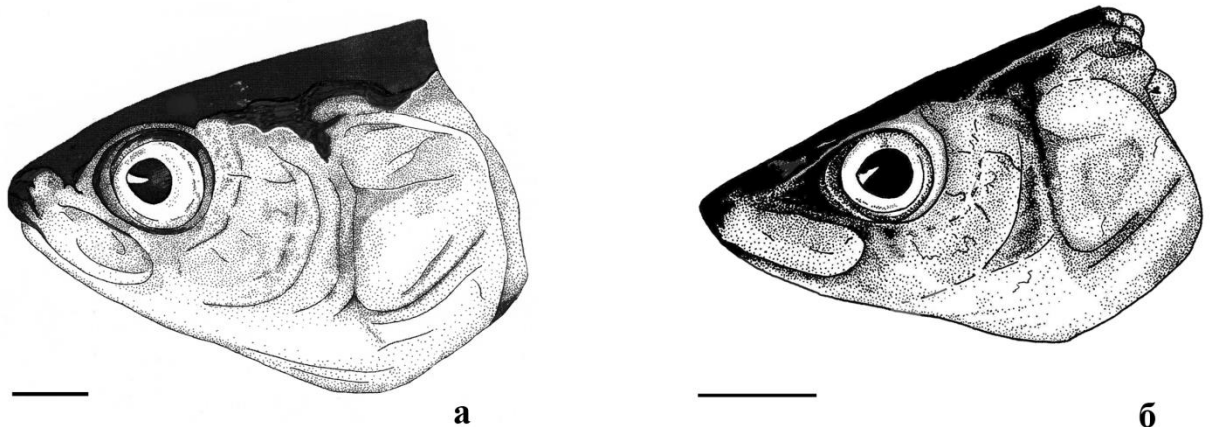


Рисунок 6.1 – Голова уссурийского сига – а, сиг-хадары – б. (Приложение Б.,
Рисунок А.9)

Во-вторых, морфологические характеристики сига-хадары, уссурийского сига и сига-пыжьяна таковы, что даже у специалиста могут возникать затруднения при установлении их принадлежности к тому или иному виду. Местные жители так же, в своем большинстве, не отличают сига-хадары от уссурийского сига (Рисунок 6.1). Кроме того, мы включили эти виды в работу по причине возможной миграции предков сига-хадары в бассейн р. Амур из близлежащих рек Арктического бассейна.

6.1.1 Морфологическая характеристика

При сравнении меристических признаков (*ll* и *Sp.br.*) использовали две собственные выборки уссурийского сига и выборку сига-хадары. В качестве внешней группы привлекли выборку малотычинкового пыжьяновидного сига из смежного с бассейном р. Амур оз. Баунт. Основанием тому было то, что р. Витим периодически была связана с бассейном р. Амур через временные протоки спилвеи (Еникеев, 2018). С помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) проведенного для прободенных чешуй в боковой линии, выявлены существенные различия между изучаемыми видами ($F(3.127) = 18.76, p < 0.001$). По числу прободенных чешуй в боковой линии сиг-хадары характеризуется более низкой величиной этого параметра (*HSD* тест Тьюки, $p < 0.010$), чем уссурийский сиг. Было показано, что значение данного параметра (*HSD* тест Тьюки, $p < 0.010$) у пыжьяновидного сига из озера Баунт имеет промежуточное значение, отличное от *C. chadary* (*HSD* теста Тьюки, $p < 0.05$) и *C. ussuriensis* (*HSD* тест Тьюки, $p < 0.001$). Две выборки уссурийского сига не отличаются друг от друга по числу чешуй в боковой линии (*HSD* тест Тьюки, $p = 0.900$).

Таблица 6.1 – Число жаберных тычинок и число прободенных чешуй в боковой линии у уссурийского сига и сига-хадары.

Признак	р. Буряя	р. Хованда	р. Онон	оз. Баунт	р. Амур (по Подушко, 1967)	
	$n = 22$	$n = 38$	$n = 8$	$n = 59$	<i>C. ussuriensis</i>	<i>C. chadary</i>
<i>ll</i>	88.45±0.54	87.61±0.37	82.00±1.31	85.07±0.38	87.50±0.63	79.60±1.29
<i>Sp.br.</i>	29.18±0.21	28.97±0.20	24.90±1.20	22.29±0.20	28.30±0.14	24.90±0.27

Непараметрический критерий Крускала-Уоллиса при анализе числа жаберных тычинок показал значительные различия ($H(2.121) = 91.2; p < 0.001$) между двумя выборками уссурийского сига и сига с нижним ртом из оз. Баунт, что объясняется низким числом жаберных тычинок в выборке баунтовского сига по сравнению с уссурийским (тест Манна-Уитни $U; p < 0.001$) (Рисунок 6.2). Две

выборки уссурийского сига имеют одинаковое число жаберных тычинок (тест Манна-Уитни U , $p = 0.99$), тогда как сиг-хадары имеет промежуточное значение числа жаберных тычинок (Таблица 6.1).

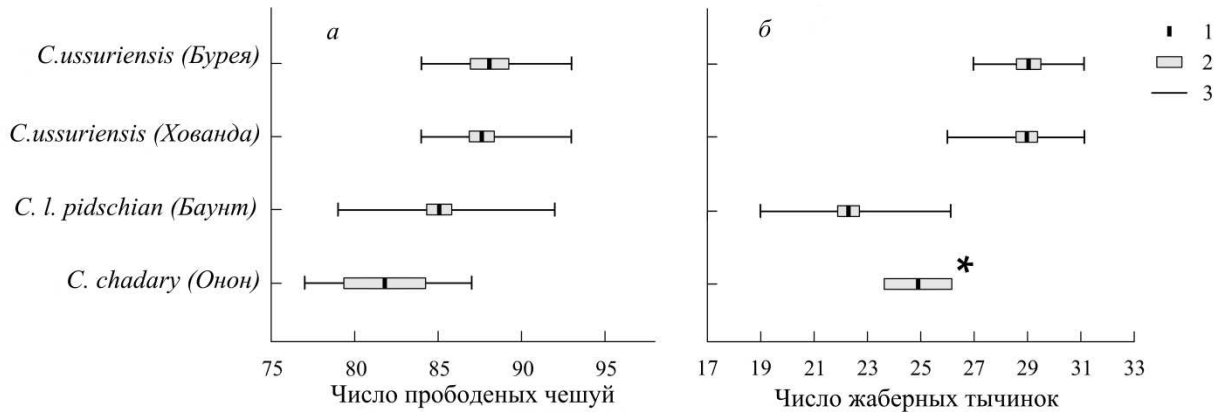


Рисунок 6.2 – Число прободенных чешуй в боковой линии (а) и число жаберных тычинок (б) в выборках сигов. 1 – среднее значение; 2 – 95% доверительный интервал; 3 – размах; * – по данным М.В. Подушко (1967б). Сиги р. Писуй и Хованда объединены в одну выборку

Канонический дискриминантный анализ четырех выборок сигов, проведенный по морфометрическим (пластическим) признакам после удаления размерной составляющей, показал, что все выборки достаточно хорошо дифференцированы (Wilks' lambda = 0.027, $\chi^2 = 281.9$, $df = 87$, $p < 0.001$) (Рисунок 6.3), хотя и имеют зону перекрытия. Общее количество правильных классификаций составило 94.8%. Уссурийский сиг из р. Буряя обособлен наиболее хорошо, поскольку 100% особей классифицированы правильно. В то же время выборка уссурийского сига из р. Хованда (92%) перекрывается с сигом-хадары (90%) и малотычинковым сигом из оз. Баунт (96%).

Из трех полученных дискриминантных функций наиболее значимыми являются первые две, на которые приходится 91.6% всей изменчивости (49.8% и 41.8% соответственно). Полные структурные коэффициенты, отражающие связь дискриминантных функций с морфометрическими признаками, представлены в таблице 6.2. Полученные дискриминантные функции характеризуют смешанные

направления изменчивости (межвидовой и межпопуляционной). Поворот дискриминантных осей против часовой стрелки на 30 градусов относительно центра координат дает возможность отдельно исследовать направления связанные с различиями между видами (*RDF1*) и между двумя выборками уссурийского сига (*RDF2*).

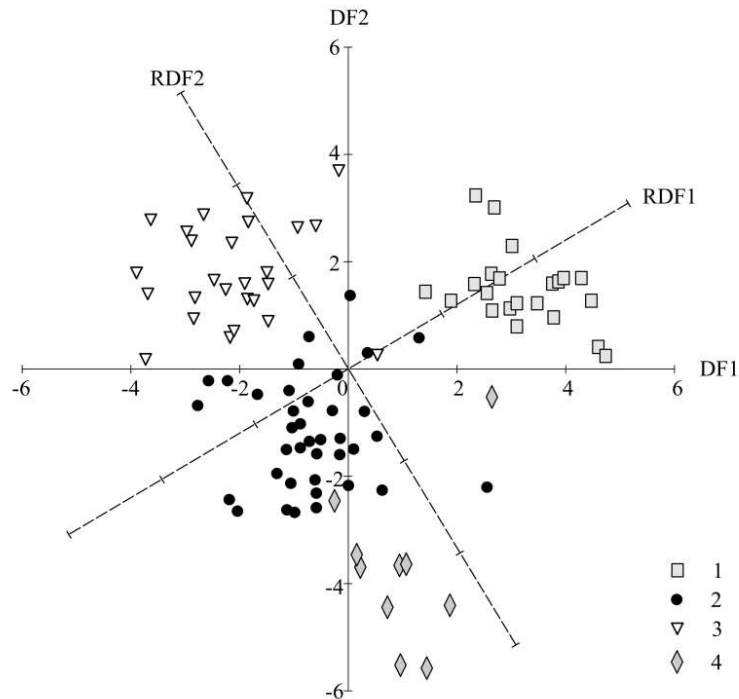


Рисунок 6.3 – Распределение выборок в плоскости дискриминантных функций: 1– уссурийский сиг из р. Бурея, 2 – сиг-пыжьян из оз. Баунт; 3 – уссурийский сиг из рек Хованда и Писуй, 4 – сиг-хадары из р. Онон

Доля изменчивости, приходящаяся на ось полученные после поворота оси изменилась незначительно: 47.8% и 43.8% общей дисперсии, соответственно. Анализ коэффициентов корреляции исходных признаков с осями, полученными после вращения, показал, что наибольшую положительную связь с первой дискриминантной функцией имеют высота тела (*H*), вентрокаудальное (*VC*) и анальнокаудальное (*AC*) расстояния, длина брюшного плавника (*IP*),

Таблица 6.2 – Коэффициенты корреляции морфометрических признаков с дискриминантными функциями.

Переменные	Дискриминантные функции (<i>DF</i>)		Дискриминантные функции после вращения (<i>RDF</i>)	
	1	2	1	2
<i>H</i>	0.43	0.48	0.60	0.19
<i>pA</i>	0.05	0.11	0.10	0.07
<i>h</i>	0.24	-0.04	0.20	-0.16
<i>aA</i>	-0.40	0.23	-0.25	0.40
<i>aV</i>	-0.37	0.19	-0.24	0.36
<i>aD</i>	-0.07	0.10	-0.02	0.12
<i>aP</i>	-0.34	-0.56	-0.56	-0.30
<i>DC</i>	-0.01	0.43	0.19	0.37
<i>VC</i>	0.23	0.42	0.41	0.24
<i>AC</i>	0.40	0.07	0.38	-0.15
<i>PA</i>	-0.15	0.47	0.09	0.48
<i>PV</i>	-0.07	0.44	0.15	0.42
<i>VA</i>	0.01	0.36	0.17	0.30
<i>pD</i>	-0.14	0.44	0.08	0.44
<i>ID</i>	0.17	0.01	0.16	-0.08
<i>hD</i>	-0.13	0.19	-0.02	0.23
<i>lA</i>	0.51	-0.06	0.42	-0.32
<i>hA</i>	-0.10	0.17	-0.01	0.20
<i>lP</i>	-0.67	0.30	-0.45	0.61
<i>lV</i>	-0.19	0.61	0.13	0.62
<i>aO</i>	-0.60	-0.51	-0.77	-0.12
<i>O</i>	-0.41	-0.02	-0.37	0.20
<i>pO</i>	0.37	-0.38	0.15	-0.52
<i>C</i>	-0.30	-0.63	-0.56	-0.38
<i>Ch₁</i>	0.14	-0.14	0.06	-0.19
<i>Ch₂</i>	0.28	0.12	0.30	-0.05
<i>l_{max}</i>	0.46	-0.70	0.07	-0.83
<i>h_{max}</i>	0.30	-0.11	0.21	-0.25
<i>l_{md}</i>	0.22	-0.06	0.16	-0.17

Примечание. Жирным шрифтом выделены значимые коэффициенты корреляции ($p < 0.05$).

а отрицательную – признаки головы (aO , C , O), антепектральное расстояние (aP) и длина грудного плавника (lP). Вторая дискриминантная функция связана с большими положительными вкладами признаков плавников (lP , lV), пропорций тела (PA , PV , pD , aA , aV), и отрицательными – признаками головы (l_{\max} , pO). В то же время было небольшое перекрытие между тремя другими выборками.

По пластическим признакам сига из бассейна р. Амур (*C. ussuriensis* и *C. chadary*) достоверно отличаются как друг от друга, так и от сига оз. Баунт. По экологической функции (*RDFI*) сиг-хадары занимает промежуточное положение между бурейской популяцией уссурийского сига и уссурийскими сигами популяций нижнего Амура. Такое положение, вероятно, обусловлено обитанием сига-хадары в более «озерных» условиях относительно бурейского уссурийского сига, ареал которого приурочен к условиям горной реки. По числу жаберных тычинок оба вида относятся к малотычинковым сигам, тогда как по числу прободенных чешуй в боковой линии симпатрические сига принадлежат к разным группам.

6.1.2 Темп роста, размерно-возрастная структура и плодовитость сигов

Согласно полученным данным, популяция уссурийского сига из р. Буряя представлена 11-ю возрастными группами, а из рек Хованда и Писуй – 10-ю (Рисунок 6.4). Скорость линейного роста уссурийского сига из обеих выборок высокая и значительно превышает скорость роста озерного сига из оз. Баунт. Скорость линейного роста сига-хадары так же высока, и по данным М.В. Подушко (1967б) даже превышает скорость роста уссурийского сига. Абсолютная плодовитость сигов высокая, и по нашим данным превышает таковую сигов водоемов Южной Сибири и арктических экосистем.

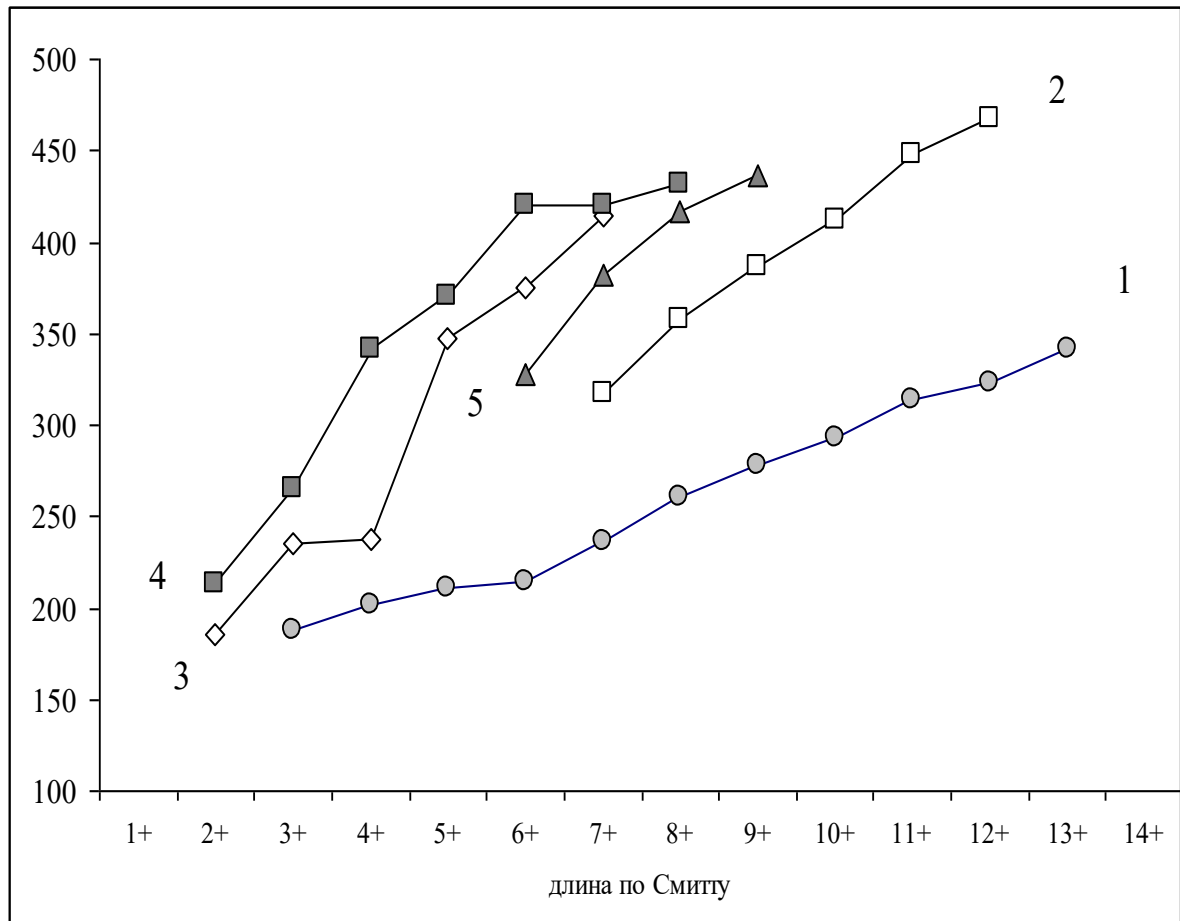


Рисунок 6.4 – Скорость роста уссурийского сига двух популяций и сига-хадары относительно сига из оз. Баунт. 1 – сиг-пыжьян из оз. Баунт, 2 – уссурийский сиг из р. Буря, 3 – сиг-хадары (по данным М.В. Подушко, 1967б), 4 – уссурийский сиг (по данным М.В. Подушко, 1967б), 5 – уссурийский сиг из р. Хованда

6.1.3 Особенности питания уссурийского сига

Уссурийский сиг из р. Буря в конце июня 2010 года питался преимущественно воздушными формами насекомых (Vochkarev *et al.*, 2017), доля которых составила 91.0% от общего количества жертв и 77.8% от общей массы жертв (Рисунок 6.5).

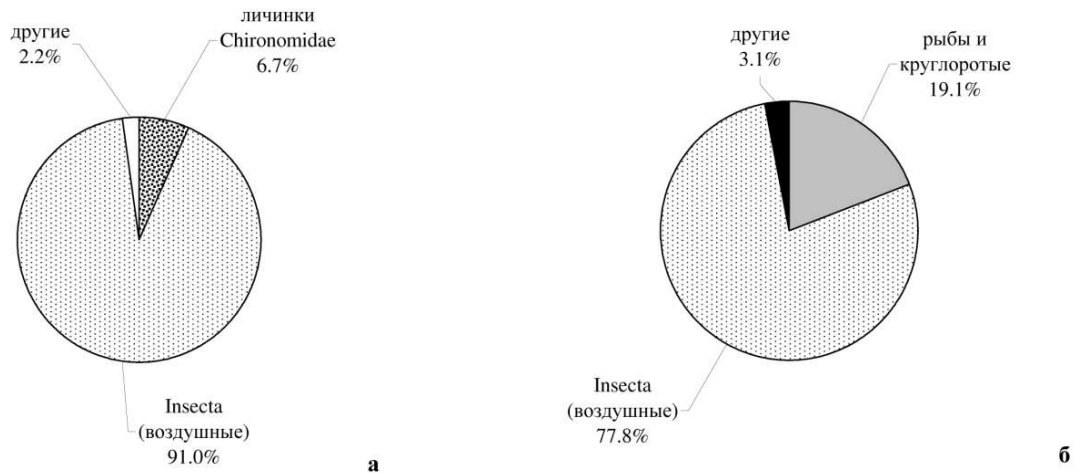


Рисунок 6.5 – Спектр питания уссурийского сига (от общего числа объектов):
а – по количеству, б – по массе

Менее важное место в питании сига занимали личинки сем. Chironomidae – 6.7% от общего количества пищевых объектов, по массе их доля была совсем незначительной. В содержимом пищевого комка у одного экземпляра уссурийского сига зарегистрированы подкаменщики семейства Cottidae, а у другого – пескоройки дальневосточной ручьевой миноги *Letheteron reissneri* (Dybowski) (19.1% от общей массы жертв). Кроме этого, в питании сига встречались личинки Trichoptera и Plecoptera, *Chaoborus* sp., однако их доля не превышала 2.2% от общего количества (так и от общей массы жертв). Следует отметить, что у всех крупных уссурийских сигов в желудках присутствовала рыба. Но эти экземпляры в детальный анализ питания не вошли. У сигов, отловленных в реках Хованда и Писуй в 2012 г. все желудки были пустыми. То есть, при температуре воды +24°C рыбы не питались.

6.1.4 Изменчивость фрагмента генов 16S RNA– tRNA-Leu–ND1–tRNA-Ile–tRNA-Gln и фрагмента гена ND3 мтДНК

В результате амплификации фрагмента генов 16S RNA– tRNA-Leu–ND1–tRNA-Ile–tRNA-Gln мтДНК была получена последовательность в 1929

нуклеотидных оснований, при амплификации фрагмента гена ND3 – 246. Анализ проводили по объединенному фрагменту мтДНК длиной 2175 bp. Среди проанализированных нами 24 образцов сигов из бассейна р. Амур, в том числе 19 экз. уссурийских сигов и 5 экз. сига-хадары, выявлено 17 гаплотипов. В белок кодирующих генах (объединенный блок ND1 и ND3) у сига-хадары выявлено 11 полиморфных сайтов при общем числе мутаций 5, а у уссурийского сига – 35 полиморфных сайт при числе мутаций равном 18. При этом число синонимичных и не синонимичных замен в кодирующем регионе для обоих видов было практически одинаковым (Таблица 6.3).

Таблица 6.3 – Полиморфизм последовательностей фрагмента гена 16S RNA–tRNA-Leu–ND1–tRNA-Ile–tRNA-Gln +ND3 мтДНК сигов из бассейна р. Амур.

Population	Locus	Length, bp	n	h	H_d	S	π	K
1. Уссурийский сиг	16S rRNA	735	19	3	0.678	2	0.00115	0.842
	tRNA-Leu	75	19	2	0.199	1	0.00265	0.199
	ND1	975	19	15	0.959	25	0.00410	4.012
	tRNA-Ile	72	19	3	0.292	2	0.00422	0.304
	tRNA-Gln	68	19	2	0.105	1	0.00146	0.105
	Complete region	1929	19	18	0.994	31	0.00283	5.462
2. сиг хадары	16S rRNA	735	5	2	0.400	1	0.00054	0.400
	tRNA-Leu	75	5	2	0.400	1	0.00533	0.400
	ND1	975	5	4	0.900	6	0.00246	2.400
	tRNA-Ile	72	5	1	0.000	0	0.00000	0.000
	tRNA-Gln	68	5	1	0.000	0	0.00000	0.000
	Complete region	1929	5	5	1.000	8	0.00166	3.200
	16S-ND1+ND3	2175	5	4	0.900	10	0.00182	4.000

Примечание: n – число образцов, S – число полиморфных (сегрегирующих сайтов), h – число гаплотипов, H_d – гаплотипическое разнообразие, π – нуклеотидное разнообразие, k – среднее число нуклеотидных различий, K_s – число синонимичных замен на синонимичный сайт, K_a – число несинонимичных замен на несинонимичный сайт.

Топологии филогенетических деревьев по (Рисунок 6.6) объединенным фрагментам генов 16S RNA–tRNA-Leu–ND1–tRNA-Ile–tRNA-Gln и ND3 митохондриальной ДНК, построенных с помощью различных методов – максимального правдоподобия (ML), ближайшего соседа (NJ) и байесовского метода (BI) – были аналогичны для всех статистически значимых узлов. Все

включенные в анализ нуклеотидные последовательности сигов сформировали несколько хорошо поддержанных кластеров, один из которых объединяет

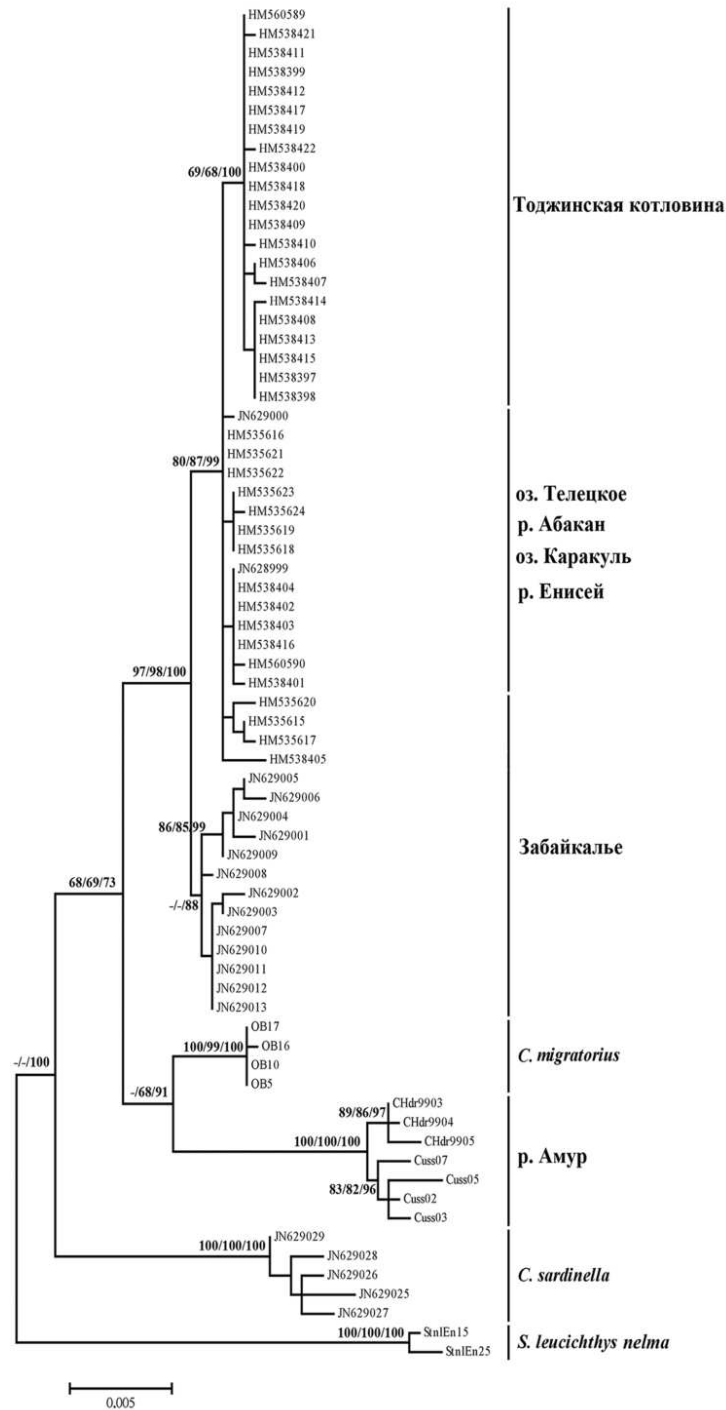


Рисунок 6.6 – Филогенетические взаимоотношения сигов из водоемов юга Сибири и из бассейна р. Амур на основе фрагмента гена 16S RNA– tRNA-Leu–ND1–tRNA-Phe–tRNA-Gln мтДНК. Числа в узлах – значение бутстрэп поддержки и апостериорной вероятности. Поддержки ветвей соответствуют

ML/NJ/BI анализ

амурских сига – уссурийского сига и сига-хадары, второй – байкальского омуля и третий – малотычинковых сига из озер Тоджинской котловины, и т.д.

Несмотря на то, что между этими кластерами нет статистически значимой поддержки, образцы сига из различных и географически удаленных водоемов объединяются в самостоятельные гаплогруппы с высокой бутстрэп-поддержкой ветвей. Кроме того, в пределах клады амурских сига сиг-хадары формирует отдельную, статистически поддерживаемую гаплогруппу (78/74/86). Значения F_{ST} при сравнении различных видов сига бассейна р. Амур, байкальского омуля, сига из оз. Баунт и сига озер Тоджинской котловины показал, что различия в большинстве случаев достоверны (Таблица 6.4).

Таблица 6.4 – Попарные значения F_{ST} для различных сиговых рыб из водоемов юга Сибири, оз. Байкал, Забайкалья и бассейна р. Амур (по белок-кодирующему гену ND1+ND3 мтДНК).

Species	<i>C. chadary</i> (Амур)	<i>C. ussuriensis</i> (Амур)	<i>C. migratorius</i> (Байкал)	<i>C. pidschian</i> (Баунт)
<i>C. ussuriensis</i> (Амур)	0.449			
<i>C. migratorius</i> (Байкал)	0.916*	0.904*		
<i>C. pidschian</i> (Баунт)	0.903	0.908	0.871*	
<i>C. pidschian</i> (Тоджа)	0.928*	0.919	0.928*	0.716

Примечание. Достоверность оценена на основе 1000 псевдорепликаций, $p < 0.001$, * – различия достоверны.

Для оценки генеалогических взаимоотношений между гаплотипами были сконструированы медианные сети. Данный анализ показал, что все образцы распределены в двух популяционных группах, соответствующих уссурийскому сиду и сиду-хадары. Переход гаплогрупп от одной географической группы к другой с наибольшей вероятностью осуществляется через не обнаруженный гаплотип (Рисунок 6.7).

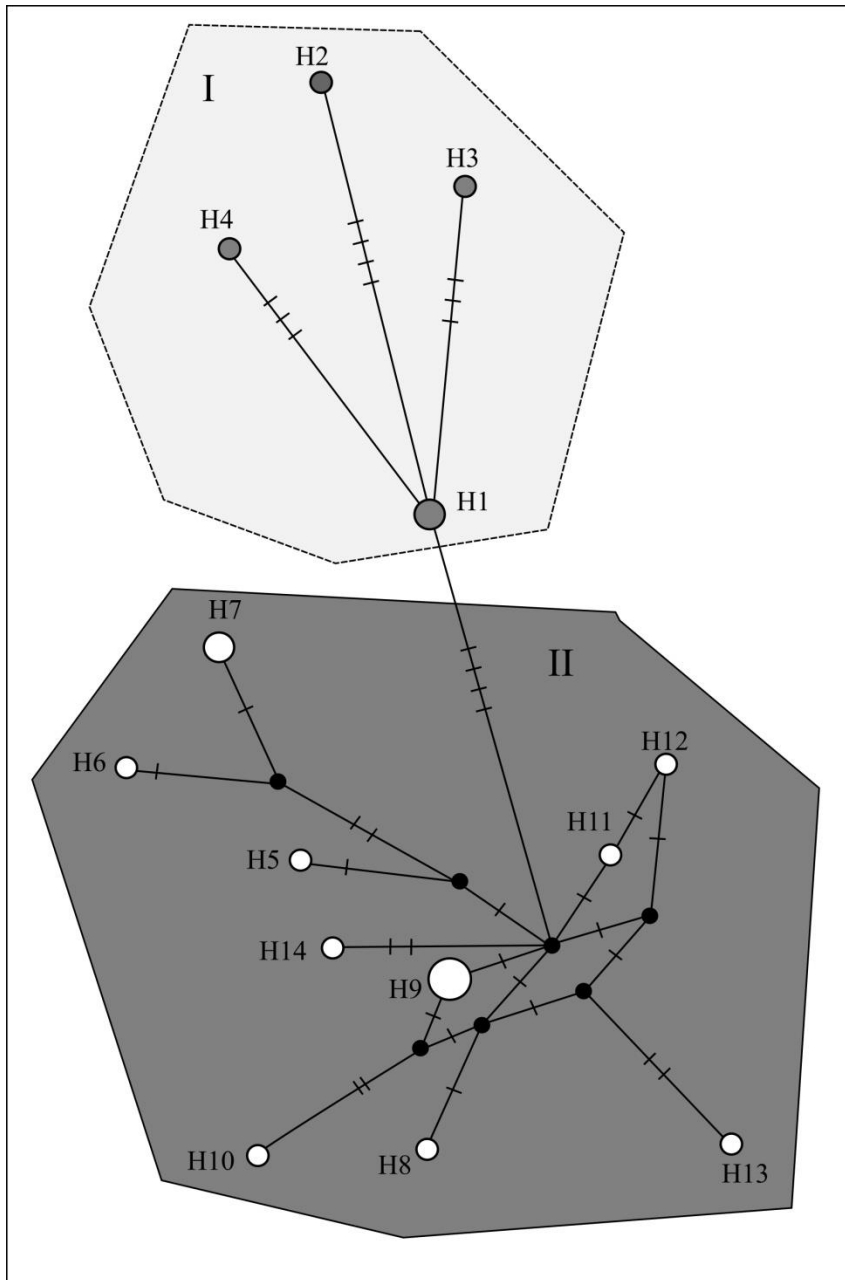


Рисунок 6.7 – Медианные сети гаплотипов (16S RNA– tRNA-Leu–ND1–tRNA-Phe–tRNA-Gln +ND3) для симпатрических сигов бассейна р. Амур. Размер узла пропорционален частоте встречаемости гаплотипа (от 1 до 3). Маленькие черные точки обозначают необнаруженные или вымершие гаплотипы. I группа, темно-серые кружки – сиг-хадары, II группа, белые кружки – уссурийский сиг

Звездообразных структур, характерных для всех южно-сибирских популяций, форм, видов сигов у амурских симпатрических сигов не обнаружено. Гаплотипы форм/ видов слабо связаны между собой и образуют сеть гаплотипов. Гаплотипы

сига-хадары отделены от гаплотипов уссурийского сига 4 мутациями и одним необнаруженным гаплотипом.

Таблица 6.5 – Тест на нейтральность для изучаемых популяций сигов бассейна р. Амур по (16S RNA– tRNA-Leu–ND1–tRNA-Ile–tRNA-Gln +ND3) мтДНК.

Виды	Fu's F_S	Tajima's D
1. <i>Coregonus chadary</i>	0.130	-1.193*
2. <i>Coregonus ussuriensis</i>	-3.281*	-0.778*

Примечание. * $p < 0.05$

Данные тестов на селективную нейтральность в популяциях сига-хадары и уссурийского сига показали, что для обоих видов отмечены достоверные отрицательные значения (Таблица 6.5). Это указывает на избыток редких мутаций в анализируемых видах, что согласуется с моделью популяционного роста.

Распределение попарных нуклеотидных различий в общей выборке и отдельно для каждого вида не одинаково (Рисунок 6.8). В общем анализе (в) распределение имеет левосторонний мультимодальный характер, что не соответствует ожидаемому, если принять за основу модель растущей численности популяции (Таблица 6.5). В двух других случаях (а – *C. ussuriensis* и б – *C. chadary*) распределение более симметрично и обе выборки имеют бимодальный характер. Наибольшая амплитуда кривой отмечается в распределении сига-хадары, для него же отмечается и наибольшее расхождение между ожидаемыми и наблюдаемыми нуклеотидными различиями. Значительные расхождения между ожидаемым и наблюдаемыми распределениями указывают на высокую гетерогенность исследуемых выборок, что связано, прежде всего, с процессами интрогрессивной гибридизации амурских, и, по всей видимости, арктических малотычинковых сигов (другие сиви в данном регионе отсутствуют).

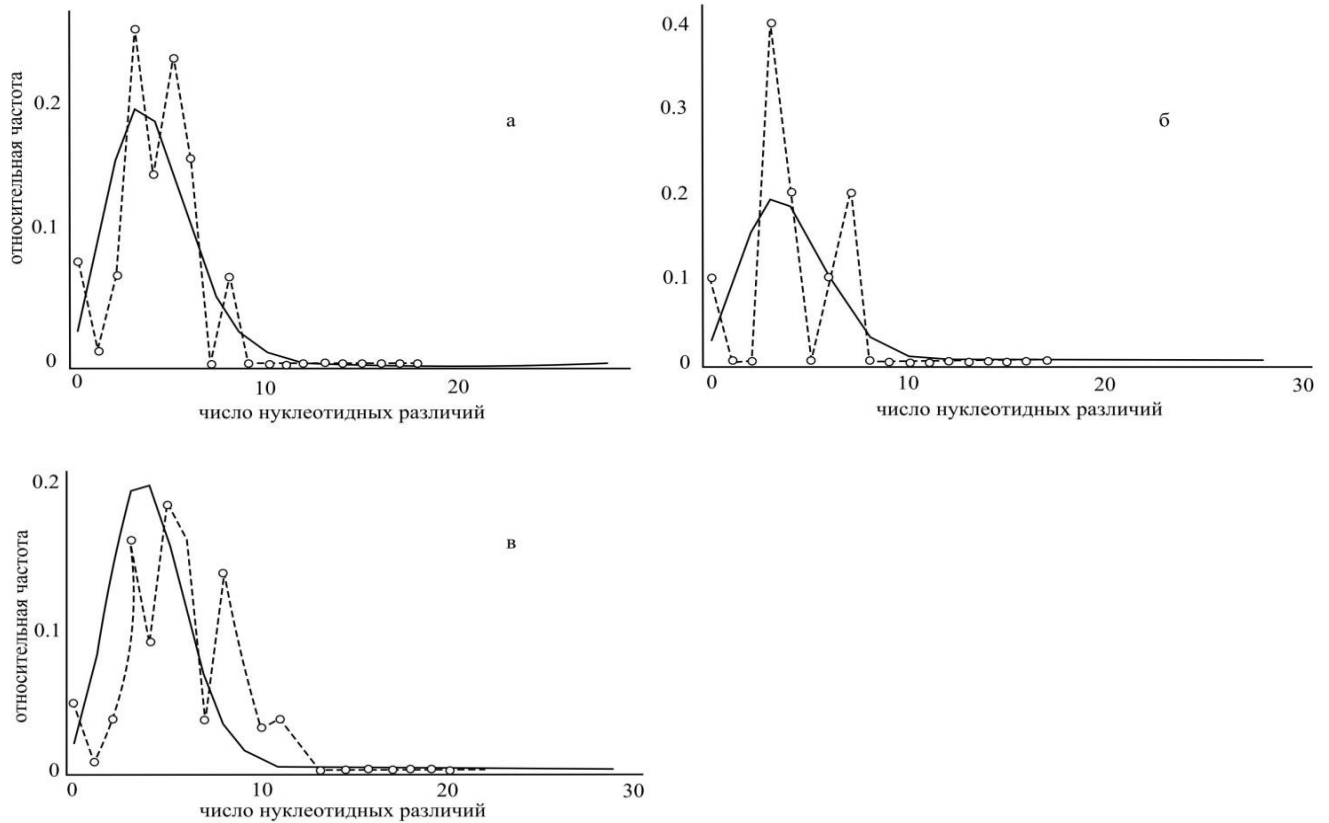


Рисунок 6.8 – Распределение попарных нуклеотидных различий между гаплотипами мтДНК в популяциях амурских симпатрических сигов, а – уссурийский сиг, б – сиг-хадары, в – общее распределение. Непрерывная линия – ожидаемая частота парных различий по модели растущей численности популяции. Пунктир – наблюдаемая частота парных различий

6.1.5 Изменчивость фрагмента ITS1

При исследовании первого внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS1) было обнаружено, что фрагменты уссурийского сига и сига-хадары не идентичны друг другу, хотя и относятся к одной группе сигов с двумя блоками (66 bp) в составе ITS1 (Приложение Б., Рисунок Б. № 50, 51. н.п.190). Различия между видами составляет одну замену. Следует отметить, что при исследовании других симпатрических пар сигов, различий в нуклеотидном составе не было обнаружено.

6.2 Заключение к главе

Морфологический анализ подтверждает существование значительных морфологических различий между двумя симпатрическими сига́ми р. Амур. Различия обнаружены как по пластическим, так и по меристическим признакам. По числу жаберных тычинок, оба вида сига́в относятся к бентофагам. По числу прободенных чешуй в боковой линии уссурийский сиг относится к многочешуйчатой группе. Куда относятся и байкальский омуль, и все сига́и с нижним и полунижним ртом из бассейна оз. Байкал. Тогда как сиг-хадары относятся к малочешуйчатой группе сибирских сига́в. Характерно, что ареал обеих видов сига́в ограничен бассейном р. Амур. Это единственная в России симпатрическая группа сига́в, у которых основные различия наблюдаются не по жаберным тычинкам, а по числу прободенных чешуй в боковой линии. Что лишний раз подтверждает ее уникальность.

Оба вида сига́в занимают близкую экологическую нишу, часть времени года проводя в достаточно быстрых потоках горных рек. В отличие от сига-хадары, уссурийский сиг осенью, зимой и весной встречается в р. Амур и в лимане. Летом оба вида тяготеют к устьям горных рек, где температура воды значительно ниже, чем в р. Амур. Питание у сига́в схожее, но по данным М.В. Подушко, сиг-хадары употребляет в пищу более мелкие организмы. Крупный уссурийский сиг часто выступает в качестве хищника (Vochkarev *et al.*, 2017).

Филогенетический анализ на основе фрагмента гена 16S RNA– tRNA-Leu–ND1–tRNA-Ile–tRNA-Gln и ND3 мтДНК показал, что симпатрическая группа амурских сига́в (уссурийский сиг и сиг-хадары), имеет давнюю связь с байкальским омулем, и совместно они формируют общую ветвь байкальских сига́в. Результаты генетического анализа (как по мтДНК так и по яДНК) указывают на значительную временную и пространственную изоляцию популяций амурских симпатрических сига́в от байкальского омуля, и тем более от южно-сибирских популяций пыжьяновидных сига́в. Генетическая дифференциация современного уссурийского сига́ и сига-хадары продолжается

относительно недолгое время, и ее начало можно соотнести с окончанием одного из последних ледниковых периодов (но не самого последнего). Возможно, что вселение сибирских сигов совпадает с перехватом р. Витим стока Баунтовской системы озер (мы рассматривали в главе 5). При изучении мтДНК отмечено, что у амурских симпатрических сигов выявлено высокое гаплотипическое разнообразие, и при построении медианных сетей не обнаружено звездообразных структур, характерных для популяций прошедших сквозь бутылочное горлышко. Данный факт хорошо соотносится с гляциальной историей бассейна р. Амур, где не существовало значительного оледенения.

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

Рибосомальная РНК ядерной ДНК как инструмент изучения филогенетических взаимоотношений используется уже продолжительный период времени. И, несмотря на многочисленные критические замечания, популярность таких работ постоянно возрастает (Awise, 1994; Sajdak, Phillips, 1997; Saidak *et al.*, 1997; Philippe, Laurent, 1998; Teshima *et al.*, 2003; Sukhanova *et al.*, 2004; Зуйкова, 2018). В связи с относительно высокой степенью изменчивости структуру первого внутреннего транскрибируемого спейсера ITS1 обычно используют при анализе таксонов видового уровня. Считается, что некодирующие ядерные маркеры эволюционируют медленнее, чем кодирующие митохондриальные гены. В то же время считается, что ITS1 и ITS2 фланкированные высоко консервативными последовательностями, являются одними из наиболее быстро эволюционирующих фрагментов ядерной ДНК. Полагают, что на основе мтДНК можно оценивать изменения генома не более чем за последние 15-20 млн. лет (Brown *et al.*, 1982). Средняя скорость нуклеотидных замен в мтДНК обычно превышает таковую высчитанную для яДНК в 5-10 раз, **и оценивается в 2-4% за млн. лет** (Brown *et al.*, 1979; Кимура, 1985; Wilson *et al.*, 1985). Таким образом, использование ядерных фрагментов позволяет проводить реконструкции за более значимые временные периоды. Одной из особенностей этого маркера является наличие больших делеций и инсерций, число которые у различных видов может быть специфичным для внутри родовых комплексов (Sajdak, Phillips, 1997; Sukhanova *et al.*, 2004).

Применение первого транскрибируемого спейсера ядерной ДНК в таксономии дает хороший результат, как при изучении растений, так и животных (Sajdak, Phillips, 1998; Koch *et al.*, 2002; Presa *et al.*, 2002; Банникова, 2004; Рыжева и др., 2007; Иванов, 2008; Слугина и др., 2014; Полякова и др., 2016; Зуйкова, 2019). Изученные формы/виды пыжьяновидных сигов мы также исследовали с помощью анализа последовательностей этого фрагмента (Sajdak, Phillips, 1997; Sukhanova *et al.*, 2004). Вслед за Л.В. Сухановой, мы попытались реконструировать

филогенетические отношения сиговых рыб на основе фрагмента ITS1. При этом нас в первую очередь интересовала структура ITS1 ранее рассматриваемых форм пыжьяновидных сигов группы *C. lavaretus*.

7.1 Изменчивость первого внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS1) яДНК

Построение схемы филогенетических отношений на основе больших делеций (66 п.н. «cgcgtgggggttcacgtgccgggatggtggctccggccaccgcccagactctgttccccacaactc») в ITS1 (Приложение В) выстраивает все виды рода *Coregonus* в относительно новом порядке по сравнению с данными мтДНК. Все виды рода *Coregonus* структурированы относительно числа последовательностей этого фрагмента. При этом данная филогения в целом не противоречит схемам, в основе которых лежит морфологическая изменчивость или изменчивость мтДНК. Все известные виды сигов сохранены. Сохранено и неофициальное деление рода на «ряпушек» и «настоящих (пыжьяновидных) сигов». К ним добавились только группа сигов из водоемов Алтае–Саянской горной страны (сиг телецкий, сиг Правдина, сиви из озер Тоджинской котловины, сиви из оз. Каракуль) (Рисунок 7.1). Таким образом, все формы/виды сигов р. *Coregonus* можно разделить на три группы. К ITS1-1 формам относятся омуля, ряпушки, пелядь. К ITS1-2 формам относятся (обыкновенный сиг, тугун, муксун, чир, все байкальские формы/виды сигов, амурские симпатрические сиви, анадырские сиви, почти все формы вида *C. lavaretus*. К ITS1-3 формам относятся симпатрические сиви Телецкого озера и сиви озер Тоджинской котловины.

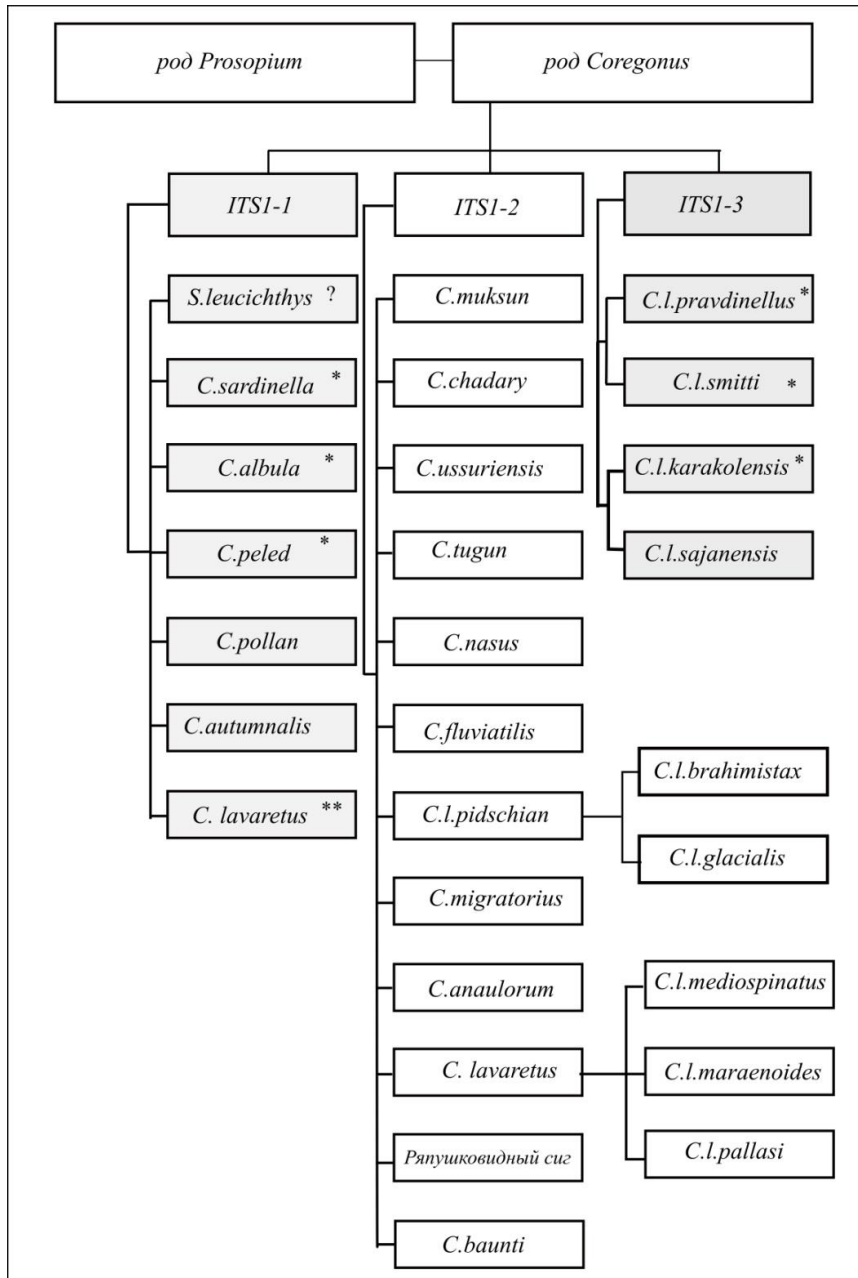


Рисунок 7.1 – Распределение изученных видов/форм сигов р. *Coregonus* согласно числу тандемных повторов в фрагменте ITS1 яДНК. Звездочками обозначены проблемные виды и видовые комплексы. Двумя звездочками обозначен морфологически пыжьяновидный сиг, обнаруженный в Финском заливе Балтийского моря. Знаком вопроса обозначена нельма, фактически не входящая в род *Coregonus*

Из всего рода *Coregonus*, только в составе вида *C. lavaretus* присутствуют формы/виды сигов всех трех форм – ITS1-1, ITS1-2 и ITS1-3. Если положить в основу структурирования сигов рода *Coregonus* число повторов в первом

внутреннем транскрибируемом спейсере яДНК, то деление рода на подроды получает дополнительное обоснование. Что в целом не приветствуется современными систематиками. Таким образом, структурирование различных популяций/форм/видов сигов вида *Coregonus lavaretus complex* на основе ITS1 подтверждают точку зрения о том, что сиги представляют собой комплекс видов. Но такому дроблению не противоречит кластеризация сигов и на основе мтДНК (Рисунок 7.1) (Смирнов, 2009; Бочкарев и др., 2017).

Для анализа генеалогических связей между последовательностями первого внутреннего транскрибируемого спейсера ITS1 использовали медианные сети. В первом варианте из последовательностей удалили все делеции и анализировали видовой состав только на основе нуклеотидных замен (Рисунок 7.2). В качестве модели использовали двухпараметрическую модель Кимуры (Kimura, 1980). Рассмотренные формы/виды сгруппировались в две/три группы. В первую группу вошли все настоящие сиги, баунтовский сиг, муксун, уссурийский сиг, и беренгийский омуль, который, впрочем, несколько удален от основной группы. Большая часть форм/видов по структуре ITS1 относится к настоящим сигам. Во вторую группу вошли омуля и ряпушки, которые и по мтДНК всегда организовывали отдельную групп. Третья группа (если ее выделять) включает в себя дополнительный кластер американских ряпушек. Для построения второго дерева все последовательности перевели в форму двухбуквенной записи, где буква «А» включает в себя все четыре нуклеотидные основания. Буквой «Т» заполнили все имеющиеся делеции (Рисунок 7.3). В качестве модели использовали модель Джукса-Кантора (Jukes-Kantor, 1969). Результат данного анализа максимально приближен к результату анализа мтДНК и группирует род *Coregonus* на «омулей и ряпушек (*Cisco-like*)», «ITS1–2 формы пыжьяновидных сигов (*pidschian-like*)» и «ITS1–3 формы пыжьяновидных (*pidschian-like*) сигов».

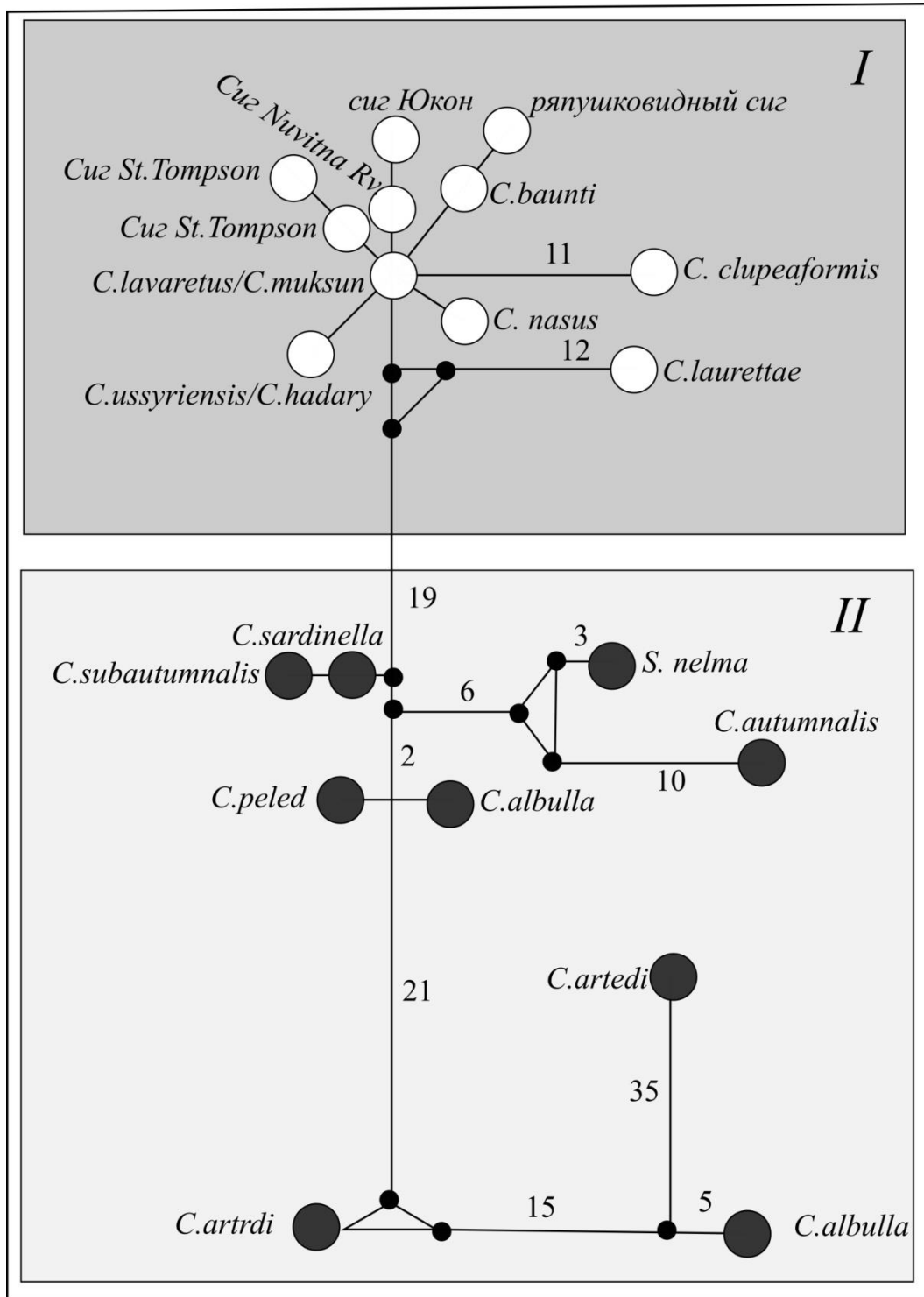


Рисунок 7.2 – Медианная сеть, построенная на основе последовательностей в первом внутреннем транскрибируемом спейсере ITS1 методом ближайшего соседа. Кружками обозначены расположения видов и форм. Число замен обозначено над или под линией. 1 и 2 группы соответствуют этапам видообразования по Л.В. Сухановой (2012)

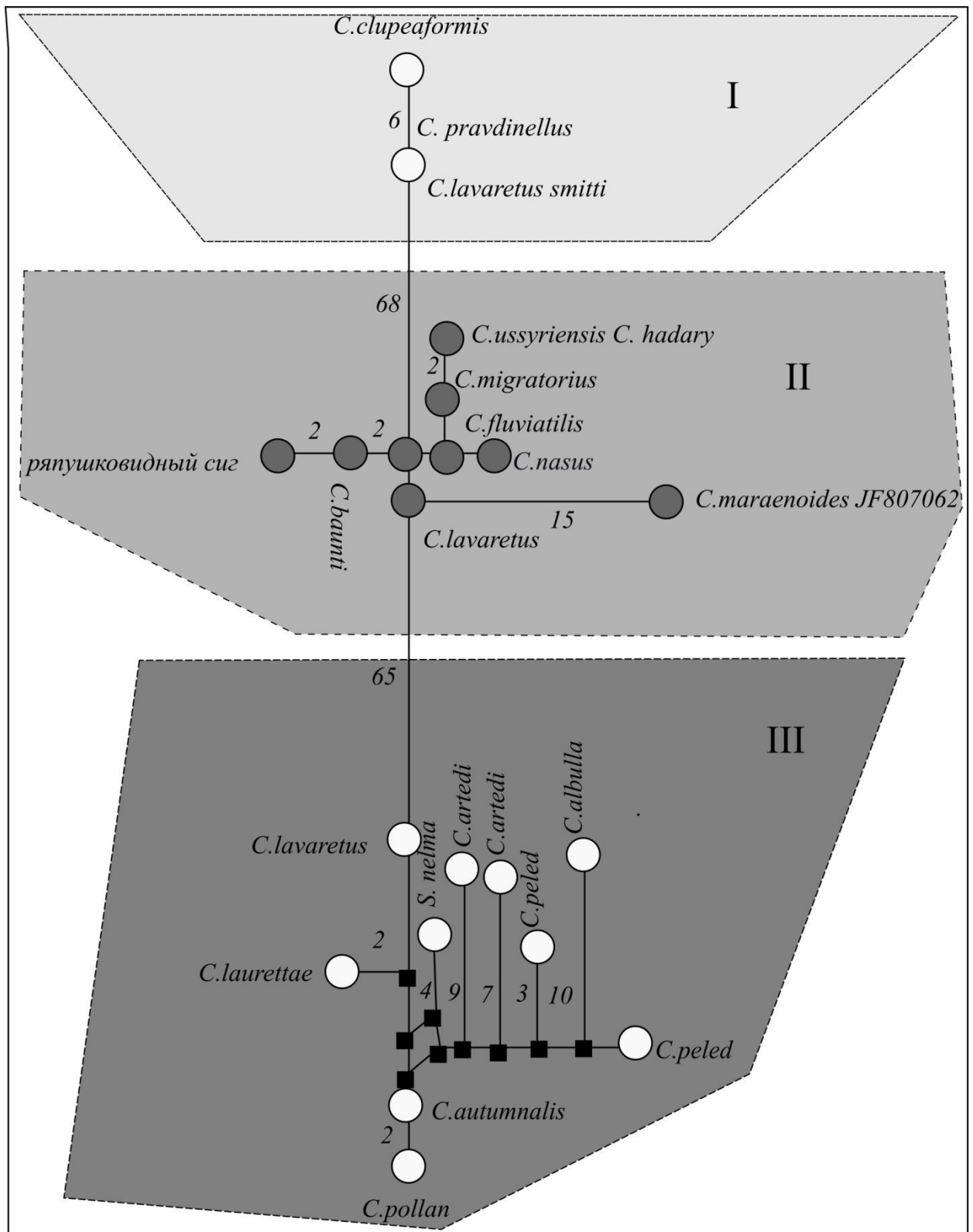


Рисунок 7.3 – Медианная сеть, построенная на основе делеций в первом внутреннем транскрибируемом спейсере ITS1 методом ближайшего соседа.

Кружками обозначены расположения видов и форм.

Число замен обозначено над или под линией

На основании структуры рассмотренных филогенетических схем можно сделать несколько заключений.

- I. В первую группу (ITS1-1) включены рыбы с верхним и конечным ртом, с предпочтительно хищным или планктонным типом питания, с большим числом жаберных тычинок на первой жаберной дуге. В эту же группу вошли арктический омуль, сиг-поллан, американские ряпушки группы *C. artedi*, пелядь и ряпушки группы *C. sardinella*, беренгийский омуль и нельма. Это почти все виды, ранее включенные в состав подрода *Leucichthys* и род *Stenodus*.
- II. Большая часть настоящих сегов вошла во вторую группу или «подрод» (ITS1-2). Данная группа более многочисленна, чем первая. Дистанции между формами/видами относительно невелики, и не превышают 2% по ND1 мтДНК. В центре группы находится пыжьяновидный сиг (в нашей работе ленского происхождения). К нему непосредственно примыкают баунтовский сиг, включая все описанные формы пыжьяновидных сегов из Баунтовской системы озер, в том числе и ряпушковидный сиг из оз. Баунт с пыжьяновой формой по мтДНК. В этой группе находится европейский сиг, чир и сиг Исаченко. В состав группы «сига-пыжьяна» вошли муксун и сиг-востряк (обе его митохондриальные формы). Сиг-марена из западной акватории Финского залива занимает удаленное (15 замен) положение. С чиром тесно связан байкальский омуль и симпатрические сего из р. Амур. К баунтовскому сигу примыкает оригинальный ряпушковидный сиг из оз. Баунт.
- III. Телецкие и Тоджинские сего (ITS1-3) сильно удалены (68 замен) от ленского пыжьяновидного сига, который является центром второй группы. С ними непосредственно связана одна из форм американского сельдевидного сига *C. clupeiformis* из оз. Нипигон.

7.2 Сравнительный анализ различных филогенетических схем

Очевидно, что структурирование видов рода *Coregonus* на основе ITS1, отражает одну из сторон эволюции сиговых рыб. Ниже представленные схемы в той или иной степени отличаются от схемы Ю.С. Решетникова (1979) основанной на морфологических признаках. Общая структурная организация схем в целом близка друг к другу (Рисунок 7.4 б, в).

Деление рода на большие группы, соответствующие подродам, не противоречит филогенетической схеме, используемой специалистами в конце прошлого века. Таким образом, с помощью фрагмента ITS1 можно с высокой долей вероятности определить, к какой группе относится та или другая форма/вид, пыжьяновидных сигов, что невозможно сделать на основе анализа мтДНК, (теряется телецкая группа форм/видов сигов). Группа ITS1-3 состоит из форм/видов, ранее относимых к формам, которые, за исключением сига Правдина, не обладали какими-то особенными характеристиками. На основании вышеприведенных филогенетических схем можно подтвердить ранее сделанный вывод о том, что *C. lavaretus* включает в себя формы/виды сигов разного происхождения, которые в некоторых случаях нельзя назвать близкородственными.

Четко дифференцированные на основе первого внутреннего транскрибируемого спейсера, пыжьяновидные сиви групп ITS1-2 и ITS1-3 в своей основе отличаются друг от друга по структуре мтДНК незначительно, однако они хорошо различаются с помощью аллозимного и морфологического анализов (Балдина, 2010; Бочкарев, Зуйкова, 2010). Низкую дифференциацию, или отсутствие таковой различных мтДНК линий у этих форм/видов сигов можно объяснить **регулярным** прохождением этих форм/видов сигов через бутылочное горлышко, с замещением анцестральной мтДНК на донорскую.

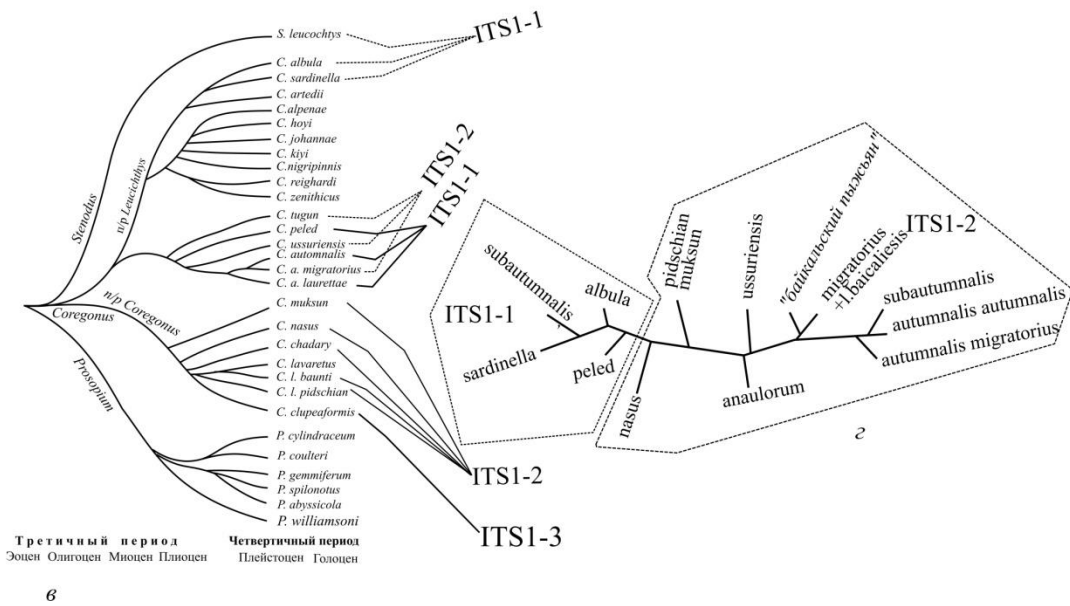
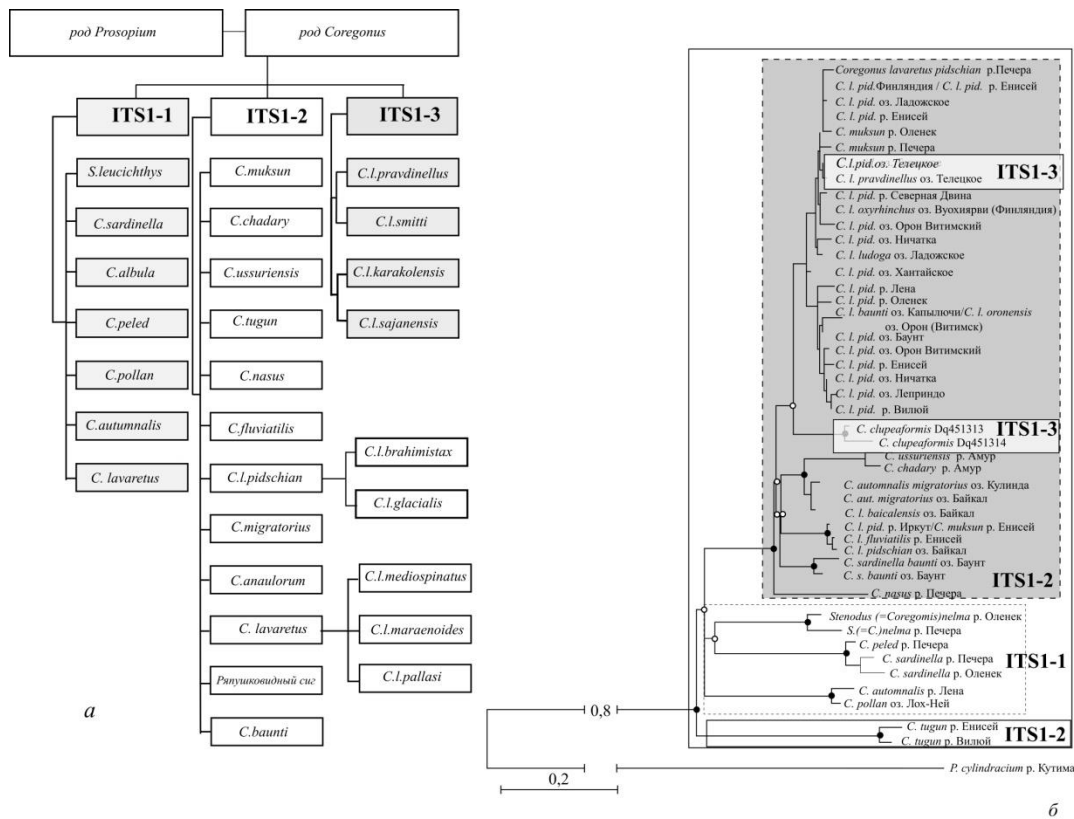


Рисунок 7.4 – Структура рода *Coregonus*: а – на основе числа тандемных повторов в первом внутреннем транскрибируемом спейсере ITS1; б – по Смирнову и др. (2009); в – по Решетникову (1980); г – по Политову и др. (2000)

Изучение происхождения различных ITS1 форм не являлось нашей основной задачей. Но, очевидно, что в основе всего рода *Coregonus* лежали ITS1-1 формы

как самые простые (Sukhanova *et al.*, 2012). Происхождение ITS1-1 форм балтийского происхождения, обнаруженных у пыжьяновидных сигагов, с нашей точки зрения связано с последней волной миграции на запад арктического омуля. Небольшие стада, которого проникли в бассейн Балтики в позднечетвертичный период и оставили там свой след в виде гибридных многочешуйчатых и многотычинковых популяций пыжьяновидных сигагов (Behnke 1972; Sendek *et al.*, 2017). Как и обнаружение фрагмента ITS1-3 у одного экземпляра муксуна в Арктике, по всей видимости, тоже связано с гибридизацией, или неверным определением видов (Боровикова и др., 2020).

Таким образом, происхождение современных форм пыжьяновидных сигагов требует углубленного анализа ядерной ДНК из большинства водоемов, как арктической зоны, так и Южной Сибири. Анализ мтДНК, сопряженный с морфологическим анализом, позволяет решить некоторые задачи. Однако мощность этих методов для выяснения происхождения и дифференциации более древних генетических линий сигагов является явно недостаточной.

7.3 Заключение к главе

Филогенетические реконструкции на основе последовательностей первого внутреннего транскрибируемого спейсера яДНК демонстрирует некоторую схожесть с митохондриальной филогенией. Но исследование этого маркера позволяет выявить ранее не известные данные, позволяющие по-новому рассматривать р. *Coregonus*, внутриродовых структур, можно предоставить некоторые, подтвержденные генетически аргументы. На основании анализа первого внутреннего транскрибируемого спейсера показана дискретная структура сигагов рода *Coregonus* и вида *C. lavaretus* в частности.

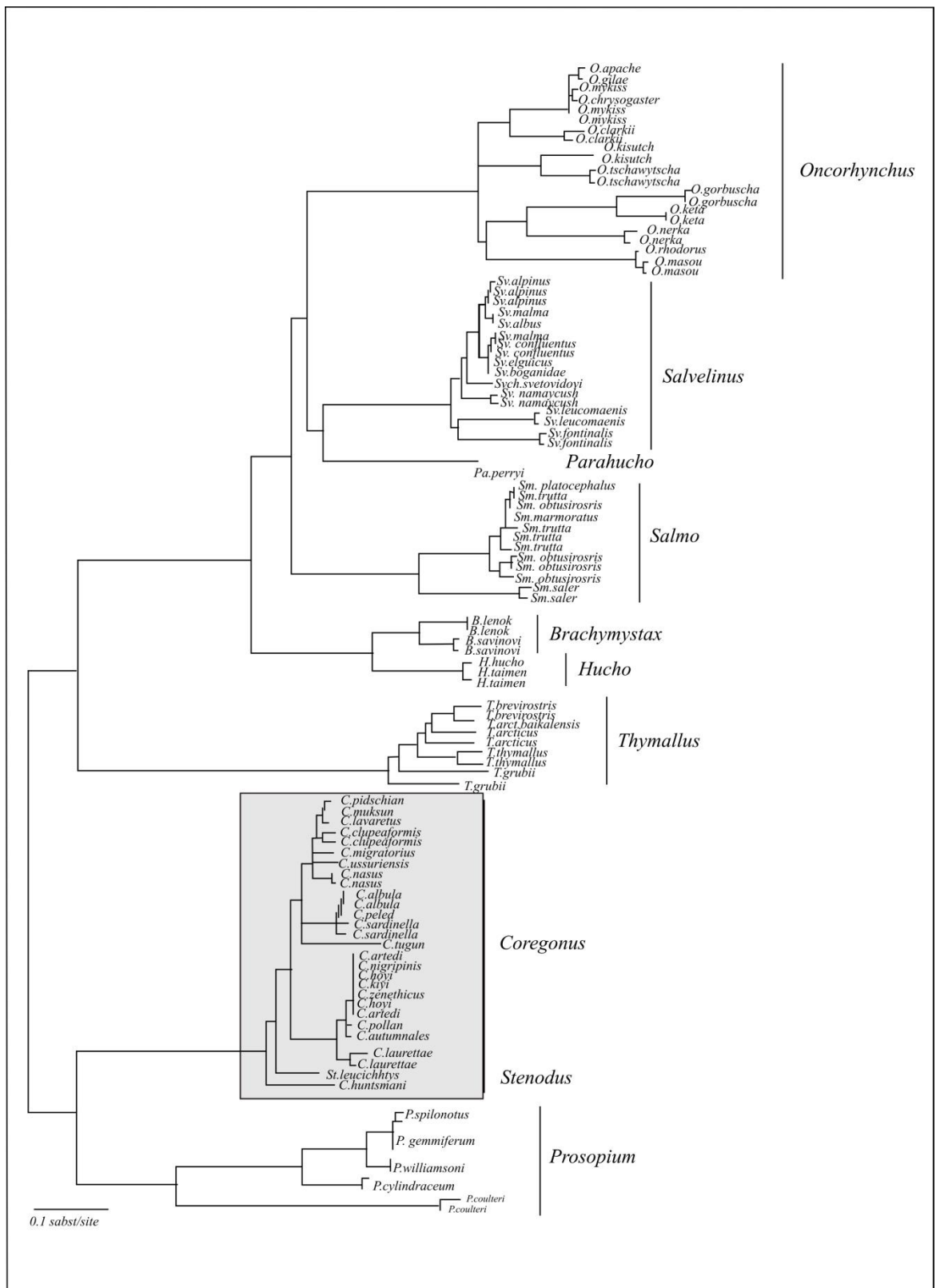


Рисунок 7.5 – Схема филогенетических связей лососевых рыб по Crete-Lafreniere *et al.* (2012)

Генетические исследования показали, что насыщение митохондриальных геномов наступает за период 15-20 млн. лет. В течение этого временного отрезка

времени эволюция рода, оцененного по мтДНК, не должна противоречить эволюции рода, оцененного с помощью ядерных маркеров. Однако последние данные, основанные на результатах исследования яДНК, относят время возникновения лососевых рыб в 35-60 мл лет (Crete-Lafreniere *et al.*, 2012; Рисунок 7.5). Принимая во внимание то, что результаты наших исследований мтДНК и ITS1 не противоречат друг другу, можно предположить, что возникновение основного видового разнообразия сигов рода *Coregonus* следует отнести к половине предложенного А. Крет-Лафреньером с соавторами (2012) времени, что совпадает с нашими исследованиям.

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

8.1 Современный видовой состав сигов р. *Coregonus* в водоемах Евразии

Видовой состав р. *Coregonus* в водоемах Евразии включает в себя 12 общепризнанных видов. Три вида обитают в водоемах Европы: сиг обыкновенный (*C. lavaretus*), европейская ряпушка, (*C. albula*) и сиг-поллан (*C. pollan*). В качестве вида, некоторыми авторами рассматривается и (*C. oxyrhynchus*) (Jacobsen et al 2012). Ареал остальных приурочен к водоемам Сибири и Дальнего Востока. К ним в настоящее время относятся сибирская ряпушка (*C. sardinella*), пелядь (*C. peled*), арктический омуль (*C. autumnalis*), байкальский омуль (*C. migratorius*), тугун (*C. tugun*), чир (*C. nasus*), муксун (*C. muksun*), уссурийский сиг (*C. ussuriensis*), сиг-хадары (*C. chadary*). Кроме этих общепризнанных в качестве видов некоторые авторы рассматривают еще ряд «экологических форм» (Карасев, 1987; Черешнев, 1996; Черняев и др., 1999; Голубцов, Малков, 2007; Решетников, 2013; Бочкарев и др., 2017).

Как мы уже писали, понятие «экологическая форма», как наследственная структура, обособившаяся в результате экологической изоляции, было наиболее полно сформулировано Ю.С. Решетниковым в монографии «Экология и систематика сиговых рыб» (Решетников, 1980). С данных позиций была проведена ревизия и таксономический статус сига-востряка (*C. anaulorum*), сига Исаченко (*C. fluviatilis*), сига Правдина (*C. l. pravdinellus*) и множества других форм, видов сигов был понижен до уровня «экологической формы» = популяции (Решетников и др., 1979). В результате схема филогенетических связей сигов получила такой вид, где сиги с нижним и полунижним ртом Евразии представлены в количестве одного вида и шести подвидов (Решетников, 1980, Глава 1).

В начале нового тысячелетия, с помощью методов молекулярной диагностики (мтДНК) был подтвержден видовой статус большинства ранее описанных видов: чира, тугуна, арктического омуля, уссурийского сига, сига-хадары (Бодали и др., 1994; Суханова, 2004; Politov *et al.*, 2004; Baldina *et al.*, 2007; Смирнов и др., 2009). Был повышен таксономический статус байкальского омуля. В то же время было обнаружено, что пелядь и ряпушка имеют общую мтДНК и в филогенетических анализах образуют общий кластер. Идентичную мтДНК имеют и такие «хорошие» виды, как сиг-пыжьян и муксун. Так же не отличается от «пыжьяновой», мтДНК у большинства сибирских симпатричных форм озерных сигов (Балдина и др., 2008; Смирнов и др., 2009; Vochkarev *et al.*, 2011, 2013). В то же время, исследования мтДНК речных симпатрических форм/видов сигов показало более сложный характер их внутривидовой организации. Исследования сига-востряка бассейна р. Анадырь позволило выявить у него три различные филогенетические линии. При этом две из этих линий принадлежат местному малотычинковому сигу (сиг-горбун), а третья сигу-востряку (Baldina *et al.*, 2007). Анализ мтДНК енисейского речного сига, описанного ранее как сиг Исаченко (*S. fluviatilis*), подтвердил его видовую обособленность (Смирнов и др., 2009; Бочкарев и др., 2017), (Приложение Б., Рисунок А.10). При тщательном изучении обнаружилось, что у некоторых экземпляров сига Исаченко, выловленных в оз. Байкал, оригинальная мтДНК замещена на мтДНК байкальского омуля (Смирнов и др., 2009). Кроме того, эта форма имеет оригинальный фрагмент ITS1 отличающий его от всех остальных сигов (Приложение В. №53,54). При изучении мелкого ряпушковидного сига, ранее известного как *S. sardinella baunti* из оз. Баунт выявили, что его можно отнести к новому, достаточно древнему виду сиговых рыб. При исследовании мтДНК этого сига тоже были обнаружены две различные филогенетические линии. Одна является видоспецифичной, другая принадлежит местному малотычинковому сигу (Смирнов и др., 2009; Vochkarev *et al.*, 2013). Наличие нескольких филогенетических линий у сига Исаченко, сига-востряка (Приложение Б., А.11) и баунтовского ряпушковидного сига, подтверждает распространенность процесса замещения мтДНК как у водных, так

и у наземных позвоночных (Babik, Branicki, 2005; Абрамсон, 2009; Hailer *et al.*, 2012; Картавец, 2013). Результаты данного исследования подтверждают давно известные сведения о значительной гибридизации и широком распространении различных форм/видов сига в природе (Берг, 1948; Павлов, 1981).

В данной главе мы рассматриваем филогенетические взаимоотношения некоторых, наиболее дифференцированных форм, видов сига в относительно других видов рода *Coregonus*. Для молекулярно-генетического анализа использовали выборки различных популяций, форм, видов сига семейства Coregonidae, (или подсемейства Coregoninae в зависимости от взглядов) рода *Coregonus*. Сиг-валек (*P. cylindraceus*) и нельма (*S. leucichthys nelma*) были взяты в качестве внешней группы (Рисунок 8.1). В работе использовали гаплотипы байкальского и арктического омулей, пеляди, сибирской ряпушки, тугуна, чира, сига-востряка, сига Исаченко, уссурийского сига, сига-хадары, муксуна, ряпушковидного сига из оз. Баунт и различные формы малотычинковых сига из разных водоемов Сибири и Америки.

8.1.1 Филогенетические взаимоотношения сига р. *Coregonus* на основе гена ND1 мтДНК.

Реконструкция филогенетических взаимоотношений между гаплотипами сиговых рыб по белок кодирующему гену 16S RNA-tRNA-Leu-NAD1-tRNA-Ile-tRNA-Gln мтДНК показала, что все они разделились на одиннадцать (без учета сига-валька и нельмы) примерно равнозначных кластеров с достаточно высокой степенью поддержки ветвей. Сиг-валек находится в основании филогенетического дерева, и значительно удален от нельмы. Нельма лежит в основе всего рода *Coregonus*. Оба вида образуют собственные хорошо поддержанные кластеры. Сходство значений дивергенции клад каждого кластера и неразрешенность их в узлах ветвления, возможно, свидетельствует об одновременном обособлении клад от предковой группы.

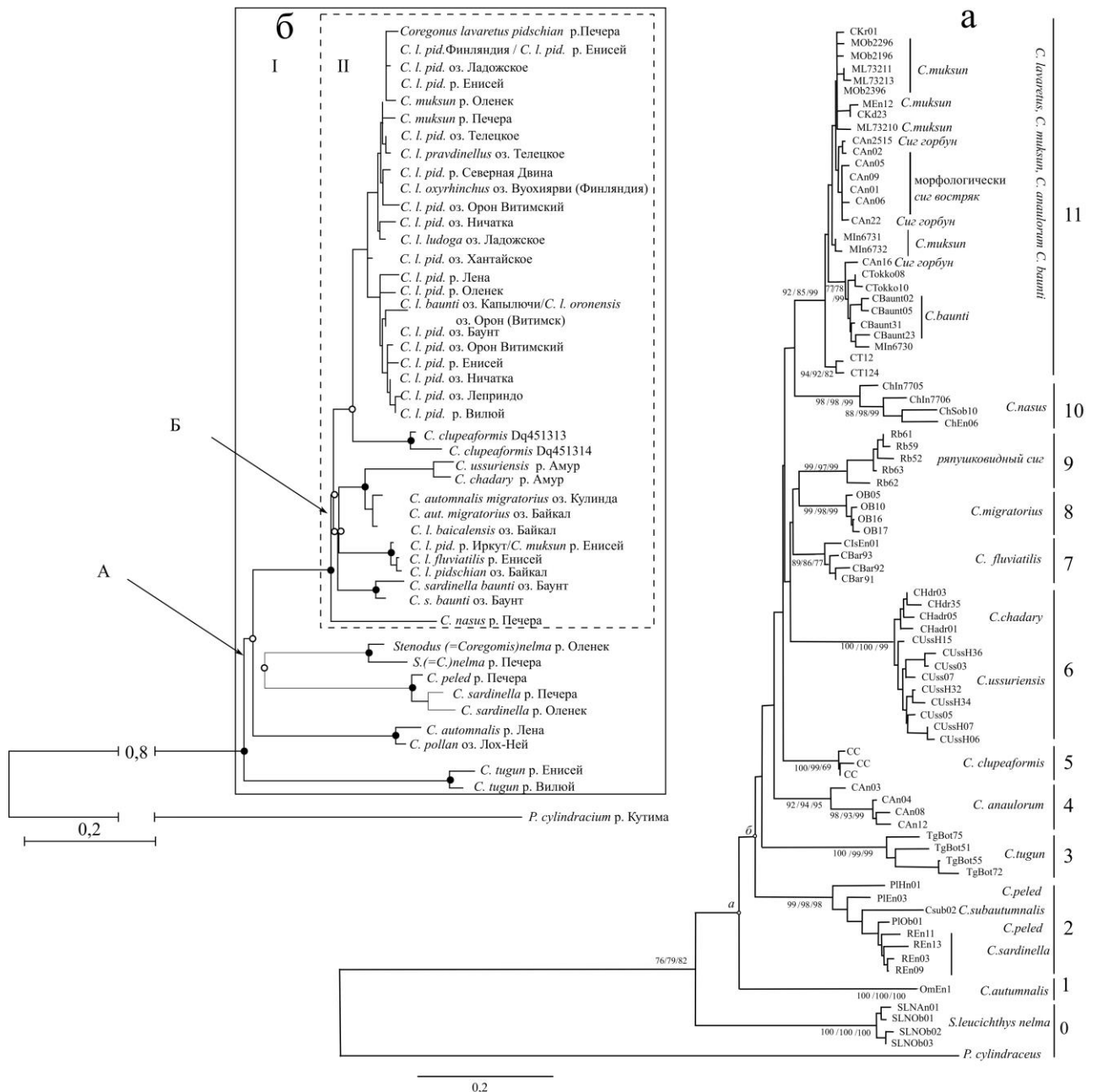


Рисунок 8.1а, б – Схема филогенетических NJ/ML/BI отношений сиговых рыб рода *Coregonus*, построенная на основе нуклеотидных последовательностей по ND1 - а. и митохондриального гена *cytb* - б (Смирнов и др., 2009). 0 – сиг-валек, нельма 1 – омуль р. Енисей, 2 – пелядь, ряпушка, пенжинский омуль, 3 –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

В.В. Смирнов с соавторами (2009) определяет время дивергенции как 3.0–1.5 мл. лет назад и связывает время возникновения видов с двумя глобальными плейстоценовыми похолоданиями (Логачев и др., 1974; Карабанов, 1999; Мац и др., 2001; Смирнов и др., 2009). Первый кластер объединяет гаплотипы арктического омуля из нижнего течения р. Енисей. Второй – гаплотипы сибирской ряпушки из р. Енисей и пеляди из рек Обь, Енисей и Хантайского озера. Кроме того, в данную гаплогруппу вошел единственный гаплотип пенжинского омуля (*C. subautumnalis*), что ставит его принадлежность к омулям под сомнение. В третьем кластере сосредоточены гаплотипы тугуна из р. Лена. В четвертом кластере находится часть гаплотипов сига-востряка из р. Анадырь. Гаплогруппа сига-востряка, имеющего пыжьяновую мтДНК, ради упрощения, из этого анализа исключили. В пятом кластере (гаплотипы взяты в NCBI) находятся все найденные ND1 гаплотипы сельдевидного сига из водоемов Северной Америки. Шестой кластер представлен гаплотипами уссурийского сига и сига-хадары из бассейна р. Амур. Седьмой кластер включает в себя гаплотипы сига Исаченко из рек Баргузин и Енисей. Восьмой кластер образован гаплотипами байкальского омуля. Девятый кластер состоит из гаплотипов баунтовского ряпушковидного сига. В десятом кластере находятся гаплотипы чира из рек Обь, Енисей, Индигирка. Одиннадцатый кластер состоит из нескольких гаплогрупп. Кластер включает в себя одну из филогенетических ветвей баунтовского сига *C. baunti*, малотычинкового сига из оз. Б. Токо, бассейна р. Олекма. В одиннадцатом кластере также находятся две гаплогруппы сигов из верхнего течения р. Енисей, оз. Каракуль бассейна р. Абакан и оз. Кадыш из Тоджинской котловины. Гаплотипы муксуна из рек Обь, Енисей, Лена разбросаны по всему одиннадцатому кластеру. Чтобы выявить внутрипопуляционные отношения симпатрических сигов из р. Анадырь, сига Исаченко и ряпушковидного сига из оз. Баунт проведено их совместное исследование. В этот анализ включили так же гаплотипы сигов из близлежащих водоемов (бассейн р. Лена). Гаплотипы арктического омуля выступили в качестве аутгруппы.

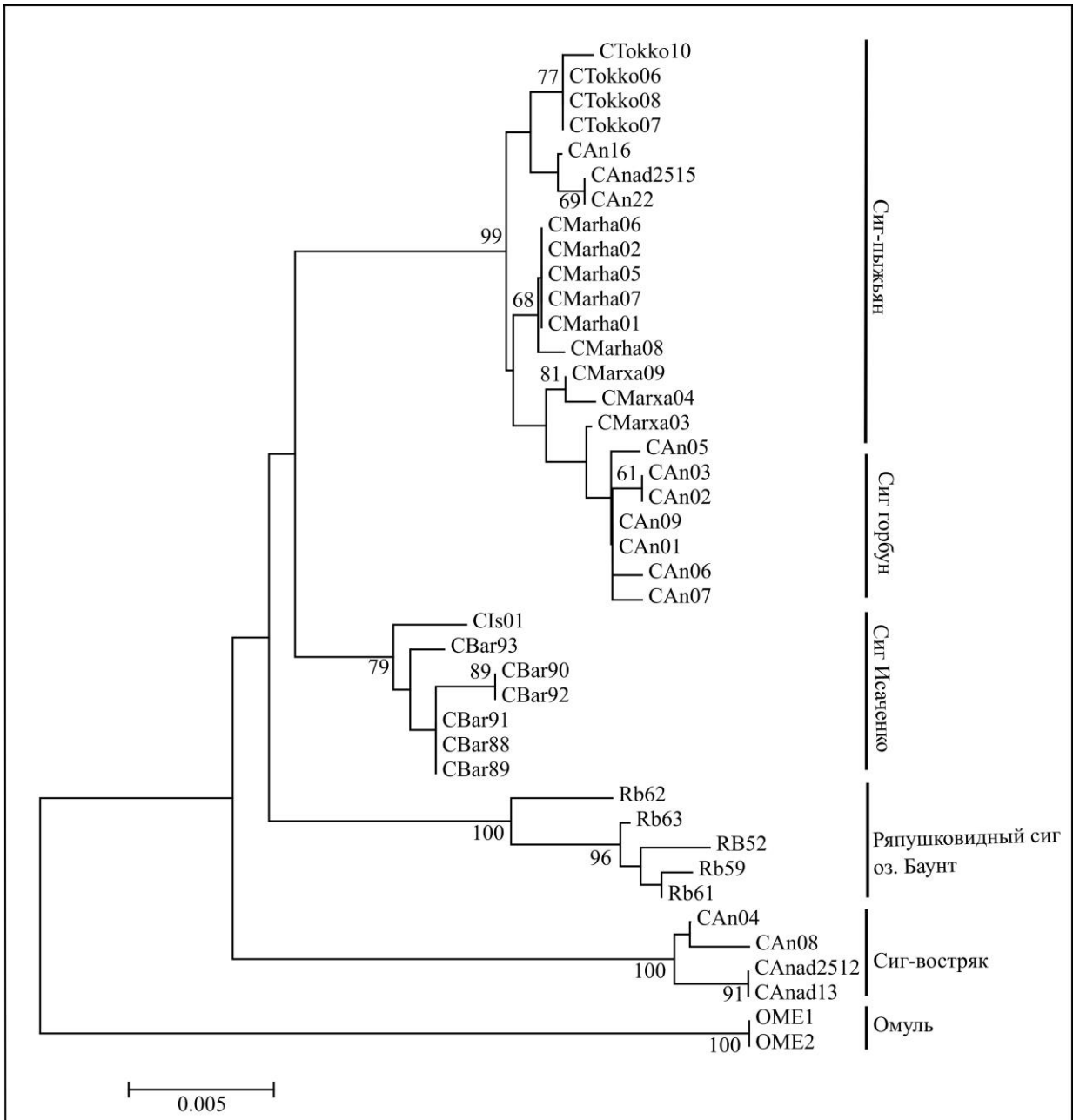


Рисунок 8.2 – Схема филогенетических взаимоотношений ML сига бассейна р. Лена, баунтовского ряпушковидного сига, сига Исаченко и всех гаплогрупп сига-востряка и сига-горбуна по белок кодирующему гену ND1 мтДНК

При совместном анализе, вся гаплогруппа сигов р. Анадырь, состоящая из 14 гаплотипов, распалась на 3 кластера. Каждый из этих кластеров имеет высокую степень поддержки. Первый кластер принадлежит собственно сигу-востряку, второй смешанный кластер состоит из гаплотипов сига-востряка и малотычинкового сига из р. Марха. Третий смешанный кластер состоит из

гаплотипов сига оз. Б. Токо, и гаплотипов сига горбуна р. Анадырь (Рисунок 8.2). Для более подробной оценки генеалогических взаимоотношений между гаплотипами проблемных форм, видов сига были сконструированы медианные сети. Из анализа исключили сига-валька, нельму и большую часть сига с нижним и полунижним ртом. Данный анализ показал, что все образцы распределены в четырех гаплогруппах, соответствующих видовому разнообразию (Рисунок 8.3).

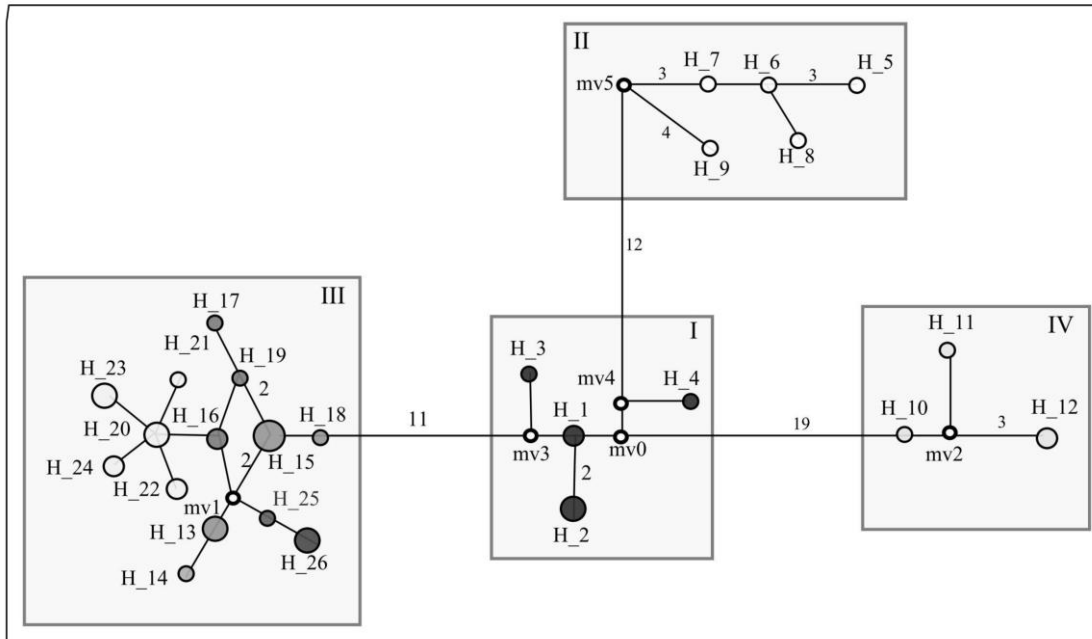


Рисунок 8.3 – Медианные сети гаплотипов по белок кодирующему гену ND1 мтДНК. I группа сиг Исаченко (H_1–4). II группа ряпушковидный сиг оз. Баунт (H_5–9). III группа сига из оз. Токо и р. Марха (H_13–19), сиг горбун р. Анадырь (H_25–26), сиг-востряк (H_20–24). IV группа сиг-востряк (H_10–12).

mv – вымершие или необнаруженные гаплотипы

Сиг Исаченко (I) в данной медианной сети занимает центральное положение. Все остальные гаплогруппы занимают от него равноудаленное положение. Вторая гаплогруппа (II) принадлежит оригинальной ветви баунтовских ряпушковидных сига. В третьей, смешанной, гаплогруппе находятся гаплотипы сига-востряка, имеющие пыжьяновую мтДНК, гаплотипы сига горбуна из р. Анадырь и гаплотипы малотычинковых сига бассейна р. Лена. Смешанная гаплогруппа III образует, по крайней мере, две звездообразные структуры с центральными

гаплотипами H_15 и H_20, что позволяет говорить о недавнем прохождении популяций этих сигов через бутылочное горлышко. Преобладание центрального гаплотипа предполагает, что он с высокой вероятностью является предковым. Гаплотипы сигов из р. Анадырь в (III) объединенной гаплогруппе представлены двумя отдельными линиями, которые образовали звездообразную структуру (H_20) и обособленную линию (H_25, 26) (сиг-горбун). Данное обстоятельство позволяет предполагать неоднократное проникновение сигов с нижним ртом в бассейн р. Анадырь. Первое, более давнее проникновение сига-горбуна в бассейн р. Анадырь положило основу для формирования звездообразной структуры с центральным гаплотипом H_20. Сиги, занимающие это положение, морфологически определяются как сиг-востряк. За незначительный по времени период, прошедший после второго расселения, звездообразная структура (сиг-горбун) не успела окончательно сформироваться H_25, 26. Возможна реализация альтернативного сценария, согласно которой во время проникновения сигов в бассейн р. Анадырь и его гибридизации с сигом-востряком образовались и в дальнейшем эволюционировали отдельно три филогенетические линии. Сиг-востряк, сиг горбун и гибридная форма сига-востряка. Исходя из сетчатого распределения гаплогрупп II и IV, катастрофическое уменьшение численности относящихся к ним форм, видов сигов, по-видимому, их не затронуло. Данный факт хорошо согласуется со схемой оледенения Евразии (Волков, Казьмин, 2007; Astakhov *et al.*, 2016).

8.1.2 Изменчивость гена ND1 мтДНК у симпатрических сигов р. Анадырь

Практически все гаплогруппы симпатрических сигов р Анадырь характеризовались высоким числом разнообразия гаплотипов (H_d) и достаточно высоким числом разнообразия нуклеотидов (π). Наибольшее разнообразие гаплотипов обнаружено у сигов, идентифицированных как сиг-горбун 0.95.

Оригинальный сиг-востряк имеет среднее нуклеотидное разнообразие 0.83. Наибольшее среднее число нуклеотидных различий (k) обнаружено в смешанной группировке сиг-востряк, сиг-горбун 3.45. Отдельное исследование трех филогенетических линий сига-востряка и сига-горбуна, показало, что во всех исследованных гаплогруппах обнаружено достаточно высокое число гаплотипов (h) (Таблица 8.1).

Таблица 8.1 – Параметры полиморфизма последовательностей гена ND1 мтДНК различных филогенетических линий сига-востряка и сига-горбуна из р. Анадырь.

Виды и филогенетические линии	n	S	h	H_d	π	k
1. <i>C. anaulorum</i> (чистая линия)	4	5	3	0.8333	0.0031	3.0000
2. <i>C. anaulorum</i> (востряк) (смешанная линия)	7	4	4	0.8095	0.0019	1.9048
3. <i>C. l. pidschian</i> (горбун) (смешанная линия)	16	11	10	0.9000	0.0035	3.4500
4. <i>C. l. pidschian</i> (горбун) (чистая линия)	10	8	8	0.9556	0.0035	2.3333

Примечание. n – число образцов. S – число полиморфных (сегрегирующих сайтов). h – число гаплотипов. H_d – разнообразие гаплотипов. π – разнообразие нуклеотидов. k – среднее число нуклеотидных различий (на сайт).

8.1.3 Изменчивость гена ND1 мтДНК сига р. *Coregonus*

Практически все гаплогруппы различных форм, видов сига характеризовались высоким числом разнообразия гаплотипов (H_d) и достаточно высоким числом разнообразия нуклеотидов (π). Исключение составляет группа гаплотипов арктического омуля, для которого эти показатели имеют низкие значения (Таблица 8.2). Данный факт связан с малым числом анализируемых особей. Наибольшее разнообразие гаплотипов было обнаружено у чира, пеляди (вместе с ряпушкой) и тугуна. Сиг-востряк имеет среднее нуклеотидное разнообразие, сиг Исаченко более низкое.

Таблица 8.2 – Суммарные данные о полиморфизме последовательностей гена ND1 мтДНК у различных видов сиговых рыб из водоемов Сибири.

Виды	n	S	h	H_d	π	k
1. <i>C. autumnalis</i>	2	0	1	–	–	–
2. <i>C. peled</i>	8	29	8	1.00000	0.00905	8.82100
3. <i>C. tugun</i>	5	20	4	0.90000	0.00951	9.20000
4. <i>C. anaulorum</i> (оригинальные)	4	5	3	0.83333	0.00308	3.00000
5. ряпушковидный сиг	5	12	4	1.00000	0.00513	5.00000
6. <i>C. migratorius</i>	4	3	4	1.00000	0.00171	1.66667
7. <i>C. ussuriensis</i>	14	22	13	0.98900	0.00496	7.83516
8. <i>C. clupeaformis</i>	10	3	3	0.71111	0.00128	1.24444
9. <i>C. fluviatilis</i>	7	7	4	0.80952	0.00244	2.38095
10. <i>C. nasus</i>	4	22	4	1.00000	0.01197	11.66667
11. <i>C. l. pidschian</i>	29	28	20	0.96059	0.00468	4.56650

Примечание. n – число образцов. S – число полиморфных (сегрегирующих сайтов). h – число гаплотипов. H_d – разнообразие гаплотипов. π – разнообразие нуклеотидов. k – среднее число нуклеотидных различий (на сайт).

Наибольшее среднее число нуклеотидных различий (k) обнаружено у чира, пеляди и тугуна. Сиг-востряк имеет среднее число нуклеотидных различий, сиг Исаченко более низкое. Генетические различия между видами *Stenodus* и *Coregonus* при их сравнении с сигом вальком рода *Prosopium* изменяются от 16% до 17.8%. В пределах р. *Coregonus* значения межвидовых генетических расстояний изменяются от 1.4% до 6.1% (Таблица 8.3). Наибольшие различия обнаружены при сравнении арктического омуля и тугуна 6.3%. Наименьшие – при сравнении байкальского омуля и сига Исаченко 1.4%. Различия сига-пыжьяна с другими видами сигов родов *Coregonus* и *Stenodus* изменяются от 1.8% с (*C. clupeaformis*) до 5.1% с (*S. l. nelma*).

Таблица 8.3 – Попарные значения генетических расстояний между различными видами сигов семейства *Coregonidae*.

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. <i>Prosopium cylindraceum</i>	0	0.014	0.015	0.015	0.015	0.014	0.014	0.0140	0.015	0.015	0.014	0.015	0.014
2. <i>Stenodus l. nelma</i>	0.172	0	0.007	0.008	0.007	0.007	0.007	0.0070	0.007	0.007	0.006	0.007	0.006
3. <i>C.autumnalis</i>	0.178	0.060	0	0.008	0.007	0.007	0.007	0.0070	0.007	0.006	0.006	0.007	0.007
4. <i>C.tugun</i>	0.172	0.063	0.061	0	0.006	0.007	0.007	0.0060	0.006	0.006	0.006	0.006	0.006
5. <i>C.peled</i>	0.168	0.059	0.050	0.046	0	0.006	0.007	0.0060	0.005	0.005	0.005	0.005	0.006
6. <i>C.nasus</i>	0.166	0.062	0.047	0.048	0.039	0	0.006	0.0050	0.005	0.005	0.005	0.005	0.005
7. <i>C.ussuriensis</i>	0.167	0.061	0.053	0.044	0.047	0.040	0	0.0060	0.006	0.005	0.005	0.005	0.005
8. <i>C.anaulorum</i>	0.160	0.062	0.047	0.040	0.039	0.035	0.035	0	0.005	0.005	0.005	0.005	0.005
9.ряпушковидный сиг	0.169	0.054	0.043	0.041	0.037	0.030	0.034	0.0330	0	0.004	0.004	0.004	0.004
10. <i>C.clupeaformis</i>	0.169	0.054	0.038	0.035	0.032	0.026	0.028	0.0270	0.022	0	0.004	0.004	0.004
11. <i>C.l.pidschian</i>	0.167	0.051	0.042	0.039	0.034	0.026	0.029	0.0290	0.024	0.018	0	0.004	0.003
12. <i>C.migratorius</i>	0.171	0.048	0.042	0.038	0.036	0.031	0.027	0.0290	0.022	0.020	0.020	0	0.003
13. <i>C.fluviatilis</i>	0.161	0.047	0.039	0.040	0.034	0.027	0.025	0.0230	0.020	0.019	0.016	0.014	0

Примечание. В группу (*C. peled*) включены гаплотипы пеляди и сибирской ряпушки. В 7 гаплогруппу (*C.ussuriensis*) включены гаплотипы уссурийского сига и сига хадары. В 10 гаплогруппу (*C. clupeaformis*) включены все обнаруженные в генбанке гаплотипы сигов из Северной Америки. В эту гаплогруппу включены два гаплотипа сигов, отмеченных в генбанке как *C.autumnalis*. (KP452507; NC027277). Выше диагонали отмечена достоверность.

Различия между сигом-востряком и остальной группой изменяются от 2.6% с (*C. fluviatilis*) до 6.2% с (*S. l. nelma*). Различия между сигом Исаченко и остальной группой изменяются от 1.4% при сравнении его с (*C. migratorius*) до 4.7% с (*S. l. nelma*).

8.1.4 Сравнительный анализ различных филогенетических схем основанных на разных митохондриальных генах

Рассмотренные гаплогруппы мтДНК различных видов пыжьяновидных сигов р. *Coregonus* представляются нам равноудаленными друг от друга. У них примерно одинаковое разнообразие гаплотипов, нуклеотидов, и среднее число нуклеотидных различий. Притом, филогенетические схемы, построенные по разным кодирующим митохондриальным генам *cyt b* и *ND1* практически идентичны (Рисунок 8.1а, б). В обеих филогенетических схемах все основные группы занимают одни и места и имеют согласованную топологию деревьев. В частности, сиг Исаченко и ряпушковидный сиг из оз. Баунт формируют идентичные кластеры. Таким образом, результаты анализа различных белок кодирующих митохондриальных генов имеют близкую топологию и не противоречат друг другу (Рисунок 8.1а, б).

8.1.5 Медианные сети гаплотипов для исследованных форм/видов сигов из водоемов Евразии

Медианные сети, построенные по фрагменту генов 16S RNA–tRNA-Leu–ND1–tRNA-Phe–tRNA-Gln, хорошо показывает нам структуру вида *C. lavaretus* (Рисунок 8.4). Все рассматриваемые в данной работе формы/виды сигов распределились по 8 гаплогруппам с различной степенью дифференциации. Первая (I) гаплогруппа сформирована гаплотипами (часть гаплотипов взята из NCBI) сигов западной части Балтийского моря. Вторая (II) гаплогруппа

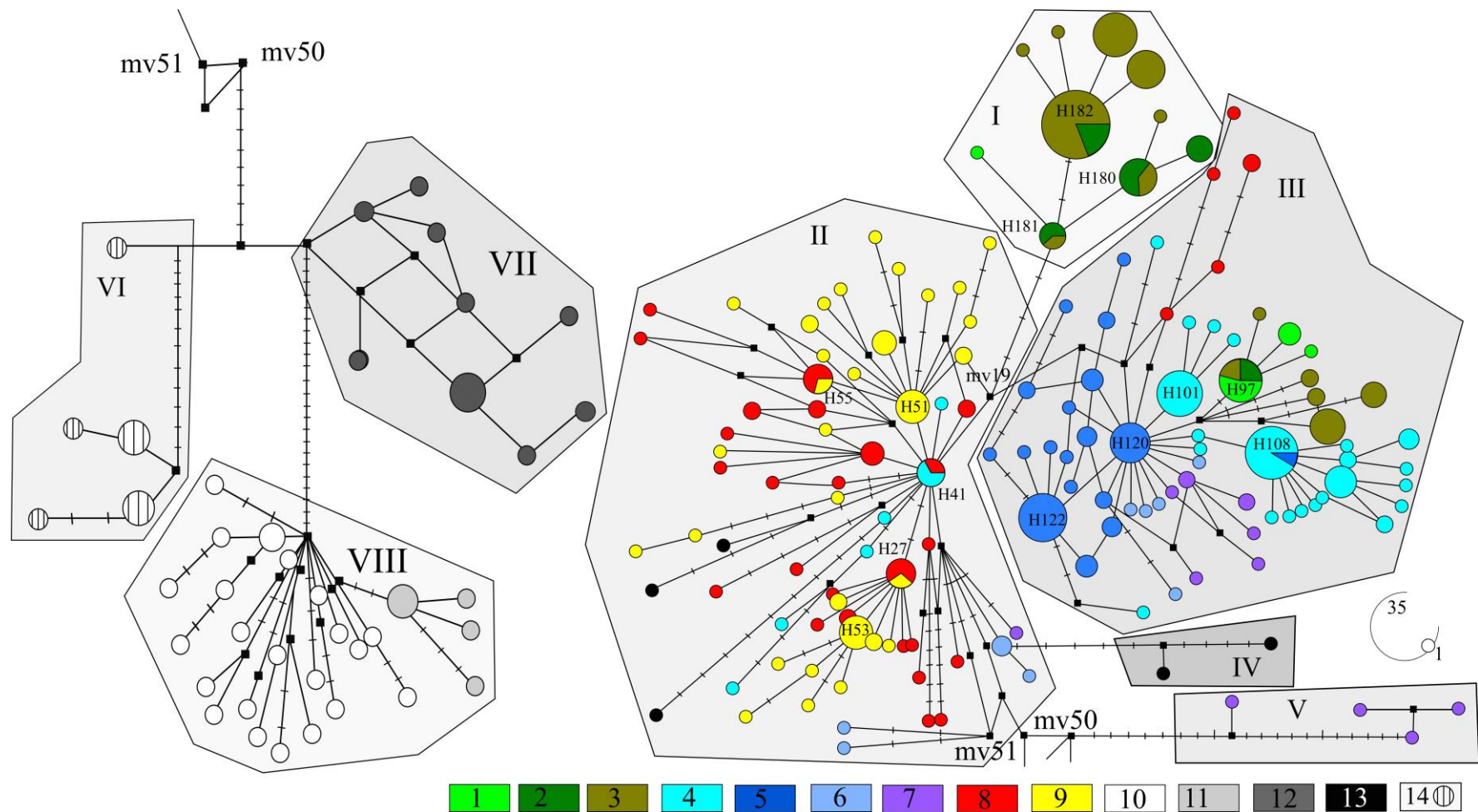


Рисунок 8.4– Медианные сети гаплотипов ND1 для сигов Евразии. Размер узла пропорционален частоте встречаемости гаплотипа. I-VIII гаплогруппы. 1–гаплотипы сигов Альпийские озера, 2 – *C. oxyrhynchus*, 3 – *C. lavaretus* (Балтика), 4 – Телецкое озеро, 5 – Б. Енисей, 6 – рр. Сосьва, С. Сосьва, 7– сиг–востряк, 8–р. Лена, 9–Баунтовская система озер, 10– уссурийский сиг, 11 – сиг-хадары, 12 – сиг Исаченко, 13–ряпушковидный сиг (оз. Баунт), 14 – сельдевидный сиг. Рисунки объединяются через необнаруженные гаплотипы mv50, 51

сформирована гаплотипами сигов бассейна р. Лена. Внутри этой гаплогруппы, гаплотипы пыжьяновидных сигов Баунтовской системы озер сформировали несколько ветвей. Сиги бассейнов Обь и Енисей (Южная Сибирь) с кластером гаплотипов сигов бассейна Балтийского моря сформировали третью (III) гаплогруппу. Четвертая и пятая (IV, V) гаплогруппы сформированы аутентичными гаплотипами ряпушковидного сига и сига-востряка. Гаплотипы сигов этих же видов, но с заимствованной мтДНК разместились во второй и третьей гаплогруппе. Гаплотипы американского сельдевидного сига, сиг Исаченко и амурские симпатрические сиги сформировали удаленный кластер с собственными гаплогруппами (VI, VII, VIII). Три последние гаплогруппы и гаплотипы сига-востряка связаны между собой через три необнаруженных гаплотипа (mv50, 51, 52).

8.2 Заключение к главе

Из приведенных выше результатов анализов следует, что все рассматриваемые нами таксономически неопределенные формы – сиг-востряк, сиг Исаченко и ряпушковидный баунтовский сиг, по степени своей морфологической и генетической обособленности являются равноценными с ранее описанными общепризнанными видами. Генетические различия, посчитанные для исследованного фрагмента мтДНК подтверждают это положение и почти всегда превышает общепринятые 2% (Таблица 8.3) Исходя из вышесказанного, можно предположить, что при дальнейшем изучении комплекса сигов с нижним и полунижним ртом из других малоисследованных территорий, будет выделено еще нескольких криптических форм/видов.

Происхождением вышеупомянутых форм/видов сигов специально никто не занимался. Но некоторые попытки определить место и время происхождения этих видов сигов предпринимались (Решетников, 1979; Смирнов и др., 2009). Анализ мтДНК сигов показал, что *сиг Исаченко*, это достаточно древний представитель сиговых рыб. Его ареал ограничен бассейном оз. Байкал и р. Енисей, от

Красноярска до Н. Тунгуски. По данным В.В. Смирнова с соавторами (2009) данный вид в притоках озера Байкал гибридизируется с байкальским омулем. Исходя из относительно невысокого уровня природной гибридизации, можно предположить, что проникновение сига Исаченко в бассейн оз. Байкал, произошло относительно недавно. Следует учесть, что если бы этот вид имел непосредственно Байкальское происхождение, то он с большой долей вероятности должен был бы обнаруживаться и в бассейне р. Лена, поскольку недавняя связь бассейна оз. Байкала и р. Лены через Манзурский спиллвей считается общепризнанной (Логачев, 1964; Смирнов и др., 2009). Однако, сиг Исаченко в бассейне р. Лена не обнаружен. Возможно, что этот сиг имеет Дархатское или Тоджинское происхождение (Смирнов и др., 2009) и расселился в оз. Байкал после изменения стока оз. Байкал с Ленского на Енисейский. Но по меристическим признакам (число чешуй в боковой линии) он однозначно относится к Байкальской группе сигов (Бочкарев, Зуйкова 2009 б; Bockarev *et al.*, 2011). Если учесть, что данный вид уже некоторое время гибридизируется с байкальским омулем то не исключено, что высокое число прободенных чешуй в боковой линии и чрезвычайно крупные размеры (до 12.0 кг) есть результат его гибридизации с омулем. Возможно так же что, гибридизация байкальского омуля и сига Исаченко была спровоцирована активным рыболовными мероприятиями на природных нерестилищах, а в естественных условиях обитания эти виды были разделены экологическими барьерами. Следует отметить, что Л.С. Берг (1948) указывает сига Исаченко в бассейне р. Томь, что в принципе не противоречит его байкальскому происхождению, так как ранее эти бассейны имели общий сток (Малолетко, 2008).

Ряпушковидного сига из оз. Баунт (По Н.М. Пронину *C. sardinella baunti*) Г.Х. Карасев (1987) положил в своей филогенетической схеме в основу всего рода *Coregonus*. Он полагал, что весеннее нерестующие сиги являются наиболее древними представителями сиговых рыб. Согласно молекулярно генетическим данным, этот вид образует общий кластер с байкальским сигом, байкальским омулем и сигом Исаченко, и вероятно имеет байкальское происхождение. Однако

более низкое число прободенных чешуй в боковой линии, чем у капылюшинских сигов указывает на его промежуточное состояние между байкальскими и южно-сибирскими сигам. Данное противоречие разрешается посредством обнаруженной гибридизации ряпушковидного сига с сигами южно сибирского происхождения. В результате проникновения сига-пыжьяна ленского происхождения в оз. Капылюши мы в настоящее время и наблюдаем (вероятно) букет форм, видов. И нужно отметить, что все среднетычинковые сиги и ряпушковидный сиг имеют (как и ряпушковидный сиг) несколько больше чешуй в боковой линии, чем сиги сибирских популяций (Скрябин, 1979).

Остается открытым вопрос о современном состоянии популяций сига-востряка. Распространение сига-востряка ограничено р. Анадырь с притоками и р. Пежина. Исходя из логики Л.С. Сухановой (2012) сиг-востряк относится к группе сигов наиболее раннего происхождения. Судя по нашим данным, они произошли одновременно с сельдевидным и уссурийским сигом (Рисунок 8.4). И, по всей видимости, этот сиг раньше имел более широкое распространение. Так как в составе вида присутствуют гаплогруппы принадлежащие сигу сибирского происхождения, то следует полагать, что за всю историю своего существования сиг-востряк неоднократно претерпевал гибридизацию с малотычинковыми сигами как из соседних, так и удаленных регионов. Ранее происхождение сига-востряка относили к Американскому континенту. Наши исследования не подтверждают это предположение. Американская гаплогруппа сельдевидных сигов (*C. clupeaformis*) образует собственный, не связанный с другими сигами, хорошо поддержанный кластер, который сформировался одновременно с сигом Исаченко. Тем не менее, нельзя исключить, что по мере изучения североамериканских сигов будут обнаружены новые формы/виды, более тесно связанные с сигом-востряком. По числу прободенных чешуй в боковой линии симпатрические сиги р. Анадырь, так же как и сиги баунтовской системы озер занимают промежуточное положение, что может указывать на гибридизацию изначально многочешуйчатого сига-востряка и малочешуйчатых пыжьяновидных сигов арктического происхождения.

ОБСУЖДЕНИЕ

Число прободенных чешуй в боковой линии Использование числа прободенных чешуй в боковой линии в качестве дифференцирующего признака большинство специалистов в свое время посчитали бесперспективным. Этому способствовали работы, показывающие зависимость числа чешуй в боковой линии от температуры инкубации икры (Глава 3). К тому же степень изменчивости данного признака у сигов, как и числа жаберных тычинок, тоже относительно высока. Однако в распределении числа прободенных чешуй в боковой линии, в отличие от числа жаберных тычинок, обнаружились некоторые закономерности. Многотычинковые популяции сигов распределяются по территории Евразии (и Сибири) мозаично, приурочены к озерам и связаны с характером их питания. Тогда как популяции сигов с различным числом прободенных чешуй в боковой линии в водоемах Сибири обитают на территориях, связанных с Байкальской Рифтовой Зоной и гибридизацией с малочешуйчатыми формами/видами, и не связаны с биотопическим распределением.

Исходя из собственных исследований и анализа литературных данных мы полагаем, что число прободенных чешуй в боковой линии следует отнести к признакам, близким к эволюционно нейтральным. Одним из аргументов в пользу данного предположения служит наличие большого числа различающихся по данному признаку популяций, обитающих на ограниченной территории в близких по экологическим условиям водоемах. Таким образом, анализ распределения числа прободенных чешуй в боковой линии позволяет выявить происхождение множества морфологически дистантных популяций пыжьяновидных сигов, и объяснить их современное разнообразие.

Распределение популяций сигов с большим и средним числом прободенных чешуй в боковой линии напрямую связано с Байкальской Рифтовой Зоной, с водотоками, которые в настоящее время связаны с оз. Байкал, или были связаны с ним ранее. При проникновении многочешуйчатых сигов байкальского

происхождения в озера Тоджинской системы бассейна р. Енисей и гибридизации с местными сибирскими малочешуйчатыми формами сигов, число чешуй в этих популяциях несколько увеличивается. При проникновении сибирских форм в водоемы, где обитали генеративно байкальские популяции, число прободенных чешуй в них несколько уменьшается (озера Доронг, Баунт, Дальнее, Жаровская система озер). Мы полагаем, что гибридизация многочиселуйчатого сига Исаченко с арктическим малочешуйчатым сигом-пыжьяном в бассейне р. Енисей привела к появлению среднечешуйчатых популяций сигов крупного размера в Норильской системе озер, которые в настоящее время описаны как сиг-мокчегор *C. lavaretus pidschian* n. *mokscheGOR* (Остроумов, 1937; Некрашевич, 1948; Заделенов, 2016). Об этом свидетельствует почти идентичное число жаберных тычинок в группировках мелкого арктического сига пыжьяна и крупного сига-мокчегора, но разное число прободенных чешуй в боковой линии (*гибридизация?*). Такие же крупные сиги встречаются и в оз. Тоджа бассейна р. Б. Енисей (Гундризер, 1978).

Зона вторичной интерградации в бассейне р. Большой Енисей, вероятно, образовалась относительно недавно, после прорыва большого оползня на р. Енисей около 3000 лет назад, когда популяции сигов байкальского происхождения смогли проникнуть выше большого порога (Аржанников и др., 2000). В связи с этим ареал вселенцев в настоящее время охватывает только нижнее течение рек Б. Енисей и Хамсара до больших водопадов. По р. Азас вселенцы проникли до оз. Тоджа. В озере Кадыш, находящемся выше по течению р. Азас, многочиселуйчатые сиги не обнаружены. В бассейне р. Ий-Хем сиги проникли до верхнего озера Нойон-Холь, где число прободенных чешуй в боковой линии у сигов имеет промежуточное значение (Рисунок 3.7) (Бочкарев, Зуйкова, 2009 а, б).

Много- и малочешуйчатые популяции сигов встречаются также в бассейне Балтийского и Белого морей, что позволяет говорить о встречном расселении сигов различного происхождения в этих водоемах. Происхождение современных многочиселуйчатых форм сигов через гибридизацию подтверждено многочисленными исследованиями (Behnke, 1972; Sendek *et al.*, 2008, 2013, 2017).

В центральной части этого региона обитают сиги с большим числом прободенных чешуй в боковой линии, тогда как на западной, южной и восточной границе ареала обитают малочешуйчатые сиги (Рисунок 3.6) (Правдин, 1954; Решетников, 1963а, б; Скрябин, 1979; Карасев, 1987; Бочкарев, Зуйкова, 2006; Kottelat, Freyhof, 2007). Согласно одной из гипотез, некоторые формы сигов Фенноскандии сформировались в результате миграций арктического омуля вдоль европейского побережья и гибридизацией его с местными популяциями сигов. Считается что, в данном регионе гибридизировались сиги по крайней мере трех филогенетических линий: сибирской, альпийской и западноевропейской; в связи с этим и произошло образование многочисленных различешуйчатых форм (Østbye *et al.*, 2005; Sendek *et al.*, 2017).

Перестройка речной системы верхнего течения р. Лена с Праманзурского (около 1 млн. лет назад) на Енисейский оставила в бассейне р. Киренга следы в виде популяций среднечешуйчатых сигов в оз. Дальнее р. (Скрябин, 1977; Мац и др., 2011). Среднетычинковые популяции сигов в Жаровских озерах и оз. Орон, вероятно, генеративно связаны с Баунтовской группой сигов, которые, по-видимому, имели байкальское происхождение.

После перехвата Витимом бассейна р. Ципа, в баунтовскую систему озер проникли южно-сибирские популяции сигов ленского происхождения. Миграционные процессы в большей степени охватывали озера Баунт и Доронг, где незначителен перепад высот и по реке Тоца отсутствуют крупные пороги и водопады. Но в озерах Большие и Малые Капылюши проникновение мигрантов было ограниченным. Данные озера недоступны для миграций сигов из оз. Баунт из-за наличия порогов на р. Ципикан и заморных Окуневых озер. Таким образом, между двумя озерами существует физическая преграда, позволившая сохраниться многочисешуйчатым формам/видам сигов.

Зона вторичной интерградации существует и в бассейне р. Амур. В бассейне реки обитают два вида сигов. Уссурийского многочисешуйчатого сига по его морфологическим и генетическим характеристикам следует отнести к сигам байкальской группы (Смирнов и др., 2009). Тогда как сиг-хадары по числу

прободенных чешуй в боковой линии относится к малочешуйчатым сигам, распространенным в Арктике и сибирских водоемах повсеместно (кроме БРЗ).

Число жаберных тычинок. Как мы писали выше, до последнего времени систематика сигов рода *Coregonus* основывалась на числе жаберных тычинок первой жаберной дуги. Большинство специалистов полагает, что этот признак является высоко наследуемым и стабильным во времени. В то же время существует и альтернативная гипотеза, согласно которой этот признак весьма адаптивен. Предпосылкой к такому заключению служит то, что жаберные тычинки коррелируют с пластическими признаками и являются частью жаберно – челюстного аппарата. В связи с этим они не могут не находиться под значительным давлением естественного отбора. Следствием является то, что при изменении типа питания медиана числа жаберных тычинок в популяции сигов за достаточно короткий период времени должна иметь возможность перейти в новое состояние, соответствующее новым размерам основных жертв. Сравнительно недавно такие изменения признаков были подтверждены при изучении ранее акклиматизированных сигов и ряпушек в европейских водоемах (см. Глава 3).

Происхождение «экологических форм». На происхождение «экологических форм» существует несколько точек зрения.

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

2. Согласно второй точки зрения, большая часть симпатрических «экологических форм» образовалась в результате встречного расселения

(Thienemann, 1922; Jarvi, 1928; Svärdsön, 1952, 1957, 1979, 1998; Правдин, 1954; Dottrens, 1959; Himberg, 1970; Китаев, 1976, 1981, 1983; Шапошникова, 1977а, б; Решетников, 1980; Мамонтов, 2000; Østbye *et al.*, 2005; Østbye *et al.*, 2006; Kottelat, Freyhof, 2007).

Необходимо отметить, что большинство авторов были весьма осторожны в своих высказываниях и не настаивали на собственной концепции, допуская альтернативные точки зрения. Рассматривая происхождение множества симпатрических форм гольцов р. *Salvelinus* С.С. Алексеев (Алексеев, 2017) рассматривает для них симпатрическое формообразование как основное, хотя и высказывает определенные сомнения. Генетический анализ, проведенный для большого числа популяций сигов из водоемов северо-западной Европы, показал, что почти все симпатрические сиги имеют полифилетическое происхождение (Østbye *et al.*, 2006). Такие группы возникают путем дивергенции исходных форм на несколько специализированных как ответ на сниженную конкуренцию при быстрых изменениях условий среды (Lundsgaard-Hansen *et al.*, 2013). Считается, что «экологическая форма» у сигов может сформироваться в свободной экологической нише в каждом отдельно взятом водоеме за достаточно короткий промежуток времени. Однако нам представляется, что происхождение дистантных **современных** форм=видов сигов в Сибири обусловлено в первую очередь встречным расселением и гибридизацией. Согласно этой гипотезе, аллопатрические популяции/формы/виды сигов при встречном расселении взаимодействуют друг с другом, в результате чего образуется множество гибридных форм, которые в дальнейшем подвергаются естественному отбору и формируют сестринские таксоны (Боркин, Литвинчук, 2013; April *et al.* 2013; Kagawa, Seehausen, 2020). Данному предположению есть некоторые подтверждения.

1. Рассматривая филогенетическую схему, построенную на основе гена ND1 мтДНК, мы отмечаем, что популяция сига-вожжика из р. Анадырь включает в себя две (или три) митохондриальные линии. Часть его гаплотипов

- видоспецифична**, вторая/третья часть принадлежит сигам из других групп (Бочкарев и др., 2017).
2. При изучении ряпушковидного сига из Баунтовских озер обнаружено, что часть популяции этого вида имеет **видоспецифичную** мтДНК, другая часть имеет мтДНК, принадлежащую сигам местных форм/популяций (Bochkarev *et al.*, 2013).
 3. Известно, что часть популяции сига Исаченко имеет **видоспецифичную** мтДНК, другая часть популяции несет мтДНК, принадлежащую байкальскому омулю (Смирнов и др., 2009).
 4. При изучении изменчивости мтДНК сигов Телецкого озера обнаружены дистантные гаплотипы, предположительно **видоспецифичные** сигу Правдина (Бочкарев и др., 2017).
 5. У муксуна и пеляди не обнаружено **видоспецифичной** мтДНК. Во всех исследованных группах муксуна и пеляди из различных бассейнов рек присутствует только мтДНК сигов (муксун) или ряпушек (пелядь) (Бочкарев и др., 2017). Данный факт позволяет предположить замещение анцестральной мтДНК на донорскую (Смирнов и др., 2009).

Исходя из этого, можно сделать обоснованное предположение, что и у других форм/видов сигов, вероятно, происходили сходные процессы горизонтального переноса мтДНК. При этом генетическая изоляция между аллопатрическими формами/видами на момент гибридизации отсутствовала.

При анализе нуклеотидных последовательностей мтДНК было обнаружено (сиги из оз. Баунт), что инвазивная мтДНК в некоторых случаях хоть и близка по своей структуре с мтДНК местных сигов, но не идентична ей (Bochkarev *et al.*, 2013). Из этого следует (согласно Avise, 2000), что после краткого периода гибридизации сигов, сопровождавшегося утратой видоспецифичной мтДНК и замещением ее на инвазивную мтДНК, сохранившиеся формы/виды в дальнейшем эволюционируют независимо.

В качестве примера аллопатрического происхождения хорошо дифференцированных форм/видов мы рассмотрим симпатрическую пару сигов

из бассейна р. Амур. Современные исследователи полагают, что уссурийский сиг проник в бассейн р. Амур в плиоцене, и сходятся в том, что сиг-хадары проник в р. Амур в относительно недавнее время (мы полагаем, что задолго до последнего оледенения) из верхнего течения рек арктического бассейна. Другие авторы, основываясь на результатах аллозимного анализа, полагают, что он произошел симпатрично от уссурийского сига, также относительно недавно, и его сходство с сигами сибирского происхождения конвергентно (Baldina *et al.*, 2005). К тому же, филогенетическая схема на основе митохондриальных генов в целом демонстрирует общий кластер амурских симпатрических сегов (Рисунок 8.1). На первый взгляд, это свидетельствует в пользу симпатрического происхождения этих видов. Основанием древности служит значительное морфологическое и генетическое отличие уссурийского сига от сегов из водоемов Сибири. На филогенетической схеме видно, что на едином, хорошо выраженном кластере симпатрических сегов из р. Амур выделяются две ветви (Рисунок 6.6, 6.7). Одна из них объединяет гаплотипы уссурийского сига, другая – гаплотипы сига-хадары. То есть, уссурийский сиг и сиг-хадары, хоть и относятся к единой группе сегов, но все-таки, каждый из них характеризуется видоспецифичной мтДНК (Глава, 6; рисунок 6.7).

Тем не менее, существует альтернативный сценарий, согласно которому эти пары имели различное происхождение. Рассмотрим две эти схемы подробнее.

1. Сравнительно недавно, в результате экологической дифференциации от общего предка (предположительно, уссурийского сига) отделился новый вид – сиг-хадары. В процессе дифференциации у молодого вида произошли некоторые изменения: несколько уменьшилось число прободенных чешуй в боковой линии и число жаберных тычинок, по сравнению с уссурийским сегом. В пользу данной гипотезы говорит общность аллелей *SOD* (Baldina *et al.*, 2005) и наличие зубов на языке у обоих видов. При этом у уссурийского сига этот морфологический признак более выражен, чем у сига-хадары. Следует отметить, что среда обитания сига-хадары и уссурийского сига и спектр их питания в

целом не сильно отличаются, и вряд ли он значительно изменился за последний геологический период (Готванский, Махинов 1983). В связи с этим становится непонятным, какие преимущества (и приспособленность к какой экологической нише) несет уменьшение числа прободенных чешуй в боковой линии, а также формирование бóльшей «пыжьяновидности» внешней формы сига-хадары по сравнению с уссурийским сигом.

2. В результате проникновения малотычинкового и малочешуйчатого сига сибирского происхождения в бассейн р. Амур и гибридизации его с местным, сильно дифференцированным уссурийским сигом, произошла утрата видоспецифичной мтДНК вселенца (сига-хадары) и ее замещение на мтДНК уссурийского сига (что часто встречается как у наземных, так и у водных животных). Но, поскольку на момент проникновения сига в бассейн р. Амур виды были хорошо дифференцированы, то после краткого периода гибридизации они заняли собственные, перекрывающиеся экологические ниши. Наиболее вероятно, что в бассейн р. Амур через систему проток проникали речные (озерно-речные) популяции сигов, поэтому логично предположить, что после гибридизации сиг-хадары осваивает текущие предгорные водоемы. Кратковременный обмен ядерной ДНК привел к ряду последствий, выразившихся во внешней схожести формы тела, наличию зубов на сошнике и языке и наличию у обоих видов древних аллелей *SOD*, которые отсутствуют у других сигов, но присутствует у байкальских сигов, уссурийского сига, муксуна, пеляди и сига-востряка. При этом сиг-хадары сохранил собственный (пыжьяновидный) общий абрис головы, число жаберных тычинок и число прободенных чешуй в боковой линии. Со времени гибридизации прошло уже достаточно времени для того чтобы сиг-хадары накопил достаточно мутаций, дифференцирующих его от уссурийского сига ($F_{ST} = 0.490$). Необходимо также отметить, что в настоящее время между бассейнами рек Витим и Амур обнаружены временные протоки «спилвеи», по которым очевидно шла миграция сигов в бассейн р. Амур из бассейна р. Витим (Еникеев, 2018). Вторая гипотеза кажется нам более перспективной для продолжения дальнейших исследований,

поскольку она дает ответ на все поставленные вопросы и поддержана фактом обнаружения большого числа гибридных форм других сигов, имеющих различную степень дифференциации (Bochkarev *et al.*, 2013, 2016; Бочкарев и др., 2017).

Как пример простого формообразования можно рассмотреть структуру малотычинковых и малочешуйчатых сигов из р. Оленек. Отмечено, что в устье р. Оленек обитают две формы/вида сигов, идентичных сигам из соседних регионов (р. Анабар, озера Кутарамакан и Таймыр). Однако в среднем течении реки неожиданно была обнаружена форма, отличная от обеих форм, обитающих в устье реки, и сигов из водоемов п-ва Таймыр. По аналогии с ранее исследованными водоемами, мы полагали, что в среднем течении р. Оленек будет обитать речной сиг (типа *C. l. pidschian n. brachymystax*). Однако анализ последовательностей мтДНК показал, что изучаемая форма относится к ледниково-равнинным сигам (*C. l. pidschian n. glacialis*), более приспособленным к жизни в озерах и лиманах и это противоречило ранее полученным знаниям. В дальнейшем результаты аллозимного анализа этих же особей позволили отнести их к речной форме/виду сигов (*C. l. pidschian n. brachymystax*). На основании этого и был сделан вывод о гибридной природе популяции сига из среднего течения р. Оленек, которая в середине прошлого века непременно была бы описана как новая «экологическая форма» (Бочкарев и др., 2018; 2020; 2021).

Предварительное изучение пыжьяновидных сигов из бассейнов рек Колыма и Индигирка выявило доминирование здесь сига *C. lavaretus pidschian n. juscagiricus*. Этот сиг близок по морфологическим признакам к ледниково-равнинным сигам, но по структуре ND1 сильно отличается от всех известных форм/видов пыжьяновидных сигов водоемов Сибири, хотя, вероятно, и имеет с ним общие корни. На основании проведенного исследования был сделан вывод о его недавнем аллопатрическом происхождении в озерах верхнего течения рек Индигирка и Колыма (Bochkarev *et al.*, 2021).

Адаптивная радиация. Согласно современным взглядам, AP – это эволюция экологического и фенотипического разнообразия. Адаптивная

радиация реализуется через экологические возможности, которые способствуют освоению недостаточно используемых или новых ниш, опосредующих специализацию и репродуктивную изоляцию. Предполагаемым предварительным условием для быстрой местной адаптации является диверсификация естественного отбора (Näkli *et al.*, 2018). Данная гипотеза убедительно объясняет происхождение множества форм, обнаруженных в водоемах северо-запада Европы. Понятие «букет видов» в современной научной литературе употреблялся каждый раз, когда речь шла о сосуществовании многочисленных форм/видов сига и, как полагают авторы данной точки зрения, возникших в результате адаптивной радиации. Работы, подтверждающие роль адаптивной радиации в формообразовании сига, многочисленны и охватывают весь спектр существующих по этому поводу гипотез. Однако о механизмах происхождения той или иной современной формы/вида авторы могут иметь различные точки зрения. Необходимо учитывать, что за прошедшее время содержательная часть АР значительно усложнилось. Если раньше АР рассматривали как простое расщепление одного вида под воздействием естественного отбора по экологическим нишам, то в настоящее время АР трактуется как основная **концепция** происхождения форм/видов, включающая в себя несколько гипотез формообразования, более приспособленных к экологии тех или иных видов рыб (Seehausen, 2004). Наиболее часто рассматривается три гипотезы формообразования: «транспортера», «сингамеона», и «гибридного роя» (Schluter, Conte, 2009). Исходя из экологии сига, наиболее вероятным для них будет формообразование посредством формирования **гибридного роя**. Предполагается, что при встречном расселении, после этапа гибридизации формируется гибридный рой, который в дальнейшем подвергается естественному отбору (Schluter *et al.*, 1993; Hudson *et al.*, 2011; Kagawa, Takimoto 2018; Kagawa, Seehausen, 2020). В то же время, для этапа формообразования должны быть выполнены необходимые условия. Так, формообразование будет происходить в условиях, отличных от тех, в которых обитали родительские группировки. Именно такие условия создались в водоемах Фенноскандии, после

деградации Скандинавского ледника. Такие же условия, возможно, сформировались и при формировании большого числа форм/видов сигов Баунтовской системы озер.

Пути дифференциация сигов в сибирских водоемах. Сиги с нижним и полунижним ртом (как модельный объект) в значительной степени отличаются от цихлид (основной модельный объект) как по комплексу экологических факторов, так и по числу экологических ниш, в которых они обитают. Если посчитать все описанные формы, виды сигов, то различия по числу в этих группах, возможно, будут и не такими значительными, как ожидалось. Цихлиды – это самая богатая видами группа костистых рыб. Основное разнообразие цихлид сосредоточено в районе Великих озер Восточной Африки, где за последние 10 миллионов лет появилось более 2000 видов. Именно цихлиды проявляют самую быструю АР известную среди позвоночных. Считается, что во время первичной радиации, в пределах оз. Танганьика *сформировалось семь* филогенетических ветвей, которые заняли в озере все доступные ниши пресноводных рыб. Есть обоснованное предположение, что на диверсификацию цихлид повлияла сложная комбинация *микроаллопатрии, естественного и полового отбора* (на что указывал еще М.М. Кожов для дивергенции бычков оз. Байкал) (Кожов, 1973). Кроме того, число видов цихлид напрямую зависит от размера озера, подтверждая предположение, что разнообразие видов увеличивается с неоднородностью среды обитания, а также с изоляцией расстоянием (Sturmbauer, 1998). Если рассмотреть сравнительную экологию сигов и цихлид, то можно сказать, что они находятся на диаметральных концах экологических потребностей в отношении вышеперечисленных условий. Если цихлиды территориальны и имеют заботу о потомстве, то все формы и виды сигов максимально приближены к менделевским популяциям, что накладывает на их формообразование значительные ограничения.

Исходя из собственных и литературных данных, мы полагаем, что существует несколько путей происхождения форм, видов сигов в водоемах Сибири. В принципе, мы не отрицаем возможностей экологического

формообразования. Но, вероятно, данный путь приводит к формированию в результате расхождения по экологическим нишам слабо различающихся форм = популяций без существенного изменения фенотипа (Северцев, 1983; Kahilainen et al., 2004). Такой сценарий, по-видимому, реализуется постоянно, если в водоеме есть пригодная для вида свободная экологическая ниша. Такие популяции обнаруживаются во всех крупных реках Сибири. Возможно, что если данные формы = популяции в описанных условиях будут существовать долгое время (как байкальский омуль), то в результате могут сформироваться хорошо дифференцированные формы = популяции с явно выраженными морфологическими, экологическими, и даже генетическими, различиями как у различных стад байкальского омуля (Смирнов и др., 2009). Дифференциация омуля в оз. Байкал может служить примером AP, не приводящей к глубокой дивергенции. Байкальский омуль обитает в озере уже длительный промежуток времени (по сравнению с цихлидами), однако производных этого вида подвидового или другого ранга в озере до последнего времени не обнаружено. Многочисленные формы и популяции байкальского омуля, приуроченные к разным нерестовым рекам, большинство авторов не рассматривают в качестве отдельных видов. В то же время другие виды, обитающие в условиях этого озера, давно сформировали в нем букет эндемичных родов (Кожов, 1962; 1973). Данный факт демонстрирует, что даже в озере-море возможности дифференциации у не имеющих заботы о потомстве стайных пелагических рыб крайне ограничены.

Не менее интересным является факт, что при изучении хариуса *Thymallus arcticus*, ранее считавшимся слабо дифференцированным видом, с помощью молекулярно-генетических методов (мтДНК) была обнаружена четко выраженная структуризация. При этом различия по мтДНК у различных форм и видов хариуса оказались более значительными, чем по морфологическим признакам (Книжин и др., 2004; 2006а, б, в, г, д; 2007; 2008а, б, в). Данный факт легко объясняется экологическими характеристиками, присущими этой группе видов. Все виды хариусов характеризуются относительно невысокой

миграционной активностью, т.е. обладают элементами оседлости и проявляют некоторую заботу о потомстве (все те же факторы: микроаллопатрия, естественный и половой отбор). Таким образом, дифференциация хариусовых, как и скорпенообразных или лососевых рыб, кажется нам вполне обоснованной. Но даже при таком наборе экологических качеств, какие присущи хариусам, И.Б. Книжин (2009) отрицал их симпатическое видообразование, склоняясь к аллопатрическому.

Все вышесказанное подтверждает положение о том, что в небольших северных олиготрофных водоемах с коротким и нестабильным вегетационным периодом, однообразной кормовой базой и отсутствием большого числа пригодных экологических ниш, процессы симпатрического видообразования у сигов и им подобных видов будут происходить чрезвычайно медленно, если они вообще возможны. В то же время, формирование новых видов сигов через гибридизацию дистантных форм/видов и естественный отбор может занять относительно небольшой период времени (Кожов, 1973; Schluter, 1993; Hudson *et al.*, 2011; April *et al.*, 2013).

Соответствие экологических ниш числа и форм/видов сигов в сибирских водоемах. При изучении цихлид в оз. Танганьика, авторы рассматривают семь экологических ниш, в которых было сформировано семь филогенетических линий (Sturmbauer, 1998). Но в некоторых больших и крайне молодых озерах Фенноскандии было описано до 11 форм/видов сигов (Правдин, 1958). Наличие большого числа форм/видов сигов в северных озерах, на наш взгляд, вступает в противоречие с (теоретически обоснованным) бóльшим числом экологических ниш в тропическом оз. Танганьика, и мёньшим (по сравнению с озерами Фенноскандии) разнообразием филогенетических линий цихлид в этом озере. В сибирских водоемах мы тоже не находим такого большого числа форм/видов сигов. Даже в больших озерах их обитают не более двух (Таблица 1.1). Если в озеро впадают крупные реки, а популяционная структура сигов хорошо исследована, то в бассейне озера по разным источникам может насчитываться до трех форм/видов. Но при тщательном рассмотрении, в

этих водоемах обитают все-таки две формы, а третья и последующие формы являются либо производными одной из популяций, либо они (эти формы) являются недавними мигрантами из других водоемов (Бочкарев, Гафина, 1996; Бочкарев, 2000; Смирнов и др., 2009; Bochkarev *et al.*, 2013). В оз. Байкал отмечено три формы/вида сига (байкальский сиг, байкальский омуль, сиг Исаченко). Однако есть мнение, что один из них, а именно сиг Исаченко, вселился в это озеро относительно недавно (Sukhanova *et al.*, 2012). Только в Баунтовских озерах насчитывается до восьми форм/видов сига, что плохо соотносится с числом экологических ниш в мелких и небольших баунтовских озерах (но увязывается с числом озер входящим в систему). Мы полагаем, что большая часть форм сига из оз. Баунт являются гибридами формами ряпушковидного сига с пыжьяновидными ситами ленского происхождения.

Скорость дифференциации различных групп сига. Сравнительный анализ литературных данных по структуре популяций группы видов *C. lavaretus* из водоемов Фенноскандии, Сибири и Дальнего Востока позволяет сделать некоторые заключения относительно скорости дифференциации различных групп сига. В связи с различным масштабом оледенения в европейской и азиатской части континента, мы наблюдаем формы/виды сига, находящихся на разных стадиях дифференциации. Исходя из значительного возраста сига р. *Coregonus* можно сделать обоснованное предположение, что большая часть сибирских видов ранее была распространена и в водоемах европейского севера. По всей видимости, Скандинавский ледник, охватывающий целиком бассейны нескольких крупных рек северо-востока Европы, уничтожил популяции подавляющего числа известных видов сиговых рыб на территории от Северного моря до бассейна р. Печора, сохранив в рефугиумах только эврибионтные формы/виды сига и ряпушек. Таким образом, современные ареалы сибирских видов и отсутствие их в европейских водоемах указывают только на большую миграционную активность сига и ряпушек, чем на их доледниковое отсутствие в водоемах северо-западной Европы. Вероятно, за незначительное время, прошедшее после отступления ледника, широко распространенная в Сибири

сиговая фауна в своем большинстве не успела восстановиться в своих прежних позициях. Диспуты относительно присутствия того или иного сибирского вида в европейских водоемах и наличие белорыбицы в бассейне р. Волга являются ярким тому подтверждением.

В процессе таяния ледника заселение вновь освободившихся акваторий шло в основном вдоль береговой линии, из водоемов Сибири, Северной Европы и альпийских озер. В то же время «южный коридор» для большинства мелких видов сиговых рыб в связи с их меньшими миграционными возможностями, чем у нельмы, был закрыт. Возникновение больших озер в Фенноскандии предоставило сигам и ряпушкам свободные экологические ниши во вновь открывшихся водоемах. Вспышка численности, при наличии не освоенных экологических ниш способствовала расщеплению расселяющихся гибридных популяций сигов с образованием в водоемах «букета» форм/видов. Этот механизм, собственно, и рассматривает К. Кагава в качестве необходимого толчка к формообразованию (Kagawa, Seehausen 2020). В любом случае, большое число разнотычинковых форм сигов в водоемах Северо-запада Европы стало следствием быстрого таяния гигантского ледника на обширных территориях, куда за относительно короткий промежуток времени вселились сиги из небольшого числа рефугиумов (Sendek *et al.*, 2012; 2016).

В сибирских водоемах популяции сигов не подвергались воздействию ледников на обширных территориях. В связи с этим в немногочисленных материковых водоемах оказалось накоплено большое число морфологически и генетически дистантных форм/видов сигов. Непрерывность эволюционных процессов на этой территории обеспечивалась гигантскими ареалами различных по степени дифференциации сигов, тесно связанных между собой речными системами, которые периодически перестраивались (Линдберг, 1972; Малолетко, 2008). При катастрофическом сокращении численности одной из популяций (вплоть до ее полной элиминации), в соседних регионах популяции этих же форм/видов продолжали существовать, тем более что покровное, или полупокровное оледенение в Сибири занимало незначительный процент от всего

ареала обитания. Освобождающиеся ото льда горные и предгорные водоемы быстро заселялись адаптированными к местным условиям популяциями сигов из соседних водоемов, что не приводило к усложнению структуры вида. И только в системе Баунтовских озер, в связи с переориентацией речного стока с байкальского на ленский и гибридизацией генетически дистантных форм/видов, возникла ситуация близкая по сложности к ситуации формирования форм сигов в больших озерах Фенноскандии.

Периоды видообразования сигов Европы и Азии. Исследования ядерной ДНК указывают на значительный геологический возраст сигов р. *Coregonus* (Crete-Lafreniere *et al.*, 2012). В своей работе Л.В. Суханова (2012), ссылаясь на Вильямса с соавт. (Williams *et al.*, 1997), пишет о двух периодах видообразования сигов – от 2.82 до 2.48 и от 1.75 до 1.45 млн. лет назад. На основании анализа генов ND1 и *cyt b* мтДНК мы приводим филогенетическую схему рода *Coregonus*, состоящую из двух групп видов с различной степенью дифференциации. В первую группу входят виды, кластеры которых имеют высокую поддержку: тугун, омуль, ряпушки. Все остальные сиги: чир и сиг-пыжьян сформировались значительно позже. Все рассматриваемые нами формы/виды (сиг Исаченко, сиг-востряк, ряпушковидный сиг), вероятно, относятся к первой группе сигов древнего происхождения.

Структура вида *Coregonus lavaretus* в водоемах Евразии. Медианная сеть ND1 гаплотипов мтДНК для изученных сигов из водоемов Евразии с привлечением гаплотипов американских сигов выявила отчетливую структуру (Глава 8; Рисунок 8.4). Все известные гаплотипы распределились по восьми гаплогруппам. Если исключить гаплогруппы видового уровня (IV-VIII) принадлежащие к хорошо дифференцированным видам, то гаплогруппы с I по III удалены друг от друга незначительно, примерно на одинаковое число замен. Гаплогруппа европейских сигов (I) имеет много общих гаплотипов с гаплогруппой сибирских и альпийских сигов (III). Тогда как ленская гаплогруппа (II) более изолированная. Следует отметить, что европейские формы/виды сигов в последнее время в бассейн р. Лена и далее на восток уже не

проникали. По всей видимости, происхождение сигов более высокого таксономического ранга (сиг Исаченко, амурские симпатрические сиви) связаны с ленской гаплогруппой. Тогда как юкагирский сиг, вероятно, связан с ледниково-равнинным сигом и прослеживается связь с БРЗ.

Исследования изменчивости мтДНК различных видов и форм сигов показали, что морфологические различия между формами не всегда сопровождаются высокой изменчивостью мтДНК. Так, при изучении морфологически сильно дифференцированных озерных симпатрических сигов из водоемов Южной Сибири выявлено, что чем больше между формами морфологических различий, тем с большей вероятностью можно предположить, что генетических различий между ними обнаружено не будет. Данная закономерность отмечена для всех озерных симпатрических сигов из Телецкого озера, из водоемов Тоджинской котловины, Баунтовской системы озер. В то же время, с нашей точки зрения речные симпатрические пары (сиг-горбун – сиг-востряк, уссурийский сиг – сиг-хадары, сиг Исаченко – сиг-пыжьян, сиг-пыжьян – ледниково-равнинный сиг), несмотря на незначительные морфологические различия, по результатам генетического анализа оказались сильно дифференцированы ($> 2\%$).

Мы полагаем, что происхождение этих различных групп форм/видов сигов следует отнести к двум разным временным периодам формообразования. Озерные симпатрические сиви в своем современном облике сформировались в результате встречного расселения и гибридизации относительно недавно. В результате значительного сокращения численности (при вселении в новые водоемы) сиви-планктофаги утратили собственную видоспецифичную мтДНК, которая была замещена на мтДНК вида сигов, наиболее распространенных в данном районе. Группа речных сигов сформировалась значительно раньше, поэтому на момент вторичного контакта сиви были уже репродуктивно изолированы. К такому же выводу пришла Л.В. Суханова с соавторами, рассматривая изменчивость сигов р. *Coregonus* на основе цитохрома *b* (Sukhanova *et al.*, 2012). Однако нельзя исключить, что процесс замещения

мтДНК в популяциях/формах/видах озерных сига проходил неоднократно и с определенной периодичностью, на что указывает общность ITS фрагментов яДНК сельдевидного сига и сига из Телецкого озера. Из этого следует, что, несмотря на слабо дифференцированную мтДНК, возраст этих симпатричных форм/видов озерных сига (сиг телецкий, сиг Правдина) может оказаться весьма значительным.

Собственное исследование комплекса *C. lavaretus* методами молекулярно-генетического анализа. Для анализа видового разнообразия сига из сибирского региона мы получили филогенетическое дерево, основанное на фрагменте 16S rRNA-tRNA-Leu-ND1-tRNA-Ile-tRNA-Gln мтДНК. Сравнение филогений на основе цитохрома *b* и фрагмента 16S rRNA-tRNA-Leu-ND1-tRNA-Ile-tRNA-Gln показало, что оба дерева не имеют поддержки в некоторых узлах ветвления, в связи с чем сохраняется неопределенность некоторых форм/видов. Однако в обеих схемах отмечается высокая поддержка отдельных кластеров, отражающих видовую структуру р. *Coregonus*. В обоих анализах (цитохром *b* и ND1) число кластеров совпадает. В отношении муксуна, некоторых форм сига, ряпушек и пеляди сохраняется таксономическая неопределенность.

Симпатрические сиги из Телецкого озера. На основе анализа ITS1 яДНК была выявлена генетическая обособленность сига бассейна Телецкого озера и бассейна Большого Енисея. Сиг телецкий и сиг Правдина характеризуются некоторыми морфологическими и экологическими различиями и, с нашей точки зрения, являются хорошими видами. В то же время генетические исследования показали, что они имеют идентичную мтДНК. Группа телецких симпатрических сига в филогенетической схеме образует две смешанные по составу группы гаплотипов с низкой степенью поддержки. Тем не менее, были обнаружены и сильно удаленные, возможно видоспецифичные сигу Правдина, гаплотипы. Это наводит на мысль о давней гибридизации между этими формами/видами. Согласно результатам аллозимного анализа, телецкие и тоджинские сиги из водоемов бассейна р. Большой Енисей относятся к одной группе и значительно отличаются от арктических и забайкальских форм/видов сига. На основании

морфологических различий и результатов аллозимного анализа Д.В. Политовым было предложено выделить их в отдельные виды *C. smitti* и *C. pravdinellus*, соответственно (Политов, 2008; Балдина, 2010).

Сиги из водоемов Тоджинской котловины бассейна р. Большой Енисей в общей филогенетической схеме формируют отдельный кластер, который имеет более высокую поддержку, чем кластер телецких сигов. По-видимому, это связано с тем, что водоемы Тоджинской котловины периодически и продолжительное время были изолированы от основной части бассейна р. Енисей. Мы полагаем, что эта группа наиболее близка к формам/видам сигов одного из ранних этапов расселения. Косвенным подтверждением этому являются наиболее узкие среди всех исследованных в стране сигов диапазоны меристических признаков. Медианные сети гаплотипов сигов из водоемов Тоджинской котловины также демонстрируют многочисленные, хорошо выраженные звездообразные структуры, что предполагает существование в прошлом в Алтае–Саянской горной стране нескольких ледниковых рефугиумов. Популяций сигов из озер Тоджинской котловины включены (согласно структуре ITS1 состоящий из трех фрагментов по 66 bp), вместе телецкими, тоджинскими ситами в отдельную группу форм/видов соответственно (Политов, 2008; Балдина, 2010). В эту же группу (согласно структуре ITS1) входят сельдевидные сити из бассейнов рек Юкон и Макензи.

Сиги из оз. Каракуль и р. Большой Абакан образуют смешанный кластер. К ним присоединяются гаплотипы речных сигов из р. Большой Енисей и высоко проточного оз. Додот из верхнего течения р. Хамсара (бассейн р. Большой Енисей). Данное обстоятельство указывает на то, что после прорыва естественной плотины на р. Большой Енисей, которое произошло около 3000 лет назад, в популяциях мигрирующих речных или озерно-речных сигов из среднего и верхнего течения р. Енисей происходил обмен гаплотипами. Медианные сети показывают, что каракульская популяция сигов в недавнем прошлом прошла эффект основателя и в настоящий момент находится на стадии увеличения численности. Это одна из немногих популяций, которая была сформирована

относительно недавно, с момента заселения вновь открывшегося водоема незначительным числом особей. В это же время абаканская популяция сигов, отделенная от оз. Каракуль небольшой рекой имеет смешанный состав и состоит из нескольких филогенетических линий сигов как тоджинского, так и ленского происхождения. Основываясь на данных Д.В. Политова и собственных морфогенетических данных можно утверждать, что группа сигов из бассейна р. Большой Енисей относится к виду *C. smitti* (по Политов, 2008; Балдина, 2010).

Симпатрические сиги из озер Доронг Баунт. В озерах Доронг и Баунт обитают малочешуйчатые формы/виды сигов, различающиеся друг от друга по числу жаберных тычинок. Генетически обе формы/вида сигов образуют две смешанные гаплогруппы с низкой степенью поддержки. Однако внутри кластеров формируются дистантные субклады с более высокой поддержкой. Возможно, митохондриальная ДНК этих особей является видоспецифичной для каких-то ранее существовавших форм/видов. Данный факт позволяет говорить о длительной гибридизации различных форм сигов в этом регионе. Кроме вышеупомянутых двух форм в озере Баунт обитает гибридный среднечешуйчатый и многотычинковый ряпушковидный сиг. Одна митохондриальная линия, которого принадлежит местному сигу, вторая – новому, достаточно древнему *виду* (согласно структуре мтДНК и ITS1) сиговых рыб. Не исключено, что все выявленные формы/виды сигов из оз. Баунт произошли вследствие процесса гибридизации местного эндемичного ряпушковидного сига с проникшими в систему оз. Баунт восточносибирскими сигами из р. Витим. Данный вопрос требует дальнейшего изучения и уточнения.

В оз. Капылюши обитают многочешуйчатые, мало- и среднетычинковые сиги (среднетычинковые сиги иногда обозначались как омулевидные). Среднетычинковый сиг имеет статус вида *C. baunti* или подвида *C. lavaretus baunti* (Решетников, 1980; Богуцкая, Насека, 2004). Малотычинкового сига относят к сигу-пыжьяну. На основе данных об экологии, ареале и явных морфологических отличиях есть основание утверждать, что таксономический статус обоих симпатрических сигов из оз. Капылюши должен

соответствует видовому. Обе формы, вида сигов из оз. Капылюши отличаются от аналогичных сигов из озер Баунт и Доронг по числу чешуй в боковой линии. Молекулярно-генетический анализ не выявил у этих форм, видов видоспецифичной мтДНК, но выявил несколько в структуре ITS1 яДНК. Как и в предыдущем случае, было выявлено несколько удаленных друг от друга гаплогрупп с различной степенью дифференциации. Исходя из анализа мтДНК, можно утверждать, что система Баунтовских озер представляла собой рефугиум для нескольких форм, видов сигов, возможно, плиоценового происхождения. Мы полагаем, что в оз. Капылюши обитают остатки сиговой фауны байкальского происхождения.

Симпатрические сиги из бассейна р. Анадырь. Река Анадырь, как и р. Амур географически не относится к Сибири. Тем не менее, мы провели генетический анализ симпатрических форм/видов сигов, обитающих в этой реке. Изученные формы, виды различаются по числу жаберных тычинок, но близки по числу прободенных чешуй в боковой линии. Анализ мтДНК выявил что, сиг-востряк сосуществующий с классическим (по внешнему виду) сигом северных широт, представлен тремя митохондриальными линиями. Ранее считалось что сиг-востряк относится к американской ветви сигов с нижним и полунижним ртом (Решетников и др., 1979). Однако филогенетический анализ с использованием гена ND1 и с включением в анализ нуклеотидных последовательностей сигов американского происхождения показал, что гаплотипы сига-востряка не образуют с ними общего кластера. Возможно, недоказанность американского происхождения данной формы связана с недостатком в международной базе данных NCBI нуклеотидных последовательностей. На основании анализа собственного материала мы делаем предположение о том, что сиг-востряк относится к одному из самых древних видов евразийских сигов. Руководствуясь результатами морфологического, молекулярно-генетического анализа (в целом согласующегося с аллозимным анализом) мы полагаем, что сига-востряк является полноценным видом (Черешнев и др., 2002; Балдина, 2010; Бочкарев и др., 2017).

Сиг Исаченко обитает в бассейне р. Енисей – от г. Красноярск до р. Нижняя Тунгуска. Это крупный малотычинковый и многочешуйчатый сиг. Анализ мтДНК показал, что сиг Исаченко относится к древним представителям сиговых рыб. Кроме различий по генам ND1 и *cytb* мтДНК, данный вид отличается от сибирских сигов по структуре фрагмента ITS1 яДНК. По меристическим признакам (число чешуй в боковой линии) сиг Исаченко однозначно относится к байкальской группе сигов (Vochkarev et. al., 2017). По данным В.В. Смирнова с соавторами (2009) в притоках оз. Байкал данный вид образует гибриды с байкальским омулем. Исходя из довольно высокого уровня гибридизации, авторы предполагают, что проникновение сига Исаченко в бассейн оз. Байкал произошло относительно недавно. Мы не можем исключить, что все сегодняшние противоречия относительно происхождения сига Исаченко и его гибридизации с байкальским омулем связаны с рыбоводными мероприятиями, проводимыми на нерестовых реках бассейна оз. Байкал, тогда как ранее эти виды не скрещивались. Если бы этот вид имел непосредственно байкальское происхождение, то он должен был бы обнаруживаться и в р. Лена, поскольку связь этих водоемов прервалась относительно недавно. Не исключено также, что высокое число прободенных чешуй в боковой линии у сигов в озерах бассейна р. Киренга и связано с его ранним расселением в бассейне р. Лена.

В реке Амур обитают два симпатрических формы/вида сигов. Эти сиви различаются друг от друга, как по числу жаберных тычинок, так и по числу прободенных чешуй в боковой линии. Кроме того, данные виды отличаются от сибирских сигов по структуре ITS1 яДНК. Анализ фрагментов генов 16S RNA-tRNA-Leu-ND1-tRNA-Ile-tRNA-Gln и ND3 мтДНК показал, что гаплотипы этих сигов формируют отдельную, связанную с гаплотипами байкальского омуля кладу. В то же время, гаплотипы уссурийского сига и сига-хадары в пределах этой клады образуют отдельные субклады с высокой степенью поддержки. Генетический анализ мтДНК указывает на длительную временную и пространственную изоляцию популяций амурских симпатрических сигов. Несмотря на незначительные (0.5%) генетические дистанции симпатрические

сиги Амурской гидросистемы по совокупности характеристик являются полноценными видами (Vochkarev *et al.*, 2017).

ВЫВОДЫ

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

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

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

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

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

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

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

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абрамсон, Н.И. Современная и историческая интрогрессия митохондриальной ДНК между красной (*Clethrionomys rutilus*) и рыжей (*Clethrionomys glareolus*) полевками (Rodentia, Cricetidae) / Н.И. Абрамсон, Е.Н. Родченкова, М.В. Фокин, С.Б. Ракитов [и др.] // Докл. РАН. – 2009. – Т. 425. – № 3. – С. 415–418.
2. Алексеев, С.С. Исследования гольцов *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) Забайкалья, внесенных в Красную книгу РСФСР: симпатрические формы из озера Большой Намаракит (морфология, экология, кариология) / С.С. Алексеев, М.Ю. Пичугин, Ю.Е. Крысанов // Вопр. ихтиологии. – 1997. – Т. 37 – № 5. – С. 588–602.
3. Алексеев, С.С. Распространение, разнообразие и диверсификация арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (L) complex (Salmoniformes, Salmonidae) Сибири: Автореф. дис. ... д-р биол. наук / С.С. Алексеев. – М. : МГУ, 2016. – 48 с.
4. Алтухов, Ю.П. Популяционная генетика рыб / Ю.П. Алтухов. – М.: Пищевая пром-сть, 1974. – 247 с.
5. Амстиславский, А.З. Ледовитоморской сиг-пыжьян из р. Танью (бассейн нижней Оби) / А.З. Амстиславский // Вопр. зоологии / Материалы 3 совещ. зоологов Сибири. – Томск, 1966. – С. 93–94.
6. Андерсон, Т. Введение в многомерный статистический анализ / Т. Андерсон. – М. : Физматгиз, 1963. – 500 с.
7. Андрияшев, А.П. О методике функционально-морфологического исследования глоточного аппарата костистых рыб / А.П. Андрияшев // Зоол. журн. – 1944. – Т. 23. – Вып. 6. – С. 319–329.
8. Андрияшева, М.А. Генетические аспекты разведения рыб / М.А. Андрияшева. – СПб., изд-во «ГосНИОРХ», 2011. – 639 с.
9. Анпилова, В.И. О систематическом положении баунтовской ряпушки / В.И. Анпилова // Докл. АН СССР. – 1956. – Т. III. – № 4. – С. 898–900.
10. Анпилова, В.И. О систематическом положении баунтовского сига *Coregonus lavaretus baunti* Muchomedijarov / В.И. Анпилова // Изв. ГосНИОРХ. – 1967. – Т. 62. – С. 129–140.

11. Аржанников, С.Г. Природная обстановка в Голоцене в Западной части Тоджинской впадины на примере разреза Мерзлый Яр / С.Г. Аржанников, С.В. Алексеев, А.В. Глызин [и др.] // Проблемы реконструкции климата и природной среды Голоцена и Плейстоцена Сибири. – Новосибирск: изд-во Ин-та археологии и этнографии СО РАН, 2000. – Вып. 2. – С. 18–29.
12. Атлас пресноводных рыб России: под ред. Ю.С. Решетникова. – М. : Наука, 2003. – Т. 1. – 379 с.
13. Балдина, С.Н. Внутривидовая генетическая дифференциация и филогеография сигов (р. *Coregonus*) Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук / С.Н. Балдина. – М., 2010. – 17 с.
14. Балдина, С.Н. Генетическая дифференциация муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) и родственных видов сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) Сибири по мтДНК / С.Н. Балдина, Н. Ю. Гордон, Д.В. Политов // Генетика. – 2008. – Т. 44. – № 7 – С. 896–905.
15. Балдина, С.Н. Генетическая дифференциация некоторых видов сиговых рыб Сибири / С.Н. Балдина, Н.Ю. Гордон, Д.В. Политов // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб. – Тюмень: Госрыбцентр, 2010. – С. 5–9.
16. Балдина, С.Н. Генетические связи сигов *Coregonus* (Teleostei, Salmoniformes, Coregonidae) бассейнов Оби и Енисея / С.Н. Балдина, Н.Ю. Гордон, О.М. Исаева, Д.В. Политов // Пятая Международ. Верещагинская байкальская конф. – Иркутск, 2010. – С. 62–63.
17. Банникова, А.А. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих / А.А. Банникова // Журн. общей биологии. – 2004. – Т. 65. – № 4. – С. 278–305.
18. Башмакова, А.Я. Изменения в видовом составе рыб реки Томи в пределах Томского рыбозавода / А.Я. Башмакова // Труды Барабинск. отд-ния ВНИОРХ. – 1949. – Т. 3. – С. 109–113.
19. Берг, Л.С. Рыбы пресных вод СССР / Л.С. Берг. – М.–Л. : изд-во АН СССР, 1932. – Т. 1. – 543 с.

20. Берг, Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран / Л.С. Берг. – М.–Л. : изд-во АН СССР, 1948. – Ч. 1. – 466 с.
21. Березовский, А.И. О сиговых реки Енисей / А.И. Березовский // Труды Сиб. ихтиол. лаб. – 1924. – Т. 2. – Вып. 2. – С. 80–110.
22. Бобырев, А.Е. К вопросу о формировании экологических группировок в популяциях речного окуня *Perca fluviatilis* / А.Е. Бобырев // Вопр. ихтиологии. – 2013. – Т. 53. – № 6. – С. 699–707.
23. Богуцкая, Н.Г. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями / Н.Г. Богуцкая, А.М. Насека. – СПб: изд. «ГосНИОРХ», 2004. – 389 с.
24. Бодали, Р.А. Генетические связи пяти видов сиговых рыб Сибири / Р.А. Бодали, Д.А. Вуоринен, Ю.С. Решетников, Д.Д. Рист // Вопр. ихтиологии. – 1994. – Т. 34. – Вып. 2. – С. 195–203.
25. Бондаренко, Н.А. О находке байкальских эндемичных водорослей в горных озерах Забайкалья / Н.А. Бондаренко, С.И. Генкал // Бот. журн. – 2005. – Т. 90. – № 9. – С. 1389–1401.
26. Борисовец Е.Э. Многомерный статистический анализ морфологических признаков симпатрических форм ленка рода *Brachymystax* (Salmonidae) из водоемов бассейнов рек Лены и Амура / Е.Э. Борисовец, С.С. Алексеев, М.В. Мина // Вопр. Ихтиол. – 1983. Т.23. № 2. С.193–208.
27. Борисовец Е.Э. Опыт исследования морфологической изменчивости рода *Oreoleuciscus* (Pisces, Cyprinidae) методами многомерной статистики / Е.Э., Борисовец, Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Я. Ермохин // Зоол. Журнал. – 1984. Т.63. Вып. 4. С.563–572.
28. Боркин, Л.Я. Гибридизация, видообразование и систематика животных / Л.Я. Боркин, С.Н. Литвинчук // Совр. проблемы биол. систематики : под ред. А.Ф. Алимова, С.Д. Степаньянца. – СПб., 2013. – С. 83–139.
29. Боровикова, Е.А. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*, Coregonidae, Osteichthyes) Европы. Генетический подход / Е.А. Боровикова, А.А. Махров // Успехи совр. биологии. – 2009. – Т. 129. – № 1. – С. 58–66.

30. Боровикова, Е.А. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*) Европы: морфоэкологический подход / Е.А. Боровикова, А.А. Махров // Труды Карельского научного центра. – 2013. – № 6. – С. 105–115.
31. Боровикова, Е.А., Будин Ю.В. Морфологическое и генетическое разнообразие двух форм муксуна *Coregonus muksun* (Salmonidae) бассейна реки Хатанга как ключ для понимания филогенетических взаимоотношений муксуна и сига *C. lavaretus* // Вопросы ихтиологии. – 2020 – Т. 60, № 6 – С. 707-720.
32. Бочкарев, Н.А. О структуре популяций сигов Телецкого озера / Н.А. Бочкарев // Биологическое разнообразие животных Сибири: Материалы науч. конф., посвящ. 110-летию начала регулярных зоол. исследований и зоол. образования в Сибири. – Томск : изд-во Томск. ун-та, 1998а. – С. 30–32
33. Бочкарев, Н.А. Экология и систематика сигов Телецкого озера / Н.А. Бочкарев // Материалы конф. «Задачи и проблемы развития рыбного хоз-ва на внутр. водоемах Сибири». – Томск : изд-во Томск. ун-та. – 1996а. – С. 83–84.
34. Бочкарев, Н.А. Популяционная структура сигов Телецкого озера / Н.А. Бочкарев // Сибирск. экол. журн. – 2000. – № 3. – С. 305–313.
35. Бочкарев, Н.А. Экология, систематика, популяционная и внутривидовая структура сигов рода *Coregonus* (pisces: coregonidae) Телецкого озера / Н.А. Бочкарев: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. – Новосибирск: СО РАН, 2000. – 21 с.
36. Бочкарев, Н.А. Межгодовая изменчивость биологических признаков у симпатрических сигов Телецкого озера / Н.А. Бочкарев // Вестн. Северо-Восточного науч. центра ДВО РАН. – 2009 а. – № 3. – С. 40–45.
37. Бочкарев, Н.А. Межгодовая изменчивость пластических признаков у некоторых видов рыб из различных экосистем / Н.А. Бочкарев, В.И. Романов // Вестн. Северо-Восточного науч. центра ДВО РАН. – 2009б. – № 1. – С. 49–56.
38. Бочкарев, Н.А. Сравнительная характеристика телецкого сига и сига Правдина Телецкого озера (Алтайский край) / Н.А. Бочкарев, Т.Э. Гафина // Сибирск. биол. журн. – 1993. – № 2. – С. 64–69.

39. Бочкарев, Н.А. Морфобиологическая характеристика популяции телецкого сига р. Чулышман / Бочкарев, Н.А., Гафина Т.Е. // Сибирск. экол. журн. – 1994 – № 2. – С. 175–178.
40. Бочкарев, Н.А. Биологическая характеристика некоторых популяций сига Правдина Телецкого озера / Н.А. Бочкарев, А.В. Кривопапов // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования / Материалы науч. чтений, посвящ. памяти проф. Бодо Германовича Иоганзена. – Томск : изд-во Томск. ун-та, 1998. – С. 148–150.
41. Бочкарев, Н.А. Популяционная структура сига крупных озер Сибири / Н.А. Бочкарев, В.И. Романов // Международный симпозиум «Экологически эквивалентные виды гидробионтов в великих озерах мира». – Улан-Удэ : изд-во БНЦ СО РАН, 1997. – С. 51–53.
42. Бочкарев, Н.А. Полиморфизм популяций телецкого озерного сига / Н.А. Бочкарев, В.А. Сухачев // Материалы региональной конф. «Особо охраняемые территории Алтайского края, тактика сохранения видового разнообразия и генофонда». – Барнаул, 1995. – С. 3–5.
43. Бочкарев, Н.А. Роль Алтайского заповедника в сохранении популяций телецкого сига / Н.А. Бочкарев, В.А. Сухачев // Материалы региональной конф. «Особо охраняемые территории Алтайского края и сопредельных регионов, тактика сохранения видового разнообразия и генофонда». – Барнаул, 1999. – С. 84–85.
44. Бочкарев, Н.А. Морфобиологическая и экологическая дифференциация симпатрических сигов рода *Coregonus* из Телецкого озера / Н.А. Бочкарев, Е.И. Зуйкова // Зоол. журн. – 2006. – № 8. – С. 950–958.
45. Бочкарев, Н.А. Дополнительные возможности сбора морфологических данных у рыб / Н.А. Бочкарев, Е.И. Зуйкова // Материалы Всерос. конф. «Биол. аспекты рационального использования и охраны водоемов Сибири» / Томск. гос. ун-т. – Томск, «Лито-Принт», 2007. – 304 с.
46. Бочкарев, Н.А. Популяционная структура сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) в озерах Тоджинской котловины и в верхнем течении реки

- Большой Енисей (Республика Тыва) / Н.А. Бочкарев, Е.И. Зуйкова // Зоол. журн. – 2009. – Т. 88. № 1. – С. 47–60.
47. Бочкарев, Н.А. Морфологическая изменчивость сига–пыжьяна в водоемах верхнего течения рек Обь и Енисей. Возможные пути расселения / Н.А. Бочкарев, Е.И. Зуйкова // Изв. Иркутск. гос. ун-та. – 2009в. – Т. 2. – № 2. – С. 23–26.
48. Бочкарев, Н.А. Сравнительная характеристика сига–пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) из озера Каракуль и реки Большой Абакан. К вопросу о вторичной интерградации сигов бассейна реки Енисей / Н.А. Бочкарев, Е.И. Зуйкова // Сообщества и популяции животных: экологический и морфологический анализ / Труды ин-та систематики и экологии животных СО РАН. – Новосибирск–М., КМК, 2010. – С. 187–211.
49. Бочкарев, Н.А. Популяционная структура и возможные пути дифференциации сига–пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) в Додотских озерах Тоджинской котловины / Н.А. Бочкарев, Е.И. Зуйкова // Сибирск. экол. журн. – 2010. – № 1. – С. 41–55
50. Бочкарев, Н.А. Таксономический статус и происхождение некоторых экологических форм сигов вида *Coregonus lavaretus* (L.) из водоемов Сибири / Н.А. Бочкарев, Е.И. Зуйкова, Д.В. Политов // Генетика. – 2017. – Т. 53. – № 8. – С. 922–932.
51. Бочкарев, Н.А. Вторичная интерградация различных форм сигов (*Coregonus lavaretus sensu lato*, Coregonidae) в водоемах Алтае–Саянской горной страны / Н.А. Бочкарев, Е.И. Зуйкова, М.М. Соловьев // Экол. генетика. – 2017. – Т. 15. – № 2. – С. 31–43. doi:10.17816/ecogen15231–43.
52. Бочкарев, Н.А. Сиг–пыжьян (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) реки Анабар / Н.А.Бочкарев, Е.И.Зуйкова, Л.А. Пестрякова [и др.] // Генетика, 2018, том 54, № 9, С. 1057–1067.
53. Бочкарев, Н.А. Морфологическая и генетическая изменчивость симпатрических сигов комплекса *Coregonus lavaretus pidschian* из оз. Кутарамакан Хантайской гидросистемы (п–ов Таймыр) / Н.А. Бочкарев, Е.И. Зуйкова, В.И. Романов [и др.] // Генетика, 2020, том 56, № 5, С. 571–583. doi:10.31857/S0016675820050033

54. Бочкарев, Н.А. Популяционная структура и происхождение некоторых экологических форм *Coregonus lavaretus pidschian* из р. Оленек. / Н. А. Бочкарев, Д. С. Сендек, Е. И. Зуйкова [и др.] // Генетика, 2021, том 57, № 7, С. 1–13. doi: 10.31857/S0016675821070043
55. Брылинска, М. Методы определения плодовитости рыб на примере леща *Abramis brama* (L.) / М. Брылинска, Э. Брылински // Типовые методики при изучении продуктивности вида в пределах ареала / Сб. науч. трудов. – Вильнюс: Ментис, 1974. – С. 5–45.
56. Васильев, А.Г. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих / А.Г. Васильев, В.И. Фалеев, Ю.К. Галактионов [и др.] – Новосибирск: изд-во СО РАН, 2004. – 232 с.
57. Вершинин, Н.В. Питание молоди сиговых рыб в нижней Лене / Н.В. Вершинин // Вопр. ихтиологии. – 1961. – Т. I. – Вып. 3 (20). – С. 453–461.
58. Волков, И.А. Сток вод последнего оледенения севера Евразии / И.А. Волков, С.П. Казьмин // География и природные ресурсы. – 2007. – № 4. – С. 7–10.
59. Высоцкий, Е.М. Геоморфология бассейна Телецкого озера / Е.М. Высоцкий // Физико–географ. характеристика Телецкого озера. – 2001. – С. 164–181.
60. Вышегородцев, А.А. Промысловые рыбы Енисея / А.А. Вышегородцев, В.А. Заделенов. – Красноярск : СФУ, 2013. – 320 с.
61. Гиляров, А.М. Популяционная экология / А.М. Гиляров. – М. : Изд-во МГУ, 1990. – 190 с.
62. Гиляров, А.М. Факторы, определяющие выбор жертв при питании пресноводных рыб зоопланктоном / А.М. Гиляров // Вопр. ихтиологии. – 1987. – Т. 27. – № 3. – С. 446–457.
63. Голубцов, А.С. Очерк ихтиофауны Республики Алтай: систематическое разнообразие, распространение и охрана / А.С. Голубцов, Н.П. Малков. – М. : Тов-во научных изданий КМК, 2007. – 164 с.
64. Гончаренко, Н.И. Новый методический подход к изучению экологических форм рыб / Н.И. Гончаренко // Vestnik zoologii. – 2000. –34 (3). – С. 61–62.

65. Гордеева Н.В., Нанова О.Г. Применение геометрической морфометрии для анализа внутривидовой изменчивости мезопелагических рыб семейств *Sternoptychidae* и *Mystophidae* // *Вопр. ихтиол.* – 2017. – Т. 57. – № 1. – С. 24–31. doi: 10.7868/S0042875217010076
66. Горлачева, Е.П. Распространение и биология сига–хадары *Coregonus chadary* Dybowski, 1862 бассейна реки Онон (восточное Забайкалье) / Е.П. Горлачева, А.В. Афонин // *Вестн. Красноярск. гос. аграрного ун–та.* – 2010. – № 4. – С. 62–69.
67. Готванский, В.И. Новые данные о распространении четвертичного оледенения на Сихоте–Алине / В.И. Готванский, А.Н. Махинов // *Изв. Всесоюз. геогр. об–ва.* – 1983. – Т. 115. – Вып. 2. – С. 154–159.
68. Грант, В. Эволюционный процесс / В. Грант. – М.: Мир, 1991. – 486 с.
69. Гранэ, Г. О ледниковом периоде в Русском Алтае / Г. Гранэ // *Изв. Западно–Сибирск. отд. Русск. геогр. об–ва.* – 1915. – Т. 3. – Вып. 1–2. – С. 1–59.
70. Гросвальд, М.Г. Великая приледниковая система стока Северной Азии и ее значение для межрегиональных корреляций / М.Г. Гросвальд, В.М
71. Котляков // *Четвертичный период. Палеогеография и литология / Сб. науч. трудов.* – Кишинев : Штииница, 1989. – С. 5–13.
72. Гросвальд, М.Г. Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики. Опыт геоморфологического анализа палеогеографических систем материка / М.Г. Гросвальд. – М. : Научный мир, 1999. – 120 С.
73. Гросвальд, М.Г. Развитие рельефа Саяно–Тувинского нагорья / М.Г. Гросвальд. – М. : Наука, 1965. – 166 с.
74. Гундризер, А.Н. К биологии сига Правдина из Телецкого озера и реки Бия / А.Н. Гундризер // *Изв. Сибирск. отд. АН СССР.* – 1962. – № 3. – С. 111–119.
75. Гундризер, А.Н. К систематике и экологии сигов Тувинской АССР / А.Н. Гундризер. – Томск : *Вопр. биологии,* 1978. – С. 20–42.
76. Гундризер, А.Н. Рыбы Западной Сибири / А.Н. Гундризер, Б.Г. Иоганзен, Г.М. Кривошеков. – Томск : *Изд–во Томск. ун–та.* – 1984. – 160 с.
77. Гундризер, А.Н. Рыбы Телецкого озера / А.Н. Гундризер, Б.Г. Иоганзен, В.В. Кафанова, Г.М. Кривошеков. – Новосибирск : Наука, 1981. – 189 с.

78. Дгебуадзе, Ю.Ю. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура / Ю.Ю. Дгебуадзе, О.Ф. Чернова. – М. : Тов-во научных изданий КМК, 2009. – 315 с.
79. Дрягин, П.А. Полиморфизм сиговых рыб (COREGONINAE) и его биологическое и рыбохозяйственное значение / П.А. Дрягин, П.Л. Пирожников, В.В. Покровский // Вопр. ихтиологии. – 1969. – Т. 9. – Вып. 1. – С. 14–25.
80. Дрягин, П.А. Рыбные ресурсы Якутии / П.А. Дрягин // Труды Совета по изучению производительных сил Якутск. АССР. – Л.: изд-во АН СССР. – 1933. – Вып. 5. – С. 3–94.
81. Дулмаа, А. К биологии *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) из озер Дархатской котловины / А. Дулмаа // Природные условия и ресурсы Прихубсугуля / Труды Советско–Монгольской комплексн. экспедиции. – Иркутск : Улан–Батор, 1973. – Вып. 2. – С. 439–467.
82. Дулькейт, Г.Д. Ихтиофауна озера Телецкого и реки Бия / Г.Д. Дулькейт // Заметки по фауне и флоре Сибири. – Томск , 1949. – Вып. 8. – С. 9–12.
83. Еникеев, Ф.И. История развития восточной части Байкальской рифтовой зоны//Биоразнообразиие водных систем Забайкалья. Видовая структура гидробиоценозов озер и рек горных территорий. Новосибирск: Наука, СИФ РАН, 1998.–С.103–104.
84. Еникеев, Ф.И. Обстановка осадконакопления Чарской впадины в позднем плейстоцене, голоцене // Вопросы геологии и металлогении Читинской области : сб. науч. тр. М. : Геол. фонд РСФСР, 1986. С. 37–48.
85. Еникеев, Ф.И. Палеогеография Сартанского оледенения горного обрамления Муйской впадины (Северное Забайкалье)// Геосферные исследования. 2018. № 3. С. 58–70.
86. Ермоленко, Л.И. Генетическая дивергенция сигов рода *Coregonus* / Л.И. Ермоленко // Генетика. – 1991. – Т. 27. – № 3. – С. 515–522.
87. Животовский, Л.А. Интеграция полигенных систем в популяциях (проблемы анализа комплекса признаков) / Л.А. Животовский. – М.: Наука, 1984. – 182 с.

88. Журавлев, В.Б. Рыбы бассейна Верхней Оби (монография) / В.Б. Журавлев. – Барнаул : изд-во Алтайского ун-та, 2003. – 292 с.
89. Заделенов В. А. Морфо-экологическая характеристика сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus* (L.) озера собачье (плато Путорана) / Глущенко Л. А., Андрущенко П. Ю., Матасов В. В., Шадрин Е. Н. // Вестник рыбохозяйственной науки. 2016. Т. 3. № 4 с. 45-50.
90. Загорская, Н.Г. Особенности плейстоценовых оледенений севера Западной Сибири в свете новых данных / Н.Г. Загорская // Проблемы четвертичного оледенения Сибири и Дальнего Востока / Труды ВСЕГЕИ. – 1961. – Т. 64. – С. 37–44.
91. Зиновьев, Е.А. Короткоцикловая популяция хариуса р. Буй / Е.А. Зиновьев, А.Н. Вотинцева // Вестн. Пермск. гос. ун-та. – 2011. – Вып. 2. – С. 26–31.
92. Зуйкова, Е.И. Особенности строения и функционирования жаберно-челюстного аппарата сига Правдина *Coregonus lavaretus pravdinellus* Dulkeit / Е.И. Зуйкова, Н.А. Бочкарев // Вопр. ихтиологии. – 2008. – Т. 48. – № 6. – С. 767–776.
93. Зуйкова Е.И. Постэмбриональная морфологическая изменчивость *Daphnia galeata* в водоемах различного типа / Е.И. Зуйкова, Н.А. Бочкарев // Сибирск. экол. журн. 2010а № 1. С. 41–55.
94. Зуйкова Е.И. Размерно-возрастная морфологическая изменчивость некоторых видов рода *Daphnia* / Е.И. Зуйкова, Н.А. Бочкарев // Сообщества и популяции животных: экологический и морфологический анализ. Труды ИСиЭЖ СО РАН. Вып. 46. Новосибирск–Москва: 2010б. Изд-во КМК. С. 212–244.
95. Зуйкова Е. И. Морфологическая изменчивость *Daphnia galeata* (Cladocera: Anomopoda) в озерах Тоджинской котловины (бассейн р. Б. Енисей) / Е.И. Зуйкова, Н.А. Бочкарев // Известия ИркГУ. Серия Биология. Экология. 2010в. Т. 3. № 1. С. 23–26.
96. Зуйкова Е.И. Популяционная и межвидовая морфологическая изменчивость видов рода *Daphnia* o.f. Müller 1785 (Cladocera, Daphniidae) / Е.И. Зуйкова, Н.А. Бочкарев // Зоологический журнал. – 2016. т. 95. – № 7. С. 805–814.
97. Зуйкова, Е.И. Идентификация и филогения криптических видов комплекса *Daphnia longispina* (cladocera, daphniidae) на основе вторичной структуры

- промежуточного транскрибируемого спейсера 2 (*ITS2*) ядерной ДНК // Генетика. – 2019. – Т. 55. – № 5. С. 557–573
98. Ильмаст, Н.В. К вопросу о дифференциации экологических форм/подвидов сига *Coregonus lavaretus* озера Каменного / Н.В. Ильмаст, Д.С. Сендек, С.Ф. Титов [и др.] // Уч. зап. Петрозаводск. гос. ун-та. – 2016. – № 4 (157). – С. 42–53.
99. Иоганзен, Б.Г. Каракольский сиг из Восточного Алтая / Б.Г. Иоганзен, В.П. Моисеев // Заметки по фауне и флоре Сибири / Сб. науч. трудов. – Томск, 1955. – С. 25–30.
100. Исаченко, В.Л. Новый вид сига из бассейна р. Енисей / В.Л. Исаченко // Труды Сибирск. Ихтиол. Лаборатории. – Красноярск, 1925. – Вып. 2. – 18 с.
101. Калашников, Ю.Е. Многотычинковые сики озера Орон системы р. Витим / Ю.Е. Калашников // Вопр. ихтиологии. – 1968. – Т. 8. – Вып. 4(51). – С. 637–645.
102. Калашников, Ю.Е. Рыбы бассейна Витим / Ю.Е. Калашников. – Новосибирск : Наука, 1978. – 190 с.
103. Карабанов, Е.Б. Геологическое строение осадочной толщи озера Байкал и реконструкции изменения климата Центральной Азии в позднем кайнозое / Е.Б. Карабанов : автореф... докт. биол. наук. – Липецк, 1999. – 72 с.
104. Карасев, Г.Л. Рыбы Забайкалья / Г.Л. Карасев. – Новосибирск : Наука, 1987. – 295 с.
105. Картавцев, Ю.Ф. Генетическая дивергенция видов и других таксонов. Географическое видообразование и генетическая парадигма неodarвинизма в действии / Ю.Ф. Картавцев // Успехи совр. биологии. – 2013. – Т. 133. – № 5. – С. 419–451.
106. Кижеватов, Я.А. Елец сибирский реки Сось (нижняя Обь) / Я.А. Кижеватов, А.А. Кижеватова // Вестн. АГТУ. – 2012. – № 2. – С. 46–52.
107. Кимура, М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности / М. Кимура. – М. : Мир, 1985. – 399 с.
108. Кириллов, Ф.Н. Рыбы Якутии / Ф.Н. Кириллов. – М. : Наука, 1972. – 360 с.

109. Китаев, С.П. К систематике *Coregonus lavaretus* complex Евразии / С.П. Китаев // Лососевые (Salmonidae) Карелии. – Петрозаводск : Карельский филиал АН СССР, Институт биологии, 1983. – С. 18–42.
110. Китаев, С.П. Морфоэкологическая структура вида *Coregonus lavaretus* (L) / С.П. Китаев // Лососевые (Salmonidae) Карелии / Сб. науч. трудов. – Петрозаводск, 1976. – С. 42–46.
111. Китаев, С.П. О систематике сиговых рыб Европы / С.П. Китаев // Тез. докл. Второго Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. – Петрозаводск, 1981. – С. 11–13.
112. Книжин, И.Б. Морфологическое и генетическое разнообразие амурских хариусов (*Thymallus*, Thymallidae) / И.Б. Книжин, С.Дж. Вайс, А.Л. Антонов, Э. Фруфе // Вопр. ихтиологии. – 2004. – Т. 44. – С. 59–76.
113. Книжин, И.Б. Морфобиологическая характеристика сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Thymallidae) высокогорных озер бассейна верхнего течения реки Ангара / И.Б. Книжин, Б.Э. Богданов, Е.А. Васильева // Вопр. ихтиологии. – 2006а. – Т. 46. – Вып. 6. – С. 709–721.
114. Книжин, И.Б. Новый подвид амурского хариуса *Thymallus grubii flavomaculatus* ssp. nova (Thymallidae) / И.Б. Книжин, А.Л. Антонов, С.Дж. Вайс // Вопр. ихтиологии. – 2006б. – Т. 46. – Вып. 5. – С. 581–589.
115. Книжин, И.Б. К вопросу о разнообразии и таксономическом статусе хариусов (*Thymallus*, Thymallidae) реки Лена / И.Б. Книжин, А.Ф. Кириллов, С.Дж. Вайс // Вопр. ихтиологии. – 2006в – Т. 46. – Вып. 2. – С. 182–194.
116. Книжин, И.Б. Хариусы бассейна оз. Байкал (*Thymallus*, Thymallidae): разнообразие форм и их таксономический статус / И.Б. Книжин, С.Дж. Вайс, С. Сушник // Вопр. ихтиологии. – 2006г. – Т. 46. – Вып. 4. – С. 442–459.
117. Книжин, И.Б. О нахождении новой формы хариуса *Thymallus arcticus* (Thymallidae) в бассейне озера Байкал / И.Б. Книжин, С.Дж. Вайс, Б.Э. Богданов [и др.] // Вопр. ихтиологии. – 2006д. – Т. 46. – Вып. 1. – С. 38–47

118. Книжин, И.Б. Новый вид хариуса *Thymallus tugarinae* sp. nova (Thymallidae) из бассейна Амура / И.Б. Книжин, А.Л. Антонов, С.Н. Сафронов, С.Дж. Вайс // Вопр. ихтиологии. – 2007. – Т. 47. – С. 139–156.
119. Книжин, И.Б. Новые данные о распространении верхнеленской формы хариуса (Thymallidae) в бассейне озера Байкал и ее таксономическом статусе / И.Б. Книжин, С.Дж. Вайс, Б.Э. Богданов, Т. Копун // Вопр. ихтиологии. – 2008а. – № 2. – С. 166–172.
120. Книжин, И.Б. Хариусы (Thymallidae) водоемов западной Монголии: морфологическое и генетическое разнообразие / И.Б. Книжин, С.Дж. Вайс, Б.Э. Богданов [и др.] // Вопр. ихтиологии. – 2008б. – Т. 48. – Вып. 6. – С. 745–766.
121. Книжин, И.Б. Особенности распространения и межпопуляционные различия сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pall.) в бассейне реки Лены / И.Б. Книжин, А.Ф. Кириллов // Проблемы регион. экологии. – 2008в. – Вып. 2. – С. 56–59.
122. Книжин, И.Б. Новый вид хариуса *Thymallus svetovidovi* sp. nova из бассейна Енисея и его положение в роде *Thymallus* / И.Б. Книжин, С.Дж. Вайс // Вопр. ихтиологии. – 2009. – Т. 49. – Вып. 1. – С. 5–14.
123. Кожов, М.М. Пресные воды Восточной Сибири / М.М. Кожов. – Иркутск : областное гос. изд-во. – 1950. – 367 с.
124. Кожов, М.М. Биология озера Байкал / М.М. Кожов. – М.–Л. : изд-во АН СССР, 1962. – 315 с.
125. Кожов, М.М. Становление и пути эволюции фауны озера Байкал / М.М. Кожов // Проблемы эволюции. – Новосибирск : Наука, 1973. – Т. 3. – С. 5–30.
126. Колядин, С.А. О состоянии запасов рыб в озерах Большой Тиберкуль, Верхний Тагосук и Нижний Тагосук // Продуктивность экосистем, охрана водных ресурсов и атмосферы. Красноярск, 1975. С. 63-64.
127. Крогиус, Ф.В. Материалы по систематике и биологии сига оз. Байкал / Ф.В. Крогиус // Труды Байкал. лимнол. ст. АН СССР. – 1933. – Т. 5. – С. 5–154.
128. Кузицин, К.В. Формирование и адаптивное значение внутривидового экологического разнообразия лососевых рыб (семейство Salmonidae) / К.В. Кузицин : Дис. ... докт. биол. наук. – 51 с.

129. Лебедев, Н.В. Элементарные популяции у рыб / Н.В. Лебедев // Зоол. журн. – 1946. – Т. 25. – Вып. 2. – С. 121–135.
130. Лебедев, В.Г. Пресноводная четвертичная фауна европейской части СССР. / В.Г. Лебедев. – М. : изд-во МГУ, 1960. – 403 с.
131. Лебедев, Н.В. Элементарные популяции у рыб / Н.В. Лебедев. – М. : Пищевая пром-сть, 1967. – 212 с.
132. Левин, Б.А. О причинах и механизмах изменчивости числа чешуй у рыб: подход EVO-DEVO / Б.А. Левин // Совр. проблемы эвол. морфологии животных. – СПб., 17–19 октября 2011. – С. 226–228
133. Линдберг, Г.У. Четвертичный период в свете биогеографических данных / Г.У. Линдберг. – М. : изд-во АН СССР, 1955. – 334 с.
134. Линдберг, Г.У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период / Г.У. Линдберг. – Л. : Наука, 1972. – С. 3–548.
135. Лобовикова, А.А. О нахождении телецкого сига (*Coregonus lavaretus pidschian* nation Waraschowski) в озере Черном бассейна среднего Енисея / А.А. Лобовикова // Вопр. ихтиологии. – 1959. – Вып. 13.– С. 55–58.
136. Логачев, Н.А. Нагорья Прибайкалья и Забайкалья / Н.А. Логачев. – М. : Наука, 1974. – 360 с.
137. Логачев, Н.А., Ломоносова Т.К., Климанова В.М. Кайназойские отложения Иркутского амфитеатра. –М: Наука, 1964. –196с.
138. Лугаськов, А.В. Опыт анализа внутривидовой структуры чира в бассейне нижней Оби / А.В. Лугаськов, Т.В. Следь, И.П. Мельниченко // Морфол. обусловленность фенотипа рыб и структура их популяций. – 1989. – С. 9–17.
139. Майер, Э. Зоологический вид и эволюция / Э. Майер. – М. : Мир, 1968. – 598 с.
140. Маилян Р.А. Систематика севанских сегов // Изв. АН АрмССР. Биология и сельхоз. науки, 1954. Т. 7. № 9. С. 37-46.
141. Маилян Р.А. Сиги озера Севан // Труды Севанск. гидробиол. станции АН Арм. ССР, 1957. Т. 15. С. 137-195.
142. Малолетко А.М. Эволюция речных систем Западной Сибири в мезозое и кайнозое – Томск: Томский государственный университет. 2008. – 288 с.

143. Мамонтов, А.М. Рыбы Братского водохранилища / А.М. Мамонтов. – Новосибирск : Наука, 1977. – 247 с.
144. Мамонтов, А.М. Ледниковые периоды и формообразования у реликтовых сиговых рыб в водоемах юга Сибири / А.М. Мамонтов // Вопр. ресурсоведения, ресурсопользования, экологии и охраны, Ч. 5. – Якутск : Якутск. гос. ун-т, 2000. – С. 127–146.
145. Мандрица С.А. К использованию геометрической морфологии в ихтиологии // Вестн. Перм. Ун-та. 2007. – Вып. 5 – С. 38-53.
146. Махинов, А.Н. Современное рельефообразование в условиях аллювиальной аккумуляции / А.Н. Махинов. – Владивосток : Дальнаука, 2006. – 232 с.
147. Мац, В.Д. Кайнозой Байкальской рифтовой впадины: строение и геологическая история / В.Д. Мац, Г.Ф. Уфимцев, М.М. Мандельбаум [и др.]. – Новосибирск : изд-во СО РАН, 2001. – 252 с.
148. Мац, В.Д. Позднемеловая–кайнозойская история Байкальской впадины и формирование уникального биоразнообразия Байкала / В. Д. Мац, Д. Ю. Щербаков, И. М. Ефимова // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 2011. – Т. 19. – № 4, с. 40–61.
149. Медников, Б.М. Экологические формы рыб и проблема симпатрического видообразования / Б.М. Медников // Зоол. журн. – 1963. – Т. 42. – Вып. 1. – с. 70–77.
150. Медников, Б.М. Изучение родственных связей сиговых рыб (*Coregonidae*) методом молекулярной гибридизации ДНК / Б.М. Медников, Ю.С. Решетников, Е.А. Шубина // Зоол. журн. – 1977. – Т. 56. – Вып. 3. – С. 329–341.
151. Медников, Б.М. Сиговые рыбы: новый механизм репродуктивной изоляции / Б.М. Медников, Е.А. Шубина, М.Н. Мельникова // Журн. общей биологии. – 2000. – Т. 61. – № 4. – С. 393–399.
152. Международный кодекс зоологической номенклатуры. Издание 4–е. Принят Международ. союзом биол. наук : пер. с англ. и фр. Второе, исправленное издание русского перевода. – М. : Т-во научных изданий КМК, 2004. – 223 с.

153. Мелехин А.В., Бочкарев Н.А., Кашулин Н.А., Зубова Е.М., Терентьев П.М. Фотодокументация морфологических данных у рыб // Вестник КНЦ РАН. 2021 –1. (13) с. 30–36.
154. Меньшиков, М.И. Некоторые закономерности возрастной и географической изменчивости рыб / М.И. Меньшиков // Труды Карельск. отд-ния ВНИОРХ. – 1951. – Т. 3. – С. 292–306.
155. Меньшиков, М.И. О возрастной и географической изменчивости сигов *Coregonus nasus* (Pall.) и *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) / М.И. Меньшиков // Уч. зап. Пермск. ун-та. – 1949. – Т. 5. – Вып. 1. – С. 77–82.
156. Меньшиков, М.И. Рыбы бассейна Оби / М.И. Меньшиков. Пермь. – 1948. – 86 с.
157. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. – М. : Наука, 1974. – 254 с.
158. Мина, М.В. Микроэволюция рыб / М.В. Мина. – М. : Наука, 1986. – 207 с.
159. Мина, М.В. Рост животных: Анализ на уровне организма / М.В. Мина, Г.А. Клевезаль. – М. : Наука, 1976. – 291 с.
160. Мина М.В., Левин Б.А., Мироновский А.Н., О возможностях использования в морфометрических исследованиях рыб оценок признаков, полученных разными операторами // Вопр. ихтиол. 2005. Т. 45. № 3. С. 331-341.
161. Михеев, В.Н. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб / В.Н. Михеев. – М. : Наука, 2006. – 191 с.
162. Михин, В.С. Сиг-пыжьян реки Оленек / В.С. Михин // Вопр. ихтиологии. – 1959. – Вып. 13. – С. 71–74.
163. Мишарин, К.И. Байкальские сиги / К.И. Мишарин // Изв. Биол.-геол. НИИ при Иркутском ун-те. – 1947. – Т. 10. – Вып. 1. – С. 22–65.
164. Москаленко, Б.К. Сиговые рыбы Сибири / Б.К. Москаленко. – М. : Пищевая промышленность, 1971. – 182 с.
165. Мухомедияров, Ф.Б. Ряпушка – *Coregonus sardinella baunti* ssp. nova из Ципо-Ципиканской системы озер бассейна р. Витим / Ф.Б. Мухомедияров // Докл. на I науч. сессии Якутской базы АН СССР. – Якутск, 1949. – С. 270–280.

166. Никольский, Г.В. Рыбы бассейна Амура / Г.В. Никольский. – М. : Изд-во АН СССР, 1956. – 551 с.
167. Никольский, Г.В. Об относительной стабильности вида и некоторых вопросах таксономии / Г.В. Никольский // Зоол. журн. – 1968. – Т. 47. – Вып. 6. – С. 860–874.
168. Никольский, Г.В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб / Г.В. Никольский. – М. : Пищевая пром-сть, 1980. – 184 с.
169. Никольский, Г.В. Частная ихтиология : 3-е изд. / Г.В. Никольский. – М. : Высшая школа, 1971. – 470 с.
170. Некрашевич Н.Г. Новая форма сига из низовьев Енисея // Учен. Зап. Уральского пед. Ин-та. Уральск, 1948, вып.1 с.1-12.
171. Новиков, А.С. Рыбы рек Колымы / А.С. Новиков. – М. : Наука, 1966. – 134 с.
172. Новоселов, А.П. Экологическое разнообразие ихтиофауны пресноводных водоемов Беломорско-Кулойского полуострова (Архангельская область) / А.П. Новоселов, И.И. Студенов, В.И. Павленко // Арктика: экология и экономика. – 2013. – № 4 (12). – С.70–80.
173. Одум, Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – М. : Мир, 1975. – 740 с.
174. Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР. –Л. : Гидрометеиздат, 1977. – 510 с.
175. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т.2. Ракообразные : под ред. С.Я. Цалолихина. – СПб. : Зоол. ин-т РАН. – 1995. – 627 с.
176. Остроумов Н.А. Рыбы и рыбный промысел р. Пясины // Тр. Полярн. комис. 1937 Вып. 30 С. 3–115.
177. Остроумов, Н.А. Рыбы и рыбный промысел среднего и нижнего течения Печоры / Н.А. Остроумов. – М.–Л. : изд-во АН СССР, 1953. – 230 с.
178. Павлинов, И.Я., Микешина, Н.Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журнал общей биологии. 2002. Т. 63. № 6. С. 473–493.

179. 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.
180. Павлов, Д.С. Структура пищевого поведения рыб / Д.С. Павлов, А.О. Касумян // Вопр. ихтиологии. – 1998. – Т. 38. – № 1. – С. 123–136.
181. Первозванский, В.Я. Сиги *Coregonus lavaretus* (L) водоемов системы р. Каменной / В.Я. Первозванский // Лососевые (Salmonidae) Карелии. – Петрозаводск, 1983. – С. 42–74.
182. Первозванский, В.Я. Рыбы водоемов Костомукшского железнорудного месторождения (экология, воспроизводство, использование) / В.Я. Первозванский. – Петрозаводск : Карелия, 1986. – 216 с.
183. Пипоян, С.Х., Киракосян, Л.А., Туниев, С.Б. Особенности изменчивости морфометрических признаков сига *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) (Actinopterygii: Coregonidae) оз. Севан // Труды Зоологического института РАН. – 2012. – Т.316. – №3. С. 254–265.
184. Пирожников, П.Л. Полупроходные рыбы и речной сток / П.Л. Пирожников / Изв. Тихоокеанск. ин-та рыбного хозяйства и океанографии. – Владивосток, 1949. – Т. 29. – 29 с
185. Пирожников, П.Л. Фаунистические комплексы и экологическая классификация рыб низовья реки Лены / П.Л. Пирожников // Биол. основы рыбн. хоз-ва. – ТГУ, 1959. – С. 91–100.
186. Пирожников, П.Л. Проходные рыбы Восточной Сибири / П.Л. Пирожников. – Л. : Зоол. ин-т АН СССР, 1966. – 44 с.
187. Пирожников, П.Л. О распределении и численности сиговых в реках и эстуарных районах Сибири / П.Л. Пирожников // Изв. ГосНИОРХ. – 1967. – Т. 62. – С. 6–15.
188. Пирожников, П.Л. Распределение и питание проходного сига *Coregonus lavaretus* (L) в Финском заливе / П.Л. Пирожников // Вопр. ихтиологии. – 1971. – Т. 11. – Вып. 6 (71). – С. 993–1001.

189. Пирожников, П.Л. О формообразовании у сиговых (*Coregonidae*, *Pisces*) в связи с особенностями их расселения // Проблемы эволюции. – Новосибирск : Наука, 1973. – Т. 3. – С. 132–142.
190. Пирожников, П.Л. О таксономическом ранге и филогении сиговых (*Coregonidae*, *Pisces*) / П.Л. Пирожников, П.А. Дрягин, В.В. Покровский // Изв. ГосНИОРХ. – 1975. – Т. 104. – С. 5–17.
191. Поддубный, А.Г. Современные представления о локальных стадах (популяциях) у рыб и экологических предпосылках их образования / А.Г. Поддубный, В.В. Халько // Труды Ин-та биологии внутр. вод. Структура локальной популяции у пресноводных рыб. – Рыбинск, 1990. – Вып. 60(63). – С. 3–23.
192. Подушко, М.В. Характеристика питания амурского сига в лимане Амура / М.В. Подушко // Изв. ТИНРО. – 1967. – С. 1094–1096.
193. Подушко, М.В. К распространению и биологии сига–хадары *Coregonus chadary* Dybowski / М.В. Подушко // Изв. ТИНРО. – 1967а. – Т. 61. – С. 322–327.
194. Подушко, М.В. Питание амурского сига *Coregonus ussuriensis* Berg в низовье Амура / М.В. Подушко // Изв. ТИНРО. – 1970а. – Т. 74. – С. 146–152.
195. Подушко, М.В. Особенности роста чешуи и повторность нереста амурского сига *Coregonus ussuriensis* Berg / М.В. Подушко // Вопр. ихтиологии. – 1970б. – Т. 10. – Вып. 6 (65). – С. 1057–1064.
196. Покровский, В.В. О морфологических особенностях, происхождении и географическом распространении беломорской ряпушки *Coregonus sardinella maris-albi* Berg / В.В. Покровский // Изв. ВНИОРХ. – 1967. – Т. 62. – С. 100–114.
197. Политов, В.Д. Молекулярное маркирование генетических ресурсов сиговых рыб Сибири / В.Д. Политов, С.Н. Балдина, Н.Ю. Гордон // Рыбоводство и рыбное хозяйство. – 2008. – № 8. – С. 32–35.
198. Попов, П.А. К экологии сига–пыжьяна из водоемов Ямало–Гыданской географической области / П.А. Попов // Мир культуры и образования. – 2012. – № 3 (34). – С. 340–343.
199. Попов, П.А. К экологии чира из водоемов субарктической зоны Сибири / П.А. Попов // Мир культуры и образования. – 2013. – № 4 (41). – С. 414–418.

200. Правдин, И.Ф. Вопросы классификации и биологии ладожских сигагов / И.Ф. Правдин // Изв. отдела приклад. ихтиологии. – Л. : Гос. ин-т опытной агрономии. – 1925. – Т. 3. – Вып. 1. – С. 47–56.
201. Правдин, И.Ф. Некоторые вопросы методики ихтиологических исследований. Определение линейных размеров рыб / И.Ф. Правдин // Изв. К.-Ф. фил. АН СССР. – 1949. – № 4. – С. 31–42.
202. Правдин, И.Ф. Сиги озерной области СССР / И.Ф. Правдин // Изв. ихтиол. ин-та. – 1931. – Т. 12. – Вып. 1. – С. 166–235.
203. Правдин, И.Ф. Морфобиологическая классификация сигагов (*Coregonus* s. str.) водоемов Белого моря (в пределах Карело-Финской ССР) / И.Ф. Правдин // Изв. К.-Ф. фил. АН СССР. – 1950. – № 1. – С. 72–79.
204. Правдин, И.Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР / И.Ф. Правдин. – М.-Л. : изд-во АН СССР, 1954. – 324 с.
205. Правдин, И.Ф. Видовой состав ихтиофауны Ладожского озера и Приладожья / И.Ф. Правдин // Изв. ВНИОРХ. – 1956. – Т. 38. – С. 12–30.
206. Правдин, И.Ф. Сиги Ловозера (бассейн Баренцева моря) / И.Ф. Правдин // Учен. зап. Петрозавод. ун-та. – 1957. – Т. 7. – Вып. 3. – С. 158–170.
207. Правдин, И.Ф. Об ихтиофауне Кольского полуострова / И.Ф. Правдин // Уч. зап. Карельск. гос. пед. ин-та. – 1964. – № 15. – С. 40–46.
208. Правдин, И.Ф. Руководство по изучению рыб / И.Ф. Правдин. – М. : Пищепромиздат, 1966. – 376 с.
209. Решетников, Ю.С. Об изменчивости сигагов / Ю.С. Решетников // Зоол. журн. – 1963а. – Т. 42. – Вып. 9. – С. 1187–1199.
210. Решетников, Ю.С. Изменчивость и многообразие форм сигагов в связи с особенностями их питания в водоемах Севера / Ю.С. Решетников // Докл. АН СССР. – 1963б. – Т. 152. – № 6. – С. 1465–1466.
211. Решетников, Ю.С. О симпатрических популяциях сига р. Анадырь // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. – М. : Наука, 1979. – С. 113–136.
212. Решетников, Ю.С. Сиговые рыбы в северных экосистемах / Ю.С. Решетников // Вопр. ихтиологии. – 1979б. – Т. 19. – Вып. 3. – С. 419–433.

213. Решетников, Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб / Ю.С. Решетников. – М. : Наука, 1980. – 301 с.
214. Решетников, Ю.С. Современное состояние разнообразия сиговых рыб Онежского озера и проблемы определения их видовой принадлежности / Ю.С. Решетников, А.А. Лукин // Вопр. ихтиологии. – 2006. – Т. 46. – № 6. – С. 732–746
215. Решетников, Ю.С. Современные представления о таксономическом статусе сиговых рыб / Ю.С. Решетников // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб. – Тюмень, 2010. – С. 45–50.
216. Решетников, Ю.С. Сиговые рыбы в свете современной систематики / Ю.С. Решетников // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб. – Тюмень, 2013. – С. 182–187.
217. Романов, В.И. К вопросу о статусе экологических форм сигов *Coregonus lavaretus pidschian* Таймырского озера / В.И. Романов, Н.А. Бочкарев // Вестн. ТГПУ. – 2009. – Вып. 11(89). – С. 186–193.
218. Романов, В.И. Морфологическая и экологическая дифференциация симпатрических сигов рода *Coregonus* из оз. Таймыр / В.И. Романов, Е.И. Зуйкова, Н.А. Бочкарев // Сибирск. экол. журн. – 2016. – № 9. – С. 290–296.
219. Рузский, М.Д. Рыбы реки Томи / М.Д. Рузский // Изв. ин-та исследования Сибири. – 1920. – № 2. – С. 29–41.
220. Рыбы в заповедниках России. Пресноводные рыбы. Т. 1 : под ред. Решетникова Ю.С. – М. : Т-во науч. изданий КМК, 2010. – 628 с.
221. Рыжева, Н.Н. Использование ITS последовательностей для оценки таксономических отношений у представителей трибы *Vicieae* (Adans.) Bronn сем. *Fabaceae* Lindl / Н.Н. Рыжева, М.О. Бурляева, Е.А. Кочиева, М.А. Вишнякова // Экологическая генетика 2007. т. 5 №3. С. 5–17
222. Рыжков, Л.П. Биология сига-лудоги юго-западной части Онежского озера / Л.П. Рыжков, И.М. Дзюбук // Уч. зап. Петрозаводск. ун-та. – 2014. – С. 16–20.
223. Сакс, В.Н. Четвертичные отложения северной части Западно-Сибирской низменности и Таймырской депрессии / В.Н. Сакс // Труды НИИГА. – 1951. – 112 с.

224. Сакс, В.Н. Палеогеография Арктики в юрском и меловом периодах / В.Н. Сакс // Проблемы палеозоогеографии мезозоя Сибири. – М. : Наука, 1972. – С. 5–18.
225. Световидов, А.Н. О географической изменчивости пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidchian*) / А.Н. Световидов // Докл. АН СССР. – 1934. – № 5/6. – С. 343–345.
226. Северцев, А.С. Концепция вида и симпатрическое видообразование / А.С. Северцев. – М. : МГУ, 1990. – 272 с.
227. Селегей, В.В. Телецкое озеро / В.В. Селегей, Т.С. Селегей. – Л. : Наука, 1978. – 142 с.
228. Сендек, Д.С. Филогенетический анализ сиговых рыб сем. Coregonidae методом белкового электрофореза / Д.С. Сендек : автореф. дис.... канд. биол. наук. – СПб. : изд. ГосНИОРХ, 2000. – 22 с.
229. Скрыбин, А.Г. Биология байкальских сигов / А.Г. Скрыбин. – М. : Наука, 1969а. – 112 с.
230. Скрыбин, А.Г. Динамика численности Байкальских сигов // Биол. продуктивность водоемов Сибири / А.Г. Скрыбин. – М. : Наука, 1969б. – С. 231–233.
231. Скрыбин, А.Г. Искусственное разведение Байкальских сигов // Биологическая продуктивность водоемов Сибири / А.Г. Скрыбин. – М. : Наука, 1969в. – С. 234–237.
232. Скрыбин, А.Г. Рыбы Баунтовских озер Забайкалья / А.Г. Скрыбин. –Новосибирск : Наука, 1977. – 230 с.
233. Скрыбин, А.Г. Сиговые рыбы юга Сибири / А.Г. Скрыбин. – Новосибирск : Наука, 1979. – 229 с.
234. Слободянюк, С.Я. Сравнительный рестрикционный анализ митохондриальной ДНК байкальского *Coregonus lavaretus baicalensis* и баунтовского *C. lavaretus baunti* озерных сигов / С.Я. Слободянюк, С.В. Кирильчик, А.М. Мамонтов, В.А. Скулин // Вопр. ихтиологии. – 1993. – Т. 33. – № 5. – С. 631–636.
235. Смирнов, В.В. Микроэволюция байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) / В.В. Смирнов, Н.С. Смирнова–Залуми, Л.В. Суханова. – Новосибирск : изд-во СО РАН, 2009. – 246 с.

236. Спановская, В.Д. К методике определения плодовитости одновременно и порционно икромечущих рыб / В.Д. Спановская, В.А. Григораш // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. – Вильнюс : Ментис, 1976. – С. 54–62.
237. Стерлягова, М.А. Биология и промысел баунтовских сига (*Coregonus lavaretus pidschian* Gm.) / М.А. Стерлягова // Вопр. ихтиологии. – 1964. – Т. 4. – Вып. 2(31). – С. 249–254.
238. Столбунов, И.А. Внутривидовая морфологическая изменчивость пресноводных рыб водоемов и водотоков умеренных и тропических широт / И.А. Столбунов // V Міжнародна наукова конференція. – Україна : Дніпропетровськ, ДНУ, 2009. – С. 129–130.
239. Столбунов, И.А. Внутривидовая изменчивость плотвы *Rutilus rutilus* озера Плещеево / И.А. Столбунов // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах : Матеріали IV Міжнародної наукової конференції. – Дніпропетровськ : Вид-во ДНУ, 2007. – С. 176–178.
240. Столбунов, И.А. Морфофункциональные различия плотвы (*Rutilus rutilus*) оз. Плещеево / И.А. Столбунов // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2008. – Вип. 16. – Т. 1. – С. 191–196.
241. Суханова, Л.В. Исследование популяций байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) методом рестрикционного анализа митохондриальной ДНК / Л.В. Суханова, В.В. Смирнов, Н.С. Смирнова–Залуми, С.Я. Слободянюк // Вопр. ихтиологии. – 1996. – Т. 36(3). – С. 667–673.
242. Суханова, Л.В. Молекулярно–филогенетическое исследование байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) / Л.В. Суханова : автореф. дис. ...канд. биол. наук. – Новосибирск, 2004. – 17 с.
243. Суханова, Л.В. Новые данные по рестрикционному анализу мтДНК популяций байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgiy) / Л.В. Суханова, В.В. Смирнов, Н.С. Смирнова–Залуми, С.В. Кирильчик // Сибирск. экол. журн. – 1999. – Т. 6. – С. 655–658.

244. Сычевская Е.К. 1976. Ископаемые щуковидные СССР в Монголии.//М.: Наука, 115 с. 469.
245. Сычевская Е.К. 1979. Пресноводные рыбы из неогеновых отложений Приморья // Тр.14. Тихоокеанск. научн. конгр. в Хабаровске. С.113-470.
246. Сычевская Е.К. 1988. Происхождение сиговых рыб в свете исторического развития Лососевидных. // В кн.: Биология сиговых рыб. М.: Наука, с.17–27.
247. Татарко, К.И. Влияние температуры на меристические признаки рыб / К.И. Татарко // Вопр. ихтиологии. – 1968. – Т. 8. – Вып. 3. – С. 426–439.
248. Тимофеев–Ресовский, Н.В. Краткий очерк теории эволюции / Н.В. Тимофеев–Ресовский, Н.Н. Воронцов, А.В. Яблоков. – М. : Наука, 1977. – 300 с.
249. Молекулярно–генетические маркеры в исследовании внутри– и межвидового полиморфизма осетровых рыб (*Acipenseriformes*)/ Тимошкина Н. Н. Водолажский Д. И. Усатов А. В.// Экологическая генетика. – 2010. –Т. VIII № 1.–С.12–24.
250. Трут, Л.Н. Компонентный анализ краниологических признаков серебристо–черных лисиц (*Vulpes fulvus* Desm.) и их изменений, возникающих при доместикации / Л.Н. Трут, Ф.Я. Держинский, В.С. Никольский // Генетика. – 1991. – Т. 27. – № 8. – С. 1440–1449.
251. Тюрин, П.В. О происхождении рипусов северо–западных озер СССР / П.В. Тюрин // Вопр. ихтиологии. – 1958. – Вып. 11. – С. 129–135.
252. Уфимцев Г. Ф., Щетников А. А. Тункинский рифт // Природа. 2003. №8. С. 43–49.
253. Фалеев, В.И. Репродуктивный успех перезимовавших самок водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) различных типов конституции / В.И. Фалеев, Ю.К. Галактионов // ДАН – 1997. – Т. 356. – № 2. – С. 282–284.
254. Флоренсов Н. А. Мезозойские и кайнозойские впадины Прибайкалья / Н. А. Флоренсов. – М.-Ленинград : Изд-во АН СССР. – 1960а. – 177 с.
255. Цепкин, Е.А. Влияние изменений климата в голоцене на фауну рыб континентальных водоемов СССР / Е.А. Цепкин // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. – 1967. – № 8. – С. 29–32.
256. Черепанов, В.В. Эволюционная изменчивость водных и наземных животных / В.В. Черепанов. – Новосибирск : Наука, 1986. – 240 с.

257. Черешнев, И.А. Аннотированный список рыбообразных и рыб пресных вод Арктики и сопредельных территорий / И.А. Черешнев // Вопр. ихтиологии, – 1996а. – Т. 36. – № 5. – С. 597–608.
258. Черешнев, И.А. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо–Востока России / И.А. Черешнев. – Владивосток : Дальнаука, 1996б. – 197 с.
259. Черешнев, И.А. К вопросу о таксономическом статусе симпатрических сигов группы *Coregonus lavaretus* бассейна р. Анадырь / И.А. Черешнев // Биол. проблемы Севера. – Магадан, 1983. – Т. 2. – С. 225–226.
260. Черешнев, И.А. Пресноводные рыбы Анадырского бассейна / И.А. Черешнев, А.В. Шестаков, М.Б. Скопец [и др.] – Владивосток : Дальнаука, 2001. – 336 с.
261. Черняев, Ж.А. Особенности раннего онтогенеза весеннерестующего баунтовского сига *Coregonus lavaretus baunti* / Ж.А. Черняев, М.Ю. Пичугин // Вопр. ихтиологии. – 1999. – Т. 39. – № 1. – С. 78–88.
262. Черняев Ж.А. Воспроизводство сиговых рыб / Москва: Товарищество научных изданий КМК. – 2017. – 329с.
263. Чугунова, Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб / Н.И. Чугунова. – М. : изд–во АН СССР, 1959. – 163 с.
264. Шапошникова, Г.Х. История расселения сигов полиморфного вида *Coregonus lavaretus* (L.) и некоторые соображения о его внутривидовой дифференциации / Г.Х. Шапошникова // Основы классификации и филогении рыб. – Л. : Наука, 1977. – С. 78–86.
265. Шапошникова, Г.Х. История расселения сигов рода *Coregonus* / Г.Х. Шапошникова // Зоогеография и систематика рыб. – Л. : Наука, 1976. – С. 54–67.
266. Шапошникова, Г.Х. К систематике сигов *Coregonus lavaretus* L. Ладожского озера / Г.Х. Шапошникова // Вопр. ихтиологии. – 1973. – Т. 13. – Вып. 1(78). – С. 43–66.
267. Шапошникова, Г.Х. Обзор исследований по внутривидовой систематике полиморфного вида *Coregonus lavaretus* (L.) (Salmoniformes, Salmonidae) / Г.Х. Шапошникова // Лососевидные рыбы. – Л. : Наука, 1980. – С. 48–68.

268. Шапошникова, Г.Х. Роль остеологического метода в изучении систематики рыб / Г.Х. Шапошникова // Методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. – Вильнюс, 1972. – С. 9–12.
269. Шапошникова, Г.Х. Сиг–пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) водоемов Советского Союза / Г.Х. Шапошникова // Вопр. ихтиологии. – 1974. – Т. 14. – Вып. 5 (88). – С. 749–768.
270. Шапошникова, Г.Х. Сиг–пыжьян (*Coregonus lavaretus pidschian natio gydanus nova*) Гыданского залива / Г.Х. Шапошникова // Труды Ин–та полярн. земледелия. Сер. Промысл. хоз–во. – 1941. – Вып. 15. – С. 63–82.
271. Шапошникова, Г.Х. Сравнительная характеристика нельмы *Stenodus leucichtys nelma* (Pallas) и белорыбицы *Stenodus leucichtys leucichtys* (Guldenstadt) / Г.Х. Шапошникова // Вопр. ихтиологии. – 1967. – Т. 7. – Вып. 2. – С. 225–256.
272. Шапошникова, Г.Х. Сравнительно–морфологический анализ сигов Советского Союза / Г.Х. Шапошникова // Морфология низших позвоночных / Труды Зоол. ин–та АН СССР. – 1968. – Т. 46. – С. 207–256.
273. Шапошникова, Г.Х. Сравнительно–морфологическое описание некоторых видов *Salvelinus* (Nilsson) Richardson / Г.Х. Шапошникова // Труды Зоол. ин–та АН СССР. – 1971а. – Т. 48. – С. 4–29.
274. Шапошникова, Г.Х. Сравнительно–морфологическое описание сигов *Coregonus* оз. Севан / Г.Х. Шапошникова // Вопр. ихтиологии. – 1971б. – Т. 17. – Вып. 4(69). – С. 575–586.
275. Шестаков, А.В. Новые данные по биологии сига–востряка *Coregonus anaulorum* (COREGONIDAE) бассейна р. Анадырь / А.В. Шестаков, Ю.Н. Хохлов // Изв. ТИНРО. – 2012. – Т. 171. – С. 148–157.
276. Щербаков Д.С., Харченко В.Е. Актуальные проблемы современной генетики / Учеб. Пособие Иркутск. Изд–во ИГУ, 2018 123с.
277. Яблоков, А.В. Введение в фенетику популяций / А.В. Яблоков, Н.И. Ларина. – М. : Высшая школа, 1985. – 157 с.

278. Яхненко, В.М. Оценка популяционной структуры баунтовских сиговых рыб / В.М. Яхненко, А.М. Мамонтов // Изв. Иркутск. ун-та. – 2009. – Т. 2. – № 2. – С. 64–67.
279. Amundsen, P.–A. Ontogenetic niche shifts and resource partitioning in a subarctic piscivorous fish guild / P.–A. Amundsen, T. Bøhn, O.A. Popova [et al.] // *Hydrobiologia*. – 2003. – Vol. – P. 1–11.
280. Amundsen, P.–A. Gill raker morphology and feeding ecology of two sympatric morphs of European whitefish (*Coregonus lavaretus*) / P.–A. Amundsen, T. Bøhn, G.H. Vaga // *Ann. Zool. Fenn.* – 2004a. – Vol. 41. – P. 291–300.
281. Amundsen, P.–A. Resource competition and interactive segregation between sympatric whitefish morphs / P.–A. Amundsen, R. Knudsen, A. Klemetsen, R. Kristoffersen // *Ann. Zool. Fenn.* – 2004b. – Vol. 41. – P. 301–307.
282. Andersson J. Effects of diet-induced resource polymorphism on performance in arctic charr (*Salvelinus alpinus*) // *Evol. Ecol. Res.*, 2003. V. 5. P. 213–228.
283. April, J. Glacial cycles as an allopatric speciation pump in north–eastern American freshwater fishes / J. April, R.H. Hanner, A.–M. Dion–Côté [e. a.] // *Molecular ecology*. – 2013. – Vol. 22. – P. 409–422. DOI:10.1111/mec.12116
284. Astakhov, V., Shkatova, V., Zastrozhnov, A., and Chuyko, M. 2016. Glaciomorphological map of the Russian Federation. *Quat. Int.* **420**: 4–14. doi: 10.1016/j.quaint.2015.09.024
285. Avise, J.C. *Molecular markers, Natural History, and Evolution* / J.C. Avise. – N.Y. : Chapman and Hall, 1994. 511 c.
286. Avise, J.C. *Phylogeography: the history and formation of species* / J.C. Avise. – Cambridge, MA: Harvard University Press, 2000. – 441 p.
287. Babik, W. Phylogeography of two European newt species - Discordance between mtDNA and morphology / W. Babik, W. Branicki, J. Crnobrnja–Isailović [e. a.] // *Molecular Ecology*. – 2005. – 14. – P. 2475–2491.
288. Bailey, R. C., Byrnes, J. A new, old method for assessing measurement error in both univariate and multivariate morphometric studies. // *Systematic Zoology*. – 1990. – 39: C. 124–130.

289. Baldina, S.N. Genetic relationships of the *Ussuri cisco*, *Coregonus ussuriensis* Berg 1906, in view of mtDNA data / S.N. Baldina, N.Y. Gordon, D.V. Politov // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. – 2007. – 60. – P. 83–89.
290. Barluenga, M. Sympatric speciation in Nicaraguan Crater Lake cichlid fish / M. Barluenga, K.N. Stölting, W. Salzburger [e. a.] // Nature. – 2006. – 439. – P. 719–723.
291. Bandelt, H.J. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies / Bandelt H.J, Forster P., Röhl A // Mol. boil. and Evol., 1999. V. 16. P. 37–48.
292. Behnke, R.J. The application of cytogenetic and biochemical systematics to phylogenetic problems in the family Salmonidae / R.J. Behnke // Trans. Amer. Fish. Soc. – 1970. – Vol. 99. – № 1. – P. 237–248.
293. Barluenga M., Stölting K.N., Salzburger W., Muschick M., Meyer A. Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish // Nature. 2006. V. 439. № 9. P. 719-723.
294. Behnke, R.J. The sistematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes / R.J. Behnke // J. Fish. Res. Board Canada. – 1972. – Vol. 29. – № 6. – P. 639–671.
295. Berg, L.S. Übersicht der Verbreitung der Susswasserfische Europas / L.S. Berg // Zoogeographika. – 1932. – Bd. I. P. 393–409.
296. Bernatchez, L. Phylogenetic relationships among the subfamily Coregonidae as revealed by mitochondrial DNA restriction analyses / L. Bernatchez, F. Colombani, J.J. Dodson // J. of Fish Biology. – 1991a. – 39. – P. 283–290.
297. Bernatchez, L. Phylogeographic structure in mitochondrial DNA of the lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in North America and its relationships to Pleistocene glaciations / L. Bernatchez, J.J. Dodson // Evolution. – 1991b. – 45. – P. 1016–1035.
298. Bernatchez, L. Comparative phylogeography of Nearctic and Palearctic fishes / L. Bernatchez, C.C. Wilson // Mol. Ecol. – 1998. – Vol. 7. – P. 431–452.
299. Bernatchez, L. Integrating molecular genetics and ecology in studies of adaptive radiation: whitefish, *Coregonus sp.*, as a case study / L. Bernatchez, A. Chouinard, G. Lu // Biol. J. of the Linnean Society. – 1999. – 68. – P. 173–194.
300. Bernatchez, L. Ecological theory of adaptive radiation: an empirical assessment from coregonine fishes (Salmoniformes) / L. Bernatchez // In: Evolution Illuminated: Salmon

- and their Relatives (Hendry A.P. & Stearns S.C., eds). – Oxford : Oxford University Press, 2004. – P. 175–207.
301. Bickham, J.W. Identification of Arctic and Bering ciscoes in the Colville River delta, Beaufort Sea Coast, Alaska / J.W. Bickham, J.C. Patton, S. Mienzenmayer, L. Moulton [e. a.] // In: Reynolds J.B. (ed), American Fisheries Society Symposium. – 1997. – 19. – Fish Ecology in Arctic Bethesda, MD.
302. Bittner, D. Patterns of morphological changes and hybridization between sympatric whitefish morphs (*Coregonus* spp.) in a Swiss lake: a role for eutrophication / D. Bittner, L. Excoffier, C.R. Largiader // Mol. Ecol. – 2010. – Vol. 19. – P. 2152–2167.
303. **Bochkarev, N.A.** Morphology and mitochondrial DNA variation of the Siberian whitefish *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) in the upstream water bodies of the Ob and Yenisei rivers / N.A. Bochkarev, E.I. Zuykova, A.V. Katokhin // Evolutionary Ecology. – 2011. – Vol. 25. – P. 557–572.
304. **Bochkarev, N.A.** Morphological, biological and mtDNA sequences variation of coregonid species from the Baunt Lake system (the Vitim River basin) / N.A. Bochkarev, E.I. Zuykova, S.A. Abramov [et al.] // Advances in Limnology. – 2013. – № 64. – P. 257–277.
305. **Bochkarev, N.A.** The sympatric whitefishes *Coregonus ussuriensis* and *C. chadary* from the Amur River basin: morphology, biology and genetic diversity / N.A. Bochkarev, E.I. Zuykova, S.A. Abramov [et al.] // Fundam. Appl. Limnol. – 2017. – 189/3. – P. 193–207. DOI: 10.1127/fal/2016/0801.
306. **Bochkarev N.A.**, Zuykova E.I., Katokhin A.V., Karl A.B, Solovyev M.M. Evidence of dispersal between the Yenisei and the Lena river basins during the late Pleistocene within the whitefish (*Coregonus lavaretus pidschian*) complex. Can. J. Zool. 2021. V.99. –C. 1028–1039. dx.doi.org/10.1139/cjz-2020-0255
307. **Bochkarev N.A.**, Zuykova E.I., Pestryakova L. A., Ushnitskaya L.A., Zakharov E.S., Politov D.V., Andree K.B., Solovyev M.M. Intraspecific structure of the *Coregonus lavaretus* complex in water bodies of Siberia: a case of postglacial allopatric origin of Yukagirian whitefish. Can. J. Zool. 2021. – V.99. P. 1040–1053. dx.doi.org/10.1139/cjz-2021-0045

308. Bodaly, R.A. Morphological and ecological divergence within the lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) species complex in Yukon Territory / R.A. Bodaly // J. Fish. Res. Bd. Can. – 1979. – 36. – P. 1214–1222.
309. Bodaly, R.A. Genetic comparisons of New and Old World coregonid fishes / R.A. Bodaly, J. Vuorinen, M. Ward [*et al.*] // J. Fish. Biol. – 1991. – Vol. 38. – P. 37–51. doi 10.1111/j.1095–8649.1991.tb03089.x.
310. Bodaly, R.A. Genetic relationships of five species of coregonid fishes from Siberia / R.A. Bodaly, J.A. Vuorinen, Yu.S. Reshetnikov, J.D. Reist // J. of Ichthyology. – 1994. – Vol. 34. – P. 117–130.
311. Bookstein F.L. Principal warps: thin-plate splines and the decomposition of deformations // IEEE Trans. Patt. Anal. Mach. Intell. 1989. V. 11. P. 567–585.
312. Brown, W.M. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA / W.M. Brown, M.L. Getge., A.C. Wilson // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 1979. – Vol. 76. – P. 1967–1971.
313. Brown, W.M. Mitochondrial DNA sequences of primates: tempo and mode of evolution / W.M. Brown, E.M. Prager, A. Wang, A.C. Wilson // J. Mol. Evol. – 1982. – Vol. 18. – P. 225–239.
314. Brzuzan, P. Genetic structure of Polish populations of vendace (*Coregonus albula* L.) inferred from mitochondrial DNA / P. Brzuzan, J. Kozłowski, D. Fopp // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advance. Limnol. – 1999. – 57. – P. 1–10.
315. Cope, E.D. Contribution to the ichthyology of the Lesser Antilles / E.D. Cope // Trans Amer. Philos. Soc. – 1871. – Vol. 14. – № 2. – P. 445–483.
316. Crete–Lafreniere, A. Framing the salmonidae family phylogenetic portrait: a more complete picture from increased taxon sampling / A. Crete–Lafreniere, L.K. Weir, L. Bernatchez // J. PLoS ONE 7 (10), E46662 (2012) DOI:10.1371/journal.pone.0046662
317. Danley P.D., Market J.A., Arnegard M.E., Kocher T.D. Divergence with gene flow in the rock-dwelling cichlids of Lake Malawi // Evolution. 2000. V. 54. № 5. P. 1725–1737.
318. Darriba D., Taboada G.L., Doallo R., Posada D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing // Nature Methods. V. 9. P. 772.
319. Darroch, J.N. Canonical and principal components of shape / J.N. Darroch J. E. Mosimann // Biometrika. – 1985. – 72. – P. 241–252.

320. Dottrens, E. Systématique des Coregonus de l'Europe occidentale, basée sur une étude biométrique / E. Dottrens // Rev. suisse Zool. – 1959. – 66 – P. 1–66.
321. Douglas, M.R. Biodiversity of Central Alpine Coregonids (Salmoniformes): impact of one hundred years of management / M.R. Douglas, P. Brunner // Ecol. Appl. – 2002. – Vol. 12. – P. 154–172.
322. Douglas, M.R. Evolutionary homoplasy among species flocks of Central Alpine Coregonus (Teleostei: Salmoniformes) / M.R. Douglas, P. C. Brunner, M.E. Douglas // Copeia. –2005. – P. 347–358.
323. Drenner, R.W. Capture probability: the role of zooplankton escape in the selective feeding of planktivorous fish / R.W. Drenner, J.R. Strickler, W.J. O'Brien // J. Fish. Res. Board of Canada. – 1978. – Vol. 35. – P. 1370–1373.
324. Ermolenko, L.N. Genetic divergence in the family Coregonidae / L.N. Ermolenko // Pol. Arch. Hydrobiol. – 1992. – 39. – P. 533–539.
325. Excoffier, L. Arlequin suite v.3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows / L. Excoffier, H.E. L. Lischer // Mol. Ecol. Res. – 2010. – 10. – P. 564–567.
326. Garibian P. G., Karabanov D. P., Neretina A. N., Taylor D. J., Kotov A. A. *Bosminopsis deitersi* (Crustacea: Cladocera) as an ancient species group: a revision // PeerJ. – 2021 p. 1-46. DOI 10.7717/peerj.11310
327. Gasovska, M. Genus *Coregonus* L. discussed in connection with a new systematic feature that of shape and proportion of os maxillare and os supramaxillare / M. Gasovska // Annal. Zool. – Warszawa, 1960. – XVIII. – № 26. – P. 471–513.
328. Gibson, A.R. Morphometric variation in introduced populations of the common myna (*Acridotheris tristis*): in application of the jack-knife to principal component analysis / A.R. Gibson, A.J. Baker, A. Moeed // Syst. Zool. –1984. – Vol. 33 (4). – P. 408–421.
329. Gislason D., Ferguson M.M., Skulason S., Snorrason S.S. Rapid and coupled phenotypic and genetic divergence in Icelandic Arctic char (*Salvelinus alpinus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1999. V. 56. P. 2229-2234.

330. Guindon S., Gascuel O., 2003. A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood // *Syst Biol.* V. 52. P. 696–704. <https://doi.org/10.1080/10635150390235520>. PMID:14530136
331. Häkli, K. Diversifying selection drives parallel evolution of gill raker number and body size along the speciation continuum of European whitefish. *Ecology* / K. Østbye, K. K. Kahilainen, P. Amundsen, K. Præbel // *Ecol Evol.* –2018. –Vol. 8. –P. 2617-263.
332. Hailer, F.V. Nuclear genomic sequences reveal that polar bears are an old and distinct bear lineage / F.V. Hailer, E. Kutscher, B.M. Hellstrom [*et al.*] // *Science.* – 2012. – Vol. 336. – P. 344–347.
333. Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // *Nucleic Acids Symposium Series.* 1999. V. 41. P. 95–98.
334. Hammer, Ø. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis / Ø. Hammer, D. Harper, P.D. Ryan // 2001. <http://palaeo-electronica.org>
335. Hartley S.E., Bell A.A., Taggart J.B. DNA fingerprinting in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) - preliminary analyses with multi- and single-locus minisatellite probes / S.E. Hartley, A.A. Bell, J.B. Taggart // *Nordic J. Freshw. Res.* 1995. V. 71. P. 265 –274.
336. Heikinheimo, O. Diet, growth and competitive abilities of sympatric whitefish forms in a dense introduced population: results of a stocking experiment / O. Heikinheimo, M. Minalainen, H. Peltonen // *J. Fish Biol.* – 2000. – Vol. 57. – P. 808–827.
337. Helland, I.P., Vøllestad L.A., Freyhof J., Mehner T. Morphological differences between two ecologically similar sympatric fishes // *J. Fish Biol.*, 2009. V. 75. P. 2756–2767.
338. Heese, T. Cranial osteology of the whitefish, *Coregonus lavaretus* (L., 1758) from the Pomeranian Bay // *Acta Ichth. Pisc.*, 1990. V. 20. P. 125 – 141.
339. Himberg, K.J.M. A systematic and zoogeographic study of some Noth European Coregonids / K.J.M. Himberg // *Biology of Coregonid fishes.* – Winnipeg, Univ. Manitoba, 1970. – P. 219–250.
340. Hubbs, C.L. Variations in the number of vertebrae and other meristic characters of shes correlated with the temperature of water during development / C.L. Hubbs // *Amer. Nat.* –1922. – 56. – P. 360–372.

341. Hudson, A.G. Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenic ancestral population / A.G. Hudson, P. Vonlanthen, O. Seehausen // Proc. R. Soc. B 2011. 278, 58 – 66. doi:10.1098/rspb.2010.0925
342. Huxley, J.S. Constant differential growth – ratios and their significance / J.S. Huxley // Nature. – 1924. – 114. – P. 895–896.
343. Huxley, J.S. Problems of relative growth / J.S. Huxley. – New York : Dial Press, 1932. – P. 1–286.
344. Jarvi, T.H. Über den Maränenbenbestand im Pyhäjärvi / T.H. Jarvi // Acta Zool. Fenn. – 1928. – Vol. 28. – P. 1–86.
345. Jukes, T.H. Evolution of protein molecules / T.H. Jukes, C.R. Cantor // In: Munro H.N., ed., Mammalian Protein Metabolism. – New York : Academic Press, 1969. – P. 21–132.
346. Kahilainen, K. Ecology of sympatric whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) forms in a subarctic lake / K. Kahilainen. – Finland: Department of Biological and Environmental Sciences, P.O. Box 65, FIN–00014, University of Helsinki, 2004. – 44 p.
347. Kahilainen, K. Diel and seasonal habitat and food segregation of three sympatric *Coregonus lavaretus* forms in a subarctic lake / K. Kahilainen, T. Malinen, A. Tuomaala, H. Lehtonen // J. of Fish Biology. – 2004. – 64. – P. 418–434.
348. Kahilainen, K. Empirical evaluation of phenotype–environment correlation and trait utility with allopatric and sympatric whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.), populations in subarctic lakes / K. Kahilainen, T. Malinen, A. Tuomaala [e.a.]// Biol. J. Linn. Soc. – 2007. – Vol. 92. – P. 561–572.
349. Kahilainen, K.K. Morphological differentiation and resource polymorphism in three sympatric whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) forms in a subarctic lake / K.K. Kahilainen, K. Østbye // J. Fish Biol. – 2006. – Vol. 68. – P. 63–79.
350. Kahilainen, K.K. The role of gill raker number variability in adaptive radiation of coregonid fish / K.K. Kahilainen, A. Siwertsson, K.Ø. Gjelland [et al.] // Evol. Ecol. – 2011. – 25. – P. 573–588.
351. Kagawa, K., Takimoto G. Hybridization can promote adaptive radiation by means of transgressive segregation. Ecol. Lett. 2018. 21, 264 – 274. (doi:10.1111/ele.12891)

352. Kagawa, K., Seehausen O. The propagation of admixture-derived adaptive radiation potential . Proc. R. Soc. 2020. 287: 20200941. [http: doi.org/10.1098/rspb.2020.0941](http://doi.org/10.1098/rspb.2020.0941)
353. Kashinskaya, E., Vlasenko P., Bochkarev N. *et al.* Feeding habits shape infection levels by plerocercoids of the tapeworm *Triaenophorus crassus* in muscle of a sympatric pair of whitefish in an oligotrophic lake / Kashinskaya E., Vlasenko P., **Bochkarev N.** // Journal of Helminthology –2021. V. 95 DOI: 10.1017/S0022149X20000991
354. Kennedy, W.A. The morfometry of the coregonine fishes of Great Bear Lake, N.W.T. / W.A. Kennedy // Fish. Res. Board Canada. – 1953. – Vol. 10. – № 2. – P. 51–61.
355. Kimura, M. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences / M. Kimura // J. Mol. Evol. – 1980. – Vol. 16. – P. 111–120.
356. Klecka, W.R. Discriminant analysis: Quantitative Applications in the Social Sciences, 19, Sage University Paper, 1980, Beverly Hills and London. – P. 1–72.
357. Knudsen, R. Inter- and intramorph patterns in helminth communities of sympatric whitefish morph / R. Knudsen, P.-A. Amundsen, A. Klemetsen // J. of Fish Biology. – 2003. – 62. – P. 847–859.
358. Koelz, W. Coregonid fishes of the Great Lakes / W. Koelz // Bull. U.S. Bur. Fish. – 1930. – Vol. 43. – Pt. 2. (doc. 1048). – P. 267–643.
359. Koelz, W. The coregonid fishes of North-Eastern America / W. Koelz // Pap. Mich. Acad. Sci., Arts. and Lett. – 1931. – Vol. 13. – P. 303–432.
360. Kottelat, M. Handbook of European freshwater fishes / M. Kottelat, J. Freyhof – Kottelat, Switzerland and Freyhof. Cornol. – Berlin, 2007. – P. 1–389.
361. Kristofferson, A.H. Subpopulation status of lake whatefish (*Coregonus clupeaformis*) in lake Winnepeg / A.H. Kristofferson, J.W. Clauton // Can. J. Fish and Aquat. Sci. – 1990. – Vol. 47. – № 8. – P. 1484–1494.
362. Kotov A.A. A new species group from the *Daphnia curvirostris* species complex (Cladocera: Anomopoda) from the eastern Palaearctic: taxonomy, phylogeny and phylogeography / A. A. Kotov, P. G. Garibian, E.I. Bekker, D. J. Taylor, D. P. Karabanov // Zoological Journal of the Linnean Society, 2021, 191, 772–822.

363. Larkin M.A., Blackshields G., Brown N.P., Chenna R., McGettigan P.A., McWilliam H., et al., 2007. ClustalW and ClustalX version 2 // *Bioinformatics*. V. 23. P. 2947–2948. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btm404>. PMID: 17846036
364. Laske S.M. Surface water connectivity controls fish food web structure and complexity across local- and meta-food webs in Arctic Coastal Plain lakes / Rosenberger A.E., Wipflid M.S., Zimmerman C.E. // *Food Webs*. 2019. V. 21. P. 1–13.
365. Langeland, A. Gill raker structure and selective predation on zooplankton by particular feeding fish / A. Langeland, T. Nøst // *J. Fish Biol.* – 1995. – Vol. 47. – P. 719–732.
366. Levin, B.A. Drastic shift in the number of lateral line scales in the common roach *Rutilus rutilus* as a result of heterochronies: experimental data / B.A. Levin // *J. Appl. Ichthyol.* – 2010. – 26. – P. 303–306.
367. Librado, P. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data / P. Librado, J. Rozas // *Bioinformatics*. – 2009. – Vol. 25. – P. 1451–1452.
368. Leonart, J. Removing allometric effects of body size in morphological analysis / J. Leonart, J. Salat, G.J. Torres // *J. of Theoretical Biology*. – 2000. – Vol. 205. – P. 85–93.
369. Loughheed, S. C., Arnold, T. W., Bailey, R. C. Measurement error of external and skeletal variables in birds and its effect on principal components. // *Auk* 108. – 1991. – P. 108–436.
370. Lu, G. Experimental evidence for reduced hybrid viability between dwarf and normal ecotypes of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis* Mitchill) / G. Lu, L. Bernatchez // *Proc. R. Soc. Lond.* – 1998. – B. 265. – P. 1025–1030.
371. Lundsgaard-Hansen B. Adaptive plasticity and genetic divergence in feeding efficiency during parallel adaptive radiation of whitefish (*Coregonus* spp.) / B. Matthews P. Vonlanthen, A. Taverna, O Seehausen // *J. Evol. Biol.* 2013. P. 483–498.
372. Mangerud, J. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of Northern Eurasia during the Last Glaciation / J. Mangerud, M. Jakobsson, H. Alexanderson [*et al.*] // *Quat. Sci. Rev.* – 2004. – Vol. 23 (11–13). – P. 1313–1332.
373. Marr, J.C. The problem of defining and recognizing subpopulations of fishes / J.C. Marr // *U.S. Fish and Wildlife Serv., Spec. Sci. Rept., Fish.* – 1959. – 208. – P. 1–6.

374. Martins, C. Dynamics of 5S rDNA in the tilapia (*Oreochromis niloticus*) genome: repeat units, inverted sequences, pseudogenes and chromosome loci / C. Martins, A.P. Wasko, C. Oliveira [*et al.*] // Cytogenet Genome Res. 2002. – 98. – P. 78–85.
375. McPhail, J.D. Freshwater fishes of North–Western Canada and Alaska / J.D. McPhail, C.C. Lindsey. – Fisheries Research Board Canada, 1970, Bulletin 173. – 381 p.
376. McPhail, J.D. Ecology and evolution of sympatric sticklebacks (*Gasterosteus*): morphological and genetic evidence for a species pair in Enos Lake, British Columbia / J.D. McPhail // Can. J. Zool. – 1984. – 62. – P. 1402–1408.
377. Mehner, T. Genetic population structure of sympatric and allopatric populations of Baltic ciscoes (*Coregonus albula* complex, Teleostei, Coregonidae) / T. Mehner, K. Pohlmann, C. Elkin [*et al.*] // BMC Evol. Biol. – 2010. – 10. – P. 85.
378. Mina, M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. Morphometry of barbel of Lake Tana, Ethiopia: multivariate ontogenetic channels // Folia Zool. 1996. V. 45 (suppl. 1). P. 109-116.
379. Muir A. M., Vecsei P. Krueger C.C. A perspective on perspective: Methods to reduce variation in shape analysis of digital images // Transactions of the American Fisheries Society 141:1161–1170. DOI:10.1080/00028487.2012.685823
380. Muschick, M., Barluenga M., Salzburger W., Meyer A. Adaptive phenotypic plasticity in the Midas cichlid fish pharyngeal jaw and its relevance in adaptive radiation // BMC Evol. Biol., 2011.V. 11:116. doi:10.1186/1471-2148-11-116.
381. Mosimann, J.E. Size allometry: size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions / J.E. Mosimann // J. Am. Stat. Ass. – 1970. – Vol. 65. – P. 930–945.
382. Munoz–Munoz, F. Measurement error in morphometric studies: comparison between manual and computerized methods / F. Munoz–Munoz, D. Perpignan // Ann. Zool. Fennici. – 2010. – 47. – P. 46–56.
383. Nazar, R.N. Nucleotide sequence of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) ribosomal 5,8s ribonucleic acid / R.N. Nazar, K.L. Roy // J. Biol. Chem. – Vol. 153. – P. 395–399.
384. Nei, M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individual / M. Nei // Genetics. – 1978. – 89. – P. 583–90.

385. Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. Fishes of the world. 5th ed. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey, 2016. Xlii. 752 p.
386. Norden, C.R. Comparative osteology of representative salmonid fishes with particular reference to the grayling (*Thymallus arcticus*) and its phylogeny / C.R. Norden // J. Fish. Res. Board Can.– 1961.– Vol. 18.– P. 679–791.
387. Norden, C.R. Evolution and distribution of the genus *Prosopium* / C.R. Norden // In: Biology of Coregonid fishes. – Winnipeg : Univ. Manitoba Press, 1970. – P. 67–80.
388. Østbye, K. Evolutionary history of the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex as inferred from mtDNA phylogeography and gill–raker numbers / K. Østbye, L. Bernatchez, T.F. Naesje [et al.] // Mol Ecol.– 2005.– 14.– P. 4371–4388.
389. Østbye, K. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times / K. Østbye, P.A. Amundsen, L. Bernatchez [et al.] // Mol. Ecol.– 2006.– Vol. 15.– P. 3983–4001.
390. Palmeirim, J. M. Analysis of skull measurements and measurers: can we use data obtained by various observers? // Journal of Mammalogy 1998. –Vol.79– P.1021–1028.
391. Peakall, R. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research an update / R. Peakall, P.E. Smouse // Bioinformatics.– 2012.– Vol. 28(19).– P. 2537–2539
392. Pigeon D. Multiple modes of speciation involved in the parallel evolution of sympatric morphotypes of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*, Salmonidae) / D. Pigeon, A. Chouinard, L. Bernachez // Evolution. 1997. V. 51. N 1. P. 196-205.
393. Philippe, L. How good are phylogenetic trees? / L. Philippe // Cur. Opin. Genet. Develop.– 1998.– Vol .8.– P. 616–623.
394. Politov, D.V. Identification of Palearctic coregonid fish species using mtDNA and allozyme genetic markers / D.V. Politov, N.Y. Gordon, K.I. Afanasiev [et al.] // J. of Fish Biology.– 2000.– Vol. 57.– P. 51–71.
395. Politov, D.V. Genetic identification and taxonomic relationships of six Siberian *Coregonus* species / D.V. Politov, N.Yu. Gordon, A.A. Makhrov [et al.] // Adv. Limnol.– 2002.– Vol. 57.– P. 21–34.

396. Politov, D.V. Molecular phylogeography of Palearctic and Nearctic ciscoes / D.V. Politov, J.W. Bickham, J.C. Patton // *Ann. Zool. Fenn.*– 2004.– Vol. 10.– P. 13–23.
397. Politov, D.V. Penzhina River cisco *Coregonus subautumnalis* Kaganovsky does not belong to the Arctic cisco species complex: first genetic evidence based on allozyme data / D.V. Politov, E.A. Borovikova, N.Yu. Gordon // *Biology and management of Coregonid fishes.* – 2005; *Adv. Limnol.*– 2007.– Vol. 60.– P. 69–81.
398. Powell, J.R. Interspecific cytoplasmic gene flow in the absence of nuclear gene flow: evidence from *Drosophila* / J.R. Powell // *Proc. natn. Acad. Sci. USA.*– 1983.– 80.– P. 492–495.
399. Presa, P. Phylogeographic Congruence Between mtDNA and rDNA ITS Markers in Brown Trout / P. Presa, B.G. Pardo, P. Martinez, L. Bernatchez // *Mol Biol Evol*2002 Dec;19(12):2161-75. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a004041.
400. Rao, C. R., Suryawanshi, S. Statistical analysis of shape through triangulation of landmarks: a study of sexual dimorphism in hominids. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 199895: 4121–4125.
401. Reist, D.J. The phylogeny of new– and old–world Coregonine fishes as revealed by sequence variation in a portion of the d–loop of mitochondrial DNA / D.J. Reist, L.D. Maiers, R.A. Bodaly [*et al.*] // In: Eckmann R., Appenzeller A. and Rosch R. (eds) / *Biology and Management of Coregonid Fishes* // *Arch Hybrobiol Spec. Issues Advan Limnol.*– 1998.– 50.– P. 323–339.
402. Rohlf F.J., Slice D. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* 39: 40–59/
403. Rohlf F.J, Marcus LF. 1993. A revolution morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 129–132Rohlf, F.J. *TpsSuper*. Version 1.07. New York: State University at Stony Brook, Department of Ecology and Evolution. 2000.
404. Rohlf, F.J. *TpsUtil*. Version 1. New York: State University at Stony Brook, Department of Ecology and Evolution. 2004a.
405. Rohlf, F.J. *TpsDig*. Version 1.40. New York: State University at Stony Brook, Department of Ecology and Evolution. 2004b.

406. Rohlf, F.J. TpsRelw. Version 1.42. New York: State University at Stony Brook, Department of Ecology and Evolution. 2005.
407. Rogers, A.R. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences / A.R. Rogers, H. Harpending // *Mol. Biol. Evol.*– 1992.– 9.– P. 552–569.
408. Rogers, SM, Bernatchez L The genetic basis of intrinsic and extrinsic postzygoticroproductive isolation jointly promoting speciation in the lake whitefish species complex (*Coregonus clupeaformis*). *J. Evol. Biol.* 2006. –19 P.1979–1994.
409. Ronquist, F. MRBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models / F. Ronquist, J.P. Huelsenbeck // *Bioinformatics.*– 2003.– Vol. 19.– P. 1572–1574.
410. Saitou, N. The neighbour-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees / N. Saitou, M. Nei // *Mol. Biol. Evol.*– 1987.– Vol. 4.– P. 6–25.
411. Sajdak, S.L. Phylogenetic relationships among *Coregonus* species inferred from the DNA sequence of the first internal transcribed spacer ITS1 of ribosomal DNA / S.L. Sajdak, R.B. Phillips // *Can. J. Fish. Aq. Sci.*– 1997.– 54(7).– P. 1494–1503.
412. Sajdak, S.L. Intraindividual and interspecies variation in the 5S rDNA of Coregonid fish / S.L. Sajdak, K.M. Reed, R.B. Phillips // *J. Mol. Evol.*– 1998.– Vol. 46.– P. 680–688. (doi: 10.1007/PL00006348).
413. Salim, M. Nucleotide sequence of *Xenopus laevis* 18Sribosomal RNA inferred of gene sequence / M. Salim, B.E. Maden // *Nature (London).*– 1981.– Vol. 291.– P. 205–208.
414. Sambrook, J. Molecular cloning: a laboratory manual / J. Sambrook, E.F. Fritsch, T. Maniatis. – N.Y. : Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1989.– P. 1–2344.
415. Sandlund, O.T. Differences in the ecology of two vendace populations separated in 1895 / O.T. Sandlund // *Nordic J. Fresh. Res.*– 1992.– Vol. 67.– P. 52–60.
416. Schluter, D. Character displacement and replicate adaptive radiation / D. Schluter, J.D. McPhail // *TREE.*– 1993.– 8.– P. 197–200.
417. Schluter D. Genetics and ecological speciation. / D. Schluter G.L. // *Conte Proc. Natl Acad. Sci.* -2009. USA 106, 9955 – 9962. (doi:10.1073/pnas.0901264106).
418. Schulz, M.S. Evidence for independent origin of two spring-spawning ciscoes (*Salmoniformes: Coregonidae*) in Germany / M.S. Schulz, J.F. Reyhof, R.S. Aint –L aurent [*et al.*] // *J. of Fish Biol.* – 2006. – 68 P. 119–135.

419. Seehausen, O. Hybridization and adaptive radiation. // Trends Ecol. Evol. –2004. 19, 198 – 207. (doi:10. 1016/j.tree.2004.01.003).
420. Seehausen, O. African cichlid fish: a model system in adaptive radiation research // Proc. R. Soc. 2006. 273, 1987 – 1998. doi:10.1098/rspb.2006.3539.
421. Seghers, B. Role of gill rakers in size-selective predation by lake whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.) / B. Seghers // Verhand. Intern. Verein. Theoret. Ang. Limnol.– 1975.– Vol. 19.– P. 2401–2405.
422. Sendek, D.S. Electrophoretic studies of Coregonid fishes from across Russia / D.S. Sendek // In: Todd T., Fliescher G. (eds.). Adv. Limnol.– 2002.– Vol. 57.– P. 35–55.
423. Sendek, D.S. The origin forms of European whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in Lake Ladoga based on comparative genetic analysis of populations in North–West Russia / D.S. Sendek // Ann. Zool. Fennici.– 2004.– Vol. 41.– P. 25–39.
424. Sendek, D.S. Intra–species alliance of the European whitefish *Coregonus lavaretus* L. and vendace *Coregonus albula* L. from the Russian part of the Gulf of Finland and the largest lakes of the Eastern Baltic basin / D.S. Sendek // Oceanology.– 2012.– 52(6).– P. 790–796.
425. Sendek, D.S. The origin of Coregonid fishes of the White Sea Kuloi Plateau / D.S. Sendek, A.P. Novoselov, I.I. Studenov [et al.] // Adv. Limnol.– 2008.– Vol. 63.– P. 209–227.
426. Sendek, D.S. Genetic differentiation of coregonids populations in Subarctic areas / D.S. Sendek, E.V. Ivanov, V.V. Khodulov [et al.] // In: Wanzenböck J., Winfield J. (eds.) Adv. Limnol.– 2013.– 64.– P. 223–246.
427. Sendek, D.S. Secondary contact of various form/species of *Coregonus lavaretus* complex with arctic ciscoes in the Eastern Baltic Sea / D.S. Sendek, N.A. **Bochkarev**, E.I. Zuykova [et al.] // Fundam. Appl. Limnol.– 2017.– 189/3.– P. 209–225. DOI: 10.1127/fal/2016/0791.
428. Siwertsson A. Temporal stability in gill raker numbers of subarctic European whitefish populations / R. Knudsen, P.-A. Amundsen // Adv. Limnol. 2008. V. 63. P. 229–240.

429. Siwertsson A. Sympatric divercification as influenced by ecological opportunity and historical contingency in a young species lineage of whitefish / R. Knudsen, K. Kahilainen *et al.* // *Evol. Ecol.* 2010. Res. V. 12. P. 929–947.
430. Skulason S. A way forward with eco evo devo: an extended theory of resource polymorphism with postglacial fishes as model systems / Parsons K.J., Svanbäck R. *et al.* // *Biol. Rev. of the Cambridge Philosophical Society.* 2019. V. 94. № 5. P. 1786–1808.
431. Skúlason, S. Resource polymorphisms in vertebrates / S. Skúlason, T. Smith // *Trends in Ecology and Evolution.*– 1995.– 10.– P. 366–370.
432. Smith, T. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians and birds / T. Smith, S. Skúlason // *Annual Review in Ecology and Systematics.*– 1996.– 27.– P. 111–133.
433. Smith, G.R. Morphological cladistic study of coregonine fishes / G.R. Smith, T.N. Todd // *Pol. Arch. Hydrobiol.*–1992.– 39.– P. 479–490.
434. Solovyev, M.M., Kashinskaya E., **Bochkarev N.**, Andree K.B., Simonov E. 2019. The effect of diet on the structure of gut bacterial community of sympatric pair of whitefishes (*Coregonus lavaretus*): one story more. *PeerJ.* V. 7(9), e8005.
435. Steinmann, P. Monographie der Schweizerschen (Koregonen. Beitrag zum problem der Entstehung neuer Acten / P. Steinmann // *Schweiz. Z. Hadrol.*– 1950a.– Bd. 12.– H. 1.– S. 109–189.
436. Steinmann, P. Monographie der Schweizerschen Koregonen (Spezieller Teil, Fortsetzung) / P. Steinmann // *Schweiz. Z. Hadrol.*– 1950b.– Bd. 12.– H. 2.– S. 340–391.
437. Steinmann, P. Monographie der Schweizerschen Koregonen. Beitrag zum problem der Entstehung neuer Acten / P. Steinmann // *Schweiz. Z. Hadrol.*– 1951.– Bd. 13 (1).– S. 54–155.
438. Sukhanova, L.V. 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 / L.V. Sukhanova, V.V. Smirnov, N.S. Smirnova–Zalum [*et al.*] // *Adv. Limnol.*– 2002.– Vol. 57.– P. 97–106.
439. Sukhanova, L.V. Grouping of Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* Georgi within the *C. lavaretus* complex confirmed by using a nuclear DNA marker / L.V.

- Sukhanova, V.V. Smirnov, N.S. Smirnova–Zalumi [*et al.*] // *Ann. Zool. Fenn.*– 2004.– Vol. 41.– P. 41–49.
440. Sukhanova, L.V. Molecular phylogeography of Lake Baikal coregonid fishes / L.V. Sukhanova, V.V. Smirnov, N.S. Smirnova–Zalumi [*et al.*] // *Adv. Limnol.* – 2012. – Vol. 63. – P. 261–283. (doi: 10.1127/advlim/63/2012/261)
441. Sturmbauer C. Explosive speciation in cichlid fishes of the African Great Lakes: a dynamic model of adaptive radiation. *J. Fish Biol.* - 1998.53, 18 – 36. (doi:10.1111/j.1095-8649.1998.tb01015.x)
442. Svärdson, G. The coregonid problem. IV. The significance of scales and gill rakers / G. Svärdson // *Rep. Inst. Fresh. Res. Drottningholm.* – 1952. – 33. – P. 204–232.
443. Svärdson, G. The coregonid problem. VI. The Palearctic species and their intergrades / G. Svärdson // *Rept. Swed. State. Inst. Fresh. Wat. Fish. Res. Drottningholm.*– 1957. – 38. – P. 268–356.
444. Svärdson, G. Significance of introgression in Coregonid evolution / G. Svärdson // In: *Biology of Coregonid fishes.* Winnipeg: Univ. Manitoba Press. – 1970.– P. 33–59.
445. Svärdson, G. Speciation of Scandinavian Coregonus / G. Svärdson // *Rep. Inst. Fresh. Res. Drottningholm.* – 1979. – 57. – P. 3–95.
446. Svärdson, G. Postglacial dispersal and reticulate evolution of Nordic coregonids / G. Svärdson // *Nordic J. Fresh. Res.* –1998. – Vol. 74. – P. 3–32.
447. Tamura, K. MEGA 5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance and Maximum Parsimony Methods / K. Tamura, D. Peterson, N. Peterson [*et al.*] // *Mol. Biol. Evol.* – 2011. – Vol. 28. – P. 2731–2739.
448. Tanaka, H. Feeding habits and gill raker morphology of three planktivorous pelagic fish species off the coast of Northern and Western Kyushu in summer / H. Tanaka, I. Aoki, S. Ohshimo // *J. Fish Biol.* – 2006. – Vol. 68. – P. 1041–1061.
449. Teshima, H. The evolution of extreme shell shape variation in the land snail *Ainohelix editha*: a phylogeny and hybrid zone analysis / H. Teshima, A. Davison, Y. Kuwahara [*et al.*] // *Molecular ecology.* – 2003. – Vol. 12. – P.1869–1879.
450. Thienemann, A. Weitere Untersuchungen an Coregonen / A. Thienemann // *Arch. Hydrobiol.* – 1922. – № 13. – S. 415–471.

451. Thienemann, A. Die Verbreitungsgeschichte der Susswassertierwelt Europas Binnengewasser / A. Thienemann. Bd. XVIII. – Stuttgart, 1950.
452. Thorpe, R.S. Quantitative handling of characters useful in snake systematics with particular reference to intraspecific variation in the Ringed Snake / R.S. Thorpe // *Natrix natrix* (L.). – 1975. – Vol. 7 (1). – P. 27–43.
453. Truemper, H.A. Gape limitation and prey size–selection by yellow perch in the extreme southern area of Lake Michigan, with emphasis on two exotic prey items / H.A. Truemper, T.E. Lauer // *J. Fish Biol.* – 2005. – Vol. 66. – P. 135–149.
454. Turgeon, J. Species flock in the North American Great Lakes: molecular ecology of Lake Nipigon ciscoes (Teleostei: Coregonidae: *Coregonus*) / J. Turgeon, A. Estoup, L. Bernatchez // *Evolution.* – 1999. – 53. – P. 1857–1871.
455. Turgeon, J. MtDNA phylogeography of lake cisco (*Coregonus artedi*): evidence supporting extensive secondary contacts between two glacial races / J. Turgeon, L. Bernatchez // *Molec. Ecol.* – 2001. – 10. – P. 987–1001.
456. Turgeon, J. Reticulate evolution and phenotypic diversity in North American ciscoes, *Coregonus* ssp. (Teleostei: Salmonidae): implications for the conservation of an evolutionary legacy / J. Turgeon, L. Bernatchez // *Conserv. Genet.* – 2003. – 4. – P. 67–81.
457. Uit de Weerd, D.R. Widespread polyphyly among Alopinae snail genera: whin phylogeny mirrors biogeography more closely than morphology / D.R. Uit de Weerd, W.H. Piel, E. Gittenbereger // *Molecular Phylogenetics and Evolution.* – 2004. – Vol. 33. – P. 533–548.
458. Uit de Weerd, D.R. Towards a monophyletic genus *Albinaria* (Gastropoda, Pulmonata): the first molecular study into the phylogenetic position of eastern *Albinaria* species / D.R. Uit de Weerd, E. Gittenberger // *Zoological J. of the Linnean Society.* – 2005. – Vol. 143. – P. 531–542.
459. Utne–Palm, A.C. The effect of prey mobility, prey contrast, turbidity and spectral composition on the reaction distance of *Gobiusculus flavescens* to its planktonic prey / A.C. Utne–Palm // *J. Fish Biol.* 1999. – Vol. 54. – № 6. – P. 1244–1258.

460. Verspoor E. Mitochondrial DNA variation in Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) morphs from Loch Rannoch, Scotland: evidence for allopatric and peripatric divergence // E. Verspoor, D. Knox, R. Greer, J. Hammar / *Hydrobiologia*. 2010. V. 650. P. 117-131.
461. Vuorinen, J.A. Genetic and morphological differentiation between dwarf and normal size forms of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in Como Lake, Ontario / J.A. Vuorinen, R.A Bodaly, J.D., Reist [e. a.]. // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1993. 50. P. 210 – 216.
462. Vonlanthen, P. Divergence along a steep ecological gradient in lake whitefish (*Coregonus sp.*) / P. Vonlanthen, D. Roy, A.G. Hudson [e. a.] // *J. Evol. Biol.* – 2009. – Vol. 22. – P. 498–514.
463. Volpe J.P., Ferguson M.M. Molecular genetic examination of the polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, of Thingvallavatn, Iceland // *Mol. Ecol.* 1996. V. 5. P. 763-772.
464. Wilson, A.C. Mitochondrial DNA and two perspectives on evolutionary genetics / A.C. Wilson, R.L. Cann, S.M. Carr // *Biol. J. Linnean Soc.* – 1985. – Vol. 26. – P. 375–400.
465. Wilson A.J. Population genetic structure of Arctic Charr, *Salvelinus alpinus* from northwest Europe on large and small spatial scales / A.J.Wilson, D. Gislason, S. Skulason, S.S. Snorrasson, C.E. Adams, G. Alexander, R.G. Danzman, M.M. Ferguson // *Mol. Ecol.* 2004. V. 13. P. 1129-1142.
466. Williams, D. F. Lake Baikal record of continental climate response to orbital insolation during the Past 5 million years. / D. F. Williams, L. Peck, J. Karabanov [e. a.] // *Science*. 1997. 278: 1114–1117.
467. Yu, D. Isolation and characterization of 16 microsatellite loci in an endangered fish Ussuri cisco, *Coregonus ussuriensis* / D. Yu, B. Ma, Y. Sun, J. Peng // *Conserv. Genet.* – 2009. doi:10.1007/s10592-009-9890-4.
468. Zelditch, M. L. Geometric Morphometrics for Biologists: A primer / M. L. Zelditch, D.L. Swiderski, H.D. Sheets, W.L. Fink // Amsterdam, Boston: Elsevier Academic Press. 2004. 443 p.

469. Zuykova, E.I. Morphological differentiation, mitochondrial and nuclear DNA variability between geographically distant populations of *Daphnia galeata* and *Daphnia cucullata* (Anomopoda, Daphniidae) / E.I. Zuykova, **N.A. Bochkarev**, A.S. Semenova, A.V. Katokhin // J. Siberian Federal University. Biology. 2010V. 4 (3): 434–453.
470. Zuykova, E.I. Identification of the *Daphnia species* (Crustacea: Cladocera) in the lakes of the Ob and Yenisei River basins: morphological and molecular phylogenetic approaches / E.I. Zuykova., **N.A. Bochkarev.**, A.V. Katokhin // Hydrobiologia. 2013. V. 715: 135–150. doi:10.1007/s10750-012-1423-3
471. Zuykova, E. I. Contrasting phylogeographic patterns and demographic history in closely related species of *Daphnia longispina* group (Crustacea: Cladocera) with focus on North-Eastern Eurasia / E. I., Zuykova, E. P., Simonov., S.A Abramov, **N. A Bochkarev**, N.G. Sheveleva., A.A. Kotov // PLoS ONE 2018. T.13 (11): e0207347 doi:10.1371/journal.pone.0207347

ПРИЛОЖЕНИЕ

Приложение А

Таблица А.1 – Вид/форма, место сбора, координаты, коды различных форм/видов сига
р. *Coregonus*.

№	Река, озеро	Вид/форма	Коды	Широта	Долгота
1	2	3	4	5	6
1	р. Енисей	<i>C. autumnalis</i>	OmEn	66° 29'N	87° 15'E
2	р. Обь	<i>C. peled</i> , <i>C. sardinella</i>	PIOb, ROb		
3	р. Енисей	<i>C. peled</i> , <i>C. sardinella</i>	PIEn, REEn		
4	Хантайское озеро	<i>C. peled</i>	PIHn	68° 24'N	91° 32'E
5	р. Пенжина	<i>C. subautumnalis</i>	<i>C. sub.</i>	62° 45'N	165° 52'E
6	р. Анадырь	Сиг-горбун	CAn	64° 90'N	176° 02'E
7	р. Анадырь	Сиг-горбун	CAn	64° 90'N	176° 02'E
6	оз. Капылюши	<i>C. baunti</i>	Cbaunt	54° 49'N	112° 17' E
7	оз. Байкал	<i>C. migratorius</i>	OB	52° 33'N	106° 20'E
8	р. Буря, Хованда	<i>C. ussuriensis</i>	CUss, CUssH	50° 08'N	130° 06'E
	р. Онон	<i>C. chadary</i>	CHdr	50° 07'N	113° 54'E
9	С. Америка, Temiscouata Lake	<i>C. clupeaformis</i>	CC	– –	– –
10	р. Енисей	<i>C. fluviatilis</i>	CIс	66° 35'N	90° 09'E
	р. Баргузин		CIсBar	53° 3 8'N	109° 54'E
11	р. Обь	<i>C. nasus</i>	ChSob,	66° 19'N	66° 03'E
12	р. Енисей	<i>C. nasus</i>	ChEn	71° 80'N	82° 97'E

Продолжение таблица А.1...

№	Река, озеро	Вид/форма	Коды	Широта	Долгота
13	р. Индигирка	<i>C. nasus</i>	ChIn	71° 26'N	149° 45'E
14	оз. Каракуль	<i>C. l. pidschian</i>	CKr	52° 10'N	88° 30'E
15	оз. Кадыш	<i>C. l. pidschian</i>	CKd	52° 30'N	97° 00'E
16	оз. Б. Токо	<i>C. l. pidschian</i>	Ctokko	52° 10'N	88° 30'E
17	р. Марха	<i>C. l. pidschian</i>	Cmarha	52° 30'N	97° 00'E
18	оз. Телецкое	<i>C. l. pidschian</i>	CT	51° 59'N	87° 65'E
19	р. Обь	<i>C. muksun</i>	MO	67° 08'N	72° 13'E
20	р. Лена	<i>C. muksun</i>	ML	71° 68'N	127° 27'E
21	р. Енисей	<i>C. muksun</i>	ME	71° 80'N	82° 97'E
22	р. Индигирка	<i>C. muksun</i>	MI	71° 26'N	149° 45'E
23	р. Обь	<i>S. l. nelma</i>	St	62° 05'N	77° 03'E
24	р. Анадырь	<i>S. l. nelma</i>	St	64° 90'N	176° 02'E
25	р.Кутима	<i>P. cylindraceut</i>	Pr	57° 07'N	108° 52'E

Таблица А.2 – Вид/форма, номера гаплотипов гена ND1, ND3 мтДНК различных форм/видов сигов р. *Coregonus*.

№	место	вид	ND1	ND3
1	Телецкое озеро	<i>C. l. pidschian</i>	HM535620–HM535624, KX171168– KX171169	–
2	Телецкое озеро	<i>C. l. pravdinellus</i>	HM535615–HM535619	–
3	оз. Каракуль	<i>C. l. pidschian</i>	HM538401–HM538403, KJ742909 KJ742910–KJ742918, HM538404, HM538405, JN628999, JN629000	–
4	р. Абакан	<i>C. l. pidschian</i>	HM560589, HM560590	–
5	р. Б. Енисей	<i>C. l. pidschian</i>	HM538419, HM538420	–
6	оз. Борзу–Холь	<i>C. l. pidschian</i>	HM538421, HM538422	KT387235
7	оз. Нойон–Холь	<i>C. l. pidschian</i>	HM538406–HM538412 HM538417, HM538418, KT844956, KJ742922	–
8	оз. Тоджа	<i>C. l. pidschian</i>	HM538397–HM538400, KJ742919–KJ742921	–
9	оз. Кадыш	<i>C. l. pidschian</i>	HM538413–HM538416, KJ742923	KT387234
10	р. Хамсара	<i>C. l. pidschian</i>	JN629001– JN629004	KT387233
11	оз. Додот	<i>C. l. pidschian</i>	среднетычинковый сиг	–
12	оз. Баунт	<i>C. l. pidschian</i>	JN629007–JN629009	–
13	оз. Баунт	ряпушковидный сиг	JN629014–JN629024	–
14	оз. Доронг	<i>C. l. pidschian</i>	JN629005, JN629006	–
15	оз. Доронг	среднетычинковый сиг	JN629010–JN629013	–
16	оз. Капылюши	<i>C. l. pidschian</i>	KC339264–KC339274	–
17				

Продолжение таблицы А.2...

№	место	вид	ND1	ND3
18	оз. Капылюши	<i>C. baunti</i>	KC339252–KC339263	–
19	р. Марха	<i>C. l. pidschian</i>	KM013405–KM013409	–
20	р. В.Лена	<i>C. l. pidschian</i>	KM013418–KM013424	–
21	оз. Токо	<i>C. l. pidschian</i>	KM013410–KM013417	–
22	р. Онон	<i>C. chadary</i>	JX402033–JX402035	КТ387227, КТ387228
23	р. Буряя	<i>C. ussuriensis</i>	JX402029–JX402032	КТ387223– КТ387224
24	оз. Хованда	<i>C. ussuriensis</i>	KX431965–KX431971, KY273485– KY273488	КТ844951– КТ844955, КТ387225, КТ387226
25	оз. Хованда	<i>C. chadary</i>	KX431963, KX431964	КТ387229, КТ387230
26	р. Анадырь	<i>C. anaulorum</i>	KY273484, KX151812–KX151822	–
27	р. Енисей	<i>C. fluviatilis</i>	KX151807	–
28	р. Баргузин	<i>C. fluviatilis</i>	KX151804–KX151806	–
29	оз.Хантайское	<i>C. l. pidschian</i>	KU948967–KU948970	–
30	р.Захарова Рассоха	<i>C. l. pidschian</i>	KU948963–KU948966	–
31	р.Анабар	<i>C. l. pidschian</i>	KU948937–KU948962	–
32	р.Собь	<i>C. l. pidschian</i>	KU948971, KU948972	–
33	р. С. Сосьва	<i>C. l. pidschian</i>	KU948973, KU948974	–
34	р. Таз	<i>C. l. pidschian</i>	KU948975	–
35	р. Войкар	<i>C. l. pidschian</i>	KU948976–KU948977	–
36	оз. Ворчато	<i>C. l. pidschian</i>	KU948978, KU948979	–
37	оз. Лангтибейто	<i>C. l. pidschian</i>	KU948980–KU948983	–

Продолжение таблицы А.2

№	место	ВИД	ND1	ND3
39	р. Пенжина	<i>C. subautumnalis</i>	KX151778	—
40	р. Обь	<i>S. l. nelma</i>	KX151782–KX151784	—
41	Р. Анадырь	<i>S. l. nelma</i>	KX151785	—
42	р.Лена	<i>C. muksun</i>	KX151797, KX151794, KX151794	—
43	р.Енисей	<i>C. muksun</i>	KX151796	—
44	р.Индигирка	<i>C. muksun</i>	KX151798–KX151800	—
45	р.Обь	<i>C. muksun</i>	KX151801–KX151803	—
46	р.Собь	<i>C. nasus</i>	KX151790	—
47	р. Индигирка	<i>C. nasus</i>	KX151792, KX151793	—
48	р.Енисей	<i>C. nasus</i>	KX151791	—
59	р. Енисей	<i>C. peled</i>	KX151780	—
50	оз. Хантайское	<i>C. peled</i>	KX151781	—
51	р.Обь	<i>C. peled</i>	KX151779	—
52	р. Курейка	<i>C. sardinella</i>	JN629025–JN629029	—
53	р. Лена (Ботома)	<i>C. tugun</i>	KX151786–KX151789	—
54	р. Енисей	<i>C. autumnalis</i>	KJ767526, KJ767527	—
55	оз. Байкал	<i>C. anaulorum</i>	JX402036–JX402039	—
56	Хальштатер–Зее	<i>C. l. pidschian</i>	KP123674–KP123677	—
57	–	<i>P. cylindraceum</i>	NC020764 *	—
58	Temiscouata Lake	<i>C. clupeaformis</i>	JQ661486, JQ390060, JQ661487*	—
59	р. Енисей	<i>C. autumnalis</i>	KJ767527, KJ767526	—
60	р. Лена	<i>C. autumnalis</i>		—

Таблица А.3 Таблица корреляций изучаемых признаков.

№	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
1.Длина по Sm	1.00	0.77	0.80		0.40			0.40		0.61	0.43		
2.Q			0.95	0.00	0.51				0.43	0.65	0.58		
3.q			1.00	0.00	0.44	0.14			0.37	0.58	0.50		
4.Sp.br				1.00	-0.41	0.74	0.85						
5.Меж тыч. Расстояние					1.00	-0.39			0.78	0.70	0.85	-0.58	
6.Sp.br1						1.00	0.32						
7.Sp.br2							1.00		0.31			-0.36	
8.Длина центральной ж.тыч.								1.00	-0.48			0.86	
9.Длина 1									1.00	0.53	0.94	-0.83	
10.Длина 2										1.00	0.79	-0.29	
11.Общая длинна Ж. дуги											1.00	-0.72	
12.В проц.от дл.Ж.Д.												1.00	
13.Nauplii													
14.min													
15.max													
16.Копеподиты Cyclopoidea													
17.min													
18.max													
19.Копеподиты Calanoida													
20.min													
21.max													
22.Cyclops abyssorum													
23.min													
24.max													
25.Arctodiaptomus bacillifer													
26.min													
27.max													

Продолжение таблицы
А.3...

№	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
1.Длина по Sm												
2.Q												
3.q												
4.Sp.br												
5.Меж тыч. Расстояние		0.37				0.30						
6.Sp.br1												
7.Sp.br2												-0.31
8.Длина центральной ж.тыч.												0.42
9.Длина 1		0.38		0.30			-0.36			-0.34		-0.37
10.Длина 2												
11.Общая длинна Ж. дуги		0.36					-0.31			-0.31		-0.31
12.В проц.от дл.Ж.Д.							0.33					0.46
13.Nauplii	1.00	0.90	0.96							-0.33	-0.36	
14.min		1.00	0.75							-0.39		-0.33
15.max			1.00		-0.32					-0.31	-0.42	
16.Копеподиты Cyclopoida				1.00		0.71		0.32	-0.31	-0.31		
17.min					1.00						0.32	
18.max						1.00						
19.Копеподиты Calanoida							1.00		0.63			0.38
20.min								1.00				
21.max									1.00	0.36		0.43
22.Cyclops abyssorum										1.00	0.68	0.63
23.min											1.00	0.34
24.max												1.00
25.Arctodiaptomus bacillifer												
26.min												
27.max												

Продолжение таблицы
А.3 ...

№	25	26	27
1. Длина по Sm			
2. Q			
3. q			
4. Sp.br			
5. Меж тыч. Расстояние	-0.31	-0.29	
6. Sp.br1			
7. Sp.br2	-0.30		
8. Длина центральной ж. тыч.	0.37	0.33	0.21
9. Длина 1	-0.51	-0.44	-0.37
10. Длина 2			
11. Общая длина Ж. дуги	-0.45	-0.41	-0.31
12. В проц. от дл. Ж. Д.	0.49	0.44	0.30
13. Nauplii			
14. min	-0.38	-0.31	
15. max			
16. Копеподиты Cyclozoidea			
17. min			
18. max			
19. Копеподиты Calanoida	0.42	0.31	0.34
20. min			
21. max	0.38	0.21	0.27
22. <i>Cyclops abyssorum</i>	0.57	0.54	0.52
23. min		0.47	
24. max	0.57	0.55	0.41
25. <i>Arctodiaptomus bacillifer</i>	1.00	0.75	0.76
26. min		1.00	
27. max			1.00

Достоверность 0.05 от значения 0.30, 0.01 от значения 0.39.

Приложение Б



Рисунок Б. 1 Сиг Телецкий. Телецкое озеро



Рисунок Б.2 Сиг Правдина. Телецкое озеро



Рисунок Б.3 Сиг р. Абакан



Рисунок Б.4 Сиг оз. Каракуль



Рисунок Б.5 Малотычинковый сиг бентофаг (береговой сиг) оз. Тоджа



Рисунок Б.6 Малотычинковый сиг планктофаг (глубинник) оз. Тоджа



Рисунок Б.7 Сиг Исаченко (сосковидный рострум) (р. Баргузин)



Рисунок Б.8 Сиг Исаченко (р. Баргузин)



Рисунок Б.9 Ряпушковидный баунтовский сиг (баунтовская ряпушка)

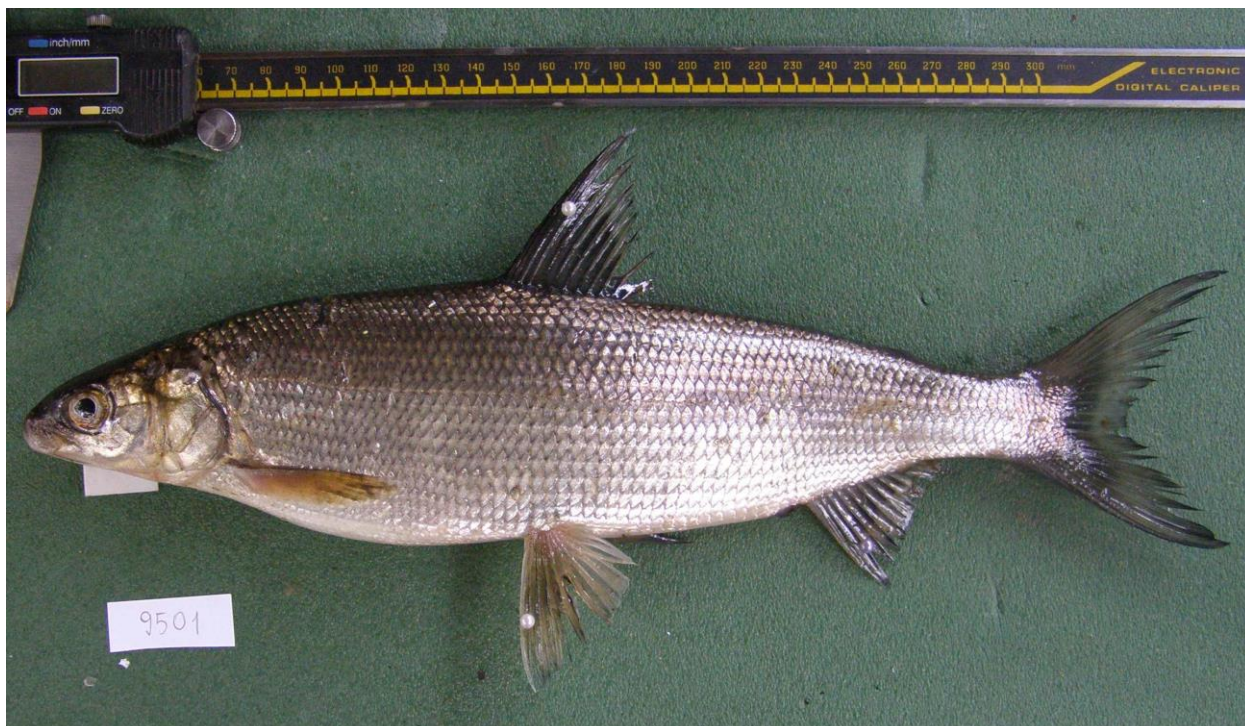


Рисунок Б.10 Малотычинковый сиг оз. Баунт



Рисунок Б.11 Среднетычинковый сиг оз. Баунт



Рисунок Б.12 Малотычинковый сиг оз. Доронг



Рисунок Б.13 Среднетычинковый сиг оз. Доронг



Рисунок Б.14 Малотычинковый сиг оз. Капылюши



Рисунок Б.15 Среднетычинковый сиг оз. Б. Капылюши. Баунтовский сиг
(*Coregonus baunti*)



Рисунок Б.16 Сиг Хадары (оз.Хованда)



Рисунок Б.17 Уссурийский сиг (оз. Хованда)

Приложение В

	00000000011111111112222222222333333333334444444444555555555566666666667777777777
	1234567890123456789012345678901234567890123456789012345678901234567890123456789
1. Омуль Пенжина	AGCCaGCCGCCGGCG-CGGGGCTGTGC-TCCAAAAACA--CTCTAcTcTG-cTG-TGGGCTGGGGTAGG-TTAGGGGGG
2. Ряпушка Обь	agccagCcgccCGgcG-CGGGgCtGtgG-TccAaAaAcA--ctctacTcTg-cTg-tGGGcTGgggTagG-TTaggGggG
3. Пелядь Обь	agcCagCcGccGgcG-CGgGGCtGTGc-TCCaAAAAcA--ctctAcTctg-cTG-TgGGctgggGTagg-TTTgg-GGG
4. Пелядь Енисей	AGCCAGCCGCCGGCG-CGGGGCTGTGC-TCCAAAAACA--CTcTAcTcTG-CTG-TGGGCTGgGGTaGG-TTTGG-GGG
5. <i>Coregonus albula</i>	agccagccgcccggcg-cggggctgtgc-tccaaaaaCa--ctctactctg-ctg-tgggctggggtagg-tttgt-ggg
6. Пелядь Хантайск	AGCCAGCCGCCGGCG-CGGGGCTGTGC-TCCAAAAACA--CTCTACTcTG-CTG-TGGGCTGGGGTAGG-TTTGG-GGG
7. Пелядь Енисей	TgccagccgCCGGCG-CggggCTGTGC-TCCAAAAAAA--CTcaacTcTG-CTG-TGGGCTGGGGTAGG-TTAGG-GGG
8. Нельма Лена	TGCCAGCCGCCGGCG-CGGGGCTGTGC-TCCAAAAA-A--CAAAACTCTG-CTG-TGGGCTGGGGTAGG-TtAGG-GGG
9. Нельма Енисей	tgccagccgcccggcg-cggggctgtgc-tccaaaaa-a--caaaactctg-ctg-tgggctggGGTAGG-TtAGG-GGG
10. Нельма Анадырь	TgCCAGCcGccGGCG-CGGGGcTGTGC-TCCAAAAA-a--CaaaACTcTg-cTG-TGGGCTGGGGTAGG-TTAGG-GGG
11. Сиг Балтика	AGCCAGCCGCCGGCGGtGGGgCTGtGcTTCCAAAAAAA--CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
12. Сиг Балтика	AGCCAGCCGCCGGCGGTGGGGCTGTGCTTCCAAAAAAA--CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
13. Сиг Балтика	AGCCAGCCGccGGCGGtGGGGcTgtGcTTCCAAAAAAA--CAACACTCtGgctg-tgggttGGGGTAGG-TTAGgTGGG
14. Сиг Балтика	agccagccgcccggcggtggggctgtgcttccaaaaaaa--caacactctggctg-tgggttggggtagg-ttaggtggg
15. Сиг Балтика	agccagccgcccggcggtggggctgtgcttccaaaaaaa--caacactctggctg-tgggttggggtagg-ttaggtggg
16. Сиг Хальштатер	AGCCAGCCGCCGGCGGTGGGGCTGTGCTTCCAAAAAAA--CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
17. Сиг Каменное	AGCCAGCCGCCGGCGGTGGGGCTGTGCTTCCAAAAAAA--CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
18. Сиг Абакан	agCCAgccgCggcggtgggGCTGTgcttccAaAAAA--CAacaCTCTGGcTg-tgggTtGGGGTAGG-TTagGTGGG
19. Сиг Каракуль	agCCAgCcgccgGcggtgGGgCTGTGctTCCAAAAAAA--CAAcActCTGGcTg-tgggttGGGGTAGG-TTAGGTGGG

Продолжение рисунок В.1...

	0000000001111111111222222222233333333334444444444555555555566666666667777777777
	1234567890123456789012345678901234567890123456789012345678901234567890123456789
20. <i>Coregonus maraena</i>	agccagccgcccggcgggtggggctgtgcttccaaaaaaa-----ggggtggggtagg-ttaggtggg
21. Сиг нельмушка	AGCCAGCCgCcGGCGgtGGGGCTGTGCTTCCAAAAAAA--CAACAcTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
22. Сиг С.Двина	AGCCaGCCGCCGGCGGTGGGGCTGTGCTTCCAAAAAAA--CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
23. Сиг Печера	AGCCAGCCGCCGGCGGTGGGGCTGTGCTTCCAAAAAAA--CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
24. Сиг Лыбынкыр	AGCCAGCCGCCGGCGGTGGGGcTGTGcTTCCAAAAA---CAACACTctGGcTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
25. Сиг Каидусун	AGCCAGCCGCCGGCGGTGGGGCTGTGCTTCCAAAAA---CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
26. Сиг Юкон	aGCCaGCCGCCGGCGGTGGGGCTGTGCTTCCAAAAA---CAAcACTCTGGCTG-tGGGTTGGGGTAGG-TTAGG-GGG
27. Сиг St.Том	agCCagCcgCgGcgGtGGGGcTgtGcTtccAAAAA---CAACAcTctGGcTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
28. Сиг Novitna	aGCCaGCCGCCGGCGGTGGGGCTgtGcTTCCAAaAaA---CAAcACTCTGGCTG-tGGGTTGGGGtAGG-TTAGG-GGG
29. Сиг Selavik	agccagccgcccggcgggtGGggctgtgcttccAAAAA---CAACAcTctGGcTG-tGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
30. Сиг Colvill	AGCCAGCCgCcGGcgggtGGGGcTGTGcTTcCAAAAAA---cAACAcTctGGCTG-tGGGttGGGGTAGG-TTAGG-GGG
31. Сиг Colvill	AGCCAGCCgCcGGcGGTGGGGcTGTGcTTCCAAAAA---CAACAcTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGG-GGG
32. Сиг Балтика	AGCCAGCCGCCGGCGGTGGGGCTGTGCTTCCAAAAAAA--CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
33. Баунт. ряпуш.сиг	AgcCagCCgCcGcgGtGGggcTgtgcTTcCAAAAAa---CAAcACTCTGGCTg-TGGGtTGGGGTAGG-TtaGGTGGG
34. Сиг Доронг (Омул.)	AGCCAGCCGCCGGCGGTGGGGCTGTGCTTCCAAAAA---CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
35. Сиг Баунт (Омул.)	AgCCAGCCGCCGGCGGTGGGGcTGTGcTTCCAAAAA---cAACACTctGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGtGGG
36. Сиг Капылюши	AGCCAGCCgCcGGcGGtGGGGcTGTGcTTCCAAAAA---CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGtGGG
37. Сиг Доронг	AgCCAGCCGCCGGCGGTGGGGcTGTgcTtccAAAAA---caacacTctggctg-tGGgttgGGgTagg-ttaggtGGG
38. Баунтовский сиг	AGCCAGCCGCCGGCGGTGGGGCTGTGCTTCCAAAAA---CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGtGGG
39. Сиг Витим	agccaGCCgCcGGCGGTGGGGCTGTGCTTCCAAaaaa---CAAcacTctGGcTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG

Продолжение рисунок В.1...

	0000000001111111111222222222233333333334444444444555555555566666666667777777777
	1234567890123456789012345678901234567890123456789012345678901234567890123456789
40.Сиг Хантайское	agccagccgcccggcgggtggggctgtgcTtccAAAAAa---caacactctGgCTg-tGGgTtggggtagg-ttaGGtGGG
41.Сиг Курейка	agccagccgcccGGCgGtggggcTgtGCTtccAAAAAA---caacactctTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
42.Сиг Енисей	AGCCAGCCGCCGGCgGTGGGGCTGTGCTTCCAAAAAA---CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
43.Муксун Таз	agcCAgcCgCCGGCgGTGGGGCTGTGCTTCCAAAAAA---CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
44.Муксун Обь	agcCAgcCgCCGGCgGTGGGGcTgTgcttccaAAaaA---CaaCacTctggctg-tgggTtggggtagg-ttAggtgGG
45.Сиг Орон	AGCCAGCCGCCGGCgGTGGGGCTGTGCTTCCAAAAAA---CAACACTCTGGCTg-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
46.Сиг Индигирка	AGCCAGCCGCCGGCgGTGGGGCTGTGCTTCCAAAAAA---CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
47.Сиг Таз	AGCCAGCCGCCGGCgGTGGGGCTGTGCTTCCAAAAAA---CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
48. <i>S. canadiens?</i>	AGcCAGCcGCCGGCgGTGGGcctgtGcTTcAAAAAA---cAACAcTctGgctG-TGGGTTGGGgTAGG-TTAGG-GGG
49. Сиг Анадырь	AGCcaGCCGCCGGCgGTGGGGCTgtgcTtCcAAAAAa---caACACTcTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
50. Сиг Уссур.	AgCCAGCCGCCGGCgC-GGGGCTGTGCTTCCAAAAAA---CAACACTCTGGctG-tGGGTTGGGGTAGG-TTAGG-GGG
51.Сиг Хадары	AgCCAgCCGCCGGCgC-GGGGCTGTGCTTCCAAAAAA---CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGG-GGG
52. Сиг Байкал	AgCCAgCCGCCGGCgC-GGGGCTGTGcTTCCAAAAAA---CAACACTCTGGCTG-tGGGTTGGGGTAGG-TTAGG-GGG
53.Сиг Байкал	agccagccgcccggcgc-ggggctgtgcttccaaaaa---caacactctggctg-tgggttggggtagg-ttagg-ggg
54.Сиг Исаченко	AGCCAGCCGCCGGCgC-GGGGCTGTGCTTCCAAAAAA---CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGG-GGG
55.Сиг Селенга	AGCCAGCCGCCGGCgC-GGGGCTGTGCTTCCAAAAAA---CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGG-GGG
56.Сиг Байкал	agccagccgcccggcgggtggggctgtgcttccaaaaa---aacactctggctg-tgggttggggtagg-ttagg-ggg
57. Сиг Байкал	AGCCAGCCGCCGGCgGTGGGGCTGTGCTTCCAAAAAA---CAACAcTctGGcTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGG-GGG
58. Сиг Хамсара	AGCCAGCCGCCGGCgGTGGGGCTGTGCTTCCAAAAAA---CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
59. Сиг Хамсара	AGCCAGCCGCCGGcgggtggGGctgtgcTtccaaaaAa---caacACTCTgGctg-tgggttggGgTaGG-tTAGgtgGG
60.Сиг Байкал	agccagccgcccggcgggtggggctgtgcttccaaaaa---caacactctggctg-tgggttggggtagg-ttagg-ggg

Продолжение рисунок В.1...

	000000001111111111222222222233333333334444444444555555555566666666667777777777
	1234567890123456789012345678901234567890123456789012345678901234567890123456789
61. Сиг Абакан	AGCCAGCCGCCGGCGgtgggGCTGTGCTTCCAAAAA---CAACACTCTGGCTG-TGGGtTGGGGTAGG-tTAGGTGGG
62. Сиг Абакан	agCCAgccgCcggcgggtggggctgtgcttccAaAAAA---caacacTcTGGCTG-TGGgTTGGGGTAgG-TTAGGTGGG
63. Сиг Абакан	AgCCAgccgcCGGcGGtGGGgctgTGcttcAAAAA---CAAcActctgGcTg-tgGGttgGGGtaGG-TTAGgtgGG
64. Сиг Абакан	AgCCAgccgcCGGcGGtGGGgctgTGcttcAAAAA---CAAcActctgGcTg-tgGGttgGGGtaGG-TTAGgtgGG
65. Сиг Каракуль	agCCAgCcgccgGCggtgGGgCTGTGctTCCAAAAA---CAAcACTCTGGctG-tgggttGGGGTAGG-TTAGGTGGG
66. Сиг Борзу-Холь	AGCCAGCCGCCGGCGgtGGGGCTGTGCTTCCAAAAA---CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
67. Сиг Додот	AGCCAGCcgCCGGCgGtGGGGcTGTGCTTCCAAAAA---CAACACTCTGGctG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
68. Сиг Енисей	AGCcAGCCGCCGgCGGTGGGGcTGTGCTTCCAAAAA---CAACAcTctgGcTg-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGgtGGG
69. Сиг Кадьш	AGCCAGCCGCCGGCGGTGGGGCTGTGCTTCCAAAAA---CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
70. Сиг Правдаина	AgcCagccgcCGGCGGtGgggcTGTGCTtccaaAAAA---cAAcAcTcTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
71. Сиг Телецкий	AgCCAGccgcCggcgggtGGGGctGtgCTTCCAAAAA---CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
72. Сиг Тоджа	AGCCAGCCGCCGGCGGTGGGGCTGTGCTTCCAAAAA---CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG
73. Сиг Тоджа	AGCCAGCCGCCGGCGGTGGGGCTGTGCTTCCAAAAA---CAACACTCTGGCTG-TGGGTTGGGGTAGG-TTAGGTGGG

Продолжение рисунок В.1...

```
111111111111111111111111111111111111111111111111111111111111111111111111111111111
8888888888899999999999000000000011111111112222222222333333333333444444444455555555556666
012345678901234567890123456789012345678901234567890123456789012345678901234567890123
61.----GTTCGCGCCCC--GCTGCCTCTCCCTTC--CCTCAGGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGG--CTCCGGCCACCCGCCC
62.----GTTCGCGCCCC--GCTGCCTCTCCCTTC--CCTCAGGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGtGG--ctccgCCACCGCCC
63.----GttcgCGCCCC--GCTGCCTcTCCctTC--CctCAGGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGG--CTCCGGCCACCCGCCC
64.----GttcgCGCCCC--GCTGCCTcTCCctTC--CctCAGGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGG--CTCCggccacccgccc
65.----GTTCGCGCCcc--GcTGCCTCTCCCTTC--CcTCAGGCgtGGGGTTCACGtgCCGGGATGGTGG--CtccGGCCaCCCgcc
66.----GTTCGCGCCCC--GCTGCCTCTCCCTTC--CcTCAGGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGG--CTCCGGCCACCCGCCC
67.----GTTCGCGCCCC--GcTGCCTCTCCCTTC--CCTCAGGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGG--CTCCGGCCACCCGCCC
68.----GTTCGCGCCCC--GcTGCCTCTCCCTTC--CctCAGGCGTGGGGTTCACGTgCCGGGATGGTGG--CTCCGGCCACCCgCCC
69.----GTTCGCGCCCC--GCTGCCTCTCCCTTC--CCTCAGGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGG--CTCCGGCCACCCGCCC
70.----GTTCGCGCCCC--GCTGCCTCTCCCTTC--CCTCAGGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGG--CTCCGGCCACCCGCCC
71.----GTTCGcgCCCC--GCTGCCTCTCCCTTC--CCTCAGGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGtGG--CTCCGGCCACCCGCCC
72.----GTtCGCCGCCCC--GCTGCCTCTCCCTTC--CCTCAGGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGG--CTCCGGCCACCCGCCC
73.----GTTCGCGCCCC--GCTGCCTCTCCCTTC--CCTCAGGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGG--CTCCGGCCACCCGCCC
```


Продолжение рисунок В.1...

```

11111111111111111111111111111111111111111111222222222222222222222222222222222222222
666666777777777777788888888888999999999990000000000111111111122222222223333333333
456789012345678901234567890123456789012345678901234567890123456789012345678
20.-----gagctctggtccccacaactccgcgtggggttcacgtgccgggatgggtggctccggccaacccgcccgagc
21.-----GAGCTCTGTTCCCCACAAC TCCGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAACCCGCCGAGC
22.-----GAGCTCTGTTCCCCACAAC TCCGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAACCCGCCGAGC
23.-----GAGCTCTGTTCCCCACAAC TCCGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAACCCGCCGAGC
24.-----GAGCTCTGTTCCCCACAAC TCCGCGTGGGGTTCaCgtGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAacccgcCCGAGC
25.-----GAGCTcTGTTCCCCACAAC TCCGCGTGGGGTTCaCgtGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAACccgCCCGAGC
26.-----GAGCTCTGTTCCCCACAAC TCCtCGtGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAACCCGCCGAGC
27.-----GAGcTcTgTTCCCCaCAAc TCCGcGtGGGGTTCaCgtGCCGGGATGGtGGcTCCGGCCAacccgcccgAgc
28.-----GAGCTCTGTTCCCCACAAC TCCtCGtGGGGTTCaCgtGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAACCCGCCGAGC
29.-----GAGcTcTGTTCCCCacaactCCGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAACCCGCCGAGC
30.-----GAgcTctggtCCCCacaActccgcGTGGGGTTCACGTGCCGGGAtGGtGGcTCCGGCCAACCCGCCgAgc
31.-----GAGcTcTggtCCCCaCaactcCTCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAACCCGCCGAGC
32.-----GAGCTCTGTTCCCCACAAC TCCGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAACCCGCCGAGC
33.-----GAGCTCTGTTCCCCACAAC TCCGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAACCCGCCGAGC
34.-----GAGCTctgtTCCCCACAAC TCCGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGGctccggccaacccgCCCGAGC
35.-----GAGCTCTGTTCCCCACAAC TCCGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAACCCGCCGAGC
36.-----GAGCTcTGTTCCCCaCaactccGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGGCTCCGGcCaCCcGCCCGAGC
37.-----gAgctctgTTcccCacAAc TccgcgtgGGGTTCacgtgccGGGatgGtGGcTccggccaacccgCCCGAgc
38.-----gAGCTCTGTTCCCCACAAC TCCGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAACCCGCCGAGC
39.-----GAGCTCTGTTCCCCACAAC TCCGCGtGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAACCCGCCGAGC

```


Продолжение рисунок В.1...

11222222222222222222222222222222222222222
6666667777777777777888888888888999999999990000000000111111111122222222223333333333
456789012345678901234567890123456789012345678901234567890123456789012345678

61.-----GAGCTCTGTTCCCCACAACTCCGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAACCCGCCCGAGC
62.-----GAGCTCTGTTCCCCACAACTCCGCGTGGGGTTcAcGTGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAACCCGCCCGAGC
63.-----GAGCTCTGTTCCCCACAACTCCGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAACCCGCCCGAGC
64.-----gagctctgttccccacaaactccgcgTggggttcacgtgccgggatGGTGGcTCCGGCCAACCCGCCCGAGC
65.-----gAgcTcTgTTCCCCaCAActCcGcgTgGGGTTCACGTGCCgGGATggtGGctCCGGCCAACCCGCCcGAgc
66.-----GAGCTCTGTTCCCCACAACTCCGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAACCCGCCCGAGC
67.-----gAGCTCTGTTCCCCACAACTCCGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAACCCGCCCGAGC
68.-----GAGCTCTGTTCCCCACAACTCCGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAACCCGCCCGAGC
69.-----GAGCTCTGTTCCCCACAACTCCGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGGctCCGGCCAACCCGCCCGAGC
70.-----GAGCTCTGTTCCCCACAACTCCGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAACCCGCCCGAGC
71.-----gAGcTCTGTTCCCCACAACTCCGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAACCCGCCCGAGC
72.-----GAGCTCTGTTCCCCACAACTCCGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAACCCGCCCGAGC
73.-----GAGCTCTGTTCCCCACAACTCCGCGTGGGGTTCACGTGCCGGGATGGTGGCTCCGGCCAACCCGCCCGAGC

Продолжение рисунок В.1...

333333333333344
 888899999999999900000000001111111111222222222233333333333344444444445555555556
 67890123456789012345678901234567890123456789012345678901234567890123457890
 20.----catggcgcaacctgtgggaggtgagtcggccgcgtccgaaggggactgggggttgcgggtgaaaccgggtc
 21.----CATGGCGCACCTGTGGGCAGGTGAGTCGGCCGCGTCCGAAGGGGACTGGGGGTGCGCGGTGAACCGGGTC
 22.----CATGCCGCACCTGTGGGCAGGTGAGTCGGCCGCGTCCGAAGGGGACTGGGGGTGCGCGGTGAACCGGGTC
 23.----CATGGCGCACCTGTGGGCAGGTGAGTCGGCCGCGTCCGAAGGGGACTGGGGGTGCGCGGTGAACCGGGTC
 24.----CATGGCGCACCTGTGGGCAGGTGAGTCGGCCGCGTCCGAAGGGGACTGGGGGTGCGCGGTGAACCGGGTC
 25.----CATGGCGCACCTGTGGGCAGGTGAGTCGGCCGCGTCCGAAGGGGACTGGGGGTGCGCGGTGAACCGGGTc
 26.----CATGGCGCACCTGTGGGCAGGTGAGTCGGCCGCGTCCGAAGGGGACTGGGGGTGCGCGGTGAACCGGGTC
 27.----CATGGCGCaCCTGTGGGCAGGtGAgTCGGCCGcgTCCGAAGGGGACTGGGGGTGCGCGGTGAACCGGgTc
 28.----CATGGCGCACCTGTGGGCAGGTGAGTCGGCCGCGTCCGAAGGGGACTGGGGGTGCGCGGTGAACCGGGTC
 29.----CATGGCGCACCTGTGGGCAGGTGAGTCGGCCGCGTCCGAAGGGGACTGGGGGTGCGCGGTGAACCGGGTC
 30.----CatGGCGCACctGtGGGCAGGtGAgTcGGCcGcgTccgAAggggAcTGGGGGTGCGGgtGAACCGGGTc
 31.----CATGGCGCACCTGTGGGCAGGTGAGTCGGCCGCGTCCGAAGGGGACTGGGGGTGCGCGGTGAACCGGGTC
 32.----CATGGCGCACCTGTGGGCAGGTGAGTCGGCCGCGTCCGAAGGGGACTGGGGGTGCGCGGTGAACCGGGTC
 33.----CATGGCGCACCTGTGGGCAGGTGAGTCGGCCGCGTCCGAAGGGGAcTGGGGGTGCGCGTgAAACCGggtC
 34.----CATGGCGCACCTGTGGGCAGGTGAGTCGGCCGcgTccGAAGGGGAcTGGGGGTGCGCGTGAACCGGGTC
 35.----CatGGCGCACCTGTGGGCAGGTGAGTCGGCCGCGTCCGAAGGGGACTGGGGGTGCGCGTGAACCGGGTC
 36.----CATGGCGCACCTGTGGGCAGGTGAGTCGGCCGCGTCCGAAGGGGACTGGGGGTGCGCGTGAACCGGGTC
 37.----CatggcgcaCctgtGGGCAGgtGAgTcgCCGcgTccgAAggggactGGGGGTtGCCGtGAACCGGGTc
 38.----CATGGCGCACCTGTGGGCAGGTGAGTCGGCCGCGTCCGAAGGGGACTGGGGGTGCGCGTGAACCGGGTC
 39.----CatGGCGCACCTGTGGGCAGGTGAGTCGGCCGCGTCCGAAGGGGACTGGGGGTGCGCGTGAACCGGGTC

Продолжение рисунок В.1...

										3333333333333344									
										88889999999999000000000011111111112222222222333333333344444444445555555556									
										67890123456789012345678901234567890123456789012345678901234567890123457890									
61.	---	CATGGC	GCAC	CCTGTGGG	CAGGTGAGTC	GGCCGCGTCC	GAAAGGGGAC	TGGGGG	tTGCCG	GGAACCGGGTC	CATGGC	GCAC	CCTGTGGG	CAGGTGAGTC	GGCCGCGTCC	GAAAGGGGAC	TGGGGG	tTGCCG	GGAACCGGGTC
62.	---	cATGGC	GCaC	cCTGTGGG	CAgGTGAgTC	ggCCgCgTC	gaagggga	cTGGGGG	tTGCCGg	TGAACCGGGTC	cATGGC	GCaC	cCTGTGGG	CAgGTGAgTC	ggCCgCgTC	gaagggga	cTGGGGG	tTGCCGg	TGAACCGGGTC
63.	---	CATGGC	GCAC	CCTGTGGG	CAGGTGAGTC	GGCCGCGTCC	GAAAGGGGAC	TGGGGG	TTGCCGGT	GAAACCGGGTC	CATGGC	GCAC	CCTGTGGG	CAGGTGAGTC	GGCCGCGTCC	GAAAGGGGAC	TGGGGG	TTGCCGGT	GAAACCGGGTC
64.	---	CATGGC	GCAC	CCTGTGGG	CAGGTGAGTC	GGCCGCGTCC	GAAgGGGAC	TGGGGG	TTGCCGGT	GAAACCGGGTC	CATGGC	GCAC	CCTGTGGG	CAGGTGAGTC	GGCCGCGTCC	GAAgGGGAC	TGGGGG	TTGCCGGT	GAAACCGGGTC
65.	---	CAtGGc	GCACc	cTGTGGG	CAGGTgagTc	ggCCgCgtcc	GAaggGAC	Tggggg	ttgcccGgtg	GAACCGGgtc	CAtGGc	GCACc	cTGTGGG	CAGGTgagTc	ggCCgCgtcc	GAaggGAC	Tggggg	ttgcccGgtg	GAACCGGgtc
66.	---	CATGGC	GCAC	CCTGTGGG	CAGGTGAGTC	GGCCGCGTCC	GAAAGGGGAC	TGGGGG	TTGCCGGT	GAAACCGGGTC	CATGGC	GCAC	CCTGTGGG	CAGGTGAGTC	GGCCGCGTCC	GAAAGGGGAC	TGGGGG	TTGCCGGT	GAAACCGGGTC
67.	---	CATGGC	GCAC	CCTGTGGG	CAGGTGAGTC	GGCCGCGTCC	GAAAGGGGAC	TGGGGG	TTGCCGGT	GAAACCGGGTC	CATGGC	GCAC	CCTGTGGG	CAGGTGAGTC	GGCCGCGTCC	GAAAGGGGAC	TGGGGG	TTGCCGGT	GAAACCGGGTC
68.	---	CATGGC	GCAC	CCTGTGGg	CAGGTGAGTC	GgCCGCGTCC	GAAAGGGGAC	TGGGGG	TTGCCGGT	GAAACCGGgtc	CATGGC	GCAC	CCTGTGGg	CAGGTGAGTC	GgCCGCGTCC	GAAAGGGGAC	TGGGGG	TTGCCGGT	GAAACCGGgtc
69.	---	CATGGC	GCAC	CCTGTGGG	CAGGTGAGTC	GGCCGCGTCC	GAAAGGGGAC	TGGGGG	TTGCCGGT	GAAACCGGGTC	CATGGC	GCAC	CCTGTGGG	CAGGTGAGTC	GGCCGCGTCC	GAAAGGGGAC	TGGGGG	TTGCCGGT	GAAACCGGGTC
70.	---	CATGGC	GCAC	CCTGTGGG	CAGGTGAGTC	GGCCGCGTCC	GAAAGGGGAC	TGGGGG	TTGCCGGT	GAAACCGGGTC	CATGGC	GCAC	CCTGTGGG	CAGGTGAGTC	GGCCGCGTCC	GAAAGGGGAC	TGGGGG	TTGCCGGT	GAAACCGGGTC
71.	---	CATGGC	GCAC	CCTGTGGG	CAgGTGAgTC	GGCCGCGTCC	GAAAGGGGAC	TGGGGG	TTGCCGGT	GAAACCGGGTC	CATGGC	GCAC	CCTGTGGG	CAgGTGAgTC	GGCCGCGTCC	GAAAGGGGAC	TGGGGG	TTGCCGGT	GAAACCGGGTC
72.	---	CATGGC	GCAC	CCTGTGGG	CAGGTGAGTC	GGCCGCGTCC	GAAAGGGGAC	TGGGGG	TTGCCGGT	GAAACCGGGTC	CATGGC	GCAC	CCTGTGGG	CAGGTGAGTC	GGCCGCGTCC	GAAAGGGGAC	TGGGGG	TTGCCGGT	GAAACCGGGTC
73.	---	CATGGC	GCAC	CCTGTGGG	CAGGTGAGTC	GGCCGCGTCC	GAAAGGGGAC	TGGGGG	TTGCCGGT	GAAACCGGGTC	CATGGC	GCAC	CCTGTGGG	CAGGTGAGTC	GGCCGCGTCC	GAAAGGGGAC	TGGGGG	TTGCCGGT	GAAACCGGGTC

Продолжение рисунок В.1...

5566666666666
 3333444444444445555555555666666666677777777778888888888999999999900000000001
 67890123456789012345678901234567890123456789012345678901234578901234567890

20.----gggtacctcagctaacctctctgcaacccggtgcaggtgggggtttaatgtctccctcccgtagcttcgg
 21.----GGGTACCCAGCTAACCTCTCTGCACCCCGGTGCAGGTGGGGGTTTAATGTCTCCCCTCCCGTAGCTTCGG
 22.----GGGTACCCAGCTAACCTCTCTGCACCCCGGTGCAGGTGGGGGTTTAATGTCTCCCCTCCCGTAGCTTCGG
 23.----GGGTACCCAGCTAACCTCTCTGCACCCCGGTGCAGGTGGGGGTTTAATGTCTCCCCTCCCGTAGCTTCGG
 24.----GGGTACCCAGCTAACCTcTctgCACCCCGGtGCAGgtGgGGGTTtTAAATGTCTCCCCTCCcGTAGcTTcGG
 25.----GGGTACCCAGCTAACCTcTcTGACCCC GGtGCAGgtgggGGTTTAAATGTcTCCCCTCCcGTAGcTTcGG
 26.----GGGTACCCAGCTAACCTCTCTGCACCCC GGtGCAGGTGGGGGTTTAATGTctCCCCtCCCGTAGCTTCgG
 27.----GGGTACCCAGcTAACCTcTcTGACCCC GGtGCAGgtgggGGTTTAAATgTtTCCCCTCCcGTAGcTTcGG
 28.----GGGTACCCAGCTAACCTCTCTGCACCCC GGtGCAGGTGGGGGTTTAATGTCTCCCCTCCCGTAGCTTCGG
 29.----GGGTACCCAGCTAACCTCTcTGACCCC GGtGCAGGTGGGGGTTTAATGTCTCCCCTCCCGTAGCTTCGG
 30.----GGGTACCCAgctaacctcTcTGACCCC GgtgCAGGTGGGGGTTTAAAtgTcTCCCctcCcGTAGcTTcGG
 31.----GGGTACCCagctaaCctCTcTGACCCC GGtGCAGGTGGGGGTTTAATGTCTCCCCTCCCGTAGCTTCGG
 32.----GGGTACCCAGCTAACCTCTCTGCACCCC GGtGCAGGTGGGGGTTTAATGTCTCCCCTCCCGTAGCTTCGG
 33.----GGGTACCCAGCTAACCTCTcTGACCCC GGtGCAGGTGGGGGTTTAATgtCTCCCCTCCCGTAGCTTCGG
 34.----GGGTAcCCAgCTAACCTcTcTGACCCC GGtGCAGGTGGGGGTTTAATGTcTCCCCTCCcGTAGCTTCGG
 35.----GGGTACCCAGCTAACCTCTCTGCACCCC GGtGCAGGTGGGGGTTTAATGTCTCCCCTCCCGTAGcTTCGG
 36.----GGGTACCCAGctaaCCTCTCTGCACCCC GGtGCAGgtGGGGGttTAAATGTCTCCCCTCCcGTAGcTTcGG
 37.----GGGTACCCAgcTAACCTcTctgCaCCCC GGtgCagGtGGGGGTTTAAAtgTcTCCCCtCCCGtAGcTTcGG
 38.----GGGTACCCAGCTAACCTcTcTGACCCC GGtGCAGgtGGGGGTTTAATGTcTCCCCTCCCGTAGCTTCGG
 39.----GGGTACCCAGCTAACCTCTCTGCACCCC GGtGCAGGTGGGGGTTTAATGTCTCCCCTCCCGTAGCTTCGG

Продолжение рисунок В.1...

666

11111111122222222222222333333333334444444444555555555666666666677777777778888888

12345678901234567890123456789012345678901234567890123456789012345

1. ----CGACGGCGGCGGCGGAGCGCCCGGG-TGCTTTC-TGTTAAACCCTTAAACCCTTTTCTCTCGAA-CC-AT
 2. ----cGACGgcGGcGGcGGAGCGCCCGgg-tgcctttc-tgttaaaCCtTAAACCCtTTTcGtCtCGAA-CC-AT
 3. ----CGACGGCGGCGGCGGAGCGCCCGGG-TGCTTTC-TGT-A---TTTAAACCCTTTTCTCTCGAA-CC-AT
 4. ----cGacggcggcGGCGgaGcGcCCCGGG-tGCTTtC-tgT-a---tttaaacctTttCGtcTCGaa-Cc-At
 5. ----cgacggcggcggcggagcggcccggg-tgcctttc-tgt-a---tttaaaccttttcgtctcgaac-cc-at
 6. ----CGACGGCGGCGGCGGAGCGCCCGGG-TGCTTTC--T-T-ATACCTTAAACCCTTTTCTCTCGAA-CC-AT
 7. ----CGACGG--TTGGTGGAGCGCCCGGG-TGCTTTCCTTGTTAAACCTTAAACCTTTTTCTGCT-GAAA-CTAT
 8. ----CGACGGCGGCGGCGGAGCGCCCGGA-TGCTTTCCTTGTCAAACCCTTAAACCCTTTTCTGCTGGAA--CAAT
 9. ----CGACGGcGcGGCGGAGCGCCCGGA-TGcTtTCTTGTCAAACCCTTAAACCCTTTTCTGCTGGAA--CAAT
 10. ----cGAcGGcGGCGGcGGAGCgCCCGGa-tGcTtTcTtGTCAAAcCttaAaCcgtttTctgctGGAA--CAAt
 11. ----CGACGGCGGCGGCGGAGCAACCCKGG-TGCTTTCCTTGTTAAACCTTAAACCCTTTTCAGCT-GAAA-cTAT
 12. ----CGACGGCGGCGGCGGAGCAACCCKGG-TGCTTTCCTTGTTAAACCTTAAACCCTTTTCAGCT-GAAA-CTAT
 13. ----CGAcgGCGGCGGCGGAGCAACCCKGG-TGCTTTCCTTGTTAAACCTTAAACCCTTTTCAGCT-GAAA-CTAT
 14. ----cgacggcggcggcggagcaccggg-tgcctttccttgttaaacgttaaaccttttcagct-gaaa-ctat
 15. ----cgacggcggcggcggagcaccggg-tgcctttccttgttaaacgttaaaccttttcagct-gaaa-ctat
 16. ----CGACGGCGGCGGCGGAGCAACCCKGG-TGCTTTCCTTGTTAAACCTTAAACCCTTTTCAGCT-GAAA-CTAT
 17. ----CGACGGCGGCGGCGGAGCAACCCKGG-TGCTTTCCTTGTTAAACCTTAAACCCTTTTCAGCT-GAAA-CTAT
 18. ----CGACgGCGGCGGCgGAgCAcCcGGg-TGCTTTCCTTGTTAAACcTTAAACCCTTTTCagCt-gAaa-Ctat
 19. ----CgACGGCGGCGGCGGAGCAACCCKGG-TGCTTTCCTTGTTAAACCTTAAACCCTTTTCAGCT-GAAA-CTAT

Продолжение рисунок В.1...

```

77777777777777777777777777777777777777777777777777777777888
6666666667777777777788888888888999999999999999999999999999999
12345678901234567890123456789012345678901234567890123456789012
1. ----T--AGCCTCTGCGTAAAAAA---CAAATGAAA--GAGTA
2. ----T--AGCCTCTGCGTAAAAAA---CAa-tgAAA--GAGTA
3. ----T--AGCCTCTGCGTAAAAAa---CAa-tgAAA--GAGTa
4. ----t--AGCCTcTGCGTAAAAaa---CAA-tgAAA--gAGTA
5. ----t--agcctctgcgtaaaaa---caa-tgaaa--gagta
6. ----T--AGCcTCTGCGTAAAAAA---CAA-TGAAA--GAgTA
7. ----T--AGCCTCTGCGTAAAAAA---CGAAAAAAA--GAGTA
8. ----T--AGCCTCTGCGTAAAAAA---CCAAGAAACAAAAAGA
9. ----T--AGCcTctgcgTAaaaa---cCaagaAacaaaaaga
10.----T--AGCCTCTGCGTAAAAAA---CCAAGAAACAAAAAGA
11.----T--AGcctctgCgtaaaaaaa---caa-TGTaa--gagta
12.----T--AGCCTcTGCGTAAAAAAA---Caa-tgTaa--GagTA
13.----T--AGCCTcTGCGTAAAAAAA---CAA-tGTAA--GAGTA
14.----t--agcctctgcgtaaaaaaaa---caa-tgtaa--gagta
15.----t--agcctctgcgtaaaaaaaa---caa-tgtaa--gagta
16.----T--AGCCTCTGCGTAAAAAAA---CAA-TGTAA--GAGTA
17.----T--AGCCTCTGCGTAAAAAAA---CAA-TGTAA--GAGTA
18.----T--AgCctctgCGTaaAAAAA---CAA-TGTAA--GAgTA
19.----T--AGCCTCTGCGTAAAAAAA---CAA-TGTAA--GAGT

```


Продолжение рисунок В.1...

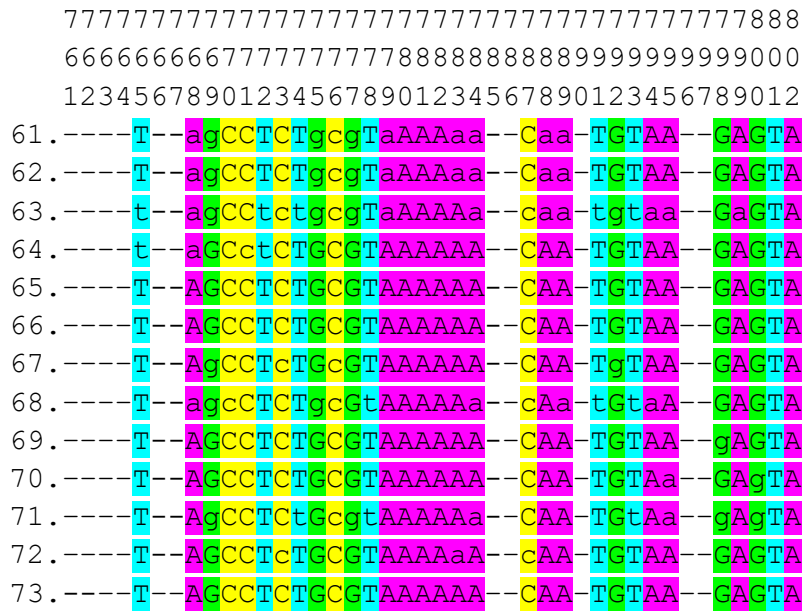


Рисунок В.1 – Схема изменчивости ITS1 рДНК на основе выровненных последовательностей сиговых рыб рода *Coregonus*. Прочерк обозначает сайты, которых нет у других форм/видов. Номера соответствуют названию формы/вида.