

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ПОПУЛЯЦИЙ ОБЫКНОВЕННОГО СИГА (*COREGONUS LAVARETUS*, L.) ИЗ ВОДОЕМОВ БАСЕЙНА БЕЛОГО МОРЯ

Д. С. СЕНДЕК¹, А. П. НОВОСЕЛОВ², И. И. СТУДЕНОВ², П. А. ГУРИЧЕВ³

¹ГосНИОРХ, Санкт-Петербург, Россия

²СевПИИРО, Архангельск, Россия

³СПбГУ, Санкт-Петербург, Россия

Целью настоящего исследования являлось изучение генетической дифференциации между популяциями обыкновенного сига из водоемов бассейна Белого моря. На основании анализа двадцати девяти ферментных локусов показано, что происхождение большинства популяций связано с расселением единой Бело-Баренцевоморской приледниковой расы сига в постледниковое время. Генетическое обособление сигов северной части Карельского берега может быть обусловлено реколонизацией этой территории особой линией сигов, проникшей со стороны Ботнического залива в период существования Анцилового озера. Генетической дифференциации разнотычинковых форм сигов из Лоухского озера (Карельский берег Белого моря) обнаружено не было, $D_N=0,000$, что предполагает их симпатрическое происхождение в данном водоеме от общего предка. Напротив, для пары многотычинковых и среднетычинковых сигов из системы Мегорских озер (Зимний берег Белого моря) генетическая дивергенция оказалась значительной, $D_N=0,018$. Обсуждается несколько вариантов эволюционного становления репродуктивно изолированных форм сигов в Мегорских озерах в контексте установленных филогенетических связей сигов из разных районов бассейна Белого моря.

D. S. SENDECK, A. P. NOVOSYOLOV, I. I. STUDYONOV, P. A. GOURICHEV. PHYLOGENETIC AFFILIATIONS OF WHITEFISH (*COREGONUS LAVARETUS*, L.) POPULATIONS FROM THE WHITE SEA WATERSHED

The aim of the present study was to investigate genetic differentiation between whitefish populations from water bodies of the White Sea watershed. Drawing upon the analysis of the data on the variability of 29 enzymatic loci, we have demonstrated that most populations have emerged owing to postglacial dispersal of the periglacial White-Barents Sea whitefish race. A more pronounced genetic isolation of whitefish from the northern part of the Karelian coast may be due to recolonization of the area by a specific lineage from the Gulf of Bothnia area during the Ancylus Lake phase. No genetic differentiation was found among whitefish forms with different numbers of gill rakers from Lake Louhskoye (Karelian Coast of White Sea), $D_N=0.000$, suggesting their sympatric descent in the lake from a common ancestor. On the contrary, the sympatric pair of whitefish forms in the Megorskoye lake system (Zimniy Coast of White Sea) displayed significant genetic differentiation, $D_N=0.018$. Several retrospective scenarios of the evolutionary establishment of isolated-reproduction whitefish forms in the Megorskoye lake system are discussed in the context of common phylogenetic affiliations of whitefishes in the White Sea watershed.

Введение

Использование молекулярных методов в филогенетических исследованиях обыкновенного сига (*Coregonus lavaretus* L.) позволило решить многие спорные вопросы эволюции вида в позднеледниковое и постледниковое время. Так, для Северо-Американского сига было показано, что все современные популяции вида на континенте происходят от рас пяти пресноводных рефугиумов, долгое время сохранявшихся вдоль границ ледника в период последнего четвертичного оледенения (Bernatchez, Dodson, 1991; Bodaly et al., 1992; Foote et al., 1992). На основании этих данных были сделаны успешные попытки объяснения происхождения симпатрических пар экотипов сига из ряда озер Северной Америки (Bodaly et al., 1992; Bernatchez et al., 1996).

В отличие от североамериканских сигов, для которых филогенетические связи считаются во многом установленными, родственные отношения многих европейских популяций вида остаются запутанными. Это объясняется как сложными путями расселения рыб из приледниковых убежищ, локализация и количество которых на Европейской территории до сих пор остаются предметом дискуссий, так и чрезвычайно высокой фенотипической пластичностью сигов, населяющих именно те районы, которые находились под влиянием неоднократных оледенений. По-видимому, наиболее сложной для реконструкции эволюционного становления сигов следует считать территорию Фенноскандии, где влияние последнего оледенения проявилось в наиболее сильной степени и закончилось позднее всего. Именно в этих районах встречаются множественные симпатрически обитающие экологические формы сигов, число которых в одном водоеме может достигать четырех в озерах Швеции и Финляндии (Svärdson, 1998) и семи-одиннадцати в некоторых озерах Карелии (Правдин, 1954).

К настоящему моменту известно, что территория Восточной Европы в постледниковое время была колонизирована, по меньшей мере, тремя расами сига, происходящими из Балтийского, Бело-Баренцевоморского и Сибирского приледниковых рефугиумов (Sendek, 2004). Вдоль арктического побережья Восточной Европы наиболее широко распространена Бело-Баренцевоморская раса, представленная в основном малотычинковыми популяциями. Однако их филогенетические связи с многотычинковыми си-

гами-планктофагами, которые встречаются в озерах бассейна Белого моря, не вполне ясны.

В данном исследовании мы попытались выяснить филогенетические связи между различными экотипами сигов восточной части Фенноскандии, а именно из водоемов бассейна Белого моря. На основании полученных данных сделаны предположения об источниках и направлениях постледникового заселения водоемов беломорского бассейна и истории появления в двух из них симпатрически обитающих пар сигов (на примере Лоухского и Мегорских озер).

Материалы и методы

Выборки обыкновенного сига из тринадцати локальностей бассейна Белого моря были собраны в период с 1999 по 2004 гг. с применением различных орудий лова (жаберные сети, спиннинг). Полный список всех исследованных популяций приведен в таблице 1.

Для каждой выборки было определено среднее количество тычинок на первой левой жаберной дуге – хорошо наследуемый морфологический признак, связанный с трофической специализацией популяций (Svärdson, 1979). По этому признаку, а также по ряду других морфобиологических показателей все исследованные сиги из системы Большого Восточного и Западных Мегорских озер (в дальнейшем – Мегорские озера) были разделены на две группы. Для удобства далее в тексте симпатрические формы мегорских сигов условно называются среднетычинковыми (32-40) и многотычинковыми (47-56). По тому же принципу сиги из Лоухского озера подразделяются на малотычинковых (20-31) и среднетычинковых (41-42) сигов. В настоящее исследование были также включены две выборки сигов из бассейна Онежского озера, поскольку ранее была показана определенная генетическая близость малотычинковых сигов из бассейнов Белого и Баренцева морей и малотычинкового сига из Заонежья (Sendek, 2004).

До проведения биохимических анализов взяты от каждой рыбы пробы мышц и печени сохранялись замороженными при температуре не выше -20°C. Методом электрофореза в полиакриламидном геле были проанализировано двенадцать белковых систем, кодируемых двадцатью девятью локусами. Список исследованных локусов, их тканевая экспрессия и использованные буферные системы соответствуют приведенному ранее (Sendek, 2004).

Таблица 1. Исследованные популяции сигов с количеством проанализированных экземпляров (n) и средним числом жаберных тычинок

Район Белого моря	Место вылова	n	Среднее кол-во жаберных тычинок (пределы колебаний)
Карельский Берег	оз. Лоухское	9	23.9 (20-31)
	оз. Лоухское	2	41.5 (41-42)
	оз. Кереть	3	19.7 (19-21)
	оз. Пулонгское	17	22.4 (18-28)
Терский Берег	Пильская губа, Кандалакшский залив	23	23.4
Зимний Берег	оз. Мегорские	17	35.8 (32-40)
	оз. Мегорские	14	51.4 (47-56)
	р. Мегра	5	37.2 (33-42)
	оз. Черное	2	30.5 (27-34)
	оз. Ернозеро	3	29.7 (27-32)
р. Северная Двина	р. Зимняя Золотица	5	31.0 (29-33)
	р. Северная Двина	48	23.4 ¹
р. Мезень	р. Мезень	2	~ 21.0 (19-23) ¹
Балтийское море	оз. Ладмозеро	6	21.2 ²
	оз. Онежское	9	26.4 (23-29)

¹ Козьмин, Шатова, 1999; ²Ю. Шарова, личное сообщение

Стандартные оценки генетической изменчивости, – процент полиморфных локусов (P , критерий 99%), средняя ожидаемая гетерозиготность (H_{exp}), а также генетические расстояния (Nei, 1978), были рассчитаны с помощью компьютерной программы BIOSYS (Swofford, Selander, 1981) и ее модифицированной версии – BIOSYS-2 (Black, 1997). Межпопуляционные сравнения по частотам полиморфных локусов (тест на однородность) проводились с применением критерия хи-квадрат. Уровень генетического обмена между парами популяций подсчитывался с использованием F -индекса (Wright, 1978). Степень доверия к топологии консенсусного филогенетического дерева UPGMA расстояний рассчитывалась по бутстрэпным величинам, полученным с применением программ NEIGHBOR и CONSENSE из пакета PHYLIP3.5C (Felsenstein, 1993).

Результаты

Для каждой исследованной выборки сигов было подсчитано среднее количество жаберных тычинок (табл. 1). В каждом случае распределение было близким к нормальному. Популяции сигов из северо-западной части Белого моря из района Кандалакшского залива были представлены в основном малотычинковыми сигами (среднее количество жаберных тычинок варьировало в пределах 19,7–23,9), за исключением одной из двух популяций Лоухского озера. Малотычинковыми оказались популяции из рек

Мезени и Северной Двины, а также популяция из Ладмозера, относящаяся к водосбору Онежского озера (21,0–23,4). Другая выборка из Онежского озера имело несколько большее среднее количество жаберных тычинок, 26,4. Все шесть исследованных популяций сигов из района Беломоро-Кулойского плато с Зимнего берега Белого моря продемонстрировали широкую изменчивость данного признака, при этом не было обнаружено ни одной малотычинковой формы (29,7–51,4) (табл. 1, рис. 1).

Во всех проанализированных выборках следующие 17 локусов оказались мономорфными: *sAAT-2**, *CK-A1**, *CK-A2**, *G3PDH-1**, *GPI-A1**, *GPI-B1**, *GPI-B2**, *sIDHP-3**, *LDH-A2**, *LDH-B1**, *LDH-B2**, *MDH-A2**, *MDH-B2**, *PGDH**, *PGM-4**, *sSOD**, *mSOD**. Частоты аллелей полиморфных локусов в исследованных популяциях представлены в таблице 2. При подсчете частот аллелей локусов идиолдегидрогеназы для всех изученных популяций было сделано допущение о равном вкладе дублированных локусов в общий уровень наблюдаемого полиморфизма (Waples, 1988), поскольку в ряде популяций расщепление по *IDDH-1,2** предполагало наличие полиморфизма в обоих локусах.

Отклонение от равновесных генотипических частот по некоторым локусам в нерепрезентативных выборках объясняется статистическими ошибками, возникшими из-за ограниченного количества попавших в анализ особей. В более многочисленных выборках распределение генотипов полиморфных локусов не отличалось от ожидаемого по Харди-Вайнбергу.

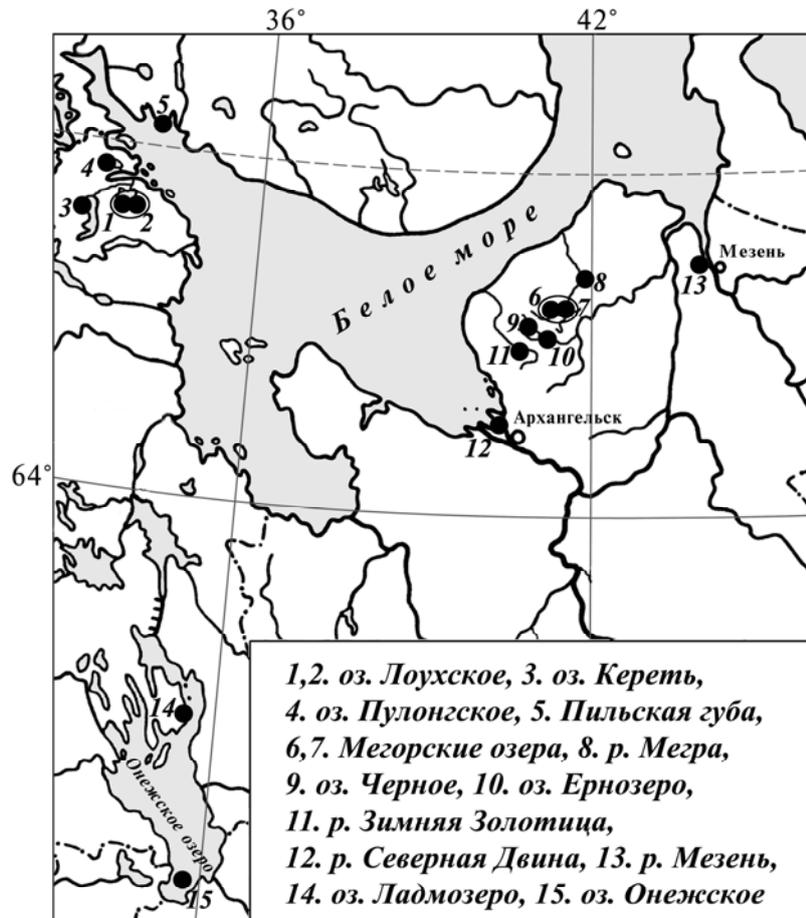


Рис. 1. Места сбора проб из популяций сига (пары симпатрических популяций обведены эллиптическим контуром)

Процент полиморфных локусов (P) у изученных популяций сига бассейнов Белого моря и Онежского озера колебался в пределах 13,8-31,0%. Величина этого показателя находится в положительной корреляции с величиной выборки, поэтому для малочисленных выборок полученные коэффициенты, скорее, занижены по сравнению с реально существующими в популяциях. Индекс средней ожидаемой гетерозиготности оказался наименьшим ($H_{exp}=0,064$) в популяциях сига из Пильской губы Кандалакшского залива и оз. Кереть, а наибольшим ($H_{exp}=0,109$) у сига из р. Мезень. Тем не менее, большинство исследованных популяций слабо различались между собой как по величинам средней ожидаемой гетерозиготности, так и по доле полиморфных локусов (табл. 2).

Генетические расстояния (Nei, 1978) между исследованными популяциями находились в пределах $D_N=0,000-0,032$, достигая своего максимума при сопоставлении двух популяций среднетычинковых сига из р. Зимняя Золотица и оз. Лоухского (табл. 3). Для четырех популяций сига Карельского берега Белого моря ве-

личина генетических дистанций не превышала $D_N=0,003$, при этом не было обнаружено различий между двумя симпатрическими формами сига из Лоухского озера, $D_N=0,000$. Более значительной оказалась дивергенция двух форм сига из Мегорских озер ($D_N=0,018$), а также многотычинковой формы из этого озера и среднетычинкового сига из р. Мегры, $D_N=0,014$. Тест на однородность по частотам 12-и полиморфных локусов выявил генетическую дифференциацию между тремя выборками из Мегорской озерно-речной системы по локусам $G3PDH-3^*$ ($p<0,001$) и $GPI-A2^*$ ($p<0,01$). Частоты аллелей четырех из девяти полиморфных локусов достоверно различались у двух симпатрических форм из Мегорских озер ($G3PDH-3^*$, $p<0,001$; $GPI-A2^*$, $p<0,001$; $IDDH-1^*$, $p<0,05$; $MDH-A1^*$, $p<0,05$). В противоположность этому, для четырех выборок с Карельского берега Белого моря был найден только один из восьми переменных локусов, по частотам которого различия между популяциями оказались статистически значимыми ($sAAT-1^*$, $p<0,01$).

Таблица 2. Процент полиморфных локусов (P , критерий 99%), средняя ожидаемая гетерозиготность (H_{exp}) и аллельные частоты в исследованных популяциях обыкновенного сига

		Исследованные популяции сигов со средними количествами жаберных тычинок														
Локусы	Аллели	оз.Лоухи, 23.9	оз.Лоухи, 41.5	оз.Кереть, 19.7	оз.Пулонга, 22.4	оз.Черное, 30.5	оз.Ернозеро, 29.7	оз.Б.Восточное, оз.Зап.Мегор- ское 35.8	оз.Б.Восточное, оз.Зап.Мегор- ское 51.4	р.Мегра, 37.2	р.Зимняя Золо- тица, 31.0	Пильская губа, 23.4	р.Мезень, ~21.0	р.Северная Двина, 23.4	оз.Ладмозеро, 21.2	оз.Онежское, 26.4
<i>AAT-1*</i>	A (*100)	.667	1.000	1.000	.971	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	.978	1.000	1.000	1.000	1.000
	B (*85)	.333	.000	.000	.029	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000
	C (*110)	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.022	.000	.000	.000	.000
	n	9	2	3	17	2	3	17	14	5	5	23	2	48	6	9
<i>ESTD*</i>	A (*100)	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	.978	1.000	1.000	1.000	1.000
	B (*105)	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.022	.000	.000	.000	.000
	n	9	2	3	17	2	3	17	14	5	5	23	2	48	6	9
	A (*100)	1.000	1.000	1.000	1.000	.750	.667	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	.969	1.000	.667
<i>G3PDH-2*</i>	E (*77)	.000	.000	.000	.000	.250	.333	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.031	.000	.333
	n	9	2	3	17	2	3	17	14	5	5	23	2	48	2	9
	A (*100)	.667	.500	.000	.714	.500	.500	.441	.923	.300	.900	.974	.075	.661	1.000	.583
	E (*76)	.333	.500	1.000	.286	.500	.500	.559	.077	.700	.100	.026	.025	.339	.000	.417
<i>G3PDH-3*</i>	n	6	2	3	7	2	3	16	13	5	5	19	2	28	2	6
	A (*100)	1.000	1.000	1.000	.846	.500	.667	.441	.893	.600	.025	.630	.500	.468	.500	.556
	B (*109)	.000	.000	.000	.154	.500	.333	.559	.107	.400	.075	.370	.500	.532	.500	.444
	n	9	1	3	13	2	3	17	14	5	4	23	2	47	3	9
<i>IDDH-1*</i>	A (*100)	.500	.750	.500	.444	.750	.667	.559	.500	.500	.700	.737	.750	.636	.667	.563
	C (*180)	.500	.250	.500	.556	.250	.333	.265	.500	.400	.300	.263	.250	.227	.333	.437
	F (*200)	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.176	.000	.100	.000	.000	.000	.136	.000	.000
	n	8	2	3	9	2	3	17	14	5	5	23	2	11	6	8
<i>IDDH-2*</i>	A (*100)	.500	.500	.500	.444	.750	.667	.559	.500	.400	.700	.711	.750	.636	.667	.563
	C (*180)	.500	.500	.500	.556	.250	.333	.265	.464	.400	.300	.263	.000	.227	.333	.437
	F (*200)	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.176	.036	.200	.000	.026	.025	.136	.000	.000
	n	8	2	3	9	2	3	17	14	5	5	26	2	11	6	8
<i>sIDHP-4*</i>	A (*100)	.944	1.000	1.000	.923	1.000	1.000	1.000	.964	1.000	.900	.974	1.000	.917	1.000	1.000
	B (*102)	.056	.000	.000	.077	.000	.000	.000	.036	.000	.100	.026	.000	.063	.000	.000
	F (*84)	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.021	.000	.000
	n	9	2	3	13	2	3	17	14	5	5	19	2	48	2	9

Исследованные популяции сигов со средними количествами жаберных тычинок

Локусы	Аллели	оз.Лоухи, 23.9	оз.Лоухи, 41.5	оз.Кереть, 19.7	оз.Пуллонга, 22.4	оз.Черное, 30.5	оз.Ернозеро, 29.7	оз.Б.Восточное, оз.Зап.Мегор- ское 35.8	оз.Б.Восточное, оз.Зап.Мегор- ское 51.4	р.Мегра, 37.2	р.Зимняя Золо- тица, 31.0	Пильская губа, 23.4	р.Мезень, ~21.0	р.Северная Двина, 23.4	оз.Ладмозеро, 21.2	оз.Онежское, 26.4	
<i>LDH-A1*</i>	A (*100)	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	.941	1.000	.900	.800	1.000	1.000	.979	1.000	1.000	
	B (*170)	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.200	.000	.000	.021	.000	.000	
	C (*92)	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.059	.000	.100	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000
	n	9	2	3	17	2	3	17	14	5	5	23	2	48	6	9	
<i>MDH-A1*</i>	A (*100)	.944	1.000	.833	1.000	1.000	1.000	.824	1.000	.800	.900	1.000	.075	.906	1.000	1.000	
	B (*80)	.056	.000	.167	.000	.000	.000	.176	.000	.200	.100	.000	.025	.094	.000	.000	
	n	9	2	3	17	2	3	17	14	5	5	19	2	48	6	9	
	<i>MDH-B1*</i>	A (*100)	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	.964	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	.917	1.000
	C (*120)	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.000	.036	.000	.000	.000	.000	.000	.083	.000	
	n	9	2	3	17	2	3	17	14	5	5	23	2	48	6	9	
<i>PGM-3*</i>	A (*100)	.667	.250	.833	.750	1.000	1.000	.912	.964	1.000	.900	.789	.075	.933	.075	.833	
	B (*80)	.333	.750	.167	.250	.000	.000	.088	.036	.000	.100	.211	.025	.067	.025	.167	
	n	9	2	3	14	2	3	17	14	5	5	19	2	45	6	9	
	<i>P (0.99)</i>	24.1	13.8	13.8	24.1	17.2	17.2	24.1	24.1	20.7	27.6	27.6	20.7	31.0	17.2	20.7	
<i>H_{exp}</i>	.094	0.80	.064	.081	.098	0.94	.097	.056	.100	.087	.064	.109	.090	.074	.099		
	(.035)	(.038)	(.032)	(.031)	(.041)	(.039)	(.037)	(.026)	(.040)	(.029)	(.027)	(.041)	(.033)	(.033)	(.037)		

На UPGMA дендрограмме генетических рас- стояний выборка многотычинкового сига из Мегорских озер была ассоциирована в общий кластер с сигами из озер Кереть, Лоухское, Пу- лонгское. В пределах этого кластера диверген- ция между популяциями, относящихся к разным побережьям моря оказалась значительной, что подтверждается обнаружением двух полиморфных локусов, частоты аллелей которых достоверно раз- личаются среди пяти выборок, *sAAT-1**, $p < 0,001$ и *PGM-3**, $p < 0,01$.

Альтернативный кластер образован остав- шимися десятью популяциями, уровень генети- ческой дивергенции между которыми в целом невелик (табл. 3, рис. 2). Сравнительно одно- родной по частотам аллелей полиморфных ло- кусов оказалась группа популяций из южной части Онежского озера, р. Мезени, оз. Черного, оз. Ернозера и двух среднетычинковых выборок из Мегорской озерно-речной системы, обра- зующих на дендрограмме единую ветвь: досто- верные различия были выявлены только по од- ному локусу, *G3PDH-2**, $p < 0,01$. Выборки из Пильской губы Кандалакшского залива, р. Зимней Золотицы, р. Северной Двины, оз. Ладмозера, составляющие на дендрограмме еще один крупный кластер, оказались гетеро- генными по частотам аллелей трех локусов: $p < 0,01$ для *G3PDH-3**; $p < 0,01$ для *LDH-A1**; $p < 0,01$ для *MDH-B1**.

При попарном сравнении исследованных вы- борок сигов значения индекса *F* находились в границах $0,000 < F < 0,162$. Наибольшие величины наблюдались при сопоставлении сигов Карель- ского берега Белого моря с другими изученны- ми популяциями. Значительная дифференциа- ция была найдена между среднетычинковыми и многотычинковыми сигами из Мегорских озер ($F = 0,093$), что свидетельствует о существова- нии репродуктивного барьера между двумя симпатрическими формами (табл. 3).

Обсуждение

Сопоставление данных настоящего исследо- вания с результатами анализа популяций евро- пейского сига на территории Севера Европей- ской России позволяет сделать заключение о достаточно слабой генетической дифференциа- ции популяций бассейна Белого моря. В самом деле, если при сравнении пула популяций из бассейна Белого и Баренцева морей с популя-

циями из бассейнов Балтийского и Карского моря уровень средней генетической диверген- ции составлял $D_N = 0,018$ и $D_N = 0,020$, соответст- венно (Sendek, 2004), то в пределах беломор- ских популяций уровень кластеризации наибо- лее разобщенных ветвей на дендрограмме не достигает величины 0,011 (рис. 2). Кроме того, степень доверия к положению ветвей на денд- рограмме не поддерживается высокими оценка- ми бутстэпных величин, значения которых во всех случаях не превышают 50%, что свидетель- ствует об отсутствии строгих генетических призна- ков, надежно маркирующих ту или иную популя- цию или группу популяций.

Тем не менее, исходя из топологии дерева, построенного по матриксу генетических дис- танций, можно отметить подразделение всех беломорских популяций на два крупных класте- ра. Одна из ветвей дендрограммы почти цели- ком образована выборками сига с севера Ка- рельского берега Белого моря. Существенная генетическая однородность популяций из этого района подтверждается как достаточно низкими величинами индекса генетической дивергенции, $0,000 < D_N < 0,003$ (табл. 3), так и результатами теста на гомогенность по частотам полиморф- ных локусов: статистически значимые различия между четырьмя выборками были выявлены только по одному локусу из восьми варибель- ных, *sAAT-1** ($p < 0,01$). Кроме того, невысокие значения индекса *F* могут свидетельствовать о потенциально слабой репродуктивной изоляции популяций сигов из близко расположенных друг к другу озер. При этом можно предполагать на- личие несколько более строгого репродуктивно- го барьера между среднетычинковым (41,5) си- гом из Лоухского озера и прочими популяция- ми, характеризующимися меньшими значения- ми среднего количества жаберных тычинок, включая малотычинковую (23,9) форму из того же озера (табл. 3). Таким образом, генетическая дифференциация сигов в пределах данного кла- стера оказалась незначительной, что позволяет сделать вывод о единстве происхождения попу- ляций из озер Кереть, Пулонгское и Лоухское, включая среднетычинковую форму из послед- него озера. Кроме того, на основании имеющих- ся данных можно предположить возможность колонизации озер из северной части Карельско- го берега особой эволюционной линией сига, отличной от широко расселенной в бассейне моря Бело-Баренцевоморской приледниковой расы вида (см. далее в тексте).

Таблица 3. Величины невзвешенных генетических дистанций (Nei, 1978, ниже диагонали) и уровни индексов F (Wright, 1978, выше диагонали), полученных при межпопуляционных сравнениях сигов

Популяция, среднее количество жаберных тычинок	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1. оз. Лоухское, 23.9	-	.030	.018	.016	.076	.040	.060	.056	.046	.059	.109	.078	.057	.065	.060
2. оз. Лоухское, 41.5	.000	-	.048	.034	.128	.114	.113	.123	.112	.097	.162	.130	.051	.093	.095
3. оз. Кереть, 19.7	.000	.000	-	.013	.062	.069	.024	.027	.016	.103	.143	.062	.042	.114	.050
4. оз. Пулонгское, 22.4	.000	.003	.000	-	.050	.010	.031	.010	.018	.035	.060	.044	.028	.018	.026
5. оз. Мегорские, 35.8	.020	.020	.007	.013	-	.093	.001	.010	.016	.066	.038	.006	.008	.068	.023
6. оз. Мегорские, 51.4	.006	.017	.007	.000	.018	-	.080	.017	.030	.032	.084	.059	.027	.020	.051
7. р. Мегра, 37.2	.014	.017	.000	.007	.000	.014	-	.002	.009	.093	.061	.016	.022	.094	.020
8. оз. Черное, 30.5	.010	.011	.000	.003	.000	.005	.000	-	.000	.031	.005	.005	.000	.035	.003
9. оз. Ернозеро, 29.7	.008	.011	.000	.003	.000	.005	.000	.000	-	.048	.031	.008	.011	.050	.002
10. Пильская губа, 23.4	.013	.015	.017	.007	.013	.006	.019	.000	.005	-	.022	.027	.007	.000	.041
11. р. Зимняя Золотица, 31.0	.026	.032	.026	.015	.007	.014	.014	.000	.006	.002	-	.008	.007	.022	.029
12. р. Северная Двина, 23.4	.018	.020	.011	.010	.000	.011	.003	.000	.000	.005	.000	-	.005	.027	.016
13. р. Мезень, 21.0	.007	.005	.003	.002	.000	.003	.000	.000	.000	.000	.000	.000	-	.007	.031
14. оз. Ладмозеро, 21.2	.013	.015	.018	.005	.010	.004	.017	.000	.004	.000	.000	.002	.000	-	.022
15. оз. Онежское, 26.4	.011	.012	.004	.004	.004	.009	.003	.000	.000	.000	.007	.003	.000	.004	-

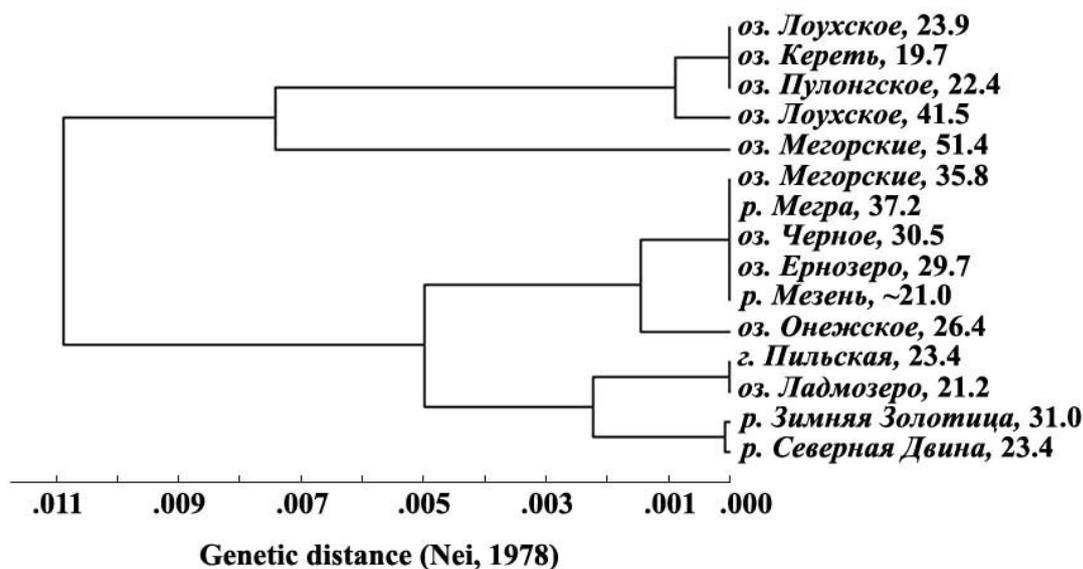


Рис. 2. UPGMA дендрограмма (Nei, 1978) невзвешенных генетических расстояний для исследованных популяций сигов
Цифры рядом с популяциями обозначают средние количества жаберных тычинок

Состояние относительной генетической однородности наблюдается при сравнении близко расположенных друг к другу популяций с Зимнего берега Белого моря (исключая из рассмотрения многотычинковую форму сига из Мегорских озер и популяцию из р. Зимняя Золотица).

Коэффициенты D_N и F в парах популяций среднетычинкового сига из Мегорских озер (35,8), среднетычинкового сига из р. Мегры (37,2) и двух выборок с несколько меньшим средним числом жаберных тычинок из оз. Ернозера (29,7) и оз. Черного (30,5) имеют невысокие значения (табл. 3). Кроме того, вместе с популяциями сигов из р. Мезени и из южной части Онежского озера, с которыми выше-названные выборки из района Беломорско-Кулойского плато формируют на дендрограмме единую ветвь, все шесть популяций статистически значимо различаются по частотам аллелей только одного полиморфного локуса ($G3PDH-2^*$, $p < 0,01$) из восьми переменных.

Другой крупный кластер составлен преимущественно из малотычинковых популяций сига: р. Северная Двина (23,4), р. Зимняя Золотица (31,0), Пильская губа Кандалакшского залива (23,4) и оз. Ладмозеро (21,2). Несмотря на генетическую близость названных популяций между собой (что проявляется в невысоких величинах попарных сравнений выборок по индексам D_N и F), была обнаружена их гетерогенность по частотам трех полиморфных локусов из 12-и переменных: $p < 0,01$ для $G3PDH-3^*$; $p < 0,01$ для

$LDH-A1^*$; $p < 0,01$ для $MDH-B1^*$. Тем не менее, учитывая существенную географическую разобщенность сигов из этих локальностей и специфические для каждой популяции экологические условия обитания, которые, по-видимому, могут обуславливать сдвиг частот некоторых селективно зависимых локусов в пользу того или иного аллеля, имеющиеся данные скорее подтверждают предположение о единстве происхождения сигов р. Северной Двины, р. Зимней Золотицы, Пильской губы, оз. Ладмозера что, по-видимому, справедливо и для филогенетически близких к ним сигов р. Мезени, южной части Онежского озера и основной группы популяций Зимнего берега (рис. 2).

В пределах данной линии сигов, берущей свое начало от Бело-Баренцевоморской приледниковой расы сига (Sendek, 2004), эволюционные преобразования могли идти по двум основным направлениям, связанными с различными условиями обитания в водоемах. Так, пыжьяновидные сики, обитающие в нижних течениях рек и приустьевых участках (в нашем случае это выборки из Пильской губы, р. Северной Двины, р. Мезени), адаптировались к характерному для данного биотопа спектру питания с преобладанием придонных организмов (что отразилось на строении ротового и жаберного аппарата в виде уменьшения числа жаберных тычинок и укорочения их длины), а также смогли претерпеть перестройку осморегуляторной системы, что по-

зволюило рыбам нагуливаться в прибрежных распресненных водах моря. С другой стороны, у постоянно живущих в реках и в верховых озерах сигов вектор экологической адаптации был иным. В рационе питания этих сигов значительную долю составляли планктонные организмы, что привело к приспособительному увеличению числа жаберных тычинок и их удлинению по сравнению с исходными формами сигов, заселивших эти водоемы в постледниковое время. Из исследованных нами популяций сигов этой линии по второму пути эволюционных изменений пошли все популяции из центральной части Беломоро-Кулойского полуострова.

Интересно отметить то, что вслед за малотычинковым сигом из Заонежья к основному пулу беломорских популяций примкнула и другая выборка сига из бассейна Онежского озера (Sendek, 2004). При этом малотычинковый сиг Ладмозера на дендрограмме кластеризуется преимущественно с малотычинковыми популяциями сига из Белого моря, а сиг из южной части Онежского озера, характеризующийся несколько большим средним количеством жаберных тычинок, отходит в кластер, в котором в основном собраны популяции со средним количеством жаберных тычинок $\sim 30,0$ (рис. 2).

Косвенное подтверждение справедливости предположения о существовании двух эволюционных линий сигов, давших начало популяциям из наиболее разобщенных кластеров, дает картина распространения в исследованных выборках уникального для вида аллеля *IDDH-1,2*f* (в случае очень низкой частоты встречаемости аллеля, носителем данного электрофоретического варианта принимали локус *IDDH-2**). Известно, что данный аллель является маркерным для сигов Белого и Баренцева моря, поскольку такая форма гена не была выявлена в других популяциях вида *Coregonus lavaretus* на всем его циркумполярном ареале (Bodaly et al., 1991, 1994; Sendek, 2004). Аллель *IDDH-1,2*f* преимущественно характерен для сигов, нагул которых проходит в приустьевых участках рек и в распресненных участках Белого и Баренцева морей, т.е. в норме типичен для малотычинковых сигов. В настоящем исследовании такой электрофоретический вариант гена был обнаружен в шести беломорских популяциях сига: р. Северная Двина, р. Мезень, Пильская губа Кандалакшского залива, р. Мегра, и у обеих форм сига из Мегорских озер. Ранее этот же аллель был найден в двух популяциях сига Баренцева моря - в р. Печора и в р. Волонге.

По нашему предположению, Бело-Баренцевоморская раса сига, характеризующаяся присутствием в генотипе аллеля *IDDH-1,2*f*, вслед за отступлением ледника смогла расселиться от р. Печоры на востоке до Пильской губы Кандалакшского залива на западе (Sendek, 2004). Интересно отметить, что по западному и восточному краям ареала частота этого аллеля незначительна, в то время как в р. Северной Двине, р. Мегре, р. Мезени, р. Волонге она существенно выше, $p(f) > 0,1$. Поскольку ни в одной из четырех выборок из популяций озер Кереть, Лоухского и Пулонгского аллеля *IDDH-1,2*f* обнаружено не было, эволюционное становление исследованных (преимущественно малотычинковых) популяций Карельского берега Белого моря могло проходить в отсутствие «восточного» влияния со стороны Бело-Баренцевоморской расы (либо это влияние было незначительным).

До известной степени сходной оказалась картина распространения маркерных гаплотипов мтДНК в популяциях атлантического лосося *Salmo salar* L. из рек бассейнов Белого и Баренцева морей (Asplund et al., 2004). На основании частот встречаемости гаплотипов авторами было сделано заключение о том, что граница между двумя из трех распространенных в этих бассейнах филогенетических линий лосося проходит между реками Пила и Умба из западной части Терского берега, т.е. практически совпадает с границей разделения популяций сигов на два наиболее дивергировавших кластера. Ранее было показано, что из всех исследованных по 30 ферментным локусам беломорских и баренцевоморских популяций атлантического лосося наиболее дивергировавшими от других оказались три популяции Карельского берега Белого моря (Казakov, Титов, 1998), причем места сбора двух из них (р. Кереть и р. Пулонга) фактически совпадают с местами поимки сигов из нашего исследования (оз. Кереть, оз. Пулонгское).

Учитывая различия в биологии сигов и лососей, трудно предположить, что два этих вида могли иметь схожие пути заселения внутренних водоемов бассейна Белого моря и в частности его Карельского берега (если только заселение обоими видами не происходило в пресноводный период Белого моря). Если для лосося, как активного морского мигранта, допускается расселение Северо-Американской расы вида по морю вплоть до р. Умбы вдоль берега Кольского полуострова (Asplund et al., 2004) и даже южнее до р. Кереть (Kazakov, Titov, 1991), где она в большей или меньшей степени смешивается с

местной расой лосося, то для сига такие миграционные пути невозможны. Распространение сига в бассейне Белого моря могло идти только из пресноводных рефугиумов. Однако, принимая во внимание направление таяния ледника (с юго-востока на северо-запад) и то, что в озерах, проникающих на место отступающего ледника, вдоль его южной кромки обитали популяции в значительной степени филогенетически близких сигов (что доказывается существенной генетической однородностью большинства нынешних беломорских популяций), обособленность сигов Карельского берега теоретически можно объяснить заселением этой территории расой сига, проникшей в озера севера Карелии со стороны Ботнического залива Балтийского моря. Несколько вариантов подобной миграции сигов в период существования Анцилового озера было описано Свэрдсоном (Svärdson, 1998). Один из таких путей мог проходить из северной части области Куусамо в Финляндии (Бассейн Ботнического залива) на север Карелии в России (бассейн Белого моря) по водной системе р. Китка – оз. Паанаярви – р. Олонка, направление стока из которой в постледниковое время изменялось.

По сравнению с относительной генетической гомогенностью разнотычинковых форм из Лоухского озера Карельского берега моря, генетическая дифференциация в паре симпатрических форм из Мегорских озер Зимнего берега оказалась значительной, $D_N=0,018$. Дивергенция многотычинковых (51,4) сигов из Мегорских озер и среднетычинковых сигов из р. Мегры (оба водоема относятся к единой гидросистеме) также была велика, $D_N=0,014$. Обе эти величины в несколько раз больше, чем в случае каждого из сравнений многотычинкового мегорского сига с сигами из ближайших озер Зимнего берега: оз. Черное и оз. Ернозеро (табл. 3, рис. 1). Вычисленные для всех пяти выборок попарные значения F подтверждают тенденцию изменения генетических расстояний: уровень репродуктивной изоляции для симпатрических форм сигов из Мегорских озер выше, чем для любой другой пары с участием многотычинкового мегорского сига. О существовании мощного репродуктивного барьера между двумя экологическими формами мегорских сигов свидетельствуют результаты теста на однородность: по четырем из девяти варьируемых локусов были выявлены статистически достоверные различия ($G3PDH-3^*$, $p<0,001$; $GPI-A2^*$, $p<0,001$; $IDDH-1^*$, $p<0,05$; $MDH-A1^*$, $p<0,05$).

На дендрограмме многотычинковый мегорский сиг оказался в одном кластере с сигами Карельского берега Белого моря. Однако, филогенетическое родство данных популяций не очевидно, поскольку индексы D_N и F , полученные при сопоставлении выборок, достаточно велики и в ряде случаев не ниже, чем при сопоставлениях популяций Карельского берега с прочими выборками бассейна Белого моря (табл. 3). Определенное сходство многотычинковых мегорских сигов с сигами Карельского берега подтверждается обнаружением статистически достоверных различий по частотам аллелей только двух локусов из имеющихся девяти полиморфных ($sAAT-1^*$, $p<0,001$; $PGM-3^*$, $p<0,01$). Кроме того, в выборках из популяций озер Кереть, Лоухское и Пулонгское аллель $IDDH-1,2^*f$, диагностирующий Бело-Баренцевоморскую расу сига, обнаружен не был, а у многотычинкового сига из Мегорских озер была выявлена только одна гетерозиготная особь c/f из 14 проанализированных рыб. Низкое содержание аллеля $IDDH-2^*f$ в популяции многотычинкового сига мегорских озер еще более показательнее, если учесть, что частоты данного аллеля у симпатрически обитающего среднетычинкового сига примерно в пять раз выше по обоим дублированным локусам (табл. 2). Таким образом, присутствие в генофонде многотычинковых сигов аллеля $IDDH-1,2^*f$, нехарактерного для этой формы рыб, может объясняться гибридным происхождением его носителя в результате случайного скрещивания со среднетычинковой симпатрической формой, для которой данный электрофоретический вариант является нормой.

Известно, что существует две основных гипотезы, объясняющие происхождение симпатрических популяций. Согласно первой из них, предполагается аллопатрическое происхождение, т.е. заселение водоема несколькими географически разобщенными предковыми популяциями (Himberg, 1970; Svärdson, 1998). Вторая схема подразумевает дифференциацию единого предкового таксона в гетерогенных условиях водоема с последующим возникновением различных экологических форм (Steinmann, 1951). Данные генетических исследований западноевропейских и североамериканских симпатрических популяций сигов подтверждают возможность реализации как симпатрической, так и аллопатрической моделей образования разнотычинковых форм (Bodaly et al., 1992; Bernatchez et al., 1996; Douglas et al., 1999).

Очевидно, что на основании имеющихся генетических данных невозможно однозначно определить, какой из способов видообразования привел к возникновению двух экологических форм сига в Мегорских озерах. С разной степенью вероятности можно предполагать развитие обоих сценариев. В случае реализации первого, имело место заселение Мегорских озер различными приледниковыми расами сига, причем более ранними колонистами, по-видимому, были сиги многотычинковой формы. Впоследствии посредством соединения через р. Мегру озера были заселены сигами Бело-Баренцевоморской расы. Именно такая очередность колонизации данного водоема могла иметь место в постледниковое время, поскольку вторичная инвазия водоема многотычинковым сигом со стороны Белого моря была невозможна ввиду отсутствия в нижних течениях и приустьевых участках рек беломорского побережья сига с таким высоким количеством жаберных тычинок. В случае реализации такой последовательности событий репродуктивную изоляцию между потомками двух рас нельзя считать полной, что подтверждается интрогрессией аллеля *IDDH-2*f* в генофонд многотычинковой формы сига. Однако источник колонизации многотычинковой формой сига Мегорских озер остается не ясным, поскольку потенциальные прародители, – сиги – дериваты соседних Балтийской и Сибирской рас, в постледниковый период расселения едва ли могли проникнуть из своих географически изолированных убежищ так далеко на восток и запад, соответственно. Это предположение подтверждается данными о границах распространения бореальных видов рыб в водоемах Северо-Запада России (Кудерский, 1987; Новоселов, 2000).

В пределах этой же концепции видообразования следует рассмотреть возможность реализации другого сценария, по которому Мегорские озера были колонизированы разнотычинковыми формами сига, обитавшими в Бело-Баренцевоморском приледниковом убежище. Эти аллопатрические по своему происхождению формы могли симпатрически существовать в одном водоеме уже со времени наступления последнего оледенения, либо иметь еще более древнюю историю сосуществования.

Если предполагать происхождение двух форм сига Мегорских озер в результате симпатрического видообразования, то, очевидно, что единым источником колонизации водоема были сиги Бело-Баренцевоморской расы. В этом случае можно констатировать значительную

дивергенцию первоначальной формы сига, дериваты которой успешно освоили различные экологические ниши водоема. Эволюционное расхождение двух форм сига Мегорских озер ярко проявляется как на организменном (морфологическом), так и на генетическом уровнях. Любопытно отметить, что генетическая дифференциация мегорских сига оказалась в несколько раз выше, чем для четырех симпатрически обитающих форм сига из Ладожского озера (Sendek, 2004).

Решение проблемы происхождения разнотычинковых форм сига в Мегорских озерах невозможно без привлечения новых генетических данных по родственным отношениям популяций вида из соседних районов. В этом отношении наибольший интерес представляет выяснение филогенетических связей между симпатрическими популяциями из других озер и, прежде всего, из водоемов Карельского берега моря, богатых такими симпатрическими формами. Эти данные помогут точнее определить источники колонизации водоемов бассейна Белого моря и воссоздать картину эволюционных преобразований, произошедших в современных популяциях за многие тысячи лет.

Литература

- Бодали Р. А., Вуоринен Д. А., Решетников Ю. С., Рист Д. Д. Генетические связи пяти видов сиговых рыб Сибири // *Вопр. ихтиологии*. 1994. 34(2). Р. 195-203.
- Казаков Р. В., Тутов С. Ф. Популяционно-генетическая организация вида *Salmo Salar* L. // *Атлантический лосось*. Казаков Р.В. (ред.). СПб.: Наука, 1998. С. 43-72.
- Козьмин А. К., Шатова В. В. Изучение структуры популяций сига полиморфного вида *Coregonus lavaretus* в водоемах Архангельской области // *Биологические основы изучения, освоения, и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии*. Тезисы докладов. Петрозаводск, 1999. С. 133.
- Кудерский Л. А. Пути формирования северных элементов ихтиофауны Севера Европейской территории СССР // *Сб. науч. тр. ГосНИОРХ*. Ленинград, 1987. 258. С. 102-121.
- Новоселов А. П. Современное состояние рыбной части сообщества в водоемах Европейского Северо-востока России. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2000. 50 с.
- Правдин И. Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.-Л.: АН СССР, 1954. 324 с.
- Asplund T., Veselov A., Primmer C. R., Bakhmet I., Potutkin A., Titov S., Zubchenko A., Studenov I.,

- Kaluzchin S., Lumme J.* Geographical structure and postglacial history of mtDNA haplotype variation in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) among rivers of the White and Barents Sea basins // *Ann. Zool. Fennici*. 2004. 41. P. 465-475.
- Bernatchez L., Dodson J. J.* Phylogenetic structure in mitochondrial DNA of the lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) and its relation to Pleistocene glaciations // *Evolution*. 1991. 45. P. 016-1035.
- Bernatchez L., Vuorinen J. A., Bodaly R. A., Dodson J. J.* Genetic evidence for reproductive isolation and multiple origins of sympatric trophic ecotypes of whitefish (*Coregonus*) // *Evolution*. 1996. 50(2). P. 624-635.
- Black W. C.* BIOSYS-2. A computer program for the analysis of allelic variation in genetics. Department of Microbiology, Colorado State University, 1997. IY.
- Bodaly R. A., Vuorinen J., Ward M., Luczynski M., Reist J. D.* Genetic comparisons of New and Old World coregonid fishes // *J. Fish. Biol.* 1991. 38. P. 37-51.
- Bodaly R. A., Clayton J. W., Lindsey C. C., Vuorinen J.* Evolution of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in North America during the Pleistocene: genetic differentiation between sympatric populations // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1992. 49. P. 769-779.
- Douglas M. R., Brunner P. C., Bernatchez L.* Do assemblages of *Coregonus* (Teleostei: Salmoniformes) in the Central Alpine region of Europe represent species flocks? // *Molecular Ecology*. 1999. 8. P. 589-603.
- Felsenstein J.* PHYLIP (Phylogeny Inference Package) v.3.5c // Department of Genetics, The University of Washington, Seattle, WA. 1997.
- Foote C. J., Clayton J. W., Lindsey C. C., Bodaly R. A.* Evolution of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in North America during the Pleistocene: Evidence for a Nahanni Glacial Refuge Race in the Northern Cordillera Region // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1992. 49(4). P. 760-768.
- Himberg K-J. M.* A systematic and zoogeographic study of some North European Coregonids // *Biology of Coregonid Fishes*. Lindsey C., Woods C. (eds.). University of Manitoba Press, Winnipeg. 1970. P. 219-250.
- Kazakov R. V., Titov S. F.* Geographical patterns in the population genetics of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., on U.S.S.R. territory, as evidence for colonization routs // *J. Fish Biol.* 1991. 39. P. 1-6.
- Nei M.* Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // *Genetics*. 1978. 89. P. 583-590.
- Sendek D. S.* The origin of sympatric forms of European whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in Lake Ladoga based on comparative genetic analysis of populations in North-West Russia // *Ann. Zool. Fennici*. 2004. 41. P. 25-39.
- Steinmann P.* Monographie der schweizerischen Coregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung von neuen Arten // *Schweiz. Z. Hydrol.* 1951. 13. P. 54-155.
- Svårdson G.* Speciation of Scandinavian *Coregonus* // *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm*, 1979. 57. 95 p.
- Svårdson G.* Postglacial dispersal and reticulate evolution of Nordic Coregonids // *Nordic J. Freshw. Res.* 1998. 74. P. 3-32.
- Swofford D. L., Selander R. B.* BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // *Journal of Heredity*. 1981. 72. P. 281-283.
- Waples R. S.* Estimation of allele frequencies at isoloci // *Genetics*. 1988. 118(2). P. 371-384.
- Wright S.* Evolution and the genetics of populations. Vol.4. Variability within and among populations. University of Chicago Press, Chicago. 1978.