

НИКОЛАЙ ВИКТОРОВИЧ ИЛЬМАСТ

доктор биологических наук, заведующий лабораторией экологии рыб и водных беспозвоночных, Институт биологии Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, Российская Федерация)

ilmast@karelia.ru

ДМИТРИЙ СЕРГЕЕВИЧ СЕНДЕК

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории мониторинга популяций лососевых рыб, Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства (ФГБНУ «ГосНИОРХ») (Санкт-Петербург, Российская Федерация)

sendek@mail.ru

СЕРГЕЙ ФЕДОРОВИЧ ТИТОВ

кандидат биологических наук, заведующий лабораторией мониторинга популяций лососевых рыб, Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства (ФГБНУ «ГосНИОРХ») (Санкт-Петербург, Российская Федерация)

monitoring.fish@gmail.com

СЕРГЕЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ АБРАМОВ

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии сообществ позвоночных животных, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск, Российская Федерация)

ih@eco.nsc.ru

ЕЛЕНА ИВАНОВНА ЗУЙКОВА

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии сообществ позвоночных животных, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск, Российская Федерация)

ih@eco.nsc.ru

НИКОЛАЙ АНАТОЛЬЕВИЧ БОЧКАРЁВ

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии сообществ позвоночных животных, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск, Российская Федерация)

ih@eco.nsc.ru

К ВОПРОСУ О ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФОРМ/ПОДВИДОВ СИГА *COREGONUS LAVARETUS* ОЗЕРА КАМЕННОЕ*

Представлены данные по морфологии и молекулярной генетике двух экологических форм/подвидов обыкновенного сига *Coregonus lavaretus sensu lato* из озера Каменное (бассейн р. Кемь Белого моря). Показано, что подвиды сигов *C. lavaretus lavaretus* и *C. lavaretus mediospinatus* в основном сохранили свои морфологические и биологические характеристики со временем их последнего описания, а подвид *C. lavaretus pallasi* в настоящее время в водоеме не встречается. Анализ изменчивости гена ND1 mtДНК показал, что преобладающие гаплотипы обеих экологических форм/подвидов сигов озера Каменное достаточно хорошо дифференцированы как друг от друга, так и от Альпийской гаплогруппы сигов, к которой они изначально относятся. В еще большей степени подвиды сигов оз. Каменное генетически обособлены от сигов из западной части Балтийского моря. На основании полученных генетических данных высказывается предположение о том, что три подвида сигов бассейна р. Кемь образовались посредством гибридизации двух филогенетических линий сигов, проникших в данный регион из материковых рефугиумов после отступления последнего ледника.

Ключевые слова: *Coregonus lavaretus* complex, оз. Каменное, Белое море, Финский залив Балтийского моря, оз. Халштаттерзе (Hallstättersee), оз. Траунзее (Traunsee), интрогрессия, вторичная интерградация

ВВЕДЕНИЕ

Обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus sensu lato* имеет циркумполярное распространение и на протяжении своего ареала образует множество разнообразных морфоэкологических форм/

подвидов. В настоящее время морфологическая дифференциация сигов с точки зрения их внутривидовой систематики основывается в основном на различиях по числу жаберных тычинок на первой жаберной дуге. Признак считается

генетически детерминированным и стабильным во времени [16]. Количество жаберных тычинок на первой жаберной дуге у сигов имеет широкий диапазон изменчивости, и, согласно представлениям И. Ф. Правдина [14], сигов подразделяют на мало-, средне- и многотычинковые экологические формы или группы. В водоемах Европейской России каждому члену вышеперечисленных групп в соответствии с таксономией И. Ф. Правдина был присвоен подвидовой статус.

Ряд специалистов считает, что классификация сигов, основанная на среднем числе жаберных тычинок, не удовлетворяет описанию и систематике всего спектра морфологического и экологического многообразия сигов даже в пределах тех крупных водоемов, где симпатично обитает несколько дискретных форм. Кроме того, предполагается, что в пределах выделенных подвидов могут находиться гибридные по своей природе таксоны [3], [4], [5], [12], [13], [25], [36].

Известно, что в период последнего ледниково-максимума, когда современные акватории Балтийского и Белого морей находились под толщей покровных ледников, существовали пресноводные приледниковые водоемы [6], [28], [37], в которых сохранялись некоторые виды рыб, и в том числе различные филетические линии/формы/подвиды сигов. В постледниковую эпоху вместе со значительным перераспределением гидрографической сети на территории, ранее занимаемой ледниками, вдоль их кромок происходило расселение и обширная гибридизация этих форм/подвидов. На основе аллозимного анализа было показано, что в бассейне Белого моря обитают потомки по крайней мере двух филогенетических линий, одна из которых имеет западноевропейское происхождение, а вторая относится к расе сигов приледникового оз. Коми, существовавшего к западу от Урала [18], [33], [34], [35]. Две предковые линии сигов были также идентифицированы при анализе современных популяций Европейского Севера методом анализа фрагмента mtДНК [1], [2].

По классификации И. Ф. Правдина, в р. Каменной, расположенной в бассейне Белого моря вблизи водораздела с Балтийским морем, обыкновенный сиг ранее был представлен тремя симпатическими подвидами: малотычинковым, среднетычинковым и многотычинковым [12], [13]. Молекулярно-генетических исследований сигов бассейна р. Каменной для изучения их родственных связей с другими популяциями вида до последнего времени не проводилось. Поэтому целью данной работы является выявление филогенетических отношений сигов из оз. Каменное

с различными формами/популяциями сигов из бассейна Балтийского моря и возможными предковыми популяциями сигов из Алтайских озер.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Бассейн озера Каменное является частью водосбора реки Кемь, которая впадает в Онежский залив Белого моря. Система озера включает в себя четыре озера: Каменное, Лузовозеро, Кимасозеро и Нюк (рис. 1).

Озера соединены между собой короткими порожистыми протоками. Озеро Каменное олиготрофное, достаточно глубокое (до 28 м), при средней глубине 8 м. Все озера системы имеют ледниково-тектоническое происхождение [9], [10]. В озере обитают следующие виды рыб: лосось (*Salmo salar*), ряпушка (*Coregonus albus*), сиг (*C. lavaretus*), хариус (*Thymallus thymallus*), щука (*Esox lucius*), плотва (*Rutilus rutilus*), язь (*Leuciscus idus*), голльян (*Phoxinus phoxinus*), уклейка (*Alburnus alburnus*), налим (*Lota lota*), девятиглазая колюшка (*Pungitus pungitus*), окунь (*Perca fluviatilis*), ерш (*Gymnocephalus cernuus*), подкаменщик (*Cottus gobio*) [8]. В настоящее время обыкновенный сиг представлен в водоеме двумя подвидами: малотычинковым сигом *C. lavaretus lavaretus* (*Sp. br* = 25,16 ± 0,47; *ll* = 89,87 ± 1,27) и редко встречающимся среднетычинковым сигом *C. lavaretus mediospinatus* (*Sp. br* = 31,80 ± 0,46; *ll* = 87,40 ± 0,77). Ранее описанный И. Ф. Правдиным многотычинковый сиг *C. lavaretus pallasi* (*Sp. br* = 54,38 ± 0,47; *ll* = 94,57 ± 1,15) в озере Каменное и реке Каменке уже с конца прошлого века не отмечался [13].

Исследования сигов оз. Каменное проводили в июле – начале августа 2014 года. Сигов отлавливали ставными сетями с ячейей от 10 до 45 мм на глубинах от 2 до 18 м. Выборки сигов состояли как из неполовозрелых, так и половозрелых особей. В морфологическом анализе, определении возраста и скорости роста использовали 36 экземпляров рыб. Подсчет числа жаберных тычинок осуществляли сразу после лова. В процессе обработки материала были отобраны спиртовые пробы печени сигов для последующего генетического анализа.

Общую геномную ДНК выделяли из фиксированной 96 % этанолом печени сигов фенольно-хлороформным методом и хранили при 4 °C [32]. Амплификация фрагмента гена ND1 митохондриальной ДНК проведена с помощью полимеразной цепной реакции с использованием внешних праймеров *Fr 5'-GGCCTAAGCCCTTTCTCA-3'* и *Rv 5'-GAGGGGACTTGAACCCSTAT-3'* в реакционной смеси объемом 20 мкл. Для наработки ампликона использовали термопрофиль, опуб-

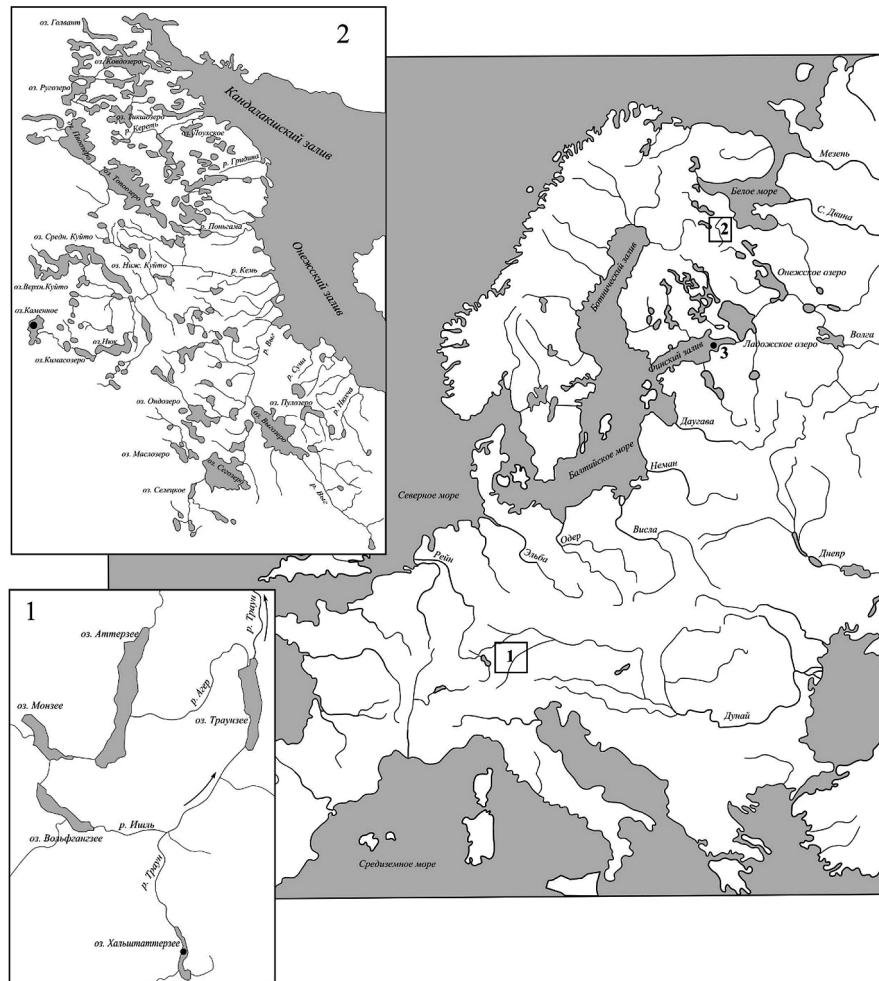


Рис. 1. Карта-схема водоемов, из которых были взяты проанализированные выборки сигов:

1. Альпийский регион; 2. Карельский берег Белого моря; 3. Финский залив Балтийского моря и Ладожское озеро

ликованный ранее [23], [31], в котором была изменена температура отжига (58°C). ПЦР-продукты очищали с помощью набора реактивов «БИОСИЛИКА» (Новосибирск, Россия) и секвенировали по прямому и обратному праймерам на автоматическом анализаторе ABI 3130xl Genetic Analyser (Applied Biosystems) в центре «Геномика» СО РАН (Новосибирск, Россия). <http://sequest.niboch.nsc.ru>, используя Big Dye терминатор (Applied Biosystems). Длина анализируемой последовательности mtДНК составила 1091 нуклеотидное основание. В работе использовали только кодирующий ген ND1 длиной 965 п. н. Последовательности сначала выравнивали с помощью алгоритма ClustalW и затем редактировали вручную. Все полученные последовательности mtДНК депонированы в базу данных GenBank.

Для построения схемы филогенетических взаимоотношений сиговых рыб использовали 4 выборки различных популяций/форм сигов (табл. 1). Для анализа полиморфизма выборок

гаплотипов различных форм/видов сигов вычисляли следующие параметры: число полиморфных (сегрегирующих) сайтов (S), число гаплотипов (h), разнообразие гаплотипов (H_d), нуклеотидное разнообразие (π), среднее число нуклеотидных различий (k). Расчеты выполнялись в программе DnaSP v. 5.10 [27]. Медианную сеть (Median Joining Network) выявленных в ходе анализа вариантов первичных последовательностей строили в программе Network 4.6.1.3. [21]. Генетическую дивергенцию между различными популяциями сигов (в виде индексов PhiPT, аналогичных по смыслу индексам фиксации F_{ST}) вычисляли с помощью программы GenAIEx 6.5 [30]. Эта же программа использовалась для анализа молекулярного разнообразия (AMOVA) на разных уровнях популяционной иерархии. Все вычисления велись в программе DnaSP v. 5.10 [27].

Выборка сигов из оз. Каменное, проанализированная генетически, состояла из 16 особей разнотычинковых форм. Все выявленные нами

Таблица 1
Полиморфизм последовательностей фрагментов генов ND1 мтДНК для популяций сигов бассейнов Балтийского и Белого морей и озер Халштатерзее и Траунзее бассейна р. Дунай

Виды и популяции	<i>n</i>	<i>S</i>	<i>h</i>	<i>Hd</i>	π	<i>k</i>
1. Балтийское море, Финский залив	24	17	12	0,866	0,00528	5,145
2. Оз. Ладога	4	3	4	1,000	0,00171	1,667
3. Оз. Каменное	16	4	4	0,642	0,00172	1,675
4. Альпийские озера	19	16	8	0,673	0,00299	2,912

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

последовательности сигов из оз. Каменное депонированы в GenBank (NCBI) под номерами KX010456 – KX010459. Кроме полученных гаплотипов, в работе использовали гаплотипы сигов, депонированные нами в GenBank ранее. Это 14 гаплотипов сигов из Финского залива Балтийского моря (KP123646 – KP123648, KP123652, KP123653, KP123658 – KP123666), 4 гаплотипа из Ладожского озера (KP123667, KP123668, KX010454, KX010455) и 4 гаплотипа из австрийского озера Халштатерзее (Hallstättersee) (KP123674 – KP123677) (см. рис. 1). Кроме того, были использованы 6 гаплотипов из альпийских озер Халштатерзее (1), Траунзее (Traunsee) (5) и один образец из р. Копентраун (FM211036–FM211042), взятые нами из GenBank [29].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфология сигов, возраст и рост

Анализ числа жаберных тычинок показал, что в полученной выборке сигов из оз. Каменное присутствуют малотычинковые и среднетычинковые сиги (рис. 2). Большинство из них оказалось малотычинковыми. Используя определение И. Ф. Правдина, к среднетычинковым сигам однозначно была отнесена только одна особь с 33 жаберными тычинками. С некоторыми допущениями к этой категории сигов также могут принадлежать еще две особи, имеющие 28 и 29 жаберных тычинок на первой жаберной дуге.

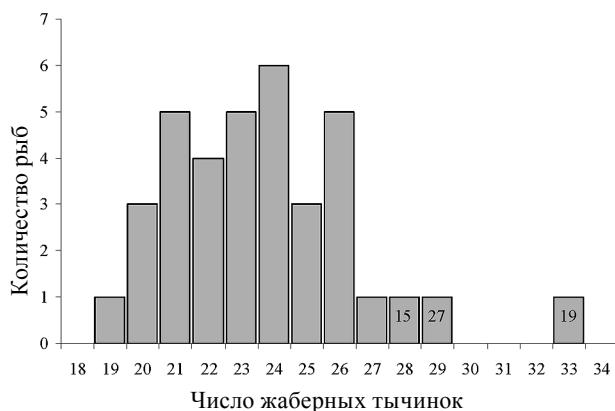


Рис. 2. Распределение числа жаберных тычинок у обыкновенного сига из оз. Каменное бассейна р. Кемь.
15, 27, 19 – порядковые номера объектов

Среднее число жаберных тычинок у малотычинковых сигов (без особи с 33 жаберными тычинками) составило $23,45 \pm 0,41$, при среднеквадратичном отклонении 2,43. Без трех особей, которые предварительно были отнесены к среднетычинковым рыбам, среднее число жаберных тычинок у малотычинковых сигов оказалось равным $23,12 \pm 0,37$, при среднеквадратичном отклонении 2,13.

Согласно данным В. Я. Первозванского [13], число прободенных чешуй в боковой линии у сигов оз. Каменное, по данным анализа 19 рыб, изменяется от 78 до 100 при средней величине $89,87 \pm 1,27$. Среднеквадратичное отклонение равно 5,40. Согласно нашим исследованиям, число прободенных чешуй в боковой линии у 36 экземпляров сигов изменяется от 87 до 97, при средней величине $92,83 \pm 0,44$. Среднеквадратичное отклонение равно 2,68.

Возрастной ряд исследованных нами малотычинковых сигов оказался достаточно широк: наиболее старшие особи имели возраст 14+. Скорость линейного роста у сига, по нашим исследованиям, несколько меньше аналогичного показателя, приведенного в работе П. Я. Первозванского [13]. Младшие возрастные группы, по нашим и по литературным данным, имеют примерно одинаковую скорость линейного роста (рис. 3). Некоторые различия между выборками малотычинковых сигов (1, 3) обнаруживаются начиная с 4-летнего возраста.

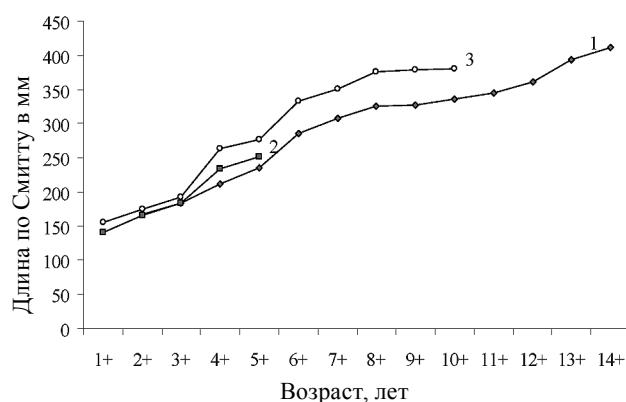


Рис. 3. Линейный рост сигов из оз. Каменное. 1 – малотычинковый сиг (наши данные), 2 – среднетычинковый сиг, 3 – малотычинковый сиг [13]

Генетический полиморфизм

Анализ полиморфизма нуклеотидных последовательностей показал, что популяция сигов из оз. Каменное характеризуется относительно низким разнообразием гаплотипов ($H_d = 0,642$), тогда как популяции сигов из Финского залива Балтийского моря и Ладожского озера имеют более высокое разнообразие гаплотипов ($H_d = 0,866$ и 1,000). Наименьшее разнообразие нуклеотидов (π) обнаружено у сигов Ладожского озера и оз. Каменное (0,00171 и 0,0072). Наибольшая величина данного индекса отмечена для сигов из Финского залива Балтийского моря (0,00528). Наибольшее среднее число нуклеотидных различий (k) найдено у сигов Финского залива (5,145). Сиги из австрийских горных озер, принадлежащих к единой водной системе бассейна р. Дунай, имеют средние показатели по данному параметру (2,912), из оз. Ладога и Каменное – самое низкое число нуклеотидных различий (1,667 и 1,675).

Для оценки генеалогических взаимоотношений между гаплотипами были сконструированы медианные сети (рис. 4). Данный анализ показал, что все образцы распределены в двух гаплогруппах. В гаплогруппу I входят сиги оз. Каменное, гаплотипы сигов Ладожского озера, часть гаплотипов сигов из Финского залива Балтийского моря и основная часть образцов из альпийских озер Халштатерзее и Траунзее. В гаплогруппу II вошли часть гаплотипов сигов из Финского залива и три гаплотипа из альпийских озер. Первая гаплогруппа состоит из, по крайней мере, трех доминирующих звездообразных структур, связанных друг с другом через один – три мутационных шага (H_1 , H_2 и H_7). Сиги из оз. Каменное присутствуют в звездообразных структурах H_1 и H_2 , причем гаплотипы особей с 28–33 жаберными тычинками, относящиеся к *C. lavaretus mediospinatus*, оказались включенными в H_1 .

Вторая гаплогруппа не имеет выраженных звездообразных структур и представлена одиночными гаплотипами. К данной гаплогруппе относятся по два гаплотипа сигов Балтийского моря (H_6 , H_{12}) и альпийских озер (H_{17} и H_{19}).

Анализ молекулярного разнообразия (AMOVA) показал, что при условном разделении проанализированных образцов на три региона – 1. Восточная Балтика (гаплотипы сигов Финского залива и Ладожского озера); 2. Белое море (оз. Каменное); 3. Альпы (оз. Халштатерзее и оз. Траунзее) – значимых различий по генетическому разнообразию между ними обнаружено не было (6 % от общего разнообразия), зато внутрипопуляционные различия составляли 90 % от всей генетической

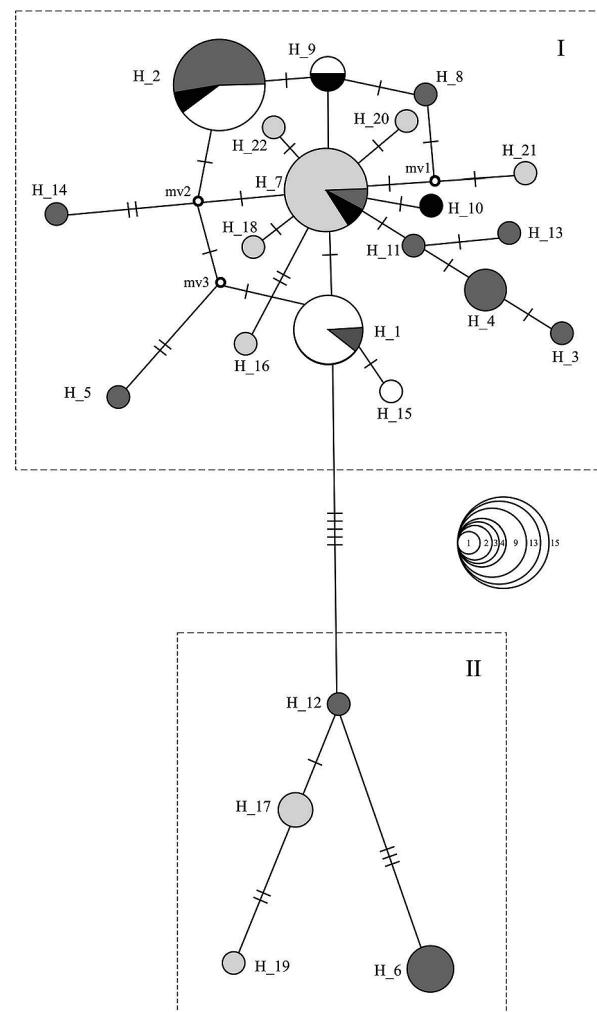


Рис. 4. Медианные сети гаплотипов сигов оз. Каменное (белые), Ладожского озера (черные), оз. Халштатерзее и оз. Траунзее (светло-серые), Балтика (темно-серые). Число поперечных полос отражает число замен между гаплотипами. Длина линий между гаплотипами в целом отражает число замен между ними. Кольца 1, 2, 3, 4, 9, 13, 15 – число гаплотипов в различных гаплогруппах. Маленькие точки обозначают необнаруженные или вымершие гаплотипы

изменчивости, отмеченной для исследованных образцов (табл. 2).

После введения в анализ «виртуальной» популяции (представлявшей отдельный регион – 4. Южная Балтика), которая была образована 3 гаплотипами сигов из альпийских озер и 5 гаплотипами из Финского залива (гаплогруппа II) и альтернативного разделения исследованных популяций по регионам, анализ AMOVA выявил проявление генетического разнообразия на других уровнях популяционной иерархии: доля генетического разнообразия, приходящаяся на межрегиональную компоненту, выросла до 43 %, а внутрипопуляционная составляющая снизилась до 57 % от общей вариабельности (табл. 3).

Таблица 2
Оценки АМОВА и значения Ф-статистики для 3 регионов и 4 популяций

Сравнения	df	SS	MS	Est. Var.	%	Stat	Value	P(rand ≥ data)
Между регионами	2	10,862	5,431	0,118	6	PhiRT	0,063	0,220
Между популяциями	1	2,190	2,190	0,071	4	PhiPR	0,040	0,214
Внутри популяций	59	100,440	1,702	1,702	90	PhiPT	0,100	0,009
Всего	62	113,492		1,892	100			

Примечание. Популяции: Финский залив, Ладога, оз. Каменное, альпийские озера.

Таблица 3
Оценки АМОВА и значения Ф-статистики для 4 регионов и 5 популяций

Сравнения	df	SS	MS	Est. Var.	%	Stat	Value	P(rand ≥ data)
Между регионами	3	43,334	14,445	0,884	43	PhiRT	0,428	0,001
Между популяциями	1	1,125	1,125	0,000	0	PhiPR	0	0,385
Внутри популяций	58	69,033	1,190	1,190	57	PhiPT	0,423	0,001
Всего	62	113,492		2,074	100			

Примечание. Популяции: Финский залив, Балтика, Ладога, оз. Каменное, альпийские озера.

Таблица 4
Оценки АМОВА и значения Ф-статистики для 4 регионов и 6 популяций

Сравнения	df	SS	MS	Est. Var.	%	Stat	Value	P(rand ≥ data)
Между регионами	2	14,971	7,486	0,000	0	PhiRT	0	1,000
Межрегиональная	3	55,522	18,507	2,098	62	PhiPR	0,622	0,001
Внутри популяций	57	72,539	1,273	1,273	38	PhiPT	0,458	0,001
Всего	62	143,032		3,370	100			

Примечание. Популяции: Финский залив, Балтика, Ладога, оз. Каменное 1, оз. Каменное 2, альпийские озера.

После разделения гаплотипов сигов оз. Каменное на две популяции согласно выделившимся на медиальной сети звездчатым структурам Н_1 и Н_2, анализ генетического разнообразия АМОВА показал, что межрегиональная компонента в общем разнообразии упала до 0 %, а межпопуляционная составляющая выросла до 62 % (табл. 4).

При попарном сравнении всех исследованных выборок по индексу PhiPT максимальное сходство было обнаружено при сопоставлении сигов из восточной части Финского залива с сигами из Ладожского озера, а также с одной из гаплогрупп сигов оз. Каменное. Низкие различия были также отмечены между сигами из альпийских озер и сигами Ладожского озера. Наибольшие различия обнаружились между двумя филогенетическими линиями сигов оз. Каменное, а также между сигами альпийских озер и второй линией сигов оз. Каменное (табл. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Данные морфологического анализа показывают, что наибольшую численность в озере имеет малотычинковый сиг *C. lavaretus lavaretus* (92–97 % от всех исследованных рыб). Среднетычинковый сиг *C. lavaretus mediospinatus* встречается достаточно редко. Многотычинковый сиг *C. lavaretus pallasi* в озере не обнаружен. Исследованная выборка малотычинковых сигов относится к группе многочешуйчатых сигов, широко распространенных в бассейне Балтийского и Белого морей. Исследования скорости роста сигов оз. Каменное показали, что малотычинковый сиг из оз. Каменное растет в настоящее время несколько медленнее, чем в конце 1970-х годов, при этом возрастной ряд расширился за счет появления рыб с большей продолжительностью жизни.

Сиги из восточной части Финского залива Балтийского моря отличаются от всех других

Таблица 5
Попарные значения PhiPT для всех исследованных популяций сигов

Популяции	1	2	3	4	5	6
1. Финский залив	0,000					
2. Балтика	0,583	0,000				
3. Оз. Ладога	0,000	0,430	0,000			
4. Оз. Каменное 1	0,134	0,574	0,417	0,000		
5. Оз. Каменное 2	0,417	0,534	0,674	0,916	0,000	
6. Альпийские озера	0,258	0,628	0,196	0,705	0,903	0,000

исследованных выборок сигов максимальными значениями разнообразных индексов генетической вариабельности. Данный факт, по-видимому, связан как с историей заселения Балтики дискретными эволюционными линиями сигов из разных позднечетвертичных убежищ с их вероятной последующей гибридизацией, так и с возможным обогащением генетического разнообразия сигов Финского залива в постледниковое время за счет мигрантов из бассейна Ладожского озера и многочисленных рек бассейна Балтийского моря (благодаря высокой миграционной активности этих рыб).

Высокое значение разнообразия гаплотипов сигов Ладожского озера, по-видимому, обусловлено потенциальной генетической неоднородностью сигов, которые до недавнего времени были представлены в озере семью экологическими формами в статусе подвидов [15]. Кроме того, в бассейнах Ладожского и Онежского озер могли пересекаться миграционные пути многих форм/видов европейских сигов при их расселении. Достаточно высокие показатели по ряду генетических характеристик были обнаружены и у сигов из альпийских озер, что, вероятнее всего, связано с: 1) длительным существованием географически изолированной линии сигов в системе р. Траун бассейна р. Дунай и 2) вселением в данное озеро сигов подвида *C. l. maraena* из западной Балтики [29].

У сигов оз. Каменное все генетические характеристики невысокие, из чего можно сделать предположение о сравнительно недавнем его вселении в данную озерно-речную систему и недавнем прохождении обоих филогенетических линий через бутылочное горлышко.

Возникновение разнотычинковых форм у сигов традиционно объясняется одной из двух основных схем формо/виdeoобразования. Согласно одной из гипотез, наличие разнотычинковых форм в оз. Каменное можно объяснить дифференциацией предковой формы посредством действия отбора в гетерогенных экологических условиях водоема (симпатрия). Альтернативный сценарий подразумевает вселение в освободившуюся от льда котловину оз. Каменное двух генетически дискретных форм сигов (аллопатрия), которые впоследствии гибридизовались с появлением среднетычинковой формы. Реализация сценария формо/виdeoобразования сигов оз. Каменное по типу аллопатрии описана в работе П. Я. Первозванского [12], что, с учетом полученных нами генетических данных, представляется вполне вероятным событием.

Из анализа медианной сети гаплотипов очевидно, что сиги из водоемов бассейнов Белого моря, Балтийского моря, Ладожского озера и альпийских озер перемешаны друг с другом в значительной степени. В первой гаплогруппе основное место занимает звездообразная структура с центральным гаплотипом H_7 , включающим в себя сигов из альпийских озер (11), Ладожского озера (1) и Финского залива (1). Минорные гаплотипы принадлежат в основном сигам альпийских озер и восточной части Финского залива. Преобладание центрального гаплотипа в звездообразной структуре, которая имеет множество собственных минорных гаплотипов, предполагает, что он с высокой вероятностью является предковым. Отчетливая «звездообразная» структура сети характерна для популяций, прошедших в прошлом через бутылочное горлышко с последующей быстрой экспансией [20]. Таким образом, присутствие в медианной сети звездообразной структуры с центральным гаплотипом H_7 и доминирование в нем австрийских сигов с высокой долей вероятности указывает на существование в Альпах древнего рефугиума, откуда шло расселение сигов, совпадавшее по времени с отступлением ледника последнего ледникового максимума, в том числе из региона, занятого нынешним Балтийским морем.

Наиболее часто встречающиеся гаплотипы H_1 и H_2 сигов из оз. Каменное удалены друг от друга на 5 или 6 замен, что в данной системе позволяет говорить об их относительной удаленности как друг от друга, так и от центрального гаплотипа H_7 . Притом связь гаплотипа H_1 с центральным гаплотипом H_7 является прямой, а гаплотипа H_2 с H_7 опосредованной.

Гаплотип H_1 в звездообразной структуре составлен сигами оз. Каменное (8) и Финского залива (1). Данная звездообразная структура имеет только один минорный гаплотип, принадлежащий сигу оз. Каменное. В звездообразную структуру с центральным гаплотипом H_2 входят сиги из Финского залива (8), Ладожского озера (1) и оз. Каменное (6). Отсутствие или малое количество минорных гаплотипов у гаплотипов H_1 и H_2 может подразумевать ранние этапы развития данных структур и значительное сокращение численности популяций – их носителей в недалеком прошлом.

Таким образом, характер построения медианной сети гаплотипов для исследованных популяций скорее подтверждает предположение о том, что в основе выделяемых экологических форм/подвидов в оз. Каменное лежат две филогенетические линии сигов, гибридизовавшиеся после

попадания в данный водоем. Косвенным образом справедливость этой гипотезы подтверждается при анализе генетических расстояний между исследованными популяциями: наибольшая удаленность наблюдается между основными гаплотипами сигов оз. Каменное ($\Phi_{HT} = 0,916$), в то время как связь обоих гаплотипов с центральным гаплотипом (H_7) несколько выше.

К гаплотипу H_1 относятся как малотычинковые сиги из оз. Каменное, так и среднетычинковый ($Sp. br = 33$) и условно среднетычинковые сиги ($Sp. br = 28, 29$) из того же озера. Данный факт позволяет предположить отсутствие генетических различий на исследованном уровне мтДНК между мало- и среднетычинковыми сигами из оз. Каменное в настоящее время.

В целом гаплогруппа I характеризуется сложной структурой гаплотипической сети, наличием большого числа звездообразных структур и альтернативных связей разной длины, которые возникают в результате обратных или параллельных мутаций, что приводит к образованию замкнутых циклов. 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. Характерно, что в пределах данной группы упорядоченность гаплотипов сигов из различных водоемов отсутствует, наблюдается их значительная перемещенность [22].

Гаплогруппа (II) состоит из акклиматизантов из Альпийских озер и сигов западной части Балтики. По всей видимости, эта гаплогруппа сигов представляет собой филетическую ветвь, альтернативную нативным сигам из Альп и Сибирским сигам [26]. Согласно проведенным ранее исследованиям, гаплотипы H_{17} и H_{19} из данной гаплогруппы принадлежат малотычинковому европейскому подвиду сига *Coregonus l. maraena* Bloch, акклиматизированному в австрийских озерах [29]. Популяция сигов западной Балтики из условного Атлантического рефугиума в ходе своего эволюционного развития, возможно, прошла через несколько фаз низкой численности, что привело в конечном итоге к фиксации одного-двух доминирующих гаплотипов. Данный факт подтверждается небольшим числом минорных гаплотипов и незначительной глубиной их дивергенции.

Как показали тесты AMOWA, объединение популяций в региональные группы, основанное исключительно на географическом признаке, необоснованно, поскольку в пределах одного водно-

го бассейна рецентные популяции неоднородны и представляют собой смесь сигов – дериватов разных эволюционных линий. Анализ общего генетического разнообразия по уровням популяционной иерархии, подразделенным на основании полученной ранее медианной сети гаплотипов, показал, что внутрипопуляционное разнообразие (57 %) несколько выше, чем разнообразие между регионами (43 %). Это позволяет предполагать вторичную интродукцию сигов, которая имела место в исследованном регионе в прошлом. Данное предположение подтверждается изменением значений генетического разнообразия по уровням иерархии при введении виртуальных популяций.

Несмотря на существенную интровергессивную гибридизацию потомков смежных приледниковых рас, происходившую преимущественно при переходе к голоцену, проведенное ранее генотипирование рецентных популяций по набору изоферментных локусов позволило определить приблизительные границы расселения сигов, происходящих из наиболее значительных приледниковых рефугиумов на территории от Финского залива Балтийского моря на западе до р. Печоры на востоке [18]. Так, существенный вклад в становление популяций сигов, обитающих в водоемах бассейнов юго-восточных частей Белого и Баренцева моря, внесла эволюционная линия, изначально происходящая из приледникового озера Коми, возраст которого по геохронологической шкале датируется 80–90 т. л., что соответствует стадии зырянского оледенения. Влияние этой эволюционной линии, в наиболее мощном виде представленной в рецентных популяциях Зимнего, Летнего и Мезенского берегов Белого моря, постепенно угасает при продвижении к периферии: на востоке в районе р. Печоры происходит ее смешение с западно-сибирской линией сига, проникновение которой из-за Урала могло произойти по осушенным шельфовым районам юго-восточной части Баренцева моря уже в стадию каргинского оледенения (около 60 т. л. н.), на западе в районе Кандалакшского залива Белого моря влияние приледниковой расы древнего озера Коми минимально, а в популяциях Карельского берега Белого моря эта раса замещается потомками сигов, расселившихся на эти территории из Ботнического залива Балтийского моря во второй половине преобреала (9,5–9,2 т. л. н.) [18]. К югу от Белого моря – в Онежском озере, сток из которого в разные этапы перехода плейстоцена в голоцен последовательно открывался в древний Ладожско-Балтийский бассейн (12,4–12,3 т. л. н.), затем через

Сегозеро и Выгозеро в Белое море (11,3 т. л. н.) и снова в Ладогу через р. Свирь (10,2–9,5 т. л. н.) [7], также не обнаруживается связь ныне обитающих в озере сигов с предковыми сигами из приледникового озера Коми [34]. Две качественно различающиеся по происхождению группы сига в водоемах Севера России были ранее выделены и на основании анализа фрагмента mtДНК [2], причем территориальные границы их расселения в значительной степени повторяют контуры регионов, намеченные по данным аллозимного анализа.

Сравнительно быстрое расселение дискретных филогенетических линий сигов из приледниковых рефугиумов в конце четвертичного периода привело к симпатрическому сосуществованию в водоемах Северной Европы большого количества экологических форм, хорошо различающихся по числу жаберных тычинок. Если в крупных водоемах (например, озера Ладожское, Онежское, Венерн) данные экологические формы смогли закрепиться и сохраняться на протяжении сравнительно длительного времени, то в малых водоемах их число сокращалось, пока не пришло в соответствие с числом экологических ниш, предоставляемых конкретным водоемом. В настоящее время данный процесс приобрел новое ускорение, что связано главным образом с утратой определенных экологических ниш водоемов в результате хозяйственной деятельности человека.

Таким образом, с учетом результатов настоящего исследования и данных предыдущих генетических работ с большой долей вероятности можно предполагать, что сиги из оз. Каменное при своем становлении не испытали прямого влияния со стороны альпийской приледниковой расы сига в последнюю волну расселения, хотя и имеют с ней общее происхождение. Наиболее вероятный источник появления сигов в озерно-речной системе оз. Каменное – дериваты двух приледниковых рас сига, обитавших на территории, занимаемой современным Балтийским морем и в смежных областях. Для выяснения степени родства сигов оз. Каменное с расположенными к востоку популяциями – дериватами приледниковой расы из оз. Коми потребуется привлечение дополнительного материала по сигам из водоемов Белого и юго-восточной части Баренцева морей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время в системе оз. Каменное обитают мало- и среднетычинковые сиги. Малотычинковая форма численно преобладает над среднетычинковой.

Результаты филогеографического исследования сигов оз. Каменное и ряда популяций бассейна Балтики и Центральной Европы с применением анализа белокодирующего гена ND1 mtДНК показали, что в процессе расселения сигов по акваториям Белого и Балтийского морей в постледниковую эпоху происходила значительная гибридизация между ними. В результате этого процесса гаплотипы, первоначально принадлежавшие дискретным, географически обособленным формам/видам, оказались сильно перемешаны.

Появление сигов в озерно-речной системе оз. Каменное, по всей вероятности, связано с колонизацией водоема потомками, по крайней мере, двух приледниковых рас, обитавших в бассейне современного Балтийского моря (возможно, и Белого моря) и отличных от центрально-европейской расы сига из района Альп. В период заселения оз. Каменное это были сиги, несущие гаплотипы H_1 и H_2. Данные гаплотипы могли происходить из двух смежных приледниковых рефугиумов или существовать в одном водоеме еще до начала отступления последнего ледника. В случае реализации данного сценария отсутствие или низкое число минорных гаплотипов в H_1 и H_2, равно как и низкие значения генетических параметров у сигов оз. Каменное, могут свидетельствовать о недавнем существенном сокращении численности (бутылочное горлышко) обеих филогенетических линий сигов. Против симпатрического сценария видеообразования сигов в оз. Каменное могут выступать и такие аргументы, как сравнительная молодость данного водоема, наличие у сигов из системы оз. Каменное двух центральных гаплотипов, генетически достаточно удаленных друг от друга, отсутствие или небольшое количество минорных гаплотипов. Таким образом, разнотычинковые сиги оз. Каменное представляют собой частный случай образования экологических форм/подвидов сиговых рыб в результате встречного расселения [11], что было подтверждено ранее исследованиями других видов сиговых рыб из водоемов Европы и Сибири с применением генетических методов [24], [17], [19], [33].

* Финансовое обеспечение исследований частично осуществлялось за счет средств грантов РFFI № 16-04-01708 «Видовой состав и дифференциация *Coregonus lavaretus sensu lato* в водоемах Сибири. Современная морфо-генетическая дифференциация и филогения сиговых рыб как результат вторичной интегрградации», № 16-04-00650 «Морфофункциональная организация мезонефроса лососеобразных», программы Президиума РАН № 21 «Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга» (проект № 0221-2015-0003).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Боровикова Е. А., Гордон Н. Ю., Политов Д. В. Генетическая дифференциация популяций сигов бассейна Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. С. 62–66.
2. Боровикова Е. А., Махров А. А. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*, *Coregonidae*, *Osteichthyes*) Европы. Генетический подход // Успехи современной биологии. 2009. Т. 129. № 1. С. 58–66.
3. Бочкарёв Н. А., Зуйкова Е. И. Морфобиологическая и экологическая дифференциация симпатрических сигов рода *Coregonus* из Телецкого озера // Зоологический журнал. 2006. № 8. С. 950–958.
4. Бочкарёв Н. А., Зуйкова Е. И. Популяционная структура сига-пижьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, *Coregonidae*) в озерах Тоджинской котловины и в верхнем течении реки Большой Енисей (Республика Тыва) // Зоологический журнал. 2009. Т. 88. № 1. С. 47–60.
5. Бочкарёв Н. А., Зуйкова Е. И. Популяционная структура и возможные пути дифференциации сига-пижьяна (*Coregonus lavaretus pidschian*, *Coregonidae*) в Додотских озерах Тоджинской котловины // Сибирский экологический журнал. 2010. № 1. С. 41–55.
6. Величко А. А., Фаустова М. А. Реконструкции последнего позднеплейстоценового оледенения северного полушария (18–20 тыс. лет назад) // Доклады Академии наук СССР. 1989. Т. 309. № 6. С. 1465–1468.
7. Веселов А. Е., Демидов И. Н., Пример К. Р., Лумме Я. И. Формирование в приледниковых водоемах восточной Фенноскандии путей расселения атлантического лосося // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов. Т. 1. М.: АКВАРОС, 2011. С. 113–117.
8. Ильмас Н. В., Стерлигова О. П. Рыбное население // Биота северных озер в условиях антропогенного воздействия. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. С. 21–26.
9. Лазаревская Н. М., Попенко Л. К. Озера бассейна р. Каменной – Каменное, Лувозеро, Кимасозеро и Нюк // Труды Карельского филиала АН СССР. Вып. XVIII. Материалы по гидрологии (лимнология) Карелии. Петрозаводск: Государственное издательство Карельской АССР, 1958. С. 66–113.
10. Литинская К. Д. Режим уровней воды озер и водохранилищ Карелии. Л.: Наука, 1976. 146 с.
11. Мамонтов А. М. Ледниковые периоды и формообразования у реликтовых сиговых рыб в водоемах юга Сибири // Вопросы ресурсоведения, ресурсоиспользования, экологии и охраны. Ч. 5. Якутск: Якутский гос. ун-т, 2000. С. 127–146.
12. Первозванский В. Я. Сиги *Coregonus lavaretus* (L.) водоемов системы р. Каменной // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1983. С. 42–74.
13. Первозванский В. Я. Рыбы водоемов Костомукшского железнорудного месторождения (экология, воспроизводство, использование). Петрозаводск: Карелия, 1986. 216 с.
14. Правдин И. Ф. Сиги озерной области СССР // Изв. ВНИОРХ. 1931. Т. 12. Вып. 1. С. 166–235.
15. Правдин И. Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 324 с.
16. Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
17. Сенде́к Д. С. Внутривидовые родственные связи обыкновенного сига *Coregonus lavaretus* L. и европейской ряпушки *Coregonus albula* L. из российской части Финского залива и крупнейших озер бассейна восточной Балтики // Океанология. 2012. Т. 52. № 6. С. 857–863.
18. Сенде́к Д. С., Новоселов А. П., Студенов И. И., Гуричев П. А. Филогенетические связи популяций обыкновенного сига (*Coregonus lavaretus* L.) из водоемов бассейна Белого моря // Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. С. 135–147.
19. Сенде́к Д. С., Иванов Е. В. Генетическая дифференциация ледовитоморского пижьяна из крупных рек Якутии // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб: Материалы восьмого международного научно-производственного совещания. Тюмень: Госрыбцентр, 2013. С. 194–199.
20. Avise J. C. Phylogeography. The history and formation of species. Cambridge, Massachusetts, 2000. 447 p.
21. Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Molecular Biology and Evolution. 1999. Vol. 16. P. 37–48.
22. Bernatchez L., Dodson J. J. Phylogenetic relationships among palearctic and nearctic whitefish (*Coregonus* sp.) populations as revealed by mitochondrial DNA variation // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. Vol. 51. P. 240–251.
23. Bochkarev N. A., Zuykova E. I., Katokhin A. V. Morphology and mitochondrial DNA variation of the Siberian whitefish *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) in the upstream water bodies of the Ob and Yenisei Rivers // Evol. Ecol. 2011. Vol. 25. P. 557–572.
24. Bochkarev N. A., Zuykova E. I., Abramov S. A. et al. Morphological, biological and mtDNA sequences variation of coregonid species from the Baunt Lake system (the Vitim River basin) // Advances in Limnology. 2013. Vol. 64. P. 257–277.
25. Hemberg K.-J. M. A systematic and zoogeographic study of some North European Coregonids // Biology of Coregonid fishes. Univ. Manitoba Press, Winnipeg, 1970. P. 219–250.
26. Jacobsen M. W., Hansen M. M., Orlandi L., Bekkevold D., Bernatchez L., Willerslev E., Gilbert T. P. Mitogenome sequencing reveals shallow evolutionary histories and recent divergence time between morphologically and ecologically distinct European whitefish (*Coregonus* spp.) // Molecular Ecology. 2012. Vol. 21. P. 2727–2742.
27. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. Vol. 25. P. 1451–1452.
28. Mangerud J., Jakobsson M., Alexander H., Astakhov V., Clarke G. K. C., Henriksen M. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation // Quat. Sci. Rev. 2004. Vol. 23 (11–13). P. 1313–1332.
29. Paminger-Lahneiner B., Weiß S., Winkler K. A., Wanzenböck J. Composition of native and introduced mtDNA lineages in *Coregonus* sp. in two Austrian lakes: evidence for spatio-temporal segregation of larvae? // Hydrobiologia. 2009. Vol. 632 (1). P. 167–175.
30. Peakall R., Smouse P. E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update // Bioinformatics. 2012. Vol. 28(19). P. 2537–2539.

31. Politov D. V., Bickham J. W., Patton J. C. Molecular phylogeography of Palearctic and Nearctic ciscoes // Ann. Zool. Fennici. 2004. Vol. 10. P. 13–23.
32. Sambrook J., Fritsch E. F., Maniatis T. Molecular cloning a laboratory manual. 2nd edn. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1989. P. 1–2344.
33. Sendek D. S. Electrophoretic studies of Coregonid fishes from across Russia // Biology and Management of Coregonid Fishes—1999 // Adv. Limn. 2002. Vol. 57. P. 35–55.
34. 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. Vol. 41. P. 25–39.
35. Sendek D. S., Novoselov A. P., Stedenev I. I., Gurichev P. A. The origin of coregonid fishes of the White Sea Kuloi Plateau // Proceedings of the 10-th International Symposium on the Biology and Management of Coregonid Fishes – 2008 // Adv. Limn. 2012. Vol. 63. P. 209–227.
36. Svärdson G. Postglacial dispersal and reticulate evolution of Nordic Coregonids // Nordic J. Freshw. Res. 1998. Vol. 74. P. 3–32.
37. Svendsen J. I., Alexander H., Astakhov V. I., Demidov I., Dowdeswell J. A., Funder S., et al. Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia // Quatern. Sci. Rev. 2004. Vol. 23. P. 1229–1271.

Il'mast N. V., Institute of Biology Karelian Research Centre of the RAS (Petrozavodsk, Russian Federation)
Sendek D. S., State Research Institute on Lake and River Fisheries (St. Petersburg, Russian Federation)
Titov S. F., State Research Institute on Lake and River Fisheries (St. Petersburg, Russian Federation)
Abramov S. A., Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS (Novosibirsk, Russian Federation)
Zuykova E. I., Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS (Novosibirsk, Russian Federation)
Bochkarev N. A., Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS (Novosibirsk, Russian Federation)

ON THE DIFFERENTIATION OF THE ECOLOGICAL FORMS/SUBSPECIES OF THE WHITEFISH *COREGONUS LAVARETUS* FROM LAKE KAMENNOYE

Morphological and molecular genetic data on two ecological forms/subspecies of the whitefish *Coregonus lavaretus sensu lato* from Lake Kamennoye (Kem River basin of the White Sea) are reported. It is shown that the whitefish subspecies *C. lavaretus lavaretus* and *C. lavaretus mediospinatus* have dominantly retained their morphological and biological characteristics since the time they were first described and that the subspecies *C. lavaretus pallasi* does not occur in the lake at present. Analysis of the variability of the gene ND1 mtDNA has shown that the dominant haplotypes of both ecological forms/subspecies of the whitefish from Lake Kamennoye are fairly well-differentiated from each other and from the Alpine haplogroup of whitefish to which they originally belonged. Whitefish subspecies from Lake Kamennoye are even more isolated genetically from western Baltic Sea whitefish. The genetic data obtained suggest that three whitefish subspecies from the Kem River basin were formed by hybridization of two phylogenetic lines of whitefish which penetrated into the region from continental refugia after the last glacier retreat.

Key words: *Coregonus lavaretus* complex, Lake Kamennoye, White Sea, Gulf of Finland of the Baltic Sea, Lake Hallstättersee, Lake Traunsee introgression, secondary intergradation

REFERENCES

1. Borovikova E. A., Gordon N. Yu., Politov D. V. Genetic differentiation of whitefish populations of the White Sea basin [Geneticheskaya differentsiatsiya populatsiy sigov basseyna Belogo morya]. *Problemy izucheniya, ratsional'nogo ispol'zovaniya i okhrany resursov Belogo morya*. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 2005. P. 62–66.
2. Borovikova E. A., Makarov A. A. Systematic position and origin of the whitefish (*Coregonus*, Coregonidae, Osteichthyes) in Europe. The genetic approach [Sistematische polozhenie i proiskhozdenie sigov (*Coregonus*, Coregonidae, Osteichthyes) Evropy. Geneticheskiy podkhod]. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 2009. Vol. 129. № 1. P. 58–66.
3. Bochkarev N. A., Zuykova E. I. Morphological and ecological differentiation of sympatric whitefish of *Coregonus* species in Lake Teletskoe [Morfobiologicheskaya i ekologicheskaya differentsiatsiya simpatricheskikh sigov roda *Coregonus* iz Teletskogo ozera]. *Zoologicheskiy zurnal* [Russian Journal of Zoology]. 2006. № 8. P. 950–958.
4. Bochkarev N. A., Zuykova E. I. Population structure of pidschian whitefish (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) in the Todzha lakes basin and in the upper part of the Big Yenisei river (Republic of Tuva) [Populyatsionnaya struktura siga-pyzh'yana (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) v ozerakh Todzhinskoy kotloviny i v verkhnem techenii reki Bol'shoy Enisey (Respublika Tyva)]. *Zoologicheskiy zurnal* [Russian Journal of Zoology]. 2009. Vol. 88. № 1. P. 47–60.
5. Bochkarev N. A., Zuykova E. I. Population structure and possible differentiation of pidschian whitefish (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) in the Dodotskinskoe lakes of the Todzha basin [Populyatsionnaya struktura i vozmozhnye puti differentsiatsii siga-pyzh'yana (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) v Dodotskikh ozerakh Todzhinskoy kotloviny]. *Sibirskiy ekologicheskiy zurnal* [Contemporary Problems of Ecology]. 2010. № 1. P. 41–55.
6. Velichko A. A., Faustova M. A. Reconstruction after the last Pleistocene glaciation of the northern hemisphere (18–20 thous. years ago) [Rekonstruktsii poslednego pozdnepleystotsenovogo oledeneniya severnogo polushariya (18–20 tysach let nazad)]. *Doklady Akademii nauk SSSR*. 1989. Vol. 309. № 6. P. 1465–1468.
7. Veselov A. E., Demidov I. N., Primor K. R., Lumm Ya. I. Formation of Atlantic salmon resettlement pathways in the glacial water bodies of the eastern Fennoscandia [Formirovanie v prilednikovykh vodoemakh vostochnoy Fennoskandii putey rasseleniya atlanticheskogo lososya]. *Sovremennoe sostoyanie bioresursov vnutrennikh vodoemov*. Vol. 1. Moscow, AKVAROS Publ., 2011. P. 113–117.
8. Il'mast N. V., Sterligova O. P. Ichthyofauna [Rybnoe naselenie]. *Biota severnykh ozer v usloviyah antropogennogo vozdeystviya*. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 2012. P. 21–26.

9. Lazarevskaya N. M., Popenko L. K. Lakes of the Kamennaya river basin – Kamennoe, Luvozero, Kimasozero and Nyuk [Ozera basseyina reki Kamennoy – Kamennoe, Luvozero, Kimasozero i Nyuk]. *Trudy Karel'skogo filiala AN SSSR*. Issue XVIII. Petrozavodsk, Gos. izd-vo Karel'skoy ASSR Publ., 1958. P. 66–113.
10. Litinskaya K. D. *Rezhim urovney vody ozer i vodokhranilishch Karelii* [Water level regime of lakes and reservoirs of Karelia]. Leningrad, Nauka Publ., 1976. 146 p.
11. Mamontov A. M. Glacial periods and morphogenesis in relict whitefish in the waters of south Siberia [Lednikovye periody i formoobrazovaniya u reliktovykh sigovykh ryb v vodoemakh yuga Sibiri]. *Voprosy resursovedeniya, resursoispol'zovaniya, ekologii i okhrany*. Part 5. Yakutsk, Yakutskiy gos. un-t Publ., 2000. P. 127–146.
12. Pervozvanskiy V. Ya. Whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) of the water bodies of the Kamennaya river system [Sigi *Coregonus lavaretus* (L.) vodoemov sistemy reki Kamennaya]. *Lososevye (Salmonidae) Karelii*. Petrozavodsk, Karel'skiy filial AN SSSR Publ., 1983. P. 42–74.
13. Pervozvanskiy V. Ya. *Ryby vodoemov rayona Kostomukshskogo zhelezorudnogo mestorozhdeniya (ekologiya, vosproizvodstvo, ispol'zovaniye)* [Fish of water bodies of the area of Kostomuksha iron ore deposit (ecology, reproduction, use)]. Petrozavodsk, Kareliya Publ., 1986. 216 p.
14. Pravdin I. F. Whitefish in lake regions of the USSR [Sigi ozernoy oblasti SSSR]. *Izvestiya VNIO RH*. 1931. Vol. 12. Issue 1. P. 166–235.
15. Pravdin I. F. *Sigi vodoemov Karelo-Finskoj SSR* [Whitefish in waterbodies of Karelo-Finnish SSR]. Moscow, Leningrad, Izd-vo AN SSSR, 1954. 324 p.
16. Reshetnikov Yu. S. *Ekologiya i sistematika sigovykh ryb* [Ecology and systematics of whitefish]. Moscow, 1980. 301 p.
17. Sendek D. S. Intraspecific relations of whitefish *Coregonus lavaretus* L. and European vendace *Coregonus albula* L. from the Russian part of the Gulf of Finland and the largest lakes in the eastern Baltic Basin [Vnutrividovye rodstvennye svyazi obyknovenного сига *Coregonus lavaretus* L. i evropeyskoy ryapushki *Coregonus albula* L. iz rossiyanskoy chasti Finskogo zaliva i krupneyshikh ozer basseyina vostochnoy Baltiki]. *Okeanologiya* [Oceanology]. 2012. Vol. 52. № 6. P. 857–863.
18. Sendek D. S., Novoselov A. P., Studenov I. I., Gurihev P. A. Phylogenetic relationships of populations of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) from the waterbodies of the White Sea basin [Filogeneticheskie svyazi populjatsiy obyknovenного сига (*Coregonus lavaretus* L.) iz vodoemov basseyina Belogo morya]. *Lososevidnye ryby Vostochnoy Fennoscandii*. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 2005. P. 135–147.
19. Sendek D. S., Ivanov E. V. Genetic differentiation of Arctic Ocean pidschian whitefish from the major rivers of Yakutia [Geneticheskaya differentsiatsiya ledovitomorskogo pyzh'yanu iz krupnykh rek Yakutii]. *Biologiya, biotekhnika razvedeniya i sostoyanie zapasov sigovykh ryb*. Tyumen, Gosrybtsentr Publ., 2013. P. 194–199.
20. Avise J. C. Phylogeography. The history and formation of species. Cambridge, Massachusetts, 2000. 447 p.
21. Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Molecular Biology and Evolution. 1999. Vol. 16. P. 37–48.
22. Bernatchez L., Dodson J. J. Phylogenetic relationships among palearctic and nearctic whitefish (*Coregonus* sp.) populations as revealed by mitochondrial DNA variation // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. Vol. 51. P. 240–251.
23. Bochkarev N. A., Zuykova E. I., Katokhin A. V. Morphology and mitochondrial DNA variation of the Siberian whitefish *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) in the upstream water bodies of the Ob and Yenisei Rivers // Evol. Ecol. 2011. Vol. 25. P. 557–572.
24. Bochkarev N. A., Zuykova E. I., Abramov S. A. et al. Morphological, biological and mtDNA sequences variation of coregonid species from the Baunt Lake system (the Vitim River basin) // Advances in Limnology. 2013. Vol. 64. P. 257–277.
25. Himborg K.-J. M. A systematic and zoogeographic study of some North European Coregonids // Biology of Coregonid fishes. Univ. Manitoba Press, Winnipeg, 1970. P. 219–250.
26. Jacobsen M. W., Hansen M. M., Orlando L., Bekkevold D., Bernatchez L., Willerslev E., Gilbert T. P. Mitogenome sequencing reveals shallow evolutionary histories and recent divergence time between morphologically and ecologically distinct European whitefish (*Coregonus* spp.) // Molecular Ecology. 2012. Vol. 21. P. 2727–2742.
27. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. Vol. 25. P. 1451–1452.
28. Mangerud J., Jakobsson M., Anderson H., Astakhov V., Clarke G. K. C., Henriksen M. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation // Quat. Sci. Rev. 2004. Vol. 23 (11–13). P. 1313–1332.
29. Paminger-Lahsteiner B., Weiß S., Winkler K. A., Wanzenböck J. Composition of native and introduced mtDNA lineages in *Coregonus* sp. in two Austrian lakes: evidence for spatio-temporal segregation of larvae? // Hydrobiologia. 2009. Vol. 632 (1). P. 167–175.
30. Peakall R., Smouse P. E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update // Bioinformatics. 2012. Vol. 28(19). P. 2537–2539.
31. Politov D. V., Bickham J. W., Patton J. C. Molecular phylogeography of Palearctic and Nearctic ciscoes // Ann. Zool. Fennici. 2004. Vol. 10. P. 13–23.
32. Sambrook J., Fritsch E. F., Maniatis T. Molecular cloning (a laboratory manual). 2nd ed. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1989. P. 1–2344.
33. Sendek D. S. Electrophoretic studies of Coregonid fishes from across Russia // Biology and Management of Coregonid Fishes—1999 // Adv. Limn. 2002. Vol. 57. P. 35–55.
34. 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. Vol. 41. P. 25–39.
35. Sendek D. S., Novoselov A. P., Studenov I. I., Gurihev P. A. The origin of coregonid fishes of the White Sea Kuloi Plateau // Proceedings of the 10-th International Symposium on the Biology and Management of Coregonid Fishes – 2008 // Adv. Limn. 2012. Vol. 63. P. 209–227.
36. Svärdson G. Postglacial dispersal and reticulate evolution of Nordic Coregonids // Nordic J. Freshw. Res. 1998. Vol. 74. P. 3–32.
37. Svendsen J. I., Anderson H., Astakhov V. I., Demidov I., Dowdeswell J. A., Under S. et al. Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia // Quatern. Sci. Rev. 2004. Vol. 23. P. 1229–1271.