

УДК 575.86: 574.9

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ СИГОВ (*Coregonus*, *Coregonidae*, *Osteichthyes*) ЕВРОПЫ. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОДХОД

© 2009 г. Е. А. Боровикова¹, А. А. Махров²¹ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Ярославская обл.² Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва

Проанализированы данные о кариологическом и молекулярно-генетическом разнообразии популяций сигов Европы. Сделан вывод, что в большинстве водоемов Европы исходно встречаются только два вида рода *Coregonus*: сиг (*C. lavaretus*) и европейская ряпушка (*C. albula*). Установлено, что для обоих видов очень характерно симпатрическое формообразование, причем морфологически сходные формы в разных водоемах обычно формируются независимо. Отмечено, что в Ирландии обитает также эндемик – поллан, близкий к омулю (*C. autumnalis*). На востоке Европы существует обширная переходная зона между европейской и сибирской ряпушками, что дает некоторые основания усомниться в принадлежности этих форм к разным видам. Не найдено генетических данных, которые подтвердили бы предположения о широком распространении в Европе других сибирских видов сигов – чира (*C. nasus*), муксуна (*C. muksun*), пеляди (*C. peled*).

ВВЕДЕНИЕ

Морфологические признаки, традиционно используемые в систематике сигов – весьма пластичны и сильно зависят от условий среды обитания [58, 59]. Начиная с середины XX века с развитием новых биологических методов – кариологических, биохимических, молекулярно-генетических – уровень ихтиологических исследований поднялся на новую качественную ступень.

Необходимо отметить, что для решения проблемы филогенетических взаимоотношений наиболее важны качественные, а не количественные данные о генетическом разнообразии изучаемых групп рыб. Используя качественные характеристики, как правило, можно четко ответить на вопрос о степени родства между группами [1].

ДАННЫЕ КАРИОЛОГИИ

Первоначально исследования хромосом проводили на развивающихся эмбрионах, без использования колхицина. Определение числа хромосом на таком материале затруднено и сопряжено с возможностью серьезных ошибок. Видимо, по-

добные ошибки имели место в ранних работах, где изучали сигов Швейцарии [50, 51], поскольку в более поздних исследованиях получены иные характеристики для кариотипов сигов этого региона [25, 42].

К настоящему времени исследован кариотип многих европейских популяций ряпушки (табл. 1) и сига (табл. 2). Как видно из данных табл. 1, 2, хромосомный анализ не дает оснований предполагать присутствия в изученных регионах каких-либо видов рода *Coregonus*, кроме сига и ряпушки. В частности, кариологические данные [54, 55] дают все основания отвергнуть предположение о присутствии в бассейне Балтики сибирского эндемика чира (*C. nasus*), поскольку этот вид сильно отличается от других сигов по числу хромосом.

Данные о хромосомном наборе пеляди (*C. peled*) противоречивы. Так, согласно Викторовскому [8] число хромосом у пеляди, как и у сига и ряпушки, равно 80. Однако в указанной работе использовался эмбриологический материал, на котором определение числа хромосом затруднительно (см. выше). Кроме того, Кайданова [12] и Цой с соавторами [24] приводят иные данные – число хромо-

Таблица 1. Характеристики кариотипов популяций ряпушек Европы

Водоем, регион	N	Ткань	2n	NF	Ссылка
озера Швеции		бластодиск	80		[72]
озеро Маларен (Швеция)	5	семенник, почка	(78) 80	96	[56]
озеро Саймаа (Финляндия)	11		80, 81	96, 97	[46]
озеро Укайель (Польша)	16	предпочка	80	96	[43]

Таблица 2. Характеристики кариотипов популяций сига Европы

Вид (согласно автору работы)	Водоем, страна	N	Ткань	2n	NF	Ссылка
<i>C. lavaretus baeri</i>			бластодиск	80		[65]
Несколько форм сига	Швеция		бластодиск	80		[72]
<i>C. fera</i> , <i>C. macrophthalmus</i>	озеро Невшаталь (Швейцария)		бластодиск	78		[25]
<i>C. lavaretus maraenoides</i>	Чудское озеро (граница России и Эстонии)		бластодиск	80		[14]
<i>C. lavaretus maraenoides</i>	Чудское озеро	8	соскобы с жаберных лепестков, почки, печень	80	102	[13]
<i>C. lavaretus maraenoides</i>	Чудское озеро	14	бластодиск, жаберные дуги, почки, печень	80	102	[19]
<i>C. lavaretus ludoga</i>	Ладожское озеро	19	бластодиск, жаберные дуги, почки, печень	80	98	[19]
Гибрид <i>C. lavaretus maraenoides</i> и <i>C. lavaretus ludoga</i>	озеро Севан (Армения)	36	бластодиск, жаберные дуги, почки, печень	80	100	[19]
<i>C. nasus sensu Svärdsön</i>	Аландские острова (Швеция)	1	культура лейкоцитов	80	100	[54]
Гибрид нескольких “видов” сига	озера Болсена, Браччиано (Италия)	11	жабры, почка, селезенка	80	98	[71]
<i>Coregonus lavaretus pidschian</i>	река Кереть (Белое море, Россия)	21	предпочка	80	98	[10]
<i>C. lavaretus</i>	бассейн озера Саймаа (Финляндия)	57	предпочка	80, 81	100, 101	[45, 47]
<i>C. lavaretus</i>	озеро Укайель (Польша)	15	почка	80, 81	100, 101	[47]
<i>C. lavaretus</i>	Померанский залив (Польша)	33	предпочка	80	100	[44]
<i>C. lavaretus</i>	Озера Брейнци, Тюн, Байл (Швейцария)	36	предпочка	80	100	[42]
<i>C. nasus</i>	Озеро Сторлайзан (Финляндия)		почка	80	92	[55]
<i>C. lavaretus</i>	Река Пайт, озеро Сильян (Финляндия)		почка	80	92, 98	[55]
<i>C. pidschian</i>	Озеро Ревзунда (Финляндия)		семенник	80	92, 98	[55]
<i>C. peled</i>	Озеро Хорнаван (Финляндия)		почка	80	92, 98	[55]

сом пеляди варьирует от 70 до 76, в среднем 74. Так как сведений о нахождении в Европе (за исключением крайнего северо-востока) популяций сига с таким хромосомным набором нет, присутствие нативных популяций пеляди в западно- и центрально-европейских водоемах сомнительно. Кариологические особенности ирландского эндемика поллана (*Coregonus autumnalis pollan* Thompson) не изучены.

В тоже время нельзя не заметить, что некоторый кариологический полиморфизм у сига и ряпушки Европы действительно имеет место, толь-

ко он носит, в основном, не межпопуляционный, а внутривидовой характер. Четкая межпопуляционная дифференциация в большинстве случаев отсутствует, и на основе данных по изменчивости кариотипов ясную картину филогенетических отношений внутри комплекса *Coregonus* нарисовать нельзя. Даже географически удаленные популяции сига и ряпушки часто имеют сходный или идентичный хромосомный набор, равный 80.

К тому же следует отметить, что различия между популяциями сига-лудог и чудского сига в

числе хромосомных плеч [19] не мешали этим двум формам образовать гибридную популяцию в озере Севан, где большинство особей имеют в настоящее время промежуточное значение данного признака [19, 20].

Межпопуляционные различия отмечены в исследованиях, где сравнивали сига карельской реки Кереть с сигом Сибири и Дальнего Востока [10]. Число хромосомных плеч у сига европейской популяции оказалось меньше, чем у сибирских и дальневосточных, однако обсуждение статуса азиатских популяций выходит за рамки нашей работы.

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ В РЕШЕНИИ ПРОБЛЕМ СИСТЕМАТИКИ СИГОВ

На наш взгляд, наиболее удобным молекулярно-генетическим маркером для решения проблемы филогенетических взаимоотношений сиговых является митохондриальная ДНК (мтДНК). Удобство ее использования связано с особенностями наследования: мтДНК передается по материнской линии и не рекомбинирует, поэтому мутации в ней накапливаются линейно. В связи с этим разнообразие мтДНК позволяет проследить пути расселения вида.

Видовой состав сигов Европы. При изучении генетической дифференциации сиговых рыб в разное время использовали самые разнообразные молекулярно-генетические методы: изучали кинетику реассоциации ДНК [11], полиморфизм белков [15, 23, 26, 28, 35, 62–64, 69, 70, 76–80], полиморфизм полноразмерных молекул мтДНК [27, 39, 60] и ее отдельных фрагментов – генов, кодирующих субъединицы 1 и 3 NADH-дегидрогеназного комплекса (ND-1 и ND-3 фрагменты) [38, 58, 62, 63], а также контрольный регион (control region, D-loop) [29–32, 66] и некоторые другие участки мтДНК [58].

Первым молекулярно-генетическим методом, который пытались использовать для выяснения филогенетических отношений внутри рода *Coregonus*, было изучение кинетики реассоциации однокитевых молекул ДНК. Метод был основан на том, что, при смешивании при высокой температуре одноцепочечной ДНК, полученной от рыб двух видов, в растворе по мере остывания могли образовываться гибридные двукитевые молекулы ДНК. Процент молекул, реассоциировавших при определенной температуре, регистрировали, и на основании этого делали выводы о степени генетического сходства между видами (чем больше сходство между последовательностями ДНК, тем выше температура, при которой возможна их реассоциация).

Однако следует заметить, что разрешающая способность данного метода совершенно недостаточна для выявления различий даже между такими видами, как чир, омуль и многотычинковый сиг озера Эннети (Финляндия), то есть видами, которые хорошо диагностируются и морфологическими, и разнообразными молекулярно-генетическими методами. Зарегистрированные генетические дистанции оказались в этом случае столь малы, что иногда были даже меньше, чем дистанции между сигом из разных озер [11]. Низкая разрешающая способность метода обусловлена тем, что он позволяет уверенно выявлять различия в повторяющихся некодирующих последовательностях генома, но при этом практически бесполезен при анализе различий между генами, которые имеют зачастую решающее значение.

Обращение к методам, позволяющим анализировать функционально значимые участки генома, позволило сделать более однозначные заключения по спорным вопросам филогении сиговых. Так, электрофоретические исследования белков показали, что по совокупности исследованных локусов поллан отличается как от *C. albula* и *C. lavaretus*, так и от их гибридов, но неотличим от *C. autumnalis* [36]. Оценка генетических дистанций между *C. autumnalis* поллан и другими сиговыми рыбами показала, что между полланом и омулем различия не превышают 0.01, в то время как между разными расами сигов Северной Америки порой достигают величин до 0.1 [28].

Наши собственные результаты (Д.В. Политов, Е.А. Боровикова, неопубликованные данные), полученные при изучении полиморфизма мтДНК, подтверждают вывод о близости поллана к омулю и не позволяют отождествить его с сигом. Таким образом, на сегодняшний день представляется наиболее вероятным, что поллан произошел от омуля Сибири или от близких форм из Северной Америки. (По современным данным, вселение из Северной Америки в самое дело имело место для некоторых видов гидробионтов Европы [9, 16].)

На основании сравнительного анализа первичных последовательностей контрольного региона мтДНК сделан вывод о том, что крупная ряпушка Ладожского озера близка к эндемичному виду *C. artedii* из Северной Америки, а также к омулю, отличаясь тем самым от европейской ряпушки из других популяций [31].

Следует, однако, обратить внимание, что в данной работе исследована только одна особь ряпушки, причем не из числа рыб, обитающих непосредственно в Ладожском озере. В работе был изучен коллекционный экземпляр ряпушки, отловленный в одном из озер Польши, куда пытались интродуцировать ладожского рипуса. Таким образом, вывод, сделанный в работе, ни в коем

случае нельзя считать окончательным. Он требует тщательной проверки на материале исходной популяции.

Наличие в Европе нативных популяций пеляди (*C. peled*), существование которых предполагал Свардсон [74, 75], молекулярно-генетические методы не подтвердили. Популяции сиговых рыб, которые данный автор относил на основании морфологических особенностей к виду *C. peled*, оказались популяциями сига. Хотя в ряде европейских стран популяции пеляди действительно существуют, все они – интродуцированные [48, 60, 77].

Что касается присутствия в водоемах Европы муксуна (*C. muksun*), то молекулярными методами эту гипотезу в настоящее время не удастся ни подтвердить, ни опровергнуть. Дело в том, что обнаружить белковые маркеры или характерные особенности мтДНК, которые позволили бы надежно отличать *C. muksun* от *C. lavaretus* до сих пор не удалось, несмотря на то, что был изучен обширный материал по сигам как Европы, так и Сибири [63, 64, Политов Д.В. и др., неопубл. данные].

Coregonus lavaretus complex. Европейский сиг, как оказалось, имеет долгую эволюционную историю. Так, в Польше были обнаружены останки рыбьих позвонков, имеющие возраст 500 000 лет, и как показал анализ ДНК, они принадлежали сигу [31].

Изучение полиморфизма мтДНК позволило получить ряд данных о происхождении сига Европы и филогенетических взаимоотношениях между его популяциями. Молекулярно-генетический метод, основанный на полиморфизме длин рестриктных фрагментов (ПДРФ-анализ), позволяет диагностировать даже однонуклеотидные изменения на очень коротких (обычно четыре–шесть нуклеотидов) участках ДНК, где расположены сайты узнавания для эндонуклеаз рестрикции (рестриктаз), а потому разрешающая способность данного метода довольно высока. Применение ПДРФ-анализа к тотальной мтДНК позволило выявить наличие в Европе двух независимых филогенетических линий сига, одна из которых – общая с сигом района Берингова пролива [27].

Существование на территории Европы группировок сига различного происхождения подтвердилось и при изучении первичных последовательностей двух фрагментов мтДНК (ND-3-фрагмента и части гена цитохромоксидазы В) [58]. Представители первой группы (североевропейской), как оказалось, обитают на территории от Кольского полуострова до Балтийского моря, встречаются в Дании и Альпийском регионе. Гаплотипы мтДНК, характерные для сига данной группы, распространены от реки Юкон (Аляска) до Альп. Тем не менее, данная филогенетическая

линия неоднородна: наряду с широко распространенными, в популяциях обычно присутствуют и редкие гаплотипы, характерные для какой-то отдельной локальности. Гаплотипы южноевропейской группы распространены главным образом в южной Скандинавии и центральном Альпийском регионе. Третья группа гаплотипов наиболее характерна для сига Сибири [58].

Пути заселения сигом Европейского Севера России пока недостаточно ясны. Результаты изучения разнообразия аллозимов [22, 70] и участка мтДНК, кодирующего ген *ND-1* [6, Боровикова и др., неопубл. данные], позволили выявить в этом регионе две качественно различающиеся группы сига. Одна широко распространена в бассейне Северного Ледовитого океана, другая встречается в бассейнах Онежского и Ладожского озер, а также в западной части бассейна Белого моря.

На основе этих данных высказано предположение [6, 22] о вселении сига в западную часть бассейна Белого моря из бассейна Балтики. (Отметим, что аналогичная гипотеза уже была выдвинута на основе сравнения морфологии сига двух этих регионов [18].) Вторая группа сига происходит, видимо, из другого ледникового рефугиума, располагавшегося на востоке Европы [6, 70].

Следует отметить, что популяции сига из разных водоемов Европы, которые относятся к одной филогенетической линии, значительно различаются по числу жаберных тычинок [22, 58].

Необходимо отметить также, что даже тонкие методы генетического анализа не позволили обнаружить никаких существенных генетических различий между *C. lavaretus* и длиннорылым сигом из бассейна Северного моря [38], которого считали эндемичным видом *C. oxuhyinchus* [37].

Для симпатрических групп сига, в том числе и сильно отличающихся морфологически, характерна низкая генетическая дифференциация. Это показано для популяций целого ряда озер Европы: Саймаа [41], Констанц [53, и ссылки в этой работе], Мондзее [52], Байл [42], других озер Альп [34], Ладожского озера [70]. Между тем, многие из упомянутых форм были описаны как эндемичные виды [3, 49].

Особо важные результаты получены в ходе масштабных комплексных исследований симпатрических популяций сига озер Норвегии [57–59]. Эти исследования убедительно доказали, что во многих озерах формы, различающиеся числом тычинок, генетически ближе друг к другу, чем к сигу из других озер. Это означает, что в данных водоемах имел место процесс симпатрического формообразования. Исследователи допускают, что в озере Фемунд процессу формообразования предшествовала гибридизация разных филогенетических линий сига, но доказано, что процесс формообразования происходил уже в гомогенной

популяции [58]. При этом важно отметить, что формы из озера Фемунд рассматривались Свардсоном [73] как разные виды.

Не исключено, конечно, что в отдельных случаях после вселения в водоем двух разных филогенетических линий сига некоторый уровень репродуктивной изоляции между ними сохраняется. Возможно, так возникли морфологически и генетически различающиеся формы сига в Мегорских озерах, принадлежащих к бассейну Белого моря. Но даже в этом случае интрогрессия генов между формами прослеживается [22].

В целом, результаты многочисленных исследований показывают, что различные популяции сига, отличающиеся друг от друга морфологическими и экологическими характеристиками, в том числе обитающие симпатрически, обычно являются результатом адаптивного формообразования внутри одной филогенетической линии. Таким образом, исследователи-генетики приходят к выводу, что основным механизмом происхождения разных форм сигов следует считать параллельную эволюцию в сходных экологических нишах разных водоемов.

Coregonus albula complex. В ходе изучения генетического полиморфизма у европейской и сибирской ряпушек было предложено несколько аллозимных маркеров [21, 28, 61, 62, 64, 69], которые, с точки зрения авторов, позволяют отличать европейскую ряпушку от сибирской по частотам встречаемости характерных аллелей или гаплотипов.

Однако, качественные различия между ряпушками Европы и Сибири выявлены только по присутствию или отсутствию некоторых аллелей локусов креатинкиназы *СК-1,2** [61]. Последующее детальное изучение этих локусов позволило подтвердить существование гибридных (точнее, генетически промежуточных) популяций *Coregonus albula* и *C. sardinella* в районе р. Печоры [21, 69]. Кроме того, высокие частоты “сибирских” аллелей *СК-1,2** выявлены в популяциях *C. albula* озер Белое и Водлозеро [4, 17].

В то же время, в последние годы стали возникать некоторые сомнения в том, что аллели *СК-1,2** позволяют различать виды абсолютно надежно. Так, оказалось, что в популяциях *C. sardinella* рек Анадырь и Чаун высоки частоты “медленного” аллеля *СК-1,2**, который, судя по фореграммам, очень сходен или идентичен по подвижности аллелю, характерному для европейской ряпушки [9]. Кроме того, аллель, характерный для ряпушек Европы, встречается и в популяциях *C. sardinella* из Северной Америки [2].

Альтернативная гипотеза о причинах распространения различных аллелей креатинкиназы в разных регионах может заключаться в том, что характерные варианты белка имеют адаптивное

значение. Ведь креатинкиназа – один из основных ферментов, регулирующих метаболизм в мышцах, а сибирская и европейская ряпушки обитают в условиях, требующих разной мышечной активности. Прямых данных, которые свидетельствовали бы об отборе в пользу того или иного аллеля креатинкиназы в определенных условиях среды пока нет, однако такую возможность необходимо учитывать при трактовке данных, касающихся распространения аллелей данного фермента.

Подобное предположение высказывалось также и в отношении другого локуса – лактатдегидрогеназы (*Ldh*). Так, возможность влияния отбора на изменение частот аллелей локуса *Ldh* отмечена в работе [81]. В частности, популяция интродуцированной ряпушки в озере Осенсьоем спустя 92 года после вселения в водоем уже весьма значительно отличалась от донорной популяции оз. Мьоза по частотам аллелей *Ldh*. Вероятно, наиболее сильное влияние на изменение в частотах аллелей рассматриваемого локуса оказывает температура воды, при которой происходит эмбриональное развитие ряпушки [81].

Исследование полиморфизма митохондриальной ДНК также пока не выявило четких маркеров для дифференциации двух видов ряпушек. Описаны различия по первичной последовательности контрольного региона и фрагмента *ND-3* мтДНК между сибирской ряпушкой Северной Америки и ряпушкой Европы. Однако, в популяции ряпушки из озера Брейтер Лужин (бассейн Северного моря, Германия) наряду с последовательностями, типичными для других европейских популяций, присутствуют и такие, которые имеют больше сходства с последовательностями сибирской ряпушки из Северной Америки [67, 68].

Многолетние исследования фрагмента *ND-1* мтДНК методом ПДРФ-анализа [4, 5, 7, 63] не позволили выявить маркеров, которые однозначно разделяли бы два вида ряпушек. При анализе первичной последовательности двух наиболее вариабельных участков гена *ND-1* мтДНК сибирской и европейской ряпушек (в сумме более 1000 нуклеотидов) нам также не удалось обнаружить каких-либо замен, вставок или делеций, которые были бы характерны только для одного вида [Боровикова и др., неопубликованные данные]. Методом ПДРФ-анализа было обнаружено, однако, что в каждой исследованной локальности, наряду с общим, широко распространенным, обычно присутствует какой-либо уникальный гаплотип мтДНК. В популяции Водлозера обнаружен гаплотип, сходный с характерным для сибирской ряпушки [7].

Особенности геногеографии евразийских ряпушек, наряду с особенностями их морфологии, позволяют выдвинуть две гипотезы для объяснения всей совокупности имеющихся данных. С од-

ной стороны, можно предположить, что на европейском Севере России существует обширная зона гибридизации двух видов. С другой стороны, низкий уровень генетических различий между ряпушками Европы и Сибири можно рассматривать в рамках представления об одном широко распространенном виде. Наблюдаемая дифференциация популяций ряпушки связана в этом случае с особенностями расселения вида с востока на запад. Однако в любом случае неясным остается вопрос о происхождении некоторых популяций ряпушки Германии, имеющих генетические отличия от других популяций ряпушки Западной Европы.

В целом же, ответ на вопрос о том, являются ли сибирская и европейская ряпушки самостоятельными видами, можно будет получить в ходе массового изучения вариабельных последовательностей, в первую очередь, митохондриального генома. Если окажется, что последовательности, соответствующие наиболее общему гаплотипу мтДНК (выявленному методом ПДРФ-анализа), имеют полностью идентичную последовательность нуклеотидов у ряпушек из разных локальностей, это послужит сильным аргументом в пользу объединения *C. albula* и *C. sardinella* в один вид. С другой стороны, в ходе этого исследования могут быть обнаружены генетические особенности, позволяющие однозначно различать два вида ряпушек.

Если окажется, что *C. albula* и *C. sardinella* генетически самостоятельны, логично предположить, что заселение Европы ряпушкой представляло собой довольно сложный и длительный процесс, вселение происходило несколько раз. Ведь даже популяции, относящиеся, без всякого сомнения, к европейской ряпушке, имеют достаточно сложную историю. О присутствии на территории Европы ряпушек, происходящих, по крайней мере, от двух потоков вселения, свидетельствуют результаты ПДРФ-анализа мтДНК *C. albula* озер Польши: здесь выявлено две группы популяций, имеющих разное происхождение [33].

Что же касается вопроса о том, как возникли разные формы ряпушки, симпатрично обитающие в одном водоеме, то к настоящему времени накопилось достаточно данных, которые свидетельствуют о том, что, как и в случае сига, в каждом озере формообразование происходило независимо. Доказано, например, независимое происхождение весеннерестующих популяций ряпушки в ряде европейских озер [67, 68, 79], а также в одном из озер Канады [40]: при сравнении генетической дифференциации симпатричных и аллопатричных популяций оказалось, что популяции из разных водоемов отличаются друг от друга сильнее, чем популяции весенне- и осеннерестующей ряпушки одного озера. Таким образом, гипотеза о монофилетичном происхождении и видовом статусе весеннерестующих ряпушек не подтвердилась.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Видовой состав сигов Европы. На основании всей совокупности данных по морфологии, физиологии и генетике сигов, накопившихся к настоящему времени, можно констатировать, что в большинстве водоемов Европы исходно встречаются только два вида рода *Coregonus*: сиг и европейская ряпушка. В Ирландии, помимо них, обитает эндемик из числа сиговых – поллан. Совокупность морфологических и генетических данных позволяет утверждать, что он очень близок к омулю, если не идентичен ему.

На значительной части территории России, а также в Германии, встречаются популяции, по тем или иным признакам промежуточные между европейской и сибирской ряпушками. И поскольку ни по морфологическим, ни по генетическим маркерам не удастся выявить “хиатус” между сибирской и европейской ряпушками, заслуживает внимания гипотеза о принадлежности этих форм к одному виду.

Естественные ареалы распространения других видов сигов, типичных для Сибири (песяди и чира), ограничены в Европе бассейном Печоры и прилегающими территориями.

Происхождение европейских сигов. Большая часть европейских популяций сига – это отдаленные потомки особей, обитавших в Европе до последнего оледенения. След переселенцев из Сибири, проникших сюда после отступления ледника, замечен только в популяциях, обитающих на северо-востоке Европы и очень слабо – в бассейне Балтики.

Происхождение ряпушки, обитающей в Европе, к настоящему моменту окончательно не установлено. Наиболее вероятным представляется процесс постепенного расселения ряпушки из Сибири на запад, в Европу. Альтернативная точка зрения предполагает вторичный контакт европейской и сибирской ряпушек и существование обширной зоны гибридизации двух форм на территории северо-восточной Европы.

Вопрос о происхождении ряпушки озер Германии (бассейн Северного моря), которая отличается генетически от других популяций ряпушки Европы, а также о происхождении поллана Британских островов, остается открытым. Возможно, предки этих форм – древние вселенцы из Сибири или даже из Северной Америки.

Точка зрения об аллопатрическом формировании симпатрических форм сигов в большинстве случаев подтверждения не находит. Для рыб рода *Coregonus* очень характерно симпатрическое

формообразование, в результате чего в одном водоеме сосуществуют формы, занимающие разные экологические ниши и зачастую довольно сильно различающиеся по своим морфологическим и/или физиологическим характеристикам. При этом две формы из одного водоема обычно очень близки друг к другу генетически, и значительно сильнее отличаются по этим показателям от аналогичных форм из других водоемов.

Работы по систематике и происхождению сига Европы, основанные на морфо-экологических данных, рассмотрены авторами в другом обзоре, который будет опубликован в сборнике “Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии”.

Авторы глубоко признательны за конструктивную критику первого варианта настоящей статьи В.С. Артамоновой и проф. Ю.С. Решетникову. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 09-04-01274-а) и программы “Биологическое разнообразие”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. 3-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ “Академкнига”, 2003. 431 с.
2. Бодали Р.А., Вуоринен Д.А., Решетников Ю.С., Рист Д.Д. // Вопросы ихтиологии. 1994. Т. 34. № 2. С. 195.
3. Богущая Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 389 с.
4. Боровикова Е.А., Балдина С.Н., Гордон Н.Ю., Махров А.А., Политов Д.В. // Водлозерские чтения. Материалы научно-практической конференции, посвященной 15-летию национального парка “Водлозерский”. Петрозаводск, 27–28.04.2006. Петрозаводск: Кар НЦ, 2006. С. 69.
5. Боровикова Е.А., Гордон Н.Ю., Политов Д.В. // Вестн. Томского государственного университета. 2004. № 10. С. 8.
6. Боровикова Е.А., Гордон Н.Ю., Политов Д.В. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря. Матер. IX Междунар. конф. 11–14.10.2004. Петрозаводск, 2005. С. 62.
7. Боровикова Е.А., Махров А.А. // Изв. РАН. Серия биол. 2009. № 1. С. 95.
8. Викторовский Р.М. // Цитология. 1964. № 7. С. 636.
9. Ермоленко Л.Н. // Генетика. 1989. Т. XXV. № 6. С. 1081.
10. Еришов П.Н., Лайус Д.Л. // Цитология. 1993. Т. 35. № 11/12. С. 86.
11. Каукоранте М., Медников Б.М. // Биология сиговых рыб. М.: Наука, 1988. С. 31.
12. Кайданова Т.И. // Биология сиговых рыб. М.: Наука, 1988. С. 48.
13. Кайданова Т.И., Ефанов Г.В. // Изв. ГосНИОРХ. 1976. Т. 107. С. 94.
14. Кокина И. // Изв. АН ЛатвССР. 1966. № 8. С. 68.
15. Локишина А.Б. // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. 1980. Вып. 153. С. 46.
16. Махров А.А., Болотов И.Н. // Генетика. 2006. Т. 42. № 10. С. 1319.
17. Махров А.А., Политов Д.В., Коновалов А.Ф., Болотова Н.Л., Думнич Н.В. // Биол. ресурсы Белого моря и внутр. водоемов Европейского Севера. Тез. докл. междунар. конф. Сыктывкар, 11–15.02.2003. Сыктывкар. 2003. С. 56.
18. Новиков П.И. // Изв. Карело-Финского филиала АН СССР. 1951. № 1. С. 89.
19. Рухкян Р.Г., Аракелян Г.Л. // Тр. Севанской гидробиол. станции. 1979. Т. 17. С. 143.
20. Рухкян Р.Г., Бахум Ш.А., Григорян Л.В. // Биол. журн. Армении. 1988. Т. 41. № 9. С. 735.
21. Сендек Д.С. // Сб. тр. ГосНИОРХ. 1998. Т. 323. С. 191.
22. Сендек Д.С., Новоселов А.П., Студенов И.И., Гуричев П.А. // Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 2005. С. 135. (доступна через Интернет: <http://www.krc.karelia.ru>)
23. Шубин Ю.П., Челпанова Т.И., Ефимцева Э.А., Шубин П.Н. // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37. № 5. С. 634.
24. Цой Р.М., Сергиенко Л.Л., Пак И.В. // Генетика. 1996. Т. 32. № 1. С. 137.
25. Bargetzi J.-P. // Schweizerische Zeitschrift fur Hydrologie. 1960. B. 22. № 2. S. 641.
26. Beaumont A.R., Bray J., Murphy J.M., Winfield I.J. // J. Fish Biology. 1995. V. 46. P. 880.
27. Bernatchez L., Dodson J.J. // Canadian J. Fisheries Aquatic Science. 1994. V. 51. (Suppl. 1). P. 240.
28. Bodaly R.A., Vuorinen J., Ward R.D., Luczynski M., Reist J.D. // J. Fish Biology. 1991. V. 38. P. 37.
29. Brzuzan P. // Archiv fur Hydrobiologie. Special Issues Advances in Limnology. V. 50. Biology and Management of Coregonid Fishes–1996. 1998. P. 349.
30. Brzuzan P. // Genome. 2000. V. 43. P. 584.
31. Brzuzan P., Barchanowicz B.S., Ciesielski S. // Archives of Polish Fisheries. 2004. V. 12. P. 31.
32. Brzuzan P., Ciesielski S. // Archiv fur Hydrobiologie. Special Issues Advances in Limnology. V. 57. Biology and Management of Coregonid Fishes–1999. Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nagele u. Obermiller), 2002. P. 11.
33. Brzuzan P., Kozłowski J., Fopp D. // Archiv fur Hydrobiologie. Special Issues Advances in Limnology. V. 57. Biology and Management of Coregonid Fishes–1999. Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nagele u. Obermiller), 2002. P. 1.
34. Douglas M.R., Brunner P.C., Bernatchez L. // Molecular Ecology. 1999. V. 8. P. 589.
35. Ferguson A. // J. Fish Biology. 1974. V. 6. P. 311.
36. Ferguson A. // J. Fish Biology. 1978. V. 12. P. 221.

37. Freyhof J., Schöter C. // J. Fish Biology. 2005. V. 67. P. 713.
38. Hansen M.M., Mensberg K.-L.D., Berg S. // Molecular Ecology. 1999. V. 8. P. 239.
39. Hartley S.E. // J. Fish Biology. 1995. V. 47 (Suppl. A). P. 145.
40. Henault M., Fortin R. // Polski Archiv fur Hydrobiologie. 1992. B. 39. № 3–4. S. 317.
41. Heinonen M. // Finnish Fisheries Research. 1988. V. 9. P. 39.
42. Jankun M., Boron A., Kirtiklis L., Kirchhofer A., Woznicki P., Luczynski M. // Archiv fur Hydrobiologie. 1998. B. 50. S. 363.
43. Jankun M., Klinger M., Woznicki P. // Caryologia. 1995. V. 48. № 2. P. 165.
44. Jankun M., Ocalewicz K., Woznicki P. // Hereditas. 1998. V. 128. № 3. P. 195.
45. Jankun M., Rab P. // Caryologia. 1997. V. 30. № 2. P. 185.
46. Jankun M., Rab P., Vuorinen J. // Hereditas. 1991. V. 155. P. 291.
47. Jankun M., Vuorinen J., Luczynski M. // Archiv fur Hydrobiologie. 1995. B. 465. S. 1.
48. Koljonen M.-L., Koskiniemi J., Pasanen P. // Aquaculture. 1988. V. 74. P. 217.
49. Kottelat M. European freshwater fishes. Bratislava: Biologia, 1997. 271 p.
50. Kupka E. // Revue Suisse de Zoologie. 1948. V. 55. fasc. 2. P. 285.
51. Kupka E. // Osterreichische Zoologische Zeitschrift. Band II. 1950. № 6. S. 605.
52. Luczynski M., Ritterbusch-Nauwerck B. // Aquatic Sciences. 1995. V. 57. № 2. P. 127.
53. Luczynski M., Rosch R., Vuorinen J., Brzuzan P. // Aquatic Sciences. 1995. V. 57. № 2. P. 136.
54. Lundqvist C., Schröder J., de la Chapelle A., Himberg M.K.-J. // Hereditas. 1976. V. 84. № 2. P. 246.
55. Nygren A., Leijon U., Nilsson B., Jahnke M. // Annales Academiae Regiae Scientiarum Upsaliensis. 1971. № 15–16. P. 5.
56. Nygren A., Nilsson B., Jahnke M. // Hereditas. 1971. V. 67. № 2. P. 269.
57. Ostbye K., Amundsen P.-A., Bernatchez L., Klements A., Knudsen R., Kristoffersen R., Nasje T.F., Hindar K. // Molecular Ecology. 2006. V. 15. № 13. P. 3983.
58. Ostbye K., Bernatchez L., Nasje T.F., Himberg M.K.-J., Hindar K. // Molecular Ecology. 2005. V. 14. P. 4371.
59. Ostbye K., Nasje T.F., Bernatchez L., Sandlund O.D., Hindar K. // J. Evolutionary Biology. 2005. V. 18. P. 683.
60. Partti-Pellinen K., Elo K., Palva T.K., Tuunainen P., Hakumäki M.O.K. // Polski Archiv fur Hydrobiologie. 1992. V. 39. № 3–4. P. 541.
61. Perelygin A.A. // Nordic J. Freshwater Research. 1992. № 67. P. 99.
62. Politov D.V., Bickham J.W., Patton J.C. // Ann. Zool. Fennici. 2004. V. 41. P. 13.
63. Politov D.V., Gordon N.Yu., Afanasiev K.I., Altukhov Yu.P., Bickham J.W. // J. Fish Biology. 2000. V. 57. Suppl. A. P. 51.
64. Politov D.V., Gordon N.Yu., Makhrov A.A. // Archiv fur Hydrobiologie. Special Issues Advances in Limnology. V. 57. Biology and Management of Coregonid Fishes—1999. Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), 2002. P. 21.
65. Prokofieva A. // Cytologia. 1934. V. 5. P. 498.
66. Reist J.D., Maiers L.D., Bodaly R.A., Vuorinen J.A., Carmichael T.J. // Archiv fur Hydrobiologie. Special Issues Advances in Limnology. V. 50. Biology and Management of Coregonid Fishes—1996. 1998. P. 323.
67. Schulz M., Bernatchez L., Freyhof J., Garant D., Rogers S., Saint-Laurent R., Ostbye K., Mehner T. // Coregonid International Symposium on the Biology and Management of Coregonid Fishes. 26–29.08.2002. Finland, Rovaniemi, 2002. P. 38.
68. Schulz M., Freyhof J., Saint-Laurent R., Ostbye K., Mehner T., Bernatchez L. // J. Fish Biology. 2006. V. 68. P. 119.
69. Sendek D.S. // Archiv fur Hydrobiologie. Special Issues Advances in Limnology. V. 57. Biology and Management of Coregonid Fishes—1999. Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), 2002. P. 35.
70. Sendek D.S. // Ann. Zool. Fennici. 2004. V. 41. P. 25.
71. Sola L., Natili G.L., Cataudella S. // Copeia. 1989. P. 189.
72. Svärdson G. // Rep. Institute of Freshwater Research Drottningholm. 1945. № 23. P. 1.
73. Svärdson G. // Rep. Institute of Freshwater Research Drottningholm. 1957. № 38. P. 267.
74. Svärdson G. // Rep. Institute of Freshwater Research Drottningholm. 1979. № 57. P. 95.
75. Svärdson G. // Nordic J. Freshwater Research. 1998. V. 74. P. 3.
76. Vuorinen J. // Hereditas. 1984. V. 101. P. 85.
77. Vuorinen J. // Finnish Fisheries Research. 1988. V. 9. P. 31.
78. Vuorinen J., Champigneulle A., Dabrowski K., Eckmann R., Rosch R. // Archiv fur Hydrobiologie. Beihefte Ergebnisse Limnologie. 1986. V. 22. P. 291.
79. Vuorinen J., Himberg M.K.-J., Lankinen P. // Hereditas. 1981. V. 94. P. 113.
80. Vuorinen J., Lankinen P. // Vehr. Internat. Verein. Limnol. 1978. V. 20. P. 2111.
81. Vuorinen J., Nasje T.F., Sandlund O.T. // J. Fish Biology. 1991. V. 39. P. 193.

Systematic Position and Origin of European Whitefishes (Coregonus, Coregonidae, Osteichthyes). Genetic Approach

E. A. Borovikova¹, A. A. Makhrov²

¹ *Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavl oblast, Russia*

² *Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

The karyotype and molecular-genetic diversity of European whitefish and vendace was analyzed. Only two native species of the genus *Coregonus* (*C. lavaretus* and *C. albula*) are shown to inhabit most of European water bodies. The sympatric generation of intraspecies forms is characteristic of the both species, their morphologically similar forms being formed independently in different water bodies. Pollan close to omul (*C. autumnalis*), an endemic species of the genus *Coregonus*, inhabits Ireland. In Eastern Europe, there is some transitional zone between the areas populated with vendace and least cisco. This fact casts some doubt that *C. albula* and *C. sardinella* are independent species. No genetic data that could confirm the assumptions on the wide distribution of other Siberian whitefish species in Europe – *C. nasus*, *C. muksun* and *C. peled* – were found.