

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА И ПРОИСХОЖДЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФОРМ *Coregonus lavaretus pidschian* ИЗ р. ОЛЕНЁК

© 2021 г. Н. А. Бочкарев^{1, *}, Д. С. Сендек², Е. И. Зуйкова¹, Л. П. Пестрякова³, Е. С. Захаров³, Н. Н. Захарова³, Л. П. Корякина⁴, Д. В. Политов⁵

¹Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения
Российской академии наук, Новосибирск, 630091 Россия

²Государственный научно-исследовательский институт озерного
и речного рыбного хозяйства, Санкт-Петербург, 199053 Россия

³Северо-Восточный федеральный университет им. М.К. Амосова, Якутск, 677980 Россия

⁴Арктический государственный агротехнологический университет, Якутск, 677007 Россия

⁵Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, 119991 Россия

*e-mail: ih@eco.nsc.ru

Поступила в редакцию 18.08.2020 г.

После доработки 02.11.2020 г.

Принята к публикации 01.12.2020 г.

Представлены результаты морфогенетического анализа симпатрических форм/видов сигов комплекса *Coregonus lavaretus pidschian* (*Coregonus pidschian*) бассейна р. Оленёк. Установлено, что в бассейне р. Оленёк обитают три дистантные формы сигов, две из которых — *C. lavaretus pidschian* n. *brachymystax* и *C. lavaretus pidschian* n. *glacialis* — приурочены к приустьевому участку реки, а третья обнаружена в среднем течении реки. Показано, что все формы/виды имеют близкое число жаберных тычинок и прободенных чешуй в боковой линии, но различаются по размерам и внешнему облику. Анализ изменчивости гена *ND1* мтДНК показал, что эти сиги принадлежат к филогруппам, ранее выявленным в водоемах п-ва Таймыр. Новая форма сига из среднего течения р. Оленёк имеет такую же мтДНК, как и ледниково-равнинный сиг, а по данным аллозимного анализа он относится к группе восточносибирских сигов, что свидетельствует о гибридной природе этой формы.

Ключевые слова: симпатрические сиги, экологическая форма, *C. lavaretus pidschian*, мтДНК, гаплотипы, Сибирь, р. Оленёк.

DOI: 10.31857/S0016675821070043

Сиговые рыбы (Teleostei: Salmoniformes: Coregonidae) являются доминирующими в пресноводных ихтиоценозах арктических и субарктических экосистем. Представители группы настоящих сигов *Coregonus lavaretus* sensu lato являются одними из самых распространенных, и их ареал простирается от Северного моря до водоемов Северной Америки. Благодаря большому числу описанных аллопатрических и симпатрических форм/видов неясного статуса и происхождения сиг является модельным объектом в филогенетических и микроэволюционных исследованиях [1–9]. Большая часть форм/видов пыжьяновидных сигов была описана для европейских водоемов [4, 10–12], тогда как в водоемах Сибирской Арктики их описано значительно меньше [13, 14]. В середине XX в. большая часть вновь обнаруженных в водоемах России форм/видов пыжьяновидных сигов авторами обозначались как “natio”. К наиболее известным экологическим формам (natio) можно

отнести восточносибирского *C. l. pidschian* n. *brachymystax* и ледниково-равнинного *C. l. pidschian* n. *glacialis*, обитающих в арктических водоемах Западной и Центральной Якутии, юкагирского сига *C. l. pidschian* n. *jucagiricus* из водоемов бассейнов рек Колыма и Индигирка [2, 15, 16]. Для Норило-Пясинской системы озер описано несколько экологических форм/natio: сиг-могчегор *C. l. pidschian* n. *mokschechor*, сиг-хеню *C. l. pidschian* n. *ajakliensis* и сиг-чемогор *C. l. pidschian* n. *norilensis*. Из оз. Таймыр были описаны две формы/вида сигов — озерная *C. l. pidschian* n. *taimyrensis* и озерно-речная *C. l. pidschian* n. *logaschevi* [17–19]. Позже было показано, что все разнообразие экологических форм/natio из бассейнов рек Сибирской Арктики можно свести к двум группировкам [20], большая часть различий между которыми приходится на форму тела. Крупный высокотелый сиг обитает в озерах и лиманах, а в руслах, в том числе и горных рек, обитает мелкий низкотелый сиг [9, 16,

20–22]. Предварительные исследования мтДНК сигов из бассейнов рек Анабар, Хатанга, оз. Кутарамакан и других водоемов п-ова Таймыр подтвердили существование двух форм [23].

В середине прошлого века из устья р. Оленёк (р. Буолкалах) В.С. Михиным была описана новая форма/пато — оленёкский сиг *C. l. pidschian patio oleneki* [24]. Согласно морфологическому анализу, эта форма достоверно отличается от енисейских и ленских пыжьяновидных сигов. В настоящее время при исследовании устья р. Оленёк были обнаружены формы/виды сигов, по внешним признакам схожие с сигами из устья р. Анабар и оз. Таймыр и определенные как восточносибирский и ледниково-равнинный. По всей видимости, В.С. Михин изучал локальную популяцию одной из этих форм. В то же время в среднем течении р. Оленёк, где, как ожидалось, обитает только восточносибирский сиг [9, 23], была обнаружена промежуточная форма, которая по внешним признакам хорошо отличается как от восточносибирского, так и от ледниково-равнинного сига.

Цель нашей работы — сравнительная характеристика различных форм/видов сигов из р. Оленёк, анализ филогенетических связей и выявление возможных механизмов происхождения экологических форм.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Характеристика района работ. Река Оленёк берет начало на Среднесибирском плоскогорье и протекает по границе Анабарского плато, огибая его с южной и восточной сторон (рис. 1). Длина реки составляет 2270 км, площадь бассейна 219000 км² [25]. С запада р. Оленёк примыкает к бассейну р. Анабар, с востока водораздел реки граничит с бассейном р. Лены. Верхнее течение р. Оленёк лежит в горных районах, где река имеет каменистое русло со значительными перекатами. Среднее течение реки характеризуется песчано-галечным руслом с глубокими плесами. В летнее время большая часть перекатов сильно мелеет.

Сбор материала и морфологический анализ. Из сиговых рыб в среднем течении р. Оленёк отмечены одна форма/вид пыжьяновидного сига *C. lava-retus* и тугун *C. tugun*. Лов пыжьяновидных сигов в устье р. Арга-Сала (68°27' с.ш.; 105°16' в.д.) и в р. Оленёк (устье р. Кысыл-Хая-Юряге) (71°34' с.ш.; 113°56' в.д.) проводили ставными сетями и неводом в период с 10 по 25 июля 2016 г. Из каждой точки было отобрано по 33 экз. сигов. Осенью этого же года из устья р. Оленёк в лабораторию было доставлено 6 экз. замороженных восточносибирских и 14 экз. ледниково-равнинных сигов (рис. 2). В качестве внешней группы использовали выборки восточносибирского и ледниково-равнинного сигов из р. Анабар [9]. Кроме того, в гене-

тическом анализе использовали последовательности гена *ND1* мтДНК ледниково-равнинных сигов из устья р. Попигаи и Оленёкской протоки дельты р. Лены. Морфологический анализ выполняли на основе цифровых изображений согласно описанной ранее методике [26]. В настоящей статье использованы общепринятые названия и обозначения [27, 28]. Признаки проверялись на нормальность распределения с помощью теста Андерсона–Дарлинга. Для сравнения средних величин использовали односторонний ANOVA и *U*-тест Манна–Уитни. Оценку достоверности между выборками проводили с помощью многомерного дисперсионного анализа MANOVA. Для обработки цифрового материала использовали статистический пакет Statistica v5. В качестве внешней группы использовали данные по симпатрическим сигам из р. Анабар и устья р. Оби [9].

Определение возраста рыб. Возраст рыб определяли по чешуе [29, 30]. Для этого чешую фотографировали с помощью цифрового фотоаппарата Canon Power Shot G7 под бинокулярным микроскопом Carl Zeiss Stemi 2000-с. Далее цифровое изображение обрабатывали в графическом редакторе Adobe Photoshop CS и подсчитывали годовые кольца. Для анализа возраста и темпа роста использовано 66 экз. сигов из среднего течения р. Оленёк. В качестве внешней группы использовали собственные данные по сигам из р. Анабар и данные Ф.Н. Кириллова [9, 16].

Генетический анализ. Общую геномную ДНК выделяли из фиксированной 96%-ным этанолом печени сигов фенольно-хлороформным методом [31]. Выделенную ДНК хранили при 4°C. Амплификацию фрагмента гена *ND1* мтДНК проводили в реакционной смеси объемом 20 мкл с использованием разработанных внешних праймеров 5'-GGCCTAAGCCCTTTTCTCA-3' Forward и 5'-GAGGGGACTTGAACCCCTAT-3' Reverse [32]. Полученные продукты очищали с помощью набора реактивов “БИОСИЛИКА” (Новосибирск, Россия) и секвенировали как в прямом, так и в обратном направлении в компании “Синтол” (Москва, Россия, www.syntol.ru). В результате получены последовательности длиной в 1091 нуклеотидных оснований. Последовательности выравнивали с помощью алгоритма ClustalW, редактировали вручную, затем депонировали в базу данных GenBank (табл. 1).

Генетический полиморфизм, дифференциация и распространение гаплотипов. Для анализа генетического полиморфизма вычисляли: число полиморфных (сегрегирующих) сайтов (*S*), число гаплотипов (*h*), гаплотипическое разнообразие (*H_d*), нуклеотидное разнообразие (*π*), среднее число нуклеотидных различий (*k*). Расчеты выполнялись в программе DnaSP v5.10 [33]. Для оценки генеалогических связей между гаплотипами предполага-

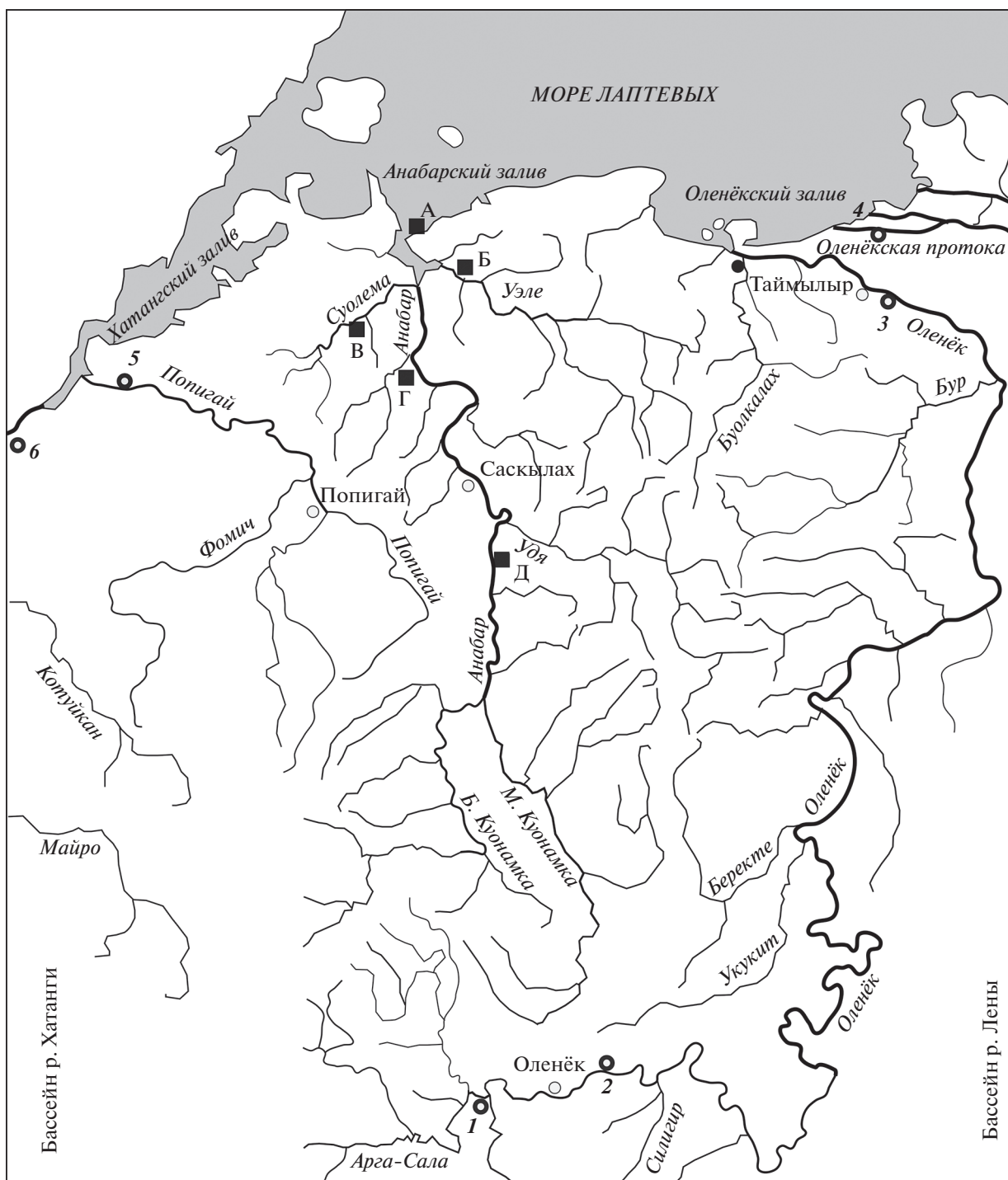


Рис. 1. Карта-схема бассейна р. Оленёк. 1–6 – места лова рыб. Черный круг в устье р. Оленёк – предполагаемое место сбора сигов В.С. Михиным; светлые кружки – населенные пункты; черные квадраты – места взятия проб на аллозимный анализ в р. Анабар: А – м. Хорго, Б – р. Уэле, В – р. Суолема, Г – р. Поропуон, Д – р. Маят.

емых форм/видов сигов построили медианную сеть в программе Network v4.5 с помощью алгоритма медианного связывания (Median-Joining) [34]. Для построения сети кроме гаплотипов сигов из р. Оленёк, р. Попига́й, Оленёкской протоки

р. Лены использовали гаплотипы сигов из р. Анабар (KU948937–KU948950, KU948951–KU948962), р. Рассоха (KU948963–KU948966) притоков Нижней Оби, рек С. Сосьва (KU948973, KU948974), Собь (KU948971, KU948972), Войкар (KU948937,

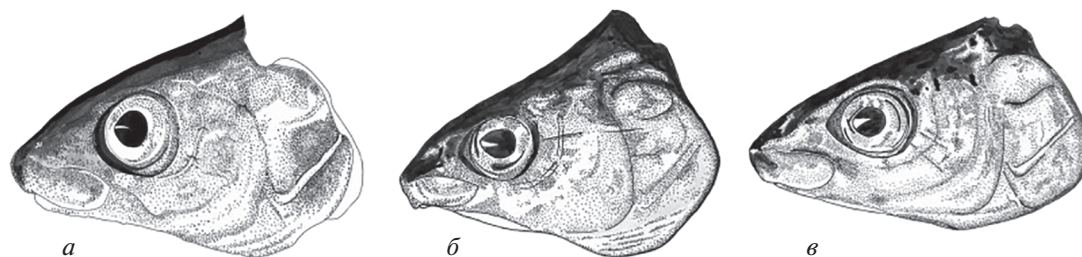


Рис. 2. Головы сига: из среднего течения р. Оленёк (а); ледниково-равнинный (*C. l. pidschian* n. *glacialis*) (б) и восточносибирский (*C. l. pidschian* n. *brachymystax*) (в) сига из р. Анабар [9]. Рисунок Н.А. Бочкарева.

KU948976, KU948977), Таз (KU948975), бассейна р. Енисей, р. Абакан (KJ742910–KJ742918, HM538404, HM538405, JN628999, NJ629000) и оз. Каракуль (HM538401–HM538403, KJ742909) [9, 23]. Для оценки степени межпопуляционной дифференциации были рассчитаны парные значения F_{ST} . Значения вероятности рассчитывались с использованием 10000 перестановок в программе ARLEQUIN v3.5.

Тесты на нейтральность и демография. Для оценки нейтральности эволюции были использованы тесты Таджимы (Tajima's D) и Фу (Fu's F_s) [35–37]. Статистическая значимость была вычислена при 1000 реплик. Для выявления демографических параметров проведены тесты на нейтральность эволюции и проанализированы модели демографической и пространственной экспансии (mismatch distributions) [38]. Для подтверждения результатов использовали среднеквадратичное отклонение (SSD) и индекс шероховатости Харпендинга (r).

Аллозимный анализ. Методом электрофореза в полиакриламидном геле были изучены выборки из среднего течения р. Оленёк (66 экз.), из Оленёкской протоки дельты р. Лены (11) и участка вблизи устья р. Оленёк (с. Таймылыр 8 экз.) по 30 локусам, контролирующим 13 ферментных систем. Визуализация экспрессии исследованных локусов проводилась в препаратах, приготовленных из мышц и печени рыб. Биохимические исследования проб проводились в соответствии с методами,

изложенными в работах [39, 40]. Статистическая обработка результатов выполнялась с использованием компьютерной программы BIOSYS-2 [41], вычислялись стандартные значения генетической вариабельности — доля полиморфных локусов (P , 99%-ный критерий) и средняя теоретически ожидаемая гетерозиготность (H_{exp}); межпопуляционные сравнения проводили по частотам аллелей полиморфных локусов с применением критерия χ^2 с поправкой на малую численность ряда исследованных выборок [42], а также путем вычисления генетических расстояний между выборками [43] и степени генетического обмена между ними по индексу F_{ST} [44]. Для проведения филогеографических сопоставлений сига-пыжьяна из р. Оленёк с ближайшими популяциями вида использованы аллозимные данные из ранее опубликованной работы по р. Анабар [45].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Экологическая характеристика сига р. Оленёк

В р. Оленёк сига обитают повсеместно, от верхнего течения до Оленёкского залива. В нижнем течении реки встречаются две формы/вида (восточносибирский и ледниково-равнинный), внешне идентичные сигам из р. Анабар. В среднем течении реки сиг концентрируется в глубоководных плесах. Популяция представлена по крайней мере 12 возрастными группами и характеризуется вы-

Таблица 1. Места сбора, координаты сбора, объем выборки, номера гаплотипов пыжьяновидных сига из некоторых водоемов Северо-Западной Якутии в GenBank

Места отлова рыб	n	Широта	Долгота	Номера последовательностей в GenBank
1. р. Оленёк (с. Таймылыр)	24	72°37'	121°53'	MT885346–MT885361
2. р. Оленёк (среднее течение)	66	67°54'	105°16'	MT885362–MT885376
3. Оленёкская протока р. Лена	17	73°11'	122°14'	MT885382–MT885390
4. р. Попигай	8	72°57'	106°09'	MT885377–MT885381

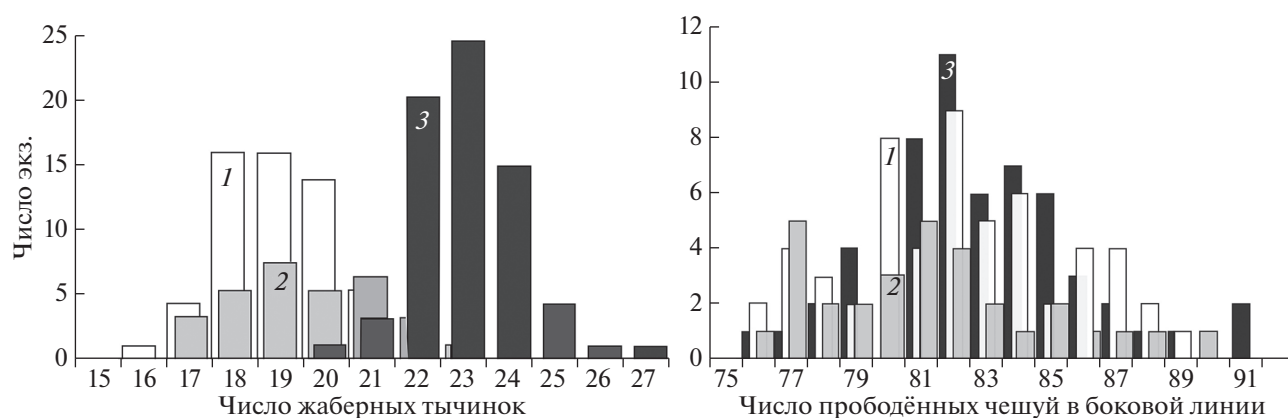


Рис. 3. Число жаберных тычинок и число прободённых чешуй в боковой линии. 1 – восточносибирский сиг из р. Анабар, 2 – ледниково-равнинный сиг из р. Анабар, 3 – сиг из среднего течения р. Оленёк.

сокой скоростью линейного роста. Крупные сиги в уловах встречаются достаточно часто, и популяция из среднего течения реки превосходит по скорости роста большинство популяций сигов из водоемов Якутии.

Морфологический анализ

Анализ числа жаберных тычинок на первой жаберной дуге и числа прободённых чешуй в боковой линии сигов из бассейна р. Оленёк показал, что они относятся к малотычинковым и малочешуйчатым формам/видам сигов (рис. 3). Согласно нашим данным, у восточносибирского сига из р. Оленёк (с. Таймылыр) в среднем 22.17 ± 0.47 жаберных тычинок и 82.14 ± 0.44 прободённых чешуй в боковой линии ($n = 9$). У ледниково-равнинных сигов, пойманных вблизи с. Таймылыр, жаберных тычинок 19.86 ± 0.57 , прободённых чешуй 81.64 ± 0.87 ($n = 15$). У пыжьяновидного сига из среднего течения р. Оленёк жаберных тычинок и прободённых чешуй в боковой линии несколько больше – 22.98 ± 0.16 ; 82.91 ± 0.41 . Многомерный дисперсион-

ный анализ (MANOVA) показал, что выборки восточносибирского, ледниково-равнинного сигов и сига из среднего течения р. Оленёк достоверно отличаются друг от друга (Wilk's $\Lambda = 0.3053$, $F = 9.61$, $df1 = 31$, $df2 = 131$) ($p < 0.001$). Однако попарное сравнение выявило незначительные различия ($p < 0.07$) между популяциями восточносибирского сига из нижнего течения и сига из среднего течения р. Оленёк.

Изменчивость митохондриальной ДНК

Анализ изменчивости мтДНК сигов из исследованных популяций показал, что все они характеризуются высокими, примерно равными показателями, но уровень полиморфизма выше в популяции сига из среднего течения р. Оленёк (табл. 2).

Филогенетические взаимоотношения

Реконструкция филогенетических взаимоотношений между популяциями сигов из водоемов Сибирской Арктики выявила две крупные гапло-

Таблица 2. Полиморфизм последовательности гена *ND1* мтДНК в популяциях пыжьяновидных сигов из некоторых водоемов Северо-Западной Якутии

Места отлова рыб	<i>n</i>	<i>S</i>	<i>h</i>	<i>H_d</i>	π	<i>k</i>
1. р. Оленёк (с. Таймылыр)	24	24	18	0.971	0.00444	4.326
2. р. Оленёк (среднее течение)	17	28	16	0.993	0.00729	7.101
3. р. Лена Оленёкская протока	17	17	15	0.985	0.00445	4.309
4. р. Попигай	8	11	7	0.964	0.00425	4.142
Для всех	66	52	52	0.990	0.00588	5.684

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

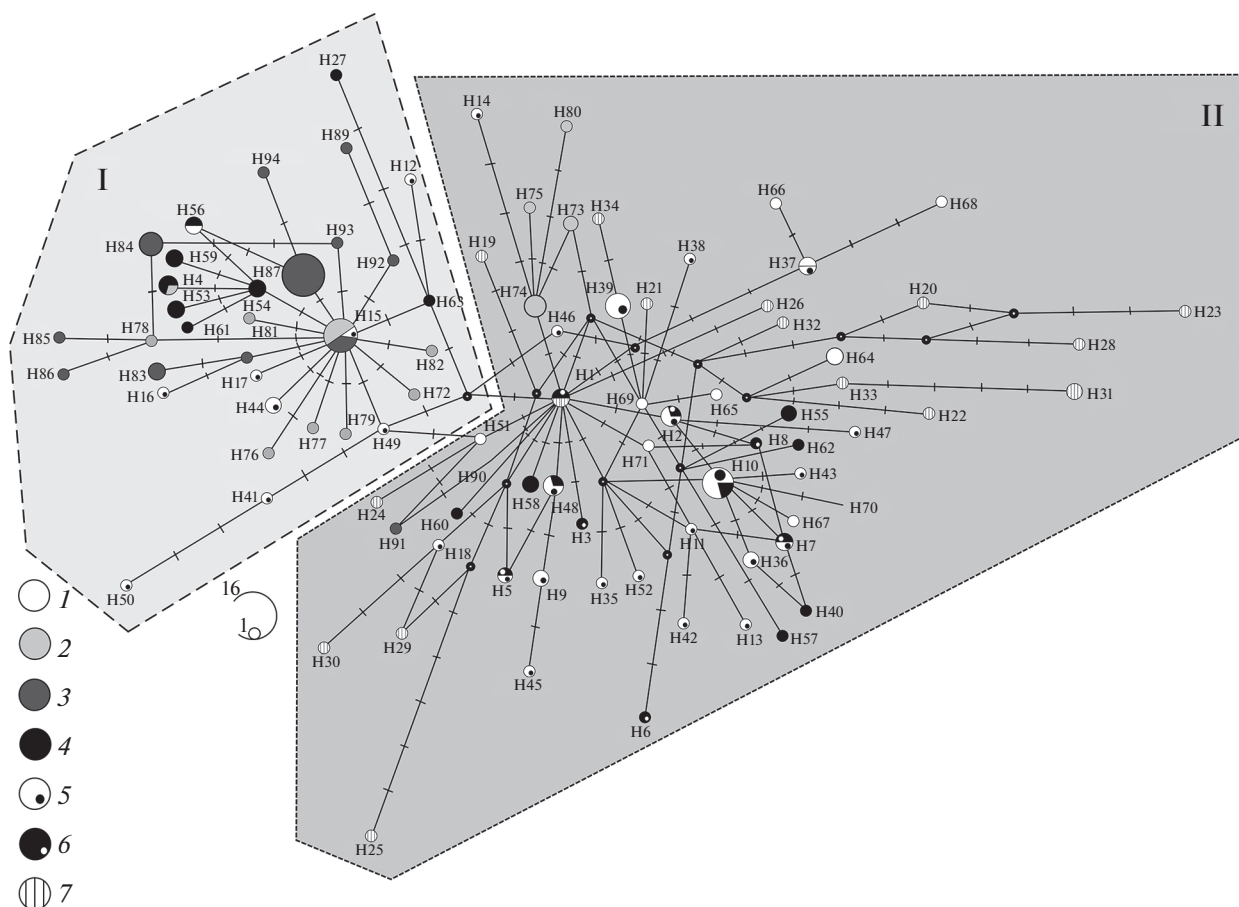


Рис. 4. Медианные сети гаплотипов сигов из водоемов Северо-Западной Якутии и п-ова Таймыр. I, II — гаплогруппы. Галотипы: 1 — ледниково-равнинного сига из р. Анабар; 2 — сига-пыжьяна из р. Обь; 3 — сига-пыжьяна из р. Енисей, 4 — восточносибирского сига из р. Анабар; 5 — ледниково-равнинного сига из р. Оленёк; 6 — восточносибирского сига из р. Оленёк; 7 — сига из р. Оленёк (среднее течение). Черточки на линиях связи — мутации. Мелкими черными кружками обозначены невыявленные гаплотипы. Диаметр кружков пропорционален числу обнаруженных особей, имеющих данный гаплотип.

группы (рис. 4). Основой гаплогруппы I являются звездообразные структуры с центральными гаплотипами сигов из рек Обь (H15), Енисей (H87) и Анабар (H54). Первая гаплогруппа связана со второй через 4–6 мутаций. Вторая гаплогруппа (II) имеет иную структуру и включает в себя множество удаленных друг от друга уникальных гаплотипов, в основном принадлежащих ледниково-равнинному сигу. В то же время в ней присутствует несколько мелких звездообразных структур гаплотипов сигов обского происхождения с минорными гаплотипами (H74) и оленёкского происхождения (H10) с минорными гаплотипами.

Для анализа генетической структуры разнообразия AMOVA группы были разделены согласно географическому принципу: сиги из р. Анабар и р. Попигай, нижнее течение р. Оленёк (с. Таймыр) и сиги из Оленёкской протоки р. Лены. Отдельную группу составили сиги из среднего течения р. Оленёк. В результате было выявлено, что внутригрупповая изменчивость гораздо выше — 86.65%.

При изменении состава групп результаты AMOVA практически не изменялись (табл. 3). Попарное сравнение выборок выявило довольно низкие значения F_{ST} между сравниваемыми группировками (от 0 до 0.2010). Более высокие значения были обнаружены между удаленными группировками сигов из р. Попигай и среднего течения р. Оленёк (табл. 4). Тест на нейтральность эволюции Tajima's D в большинстве случаев принимает отрицательные и недостоверные значения. Тест Fu's F_S во всех случаях (за исключением выборки сигов из р. Попигай) характеризовался отрицательными и достоверными значениями (табл. 5). Тесты на нейтральность для всей суперпопуляции сигов продемонстрировали отрицательные достоверные значения. Анализ распределения частот гаплотипов выявил бимодальную картину для объединенной выборки всех популяций сига из среднего течения р. Оленёк. Но значения суммы квадратичного отклонения (SSD_{obs}) и индекса

Таблица 3. Результаты анализа молекулярной дисперсии AMOVA для популяций пыжьяновидных сига из трех регионов

Источник изменчивости	<i>d.f.</i>	Сумма квадратов	Дисперсия	Ф-статистики	%
Среди групп	2	28.377	0.269	F_{SC} : 0.04882	8.90
Среди популяций	2	9.683	0.134	F_{ST} : 0.13351	4.45
Внутри популяций	97	254.322	2.622	F_{CT} : 0.08904	86.65
Всего	101	292.382	3.025		

Таблица 4. Попарные значения индекса фиксации F_{ST} для всех (согласно ANOVA) исследованных группировок сига из некоторых водоемов Северо-Западной Якутии [9]

Места отлова рыб	1	2	3	4
1. р. Оленёк (с. Таймылыр)	0			
2. р. Оленёк (среднее течение)	0.203 (0.000)	0		
3. р. Лена (Оленёкская протока)	−0.009 (0.575)	0.208 (0.000)	0	
4. р. Попигай	0.145 (0.002)	0.210 (0.000)	0.145 (0.002)	0
5. р. Анабар	0.052 (0.018)	0.163 (0.000)	0.053 (0.029)	0.128 (0.008)

Таблица 5. Тесты на нейтральность эволюции для изучаемых популяций сига из р. Оленёк и сопредельных территорий [9]

Места отлова рыб	<i>n</i>	Tajima's <i>D</i>	<i>p</i>	Fu's <i>F_s</i>	<i>p</i>
1. р. Оленёк (с. Таймылыр)	24	−1.211	0.090	−10.716	0.001
2. р. Оленёк (среднее течение)	17	−0.577	0.305	−8.827	0.001
3. р. Лена (Оленёкская протока)	17	−0.558	0.336	−10.051	0.001
4. р. Попигай	8	−0.117	0.466	−2.370	0.059
5. р. Анабар	36	−0.859	0.226	−12,246	0.000
Для всех	102	−1.670	0.018	−58.534	0.000

Харпендинга (r) оказались недостоверными, поэтому нельзя сказать, какой из моделей — пространственной или демографической экспансии — соответствует распределение частот гаплотипов (demographic expansion model: $SSD_{obs} = 0.0215$, $p = 0.048$; $r = 0.020$, $p = 0.770$) (spatial expansion model: $SSD_{obs} = 0.0068$, $p = 0.310$; $r = 0.020$, $p = 0.430$).

Аллозимный анализ

При исследовании выборки сига из р. Оленёк и из Оленёкской протоки дельты р. Лены не было обнаружено генетической вариабельности по следующим локусам: *sAAT-1**, *sAAT-2**, *CK-A2**, *ESTD**, *G3PDH-2**, *GPI-A1**, *GPI-A2**, *GPI-B1**, *GPI-B2**, *IDDH-1**, *IDHP-3**, *LDH-A2**, *LDH-B1**, *MDH-A1**, *MDH-A2**, *MDH-B2**, *sMEP-4**, *PGDH**,

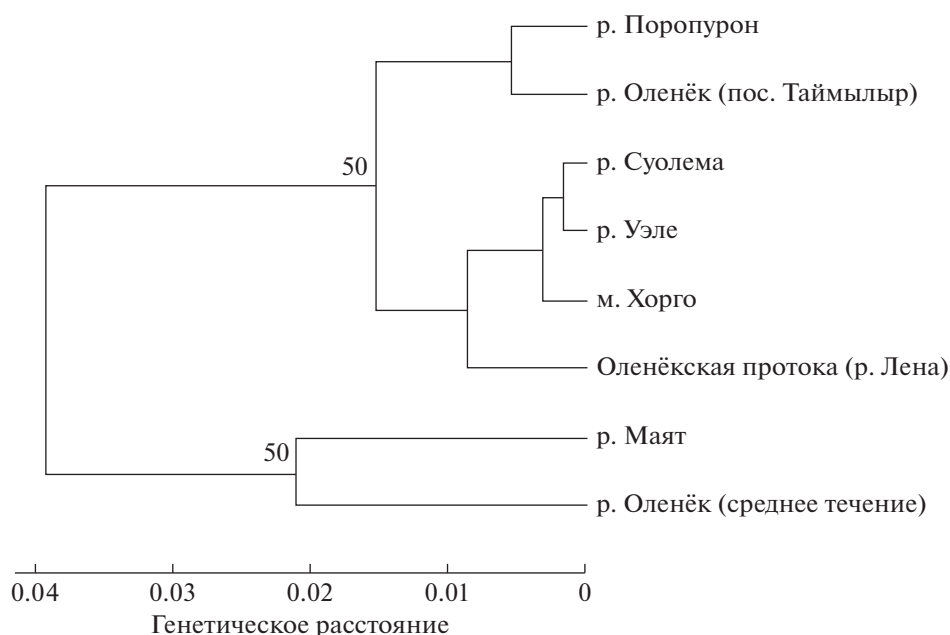
*PGM-4**, *sSOD**, *mSOD**. Статистически значимый вклад в дифференциацию между выборками из р. Оленёк и Оленёкской протоки дельты р. Лены по аллельным частотам внесли следующие локусы: *CK-A1** ($p < 0.0001$), *G3PDH-1** ($p = 0.0153$), *IDDH-2** ($p < 0.0001$), *sIDHP-4** ($p = 0.0202$), *LDH-A1** ($p = 0.0011$), *MDH-B1** ($p = 0.0086$), *MEP-3** ($p = 0.0148$). Неравновесность генотипических частот в выборках была установлена для двух полиморфных локусов: *CK-A1** — р-н с. Таймылыр ($p = 0.005$), р. Оленёк ($p < 0.0001$); *IDDH-2** — р. Оленёк ($p < 0.0001$). Минимальными величинами уровня полиморфизма и средней теоретически ожидаемой гетерозиготности характеризовалась выборка из района с. Таймылыр ($p = 16.7\%$ и $H_{exp} = 0.060$), максимальные значения аналогичных показателей оказались в выборке сига из

Таблица 6. Матрица генетических расстояний D_N [45] (под диагональю) и уровни индекса фиксации F_{ST} [46] (над диагональю) между сравниваемыми популяциями сигов из р. Оленёк и Оленёкской протоки дельты р. Лены

Популяции	1	2	3	4	5	6	7	8
1. р. Оленёк (среднее течение)	—	0.073	0.120	0.150	0.201	0.164	0.093	0.119
2. р. Оленёк (с. Таймылыр)	0.022	—	0.091	0.082	0.080	0.046	0.062	0.138
3. р. Лена (Оленёкская протока)	0.037	0.010	—	0.082	0.064	0.029	0.081	0.248
4. м. Хорго	0.042	0.010	0.011	—	0.032	0.021	0.092	0.263
5. р. Уэле	0.041	0.016	0.011	0.004	—	0.017	0.061	0.291
6. р. Суолема	0.032	0.009	0.004	0.002	0.001	—	0.041	0.256
7. р. Поропурон	0.046	0.005	0.014	0.019	0.024	0.021	—	0.140
8. р. Маят	0.020	0.023	0.048	0.051	0.056	0.050	0.022	—

Оленёкской протоки дельты р. Лены ($P = 23.3\%$ и $H_{\text{exp}} = 0.077$). Все индексы генетической вариативности выборок из р. Оленёк и Оленёкской протоки находились в границах крайних значений, выявленных для выборок из р. Анабар ($16.7\% < P < 33.3\%$ и $0.054 < H_{\text{exp}} < 0.080$). При сопоставлении между собой выборок сига из р. Оленёк и Оленёкской протоки генетически наиболее обособленной оказалась выборка из среднего течения реки (р-н с. Оленёк): расстояния между ней и выборками из нижнего течения реки и из смежного речного бассейна (р. Лена) составили $D_N = 0.022$ и $D_N = 0.037$ соответственно. При этом значения индексов фиксации между тремя исследуемыми

выборками находились в пределах $0.073 < F_{ST} < 0.120$, демонстрируя минимальную величину между сигами из общей речной системы — р. Оленёк. Между двумя выборками из нижнего течения рек Оленёк и Лена (Оленёкская протока) достоверные различия по частотам аллелей были найдены только по двум локусам из восьми полиморфных — *CK-AI** ($p = 0.0018$) и *IDHP-4** ($p = 0.0041$), что обуславливает сравнительную генетическую однородность сига из нижних участков смежных водотоков ($D_N = 0.010$, $F_{ST} = 0.091$) (табл. 6). Среди четырех выборок из нижнего течения р. Анабар и Анабарского залива достоверные различия по частотам аллелей были найдены только

**Рис. 5.** UPGMA-дендрограмма (Nei, 1978) генетических расстояний исследованных выборок сига по аллозимным локусам. Бутстреп-значения приведены только для уровня значимости более 50%.

ко по двум локусам из 11 полиморфных – *IDDH-2** ($p = 0.0373$) и *PGM-3** ($p = 0.0360$), что подтверждает сравнительную генетическую близость сига из нижних участков реки ($0.001 < D_N < 0.024$, $0.017 < F_{ST} < 0.092$). Генетически наиболее обособленными оказались выборка из среднего течения реки (р-н устья р. Маят) – с одной стороны, и четыре выборки из нижнего течения реки (включая Анабарский залив) – с другой: усредненное генетическое расстояние между ними составило $D_N = 0.045$ при значениях индексов фиксации $0.140 < F_{ST} < 0.291$.

На дендрограмме все исследованные выборки сигов из рек Оленёк, Лена (Оленёкская протока) и Анабар группировались в соответствии удаленности от моря: к кластеру выборок из самых нижних частей рек и морских заливов (Оленёкская протока, мыс Хорго, р. Уэле, р. Суолема) примыкал кластер выборок, расположенных в нескольких десятках километров вверх по рекам Оленёк и Анабар (с. Таймылыр и р. Поропуон соответственно). Третий, наиболее отстоящий от остальных кластер был образован выборками из средних течений рек Оленёк и Анабар, причем генетические различия между выборками из р-нов с. Оленёк и р. Маят оказались сравнительно высокими, $D_N = 0.020$ (рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Экология сигов

Исследование экологии сигов продемонстрировало относительную изолированность обитающих в р. Оленёк экологических форм. Очевидно, что типичные ледниково-равнинные сиги, обитающие в нижнем течении реки и лимане, высоко вверх по течению не мигрируют. Как показывает анализ сигов из р. Анабар, восточносибирские сиги в нижнем течении и в лимане встречаются редко [9]. Сравнение динамики роста различных форм сигов из арктической зоны Сибири показало, что сиг из среднего течения р. Оленёк имеет относительно высокий темп роста, близкий к росту ледниково-равнинных сигов. Это, кроме генетической составляющей, можно объяснить и спецификой р. Оленёк (обилие бентоса на глубоких многочисленных плесах).

Морфология

Анализ меристических признаков сигов из р. Оленёк показал, что обе изученные формы/популяции относятся к малотычинковым и малочешуйчатым формам/видам, к которым относится большая часть популяций сигов из водоемов Сибирской Арктики. Результаты наших исследований незначительно отличаются от результатов, приведенных В.С. Михиным для сигов устья

р. Буолкалах: 21.86 жаберных тычинок и 81.78 прободённых чешуй в боковой линии [24]. Несмотря на то что визуально (по профилю головы) выборки восточносибирского сига из нижнего течения р. Оленёк и сиг среднего течения реки хорошо различимы, достоверных статистических различий между ними не обнаружено. Возможно, что такой результат связан с незначительной по величине выборкой восточносибирских сигов из нижнего течения р. Оленёк.

Генетика

Согласно структуре медианной сети в популяциях сигов из р. Оленёк присутствуют гаплотипы нескольких филогенетических линий. Гаплогруппа I характеризуется относительно простой структурой сети, наличием нескольких звездообразных структур с многочисленными альтернативными связями. Такая структура свидетельствует об относительно длительной эволюции объединенных в нее популяций сигов в изменчивых условиях при частых изменениях численности, и/или при наличии множества смежных рефугиумов, существовавших одновременно. Гаплогруппа II характеризуется более сложной структурой, наличием нескольких небольших центров, сформированных обскими и анабарскими гаплотипами восточносибирских сигов. В этой гаплогруппе присутствует множество уникальных гаплотипов, отстоящих друг от друга на 1–3 мутационных шага, что формирует слабо связанную сеть. Такая структура свидетельствует о древности гаплотипов, и эти гаплотипы, как правило, принадлежат ледниково-равнинным сигам.

Тесты на нейтральность эволюции, демография

Индексы на нейтральность эволюции принимают отрицательные значения в случае экспансивного роста популяции или в случае действия отрицательного отбора. Высокие, достоверные и отрицательные значения тестов F_u 's F_s могут свидетельствовать о продолжающейся гибридизации в популяциях сигов из р. Оленёк и пространственной экспансии. Недостоверные значения среднеквадратического отклонения и индекса шероховатости Харпендинга не позволяют отдать предпочтение той или иной модели экспансии – демографической, или пространственной. В отношении сигов из нижнего течения р. Оленёк можно принять модель пространственной экспансии, хотя, вероятнее всего, к популяции сигов из среднего течения р. Оленёк применимы обе модели. Низкие значения F_{ST} свидетельствуют о потоке генов, который существует (или существовал в недавнем прошлом) между морфологически дистантными популяциями. Отрицательные значения тестов на нейтральность эволюции и показатели SSD_{obs} и r , скорее всего,

указывают на демографическую экспансию сигов в бассейне р. Оленёк, которая сопровождается низкой частотой периферических гаплотипов.

Морфологическое и генетическое соответствие форм

Несмотря на внешнюю схожесть сигов среднего течения р. Оленёк с **восточносибирскими** ситами из устья р. Оленёк, из 17 проанализированных образцов сигов из среднего течения реки 16 имели мтДНК **ледниково-равнинных** (94%) и только один экземпляр имел мтДНК восточносибирских сигов (6% совпадений по внешнему облику и по мтДНК). В отличие от сигов из р. Анабар почти вся популяция сигов из среднего течения р. Оленёк характеризуется мтДНК ледниково-равнинного сита, тогда как по морфологическим признакам они ближе к восточносибирским ситам. Из девяти сигов из нижнего течения р. Оленёк, определенных как **восточносибирские**, три несли мтДНК восточносибирских сигов, а шесть — ледниково-равнинных (33% соответствия). Из 40 сигов из нижнего течения рек Оленёк, Попигай и Оленёкской протоки р. Лены, определенных по морфологическим признакам как ледниково-равнинные, 31 несли мтДНК ледниково-равнинных (77.5% совпадений) и 9 экз. — восточносибирских. Близкую степень гибридизации мы отмечали у сигов из устья р. Анабар (80% совпадений). В то же время в удаленных от побережья моря популяциях сигов из оз. Кутарамакан (бассейн р. Енисей) степень гибридизации была уже значительно выше, и классификация по внешним признакам и анализу мтДНК составляла 50%.

Аллозимный анализ

Значительная дифференциация выборок из системы р. Анабар по аллозимным маркерам (как и по мтДНК) хорошо согласовалась с приуроченностью исследованных экологических форм к определенным участкам реки. Так, наибольшие генетические различия по частотам аллелей полиморфных локусов (вплоть до смены доминирующих аллелей по локусам *СК-А1** и *IDDH-2**) наблюдались между выборками из низовьев реки, представленными преимущественно ледниково-равнинными ситами и выборкой из среднего течения реки, в которой отмечались только восточносибирские ситы. Генетическое расстояние между этими группами составляло $D_N = 0.045$ [45]. Несмотря на большую географическую разобщенность исследованных выборок сита из нижнего и среднего течения р. Оленёк, генетическая дифференциация между ними была выражена в 2 раза слабее, чем в р. Анабар, $D_N = 0.022$. Тем не менее, степень генетической дифференциации сита в пределах рек Анабар и Оленёк значительно пре-

вышает аналогичные оценки, полученные для популяций из других водоемов Европы и Западной Сибири, что, по всей видимости, связано с особенностями эволюции и расселения филогенетических линий вида в период нижнечетвертичных оледенений [39, 46–48].

Показано, что обширные территории Европы и Западной Сибири вплоть до п-ова Таймыр и плато Путорана находились в зоне влияния повторяющихся волн оледенений нижнего плейстоцена [49]. Вдоль кромок протяженных ледников существовали обширные приледниковые озера, объемы которых превышали объемы наиболее крупных ныне существующих пресноводных водоемов мира [50]. За счет пульсации приледниковых водоемов, их разобщения или объединения в зависимости от стадии продвижения/отступления ледника на материк, обитающие в них географически изолированные формы/виды сита могли расселяться на значительные территории. В результате повторяющихся событий оледенений в Европе несколько филогенетических линий сита перемешались настолько сильно, что практически в каждой исследуемой популяции можно найти следы ее происхождения в результате гибридизации нескольких приледниковых рас [8, 46, 51]. Именно поэтому современные популяции сита в Европейской Субарктике демонстрируют широкую экологическую и морфологическую пластичность при относительно слабой генетической дифференциации рецессивных популяций. Субарктические водоемы бассейна моря Лаптевых и далее на восток непосредственно событиями четвертичных оледенений практически не затрагивались, а значит популяции сита из северных рек могли поддерживаться в неизменном состоянии на протяжении многих тысячелетий. Однако популяции сита из рек Анабар и Оленёк, расположенные в относительной близости от края покровных ледников Зырянского и Каргинского оледенений, не могли не испытать влияния от интенсивного расселения сигов из рефугиумов с запада. Мы полагаем, что экспансия восточносибирского сита происходила, в том числе, и вдоль арктического побережья. Расселение этой формы хорошо прослеживается посредством морфогенетического анализа сигов из бассейнов рек Обь и Анабар и Хантайского озера [9, 23]. Противоречия в диагностике в выборке сита из среднего течения р. Оленёк по морфологическим и генетическим (мтДНК) признакам, а также результаты аллозимного анализа сигов из смежных речных систем Оленёк и Анабар предполагают ту или иную степень гибридизации двух экологических форм/видов сигов на значительном протяжении реки. Повышенные уровни параметров генетической вариабельности (P , H_{exp}) по аллозимным маркерам у сигов из среднего течения р. Оленёк по сравнению с выборкой из среднего течения р. Анабар, а

также достаточно большое генетическое расстояние между ними ($D_N = 0.020$), косвенным образом подтверждают более высокий уровень смешения восточносибирского и ледниково-равнинного сига в системе р. Оленёк.

Река Оленёк, несмотря на значительную протяженность, является рекой маловодной и состоит из множества глубоких плесов, связанных друг с другом мелководными перекатами. Таким образом, гидрология реки соответствует экологической нише, занимаемой популяциями ледниково-равнинных сигов, характерными биотопами которых являются озера и лиманы рек, впадающих в моря Северного Ледовитого океана, от бассейна р. Обь до бассейна р. Колымы. На момент вселения восточносибирского сига в русло р. Оленёк, по всей видимости, уже обитали популяции ледниково-равнинного сига. В результате проникновения восточносибирских сигов в бассейн р. Оленёк и гибридизации с местным ледниково-равнинным сигом сформировался новый облик, но гибридизация почти не повлияла на структуру мтДНК обитавших в реке сигов. При этом по аллозимным маркерам гибридная форма сига из среднего течения р. Оленёк демонстрирует высокое родство с восточносибирским сигом. Данное явление, по-видимому, связано с адаптивной природой наследственной изоферментной изменчивости, проявившейся в отборе в пользу тех качеств обменных процессов у рыб, которые имеют преимущество в условиях перехода равнинного водотока в реку с большим количеством порогов и перекатов, характерных для верхних участков р. Оленёк — типичных мест обитания восточносибирского сига.

Исследование поддержано Программой фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект № VI AAAA-A16-116121410119-4, и региональным грантом 18-45-140053 p_a.

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Järvi T.H. Über die arten und formen der koregonen s. str. in Finnland // Acta Zoologica Fennica Helsingforsiae: Societas pro fauna and flora Fennica. 1928. 259 p.
2. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. I. М.: Изд-во АН СССР, 1948. 468 с.
3. Steinmann P. Monographie der schweizerisches Koregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung von neuen Arten // Schweizerische Z. Hydrologie. 1951. V. 13. P. 54–155.
4. Правдин И.Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 324 с.
5. Svärdson G. The coregonid problem. VI. The Palearctic species and their intergrades // Report of the Institute of Freshwater Research Drottningholm. 1957. P. 267–356.
6. Bernatchez L., Chouinard A., Lu G. Integrating molecular genetics and ecology in studies of adaptive radiation: whitefish, *Coregonus* sp., as a case study // Biol. J. Linn Soc. 1999. V. 68. P. 173–194.
7. Østbye K., Næsje T.F., Bernatchez L. et al. Morphological divergence and origin of sympatric populations of European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in Lake Femund, Norway // J. Evol. Biol. 2004. V. 18. P. 683–702. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00844.x>
8. Østbye K., Bernatchez L., Næsje T.F. et al. Evolutionary history of the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex as inferred from mtDNA phylogeography and gill-raker numbers // Mol. Ecol. 2005. V. 14. P. 4371–4387.
9. Бочкарёв Н.А., Зуйкова Е.И., Пестрякова Л.А. и др. Сиг-пыжьян (*Coregonus lavaretus pidschian*, Coregonidae) реки Анабар // Генетика. 2018. Т. 54. № 9. С. 1057–1067. <https://doi.org/10.17816/ecogen15320-26>
10. Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.
11. Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European Freshwater Fishes. Cornol Switzerland–Berlin Germany, 2007. 640 p.
12. Богдацкая Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. СПб.: ГосНИОРХ, 2004. 389 с.
13. Скрябин А.Г. Сиговые рыбы юга Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. 229 с.
14. Бочкарев Н.А. Экология, систематика, популяционная и внутривидовая структура сигов рода *Coregonus* (Pisces: Coregonidae) Телецкого озера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2000. 24 с.
15. Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4-е. Принят Международ. союзом биол. наук: пер. с англ. и фр. Второе исправленное изд. русского перевода. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. 223 с.
16. Кириллов Ф.Н. Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 359 с.
17. Остроумов Н.А. Рыбы и рыбный промысел р. Пясины // Тр. Полярной комиссии. 1937. Т. 30. С. 7–114.
18. Логашев М.В. Озеро Мелкое и его рыбохозяйственное значение // Рыбохозяйственное значение норильских озер // Тр. Ин-та полярного земледелия, животноводства и промыслового хоз-ва. Л.; М.; 1940. Вып. 11. С. 7–71.
19. Михин В.С. Рыбы озера Таймыр и Таймырской губы // Изв. ВНИОРХ. 1955. Т. 35. С. 5–43.
20. Романов В.И., Зуйкова Е.И., Бочкарев Н.А. Морфологическая и экологическая дифференциация симпатрических сигов рода *Coregonus* из оз. Таймыр // Сиб. экол. журн. 2016. № 9. С. 290–296. <https://doi.org/10.15372/SEJ20160306>
21. Романов В.И., Бочкарев Н.А. К вопросу о статусе экологических форм сигов *Coregonus lavaretus pidschian*

- schian* Таймырского озера // Вестн. ТГПУ. 2009. Вып. 11(89). С. 186–193.
22. Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И., Политов В.Д. Таксономический статус и происхождение некоторых экологических форм сигов вида *Coregonus lavaretus* (L.) из водоемов Сибири // Генетика. 2017. Т. 53. № 8. С. 922–932.
<https://doi.org/10.17816/ecogen15231-43>
 23. Бочкарёв Н.А., Зуйкова Е.И., Романов В.И. и др. Морфологическая и генетическая изменчивость симпатрических сигов комплекса *Coregonus lavaretus pidschian* из оз. Кутарамакан Хантайской гидросистемы (п-ов Таймыр) // Генетика. 2020. Т. 56. № 5. С. 571–583.
<https://doi.org/10.31857/S001667582005033>
 24. Михин В.С. Сиг-пыжьян реки Оленёк // Вопр. ихтиологии. 1959. Вып. 13. С. 71–74.
 25. Чистяков Г.Е. Водные ресурсы рек Якутии. М.: Наука, 1964. 255 с.
 26. Бочкарёв Н.А., Зуйкова Е.И., Политов В.Д. Дополнительные возможности сбора и регистрации морфологических данных у рыб // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб. Тюмень, 2013. С. 32–36.
 27. 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) // Adv. Limnol. 2013. V. 64. P. 257–277.
 28. Правдин И.Ф. Некоторые вопросы методики ихтиологических исследований. Определение линейных размеров рыб. Изв. К.-Ф. фил. АН СССР, 1949. № 4. С. 31–42.
 29. Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 163 с.
 30. Мина М.В. Рост животных: Анализ на уровне организма. М.: Наука, 1976. 291 с.
 31. Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. Molecular Cloning: A Laboratory Manual. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. Press, 1989. 2344 p.
 32. Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Katokhin A.V. Morphology and mitochondrial DNA variation of the Siberian white-fish *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) in the up-stream water bodies of the Ob and Yenisei rivers // Evol. Ecol. 2011. V. 25. P. 557–572.
<https://doi.org/10.1007/s10682-010-9437-7>
 33. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. V. 25. P. 1451–1452.
 34. Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median-Joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Boil. Evol. 1999. V. 16. P. 37–48.
 35. Excoffier L., Smouse P.E. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction data // Genetics. 1992. V. 131. P. 479–491.
 36. Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // Genetics. 1989. V. 123(3). P. 585–595.
 37. Fu Y.X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection // Genetics. 1997. V. 147. P. 915–925.
 38. Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin version 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis // Evol. Bioinform. Online. 2005. P. 47–50.
 39. Sendek D.S. Electrophoretic studies of Coregonid fishes from across Russia // Adv. in Limnology. 2002. V. 57. P. 35–55.
 40. Sendek D.S., Ivanov Ye.V., Khodulov V.V. et al. Genetic differentiation of coregonids populations in Subarctic areas // Adv. in Limnology. 2013. V. 64. P. 223–246.
<https://doi.org/10.1127/1612-166X/2013/0064-0014>
 41. Black W.C. BIOSYS-2. A computer program for the analysis of allelic variation in genetics. IY: Colorado State University, Department of Microbiology, 1997.
 42. Levene H. On a matching problem arising in genetics // Ann. Math. Stat. 1949. V. 20. P. 91–94.
<https://doi.org/10.1214/aoms/1177730093>
 43. Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. 1978. V. 89. P. 583–590.
 44. Wright S. Evolution and the Genetics of Population Variability Within and Among Natural Populations. Chicago; Illinois: Univ. Chicago Press, 1978. V. 4. 580 p.
 45. Сендек Д.С., Иванов Е.В. О причинах генетической неоднородности сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* реки Анабар // Экол. генетика. 2017. Т. 15. № 3. С. 20–26.
<https://doi.org/10.17816/ecogen15320-26>
 46. 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. V. 41. P. 25–39.
 47. Sendek D.S., Novoselov A.P., Studenov I.I. et al. The origin of Coregonid fishes of the White Sea Kuloi Plateau // Adv. in Limnology. 2011. V. 63. P. 209–227.
<https://doi.org/10.1127/1612-166X/2013/0064-0014>
 48. Сендек Д.С., Новоселов А.П., Бознак Э.И. Генетическая дифференциация сиговых рыб в реке Печоре // Сиб. экол. журн. 2016. Т. 23. № 2. С. 194–201.
<https://doi.org/10.15372/SEJ20160203>
 49. Svendsen J.I., Alexanderson H., Astakhov V.I. et al. Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia // Quat. Sci. Rev. 2004. V. 23. P. 1229–1271.
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2003.12.008>
 50. Mangerud J., Jakobsson M., Alexanderson H. et al. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation // Quat. Sci. Rev. 2004. V. 23(11–13). P. 1313–1332.
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2003.12.009>
 51. Ильмаст Н.В., Сендек Д.С., Титов и др. К вопросу о дифференциации экологических форм/подвидов сига *Coregonus lavaretus* озера Каменное // Уч. зап. Петрозаводского гос. ун-та. 2016. Т. 4. С. 42–53.

Population Structure of Whitefishes *Coregonus lavaretus pidschian* from the Olenek River: Revisiting the Origin of Ecological Forms

N. A. Bochkarev^{a,*}, D. S. Sendek^b, E. I. Zuykova^a, L. A. Pestryakova^c, E. S. Zakharov^c,
N. N. Zakharova^c, L. P. Koryakina^d, and D. V. Politov^e

^a*Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630091 Russia*

^b*State Research Institute on Lake and River Fishery, St. Petersburg, 199053 Russia*

^c*Ammosov North-East Federal University, Yakutsk, 677980 Russia*

^d*Arctic State Agrotechnology University, Yakutsk, 677007 Russia*

^e*Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia*

*e-mail: ih@eco.nsc.ru

The results of morphogenetic analysis and data on the growth rate of sympatric forms/species of whitefish of the *Coregonus lavaretus pidschian* complex (*Coregonus pidschian*) from the Olenek River basin are presented, where V.S. Mikhin previously described one of the most famous in the Russian literature “ecological forms” of whitefish. It has been established that in the Olenek River basin inhabit three morphologically different “ecological forms/species” of whitefish, two of which are distributed in the estuary of river and are identified as *C. lavaretus pidschian* n. *brachymystax* и *C. lavaretus pidschian* n. *glacialis*. The third form was found in the middle part of the river. It has been shown that the studied forms/species have a similar numbers of gill rakers on the first brachial arch and perforated scales in the lateral line, but differ in average size and appearance. The analysis of variability of the *ND1* gene of the mtDNA showed that whitefishes belong to various phylogenetic lineages which are earlier revealed in water bodies of the Taimyr Peninsula. Despite the external similarity with east-Siberian whitefishes, the mtDNA of glacial-plain whitefishes were found in the whitefishes from the middle course of the Olenek River. Moreover, according to allozyme analysis, the studied sample from the middle course of the river has a greater similarity with east-Siberian whitefishes. This discordance seems to be associated with oncoming dispersion and hybridization between forms/species, as well as with the adaptive nature of hereditary of isoenzyme variability.

Keywords: sympatric whitefish, ecological form, *C. lavaretus pidschian*, mtDNA, haplotypes, Siberia, Olenek River.