

УДК 575.86:574.9

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ СИГОВ (*COREGONUS*) ЕВРОПЫ: МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД

Е. А. Боровикова¹, А. А. Махров²

¹ Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

² Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

В обзоре рассмотрены данные о различиях между популяциями сиговых Европы по морфологическим и экологическим признакам, данные о пре- и постзиготической репродуктивной изоляции популяций, особенностях их паразитофауны. Особое внимание уделено оценке устойчивости признаков, которые считаются диагностическими для тех или иных форм. Авторы приходят к выводу, что диагностика видов сиговых и выяснение путей их расселения на основе морфо-экологических признаков в ряде случаев затруднительны: выделение с их помощью большей части «видов», якобы распространенных в водоемах Европы, необоснованно. Необходимо критически подходить к данным морфо-экологического анализа, выясняя причины дифференциации популяций, и использовать его в комплексе с молекулярно-генетическими данными.

К л ю ч е в ы е с л о в а: адаптация, микроэволюция, параллелизм, дивергенция.

E. A. Borovikova, A. A. Makhrov. TAXONOMY AND ORIGIN OF WHITEFISH AND CISCOES (*COREGONUS*) IN EUROPE: A MORPHOECOLOGICAL APPROACH

The review deals with differences between European populations of *Coregonus* with respect to morphological and ecological traits, pre- and postzygotic reproductive isolation, and characteristics of their parasitic fauna. Special attention is paid to the stability of the traits that are considered diagnostic for individual forms. It is concluded that the diagnosis of species of *Coregonus* on the basis of morphological and ecological traits alone may be problematic. Therefore, it is necessary to combine the results of morphological and ecological analysis with molecular genetic data.

Key words: adaptation, microevolution, parallelism, divergence.

Введение

Изучение происхождения популяций сиговых рыб (семейство Coregonidae), оценка степени их дифференциации друг от друга и систематической самостоятельности представляют значительный теоретический и практический интерес [обзоры: Bernatchez, Wilson, 1998; Douglas, Brunner, 2002; Попов, Сендек, 2003; Андрияше-

ва, 2011]. В частности, как можно более четкого определения таксономического положения той или иной популяции требует разработка и планирование мер рационального использования ее ресурсов, охраны и воспроизводства.

Особую проблему для систематиков, эволюционистов и зоогеографов представляют сиговые (особенно род *Coregonus*) Европы, поскольку именно на этой территории в связи со срав-

нительной молодостью пресноводных экосистем, сформировавшихся здесь лишь после отступления последнего ледника, процессы формо- (видо-) образования внутри рассматриваемой группы идут в настоящее время наиболее активно. Целый ряд специалистов десятки лет изучают этих рыб с применением самых разнообразных методов; в результате сформировались весьма различные представления о видовом составе и путях эволюции сигов [Järvi, 1928; Steinmann, 1951; Правдин, 1954; Dottrens, 1959; Svärdson, 1979; Решетников, 1980].

Большинство ихтиологов считают, что род *Coregonus* в Европе представлен европейской ряпушкой, *C. albula*, и обыкновенным сигом, *C. lavaretus* (далее «сиг»). На крайнем северо-востоке Европы (бассейн р. Печоры и прилегающие бассейны) обитает также целый ряд видов, широко распространенных в Сибири: сибирская ряпушка *C. sardinella*, омуль *C. autumnalis*, пелядь *C. peled*, чир *C. nasus*. Ряд авторов, однако, полагают, что эти виды распространены в Европе более широко (табл.).

Ситуация затрудняется существованием множества локальных форм в европейских водоемах, которые характеризуются различными морфологическими признаками. Некоторые специалисты принимают данные формы за эндемичные виды [Богущая, Насека, 2004; Kottelat, Freyhof, 2007].

Цель настоящего обзора – критический анализ экологических и морфологических признаков, использовавшихся в разное время в систематике европейских сиговых (*Coregonus*): мы постараемся выяснить, соответствуют ли различия, обнаруженные между отдельными формами сиговых, критериям видовой самостоятельности.

Подобных критериев не так уж много: это наличие диагностических морфологических признаков, пре- и постзиготическая репродуктивная изоляция. Основное внимание уделено оценке устойчивости перечисленных признаков при изменении условий среды. В обзоре рассмотрены также данные о паразитофауне некоторых форм, поскольку такие сведения могут оказаться важными при определении их происхождения.

Кроме того, анализ литературных данных о морфологической изменчивости сиговых может быть полезен при ответе на вопрос о присутствии в Европе видов, широко распространенных в Сибири.

Поскольку среди исследователей нет разногласий по видовому составу сиговых крайнего северо-востока Европы, этот регион был исключен из рассмотрения. Данные по географии рыб рода *Coregonus* Европы анализируются нами в другом обзоре [Боровикова, Махров,

2009], здесь мы будем ссылаться только на основные результаты генетических работ.

Результаты исследования

Темп роста и размеры. В соответствии с характерным темпом роста и принимая во внимание время наступления половозрелости, ряпушек разделяют на крупную и мелкую формы, которые образуют как симпатричные, так и аллопатричные популяции [Потапова, 1978]. Различие между данными формами ряпушек по размерам дало основания для всевозможных предположений о происхождении этого различия.

Так, Свардсон [Svärdson, 1979], основываясь главным образом на особенностях экологии, считал, что крупная ряпушка Ладожского и Онежского озер – это производное сибирской ряпушки. Аналогичное предположение высказывали и в отношении ряпушки норвежского озера Мьёса (Mjøsa) [Kitaev, 2002], но эти гипотезы не подтверждаются результатами морфологических [Правдин, 1939; Ильмаст, 2001] и генетических [Perelygin, 1992] исследований. Недавно крупная ряпушка Ладожского озера выделена в самостоятельный вид [Kottelat et al., 2005], однако авторы не приводят каких-либо доказательств устойчивости диагностических признаков этого «вида».

Тугорослые, карликовые формы с ранним созреванием характерны и для сига. Образование мелких тугорослых форм связано с разными причинами: в одних случаях это адаптация, позволяющая виду более эффективно использовать ресурсы водоема [Steinmann, 1951; Шапошникова, 1977]; в других же карликовость, по-видимому, вызвана ухудшением условий обитания или является аберрацией [Шапошникова, 1977; Лебедев, 1982a].

Карликовые формы сига могут быть генетически дифференцированы от нормальных; это показано, в частности, для карликового сига нельмушки Кубенского озера [Боровикова и др., 2005]. В то же время согласно генетическим исследованиям сигов альпийских озер дифференциация на формы, различающиеся размером производителей, происходит в разных озерах независимо [Douglas et al., 2005]. Очевидно, что у сиговых, как и у многих других рыб, темп роста определяется в основном условиями обитания [Дгебуадзе, 2001].

Внешнеморфологические признаки. На основании морфологических критериев неоднократно выдвигались предположения о наличии в Европе видов сиговых, широко распространенных в Сибири. В частности, эндемич-

ную ирландскую форму – поллана – сближали с омулем [Gasowska, 1964; Behnke, 1972]. В то же время некоторые исследователи не исключали, что поллан – это гибрид ряпушки и сига [Решетников, 1980]. В Фенноскандии предполагали также наличие нативных популяций пеляди [Svärdson, 1979], чира [Svärdson, 1957] и сибирского эндемика – муксуна, *C. muksun* [Китаев, 2004] (табл.).

Молекулярно-генетические исследования подтверждают близость поллана к омулю, в то время как предположения относительно наличия в Европе остальных видов опровергаются [обзор: Боровикова, Махров, 2009]. Проблема распространения сибирской ряпушки в Европе обсуждается ниже.

Обыкновенный сиг. Пластические признаки сигов зависят в значительной мере от условий обитания [обзор: Правдин, 1954], и к тому же они подвержены размерной и временной изменчивости [обзор: Канеп, 1976]. Однако этот факт порой не учитывается, когда пластические признаки используют для диагностики видов.

Так, наличие длинного остроконечного рыла послужило поводом для обоснования видового статуса *C. oxyrinchus* [Freyhof, Schöter, 2005]. Между тем экспериментально показано, что форма рыла у сигов зависит от условий обитания, и при использовании этого признака в систематике необходимо соблюдать исключительную осторожность [Etheridge et al., 2010]. Более того, генетические исследования выявили, что популяции с признаками «*C. oxyrinchus*» формировались полифилетично [Jacobsen et al., 2012]. Особое значение имеет методически безупречно выполненная работа [Etheridge et al., 2012], демонстрирующая, что на острове Великобритания обитает не три вида – *C. clupeoides*, *C. stigmaticus* и *C. pennantii*, как указано в сводке [Kottelat, Freyhof, 2007], а один фенотипически пластичный вид.

Одним из счетных признаков, которому придают чрезвычайно большое значение в систематике сиговых, является число жаберных тычинок: выделяют мало- (не более 30 тычинок), средне- (от 31 до 41) и многотычиновых (более 41) сигов. Многолетние экспериментальные исследования [Svärdson, 1957] показали чрезвычайно высокую наследуемость данного признака, что для количественных признаков, вообще говоря, нетипично. Это приводит к тому, что отбор по числу тычинок оказывается чрезвычайно эффективным и позволяет изменить их модальное число на 4,5 в течение одного поколения.

Действительно, недавно показано, что сразу у двух форм сига, обитающих в озере Тюн (Thun) в Швейцарии, в период с 1948 по 1982–84 год число тычинок возросло примерно на 7, а затем, к 2004 году, уменьшилось примерно на 4. Как оказалось, эти изменения коррелируют с уровнем эвтрофикации озера [Bittner et al., 2010]. У сига из другого швейцарского озера, Невшатель (Neuchâtel), отмечен постепенный рост числа тычинок в зависимости от глубины водоема [Vonlanthen et al., 2009].

Попытки обосновать четкую обособленность форм сигов с помощью этого признака еще более усложняются, если принять во внимание, что число жаберных тычинок у сиговых рыб зависит, помимо всего прочего, от температуры воды, в которой происходит эмбриональное и постэмбриональное развитие: с повышением температуры воды число жаберных тычинок увеличивается [Todd, 1998]. Следует отметить также, что существуют данные об изменении числа жаберных тычинок у некоторых сиговых рыб с возрастом [Меньшиков, 1951].

Критический анализ работ, посвященных сигу Европы, позволил сделать вывод, что заключения ряда авторов о существенном изменении числа тычинок при акклиматизации рыб в новом водоеме нельзя считать бесспорными [обзоры: Svärdson, 1952; Правдин, 1954]. Однако в более поздних работах появились веские доказательства значительного изменения числа тычинок у акклиматизированных форм: максимальное зарегистрированное изменение числа тычинок составило 3,7 за 2–3 генерации [Sandlund et al., 2007; см. также ссылки в работе: Lindsey, 1981]. Значительное уменьшение количества тычинок в ходе селекционных работ отмечено и у муксуна [Костюничев, Князева, 2007].

Результаты генетических исследований свидетельствуют о независимой дивергенции различающихся по числу тычинок форм сига во многих водоемах [Østbye et al., 2006; Hudson et al., 2011]. В то же время нельзя исключать и возможность аллопатричного происхождения этих форм. Так, в ходе генетических исследований [Боровикова и др., 2005; Сендек и др., 2005] подтвердилось предположение о вселении сигов балтийского происхождения с разным числом тычинок в западную часть бассейна Белого моря, где обычны малотычинковые сиги [Новиков, 1951; Правдин, 1954].

Ряпушки. Выделяют европейскую ряпушку, распространенную на севере Европы, и сибирскую ряпушку (обычно ее считают отдельным видом), населяющую реки Сибири. Ареалы этих форм перекрываются в бассейне Печоры [Соловкина, 1974], при этом систематический ста-

тус многих популяций, расположенных к западу и к востоку от Печоры, остается неясным и постоянно обсуждается в литературе. Так, некоторые авторы отмечали, что в восточной части бассейна Белого моря обитает ряпушка, сходная по своим морфологическим признакам с сибирской, и выделяли ее в подвид *C. sardinella* [Берг, 1916; Покровский, 1967]. К подвиду *C. s. marisalbi* одно время относили также популяцию озера Водлозеро в восточной части бассейна Онежского озера [Покровский, 1967], которая первоначально была описана как подвид европейской ряпушки *C. a. vodlosericus* [Лукаш, 1939]. Ряпушку озера Белого в верховьях Волги тоже считали сибирской, но рассматривали ее как другой подвид – *C. s. vessicus* [Дрягин, 1933]. В то же время было показано, что в западной части беломорского бассейна обитает уже европейская ряпушка [Первозванский, 1986 и ссылки в этой работе]. В итоге на основании особенностей морфологии ряпушек озер и рек бассейнов Белого и Баренцева морей было предложено объединить виды *C. albula* и *C. sardinella* [Покровский, 1967].

Позже, однако, Ю. С. Решетников [1980] обобщил данные ряда исследователей и показал, что антедорсальное расстояние, которое использовали в качестве диагностического признака при разделении двух видов ряпушек, – признак достаточно пластичный, и, следовательно, для целей систематики он не пригоден. В качестве диагностических признаков этим автором было предложено использовать число позвонков и отношение вентроанального расстояния к антедорсальному (в среднем 56 % у европейской и свыше 62 % у сибирской ряпушки). По мнению Решетникова [1980], анализ этих признаков подтверждает существование двух видов ряпушек. Однако, как отмечал В. Кузнецов [1987], хиатуса по данным признакам между видами не наблюдается.

В работе [Решетников, 2003] наряду с числом позвонков (54–59 у европейской, 57–64 у сибирской ряпушки) в качестве диагностического признака для двух видов вновь использовано отношение антедорсального расстояния к длине по Смитту (больше 42 % и «часто менее 42 %» соответственно). Согласно Решетникову [там же], сибирская ряпушка не встречается западнее Печоры. Однако в работах [Кузицин и др., 1999; Дворянкин, 2005; Боровикова, 2009; Voronikova et al., 2013] отмечено, что в озерах Белом, Водлозере и озерах Соловецких островов обнаружены экземпляры, у которых значение предложенных Решетниковым [2003] диагностических признаков соответствует характерным для сибирской ряпушки. В озере Имандра

на Кольском полуострове выявлена популяция, число позвонков у особей которой – промежуточное между значениями для двух видов – 59–61 [Марченко, 1981].

Ряпушка Сибири изучена хуже, чем ряпушка Европы, но и здесь имеются проблемы с определением видового статуса отдельных популяций. При использовании морфологических критериев вида по [Решетников, 1980, 2003] некоторые озерные популяции ряпушки Сибири могут быть классифицированы как европейская ряпушка [Романов, 2000].

Таким образом, вероятно, оба признака, считающиеся диагностическими для двух видов ряпушек, в значительной степени определяются факторами среды. Так, уменьшение антедорсального расстояния может быть связано с полупроходным образом жизни – показано, в частности, что при смолтификации атлантического лосося (*Salmo salar*) этот признак уменьшается [Кузицин, Новиков, 1994]. Число же позвонков у рыб зависит от температуры воды в период инкубации икры [обзор: Lindsey, 1988].

Не выявлено четких видовых маркеров и в ходе генетических исследований – удалось лишь показать, что европейская ряпушка происходит от сибирской, и установить постепенное изменение генетической структуры популяций с востока на запад [Боровикова, 2009]. Вполне вероятно, что формирование вида *C. albula* еще не завершено и мы наблюдаем процесс аллопатрического видообразования [Боровикова, Махров, 2012].

Некоторые авторы полагают, что у ряпушек Европы имело место и симпатрическое видообразование, и рассматривают как самостоятельные виды весненнерестующих ряпушек из озер Скандинавии и Германии [Svärdson, 1979; Schulz, Freyhof, 2003]. О времени нереста как о видовом критерии мы скажем ниже, а здесь остановимся на морфологических особенностях этих «видов» – между формами, нерестующими в разные сезоны, отмечены различия по целому ряду признаков: количеству позвонков, чешуй в боковой линии, лучей в плавниках, числу жаберных тычинок. Однако эти отличия сами по себе не могут служить критериями вида.

По-видимому, особенности морфологии весненнерестующих ряпушек связаны с особенностями их эмбрионального развития. Так, после вселения ряпушки в одно из озер Норвегии через 80 лет отмечено достоверное уменьшение числа жаберных тычинок в интродуцированной популяции, которая обитала в более холодной воде, чем исходная [Sandlund, 1992]. Через 50 лет после вселения ряпушки в ряд

озер Латвии у вселенцев также уменьшилось число жаберных тычинок, а в озере Alüksnes еще и увеличилось число чешуй в боковой линии [Oreha, Škute, 2009].

Краниологические признаки. Специалисты-остеологи выделяют у сиговых рыб целый ряд признаков, в той или иной степени пригодных для целей таксономии, но наибольшее значение придают пропорциям черепа, в том числе строению челюстного аппарата [Gasowska, 1970; Шапошникова, 1974; Лебедев, 1982б]. Однако для изученных форм европейских сигов либо не удается найти существенных различий в строении черепа [Gasowska, 1970], либо обнаруживаются различия между формами, ранее выделенными на основе внешнеморфологических признаков. Так, краниологические признаки подтверждают дифференциацию сигов Ладожского озера [Шапошникова, 1973], сигов Польши, различающихся по числу жаберных тычинок [Heese, 1992], сигов Центральной Европы (*C. cf. lavaretus* и *C. cf. oxyrhynchus*) с разной длиной рыла [Schmoll, 1991].

Создается впечатление, что краниологические признаки в значительной степени связаны с внешнеморфологическими, а те, как отмечено выше, во многом определяются условиями обитания. Особенно четко видна связь внешней морфологии и остеологии в случае сигов с разной длиной рыла. Зависимость краниологических признаков от условий обитания экспериментально показана на модельных видах, в частности, на систематически близких к сиговым лососевых рыбах [Balon, 1989; Yurtseva et al., 2010].

Презиготическая репродуктивная изоляция. Для сиговых рыб очень характерны симпатрические формы, различающиеся местом или временем нереста. Подобные формы иногда рассматривают как отдельные виды: так, в Европе описаны эндемичные виды летненерестующего сига, весенненерестующего сига и сига с зимне-весенним нерестом [Kottelat, Freyhof, 2007; Müller, 2007], а также весенненерестующих ряпушек [Svärdson, 1979; Schulz, Freyhof, 2003].

Между тем изучение акклиматизации сигов показало, что эти рыбы с легкостью меняют место нереста. Например, когда сиг, нагуливавшийся в Онежском озере и нерестившийся в его притоке, реке Суне, был вселен в небольшое озеро Вашозеро, лишенное притоков, он стал нереститься непосредственно в водоеме [Новиков, 1959]. И ряпушка из популяции, нерестившейся в притоке норвежского озера Мьёса (Mjøsa), после вселения ее в озеро Осенсьёен (Osensjøen) стала нереститься прямо в озере [Sandlund, 1992].

Время нереста – признак также очень пластичный, и у сиговых он подвержен сильной индивидуальной изменчивости [Андрияшева, 2011]. Так, в озере Констанц (Constance/Bodensee) одна из форм сига по прошествии ряда лет стала нереститься на три недели позже [Nümann, 1972]. А в озере Маджиоре (Maggiore, Central Alpine Region) за 50 лет появилась новая форма с иным временем и местом нереста по сравнению с уже существовавшими там сигами [Douglas, Brunner, 2002].

Кроме того, в литературе имеется много указаний на зависимость сроков нереста сиговых от условий среды, прежде всего от температуры. Так, все три формы сига, населяющие озеро Локнесьёен (Locknesjøen), имеющее преимущественно родниковое питание, нерестятся позже, чем аналогичные формы других озер Швеции [Svärdson, 1979]. Экспериментальные данные также указывают на сильную зависимость времени нереста сиговых рыб от условий внешней среды. Например, в экспериментах по удлинению светового дня удалось добиться задержки нереста у сига из Женевского озера (Lake Geneva) на два месяца [Gillet, 1991].

У других видов рыб, например у лососей, систематически близких сиговым, время нереста тоже зависит от ряда факторов среды [обзор: Pankhurst, King, 2010]. У одного из видов лососевых рыб, кумжи *Salmo trutta*, изменение температурного режима радикально меняло время нереста — с осеннего на зимне-весенний [Махров и др., 2011]. В данном эксперименте кумжу выращивали на родниковой воде при очень небольших изменениях температуры в течение года.

Между тем подобный температурный режим характерен для придонных слоев глубоких озер, где и обитают формы кумжи и сига с зимним или весенним нерестом. Таким образом, представляется весьма вероятным, что эти формы могут возникать под непосредственным влиянием условий среды, а вся совокупность данных указывает на то, что различие в местах или времени нереста отдельных форм сиговых совсем не обязательно свидетельствует о том, что мы имеем дело с разными видами. Более того, генетический анализ подтверждает независимое происхождение форм с весенним и зимним нерестом в разных озерах [Schulz et al., 2006].

Генетическая природа различий во времени нереста показана лишь для местного и чужеродного сигов из озера Мондзее (Mondsee, Австрия) [Wanzenböck et al., 2012]. Однако, несмотря на данный факт, между двумя популяциями отмечена гибридизация [Pamninger-Lahnsteiner et al., 2012].

Судя по всему, презиготическая репродуктивная изоляция не только легко возникает, но и легко разрушается. Так, в озере Валенштадт (Walenstadt, Швейцария) раньше обитало две формы сига – летне- и зимненерестующая. В настоящее время две популяции слились в одну с очень растянутым временем нереста [Ruhle, 1986].

Постзиготическая репродуктивная изоляция. Характерная черта сиговых рыб – высокая выживаемость и плодовитость гибридов первого поколения даже между формами, заведомо относящимися к разным видам. Однако неблагоприятные последствия межвидовой гибридизации все-таки дают о себе знать у гибридов как первого, так и последующих поколений [обзор: Медников и др., 2000].

Так, есть наблюдения, касающиеся высокой смертности икры в одном из шведских озер, куда вселяли сига двух разных форм [Svärdson, 1952]. В другой работе [Курка, 1948] говорится о полной гибели потомства от скрещивания двух форм сига, описанных как виды (*C. wartmanni coeruleus* и *C. exiguus albellus*) из Цюрихского озера (Lake Zürich) в Швейцарии. В то же время при скрещивании сигов *C. fera* и *C. macropthalmus* из озера Невшатель (Neuchâtel) было получено жизнеспособное потомство [Steinmann, 1951; Bargetzi, 1960].

В целом явления высокой смертности гибридов на ранних стадиях развития могут быть следствием не генетических различий между формами, а неблагоприятных условий эмбриогенеза. Подтверждением этого можно считать экспериментальные данные, полученные при скрещивании сигов с разной продолжительностью эмбриогенеза и размером икры: авторами работы [Woods et al., 2009] выявлены изменения во времени развития гибридов и показано наличие некоторых морфологических отклонений, но четкой тенденции к снижению жизнеспособности не отмечено.

Длительные наблюдения за репродуктивными взаимоотношениями двух форм сига проведены на озере Севан (Армения), куда с 1924 по 1927 годы завозили оплодотворенную икру сига из Чудского озера и ладожского сига – лудоги. Если в 1952–1953-м годах потомки двух исходных форм отличались друг от друга еще достаточно сильно, хотя и сблизились по некоторым признакам [Маилаян, 1954], то в конце 1960-х годов особи с морфологическими признаками «чистых» форм стали редки [Шапошникова, 1971; Решетников, 1980]. В 1986–1987 годах две формы можно было различить только по двум морфологическим признакам. О гибридном происхождении популяции севанского сига

свидетельствовал кариологический анализ [Бахум, 1989]. В то же время отмечалась значительная гибель икры и уродства эмбрионов у рыб из группы с промежуточной между исходными формами морфологией [Никитин, 1977]. К началу 21 столетия в озере Севан «образовалась морфометрически сравнительно однородная популяция» [Пипоян и др., 2012. С. 254].

Описанный случай формирования гибридных популяций не уникален: подобную популяцию образовали акклиматизированные сиги, относимые к видам *C. wartmanni* и *C. schinzi* [Dottrens, 1955]. Об интрогрессивной гибридизации разных форм сига сообщают и многие другие авторы [Svärdson, 1979; Ильмаст, Хренников, 2002; Winkler et al., 2011; Vonlanthen et al., 2012]. Таким образом, экспериментальные данные показывают, что постзиготическая репродуктивная изоляция между формами европейского сига, рассматриваемыми некоторыми авторами как виды, отсутствует в большинстве случаев. Постзиготическая изоляция у сиговых отсутствует не только между формами, но и между видами.

Паразитологические данные. Анализ распространения паразитов сиговых рыб позволил заключить, что паразитофауна сиговых Сибири существенно богаче паразитофауны сиговых Европы, причем последняя является производной от сибирской паразитофауны [Bauer, 1970].

В некоторых регионах встречаются, видимо, и относительно недавние переселенцы из Сибири. Так, в бассейне беломорской реки Ковды на кумже обнаружен паразит, характерный для сибирских сиговых, – скребень *Neoechinorhynchus crassus*. Другой типичный для Сибири паразит, нематода *Philonema sibirica*, был обнаружен у ряпушки, сига и лосося в озерах бассейна беломорской реки Кемь, встречается он у ряпушки Кольского полуострова и одного из озер Финляндии [обзор: Барская и др., 2008]. Эта нематода обнаружена также в бессточном озере в бассейне Печоры [Доровских, 2011]. Паразиты – переселенцы из Сибири отмечены и в бассейне Онежского озера [Румянцев, 2007].

Таким образом, паразитологические данные позволяют достаточно уверенно говорить о том, что отдаленные предки сиговых Европы проникли в этот регион из Сибири. Однако эти сведения не могут прояснить ни систематическое положение, ни происхождение отдельных форм сига, поскольку жесткой связи между определенным видом паразита и определенным видом хозяина, как правило, нет (как отмечено выше, скребень, характерный для сибирских сиговых, был обнаружен на кумже). В связи с этим интересен паразит поллана Ирландии –

Proteocephalus pollanicola, который по своим морфологическим особенностям ближе к аналогичному паразиту (*P. exiguous*) сига, а не омуля [Аникиева, 1991]. Однако данный факт нельзя рассматривать как опровержение большей близости поллана к омулю, чем к сигу.

Заключение

Признаки, традиционно используемые в систематике сиговых, – морфологические, экологические, физиологические и другие – весьма пластичны и сильно зависят от условий, в которых обитают рыбы. В связи с этим решение вопроса о наличии сибирских видов сиговых в Европе традиционными методами оказалось затруднительным. Морфологические, паразитологические и палеогеографические данные свидетельствуют о вселении некоторых форм сиговых на север Европы из Сибири по цепи приледниковых водоемов [обзоры: Кудерский, 1987; Митенев, 1998; Svärdson, 1998; Румянцев, 2007]. Однако дискуссии о присутствии в Европе того или иного вида сиговых рыб продолжаются десятилетиями, поскольку разные авторы используют разные диагностические признаки (см. табл.).

Еще труднее оказалось решить другой ключевой вопрос в систематике сигов – что представляют собой их симпатрические формы, различающиеся морфологически и экологически. В литературе отражены три точки зрения. Первая состоит в том, что эти формы представляют собой различные виды, а присутствие их в водоеме – это результат встречного расселения [Svärdson, 1998]. Вторая группа авторов также поддерживает идею о встречном расселении разных форм сига, но считает эти формы внутривидовыми единица-

ми [Правдин, 1954; Шапошникова, 1977; Решетников, 2010]. Сторонники третьей точки зрения доказывают, что разные формы из одного водоема, как правило, принадлежат к одной филогенетической линии и формообразование происходит независимо в каждом водоеме [Østbye et al., 2006].

Похожие проблемы выбора из нескольких вариантов формообразования возникают при анализе разнообразия многих видов рыб [Мина, 1986]. Обычно вопрос решается в ходе кропотливых исследований, которые позволяют обнаружить и изучить разные стадии формообразования и тем самым реконструировать этот процесс. Однако у сигов, как было показано выше, процессы эволюции обычно идут очень быстро, их промежуточные стадии обнаруживаются редко, что затрудняет реконструкцию этих процессов.

Молекулярно-генетические методы помогли решить обе ключевые проблемы систематики сиговых Европы [обзор: Боровикова, Махров, 2009]. Так, показано, что эндемичный сиг-поллан конспецифичен омулю; естественные популяции пеляди и чира обитают только на крайнем северо-востоке Европы; нативные популяции муксуна отсутствуют в Европе; европейская и сибирская ряпушки, видимо, должны быть объединены в один вид. Для европейских сигов более характерно симпатрическое формообразование (см. табл.).

Заметим, что в данном случае не происходит подмены «традиционных» методов молекулярными (которая иногда имеет место, и зачастую неоправданно): речь идет о выяснении филогенетических взаимоотношений между формами, выделенными методами традиционной систематики. Показательно, что, как правило, генетические методы не опровергают

Основные точки зрения на систематику и происхождение сигов Европы

Проблемы	Основные точки зрения		Точка зрения авторов
Основная: сколько видов рода <i>Coregonus</i> в Европе (за исключением северо-востока)?	5 видов [Китаев, 2004]; 6 видов [Svärdson, 1998]; 57 видов [Kottelat, Freyhof, 2007]	Сиг и европейская ряпушка [обзоры: Правдин, 1954; Решетников, 1980, 2010]	Сиг, ряпушка и омуль (поллан)
Частные: а) есть ли муксун?	Есть [Китаев, 2004]	Нет [Правдин, 1954; Решетников, 1980]	Нет
б) ...сибирская ряпушка?	Есть [Покровский, 1967; Китаев, 2002]	Нет [Решетников, 1980]	Видовой статус сибирской ряпушки сомнителен
в) ...омуль?	Есть, это поллан [Behnke, 1972]	Нет [Решетников, 1980]	Есть
г) ...пелядь?	Есть [Svärdson, 1979, 1998]	Нет [Решетников, 1980]	Есть только интродуцированные популяции
д) ...чир?	Есть [Svärdson, 1957]	Нет [Решетников, 1980]	Нет
Как произошли симпатрические формы сиговых рыб Европы?	Формообразование произошло аллопатрически [Himberg, 1970; Шапошникова, 1977]	Формы образовывались симпатрически [Østbye et al., 2006]	В большинстве случаев произошло симпатрическое формообразование (исключение – вселение в один водоем форм из разных приледниковых рефугиумов)

данные, полученные другими методами, а позволяют доказать справедливость одной из имеющихся точек зрения.

В заключение отметим, что изучение сиговых рыб дает все новые материалы для понимания закономерностей эволюции. Эта группа является прекрасным модельным объектом для изучения роли фенотипической пластичности в эволюции – интенсивно развивающейся в последние годы области исследований [West-Eberhard, 2003]. Системы сохранения генофонда, определяющие эволюцию большинства высших организмов [Артамонова, Махров, 2008] у сиговых, видимо, менее развиты.

Высокая фенотипическая пластичность и ослабление систем сохранения генофонда (выражающаяся, в частности, в значительной межвидовой гибридизации) позволяет сиговым быстро адаптироваться к условиям обитания. Однако эти же особенности сиговых вызывают затянутость процессов видообразования – генетические барьеры между видами формируются в течение долгого времени.

Авторы глубоко признательны за обсуждение затронутых в статье проблем Я. И. Алексеевой, Л. В. Аникиевой, В. С. Артамоновой, Н. А. Бочкареву, Ю. Ю. Дгебуадзе, Н. В. Ильмасту, С. П. Китаеву, Л. А. Кудерскому, К. В. Кузищину, В. Я. Первозванскому, Ю. С. Решетникову, В. И. Романову, О. П. Стерлиговой.

Выполнение работы поддержано грантом РФФИ № 11-04-00697-а, программой «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (подпрограмма «Динамика и сохранение генофондов») и грантами поддержки молодых ученых МК-2049.2013.4 и МК-2455.2013.4.

Литература

Андряшева М. А. Генетические аспекты разведения сиговых рыб. СПб.: ГосНИОРХ, 2011. 640 с.

Аникиева Л. В. Использование морфологических показателей *Proteocephalus pollanicola* (Cestoda: Proteocephalidae) для уточнения происхождения его хозяина – ирландского сига *Coregonus pollan* Thompson // Паразитология. 1991. Т. 25, № 3. С. 228–233.

Артамонова В. С., Махров А. А. Генетические системы как регуляторы процессов адаптации и видообразования // Совр. проблемы биол. эволюции. М., 2008. С. 381–403.

Барская Ю. Ю., Иешко Е. П., Лебедева Д. И. Паразиты лососевидных рыб Финноскандии. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2008. 168 с.

Бахум Ш. А. Изучение гетерогенности севанских сигов методами морфобиологического и кариологического анализов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 1989. 29 с.

Берг Л. С. Рыбы пресных вод Российской империи. М.: Департамент Земледелия, 1916. 563 с.

Богуцкая Н. Г., Насека А. М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Т-во научных изданий КМК, 2004. 389 с.

Боровикова Е. А. Филогеография ряпушек *Coregonus albula* (L.) и *C. sardinella* Valenciennes Европейского Севера России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: РУДН, 2009. 24 с.

Боровикова Е. А., Гордон Н. Ю., Политов Д. В. Генетическая дифференциация популяций сигов бассейна Белого моря // Проблемы изучения, рац. использования и охраны ресурсов Белого моря: материалы IX Междунар. конф. (Петрозаводск, 11–14 окт. 2004 г.). Петрозаводск, 2005. С. 62–66.

Боровикова Е. А., Махров А. А. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*, *Coregonidae*, *Osteichthyes*) Европы. Генетический подход // Усп. совр. биол. 2009. Т. 129, № 1. С. 58–66.

Боровикова Е. А., Махров А. А. Изучение популяций переходной зоны между европейской и сибирской ряпушками (*Coregonus*): роль среды обитания в видообразовании // Принципы экологии. 2012. Т. 1, № 4. С. 5–18.

Дворянкин Г. А. Озера Соловецкого архипелага: особенности ихтиофауны и состояние промысла // Материалы отчетной сессии СевПИНРО по итогам НИР 2002–2003 гг. Архангельск. 2005. С. 239–246.

Дгебуадзе Ю. Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с.

Доровских Г. Н. Зоогеография паразитов рыб главных рек северо-востока Европы. Сыктывкар: Изд-во Сыктывкарского гос. ун-та. 2011. 142 с.

Дрягин П. А. Белозерская ряпушка и вопрос акклиматизации сиговых в Белом озере // Изв. ВНИОРХ. 1933. Т. 16. С. 22–39.

Ильмаст Н. В. Ряпушка озера Осенсьёен (Норвегия) // Биоразнообразии Европейского Севера: тез. докл. междунар. конф. (Петрозаводск, 3–7 сент. 2001 г.). Петрозаводск. 2001. С. 69.

Ильмаст Н. В., Хренников В. В. Сиговые рыбы озера Пюхьярви и изменения рыбного населения под воздействием интродукции новых видов // Вопр. ихтиол. 2002. Т. 42, № 6. С. 763–767.

Канеп С. В. Анализ изменчивости пластических, меристических и интерьерных признаков сиговых рыб (семейство *Coregonidae*) // Вопр. ихтиол. 1976. Т. 16, вып. 4. С. 610–623.

Китаев С. П. О сходстве морфологии, экологии, кариотипов и явлении параллелизма, дивергенции и конвергенции у сиговых и гольцов. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2004. 60 с.

Костюничев В. В., Князева Л. М. Создание новых пород сиговых рыб в промышленных условиях выращивания // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 2007. Вып. 336. С. 237–253.

Кудерский Л. А. Пути формирования северных элементов ихтиофауны Севера европейской территории СССР // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1987. Вып. 258. С. 102–121.

Кузищин К. В., Груздева М. А., Андреева А. П. и др. К вопросу о таксономическом статусе ряпушки (*Coregonidae*, *Osteichthyes*) Соловецких островов // Биол. основы изучения, освоения и охраны животно-

го и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии: тез. докл. междунар. конф. (Петрозаводск, 6–10 сент. 1999 г.). Петрозаводск. 1999. С. 135–136.

Кузищин К. В., Новиков Г. Г. Морфоэкологическая дифференциация молоди семги *Salmo salar* и кумжи *S. trutta* в небольших потоках (Северная Карелия) // Вопр. ихтиол. 1994. Т. 34, № 4. С. 479–485.

Кузнецов В. В. Определение видовой принадлежности и биометрическое исследование молоди сиговых рыб в дельте Печоры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92, вып. 1. С. 50–58.

Лебедев В. Г. Происхождение и систематическое положение нельмушки *Coregonus lavaretus nelmuschka* Pravdin // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 1982а. Вып. 183. С. 58–70.

Лебедев В. Г. Остеологическая характеристика нельмушки *Coregonus lavaretus nelmuschka* Pravdin // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 1982б. Вып. 190. С. 102–107.

Лукаш Б. С. Рекогносцировочное рыбохозяйственное исследование Водлозера // Рыбное хозяйство Карелии. 1939. Вып. 5. С. 121–148.

Маилян Р. А. Систематика севанских сигов // Изв. АН АрмССР. 1954. Т. 7, № 9. С. 37–46.

Марченко Л. П. Ряпушка оз. Имандра // Биол. ресурсы Белого моря и внутр. водоемов Европейского Севера: матер. семинара (Петрозаводск, 23–25 янв. 1980 г.). Петрозаводск. 1981. С. 74–75.

Махров А. А., Артамонова В. С., Сумароков В. С. и др. Изменчивость сроков нереста у черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* Pallas в искусственных и естественных условиях // Изв. РАН. Серия биол. 2011. № 2. С. 178–186.

Медников Б. М., Шубина Е. А., Мельникова М. Н. Сиговые рыбы: новый механизм репродуктивной изоляции // Журн. общ. биол. 2000. Т. 61, № 4. С. 393–399.

Меньшиков М. И. Некоторые закономерности возрастной и географической изменчивости рыб // Тр. Карело-Финского отд. ВНИОРХ. 1951. Т. 3. С. 292–306.

Мина М. В. Микроэволюция рыб. М.: Наука, 1986. 207 с.

Митенев В. К. К истории формирования пресноводной фауны паразитов рыб Европейского Севера России // Паразиты и болезни морских и пресноводных рыб Северного бассейна. Мурманск, 1998. С. 34–49.

Никитин А. А. Некоторые вопросы морфологии сиговых интродуцированных в водоемах Киргизии // Ихтиол. и гидробиол. исследования в Киргизии. Фрунзе. 1977. С. 101–109.

Новиков П. И. О нахождении сигов балтийско-морского происхождения в западной части бассейна Белого моря // Изв. Карело-Финск. фил. АН СССР. 1951. № 1. С. 89–91.

Новиков П. И. Озеро Вашозеро // Озера Карелии. Петрозаводск. 1959. С. 312–318.

Первозванский В. Я. Рыбы водоемов района Костомукшского железорудного месторождения. Петрозаводск: Карелия, 1986. 216 с.

Пипоян С. Х., Киракосян Л. А., Туниев С. Б. Особенности изменчивости морфометрических признаков сига *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) (Actinopterygii: Coregonidae) оз. Севан // Труды Зоол. ин-та РАН. 2012. Т. 316, № 3. С. 254–265.

Покровский В. В. О морфологических особенностях, происхождении и географическом распространении беломорской ряпушки *Coregonus sardinella maris-albi* Berg // Изв. ГосНИОРХ. 1967. Т. 62. С. 100–114.

Попов И. Ю., Сендек Д. С. Квинтэссенция эволюции // Эволюционная биология: история и теория. Вып. 2. СПб.: СПб ФИЕЕТ РАН, 2003. С. 172–189.

Потапова О. И. Крупная ряпушка *Coregonus albus* L. Л.: Наука, 1978. 133 с.

Правдин И. Ф. О ладожском рипусе (*Coregonus albus* infraspecies *ladogae* Pravdin) и онежском кильце (*Coregonus albus* infraspecies *kiletz* Michajlowsky) // Изв. ВНИОРХ. 1939. Т. 21. С. 251–270.

Правдин И. Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 324 с.

Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.

Решетников Ю. С. (ред.). Атлас пресноводных рыб России. Т. 1. М.: Наука, 2003. 379 с.

Решетников Ю. С. О центрах возникновения и центрах расселения в связи с распределением числа видов по ареалу на примере сиговых рыб // Акт. проблемы совр. ихтиологии. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. С. 62–87.

Романов В. И. Морфоэкологическая характеристика ряпушки из оз. Томмот (бассейн р. Хатанги) и некоторые дискуссионные вопросы систематики евразийских ряпушек // Сибирский экол. журн. 2000. № 3. С. 293–303.

Румянцев Е. А. Паразиты рыб в озерах Европейского Севера (фауна, экология, эволюция). Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2007. 252 с.

Сендек 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 Вост. Фенноскандии. Петрозаводск. 2005. С. 135–147.

Соловкина Л. Н. Ряпушка *Coregonus albus sardinella* (Val.) бассейна Печоры // Вопр. ихтиол. 1974. Т. 14, вып. 5. С. 769–781.

Шапошникова Г. Х. Сравнительно-морфологическое описание сигов рода *Coregonus* оз. Севан // Вопр. ихтиол. 1971. Т. 11, вып. 4. С. 575–586.

Шапошникова Г. Х. К систематике сигов *Coregonus lavaretus* (L.) Ладожского озера // Вопр. ихтиол. 1973. Т. 13, вып. 1. С. 43–65.

Шапошникова Г. Х. Сиг-пыжьян *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin) водоемов Советского Союза // Вопр. ихтиол. 1974. Т. 14, вып. 5. С. 749–768.

Шапошникова Г. Х. История расселения сигов полиморфного вида *Coregonus lavaretus* (L.) и некоторые соображения о его внутривидовой дифференциации // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1977. С. 78–86.

Balon E. K. The epigenetic mechanisms of bifurcation and alternative life-history styles // Alternative Life-History Styles of Animals. Dordrecht. 1989. P. 467–501.

- Bargetzi J.-P.* Application de méthodes d'analyse biochimique à un problème taxonomique: les coregonides du lac de Neuchâtel // *Schweizer Zeitschrift für Hydrol.* 1960. Vol. 22. P. 641–758.
- Bauer O. N.* Parasites and diseases of USSR coregonids // *Biology of Coregonid fishes.* Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970. P. 267–278.
- Behnke R. J.* The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes // *J. Fish. Res. Board. Canada.* 1972. Vol. 29. P. 639–671.
- Bernatchez L., Wilson C. C.* Comparative phylogeography of Nearctic and Palearctic fishes // *Mol. Ecol.* 1998. Vol. 7. P. 431–452.
- Bittner D., Excoffier L., Largiader C. R.* Patterns of morphological changes and hybridization between sympatric whitefish morphs (*Coregonus* spp.) in a Swiss lake: a role for eutrophication? // *Mol. Ecol.* 2010. Vol. 19. P. 2152–2167.
- Borovikova E. A., Alekseeva Ya. I., Schreider M. J. et al.* Morphology and genetics of the ciscoes vendace (Actinopterygii: Salmoniformes: Salmonidae: Coregoninae: *Coregonus albula*) from the Solovetsky Archipelago (White Sea) as a key to determination of the taxonomic position of ciscoes in Northeastern Europe // *Acta Ichthyologica et Piscatoria.* Vol. 43. P. 183–194.
- Dottrens E.* Acclimatation et hybridation des Coregonides // *Revue Suisse de Zoologie.* 1955. Vol. 62. Suppl. P. 101–118.
- Dottrens E.* Systématique des Coregonides de l'Europe occidentale basée sur une étude biométrique // *Revue Suisse de Zoologie.* 1959. Vol. 66. P. 1–66.
- Douglas M. R., Brunner P.* Biodiversity of Central Alpine Coregonids (Salmoniformes): impact of one-hundred years of management // *Ecol. Appl.* 2002. Vol. 12. P. 154–172.
- Douglas M. R., Brunner P. C., Douglas M. E.* Evolutionary homoplasy among species flocks of Central Alpine *Coregonus* (Teleostei: Salmoniformes) // *Copeia.* 2005. P. 347–358.
- Etheridge E. C., Adams C. E., Bean C. W.* Are phenotypic traits useful for differentiating among *a priori* *Coregonus* taxa? // *J. Fish Biol.* 2012. Vol. 80. P. 387–407.
- Etheridge E. C., Bean C. W., Maitland P. S., Adams C. E.* Morphological and ecological responses to a conservation translocation of powan (*Coregonus lavaretus*) in Scotland // *Aquatic Conserv.* 2010. Vol. 20. P. 274–281.
- Freyhof J., Schöter C.* The houting *Coregonus oxyrinchus* (L.) (Salmoniformes: Coregonidae), a globally extinct species from the North Sea basin // *J. Fish Biol.* 2005. Vol. 67. P. 713–729.
- Gasowska M.* Coregonids classification discussed on the basis of *Coregonus pollan* Thompson from Lough Neagh (Northern Ireland) // *Ann. Zool.* 1964. Vol. 22. P. 413–419.
- Gasowska M.* Osteological analyses of the forms of the species *Coregonus lavaretus* (L.) from Poland and their relationship to forms from other places // *Biology of Coregonid Fishes.* Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970. P. 209–217.
- Gillet C.* Egg production in a whitefish (*Coregonus shinzi palea*) brood stock: Effects of photoperiod on timing of spawning and quality eggs // *Aquat. Living Resour.* 1991. Vol. 4. P. 33–39.
- Heese T.* Systematics of Polish populations of European whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.), based on skull osteology // *Pol. Arch. Hydrobiol.* 1992. Vol. 39. P. 491–500.
- Himberg K.-J. M.* A systematic and zoogeographic study of some north European coregonids // *Biology of Coregonid fishes.* Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970. P. 219–250.
- Hudson A. G., Vonlanthen P., Seehausen O.* Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenetic ancestral population // *Proc. R. Soc. B.* 2011. Vol. 278. P. 58–66.
- Jacobsen M. W., Hansen M. M., Orlando L. et al.* Mitogenome sequencing reveals shallow evolutionary histories and recent divergence time between morphologically and ecologically distinct European whitefish (*Coregonus* spp.) // *Mol. Ecol.* 2012. Vol. 21. P. 2727–2742.
- Järvi T. H.* Über die Arten und Formen der Koregonen s. str. in Finnland // *Acta zool. fenn.* Vol. 5. Helsingforsiae: Societas pro fauna and flora Fennica, 1928. 259 p.
- Kitaev S. P.* Vendace of Lakes Mjøsa and Osensjøen (Norway) – *Coregonus sardinella* Valenciennes? // *Coregonid. Internat. Symposium on the Biol. and Management of Coregonid Fishes: abstract book* (Rovaniemi, Finland, 26–29 August 2002). 2002. P. 24.
- Kottelat M., Bogutskaya N. G., Freyhof J.* On the migratory Black Sea lamprey and the nomenclature of the ludoga, Peipsi and ripus whitefishes (Agnatha: Petromyzontidae; Teleostei: Coregonidae) // *Zoosystematica Rossica.* 2005. Vol. 14. P. 181–186.
- Kottelat M., Freyhof J.* Handbook of European freshwater fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany. 2007. 646 p.
- Kupka E.* Chromosomale Verschiedenheiten bei schweizerischen Koregonen (Felchen) // *Revue Suisse de Zoologie.* 1948. Vol. 55. P. 285–293.
- Lindsey C. C.* Stocks are chameleons: plasticity in gill rakers of coregonid fishes // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1981. Vol. 38. P. 1497–1506.
- Lindsey C. C.* Factors controlling meristic variation // *Fish physiology.* Vol. XI, part B. San Diego etc. 1988. P. 197–274.
- Müller R.* The re-discovery of the vanished "Edelfisch" *Coregonus nobilis* Haack, 1882, in Lake Lucerne, Switzerland // *Advanc. Limnol.* 2007. Vol. 60. P. 419–430.
- Nümann W.* The Bodensee: effects of exploitation and eutrophication on the salmonid community // *J. Fish. Res. Board. Canada.* 1972. Vol. 29. P. 833–847.
- Oreha J., Škute N.* Morphological characteristics of local populations of European vendace *Coregonus albula* (L.) of some lakes of Latvia during 50 years // *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences. Section B.* 2009. Vol. 63. P. 271–278.
- Østbye K., Amundsen P.-A., Bernatchez L. et al.* Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times // *Mol. Ecol.* 2006. Vol. 15. P. 3983–4001.

Pamminger-Lahnsteiner B., Winkler K. A., Wanzenböck J., Weiss S. Does segregated spawning time prevent the introgression of stocked whitefish species into native species? A morphometric and genetic study in Lake Mondsee, Austria // *Advanc. Limnol.* 2012. Vol. 63. P. 197–208.

Pankhurst N. W., King H. R. Temperature and salmonid reproduction: implications for aquaculture // *J. Fish Biol.* 2010. Vol. 76. P. 69–85.

Pereygin A. A. Genetic variability of proteins in the populations of vendace (*Coregonus albula*) and least cisco (*Coregonus sardinella*) // *Nordic J. Fresh. Res.* 1992. Vol. 67. P. 99.

Ruhle Ch. Ergebnisse bisheriger Abklärungen über die systematische Beziehung zwischen Sommeralbeli und Winteralbeli (*Coregonus lavaretus* (L.)) im Walensee // *Schweizer. Zeitschrift für Hydrol.* 1986. Vol. 48. P. 145–152.

Sandlund O. T. Differences in the ecology of two vendace populations separated in 1895 // *Nordic J. Fresh. Res.* 1992. Vol. 67. P. 52–60.

Sandlund O. T., Museth J., Taugbøl T., Østbye K. Population characteristics of whitefish (*Coregonus lavaretus*) in a 30 years old river reservoir: Løpsjøen, SE Norway // *Advanc. Limnol.* 2007. Vol. 60. P. 205–212.

Schmoll A. Der Schädel mitteleuropäischer Koregonen (Pisces: Salmonidae, *Coregonus*) // *Bonn Zool. Beitr.* 1991. Bd. 42. P. 75–91.

Schulz M., Freyhof J. *Coregonus fontanae*, a new spring-spawning cisco from Lake Stechlin, northern Germany (Salmoniformes: Coregonidae) // *Ichthyol. Explor. Freshwaters.* 2003. Vol. 14. P. 209–216.

Schulz M., Freyhof J., Saint-Laurent R. et al. Evidence for independent origin of two spring-spawning ciscoes (Salmoniformes: Coregonidae) in Germany // *J. Fish Biol.* 2006. Vol. 68. P. 119–135.

Steinmann P. Monographie der schweizerischen Koregonen // *Schweizer. Zeitschrift für Hydrol.* 1951. Vol. 13. P. 54–155.

Svärdson G. The Coregonid problem. IV. The significance of scales and gill rakers // *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm.* 1952. Vol. 33. P. 204–232.

Svärdson G. The Coregonid problem. VI. The Palearctic species and their intergrades // *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm.* 1957. Vol. 38. P. 267–356.

Svärdson G. Speciation of Scandinavian *Coregonus* // *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm.* 1979. Vol. 57. P. 1–95.

Svärdson G. Postglacial dispersal and reticulate evolution of Nordic coregonids // *Nordic J. Fresh. Res.* 1998. Vol. 74. P. 3–32.

Todd T. N. Environmental modification of gill raker number in coregonine fishes // *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 1998. Vol. 50. P. 305–315.

Vonlanthen P., Bittner D., Hudson A. G. et al. Eutrophication causes speciation reversal in whitefish adaptive radiations // *Nature.* 2012. Vol. 482. P. 357–363.

Vonlanthen P., Roy D., Hudson A. G. et al. Divergence along a steep ecological gradient in lake whitefish (*Coregonus* sp.) // *J. Evol. Biol.* 2009. Vol. 22. P. 498–514.

Wanzenböck J., Pamminger-Lahnsteiner B., Winkler K., Weiss S. J. Experimental evaluation of the spawning periods of whitefish (*Coregonus lavaretus* complex) in Lake Mondsee, Austria // *Advanc. Limnol.* 2012. Vol. 63. P. 89–97.

West-Eberhard M. J. Developmental plasticity and evolution. New York: Oxford University Press, Inc., 2003. 794 p.

Winkler K. A., Pamminger-Lahnsteiner B., Wanzenböck J., Weiss S. Hybridization and restricted gene flow between native and introduced stocks of Alpine whitefish (*Coregonus* sp.) across multiple environments // *Mol. Ecol.* 2011. Vol. 20. P. 456–472.

Woods P. J., Müller R., Seehausen O. Intergenic epistasis causes asynchronous hatch times in whitefish hybrids, but only when parental ecotypes differ // *J. Evol. Biol.* 2009. Vol. 22. P. 2305–2319.

Yurtseva A., Lajus D., Artamonova V., Makhrov A. Effect of hatchery environment on cranial morphology and developmental stability of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from North-West Russia // *J. Appl. Ichthyol.* 2010. Vol. 26. P. 307–314.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Боровикова Елена Александровна

научный сотрудник
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл.,
Россия, 152742
эл. почта: elenalex1@yandex.ru

Махров Александр Анатольевич

научный сотрудник
Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН
Ленинский пр., 33, Москва, Россия, 119071
эл. почта: makhrov12@mail.ru
тел.: 89036667215

Borovikova, Elena

I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Yaroslavl Region, Russia,
e-mail: elenalex1@yandex.ru

Makhrov, Alexander

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
Russian Academy of Sciences
33 Leninskij pr., 119071 Moscow, Russia
e-mail: makhrov12@mail.ru
tel.: 89036667215