

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ НАЛИМА (*Lota lota* L., 1758) ЗАПАДНОЙ СИБИРИ ПО РЕЗУЛЬТАТАМ АНАЛИЗА ПОЛИМОРФИЗМА мтДНК

© 2017 г. Ю. Я. Хрунык, В. Д. Богданов, Л. Э. Ялковская, А. Р. Копориков, С. Б. Ракитин, П. А. Сибиряков, А. В. Бородин*

Институт экологии растений и животных Уральского отделения
Российской академии наук, Екатеринбург 620144

*e-mail: bor@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 03.03.2016 г.

На основании анализа полиморфизма гипервариабельного фрагмента контрольного региона мтДНК (407 пн) изучено генетическое разнообразие налима (*Lota lota* L., 1758) Обь-Иртышского и Тазовского речных бассейнов Западной Сибири. Для 134 особей описано 30 гаплотипов, 23 из которых впервые. Среди гаплотипов, ранее документированных для Евразии и Северной Америки, наиболее распространенным оказался общий для данных территорий гаплотип EV30 (45.5%). Результаты исследования не противоречат сложившимся представлениям о генетической дифференциации двух подвидов налима – *L. l. lota* и *L. l. maculosa* и свидетельствуют о принадлежности налима из Обь-Иртышского и Тазовского речных бассейнов к Евразийско-Берингийской кладе (номинативный подвид *L. l. lota*). Однако выявленное нами высокое генетическое разнообразие налима Западной Сибири и наличие на исследуемой территории относительно высоко дифференцированных групп указывают на существенную региональную специфику расселения налима.

Ключевые слова: митохондриальный геном, полиморфизм, филогеография, генетическая дифференциация, пресноводная ихтиофауна, циркумполярный ареал.

DOI: 10.7868/S0016675817010088

Налим (*Lota lota* L., 1758) – представитель пресноводной ихтиофауны Северного полушария, относится к семейству Lotidae и является единственным видом рода *Lota*. *L. lota* циркумполярно распространен в реках и озерах Евразии и Северной Америки, южная граница ареала вида проходит в районе 40° с.ш. [1–3]. В пресноводных экосистемах налим играет роль относительно крупного хищника. В отдельных регионах вид имеет большое хозяйственное значение как объект любительского и промыслового рыболовства. Благодаря широкому голарктическому распространению, важной экологической и хозяйственной роли налим является одним из интенсивно изучаемых видов. Тем не менее до сих пор остаются спорным ряд вопросов, в том числе связанных с его внутривидовой дифференциацией. На основании морфологического анализа внутри вида *L. lota*, ранее считавшегося монотипическим [4], к середине двадцатого века было описано три подвида: *L. l. lota*, *L. l. maculosa* и *L. l. leptura* [5]. Дальнейшие исследования выявили клинальную изменчивость ряда используемых морфологических характеристик, что поставило под сомнение существование последнего из подвидов [6–8].

В последние десятилетия для решения таксономических задач, оценки генетического разнообразия и филогеографических исследований широко используются молекулярно-генетические методы, в том числе анализ полиморфизма митохондриальной ДНК (мтДНК). Эти методы позволяют изучать историю формирования видовых ареалов, а также оценить возможное влияние глобальных климатических изменений и деятельности человека. Наряду с повышением достоверности филогеографических реконструкций, понимания истории формирования современной внутривидовой структуры налима данные о генетическом разнообразии региональных группировок и отдельных популяций могут иметь важное значение для сохранения вида в целом [9–11].

В исследованиях внутривидовой генетической структуры налима с использованием в качестве маркеров гена цитохрома *b* и контрольного региона мтДНК было показано существование двух обособленных хорошо дифференцированных филогрупп внутри *L. lota* [12, 13], соответствующих двум подвидам, выделяемым ранее на основании морфологических критериев. Одна из филогрупп – североамериканский подвид налима *L. l. maculosa*, распространена только на террито-

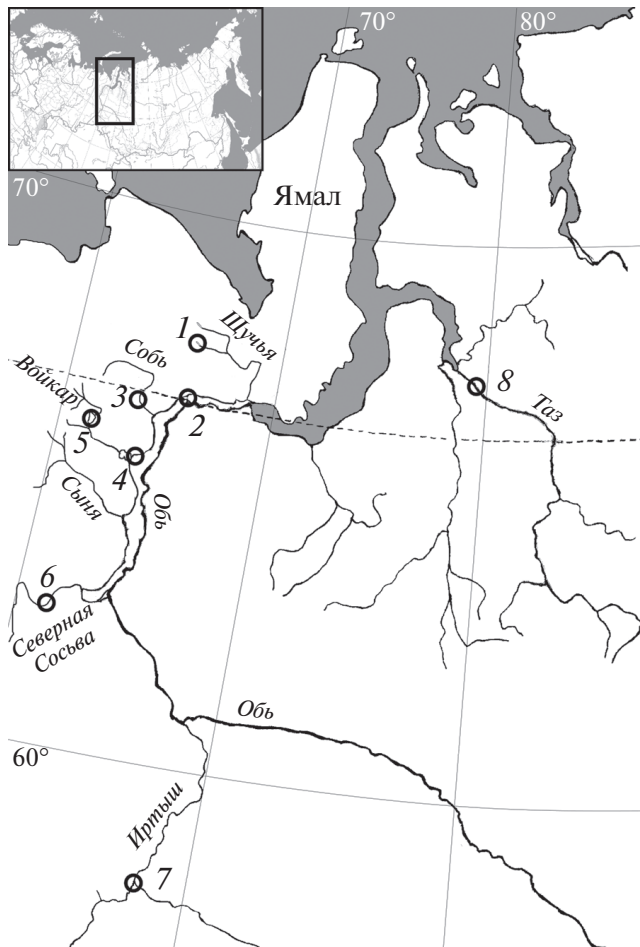


Рис. 1. Карта-схема расположения участков отлова налима (*L. l. lota*) в Западной Сибири. Обь-Иртышский речной бассейн: 1 – “Хадата” – оз. Большое Хадата–Юган-Лор (горная часть бассейна р. Шучья, левобережного притока нижней Оби); 2 – “Карантинский” – р. Обь (протока Малая Обь), окрестности г. Лабитнанги; 3 – “Собь” – р. Собь (левобережный приток нижней Оби); 4 – “Усть-Войкар” – р. Обь (протока Горная Обь); 5 – “Варчато” – оз. Варчато (бассейн р. Войкар, левобережный приток р. Обь); 6 – “Северная Сосьва” – р. Северная Сосьва (левобережный приток р. Обь); 7 – “Тобольск” – место впадения р. Тобол в р. Иртыш, Тазовский речной бассейн; 8 – “Таз” – р. Таз, окрестности пос. Тазовский.

рии Северной Америки южнее Большого Невольничьего озера (Канада); другая – номинативный подвид *L. l. lota* – собственно и является циркумполярной. Если при исследовании внутривидовой генетической структуры для *L. l. maculosa* не только проведен детальный анализ в пределах области распространения, но и определена зона совместного обитания и уровень гибридизации с *L. l. lota* [14], то пять клад в пределах ареала номинативного подвида [13] были выделены практически без учета информации о генетическом разнообразии налима ряда крупных речных бассейнов Центральной и Восточной Евразии. Как показы-

вают последние исследования [15, 16], привлечение данных из этих регионов может привести к существенным изменениям сложившихся представлений о внутривидовой генетической структуре номинативного подвида *L. l. lota* и вида в целом. Так, при анализе последовательностей гена цитохрома *b* и контрольного региона мтДНК было показано генетическое своеобразие налима бассейна р. Амур (Китай), образующего в филогенетической структуре *L. l. lota* самостоятельную кладу, которую наравне с описанными ранее *L. l. lota* и *L. l. maculosa* авторы предлагают рассматривать в качестве подвида [15]. Предварительные данные по изменчивости контрольного региона мтДНК налима Обь-Иртышского бассейна (Западная Сибирь), полученные нами всего для двух точек [16], также указывают на то, что реконструкция филогеографической структуры номинативного подвида *L. l. lota* без учета молекулярно-генетических данных из центральной части Евразии является неполной. Следует отметить, что возможная роль Западной Сибири в становлении природных сообществ часто недооценивается, хотя этот регион, в сравнении с Европой, Восточной Сибирью и Северной Америкой, выделяется своеобразием геологической истории и играет роль биогеографического перекрестка в формировании современных биомов Северного полушария [17–19]. Кроме того, находящийся на территории Западной Сибири один из крупнейших речных бассейнов Евразии – Обь-Иртышский занимает первое место в мире по запасам налима [20, 21].

Цель работы – на основании анализа полиморфизма контрольного региона мтДНК оценить генетическое разнообразие налима Обь-Иртышского и Тазовского речных бассейнов Западной Сибири в связи с возможной значимостью популяций региона в формировании внутривидовой структуры *L. l. lota*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Анализ генетического разнообразия налима Западной Сибири проводили на основании данных о последовательностях фрагмента контрольного региона мтДНК 134 экз., отловленных в 2013–2014 гг. на восьми участках (рис. 1): семь расположены в пределах Обь-Иртышского речного бассейна от устья р. Тобол до Обской губы, включая левобережные уральские притоки Оби, и один – в нижнем течении р. Таз в районе пос. Тазовский.

Выделение тотальной ДНК осуществляли из образцов мышечной ткани и плавников, фиксированных в 96%-ном этаноле, методом солевой экстракции [22] с некоторыми модификациями [23]. Амплификацию участка мтДНК длиной 854 пары нуклеотидов (пн), содержащего контрольный регион и частичные последовательности

фланкирующих его генов (*tRNA-Pro* и *tRNA-Phe*), проводили с использованием пары праймеров LProF [24] и 12S5R [25]. Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в 30 мкл реакционной смеси, содержащей 10–100 нг геномной ДНК, однократный *Taq*-буфер с хлоридом калия (Fermentas (Thermo Fisher Scientific)), 1.25 мМ $MgCl_2$, 50 мкМ каждого dNTP (SibEnzyme), по 0.5 мкМ прямого и обратного праймеров и 0.5 ед. *Taq*-полимеразы (SibEnzyme). Температурный профиль реакции: 1 мин при 95°C, далее 45 циклов (денатурация при 95°C – 10 с, отжиг праймеров при 58°C – 20 с, элонгация при 72°C – 50 с) и финальная элонгация – 10 мин при 72°C. Очистку ПЦР-продукта перед секвенированием выполняли путем растворения 1%-ной агарозы, содержащей электрофоретически выделенный ампликон, в насыщенном (6 М) растворе хаотропной соли (NaI) с дальнейшей сорбцией ДНК на силикатных частицах (SiO_2) и последующей элюцией в раствор [26]. Секвенирование проводили в обе стороны на автоматическом секвенаторе ABI Prism 3130 (Applied Biosystems) с использованием набора BigDye v. 3.1 (Applied Biosystems) и тех же праймеров, что использовались для амплификации.

Полученные нуклеотидные последовательности редактировали вручную в программе BioEdit 7.2.5 [27], с последующим выравниванием в программе MEGA v. 5.1 [28]. Межпопуляционную генетическую дифференциацию (AMOVA, F_{st}), гаплотипическое (h) и нуклеотидное (π) разнообразие, а также среднее число парных различий между гаплотипами (k) оценивали с помощью программы Arlequin v. 3.5 [29]. Филогенетическую реконструкцию дерева проводили методом Байеса (Bayes Inference, BI) в программе MrBayes v. 3.2.2 [30, 31] с использованием эволюционной модели Hasegawa–Kishino–Yano (HKY + I + G) [32] с гамма-распределением нуклеотидных замен и расчетом пропорции инвариантных сайтов. Выбор эволюционной модели осуществляли на основании информационных критериев AIC1, AIC2 и BIC в программе ModelGenerator v. 0.85 [33]. В ходе анализа генерировали 10000000 деревьев марковских цепей, отбор дерева проводился через каждые 1000 генераций. Из анализа исключали первые 25% деревьев, считая их неустойчивыми. Для оценки стабильности клад использовали значения апостериорных вероятностей. Визуализация дерева была выполнена в программе FigTree v. 1.4.2 [34]. В ходе исследования наряду с собственными данными при сравнительном анализе были использованы последовательности 39 гаплотипов контрольного региона мтДНК *L. lota*, описанные в работах [13, 15] и представленные в базе данных GenBank (NCBI).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для 134 особей налива из восьми локалитетов Западной Сибири были секвенированы последовательности митохондриального генома длиной 854 пн, включающие шесть нуклеотидов гена *tRNA-Pro*, полную последовательность контрольного региона мтДНК и часть гена *tRNA-Phe* длиной 44 пн. В исследуемом фрагменте обнаружено 33 полиморфных сайта, включая семь инделов (инсерций/делеций) и 29 сайтов с заменами, из которых 16 оказались парсимонично информативными (рис. 2, табл. 1). Для сравнительного анализа полученных нуклеотидных последовательностей с данными, представленными в базе GenBank (NCBI), использовали участок длиной 407 пн от 5'-конца, включающий 20 вариабельных сайтов. Данный фрагмент гомологичен максимальному числу нуклеотидных последовательностей из GenBank, включающих гипервариабельный участок контрольного региона мтДНК (первые 400 пн) *L. lota*, в котором сосредоточено около 90% всей его изменчивости [13].

При анализе 134 последовательностей контрольного региона было выявлено 30 гаплотипов (табл. 2), семь из которых были описаны ранее для территорий Евразии (EB21, EB30, EB33, EB35, EB40, EB41, EB43), а три из них также и для Северной Америки (EB30, EB35, EB40) [13, 14], 23 гаплотипа (31.2% всех секвенированных последовательностей) – WS1–WS23 (Western Siberia) – документированы только для Западной Сибири. Полученные нами оригинальные последовательности (WS1–WS23) были депонированы в базу данных GenBank (NCBI) под № KX017626–KX017648. Доля WS-гаплотипов среди всех обнаруженных в регионе составляет 76.7% и в анализируемых выборках варьирует от 0 до 66.7% (табл. 2), при этом наиболее распространенным является гаплотип WS1, обнаруженный в половине исследованных локалитетов. Из ранее описанных наиболее распространенными и в количественном (по частоте встречаемости) и в географическом аспектах оказались два гаплотипа: EB30 (с относительно высокой частотой присутствует во всех выборках, за исключением самой малочисленной “Северная Сосьва” ($N = 3$)), и EB41 (обнаружен во всех исследуемых выборках) (табл. 2). Все четыре гаплотипа налива из Тазовского бассейна также встречаются у особей из локалитетов Обь-Иртышского бассейна.

Как видно из табл. 3, значения индексов гаплотипического и нуклеотидного разнообразия налива из Тазовского и из среднего и нижнего течения Обь-Иртышского бассейнов (Западно-Сибирская равнина) существенно превышают величины, описанные ранее для верховьев Обь-Иртышского бассейна – р. Черный Иртыш (Северный Китай) ($h = 0.380 \pm 0.067$, $\pi (\times 100) =$

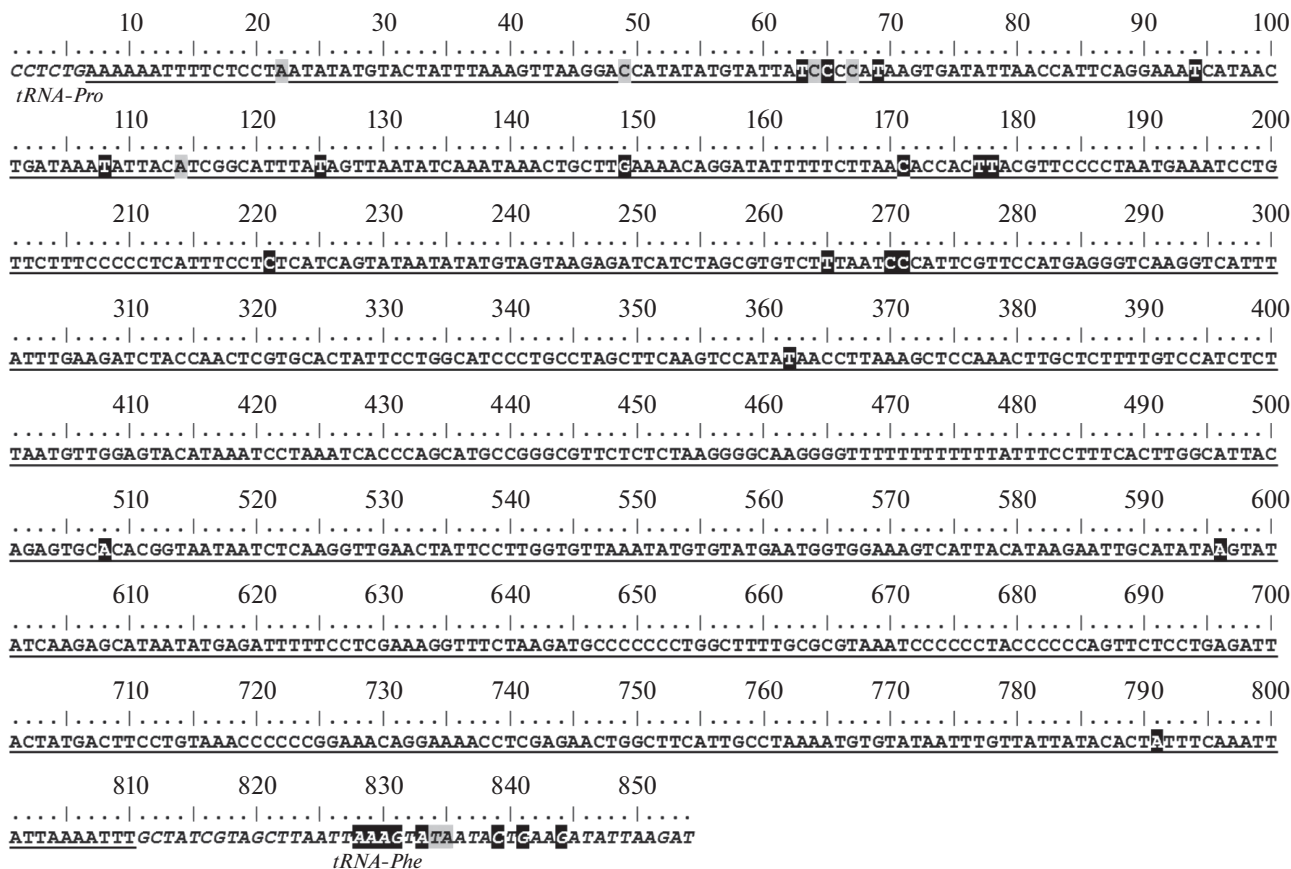


Рис. 2. Полиморфные сайты (белый шрифт на черном фоне – замены, черный шрифт на сером фоне – инделы (в позициях 64, 67 и 835 также присутствуют замены)) секвенированного фрагмента (854 пн) мтДНК налива Западной Сибири, включающего полную последовательность контрольного региона (подчеркивание).

= 0.116 ± 0.112), однако вполне сопоставимы с данными показателями у *L. lota* из верхнего течения Амурского бассейна ($h = 0.702 \pm 0.050$, $\pi (\times 100) = 0.239 \pm 0.180$) [15]. Генетическое разно-

образие налива в регионе в целом сходно с ранее рассчитанным для евразийской группы ($h = 0.85$, $\pi (\times 100) = 0.47$) в пределах Евразийско-Берингийской клады, к которой, согласно имеющимся

Таблица 1. Характеристика генетического полиморфизма фрагмента (854 пн) мтДНК налива Западной Сибири, включающего полную последовательность контрольного региона

Регион, бассейн, выборка	Количество						
	образцов	гаплотипов	полиморфных сайтов	замен	транзиций	трансверсий	инсерций/делеций
Западная Сибирь	134	45	33	32	19	13	7
Тазовский бассейн, р. Таз	11	5	7	7	4	3	0
Обь-Иртышский бассейн:	123	44	33	32	19	13	7
Хадата	8	2	2	2	2	0	0
Карантинский	18	10	11	10	7	3	1
Собь	38	18	17	17	9	8	4
Усть-Войкар	21	13	16	17	11	6	0
Варчато	8	4	4	4	4	0	0
Северная Сосьва	3	3	3	2	2	0	1
Тобольск	27	13	16	15	9	6	1

Таблица 2. Распределение образцов по гаплотипам фрагмента (407 пн) контрольного региона мтДНК в исследуемых выборках налива с территории Западной Сибири

Гаплотип	Выборки							
	Хадата	Карантинский	Собь	Усть-Войкар	Варчато	Северная Сосьва	Тобольск	Таз
EB21		1						
EB30	7	9	17	11	2		8	7
EB33			1					
EB35			2	1		1	1	
EB40			2		2		1	2
EB41	1	3	2	2	2	1	4	1
EB43							1	
WS1			3		2		4	1
WS2							1	
WS3							1	
WS4							2	
WS5			1					
WS6		1	1					
WS7			2					
WS8							1	
WS9			1					
WS10				1				
WS11				1				
WS12		1						
WS13			3	2				
WS14			1					
WS15				1				
WS16			1					
WS17				1				
WS18		1					1	
WS19						1		
WS20		1						
WS21		1	1	1				
WS22							1	
WS23							1	
Число гаплотипов	2	8	14	9	4	3	13	4
Доля оригинальных гаплотипов в выборке, %	0.0	62.5	64.2	66.7	25.0	33.3	61.5	25.0

представлениям о филогеографической структуре вида [13], относятся гаплотипы налива Западной Сибири. В пределах Обь-Иртышского бассейна выявлено незначительное варьирование индексов h , π и k , за исключением выборки “Хадата”, где значения данных показателей в среднем в 3.5 раза меньше, чем в остальных выборках.

Межпопуляционную генетическую дифференциацию оценивали на основе дисперсии частот гаплотипов мтДНК (AMOVA, F_{st}). Анализ молекулярной изменчивости (AMOVA) показал невысокие уровни межпопуляционной дифференциации: определяемая ею доля дисперсии составила всего 1.78% ($P = 0.145$), остальная доля приходится на общую внутривидовую из-

Таблица 3. Показатели генетического разнообразия налима Западной Сибири для фрагмента (407 пн) контрольного региона мтДНК

Регион, бассейн, выборка (количество образцов)	$h \pm SD$	$\pi (\times 100) \pm SD$	$k \pm SD$
Западная Сибирь (134)	0.771 \pm 0.035	0.471 \pm 0.293	1.869 \pm 1.077
Тазовский бассейн – р. Таз (11)	0.600 \pm 0.154	0.262 \pm 0.211	1.065 \pm 0.760
Обь-Иртышский бассейн (123):	0.786 \pm 0.036	0.477 \pm 0.302	1.941 \pm 1.110
Хадата (8)	0.250 \pm 0.180	0.123 \pm 0.132	0.500 \pm 0.472
Карантинский (18)	0.745 \pm 0.102	0.481 \pm 0.320	1.954 \pm 1.161
Собь (38)	0.792 \pm 0.065	0.462 \pm 0.300	1.877 \pm 1.097
Усть-Войкар (21)	0.729 \pm 0.102	0.464 \pm 0.311	1.886 \pm 1.121
Варчато (8)	0.857 \pm 0.082	0.422 \pm 0.313	1.714 \pm 1.114
Северная Сосьва (3)	1.000 \pm 0.272	0.493 \pm 0.464	2.000 \pm 1.612
Тобольск (27)	0.883 \pm 0.044	0.638 \pm 0.393	2.598 \pm 1.435

Примечание. h – гаплотипическое разнообразие; π – нуклеотидное разнообразие; k – среднее число парных различий между гаплотипами; SD – стандартное отклонение.

менчивость. Значимая межвыборочная дифференциация регистрируется лишь при сравнении следующих группировок налима: Хадата–Варчато ($P = 0.043$), Усть-Войкар–Варчато ($P = 0.029$) и Усть-Войкар–Тобольск ($P = 0.016$).

На филогенетическом дереве, построенном на основании последовательностей контрольного региона мтДНК налима с использованием Байесова анализа, с высоким уровнем поддержки выделяются две крупные клады (рис. 3), соответствующие ранее описанным и рассматриваемым в качестве двух подвидов [13]: Евразийско-Берингийская кладка – *L. l. lota*, в которую входят гаплотипы из Евразии и северо-западной части Северной Америки, и Северо-Американская кладка – *L. l. maculosa*, которую формируют гаплотипы из юго-восточной части ареала вида в Северной Америке. Внутри обеих клад также наблюдается определенная дифференциация. Так, в интересующей нас Евразийско-Берингийской кладке, в которую входят гаплотипы, описанные нами для налима из Западной Сибири, четко дифференцируется группа гаплотипов из бассейна р. Амур. Также с относительно высокой поддержкой выделяются две группы, сформированные WS-гаплотипами, одна из которых представлена двумя гаплотипами, обнаруженными в выборке р. Иртыш (“Тобольск” – WS4, WS23), а вторая – четырьмя гаплотипами налима из Обь-Иртышского бассейна (“Карантинский”, “Собь”, “Усть-Войкар”, “Варчато”, “Тобольск” – WS1, WS2, WS3, WS21). Отдельные группы также формируют ряд ранее описанных Евразийско-Берингийских гаплотипов [13]: EB15–EB17 – обнаружены в озерах на севере Финляндии и Кольском полуострове, EB20 и EB22 – в Центральной Европе. Оставшаяся часть гаплотипов Евразийско-Берингийской кладки либо

формирует группы с невысокой поддержкой, либо совсем не формирует отдельных групп (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

В результате анализа генетического разнообразия налима Западной Сибири с использованием в качестве маркера фрагмента контрольного региона мтДНК длиной 407 пн у 134 особей из Обь-Иртышского и Тазовского речных бассейнов описано 30 гаплотипов, 23 из которых ранее не были обнаружены ни на территории Евразии, ни в Северной Америке. Больше половины (68.7%) всех секвенированных последовательностей представлены семью гаплотипами, описанными ранее для территории Евразии [13], при этом 45.5% приходятся на один из евразийских гаплотипов EB30, распространение которого охватывает европейские (Изар, Висла, Эльба) и азиатские (Лена) реки, а также территорию Северной Америки [14].

Результаты филогенетического анализа, проведенного на полученном нами материале с привлечением дополнительных данных по другим регионам Евразии (Европа, Восточная Сибирь, Китай) и Северной Америки, взятых из GenBank (NCBI), не противоречат сложившимся представлениям о дифференциации вида *L. lota* на две крупные географически приуроченные кладки – Евразийско-Берингийскую и Северо-Американскую, соответствующие двум подвидам – *L. l. lota* и *L. l. maculosa*, но выявляют существенные отличия в генетической структуре Евразийско-Берингийской кладки по сравнению с ранее предлагавшимися схемами [12–15]. Высокая степень дифференциации группы гаплотипов налима из Амурского бассейна внутри Евразийско-Берингийской кладки была выявлена в работе, посвященной изучению популяционно-генетической структуры налима Китая

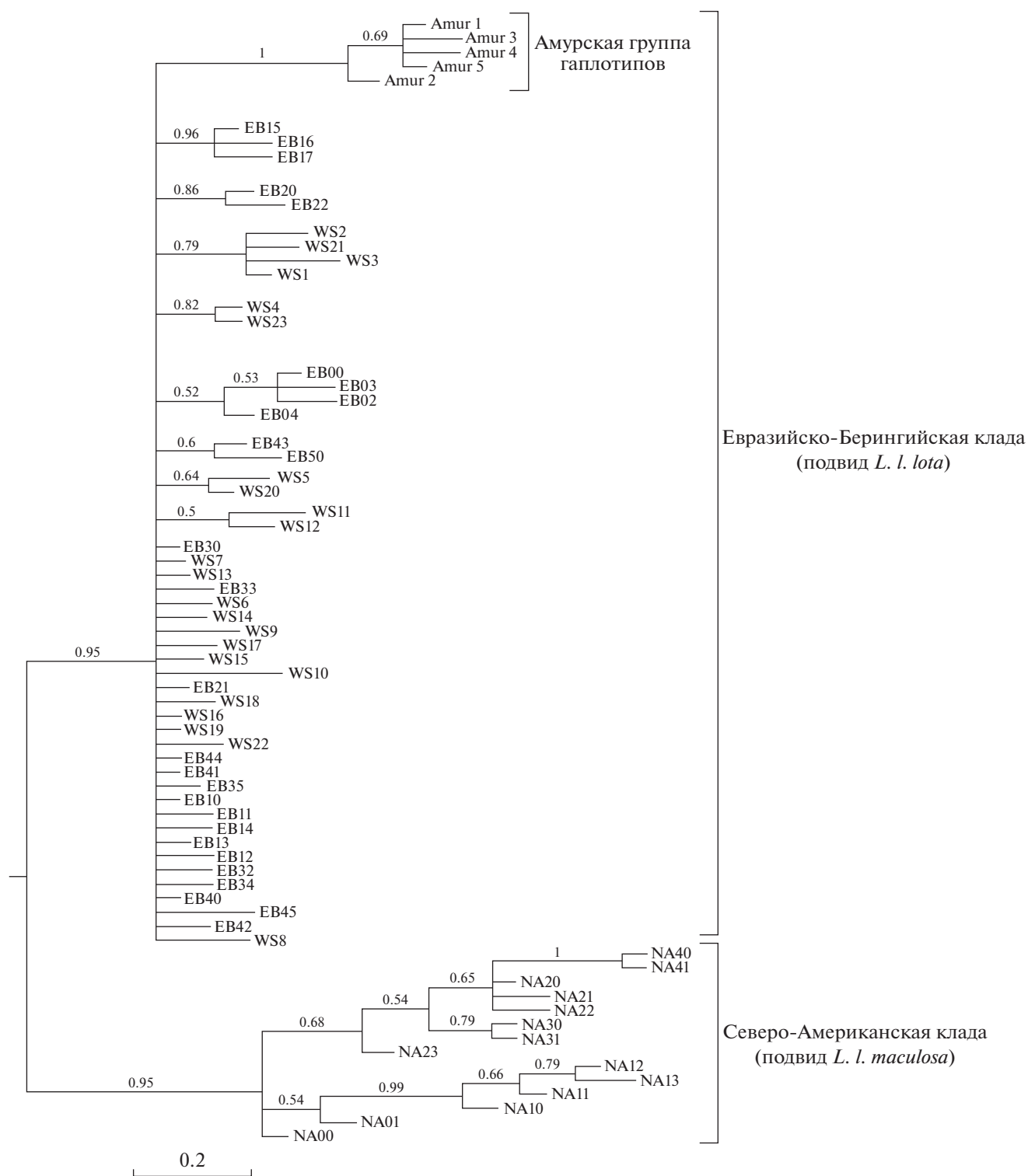


Рис. 3. Филогенетическое дерево, реконструированное методом Байесова анализа на основании 69 гаплотипов контрольного региона мтДНК *L. lota*. Числа над ветвями – апостериорные вероятности. Масштабный отрезок соответствует числу нуклеотидных замен на один сайт. Гаплотипы: Amur – уникальные для Амурского бассейна [15], WS – документированные только для Западной Сибири, EB – описанные ранее для Евразийско-Берингской клыды (*L. l. lota*) [13], NA – Северо-Американской клыды (*L. l. maculosa*) [13].

[15]. Ранее также в пределах номинативного под-вида *L. l. lota* было выделено пять групп гаплотипов (за исключением амурской, данные по которой отсутствовали) с относительно четкой географической дифференциацией, подкрепленной геологической историей регионов: Западноевропейская – Дания, Франция, Италия, Нидерланды, Швейцария; Североевропейская – Норвегия, Швеция, Финляндия, Россия (Кольский п-ов); Берингийская – Россия (Центральная и Восточная Сибирь, Дальний Восток), Северная Америка; Аляскинская – Аляска (Северная Америка) и самая широко распространенная – Евразийская клада – Финляндия, Германия, Польша, Швеция, Россия (Бурятия) [13]. Ван Худт с соавт. [13] исходя из предположения о том, что формирование современной генетической структуры налима – результат постплейстоценовой реколонизации из трех европейских рефугиумов, рассматривали территорию от р. Дунай до оз. Байкал как транзитную зону экспансии носителей европейских гаплотипов через Восточную Европу и Западную Сибирь в Берингию и далее. Однако в их работе не было учтено, что неохваченная исследованиями территория Евразии между Восточной Европой и Восточной Сибирью имеет мощные речные системы со сложной историей формирования и, как следствие, возможное генетическое своеобразие региональных популяций налима. Включение в анализ данных, полученных нами из Обь-Иртышского и Тазовского бассейнов, существенно дополняют предложенную ранее модель генетической дифференциации внутри *L. l. lota* [13], так как в пределах Евразийско-Берингийской клады нами описаны четыре относительно высоко дифференцированные группы гаплотипов, две из которых сформированы исключительно WS-гаплотипами (рис. 2).

Наши исследования также выявили высокое генетическое разнообразие налима Западной Сибири (табл. 3), сопоставимое с описанным для Евразийской группы Евразийско-Берингийской клады [13]. Тот факт, что большая часть всех секвенированных нами последовательностей налима из исследуемого региона представлены гаплотипами, документированными ранее для территории Евразии и Северной Америки [13, 14], указывает на общие корни формирования генетической структуры налима Северной Евразии и Аляски. В то же время относительно высокая доля уникальных гаплотипов *L. l. lota* в Западной Сибири и наличие сильно дифференцированных групп гаплотипов для данной территории свидетельствуют о региональной специфике населения налима, которая может быть обусловлена как геологической историей, так и особенностью автогенетических процессов.

Таким образом, результаты нашего исследования генетического разнообразия налима Западной Сибири указывают на необоснованность ре-

конструкций эволюционной истории вида без включения данных по крупным регионам. Очевидно, что для получения максимально правдоподобной картины истории формирования генетической структуры Евразийско-Берингийской клады необходимо включение в анализ данных из других крупных бассейнов (в частности, Каспийского и Енисейского), геологическая история которых могла наложить отпечаток на генетическое разнообразие налима этих регионов и определить их роль в формировании генетической структуры евразийских и берингийских популяций вида в целом.

Работа выполнена при финансовой поддержке CRDF Global и Уральского отделения РАН (совместный проект в области фундаментальных научных исследований № FSCX-14-61086-0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Атлас пресноводных рыб России / Под ред. Решетникова Ю.С. М.: Наука, 2002. Т. 2. 253 с.
2. *Богуцкая Н.Г., Насека А.М.* Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Тов-во научных изд. КМК, 2004. 389 с.
3. *Nelson J.S.* Fishes of the World. New Jersey, USA: John Wiley and Sons, 2006. 601 p.
4. *Günter A.* Catalogue of Fishes in the British Museum. London: British Museum, 1862. V. 4. 334 p.
5. *Hubbs C.L., Schultz L.P.* Contribution to the Ichthyology of Alaska with Descriptions of Two New Fishes. Univ. Michigan. Mus. Zool., 1941. 431 p.
6. *Pivnicka K.* Morphological variation in the burbot (*Lota lota*) and recognition of the subspecies: a review // J. Fisheries Res. Board Canada. 1970. V. 27. P. 1757–1765.
7. *Holcik J., Nagy S.* Burbot *Lota lota* from the river Turiec Czechoslovakia // Fol. Zool. 1987. № 36. P. 85–96.
8. *Nikiforov S.N., Zakharov A.V., Grishin A.F., Vyborov M.V.* Morphological characterization of burbot (*Lota lota*) of the Poronay River (Sakhalin) // J. Ichthyology. 1993. V. 33. P. 140–144.
9. *Frankham R.* Conservation genetics // Annu. Rev. Genetics. 1995. V. 29. № 1. P. 305–327.
10. *Paragamian V.L., Powell M., Foler J.* Mitochondrial DNA analysis of burbot in the Kootenai River basin of British Columbia, Montana, and Idaho // Transactions Am. Fisheries Society. 1999. V. 128. P. 854–886.
11. *Underwood Z.E., Mandeville E.G., Walters A.W.* Population connectivity and genetic structure of burbot (*Lota lota*) populations in the Wind River Basin, Wyoming // Hydrobiologia. 2016. V. 765. № 1. P. 329–342.
12. *Van Houdt J.K.J., Hellemans B., Volckaert F.A.M.* Phylogenetic relationships among Palearctic and Nearctic burbot (*Lota lota*): Pleistocene extinctions and recolonization // Mol. Phylogenet. Evolution. 2003. V. 29. P. 599–612.
13. *Van Houdt J.K.J., DeCleyen L., Perretti A., Volckaert F.A.M.* A mitogenic view on the evolutionary history of the Holarctic freshwater gadoid, burbot (*Lota lota*) // Mol. Ecol. 2005. V. 14. P. 2445–2457.
14. *Elmer K.R., Van Houdt J.K.J., Meyer A., Volckaert F.A.M.* Population genetic structure of North American burbot

- (*Lota lota maculosa*) across the Nearctic and at its contact zone with Eurasian burbot (*Lota lota lota*) // Can. J. Fish. Aquatic Sciences. 2008. V. 65. № 11. P. 2412–2426.
15. Fang H., Zhang J., Song N. et al. Population genetic structure and geographical differentiation of burbot (*Lota lota*) in China // Russ. J. Genetics. 2013. V. 49. № 10. P. 1047–1056.
 16. Хрунык Ю.Я., Бородин А.В., Семериков В.Л. и др. Первые данные о генетическом разнообразии налима (*Lota lota*) Западно-Сибирской равнины // ДАН. 2015. Т. 463. № 5. С. 615–618.
 17. Sher A. Traffic lights at the Beringian crossroads // Nature. 1999. V. 397. P. 103–104.
 18. Hewitt G.M. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biol. Sciences, 2004. V. 359. P. 183–195.
 19. Borodin A., Markova E., Zinovyev E. et al. Quaternary rodent and insect faunas of the Urals and Western Siberia: Connection between Europe and Asia // Quaternary Intern. 2013. V. 284. P. 132–150.
 20. Копориков А.Р., Богданов В.Д. Связь успешности воспроизводства полупроходного налима *Lota lota* L. (Lotidae) р. Оби с водностью поймы // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2010. № 3. С. 29–36.
 21. Богданов В.Д., Копориков А.Р. Воспроизводство налима нижней Оби. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 156 с.
 22. Aljanabi S.M., Martinez I. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques // Nucl. Acids Res. 1997. V. 25. P. 4692–4693.
 23. Ракитин С.Б., Копориков А.Р., Богданов В.Д. и др. Изменчивость микросателлитной ДНК налима (*Lota lota*) Обь-Иртышского бассейна: тестирование праймеров и оптимизация методики // Вестник Астраханского гос. технич. ун-та. Серия: Рыбное хозяйство. 2013. № 3. С. 118–128.
 24. Meyer A., Morrissey J.M., Schartl M. Recurrent origin of a sexually selected trait in *Xiphophorus* fishes inferred from a molecular phylogeny // Nature. 1994. V. 368. P. 539–542.
 25. Elmer K.R., Recknagel H., Thompson A., Meyer A. Asymmetric admixture and morphological variability at a suture zone: parapatric burbot subspecies (Pisces) in the Mackenzie River basin, Canada // Hydrobiologia. 2012. V. 683. № 1. P. 217–229.
 26. Forensic DNA Profiling Protocols. New Jersey: Humana Press Inc., 1998. 308 p.
 27. Hall T.A. Bio-Edit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucl. Acids Symp. Series. 1999. V. 41. P. 95–98.
 28. Tamura K., Peterson D., Peterson N. et al. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods // Mol. Biol. Evol. 2011. V. 28. № 10. P. 2731–2739.
 29. Excoffier L., Lischer H.E.L. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Mol. Ecol. Res. 2010. V. 10. № 3. P. 564–567.
 30. Ronquist F., Huelsenbeck J.P. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // Bioinformatics. 2003. V. 19. № 12. P. 1572–1574.
 31. Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P. et al. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space // Syst. Biol. 2012. V. 61. № 3. P. 539–542.
 32. Hasegawa M., Kishino H., Yano T. Dating the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA // J. Mol. Evol. 1985. V. 22. P. 160–174.
 33. Keane T.M., Creevey C.J., Pentony M.M. et al. Assessment of methods for amino acid matrix selection and their use on empirical data shows that ad hoc assumptions for choice of matrix are not justified // BMC Evol. Biol. 2006. V. 6. № 29. P. 1–17.
 34. Rambaut A. FigTree: version 1.4.2. UK: Institute Evol. Biology, Univ. Edinburgh. 2014. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>.

The Genetic Diversity of Burbot (*Lota lota* L., 1758) Inhabiting Western Siberia (the Analysis of the mtDNA Control Region Polymorphism)

Yu. Ya. Khrunyk, V. D. Bogdanov, L. E. Yalkovskaya, A. R. Koporikov, S. B. Rakitin, P. A. Sibiryakov, and A. V. Borodin*

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144 Russia

*e-mail: bor@ipae.uran.ru

The genetic variability of burbot (*Lota lota* L., 1758) inhabiting the Ob-Irtysh and Taz river basins in Western Siberia has been studied based on the polymorphism of the hypervariable fragment of mtDNA control region (407 bp). The analysis of 134 fish samples revealed 30 haplotypes, 23 of which were new. Among haplotypes, previously detected in Eurasia and North America, EB30 was the most frequently found in Western Siberia (45.5% frequency). The results of our study are in agreement with previous research pointing to the genetic differentiation of two burbot subspecies, *L. l. lota* and *L. l. maculosa*, and indicate that burbot inhabiting the Ob-Irtysh and Taz river basins belong to the Eurasian-Beringian clade (nominative subspecies *L. l. lota*). However, a high genetic diversity of burbot in Western Siberia, along with a relatively high differentiation of burbot groups within studied territory, points to a regional specificity of burbot population. English translation of the paper published in Russian Journal of Genetics, 2017, Vol. 53, No. 2, is available ONLINE by subscription from: <http://www.springer.com/>, <http://link.springer.com/journal/11177>

Keywords: mitochondrial genome, polymorphism, phylogeography, genetic differentiation, freshwater ichtyo-fauna, circumpolar range.