

УДК 574.3:597.555.5(571.1)

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ НАЛИМА (*LOTA LOTA* L., 1758) В КРУПНЫХ РЕЧНЫХ БАССЕЙНАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2017 г. А.Р. Копориков^{а,*}, В.Д. Богданов^а, Л.Э. Ялковская^а, С.Б. Ракитин^а, Ю.Я. Хрунык^а, А.С. Алдохин^б, А.А. Чемагин^б, Т.К. Тунева^а, А.В. Бородин^а

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

^бТобольская комплексная научная станция УрО РАН, 626152 Тюменская обл., г. Тобольск, ул. им. академика Юрия Осипова, 15

e-mail: Koporikov@mail.ru

Поступила в редакцию 02.11.2016 г.

Проведены исследования эколого-морфологического (204 экз.) и генетического (134 экз.) разнообразия налима из 8 локалитетов Обь-Иртышского и Тазовского речных бассейнов. Показана дифференциация налима Западной Сибири по размерно-весовым характеристикам, обусловленная доминирующим типом миграционного поведения, кормовыми условиями и физико-географическими особенностями мест обитания. Высокое генетическое разнообразие (контрольный регион мтДНК (854 пн)) налима Западной Сибири и низкий уровень дифференциации между выборками свидетельствует о значительном межгрупповом потоке генов.

Ключевые слова: налим, структура популяции, миграционное поведение, изменчивость, темп роста, контрольный регион, мтДНК, *Triaenophorus*.

DOI: 10.7868/S0367059717050067

Налим (*Lota lota* L., 1758) — пресноводный, циркумполярный вид, обладающий широким спектром этологических и экологических приспособлений к разнообразным условиям обитания. Крупнейшая в мире группировка налима обитает на территории Западной Сибири — в Обь-Иртышском и Тазовском бассейнах. При этом суммарная промысловая численность налима по данным промысловых уловов в 1991–2000 гг. в средней и нижней Оби и Тазе колеблется от 47 до 98% от всего его промысла в России и от 23 и до 48% — от его общемировых уловов [1, 2]. Территория Западной Сибири занимает площадь около 2.5 млн км² от Уральских гор до Енисея и от Северного Ледовитого океана до возвышенностей Казахского мелкосопочника. Протяженность Оби от истоков Иртыша — 5410 км, площадь бассейна — 2990 тыс. км²; длина р. Таз — 1401 км, площадь водосборного бассейна — 150 тыс. км². На такой огромной акватории условия обитания локальных группировок налима значительно отличаются, что может накладывать определенный отпечаток на формирование структуры населения вида в регионе, эколого-морфологическую и генетическую изменчивость. Так, при исследованиях миграций и воспроизводства налима было показано существование

в Обь-Иртышском бассейне крупной группировки полупроходного налима, а также наличие в больших озерах и притоках разного порядка постоянно живущих особей, образующих локальные оседлые группировки [3, 4].

На основании данных анализа полиморфизма контрольного региона мтДНК нами было показано высокое генетическое разнообразие налима Западной Сибири [5, 6], сопоставимое с описанным ранее для крупных филогрупп, выделяемых на территории Евразии [7], а также выявлено нескольких относительно высоко дифференцированных групп гаплотипов, в том числе состоящих из последовательностей, описанных только для данной территории. Полученные нами данные о генетической изменчивости налима Западной Сибири соответствуют представлениям о высокочисленной группировке, занимающей значительную территорию с высоким разнообразием условий обитания. В этой связи особый интерес представляет сопоставление данных по эколого-морфологической и генетической изменчивости налима из озер и водотоков разного порядка Обь-Иртышского и Тазовского бассейнов, что и было целью данной работы.

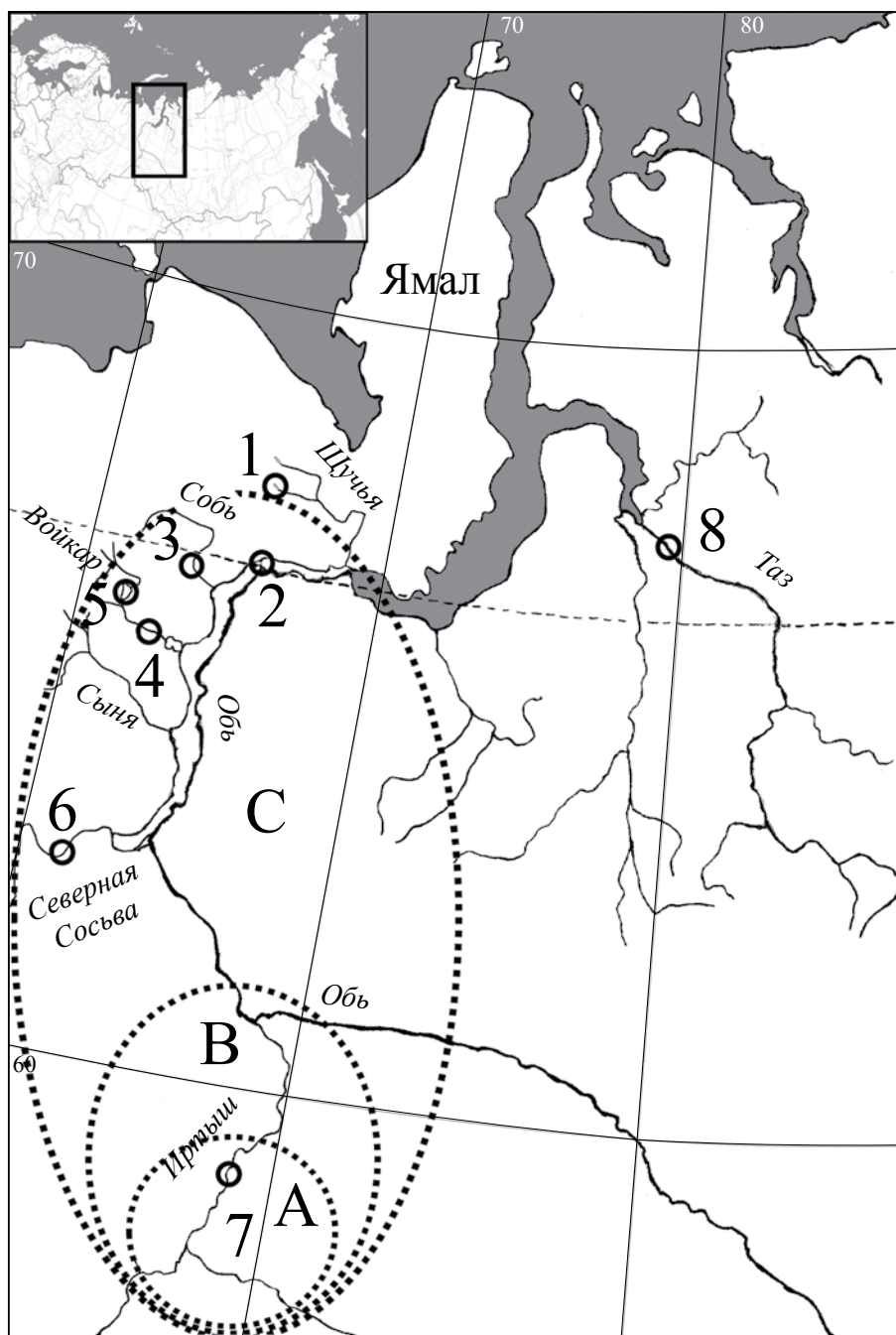


Рис. 1. Карта-схема расположения мест отбора проб налима в Западной Сибири: 1 — оз. Большое и Малое Хадата-Юган-Лор; 2 — р. Обь; 3 — р. Сось; 4 — р. Войкар; 5 — оз. Варчато; 6 — р. Северная Сосьва; 7 — р. Иртыш; 8 — р. Таз. Пунктиром обозначены границы участков миграций налима из нижнего течения р. Иртыш (выборка 7): А — оседлые, В — особи, условно названные “кочующие” (протяженность перемещений до 700 км), С — полупроходные особи (протяженность миграций до 2000 км).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отлов налима проводили ставными и плавными жаберными сетями, крючковой снастью, сетью Киналева, ихтиопланктонной сетью. Материал для работы был собран на семи участках Обь-Иртышского и на одном участке Тазовского бассейнов

в местах нагула, миграций и нереста с 2000 г. по 2013 г. (рис. 1).

Озерная система Большое и Малое Хадата-Юган-Лор (локалитет 1) — плотинное озеро, образовавшееся в результате подпруживания верхнего горного течения р. Большая Хадата (бассейн

р. Щучьей) мореней. Оно расположено на высоте 210 м над ур. м. Вытекающая из него р. Большая Хадата выше 32 км от устья имеет многочисленные бурные пороги с крутыми сливами [8], уклон реки в среднем течении — 4.6 м на 1 км.

Река Обь в нижнем течении (локалитет 2) обладает уникальной пойменной системой (достигает в ширину 65 км), образованной рукавами Большой, Малой и Горной Оби и состоящей из протоков и временных водоемов. Период затопления низкой поймы может длиться до 130 дней. Среднее падение р. Обь в нижнем течении составляет около 0.2 м/км. Характерной чертой русловой части средней и нижней Оби являются зимние заморы. Нерестовые уральские притоки Оби — реки Сосьва (локалитет 3), Войкар (локалитет 4) и Северная Сосьва (локалитет 6), берут начало в горах, их устьевые участки имеют развитую пойменную систему.

Озеро Варчато (бассейн р. Войкар, локалитет 5) расположено в предгорной части Полярного Урала на высоте 43 м над ур. м. Это неглубокий проточный водоем площадью 55 км². В северо-восточную часть озера впадает нерестовая р. Танью, из юго-западной части вытекает протока Варча-Ты-Вис (средний уклон — 0.12 м на 1 км).

В нижнем течении р. Иртыш (локалитет 7) скорость течения снижается с продвижением к устьевой зоне, в которой формируется пойменная система, состоящая из стариц и временных водоемов, используемых молодью и взрослыми рыбами для нагула.

В нижнем и среднем течении р. Таз (локалитет 8) расположены многочисленные временные пойменные нагульные водоемы. Как и для Оби, для нее характерны зимние заморные явления, охватывающие большинство притоков и всю русловую часть от верховий до Тазовской губы.

В целях изучения эколого-морфологической изменчивости налима Западной Сибири были собраны и проанализированы 204 половозрелые особи. Для морфологического описания производителей использовали промысловую длину, массу тела с внутренностями и без них [9]. Относительную упитанность оценивали по гепатосоматическому индексу, который рассчитывали как процентное отношение массы печени к массе тела без внутренностей [10]. Определяли пол, спектр питания, численность и видовой состав паразитов. Возраст устанавливали по отолитам и позвонкам. Длину тела измеряли штангенциркулем с точностью до миллиметра. Массу тела и органов определяли с помощью электронных весов Kern (модели СН15К20 и 442–51) с точностью до 1 г. Для определения типичных на протяжении жизни налима условий

нагула рассчитывали индексы средних ежегодных приростов длины и массы тела (с внутренностями и без них) как отношение длины тела или массы тела к возрасту, выраженному в полных годах жизни. Статистическую обработку материала проводили с использованием методов описательной статистики, критериев Эппса-Палли и Манна-Уитни, метода главных компонент (РСА) на основе корреляционной матрицы в программах “Statistica for Windows (версия 6.0)” и “Статистический анализ интервальных наблюдений одномерных непрерывных случайных величин (версия: 4.2.41.21)”.

Анализ генетического разнообразия выполнен на основании данных об изменчивости фрагмента мтДНК, включающего полную последовательность контрольного региона 134 особей налима. Выделение тотальной ДНК осуществляли из образцов мышечной ткани и плавников, фиксированных в 96%-ном этаноле, модифицированным нами методом водно-солевой экстракции [11]. Амплификацию участка мтДНК длиной 854 пары нуклеотидов (пн), содержащего контрольный регион мтДНК и частичные последовательности фланкирующих его генов (*tRNA-Pro* и *tRNA-Phe*), проводили с использованием пары праймеров LProF [12] и 12S5R [13]. 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 MgCl₂, 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 °С, далее 45 циклов (денатурация при 95 °С — 10 с, отжиг праймеров при 58 °С — 20 с, элонгация при 72 °С — 50 с) и финальная элонгация — 10 мин при 72 °С. Очистку ПЦР-продукта перед секвенированием выполняли путем растворения 1% агарозы, содержащей электрофоретически выделенный ампликон, в насыщенном (6М) растворе хаотропной соли (NaI) с дальнейшей сорбцией ДНК на частицах SiO₂ и последующей элюцией в раствор. 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 [14], с последующим выравниванием в программе MEGA v.5.1 [15]. Для расчета межгрупповой генетической дифференциации (AMOVA, *Fst*), гаплотипического (*h*) и нуклеотидного (π) разнообразия, среднего числа парных различий между

гаплотипами (k), а также параметров тестов Таджimy (Tajima's D test of selective neutrality) и Фу (Fu's Fs test of selective neutrality) использовали программу Arlequin v. 3.5 [16].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Данные по размерно-весовым и половозрастным характеристикам налима Западной Сибири приведены в табл. 1.

Гипотеза о нормальности распределения ряда размерно-весовых характеристик в выборках 3, 4, 5, 7 (реки Сосьва и Войкар, оз. Варчато, нижнее течение р. Иртыш) была отвергнута при уровне значимости 0.01 (см. табл. 1). В уральских нерестовых притоках, которые не имеют крупных озер в верхнем течении (р. Северная Сосьва) и в них отсутствуют оседлые группировки налима, размерно-весовые характеристики особей в выборках подчиняются нормальному распределению. При анализе всего объема данных из Западной Сибири нормальность распределения не подтвердилась, что свидетельствует о принадлежности изученных особей к разным генеральным совокупностям.

В зоологии и ихтиологии паразитологические исследования имеют высокую эффективность как вспомогательный способ для выяснения истории формирования ареала и миграций хозяев [17, 18]. Для налима одним из маркеров миграционной активности хозяина может являться *Triaenophorus* sp. (отр. Pseudophyllidea). Первым промежуточным хозяином для цестод служат планктонные веслоногие рачки подкласса Соперода. Результаты исследования условий нагула полупроходного налима показали, что сеголетки предпочитают биотопы с низкой скоростью течения воды [3], где, питаясь зоопланктоном, заражаются *Triaenophorus* sp. напрямую. В спектре питания половозрелых особей высокую долю занимают рыбы-планктофаги [19] — вторые промежуточные хозяева этих цестод. Заражение налима происходит в результате реинвазии. Плероцеркоиды, попав с пищей в кишечник и при этом, как правило, не развиваясь, мигрируют в печень [20–22].

У налима из нижнего течения р. Иртыш (выборка 7) нами была обнаружена разная степень интенсивности заражения особей плероцеркоидами *Triaenophorus* sp., хотя в выборках из уральских нерестовых притоков, руслового участка р. Обь и р. Таз интенсивность заражения была стабильно высокой. Учитывая, что основным местом распространения в Обь-Иртышском бассейне *Triaenophorus* sp. являются озера, временные пойменные водоемы (соры), участки рек со слабым

течением и т.д. [23, 24], заражение налима происходит в основном в пойме нижней Оби и в меньшей степени — в приустьевой части Иртыша. Следовательно, отсутствие *Triaenophorus* sp. в печени особей из нижнего течения Иртыша (выборка 7) указывает на то, что рыба большую часть жизни обитала на участке реки с относительно высокой скоростью течения (1 м/с и выше) в районе устья р. Тобол (см. рис. 1). Если в печени налима присутствовало незначительное количество плероцеркоидов (от одного до трех), то наиболее вероятно, что данная особь нагуливалась в течение последних лет жизни в приустьевой части р. Иртыш или на прилегающей к устью Иртыша акватории р. Обь (расстояние до 700 км вниз по течению от устья р. Тобол). При наличии большого числа паразитов (от десяти и больше) особей идентифицировали как полупроходных, так как их интенсивность заражения *Triaenophorus* sp. достигает 100% [21]. Таким образом, на основании анализа зараженности выборка налима из нижнего течения р. Иртыш была поделена на три группы: оседлые особи; особи, условно названные “кочующими”, — протяженность перемещений до 700 км; полупроходные особи — протяженность миграций до 2000 км (см. рис. 1 и табл. 2).

В отличие от всей выборки, собранной в нижнем течении р. Иртыш (см. табл. 1), размерно-весовые показатели трех разделенных по интенсивности заражения паразитами групп (оседлые, “кочующие”, полупроходные) подчиняются закону нормального распределения (табл. 2). Исключением стал только показатель массы тела оседлых рыб, что, вероятно, связано с отбором материала по этой группе на протяжении всего календарного года, в течение которого резко меняются гепато- и гонадосоматический индексы, приводящие к значительному изменению массы тела [25]. Это хорошо подтверждает нормальность распределения массы тела без внутренностей. Использование в расчетах именно этого показателя приводит к уменьшению систематической ошибки наблюдений.

Между оседлыми, “кочующими” и полупроходными особями налима из нижнего течения р. Иртыш выявлены различия по размерно-весовым признакам (см. табл. 2). Например, такой показатель, как средний ежегодный прирост массы тела без внутренностей (нивелированы различия выборок по возрастному составу и весу внутренних органов), последовательно возрастает в ряду оседлые — “кочующие” — полупроходные особи, при этом различия статистически значимы (критерий Манна-Уитни для пар выборок: оседлые × полупроходные и “кочующие” ×

Таблица 1. Половозрастная и размерно-весовые характеристики налима из исследованных локалитетов Западной Сибири

№ вы- борки	N	Сам- цы: самки	Возраст, полных лет жизни	Промысловая длина тела, мм	Масса тела с внутренними органами, г	Масса тела без внутренних органов, г	Гепатосома- тический индекс	Средние ежегодные приросты промысловой длины тела, мм	Средние ежегодные приросты массы тела	
									с внутренни- ми органа- ми, г	без внутрен- них органов, г
1	15	1:1.5	11.3±2.1 8-15	435±53 (0.05) 340-520	516±172 (0.02) 200-800	410±137 (0.02) 159-636	2.5±0.6 (0.07) 1.5-3.7	39±7 (0.08) 29-56	46±14 (0.26) 25-65	36±11 (0.27) 20-52
2	18	1:2	8.1±1.2 6-11	729±50 (0.20) 645-790	3046±614 (0.12) 1820-4560	2413±452 (0.06) 1520-3540	12.6±3.5 (0.12) 6.3-18.5	91±9 (0.10) 72-108	374±41 (0.18) 303-453	297±28 (0.06) 250-350
3	38	2:1	9.0±2.2 4-13	684±93 (0.18) 510-860	2759±1102 (0.37) 1180-5280	2001±784 (0.36) 880-3640	6.9±2.2 (0.23) 3.3-12.2	79±15 (0.96) 54-128	300±69 (0.33) 183-440	218±48 (0.28) 138-305
4	21	2.4:1	7.2±2.4 4-12	686±120 (1.08) 583-886	2903±1724 (1.08) 1600-6500	2017±1174 (1.10) 1100-4500	8.8±3.0 (0.07) 3.9-14.6	100±18 (0.13) 69-151	380±116 (0.42) 263-633	264±78 (0.57) 190-444
5	17	1.1:1	4.8±0.7 3-6	577±58 (1.02) 453-638	1568±432 (0.36) 820-2300	1127±318 (0.62) 440-1450	10.8±3.5 (0.10) 52.7-20.0	123±17 (0.14) 91-160	328±76 (0.30) 164-460	235±57 (0.47) 120-300
6	9	1:2	9.4±2.5 6-13	767±97 (0.12) 595-910	4524±1877 (0.24) 1420-6400	3039±1184 (0.25) 1100-4150	10.1±3.6 (0.10) 4.9-14.7	84±14 (0.14) 69-104	466±137 (0.01) 237-656	314±82 (0.02) 183-439
7	65	1.3:1	4.7±1.6 2-10	394±104 (2.61) 249-672	607±582 (5.64) 140-2420	494±472 (5.69) 116-1940	9.1±3.5 (0.04) 2.5-18.3	88±17 (0.08) 53-135	116±71 (4.91) 35-362	95±58 (4.87) 29-318
8	21	1.1:1	8.21±1.7 7-12	678±67 (0.11) 570-810	3022±803 (0.24) 1910-5000	2110±562 (0.11) 1350-3520	9.3±2.6 (0.11) 4.3-15.5	85±13 (0.02) 63-111	369±63 (0.17) 273-517	259±49 (0.42) 193-377
1-8	204	1.2:1	7.1±2.8 2-15	571±168 (1.36) 249-910	1954±1533 (2.25) 140-6500	1426±1068 (2.10) 116-4500	8.7±3.8 (0.19) 1.5-20.0	86±23 (0.35) 29-160	254±148 (1.28) 25-656	187±103 (1.44) 20-444

Примечание. Здесь и далее номера выборки соответствуют номерам локалитетов на рис. 1; над чертой — средние показатели и стандартное отклонение, под чертой — крайние значения; в скобках — показатели критерия Эппса-Палли. Полу жирным выделены показатели критерия Эппса-Палли, при которых гипотеза о нор-мальности отвергается при уровне значимости 0.01.

Таблица 2. Половозрастные и размерно-весовые характеристики и оценки нормальности их распределения (критерий Эпса-Палли) у оседлых, “кочующих” и полупроходных особей налива из нижнего течения р. Иртыш

Характеристика	Группа		
	А. Оседлые	В. Кочующие	С. Полупроходные
Величина выборки	43	12	10
Соотношение полов, самцы: самки	1.5: 1	1:1.5	1:1
Возраст, полных лет жизни	$\frac{4.1 \pm 1.2}{2-8}$	$\frac{5.1 \pm 1.4}{3-7}$	$\frac{6.8 \pm 1.7}{5-10}$
Численность плероцеркоидов <i>Triaenophorus</i> sp. в печени, экз.	$\frac{0}{0}$	$\frac{1.4 \pm 0.7}{1-3}$	$\frac{21.9 \pm 9.0}{10-35}$
Промысловая длина тела, мм	$\frac{344 \pm 46 (0.06)}{249-490}$	$\frac{404 \pm 56 (0.23)}{340-527}$	$\frac{596 \pm 75 (0.39)}{495-672}$
Масса тела с внутренностями, г	$\frac{355 \pm 148 (0.61)}{140-994}$	$\frac{509 \pm 201 (0.44)}{310-900}$	$\frac{1811 \pm 574 (0.3)}{834-2420}$
Масса тела без внутренностей, г	$\frac{288 \pm 110 (0.33)}{116-685}$	$\frac{420 \pm 156 (0.37)}{268-791}$	$\frac{1468 \pm 482 (0.29)}{717-1940}$
Гепатосоматический индекс	$\frac{10 \pm 3.5 (0.01)}{2.7-18.3}$	$\frac{8.2 \pm 3.0 (0.25)}{2.5-12.3}$	$\frac{6.3 \pm 2.1 (0.06)}{3.3-10.5}$
Средние ежегодные приросты промысловой длины тела, мм	$\frac{88 \pm 18 (0.06)}{53-135}$	$\frac{83 \pm 18 (0.17)}{62-114}$	$\frac{90 \pm 15 (0.08)}{63-111}$
Средние ежегодные приросты массы тела с внутренностями, г	$\frac{85 \pm 18 (0.23)}{35-124}$	$\frac{101 \pm 25 (0.02)}{52-143}$	$\frac{265 \pm 64 (0.08)}{167-362}$
Средние ежегодные приросты массы тела без внутренностей, г	$\frac{70 \pm 14 (0.31)}{29-88}$	$\frac{84 \pm 19 (0.07)}{47-113}$	$\frac{215 \pm 57 (0.13)}{143-318}$

Примечание. Над чертой — средние показатели и стандартное отклонение, под чертой — крайние значения; в скобках показатели критерия Эпса-Палли. Полу жирным выделены показатели критерия Эпса-Палли, при которых гипотеза о нормальности отвергается при $p \leq 0.01$.

Таблица 3. Результаты анализа морфологической изменчивости налива Западной Сибири методом главных компонент

Признак	Факторные нагрузки				
	ГК1	ГК2	ГК3	ГК4	ГК5
Возраст	-0.717	0.681	0.150	-0.006	0.0001
Промысловая длина тела	-0.954	-0.012	-0.239	-0.178	0.008
Масса тела с внутренностями	-0.981	-0.087	-0.084	0.139	0.054
Масса тела без внутренностей	-0.986	-0.085	-0.093	0.093	-0.063
Масса печени	-0.869	-0.354	0.339	-0.063	0.002
Собственные числа	4.1	0.60	0.21	0.06	0.01
Доля объясненной дисперсии, %	82	12	4	1	1

полупроходные — $U_{\text{эмп}} = 0.0$, $p \leq 0.01$; оседлые × “кочующие” — $U_{\text{эмп}} = 142$, $p \leq 0.01$).

При анализе морфологической изменчивости налива Обь-Иртышского и Тазовского бассейнов методом главных компонент (РСА) выявлено, что основная доля объясненной дисперсии (94%) приходится на две первые главные компоненты — ГК1

и ГК2 (табл. 3). В ГК1 (82% объясненной дисперсии) вносят вклад все исследуемые признаки, при этом с одним и тем же знаком (вклад всех признаков отрицателен). В ГК2 (12% объясненной дисперсии) наибольший вклад, отличающийся от других признаков по знаку (вклад положительный, при отрицательных знаках у других признаков), вносит возраст особей.

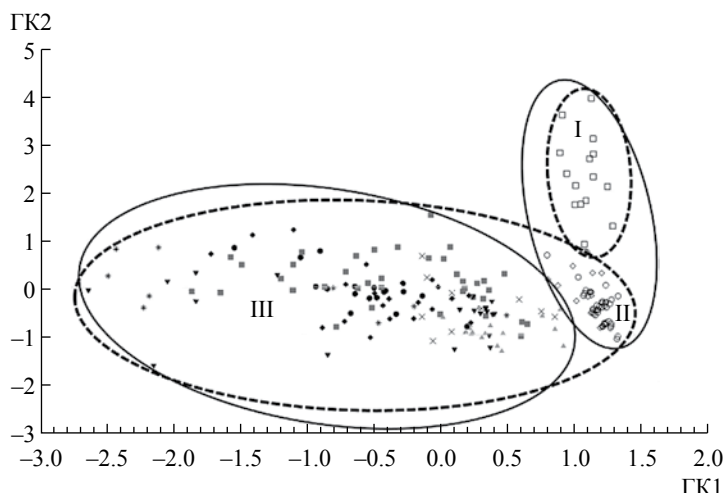


Рис. 2. Распределение особей налима из Обь-Иртышского и Тазовского бассейнов (Западная Сибирь) в пространстве двух первых ГК: I — выборка 1; II — выборки 7А и 7В; III — выборки 2–6, 7С, 8; сплошные овалы — дифференциация налима в пространстве ГК1, пунктирные — дифференциация налима в ГК2.

В пространстве двух главных компонент видно, что по ГК1 (отражает изменчивость размерно-весовых характеристик) от всех других четко дифференцируются выборки из озерной системы Большое и Малое Хадата-Юган-Лор, оседлые и “кочующие” особи из нижнего течения р. Иртыш (выборки 1, 7А и 7В соответственно), а по ГК2 (возрастная изменчивость) также выделяется выборка 1 (рис. 2).

Налим из выборок 1, 7А и 7В (рыбы из озерной системы Большое и Малое Хадата-Юган-Лор и оседлые и “кочующие” группировки из нижнего

течения р. Иртыш) относительно других характеризуется меньшей длиной и массой тела, а также скоростью роста (см. табл. 1), что подтверждается на высоком уровне статистической значимости (табл. 4).

Величина прироста длины и массы тела налима зависит от условий нагула и спектра питания [4, 25, 26]. Оседлый образ жизни, как правило, не позволяет особям успешно нагуливаться в течение всего года из-за ограниченного количества высокоэнергетических пищевых ресурсов (в рационе преобладают беспозвоночные), самцы и самки находятся

Таблица 4. Значения критерия Манна-Уитни ($U_{эмп}$) при сравнении средних ежегодных приростов массы тела с внутренностями (над диагональю) и без внутренностей (под диагональю) у налима из исследуемых локалитетов Западной Сибири

№ выборки		1	2	3	4	5	6	7			8
								A	B	C	
1			0	0	0	0	0	26	6	0	0
2		0		146	167	103	38	0	0	13	166
3		0	59		221	237	51	0	0	139	189
4		0	117	254		148	59	0	0	39	203
5		0	49	258	160		28	0	0	41	137.5
6		0	72	54	60	32		0	0	8	47
7	A	22	0	0	0	0	0		153	0	0
	B	4	0	0	0	0	0	142		0	0
	C	0	20	179	68	68	14	0	0		26
8		0	83	232	197	155	52	0	0	56	

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены значения критерия Манна-Уитни, при которых гипотеза об отсутствии различий между выборками отвергается при $p \leq 0.01$.

Таблица 5. Показатели генетического разнообразия налима Западной Сибири для фрагмента мтДНК (854 пн, включая полную последовательность контрольного региона) и результаты тестов на селективную нейтральность

№ выборки	<i>N</i>	<i>N_h</i>	<i>S</i>	<i>h</i> ±SD	π (x100) ±SD	<i>k</i> ±SD	Fu's <i>F_s</i>
1–8	134	45	33	0.822±0.032	0.285±0.172	2.438±1.329	–26,864**
1	8	2	2	0.250±0.180	0.059±0.063	0.500±0.472	0,762
2	18	10	11	0.876±0.063	0.297±0.182	2.529±1.427	–3,950*
3	38	18	18	0.821±0.062	0.287±0.177	2.445±1.354	–11,379**
4	21	13	16	0.829±0.085	0.328±0.202	2.800±1.540	–6,819**
5	8	4	4	0.857±0.082	0.201±0.149	1.714±1.114	–0,155
6	3	3	3	1.000±0.272	0.235±0.221	2.000±1.512	–0,693
7A	27	13	16	0.883±0.044	0.354±0.212	3.020±1.625	–4,731*
8	11	5	7	0.709±0.137	0.188±0.136	1.600±1.025	–0,918

Примечание. *N* — размер выборки; *S* — число полиморфных сайтов; *N_h* — число гаплотипов; *h* — гаплотипическое разнообразие; π — нуклеотидное разнообразие; *k* — среднее число парных различий между гаплотипами; SD — стандартное отклонение; Fu's *F_s* — значение теста Фу на нейтральность; * — $p < 0.5$; ** — $p < 0.001$.

в равных условиях, и их соотношение в разные физиологические периоды жизни близко один к одному [27, 28]. В результате оседлые особи тугорослы, что мы и наблюдаем у налима из озерной системы Большое и Малое Хадата-Юган-Лор и у оседлой и “кочующей” группировок из нижнего течения р. Иртыш. Причем особи из озерной системы из-за низкой кормности водоема при малых значениях размерно-весовых показателей имеют самый большой возраст, т.е. являются наиболее тугорослыми, что отражает дифференциация по ГК2.

В отличие от низкокормной горной озерной системы Большое и Малое Хадата-Юган-Лор [29] в мелководном, хорошо прогреваемом оз. Варчато показатели кормности достаточно высокие, что отражается на более высоком темпе роста рыб (см. табл. 1). Кроме того, возможное присутствие в выборке полупроходных особей в результате перемещения во время нерестового хода вносит определенный вклад в изменчивость размерно-весовых характеристик, в частности в отсутствие нормального распределения и статистически значимых различий в выборках 4 и 5 (см. табл. 1, 4).

Полупроходные особи совершают активные протяженные миграции для достижения условий наилучшего нагула (весенне-летний вонзевой ход — анадромная миграция), в рационе преобладает рыба, являющаяся более питательным кормом по сравнению с беспозвоночными [4, 19]. Часто особи (особенно самки) не успевают физиологически подготовиться к нересту и пропускают его [28]. Сэкономленные энергетические запасы тратятся на высокий темп роста, наблюдаемый

у полупроходных особей налима Обского и Тазовского бассейнов — выборки 2–4, 6, 7С и 8.

Поскольку у самок полупроходного налима темпы роста выше, чем у самцов [19], то различия по соотношению полов в анализируемых выборках (см. табл. 1) могут вносить определенный вклад в изменчивость размерно-весовых характеристик. Примером могут служить выборки из нижнего течения р. Обь (выборка 2) и нерестового притока Соби (выборка 3). Во время весенне-летней анадромной миграции в р. Обь производители в основном представлены самками, которые в среднем на год младше рыб из р. Сось, где доминируют самцы. При этом абсолютные размерно-весовые значения больше в выборках из нижнего течения р. Обь, индексы средних ежегодных приростов длины и массы тела (с внутренностями и без внутренностей) у налима из этих локалитетов статистически значимо различаются (см. табл. 4).

Таким образом, в результате анализа эколого-морфологического разнообразия налима Обь-Иртышского и Тазовского бассейнов обнаружены различия между оседлыми и полупроходными группировками. При этом наиболее резкие отличия проявляются между полупроходными особями из рек и оседлыми особями из изолированных горных малокормных озер. В связи с тем, что миграционный статус жестко не закреплен генетически, у налима Обь-Иртышского и Тазовского бассейнов в зависимости от условий обитания могут проявляться оба варианта стереотипа миграционного поведения. Следует также отметить, что для разделения оседлых и полупроходных особей

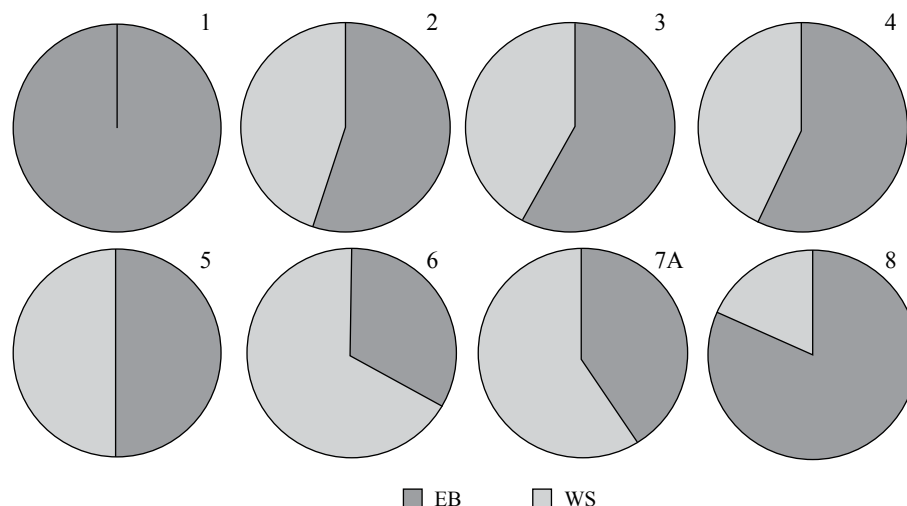


Рис. 3. Соотношение гаплотипов фрагмента контрольного региона мтДНК (407 пн) в выборках налима из Обь-Иртышского и Тазовского бассейнов (номера выборок соответствуют номерам локалитетов на рис. 1): EB — евразийско-беренгийские гаплотипы, описанные ранее на территории Евразии и Северной Америки; WS — уникальные гаплотипы, описанные в Западной Сибири.

наиболее адекватно использование индекса среднего прироста массы тела без внутренностей, поскольку этот показатель приводит к уменьшению систематической ошибки наблюдений.

Анализ генетической изменчивости налима проводили на выборках из тех же локалитетов, что и при эколого-морфологическом анализе, за одним исключением — из нижнего течения р. Иртыш были проанализированы только оседлые особи (выборка 7А). Секвенированные последовательности митохондриального генома длиной 854 пн включали 6 нуклеотидов гена tRNA-Pro, полную последовательность контрольного региона мтДНК и часть гена tRNA-Phe длиной 44 пн. В исследуемом фрагменте обнаружены 33 полиморфных сайта, включая 7 инсерций/делеций и 29 сайтов с заменами, из которых 16 оказались парсимонично информативными. В Западной Сибири выявлено 45 гаплотипов. Из них 29 — уникальные (WS — Западная Сибирь), а 16 содержали гипервариабельный участок контрольного региона мтДНК (первые 400 пн) гомологичный последовательностям, обнаруженный ранее на территории Евразии и Северной Америки (EB — Евразийско-Беренгийские [7, 30]).

Анализ распределения гаплотипов в исследуемых выборках, проведенный по участку контрольного региона мтДНК (407 пн от 5'-конца, 20 переменных сайтов), показал, что соотношение WS и EB-гаплотипов варьировало от полного преобладания последних до доли, не превышающей одной трети выборки (см. рис. 3). При сокращении длины анализируемого фрагмента контрольного

региона мтДНК от 854 пн до 407 пн общее число гаплотипов оказалось равным 30 (23 WS и 7 EB) [6].

Индексы гаплотипического и нуклеотидного разнообразия, рассчитанные для 134 особей (табл. 5), свидетельствуют о высоком генетическом разнообразии налима Западной Сибири, которое сопоставимо с наблюдаемым у вида в Северной, Западной, Центральной и Восточной Европе, Восточной Сибири, Восточной Азии и на Аляске ($h = 0.57$, $\pi(x100) = 0.16$; $h = 0.54$, $\pi(x100) = 0.15$; $h = 0.85$, $\pi(x100) = 0.47$; $h = 0.63$, $\pi(x100) = 0.22$; $h = 0.70$, $\pi(x100) = 0.24$; $h = 0.43$, $\pi(x100) = 0.40$ соответственно [7, 31]).

В пределах Западной Сибири генетическое разнообразие налима из разных локалитетов варьировало незначительно (см. табл. 5). Анализ молекулярной изменчивости (AMOVA) показал невысокие уровни дифференциации между выборками: определяемая ею доля дисперсии составляла всего 1.44% ($p = 0.15$), остальная доля — общая изменчивость внутри выборок. Следует, однако, отметить, что значения индексов генетического разнообразия налима из озерной системы Большое и Малое Хадата-Юган-Лор (выборка 1) в среднем были в 3.5 раза меньше, чем в остальных выборках (см. табл. 5), а гаплотипы представлены всего двумя наиболее широко распространенными (EB30 (87,5%) и EB41 (12,5%)). Показатели теста Таджиджи [32] были незначимы для всех выборок, в то время как значения теста Фу [33], обладающего большей статистической эффективностью, были отрицательными для большинства локалитетов и достоверными для выборок 2, 3, 4, 7А (нижнее

течение рек Обь, Сось, Войкар, нижнее течение р. Иртыш), что указывает на наличие в них высокого числа редких гаплотипов по сравнению с ожидаемым при нейтральной модели эволюции. Исключение составила выборка из оз. Большое Хадата-Юган-Лор, для которой значение теста Фу имело положительный знак (см. табл. 5). Низкое нуклеотидное разнообразие и результат теста Фу для данной выборки свидетельствуют о том, что в формировании ее генетического разнообразия, по всей видимости, имел место “эффект основателя”, однако ограниченный размер выборки не позволил доказать статистическую значимость критерия Fs.

В отличие от остальных локалитетов выборка из оз. Большое Хадата-Юган-Лор представлена исключительно оседлыми особями, а гидрологический режим водоема, обусловленный физико-географическими и климатическими условиями горной озерно-речной системы (высокий уклон русла, многочисленные пороги, перемерзание части русла р. Большая Хадата в зимний период и т.д.), препятствует проникновению в его акваторию полупроходных особей. Весенняя покатная миграция молоди из системы оз. Малое и Большое Хадата-Юган-Лор — р. Большая Хадата в р. Щучья возможна, а подъем налима в обратном направлении маловероятен. По-видимому, наблюдаемые в выборке из озерной системы Большое и Малое Хадата-Юган-Лор низкие уровни генетического разнообразия обусловлены относительной изоляцией этой группировки от основной популяции обского налима. Сходные результаты были получены для *L. l. maculosa* (близкий подвид *L. l. lota* из Западной Сибири) в Северной Америке [34, 35]. С использованием ядерных и митохондриальных маркеров было показано, что в водоемах, где миграция налима в обоих направлениях ограничена либо отсутствует из-за естественных (рельеф) или искусственных (плотины, дамбы) преград, наблюдаются не только низкие уровни генетического разнообразия локальных популяций, но и значительная генетическая дифференциация этих относительно изолированных группировок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования позволили сопоставить данные об эколого-морфологическом и генетическом разнообразии налима из водоемов и водотоков разного порядка Обь-Иртышского и Тазовского речных бассейнов. Показана дифференциация налима из разных местообитаний по размерно-весовым характеристикам, обусловленная в первую очередь принадлежностью особей

к оседлой или полупроходной формам. По сравнению с полупроходными рыбами, ведущие оседлый образ жизни, имеют меньшие размеры и вес, а также значения индексов средних годовых приростов длины и массы тела. Немаловажную роль в выявленных различиях играют кормовые условия водоема и степень его изолированности.

Высокое генетическое разнообразие налима Западной Сибири по данным полиморфизма контрольного региона мтДНК и низкий уровень дифференциации между исследуемыми выборками свидетельствуют о значительном межгрупповом потоке генов, имеющем место как в прошлом, так и в настоящее время. Анализ генетического разнообразия в локальных группировках показал, что его формирование происходит под влиянием физико-географических характеристик местообитаний, обуславливающих физическую возможность миграций особей, а также эколого-этологических особенностей, а именно доминирующего типа миграционного поведения.

Выявление факторов, оказывающих влияние на формирование морфо-генетического разнообразия налима крупных речных бассейнов на современном этапе, необходимо для оценки вклада автогенетических и историко-географических процессов при интерпретации филогеографических реконструкций на основе морфологических и генетических данных.

Выражаем благодарность сотрудникам ИЭРиЖ УрО РАН к.б.н. Е.А. Марковой и д.б.н. Д.В. Веселкину за консультации по вопросам проведения статистического анализа.

Работа выполнена при поддержке Программ УрО РАН (№ 15-15-12-28 и № 15-12-4-37).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Промысловые рыбы России. В 2 т. / Под ред. О.Ф. Гриценко, А.Н. Котляра и Б.Н. Котенёва. М.: Изд-во ВНИРО, 2006. 1280 с.
2. Богданов В.Д., Копориков А.Р. Воспроизводство налима нижней Оби. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 156 с.
3. Копориков А.Р. Полупроходной налим бассейна р. Обь: миграции и места нагула молоди до момента полового созревания // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2008. № 6. С. 43–46.
4. Корляков К.А., Копориков А.Р., Новиков А.Л. Биотехнология искусственного выращивания налима (*Lotidae*) на Южном Урале и перспективы его использования в качестве биомелиоратора // Рыбное хозяйство. 2013. № 1. С. 91–94.

5. Хрунык Ю. Я., Бородин А. В., Семериков В. Л. и др. Первые данные о генетическом разнообразии налима (*Lota lota* L.) Западной Сибири // Доклады РАН. 2015. Т. 463. № 5. С. 615–618. DOI: 10.7868/S0869565215230280 [Khrunyk Y.Y., Borodin A.V., Semerikov V.L. et al. First Data on Genetic Diversity of Burbot (*Lota lota* L.) in the Western Siberian // Doklady Biochemistry and Biophysics. 2015. V. 463. P. 255–258. DOI: 10.1134/S160767291504016X]
6. Хрунык Ю.Я., Богданов В.Д., Ялковская Л.Э. и др. Генетическое разнообразие налима (*Lota lota* L., 1758) Западной Сибири по результатам анализа полиморфизма мтДНК // Генетика. 2017. Т. 53. № 2. С. 214–222. DOI: 10.7868/S0016675817010088 [Khrunyk Yu. Ya., Bogdanov V.D., Yal'kovskaya L.E. et al. The Genetic Diversity of Burbot (*Lota lota* L., 1758) of Western Siberia (the Analysis of the mtDNA Control Region Polymorphism) // Rus. J. of Genetics. 2017. V. 53. № 2. P. 233–241. DOI: 10.1134/S1022795417010082]
7. Van Houdt J. K. J., DeCleyne L., Perretti A., Volckaert F. A. M. A mitogenic view on the evolutionary history of the Holarctic freshwater gadoid, burbot (*Lota lota*) // Molecular Ecology. 2005. V. 14. P. 2445–2457.
8. Кеммерих А. О. Полярный Урал. М.: Физкультура и спорт, 1966. 112 с.
9. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищевая промышленность, 1966. 375 с.
10. Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в районах исследований ПИНРО. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2001. 291 с.
11. 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 // Вестн. Астраханского гос. технич. ун-та. Сер.: Рыбное хозяйство. 2013. № 3. С. 118–128.
12. 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.
13. 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.
14. Hall T. A. Bio-Edit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucleic Acids Symposium Series. 1999. V. 41. P. 95–98.
15. Tamura K., Peterson D., Peterson N. et al. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods // Molecular biology and evolution. 2011. V. 28. № 10. P. 2731–2739.
16. 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 // Molecular ecology resources. 2010. V. 10. № 3. P. 564–567.
17. Догель В. А. Значение паразитологических данных для решения зоогеографических вопросов // Зоол. журн. 1947. Т. 26. № 6. С. 481–492.
18. Коновалов С. М., Коновалова Г. В. Дифференциация локальных стад красной *Oncorhynchus nerka* по паразитам-индикаторам // Паразитология. 1969. Т. III. № 1. С. 42–52.
19. Копориков А. Р. Спектр и сезонность питания налима (результаты анализа собственных данных и обзора мировой литературы) // Научный вестн. Ямало-Ненецкого автономного округа. 2009. № 1 (63). С. 87–92.
20. Куперман Б. И. Особенности распространения ленточных червей рода *Triaenophorus* Rud. в СССР // Паразитология. 1967. Т. I. № 1. С. 47–54.
21. Экология рыб Обь-Иртышского бассейна. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 596 с.
22. Иешко Е. П., Аникиева Л. В., Лебедева Д. И., Ильмаст Н. В. Особенности популяционной биологии цестод рода *Triaenophorus* в естественных и техногенно трансформированных водоемах // Паразитология. 2012. Т. 46. № 6. С. 434–443.
23. Юхнева В. С. Состав и распределение зоопланктона Нижней Оби // Зоол. журн. 1970. Т. 49. Вып. 5. С. 660–664.
24. Богданова Е. Н. Зоопланктон нижней Оби — изученность и современное состояние // Научный вестн. Ямало-Ненецкого автономного округа. 2004. № 3 (29). С. 35–39.
25. Копориков А. Р., Богданов В. Д. Изменение относительной упитанности полупроходного налима (Lotidae) Оби в зависимости от физиологического состояния и условий нагула // Экология. 2013. № 3. С. 210–215. DOI: 10.7868/S0367059713030074 [Koporikov A.R., Bogdanov V.D. Changes in the hepatosomatic index of semianadromous burbot, *Lota lota* L. (Lotidae), in the Ob River depending on fish physiological state and foraging conditions // Rus. J. of Ecology. 2013. Vol. 44. № 3. P. 233–238. DOI: 10.1134/S1067413613030077]
26. Копориков А. Р., Богданов В. Д. Влияние условий среды в период открытого русла на изменение относительной упитанности полупроходного налима (Lotidae) реки Обь // Экология. 2014. № 6. С. 417–421. DOI: 10.7868/S0367059714060079 [Koporikov A.R., Bogdanov V.D. The Effect of Environmental Conditions of the Open Channel Period on the Relative Body Condition of Semianadromous Burbot, *Lota lota* L. (Lotidae), in the Ob River // Rus. J. of Ecology. 2014. V. 45. № 6. P. 463–466. DOI: 10.1134/S1067413614060071]

27. *Копориков А.Р.* К вопросу об особенностях распределения взрослых особей налима в бассейне нижней Оби в начале зимнего периода // Научный вестн. Ямало-Ненецкого автономного округа. 2006. № 1(38). С. 112–118.
28. *Копориков А.Р.* Особенности половой структуры популяции нижеобского налима (*Lota lota* L.) // Научный вестн. Ямало-Ненецкого автономного округа. 2007. № 6 (50). Ч. 2. С. 16–22.
29. *Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Гаврилов А.Л.* и др. Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 167 с.
30. *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*) // Canad. J. of Fisheries and Aquatic Sciences. 2008. V. 65. № 11. P. 2412–2426.
31. *Fang H., Zhang J., Song N.* et al. Population Genetic Structure and Geographical Differentiation of Burbot (*Lota lota*) in China // Rus. J. Genetics. 2013. V. 49. № 10. P. 1047–1056.
32. *Tajima F.* Statistical Method for Testing the Neutral Mutation Hypothesis by DNA Polymorphism // Genetics. 1989. V. 123. № 3. P. 585–595.
33. *Fu Y.-X.* Statistical Tests of Neutrality of Mutations Against Population Growth, Hitchhiking and Background Selection // Genetics. 1997. V. 147. № 2. P. 915–925.
34. *Hawkins D., Adams B., Roth S., Skates D.* Genetic characterization of Burbot (*Lota lota maculosa*) from three lakes in the Wind River watershed, WY. Project Report, U.S. Fish and Wildlife Service, Lander, WY. 2011.
35. *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.