УДК 597.551.2:575.17:575.825.5

НУКЛЕОТИДНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГЕНА ЦИТОХРОМА *b* мтДНК СИБИРСКОГО ЧУКУЧАНА *CATOSTOMUS CATOSTOMUS ROSTRATUS* ИЗ РЕК КОЛЫМО-ИНДИГИРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

Л. Т. Бачевская, В. В. Переверзева, А. А. Примак, Г. А. Агапова

ФГБУН Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан

E-mail: gekki54@mail.ru

Установлен полиморфизм гена цитохрома *b* мтДНК сибирского чукучана из бассейнов рек Индигирки и Колымы. Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей указанного гена сибирского чукучана из рек Колымо-Индигирской низменности и североамериканского чукучана обыкновенного показал, что проникновение этого вида в Азию из Северной Америки произошло в раннем неоплейстоцене. Значительная доля межгрупповой изменчивости (61.8%) обусловлена длительным периодом изоляции сибирского и обыкновенного чукучанов. В то же время полученные данные свидетельствуют о едином предковом генофонде.

Ключевые слова: сибирский чукучан (*C. catostomus rostratus*), эндемик, ген цитохрома *b* мтДНК (*cytb*), молекулярно-генетическое разнообразие, генетическая дивергенция, реки Колымо-Индигирской низменности.

DOI: 10.34078/1814-0998-2019-3-109-116

ВВЕДЕНИЕ

Сибирский чукучан *Catostomus catostomus rostratus* (Tilesius, 1814) – эндемичный для Северо-Востока России подвид обыкновенного чукучана *Catostomus catostomus* (Forster, 1773). Чукучан – типично пресноводная рыба (Берг, 1949; Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Черешнев, 1996, 2008), что заставляет его расселяться только в речных бассейнах (Черешнев, 2008). Его проникновение из рек Аляски на Чукотку могло произойти в случае возникновения на территории арктического побережья Берингии единого Чукотско-Аляскинского древнего речного комплекса (Линдберг, 1972; Черешнев, 1996, 1998, 2008). Согласно геологическим данным, во все регрессивные эпохи плиоцен-плейстоцена сохранялась преемственность между ранее заложенными и вновь образованными речными бассейнами (Пуминов, 1981; Бирюков и др., 1982; Preisnitz, 1983), по которым мог происходить обмен ихтиофауной между указанными континентами (Линдберг, 1972; Черешнев, 1986, 1996, 1998). В дальнейшем в результате геологических событий контакт между вселенцами и основной частью ареала вида был нарушен. Вследствие разрыва ареала произошло разделение вида на обособленные эволюционные линии. Молекулярно-генетические исследования и сравнительный анализ нуклеотидных по-

следовательностей генов цитохрома *b* (*cytb*), цитохромоксидазы 1 (*COI*) мтДНК чукучана из рек Северной Америки и р. Колыма показали, что последний имеет весьма высокий уровень генетических отличий от североамериканского обыкновенного чукучана (Бачевская и др., 2014а, б). Генетические данные, характеризующие сибирского чукучана из р. Колыма, позволили уточнить время проникновения этого вида в Азию из Северной Америки и отнести это событие к концу раннего – началу среднего плейстоцена (Там же). Результативность проведенных исследований генетического разнообразия чукучана р. Колыма побудила к расширению географии исследований этого вида. В связи с этим проведены молекулярно-генетические работы, целью которых было изучение нуклеотидной изменчивости гена *cytb* митохондриальной ДНК сибирского чукучана из бассейнов рр. Индигирка и Колыма и определение уровня дивергенции данного вида, обитающего в реках Азии и Северной Америки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В 2015 г. собран биологический материал (61 особь сибирского чукучана из русла р. Индигирка), в 2016 г. получена выборка образцов (59 особей) из р. Буюнда (правый приток р. Колыма). Для сравнительного анализа привлечены данные о нуклеотидных последовательностях гена *cytb* мтДНК чукучана из различных участков основного русла Колымы (Бачевская и др., 2014а). На

Рис. 1. Карта-схема района сбора биологического материала. 1 – р. Индигирка, 2 – р. Буянда, 3 – р. Колыма

Fig. 1. Schematic map of the biological material collecting area: 1 – Indigirka, 2 – Buyunda, 3 – Kolyma

карте-схеме обозначены места сбора биологического материала (рис. 1).

Выделение и очистку ДНК сибирского чукучана проводили по модифицированному методу Флеминга и Кука (Fleming, Cook, 2002). Амплификацию нуклеотидной последовательности гена *cytb* мтДНК выполняли с использованием праймеров Lchuc14344 CCG-AGA-CCA-GTG-ACT-TGA-AGA-ACC-ACC-GTT-G, Rchuc15561 CCT-CCG-ATC-TTC-GGA-TTA-CAA-GAC-CGA-CGC, подобранных экспериментально. Условия полимеразной цепной реакции выявлены эмпирически: денатурирующая стадия 95°C – 5 мин; затем 32 цикла: 95°C – 45 с, 50°C – 30 с, 70°C – 2 мин 30 с; заключительная стадия – 72°C – 7 мин. Определение нуклеотидных последовательностей амплифицированного участка мтДНК проведено по стандартной методике

с использованием наборов для циклического секвенирования ДНК Big Dye Terminator (Applied Biosystems, v. 3.1) и генетического анализатора ABI Prism 3130 (Applied Biosystems, США). Обнаруженные нуклеотидные последовательности депонированы в GenBank. Их выравнивание и анализ проводили с использованием пакета программ MEGA 6.0.2.74 (Tamura et al., 2013) и ARLEQUIN ver. 3.5 (Excoffier et al., 2005). Соответствие характера нуклеотидных замен гипотезе нейтральности (для использованного маркера) в исследованных выборках чукучана осуществляли с помощью теста D Таджimy (Tajima, 1989). Для построения медианных сетей применяли алгоритм MJ (Median-Joining) программы Network 4.5.1.0 (Tamura et al., 2013). Филогенетический анализ проводили с использованием метода «ближайшего соседа» (NJ-анализ) и 2-параметрической модели Кимуры MEGA 6.0.2.74 (Там же). Степень дивергенции мтДНК оценивали с помощью дистанции ρ , которая соответствует среднему расстоянию от предкового гаплотипа ко всем производным вариантам, обнаруженным в выборке, и к гипотетическим (mv) (Bandelt et al., 1999).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изученный ген *cytb* мтДНК сибирского чукучана содержит 1140 пар нуклеотидов (пн) и соответствует положению 14392–15532 пн полного генома мтДНК *Catostomus commersonii*, GenBank, NC008647 (Saitoh et

al., 2006). Обнаруженные нуклеотидные последовательности гена *cytb* мтДНК сибирского чукучана из рр. Индигирка и Буянда депонированы GenBank (KP757032-757038; KT203373, KT203374). В исследованных популяциях, с учетом колымской выборки (Бачевская и др., 2014а), были обнаружены 14 гаплотипов гена *cytb* мтДНК (рис. 2). При этом следует отметить, что вариант SN1 самый распространенный во всех трех популяциях.

Частота распределения гаплотипов в исследованных выборках отражена в табл. 1. В то же время обнаружено, что каждая выборка, соответствующая изученной локальности, характеризуется уникальным набором гаплотипов. Несмотря на то что выборки из основного русла Колымы и из Буянды характеризуют в целом колымскую популяцию чукучана, выявлены некоторые особенности в распределении гапло-

типов в каждой из этих локальностей. В выборке чукучана из р. Колыма обнаружены пять вариантов нуклеотидной последовательности гена *cytb* мтДНК (Бачевская и др., 2014а). Буюндинская выборка характеризуется тремя гаплотипами, два из них не обнаружены в выборке из основного русла р. Колыма. Отмеченные особенности свидетельствуют о сложной субпопуляционной структуре колымской популяции чукучана, которая требует дальнейшего исследования. Выборка чукучана из Индигирки оказалась более разнообразной и представлена восемью вариантами нуклеотидной последовательности исследованного гена (см. табл. 1). Нуклеотидный состав гена *cytb* мтДНК сибирского чукучана из рек Колымского бассейна и р. Индигирка имеет сходный характер с выявленным ранее (Бачевская и др., 2014а) у колымских представителей этого вида. В обеих выборках отмечено смещение в сторону тимина и аденина (29.21 и 25.17%) относительно цитозина и гуанина (28.07 и 17.54% соответственно). Тем не менее отмеченное отклонение находится в пределах нормы и соответствует наблюдаемым в митохондриальных геномах животных (Avice, 1994). Несмотря на почти равное количество исследованных особей сибирского чукучана из рр. Буюнда и Индигирка, соотношение переменных позиций от общей длины гена *cytb* мтДНК в выборках существенно отличается и составляет 0.180 и 0.616% соответственно. В целом для чукучана, с учетом колымских и североамериканских особей (Harris, Mayden, 2001; Kettratad, 2010; Бачевская и др., 2014а), соотношение переменных позиций равно 2.21%. Известно, что у разных видов соотношение транзиции/трансверсии может достигать высоких значений и, как правило, первые происходят значительно чаще последних (Nei, 1987). В процессе исследования гена *cytb* мтДНК в выборках сибирского чукучана из Индигирки и Буюнды зафиксировано соотношение транзиции/трансверсии 1.7:1 и 1:1 соответственно. В отличие от них, у сибирского чукучана из Колымы обнаружено смещение в пользу трансверсий (Бачевская и др., 2014а).

Для филогенетического анализа из GenBank были привлечены нуклеотидные последовательности гена *cytb* мтДНК обыкновенного чукучана из рек Северной Америки (EU676808, AF454871) и сибирского чукучана из основного русла Колы-

<i>C. catostomus catostomus</i> Eu676808	33444455	5577777889	9900
<i>C. catostomus catostomus</i> AF454871	6759257867	7835889360	4989
Ch1 <i>C. catostomus rostratus</i> JX258854	6226391656	7283362773	2936
Ch2 <i>C. catostomus rostratus</i> JX258855	GAGGACAAGA	ATAGTGGTGG	ATAG
Ch3 <i>C. catostomus rostratus</i> JX258856	..A..TGG..	....C.....	G.G.
Ch4 <i>C. catostomus rostratus</i> JX258857	.C...T.G..	.C...A.C..	.C..
Ch5 <i>C. catostomus rostratus</i> Jx258858	.C...T.G..	GC...A.C..	.C..
Ch6 <i>C. catostomus rostratus</i> KP757032	CC...T.G..	.C...A.C..	.C..
Ch7 <i>C. catostomus rostratus</i> KP757033	.C...T.G..	.C...A.C..	.C.A
Ch8 <i>C. catostomus rostratus</i> KP757034	.C...T.G..	.CC...A.C.A	.C..
Ch9 <i>C. catostomus rostratus</i> KP757035	.C...T.G..	.C.T.A.C..	.C..
Ch10 <i>C. catostomus rostratus</i> KP757036	.C...T.GC.	.C...A.C..	.C..
Ch11 <i>C. catostomus rostratus</i> KP757037	.C...T.G.C	.C...A.C..	.C..
Ch12 <i>C. catostomus rostratus</i> KP757038	.C..GT.G..	.C...A.C..	.C..
Ch13 <i>C. catostomus rostratus</i> KT203373	.C...T.G..	.C...A.C..	GC..
Ch14 <i>C. catostomus rostratus</i> KT203374	.C.A.T.G..	.C...A.C..	.C..
	.C...T.G..	.C...A.CA.	.C..
	.C...T.G..	.C...A.C.A	.C..
	.C...T.G..	.C...ACC..	.C..

Рис. 2. Сайты замен в гаплотипах сибирского чукучана из рек Колымо-Индигирской низменности относительно нуклеотидной последовательности гена *cytb* мтДНК обыкновенного чукучана AF454871, EU676808 (Северная Америка)

Fig. 2. Substitution sites in haplotypes of the Siberian sucker from the Kolyma-Indigirka lowland rivers in relation to the nucleotide sequence of *cytb* gene of mtDNA of the common sucker AF454871, EU676808 (North America)

Таблица 1. Частота распределения гаплотипов гена *cytb* мтДНК в исследованных популяциях сибирского чукучана

Table 1. Distribution frequency for haplotypes of *cytb* gene of mtDNA in the studied populations of the Siberian sucker

Река	Гаплотип						
	CH1	CH2	CH3	CH4	CH5	CH6	CH7
Индигирка	0.805	—	—	—	—	0.024	0.024
Буюнда	0.939	—	—	—	—	—	—
Колыма	0.931	0.012	0.023	0.012	0.023	—	—
Река	Гаплотип						
	CH8	CH9	CH10	CH11	CH12	CH13	CH14
Индигирка	0.024	0.024	0.049	0.013	0.024	—	—
Буюнда	—	—	—	—	—	0.041	0.020
Колыма	—	—	—	—	—	—	—

мы (JX258854 – JX258858) (Harris, Mayden, 2001; Kettratad, 2010; Бачевская и др., 2014а). Построена NJ-дендрограмма. Все гаплотипы распределились в два кластера (рис. 3) с относительно высоким уровнем бутстреп-поддержки (61 и 77%).

Важно подчеркнуть, что оба кластера структурированы. Первый кластер объединяет гаплотипы, которые характеризуют сибирского чукучана из Индигирки и рек Колымского бассейна. Это объясняется единством их происхождения в историческом прошлом. Второй кластер объеди-

Рис. 3. NJ-филогенетическое дерево нуклеотидных последовательностей гена *cytb* мтДНК чукучана из рек Колымо-Индикирской низменности и Северной Америки. На ветвях приведены бутстреп-индексы в %

Fig. 3. NJ-phylogenetic tree of nucleotide sequences of *cytb* gene mtDNA of the sucker from the rivers of the Kolyma-Indigirka lowland and North America. Bootstrap-indices (%) are on branches

няет варианты нуклеотидных последовательностей гена *cytb* мтДНК чукучана обыкновенного из рек Северной Америки. Гаплотипы из второго кластера более архаичны по сравнению с вариантами первого, они расположены на дендрограмме ближе к «корню» – внешней группе (Nei, Kimura, 2000; Хедрик, 2003; Лукашов, 2009). Полученные результаты подтверждают имеющиеся представления о происхождении этого вида и расселении его в реки Азии из Северной Америки (Берг, 1949; Новиков, 1966; Кириллов, 1972; Новиков и др., 1975; Черешнев, 1996, 1998, 2008; Решетников и др., 2002). Как уже говорилось, в исследованных популяциях сибирского чукучана наиболее часто представлен гаплотип CH1 (см. табл. 1). Все обнаруженные митотипы нуклеотидных последовательностей гена *cytb* сибирского чукучана являются производными от него. Они формируют картину «звездчатой» радиации гаплотипов, которые произошли в основном в результате единичных нуклеотидных замен. Их распределение в медианной сети (рис. 4), построенной по принципу минимального числа нуклеотидных замен (Bandelt et al., 1999), свидетельствует о едином предковом генофонде. В то же время примечательно, что у сибирского чукучана из Индигирки значения показателей гаплотипического и нуклеотидного разнообразия гена *cytb* значительно выше отмеченных в объединенной выборке из рек Колымского бассейна (табл. 2).

Известно, что популяции с низкими значениями гаплотипического (h) и нуклеотидного (π) раз-

нообразие являются исторически более молодыми (Kimura, 1981; Avise, 1994). Обращает на себя внимание достоверно отрицательное значение показателя D-статистики Таджимы в исследованных популяциях сибирского чукучана из р. Индигирка и в объединенной выборке из рек Колымского бассейна (см. табл. 2). Значимо отрицательные величины этого параметра характерны для популяций, испытывающих влияние отрицательного отбора. Под его воздействием происходит элиминация подавляющего большинства особей, несущих признаки, которые (в данных условиях среды) резко снижают их жизнеспособность (Tajima, 1989). Нельзя исключить того, что отрицательное значение показателя D-теста Таджимы, обнаружен-

ное у чукучана, обусловлено популяционной экспансией. Восстановление генетического разнообразия чукучана из рассматриваемых локальностей через реколонизацию из Северной Америки в дальнейшем было невозможно, так как нарушились связи с основной частью ареала вида. Вероятно, отмеченные особенности генетического разнообразия рассматриваемых популяций сибирского чукучана обусловлены также и другими причинами, которые требуют изучения, но разделение исторически сложившегося некогда единого ареала является одним из важнейших факторов.

С использованием медианной сети (см. рис. 4), проведена оценка времени разделения митохондриального генофонда чукучана. Эволюционный возраст выделенных у чукучана линий мтДНК вычисляли, исходя из того, что скорость накопления мутаций в исследованном гене равна 1–2% дивергенции (для транзиций и трансверсий) за 1 млн лет (Brown et al., 1979). Отмечено, что гипотетический вариант mv1 (см. рис. 4) является предковым по отношению к mv2 и EU676808. Носитель последнего – экземпляр из р. Колумбия, впадающей в Тихий океан. От предковой формы mv2 образуются две дивергировавшие ветви. Одна из них представлена гаплотипами обыкновенного чукучана из р. Миссури, впадающей в Мексиканский залив (бассейн Атлантического океана). Другая линия включает все варианты нуклеотидных последовательностей гена *cytb* мтДНК сибирского чукучана из рек Колымского бассейна и Индигирки.

Рис. 4. Медианная сеть гаплотипов гена *cytb* мтДНК сибирского чукучана и вариантов GenBank (EU676808, AF454871). На ветвях сети цифрами обозначено количество мутаций; медианные векторы (mv) – гипотетические митотипы; размеры кружков соответствуют количеству гаплотипов. Внешняя группа – *C. commersonii*, GenBank, NC008647

Fig. 4. Median net of haplotypes of *cytb* gene mtDNA of the Siberian sucker and variants from GenBank (EU676808, AF454871). Figures on the net branches show the number of mutations; median vectors (mv) – hypothetic mytotypes; size of the circles corresponds to number of haplotypes. Outgroup – *C. commersonii*, GenBank, NC008647

Таблица 2. Показатели разнообразия гена *cytb* мтДНК в исследованных популяциях сибирского чукучана

Table 2. Diversity indicators for the *cytb* gene of mtDNA in the studied populations of the Siberian sucker

Река	<i>S</i>	$\pi \pm sd$	$h \pm sd$	<i>D</i>	<i>P</i>
Индигирка	8	0.000340±0.000363	0.3549±0.0961	-2.1016*	0.00300
Буюнда	3	0.000106±0.000187	0.1190 ± 0.0620	-1.31026	0.91285
Колыма	5	0.00021±0.00027	0.1764±0.0634	-1.7687	0.94766
Колыма, Буюнда	6	0.000131±0.000207	0.1196±0.0369	-1.82803*	0.00500

Примечание. *S* – число вариабельных сайтов; π – нуклеотидное разнообразие; *sd* – стандартное отклонение; *h* – гаплотипическое разнообразие; *D* – коэффициент теста Tajima; *P* – статистическая значимость различий. * $P < 0.05$.

Таким образом, обе эволюционные линии имеют общность происхождения, а их дивергенция оценивается средними расстояниями, которые равны 0.43 и 0.87% нуклеотидных замен, что соответствует 439±196 и 615±124 тыс. лет. Между mv1 и гаплотипами, характеризующими чукучана из рек Колымского бассейна и Индигирки, уровень дивергенции находится в пределах 0.91%, что приблизительно равно 702±124 тыс. лет (рассчитано по Network 4.5.1.0, Tajima, 1989). Это позволяет предположить, что проникновение чукучана в Азию из Северной Америки

произошло в раннем неоплейстоцене. Ископаемые остатки чукучана обнаружены к востоку от Колымы в позднеплейстоценовых отложениях Чаунской низменности (Паракецов, 1961). Возможно, распространение этого вида осуществлялось по арктическому побережью Берингии. На шельфе Северного Ледовитого океана отмечены подводные долины, которые прослеживаются вплоть до материкового склона. Отчетливо выражены ветвящиеся системы подводных долин на шельфе моря Лаптевых и других морей (Линдберг, 1972). По-видимому, тесные свя-

зи между континентами осуществлялись с помощью общих речных систем, через которые происходил обмен пресноводной ихтиофауной (Черешнев, 1996, 1998). Полученные результаты вполне согласуются с гипотезой формирования современной пресноводной ихтиофауны Северо-Востока Азии, сформулированной И. А. Черешневым, который считал, что в раннем – среднем плейстоцене в бассейнах рек единого Сибирско-Аляскинского речного комплекса на арктическом шельфе Берингии могли обитать многие таксоны рыбообразных и рыб, среди которых и предковая форма *C. c. rostratus* (Черешнев, 1998). Известно, что в начале плейстоцена в результате усиления тектонических процессов происходили существенные перестройки речных систем в данном регионе (Дорт-Гольц, Терехова, 1976). По данным Ю. П. Барановой и С. Ф. Бискэ (1964), формирование долины р. Колыма происходило в первой половине четвертичной эпохи. Колымо-Индигоирский речной комплекс распался на две изолированные системы, и только в позднем плейстоцене окончательно оформилась долина р. Индигоирка и сформировалась фауна типично пресноводных рыб (Савченко, 1980). Таким образом, были нарушены связи между рр. Колыма и Индигоирка. Это привело к изоляции вселенцев чукучана, и развитие их генофондов происходило независимо друг от друга, что способствовало формированию генетической изменчивости, характерной для исследованных популяций.

Полученные данные анализировали с использованием программы AMOVA (Analysis of Molecular Variance) (Excoffier et al., 2005). На первом этапе выделили две группы. В первую группу включили все нуклеотидные последовательности гена *cytb* мтДНК сибирского чукучана из колымской группы рек (Колыма, Буюнда), а во вторую – гаплотипы, характеризующие чукучана из Индигоирки. Расчеты показали, что при таком варианте объединения на долю внутривидовой генетической изменчивости приходится 97.7%, а межгрупповая компонента составляет всего 2.3%. На втором этапе были выделены три группы. В первую вошли нуклеотидные последовательности гена *cytb* мтДНК сибирского чукучана колымской группы рек, во вторую – все гаплотипы, характеризующие чукучана из Индигоирки, а в третью объединили нуклеотидные последовательности гена *cytb* мтДНК обыкновенного чукучана из рек Северной Америки. При этом доля генетической изменчивости внутри популяций составила 38.2%, а ее межгрупповая компонента – 61.8%. Нет сомнений, что значительная доля межгрупповой изменчивости обусловлена длительным периодом изоляции сибирского и обыкновенного чукучана. В то же время отмеченное

преобладание общего гаплотипа СН1 в исследованных выборках свидетельствует, что в истории становления данных популяций чукучана важную роль играло такое событие, как эффект «основателя» (Avice, 1994).

Полученные данные позволяют считать результативными исследование гена *cytb* мтДНК для поставленной цели. Они не противоречат высказанному ранее И. А. Черешневым (1998) предположению о том, что сибирский чукучан является эндемичным подвидом североамериканского чукучана, ареал которого целиком расположен на Северо-Востоке России. Кроме того, И. А. Черешнев (2008) предполагал, что сибирский чукучан может быть хорошо обособленным эндемичным видом. Тем не менее для более адекватной оценки его таксономического статуса необходимо продолжение масштабных исследований на всем ареале этого вида с расширением числа молекулярных маркеров, что позволит в дальнейшем провести детальный анализ различных мер генетической дивергенции на молекулярном уровне. Вероятно, что такие исследования изменят существующие представления о филогенетических взаимоотношениях североамериканского *C. c. catostomus* и сибирского *C. c. rostratus* чукучанов.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов ДВО № 15-1-6-0150 и РФФИ № 15-04-01418.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранова Ю. П., Бискэ С. Ф. Северо-Восток СССР. М. : Наука, 1964. 350 с.
- Бачевская Л. Т., Переверзева В. В., Иванова Г. Д. и др. Генетическая структура сибирского чукучана (*Catostomus catostomus rostratus*) по данным об изменчивости гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК // Известия РАН. Сер. биол. 2014а. № 4. С. 334–340.
- Бачевская Л. Т., Переверзева В. В., Иванова Г. Д., Агапова Г. А. Нуклеотидная изменчивость гена цитохромоксидазы 1 митохондриальной ДНК сибирского чукучана (*Catostomus catostomus rostratus*) реки Колымы // Генетика. 2014б. Т. 50, № 10. С. 1216–1222.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1949. Ч. 2. С. 469–925.
- Бирюков В. А., Дунаев Н. Н., Мысливец В. И. Древняя речная сеть на шельфе Чукотского моря / XI конгр. ИНКВА : тез. докл. М., 1982. Т. 3. С. 49–50.
- Дорт-Гольц Ю. Е., Терехова В. Е. История развития западной окраины Берингийской суши в кайнозойе // Берингия в кайнозойе. Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 54–59.
- Кириллов Ф. Я. Рыбы Якутии. М. : Наука, 1972. 358 с.
- Линдберг Г. У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л. : Наука, 1972. 548 с.
- Лукашов В. В. Молекулярная эволюция и филогенетический анализ. М. : БИНОМ, 2009. Лаборатория знаний. 256 с.

- Новиков А. С., Простантин В. С., Штундюк Ю. В. К вопросу о распространении сибирского чукучана // Гидробиологические исследования внутренних водоемов Северо-Востока СССР. Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 303–308.
- Новиков А. С. Рыбы реки Колымы. М. : Наука, 1966. 135 с.
- Паракецов К. В. Четвертичные отложения района Чаунской губы // Записки Чукотского краеведческого музея. 1961. Вып. 2. С. 45–59.
- Пуминов А. П. О погребенных речных долинах побережья восточной части Северной Арктики // Геология и минерагения арктических областей СССР. Л. : НИИГА, 1981. С. 77–88.
- Решетников Ю. С., Попова О. А., Соколов Л. И. и др. Атлас пресноводных рыб России. М. : Наука, 2002. Т. 1. 360 с.
- Савченко А. Г. Основные этапы рельефообразования Приморской низменности Восточной Якутии и ее горного обрамления // Кайнозой Восточной Якутии. Якутск : Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1980. С. 114–124.
- Хедрик Ф. Генетика популяций. М. : Техносфера, 2003. 592 с.
- Черешнев И. А. Биogeография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток : Дальнаука, 1998. 131 с.
- Черешнев И. А. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток : Дальнаука, 1996. 198 с.
- Черешнев И. А. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2008. 324 с.
- Черешнев И. А. Происхождение пресноводной ихтиофауны районов Берингии // Биogeография Берингийского сектора Субарктики. Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 122–145.
- Avice J. C. Molecular markers, natural history, and evolution. N. Y.; London : Chapman and Hall, 1994. 511 p.
- Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. Vol. 16. P. 37–48.
- Brown W. M., George M., Wilson A. C. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1979. Vol. 76. P. 1967–1971.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis // Evol. Bioinform. Online. 2005. Vol. 1. P. 47–50.
- Fleming M. A., Cook J. A. Phylogeography of endemic ermine (*Mustela erminea*) in Southeast Alaska // Mol. Ecol. 2002. Vol. 11. P. 795–807.
- Harris P. M., Mayden R. L. Phylogenetic relationships of major clades of Catostomidae as inferred from mitochondrial SSU and LSU rDNA sequences // Mol. Phylogen. Evol. 2001. Vol. 20. P. 225–237.
- Kettratat J. EU676808 // GenBank. 2010.
- Kimura M. Estimation of evolutionary distances between homologous nucleotide sequences // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1981. Vol. 78. P. 5773–5777.
- Nei M., Kimura M. Molecular Evolution and Phylogenetics. Oxford : University Press, 2000. 333 p.
- Nei M. Molecular evolutionary genetics. N. Y. : Columb. Univ. Press, 1987. 512 p.
- Preisnitz K. Fussflächen und Taler in der Arktis NW Kanadas // Verh. Dtsch. Geographentag. 1983. Vol. 43. P. 89–91.
- Saitoh K., Sado T., Mayden R. L., et al. Mitogenomic evolution and interrelationships of the Cypriniformes (Actinopterygii: Ostariophysi): The first evidence toward resolution of higher-level relationships of the world's largest freshwater fish clade based on 59 whole itogenome sequences // J. Mol. Evol. 2006. Vol. 63, No. 6. P. 826–841.
- Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // Gen. Soc. Am. 1989. Vol. 123. P. 585–595.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., et al. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. // Mol. Biol. Evol. 2013. 30(12):2725–9. DOI: 10.1093/molbev/mst197

Поступила в редакцию 22.10.2018 г.

Поступила после доработки 11.03.2019 г.

NUCLEOTIDE VARIABILITY OF CYTOCHROME *b* GENE OF mtDNA OF THE SIBERIAN SUCKER *CATOSTOMUS CATOSTOMUS ROSTRATUS* FROM RIVERS OF THE KOLYMA-INDIGIRKA LOWLAND

L. T. Bachevskaya, V. V. Pereverzeva, A. A. Primak, G. A. Agapova

Institute of the Biological Problems of the North, FEB RAS, Magadan

Polymorphism of the mtDNA cytochrome *b* gene of the Siberian sucker from the Indigirka and Kolyma river basins has been established. Comparative analysis of the nucleotide sequences of the mentioned gene of the Siberian sucker from the rivers of the Kolyma-Indigirka lowland and of the North American common sucker showed that this species had penetrated Asia from North America in Early Pleistocene. A significant proportion of intergroup variability (61.8%) is caused by the long period of isolation of the Siberian and the common suckers. At the same time, the data obtained indicate the same ancestral gene pool.

Keywords: Siberian sucker (*C. catostomus rostratus*), endemic, *cytb* gene of mtDNA, molecular genetic diversity, genetic divergence, rivers of the Kolyma-Indigirka lowland.

REFERENCES

- Avice, J. C., 1994, *Molecular Markers, Natural History, and Evolution*, New York, London, Chapman and Hall.
- Bachevskaja, L. T.; Pereverzeva, V. V.; Ivanova, G. D.; Agapova, G. A., 2014b, Nucleotide Variation in the Mitochondrial DNA Cytochrome Oxidase 1 Gene in the Siberian Sucker (*Catostomus catostomus rostratus*) from the Kolyma River, *Rus. J. Genetics*, 50, 10, 1017–1025.
- Bachevskaya, L. T.; Pereverzeva, V. V.; Ivanova, G. D.; Agapova, G. A.; Primak, A. A., 2014a, Genetic Structure of the Siberian Sucker (*Catostomus catostomus rostratus*) According to Data on Sequence Variation of the mtDNA Cytochrome *b* Gene, *Biol. Bull.*, 41 (4), 306–312.
- Bandelt, H.-J.; Forster, P.; Röhl A., 1999, Median-Joining Networks for Inferring Intraspecific Phylogenies, *Mol. Biol. Evol.*, 16, 37–48.
- Baranova, Yu. P.; Biske, S. F., 1964, North-East of the USSR, Moscow, Nauka [In Russian].
- Berg, L. S., 1949, *Fishes of Freshwaters in the USSR and Neighboring Countries*, Moscow, Leningrad, AS USSR, Part 2, 469–925 [In Russian].
- Biryukov, V. A.; Dunaev, N. N.; Myslivets, V. I., 1982, Ancient River Network on the Shelf of the Chukchi Sea, *11th Congr. INCVA, Abstr.*, 3, 49–50 [In Russian].
- Brown, W. M.; George, M.; Wilson, A. C., 1979, Rapid Evolution of Animal Mitochondrial DNA, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 76, 1967–1971.
- Chereshnev, I. A., 1986, The Origin of the Freshwater Ichthyofauna of Beringian Regions, *Biogeography of the Beringian Sector of the Subarctic*, Vladivostok, FESC AS USSR, 122–145 [In Russian].
- Chereshnev, I. A., 1996, Biological Diversity of Freshwater Ichthyofauna of Russia's North-East, Vladivostok, Dalnauka [In Russian].
- Chereshnev, I. A., 1998, *Biogeography of Freshwater Fishes in the Russian Far East*, Vladivostok, Dalnauka [In Russian].
- Chereshnev, I. A., 2008, *Freshwater Fishes of Chukotka*, Magadan, NESCFEB RAS [In Russian].
- Dort-Golts, Yu. E.; Terekhova, V. E., 1976, History of Development of the Bering Land Bridge's Western Margin in Cenozoic, *Beringia in Cenozoic*, Vladivostok, FESC AS USSR, 54–59 [In Russian].
- Excoffier, L.; Laval, G.; Schneider, S., 2005, Arlequin ver. 3.0: an Integrated Software Package for Population Genetics Data Analysis, *Evol. Bioinform. Online*, 1, 47–50.
- Fleming, M. A.; Cook, J. A., 2002, Phylogeography of Endemic Ermine (*Mustela erminea*) in Southeast Alaska, *Mol. Ecol.*, 11, 795–807.
- Harris, P. M.; Mayden, R. L., 2001, Phylogenetic Relationships of Major Clades of Catostomidae as Inferred from Mitochondrial SSU and LSU rDNA Sequences, *Mol. Phylogen. Evol.*, 20, 225–237.
- Hedrik, F., 2003, *Genetics of Populations*, Moscow, Technosphere [In Russian].
- Kettratat, J., 2010, EU676808, *GenBank*.
- Kimura, M., 1981, Estimation of Evolutionary Distances Between Homologous Nucleotide Sequences, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 78, 5773–5777.
- Kirillov, F. Ya., 1972, *Fishes of Yakutia*, Moscow, Nauka [In Russian].
- Lindberg, G. U., 1972, Large Fluctuations in Sea Level in the Quaternary, Leningrad, Nauka [In Russian].
- Lukashov, V. V., 2009, *Molecular Evolution and Phylogenetic Analysis*, Moscow, BINOM, Laboratory of Knowledge [In Russian].
- Nei, M., 1987, *Molecular Evolutionary Genetics*, New York, Columb. Univ. Press.
- Nei M.; Kimura M., 2000, *Molecular Evolution and Phylogenetics*, Oxford, University Press.
- Novikov, A. S., 1966, *Fishes of the Kolyma River*, Moscow, Nauka [In Russian].
- Novikov, A. S.; Prostantinov, V. S.; Shtundyuk, Yu. V., 1975, On the Spread of Siberian Sucker, *Hydrobiological Studies of the Inland Waters of the North-East of the USSR*, Vladivostok, FESC AS USSR, 303–308 [In Russian].
- Paraketsov, K. V., 1961, Quaternary Sediments of the Chaun Bay Area, *Notes of the Chukotka Local History Museum*, 2, 45–59 [In Russian].
- Preisnitz, K., 1983, Fussflächen und Taler in der Arktis NW Kanadas, *Verh. Dtsch. Geographentag*, 43, 89–91.
- Puminov, A. P., 1981, On Buried River Valleys on the Coast of the Eastern Part of the Northern Arctic, *Geology and Minerageny of the Arctic Regions of the USSR*, Leningrad, NIIGA, 77–88 [In Russian].
- Reshetnikov, Yu. S.; Popova, O. A.; Sokolov, L. I., et al., 2002, *Atlas of Russia's Freshwater Fishes*, Moscow, Nauka, 1 [In Russian].
- Saitoh, K.; Sado, T.; Mayden, R. L., et al., 2006, Mitogenomic Evolution and Interrelationships of the Cypriniformes (Actinopterygii: Ostariophysi): the First Evidence Toward Resolution of Higher-Level Relationships of the World's Largest Freshwater Fish Clade Based on 59 Whole Itogenome Sequences, *J. Mol. Evol.*, 63, 6, 826–841.
- Savchenko, A. G., 1980, Main Stages of Relief Formation of the East Yakutia's Seaside Lowland and its Mountain Framing, *Cenozoic of East Yakutia*, Yakutsk, YaD SB AS USSR, 114–124 [In Russian].
- Tajima, F., 1989, Statistical Method for Testing the Neutral Mutation Hypothesis by DNA Polymorphism, *Gen. Soc. Am.*, 123, 585–595.
- Tamura, K.; Stecher, G.; Peterson, D., et al., 2013, MEGA6, Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0, *Mol. Biol. Evol.*, 30 (12):2725-9, DOI: 10.1093/molbev/mst197