

УДК 575.17:597.58

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РЕЧНОГО ОКУНЯ (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) ИЗ НЕКОТОРЫХ РЕК РОССИИ

© 2023 г. Л. Т. Бачевская¹, В. В. Переверзева¹, *, Г. А. Агапова¹, А. А. Примак¹

¹Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук, Магадан, Россия

*e-mail: vyperverzova@mail.ru

Поступила в редакцию 23.11.2022 г.

После доработки 08.12.2022 г.

Принята к публикации 17.01.2023 г.

Получены данные об изменчивости нуклеотидной последовательности гена цитохрома *b* мтДНК речного окуня (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) из рек Волжского и Колымского бассейнов. Проведена оценка генетического разнообразия речного окуня из исследованных популяций. Между выборками окуня из рек разных регионов отмечен высокий уровень дивергенции. В то же время показано, что по генетическим параметрам выборки речного окуня из рек одного водного бассейна статистически значимо различаются между собой. Филогенетический анализ, проведенный на основании обнаруженных гаплотипов гена цитохрома *b* мтДНК, позволил сделать вывод, что колымский окунь не может претендовать на статус подвида *P. fluviatilis*.

Ключевые слова: полиморфизм гена цитохрома *b* мтДНК (*cytb*), генетическое разнообразие речного окуня (*Perca fluviatilis*), внутривидовая дивергенция

DOI: 10.31857/S0042132423030031, **EDN:** QPUAQW

ВВЕДЕНИЕ

Род окуня (*Perca* Linnaeus, 1758) включает 3 вида, обитающих в пресных водах Евразии и Северной Америки. Одним из них является речной окунь (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758). Его ареал обширен — от Франции на западе до р. Колыма (включительно) на востоке (Берг, 1949; Решетников и др., 2002; Романов, 2010). По побережью Тихого океана он известен только в реках Охотского моря, отсутствует на Сахалине, Курильских о-вах и в Амурском бассейне (Новиков, 1966; Кириллов, 1972, 2002; Черешнев, 1998; Черешнев и др., 2001; Шедько, 2002). К настоящему времени достаточно хорошо изучена морфология речного окуня. Исследованию экологии этого вида также уделяется много внимания, что способствует выявлению адаптивных возможностей окуня к условиям обитания в водоемах разных ландшафтно-географических зон. Не менее важными являются генетические исследования *P. fluviatilis*, позволяющие существенно дополнить информацию о внутривидовой структуре, систематике и истории его расселения. На первых этапах они были направлены на определение аллозимной изменчивости и генетического разнообразия вида. Это позволило некоторым зарубежным ученым отметить низкий уровень полиморфизма ферментов у речного окуня и зафиксировать практически полное отсутствие внутривидовой изменчивости по исследованным

биохимическим маркерам (Gyllensten et al., 1985; Heldstab, Katoh, 1995). Согласованность картины, полученной в процессе изучения полиморфизма ферментов у окуня из разных географических регионов, позволила в дальнейшем предположить, что низкий уровень вариабельности использованных биохимических маркеров является характерной чертой вида (Жигилева и др., 2017, 2019). Было показано, что у речного окуня из озер, принадлежащих трем речным бассейнам Центральной Европы, незначительный полиморфизм сопровождался низким уровнем дифференциации исследованных популяций (Heldstab, Katoh, 1995), в то время как у окуня из водоемов Обь-Иртышского бассейна при низком уровне аллозимной изменчивости была обнаружена выраженная межпопуляционная генетическая дивергенция (Zhigileva, Egorova, 2022). Для решения ряда проблем внутривидовой дифференциации, систематики и биогеографии требовался дальнейший поиск более информативных индикаторов. Ими оказались молекулярно-генетические маркеры. Проводимые исследования позволили отметить значительный полиморфизм микросателлитов у речного окуня из водоемов Прикаспийского региона и Китая (Gharibkhani, 2009; Yang et al., 2009), IRAP (inter-retrotransposon amplified polymorphism) и мтДНК маркеров у этого вида из Прибалтийского региона (Sruoga et al., 2007; Fokina et al., 2015). Исследования

ДНК-маркера (ISSR, inter simple sequence repeat) речного окуня из Обь-Иртышского бассейна также показали высокий уровень полиморфизма (Жигилева и др., 2019). Принято считать, что географическое расстояние между популяциями вида является основным фактором, влияющим на уровень генетической дифференциации, которая наиболее ярко проявляется в условиях больших пространственных масштабов. Однако исследования *P. fluviatilis* по RAPD (random amplification of polymorphic DNA), ISSR-маркерам, мтДНК и микросателлитным локусам позволили отметить дифференциацию его популяций, обитающих как в водоемах разных географических районов, так и между локальностями в пределах одного и того же речного бассейна (Жигилева и др., 2019; Nesbo et al., 1998, 1999; Gerlach et al., 2001; Bergek et al., 2010; Fokina et al., 2015).

В настоящее время большое внимание уделяется изучению филогеографических связей популяций вида и их генетической дивергенции. Например, с использованием секвенирования нуклеотидной последовательности D-петли мтДНК было показано, что генетическая дивергенция и филогеографические связи между европейскими популяциями речного окуня определяются последниковой колонизацией из множества рефугиумов. Возможно, таким же образом была сформирована генетическая структура северных европейских популяций (Stepien et al., 2015). В то же время филогенетический анализ показал, что южноевропейская линия мтДНК, по-видимому, самая древняя и, вероятно, является основателем выделенных филогрупп речного окуня из водоемов исследованного региона (Nesbo et al., 1999).

Широко распространенный в водоемах Евразии *P. fluviatilis* на Северо-Востоке России и в Чукотском Автономном Округе (ЧАО) представлен краевыми популяциями на восточном пределе его ареала (Черешнев, 2008). Однако находки его останков в четвертичных отложениях показывают, что его ареал простирался много дальше на восток от современного крайнего предела (Лебедев, 1960). Морфология и экология речного окуня из водоемов ЧАО более изучена, по сравнению с его генетикой. Исследования выборок окуня, проводимые с использованием метода гибридизации ДНК-ДНК, показали значительный уровень дивергенции некоторых популяций вида из исследованных водоемов Восточной Европы и Азии. Было высказано мнение о необходимости выделения речного окуня из р. Колыма в подвид *P. fluviatilis intermedius* (Мамилов и др., 1998), что не противоречило опубликованным ранее данным (Световидов, Дорофеева, 1963). В то же время Л.С. Берг (1949) отмечал, что окуни в водоемах Северо-Востока Сибири занимают промежуточное положение между *P. fluviatilis* и *P. flavescens* Mitchell, 1814, а по мнению Ф.Н. Кирил-

лова (1972), в Евразии существует *P. fluviatilis fluviatilis*, а в Северной Америке — *P. fluviatilis flavescens*.

В настоящее время для расширения представлений о внутривидовом генетическом разнообразии все чаще применяются молекулярно-генетические методы, изучающие структуру мтДНК с помощью секвенирования нуклеотидных последовательностей. Надо отметить, что подобные исследования актуальны для решения ряда проблем систематики, биогеографии и практических задач, таких как сохранение генетического разнообразия исторически сложившегося в процессе расширения ареала вида. В связи с этим поставлена цель: провести оценку генетического разнообразия речного окуня (*P. fluviatilis*) из некоторых водоемов Волжского и Колымского бассейнов и рассмотреть его филогенетические связи.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В 2020 г. собраны пробы мышечной ткани речного окуня: из р. Ветлуга 42 образца, из рек Кюель-Сиен и Буюнда — 32 и 48 шт. соответственно. Первая является левым притоком р. Волга, а последние — левым и правым притоками р. Колыма. На карте-схеме обозначены места сбора материала (рис. 1). Выделение, очистку тотальной ДНК осуществляли ранее описанными методами (Бачевская и др., 2019). Амплификацию полной нуклеотидной последовательности гена *cytb* мтДНК речного окуня проводили с использованием праймеров FPerccb: 5'-GGT CAT AAT TCC TGC CAG GAT TTT AAC CAG G-3' и RPerccb: 5'-GTT TAG AAT CCT AGC TTT GGG AGT TAG GGG-3', разработанных нами по стандартной методике (Козырева и др., 2021) и синтезированных ЗАО "Синтол". Условия полимеразной цепной реакции соответствуют предложенным Миллером с соавт. (Miller et al., 1998). Амплифицированный участок мтДНК очищали и подготавливали к секвенированию по стандартной методике с использованием реагентов Diatom™ DNA Clean-Up "Лаборатория Изоген". Строение нуклеотидных последовательностей гена *cytb* мтДНК определяли по стандартной методике с применением наборов для циклического секвенирования ДНК Big Dye Terminator (Applied Biosystems, v. 3.1) и генетического анализатора ABI-Prism 3500xL (Applied Biosystems, США).

Статистическая обработка и анализ данных секвенирования

Анализ генетических данных проводили с помощью пакетов программ MEGA 10.0.2.74 (Tamura et al., 2013) и ARLEQUIN ver. 3.5 (Excoffier et al., 2005). Соответствие гипотезе нейтральности (для исследованного маркера) определяли с помощью тестов *D* Таджимы и *F_s* Фу (Tajima, 1989; Fu, Li,



Рис. 1. Карта-схема района сбора материала. 1 — р. Кюэль-Сиен, 2 — р. Буюнда (Колымский бассейн), 3 — р. Ветлуга (Волжский бассейн).

1993; Fu, 1997). Анализ филогенетических связей гаплотипов гена *cytb* проводили с использованием пакета программ MEGA. Дендрограмма филогенетических отношений построена на основании бипараметрической модели дистанций Кимуры, учитывающей разную вероятность транзиций и трансверсий с использованием метода ближайшего связывания (NJ). Оценка узлов ветвления осуществлялась бутстреп-методом (1000 итераций) (Tamura et al., 2013). Для филогенетического анализа были привлечены из GenBank нуклеотидные последовательности гена *cytb* мтДНК трех видов окуней: речного или обыкновенного (*P. fluviatilis*), желтого или американского (*P. flavescens*) и балхашского (*P. schrenkii* Kessler, 1874) из водоемов Европы, Северной Америки и Китая (Heldstab, Katoh, 1995; Sloss et al., 2004; Yang et al., 2016). В качестве внешней группы использовали последовательность нуклеотидов гена *cytb* судака *Sander lucioperca* Linnaeus, 1758, GenBank № JX025365 (Kohlmann et al., 2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика гаплотипического состава и оценка значимости различий популяций по нуклеотидным заменам гена *cytb* мтДНК

Изученный ген *cytb* мтДНК речного окуня содержит 1140 пар нуклеотидов (пн). Его расположение в исследованном ранее полном геноме образца *P. fluviatilis* (GenBank, NC026313) соответ-

ствует 14382–15522 пн мтДНК (Yang et al., 2016). Обнаруженные нуклеотидные последовательности гена *cytb* мтДНК речного окуня из рек Ветлуга, Буюнда и Кюэль-Сиен депонированы в GenBank (MZ043884–MZ043887, MZ043889–MZ043894). В исследованных популяциях было обнаружено 10 гаплотипов речного окуня (рис. 2). При этом следует отметить, что их распределение в изученных локальностях вида было весьма своеобразным. На долю выборок, характеризующих популяции *P. fluviatilis* из водоемов Колымского бассейна, приходится всего 4 варианта нуклеотидной последовательности гена *cytb* мтДНК (Pfcb1–Pfcb4), из которых лишь 1 является для них общим (Pfcb2). Интересно, что в выборке из р. Кюэль-Сиен последний встречается с высокой частотой, в то время как у окуня из р. Буюнда он распространен относительно редко (табл. 1). Остальные 6 вариантов нуклеотидной последовательности гена *cytb* мтДНК обнаружены только у речного окуня из р. Ветлуга (Волжский бассейн). Таким образом, по числу обнаруженных гаплотипов окуня из этого водоема оказался более разнообразным. В то же время отмечено, что каждая исследованная популяция характеризуется уникальным набором гаплотипов, частота которых приведена в табл. 1.

Важным фактором, влияющим на степень генетической дивергенции внутривидовых структурных единиц, является уровень потока генов. Принято считать, что он зависит от географического расстояния между популяциями. Несмотря

			1
		1113367889	90
		2794624771	17
		6128318032	59
Pfcb1	MZ043884	TAAACTCGCC	CT
Pfcb2	MZ043885	T...	.C
Pfcb3	MZ043886	T...	TC
Pfcb4	MZ043887	T.G.	.C
Pfcb5	MZ043889	C..GTC....	..
Pfcb6	MZ043890	C..GTC..G.	..
Pfcb7	MZ043891	C..GT.T...	.C
Pfcb8	MZ043892	C..GTCTA.T	..
Pfcb9	MZ043893	C.CGTC....	..
Pfcb10	MZ043894	CC.GTC....	..

Рис. 2. Нуклеотидные последовательности гена цитохрома *b* мтДНК речного окуня из рек Колымского и Волжского бассейнов, депонированные в GenBank. Сайты замен показаны от начала гена *cytb* мтДНК.

на географическую близость рек Буюнда и Кюель-Сиен (Колымский бассейн), выборки речного окуня, характеризующие популяции из этих водоемов, различались по гаплотипическому составу. В дальнейшем была проведена оценка значимости различий по нуклеотидным заменам (Excoffier et al., 2005) в сравниваемых парах исследованных популяций речного окуня. Результат ана-

лиза матрицы нуклеотидной дивергенции мтДНК окуня показал, что различие ($p < 0.05$) наблюдается не только между популяциями из рек Колымского и Волжского бассейнов, расположенных в разных регионах, но и между популяциями рек Буюнда и Кюель-Сиен, относящихся к Колымскому бассейну (табл. 2).

Ранее было показано, что этот вид может иметь репродуктивно изолированные субпопуляции, обитающие в общем водоеме (Жигилева и др., 2019; Gerlach et al., 2001; Faulks et al., 2015) и на незначительном расстоянии между местами их непосредственной локализации (Bergek et al., 2010). При этом подчеркивалось, что они могут быть генетически изолированными даже в условиях экологически однородной среды обитания (Bergek, Björklund, 2007, 2009; Behrmann-Godel, Gerlach, 2008). Механизмы обнаруженной генетической неоднородности неизвестны (Жигилева и др., 2019) и, безусловно, требуют дальнейшего изучения.

Выше было отмечено, что каждая из колымских популяций речного окуня характеризуется уникальным набором гаплотипов, который, по-видимому, обусловлен их историей становления. Известно, что в процессе геологических и климатических трансформаций происходили существенные перестройки речных систем, в том числе р. Колыма (Баранова, Бискэ, 1964). В результате, подобные трансформации могли оказать существенное

Таблица 1. Частота распределения гаплотипов гена *cytb* мтДНК в исследованных выборках речного окуня

Локальность (река)	Буюнда	Кюэль-Сиен	Ветлуга
Объем выборки (шт.)	48	32	42
Гаплотип	Частота гаплотипов		
Pfcb1	0.938	0	0
Pfcb2	0.021	0.826	0
Pfcb3	0	0.174	0
Pfcb4	0.042	0	0
Pfcb5	0	0	0.656
Pfcb6	0	0	0.219
Pfcb7	0	0	0.031
Pfcb8	0	0	0.031
Pfcb9	0	0	0.031
Pfcb10	0	0	0.031

Таблица 2. Генетические различия между парами исследованных популяций окуня

№/река	1	2	3
1. Буюнда	—	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00
2. Кюель-Сиен	0.8499	—	0.00 ± 0.00
3. Ветлуга	0.8818	0.9035	—

Примечание: под диагональю — значения различий по нуклеотидным заменам при попарном сравнении популяций окуня, над диагональю — уровни значимости различий между популяциями. Жирным шрифтом обозначены статистически значимые различия между парами популяций ($p < 0.05$).

влияние в целом на состав ихтиофауны, обитающей в водоемах рассматриваемого региона (Черешнев, 1986). Виды, которые выживали в условиях климатической и геологической перестройки, претерпевали значительные изменения популяционно-генетической структуры. Возможно, в этот период, в результате дрейфа генов часть генетического разнообразия была утрачена. В дальнейшем, в условиях благоприятного периода для существования, оставшаяся часть носителей сохранившегося генофонда претерпела быстрый рост численности. При этом увеличилась доля особей с гаплотипами, которые стали преобладать в популяциях. Вероятно, наблюдаемый современный генофонд каждой популяции речного окуня из рек Колымского бассейна является результатом указанного демографического сценария. Нельзя также исключить, что отмеченные особенности были обусловлены рядом других процессов, поскольку климатические перестройки могли оказать существенное влияние на мутационные процессы.

Оценка и анализ генетических показателей, характеризующих исследованные популяции речного окуня

Для анализа популяционных различий и истории становления изученных локальностей необходимы данные, характеризующие их генетическую изменчивость. Были рассчитаны значения

показателей нуклеотидного и гаплотипического разнообразия речного окуня из исследованных популяций (табл. 3). Показатели генетического разнообразия этого вида из р. Ветлуга значительно превосходят рассчитанные для колымских выборок. По-видимому, уровень генетического разнообразия речного окуня из р. Ветлуга обусловлен относительной стабильностью исследованной популяции (при достаточно высокой численности) на протяжении длительного периода ее существования (Avice, 1994). Как было отмечено выше, популяции из рек Колымского бассейна обладают более низкими показателями генетической изменчивости, по сравнению с полученными для образцов из р. Ветлуга (табл. 3). Возможно, это определяется возрастом исследованных популяций окуня. Известно, что более молодые (в историческом смысле) популяции характеризуются низкими показателями генетического разнообразия (Avice, 1994). Полученные нами результаты исследования речного окуня не противоречат современным представлениям о происхождении и расселении рассматриваемого вида. В то же время обращает на себя внимание значение показателя гаплотипического разнообразия, характеризующего окуня из рек Колымского бассейна. Оно сопоставимо с отмеченным у *P. fluviatilis* из р. Ветлуга (табл. 3). Проведенный тест на нейтральность (Tajima, 1989; Fu, 1997) дал статистически достоверно отрицательные значения F_s -параметра Фута и D -параметра Таджимы для выборки речного окуня из р. Ветлуга (табл. 3). Статистика F_s -параметра Фута очень чувствительна к территориальному, географическому расширению зоны обитания популяций. Считается, что экспансия обычно приводит к большим отрицательным значениям D - и F_s -параметров (Tajima, 1989; Fu, 1997). Нельзя исключить, что отрицательные значения показателей этих параметров, отмеченных для окуня р. Ветлуга, обусловлены именно популяционной экспансией, при этом необходимо помнить и о разной скорости мутирования отдельных сайтов (Tajima, 1989; Fu, 1997).

Таблица 3. Показатели разнообразия гена *cytb* мтДНК в выборках речного окуня из рек Колымского и Волжского бассейнов

Река	<i>N</i>	<i>n</i>	<i>V</i>	$P_i \pm sd$	$\pi \pm sd$	$h \pm sd$	$F_s \pm sd$	$D \pm sd$
Буюнда	48	3	3	0.32092 ± 0.3315	0.00028 ± 0.00032	0.1215 ± 0.0632	−0.5215 ± 0.255	−1.09559 ± 0.168
Кюель-Сиен	32	2	1	0.30040 ± 0.3248	0.00026 ± 0.00032	0.3004 ± 0.1047	0.6125 ± 0.440	0.18585 ± 0.769
Колымский бассейн	80	4	4	1.10503 ± 0.7319	0.00097 ± 0.00071	0.5223 ± 0.0493	1.4830 ± 0.785	0.70745 ± 0.797
Ветлуга	42	6	8	0.84879 ± 0.6177	0.00075 ± 0.00060	0.5343 ± 0.0884	−2.0653 ± 0.045 $p < 0.05$	−1.71423 ± 0.025 $p < 0.05$

Примечание: *N* — количество особей в выборке; *n* — количество гаплотипов в выборке; *V* — число вариабельных сайтов в исследуемом участке *cytb* мтДНК; P_i — среднее число попарных различий между гаплотипами; π — нуклеотидное разнообразие; h — гаплотипическое разнообразие; *sd* — стандартное отклонение; *D* — коэффициент теста Tajima, F_s — коэффициент теста Fu, *p* — статистическая значимость различий.

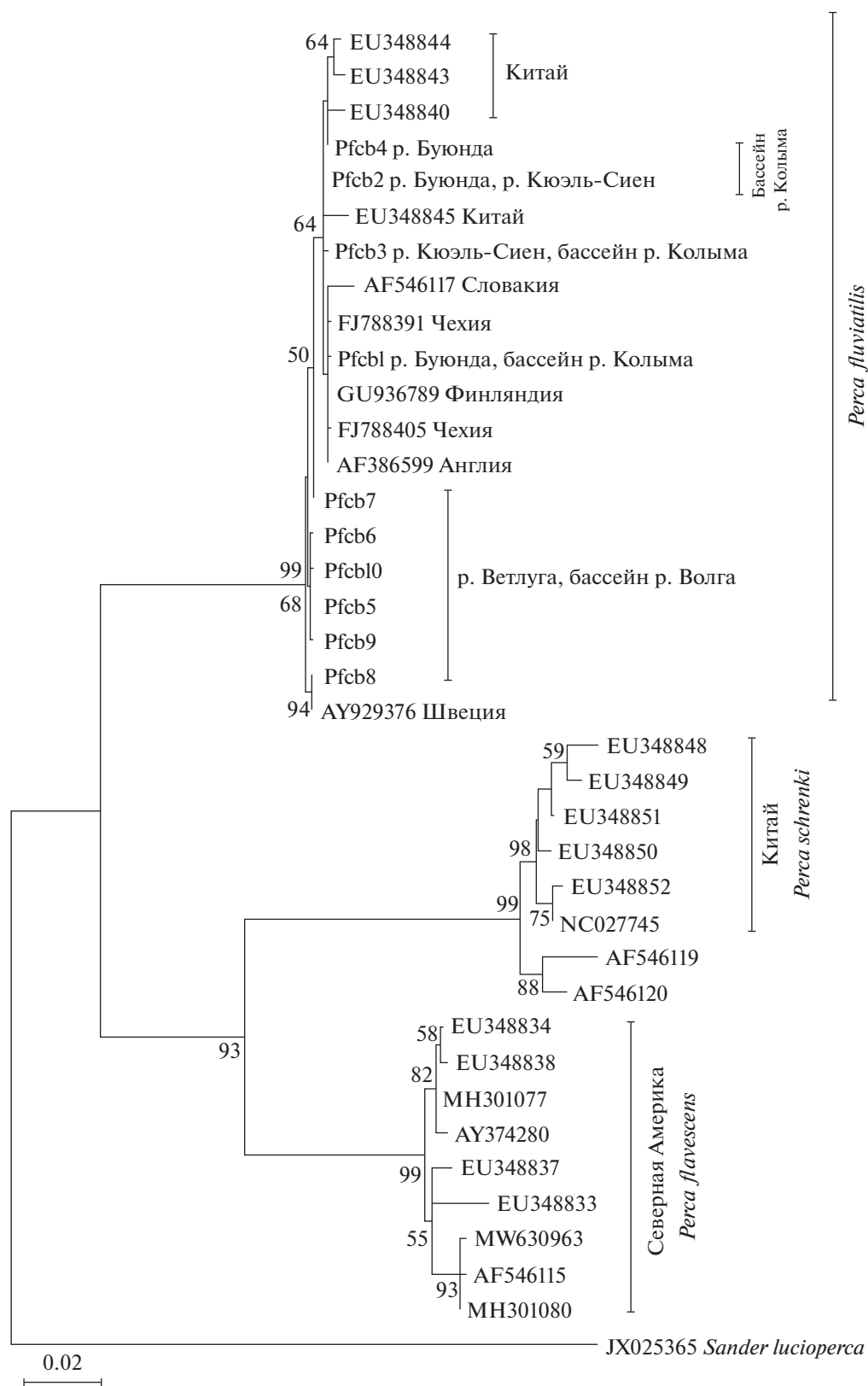


Рис. 3. NJ¹ — филогенетическое дерево нуклеотидных последовательностей гена *cytb* мтДНК речного (*P. fluviatilis*), балхашского (*P. schrenki*) и желтого окуня (*P. flavescens*) из водоемов России, Европы, Северной Америки и Китая. На ветвях приведены бутстреп-индексы в %.

¹ NJ, neighbor joining — метод ближайших соседей — алгоритм иерархической кластеризации, разработанный Наруя Сайтоу и Масатоси Нэи в 1987 г.

Оценка внутри- и межпопуляционной
дифференциации окуня

Обнаружить достоверность различий между иерархическими структурами и определить их вклад на разных уровнях групповой вариабельности позволил анализ нуклеотидных последовательностей гена *cytb* мтДНК *P. fluviatilis*. Обнаруженные нуклеотидные последовательности исследованного гена в процессе анализа были сгруппированы. В первую группу вошли гаплотипы речного окуня из водоемов Колымского бассейна, во вторую — варианты, характеризующие окуня из Волжского бассейна. В результате показано, что межгрупповая компонента достигла 55.31%. Это свидетельствует о существенном уровне дивергенции речного окуня из рек разных регионов. Обращает на себя внимание относительно высокая доля межпопуляционной изменчивости (35.18%) при низком уровне внутривидовой составляющей (9.52%). Возможно, что увеличение числа исследованных популяций речного окуня на восточном пределе ареала позволит расширить представление о внутривидовой дифференциации, истории происхождения и расселения этого вида.

Филогенетические связи гаплотипов гена
цитохрома *b* трех видов окуней

Филогенетический анализ проведен с использованием обнаруженных нами и привлеченных из GenBank нуклеотидных последовательностей гена *cytb* мтДНК трех видов окуней: речного или обыкновенного (*P. fluviatilis*), желтого или американского (*P. flavescens*) и балхашского (*P. schrenkii*) из водоемов Европы, Северной Америки и Китая (Heldstab, Katoh, 1995; Sloss et al., 2004; Yang et al., 2016). Филогенетические отношения между гаплотипами отражены в дендрограмме (рис. 3). Все анализируемые варианты исследованного гена сгруппировались в три кластера. Выделенные кластеры имеют бутстреп-поддержку более 90%. В первый объединились гаплотипы *P. fluviatilis* из популяций Северо-Востока России, Европы, Китая. Второй кластер состоит исключительно из вариантов гена *cytb* мтДНК балхашского окуня, а третий — объединяет гаплотипы желтого окуня из Америки (рис. 3). Исходя из генетической дивергенции рассматриваемых нуклеотидных последовательностей гена *cytb* мтДНК, можно не сомневаться, что они характеризуют три разных вида окуней: *P. fluviatilis*, *P. schrenkii* и *P. flavescens*. В то же время надо отметить, что все кластеры имеют сложную структуру, а в некоторых случаях субкластеры обнаруживают высокий паттерн родственных отношений (рис. 3), указывающий на достоверный уровень дивергенции гаплотипов исследованного гена. Необходимо обратить внимание на то, что варианты нуклеотидных последовательностей гена *cytb* мтДНК, характеризующие

колымские образцы речного окуня, не образуют отдельного субкластера и входят в состав первого кластера, что позволяет подвергнуть сомнению сделанный ранее (Световидов, Дорофеева, 1963; Мамилев и др., 1998) вывод о подвидовом статусе речного окуня из Колымского бассейна.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований получены данные об изменчивости нуклеотидной последовательности гена цитохрома *b* мтДНК речного окуня (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) из рек Волжского и Колымского бассейнов. Отмечено, что каждая изученная популяция характеризуется уникальным набором гаплотипов, который, по-видимому, обусловлен их историей становления. Проведена оценка генетического разнообразия речного окуня из исследованных популяций. Обнаружено, что речной окунь из рек Колымского бассейна обладает более низкими показателями генетической изменчивости, по сравнению с рассчитанными для образцов из р. Ветлуга (Волжский бассейн). Возможно, это обусловлено процессами геологических и климатических трансформаций, приведших к существенной перестройке речных систем Северо-Востока России, в том числе р. Колыма и оказавших влияние на внутривидовое разнообразие и состав ихтиофауны в целом. Между выборками окуня из рек разных регионов отмечен высокий уровень дивергенции. В то же время показано, что по генетическим параметрам речные окуни из рек одного водного бассейна так же статистически значимо различаются между собой. Анализ полученных данных с помощью тестов Фу и Таджимы (Tajima, 1989; Fu, 1997) показал отрицательные значения параметров F_s и D для окуня р. Ветлуга, что, вероятнее всего, обусловлено популяционной экспансией.

Филогенетический анализ проведен с использованием выявленных нами в процессе исследований и привлеченных из GenBank нуклеотидных последовательностей гена *cytb* мтДНК окуней: обыкновенного (*P. fluviatilis*), желтого (*P. flavescens*) и балхашского (*P. schrenkii*) из водоемов Европы, Северной Америки и Китая. Все три вида четко обособлены и имеют выраженную внутривидовую структурированность, что соответствует современным представлениям о филогенетических взаимоотношениях пресноводных окуней рода *Perca*. Филогенетический анализ показал, что колымский окунь не может претендовать на статус подвида *P. fluviatilis*. Возможно, с расширением числа исследованных популяций речного окуня на восточном пределе его ареала, появятся новые сведения о генетическом разнообразии и внутривидовой дифференциации, что позволит внести дополнения в представление об истории происхождения и расселения этого вида.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследования проведены в ходе выполнения государственного задания по теме “Фауна, систематика и экология морских и пресноводных гидробионтов Северо-Востока России”, № гос. регистрации: АААА-А17-117012710032-3 (Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранова Ю.П., Бискэ С.Ф. Северо-Восток СССР. М.: Наука, 1964. 350 с.
- Бачевская Л.Т., Переверзева В.В., Примак А.А., Агапова Г.А. Нуклеотидная изменчивость гена цитохрома *b* мтДНК сибирского чукучана *Catostomus catostomus rostratus* из рек Колымо-Индиго-Иртышской низменности // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2019. № 3. С. 109–116.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 3. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1949. С. 929–1372.
- Жигилева О.Н., Егорова А.Г., Хохлов Д.А. Особенности генетики популяций некоторых видов хищных рыб Обь-Иртышского бассейна // Пробл. популяционной биологии / Мат. XII всерос. популяционного семинара. 2017. С. 91–93.
- Жигилева О.Н., Егорова А.Г., Сарьянова А.В. Морфология и генетическая изменчивость речного окуня *Perca fluviatilis* (Percidae) речных и озерных экосистем Западной Сибири // Вестн. рыбохоз. науки. 2019. Т. 6. № 3 (23). С. 4–16.
- Кириллов Ф.Н. Рыбы Якутии. М.: Наука, 1972. 359 с.
- Кириллов А.Ф. Промысловые рыбы Якутии. М.: Научный мир, 2002. 194 с.
- Козырева А.А., Злотина А.М., Головкин А.С. и др. Конструирование праймеров для ПЦР в программе Primer-BLAST // Трансляц. медицина. 2021. Т. 8 (3). С. 37–52.
- Лебедев В.Д. Остатки окуня *Perca fluviatilis* L. в четвертичных отложениях северо-востока Сибири // Вопр. ихтиол. 1960. Вып. 14. С. 63–65.
- Мамилов Н.Ш., Митрофанов И.В., Кириллов А.Ф. Морфологическая и генетическая дивергенция обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* L. (Perciformes; Perciformes) из реки Колымы // Вестн. КазГУ. Сер. биол. 1998. № 5. С. 57–64.
- Новиков А.С. Рыбы реки Колымы. М.: Наука, 1966. 135 с.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Соколов Л.И. и др. Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука, 2002. Т. 2. 253 с.
- Романов В.И. Рыбы России в системе мировой ихтиофауны. Томск: Дельтаплан, 2010. 276 с.
- Световидов А.Н., Дорофеева Е.А. Систематические отношения, происхождение и история расселения европейско-азиатских и североамериканских окуней и судаков (роды *Perca*, *Lucioperca* и *Stizostedion*) // Вопр. ихтиол. 1963. Вып. 4. С. 625–651.
- Черешнев И.А. Происхождение пресноводной ихтиофауны районов Берингии // Биогеография Берингийского сектора Субарктики. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 122–145.
- Черешнев И.А. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1998. 130 с.
- Черешнев И.А. Пресноводные рыбы Чукотки. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2008. 324 с.
- Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б. Определитель пресноводных рыб Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2001. 197 с.
- Шедько С.В. Обзор пресноводной ихтиофауны // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 118–134.
- Avise J.C. Molecular markers, natural history and evolution. N. Y.; L.: Chapman and Hall, 1994. 511 p.
- Behrmann-Godel J., Gerlach G. First evidence for postzygotic reproductive isolation between two populations of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) within Lake Constance // Front. Zool. 2008. V. 5 (3). P. 1–7.
- Bergek S., Björklund M. Cryptic barriers to dispersal within a lake allow genetic differentiation of Eurasian perch // Evolution. 2007. V. 61 (8). P. 2035–2041.
- Bergek S., Björklund M. Genetic and morphological divergence reveals local subdivision of perch (*Perca fluviatilis* L.) // Biol. J. Linn. Soc. Lond. 2009. V. 96. P. 746–758.
- Bergek S., Sundblad G., Björklund M. Population differentiation in perch *Perca fluviatilis*: environmental effects on gene flow // Fish Biol. 2010. V. 76. P. 1159–1172.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin ver. 3.0: an integrated software package for population genetics data analysis // Evol. Bioinform. Online. 2005. V. 1. P. 47–50.
- Faulks L., Svanbäck R., Eklöv P., Östman Ö. Genetic and morphological divergence along the littoral-pelagic axis in two common and sympatric fishes: perch, *Perca fluviatilis* (Percidae) and roach, *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) // Biol. J. Linn. Soc. Lond. 2015. V. 114 (4). P. 929–940.
- Fokina O., Grauda D., Rashal I. Genetic diversity of two perch *Perca fluviatilis* populations of the Latgale region // Environ. Technol. Res. 2015. V. 11. P. 96–98.
- Fu Y.X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection // Genetics. 1997. V. 147. P. 915–925.
- Fu Y., Li W. Statistic test of neutrality of mutations // Genetics. 1993. V. 133. P. 693–709.
- Gerlach G., Scharadt U., Eckmann R., Meyer A. Kin-structured subpopulations in Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) // Heredity. 2001. V. 86 (2). P. 213–221.

- Gharibkhani M. The genetic structure and phylogenetics of pikeperch (*Sander lucioperca*) Anzali and Amirkolaye wetlands and perch (*Perca fluviatilis*) populations in Aras Dam and south-west of the Caspian Sea: PhD Thesis. Islamic Azad University, Science and Research Branch, Tehran. 2009. 195 p.
- Gyllensten U., Ryman N., Stahl G. Monomorphism of allozymes in perch (*Perca fluviatilis* L.) // *Hereditas*. 1985. V. 102. P. 57–61.
- Heldstab H., Katoh M. Low genetic variation in perch (*Perca fluviatilis* L.) from three major European drainage systems in Switzerland // *Aqua. Sci.* 1995. V. 57 (1). P. 14–19.
- Kohlmann K., Louati M., Kersten P. et al. Detection of two major cytochrome *b* lineages in pike-perch, *Sander lucioperca*, and first data on their distribution in European populations // *Environ. Biotechnol.* 2013. № 9. P. 1–5.
- Miller S., Underwood T., Spearman W.J. Genetic assessment of inconnu (*Stenodus leucichthys*) from the Selawik and Kobuk rivers, Alaska, using PCR and RFLP analyses // *Alaska Fish. Techn. Rep.* 1998. № 48. P. 1–13.
- Nesbo C., Fossheim T., Vollestad L., Jakobsen K. Genetic divergence and phylogeographic relationships among European perch (*Perca fluviatilis*) populations reflect glacial refugia and postglacial colonization // *Mol. Ecol.* 1999. V. 8. P. 1387–1404.
- Nesbo C., Mohammed O., Jakobsen K. Genetic differentiation among stationary and anadromous perch (*Perca fluviatilis*) in the Baltic Sea // *Hereditas*. 1998. V. 129. P. 241–249.
- Sloss B.L., Billington N., Burr B.M. A molecular phylogeny of the Percidae (Teleostei, Perciformes) based on mitochondrial DNA sequence // *J. Mol. Phylogen. Evol.* 2004. V. 32 (2). P. 545–562.
- Sruoga A., Rashal I., Butkauskas D., Ložys L. Variety of mtDNA haplotypes in the populations of the European perch (*Perca fluviatilis*) of the Curonian Lagoon, the coastal zone of the Baltic Sea and the Gulf of Rīga // *Proc. Latvian Acad. Sci.* 2007. V. 61 (3–4). P. 20–30.
- Stepien C.A., Behrmann-Godel J., Bernatchez L. Population genetics, and ecological and genomic adaptations of perch (*Perca*) // *Biology of Perch* / Eds P. Couture, G. Pyle. Boca Raton: CRC Press, 2015. P. 7–46.
- Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // *Gen. Soc. Am.* 1989. V. 123. P. 585–595.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 // *Mol. Bio. Evol.* 2013. V. 30 (12). P. 2725–2729.
- Zhigileva O.N., Egorova A.G. The genetic variability and phenotypic diversity in populations of the Eurasian perch, *Perca fluviatilis* (Actinopterygii, Percidae) // *Acta Biol. Sibirica*. 2022. V. 8. P. 237–252.
- Yang X.X., Wang C.H., Wang J. et al. Isolation and characterization of 12 polymorphic microsatellite loci in Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) // *Conser. Gen. Res.* 2009. V. 1. P. 229–231.
- Yang R., Ma Z., Beliczky G., Havasi M., Bercsenyi M. The complete mitochondrial genome of perch *Perca fluviatilis* (Perciformes: Percidae) // *Mitochondrial DNA A DNA Mapp Seq. Anal.* 2016. V. 27 (3). P. 1953–1954.

Genetic Diversity of the European Perch (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) from Some Rivers of Russia

L. T. Bachevskaya^a, V. V. Pereverzeva^a, *, G. A. Agapova^a, and A. A. Primak^a

^aInstitute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia

*e-mail: vvpereverzeva@mail.ru

Data on the nucleotide sequence variability of the mtDNA cytochrome *b* gene of the European perch (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) from the rivers of the Volga and the Kolyma basins were obtained. An assessment of the genetic diversity of the European perch from the studied populations was carried out. A high level of divergence was noted between the perch samples from the rivers of different regions. At the same time, it was shown that, according to the genetic parameters, the samples of the European perch from the rivers of the same water basin had statistically significant differences. Phylogenetic analysis based on the found haplotypes of the mtDNA cytochrome *b* gene led to the conclusion that the Kolyma perch cannot claim the status of a subspecies of *P. fluviatilis*.

Keywords: mtDNA cytochrome *b* gene polymorphism (*cytb*), genetic diversity of European perch (*Perca fluviatilis*), intraspecific divergence