

© В. И. Тетерина,
Л. В. Суханова,
С. В. Кирильчик

Лимнологический институт
Сибирского отделения
Российской академии наук,
Иркутск

✳ На основе микросателлитного анализа проведена оценка внутривидового генетического полиморфизма одного из эндемичных видов рыб оз. Байкал — большой голомянки (*Comephorus baicalensis* Pallas, 1776). Проведен сравнительный анализ результатов с полученными ранее для малой голомянки (*C. dybowskii* Korotneff, 1905). Использовали шесть микросателлитных локусов, разработанных для европейского подкаменщика — *Cottus gobio*. Протестированы выборки большой голомянки из трех котловин Байкала (южной, средней, северной). Средние значения индексов F_{ST} и R_{ST} между выборками не превышали 0,02, что указывает на слабую внутривидовую генетическую подразделенность. В сравнении с малой голомянкой у большой наблюдалось меньшее аллельное разнообразие, больший дефицит гетерозигот и преобладание низкомолекулярных аллелей. Значения генетической дифференциации по всем локусам между совокупными выборками малой и большой голомянок составили $F_{ST} = 0,138$ и $R_{ST} = 0,244$. Анализ полиморфизма микросателлитной ДНК большой и малой голомянок показал, что оба вида представлены едиными популяциями. Фактором, способствующим панмиксии голомянок, возможно, является пассивный перенос молоди и взрослых особей водными течениями.

✳ **Ключевые слова:** полиморфизм, микросателлитная ДНК, генетика популяций, *Comephorus*, озеро Байкал

ПОЛИМОРФИЗМ МИКРОСАТЕЛЛИТНОЙ ДНК ЭНДЕМИЧНОГО РОДА РЫБ ОЗ. БАЙКАЛ — ГОЛОМЯНОК (*COMEPHORUS LACEPEDE*, 1801)

Байкальские рогатковидные рыбы представляют немалый интерес для эволюционных исследований, как пример симпатрического видообразования. Наиболее удачным объектом для таких исследований на сегодняшний день являются голомянки (*Comephorus*) — эндемичный для Байкала род рогатковидных рыб, представленный двумя видами большой *C. baicalensis* и малой *C. dybowskii* голомянками. Во-первых, в отличие от других родов байкальских рогатковидных, состоящих зачастую из комплекса переходящих друг в друга форм, голомянки представлены двумя видами, удовлетворяющими как биологическому, так и морфологическому критериям, что исключает возможность сомнительной идентификации изучаемых объектов. Во-вторых, среда обитания голомянок — пелагиаль изучена значительно лучше, чем бенталь озера, что существенно облегчает интерпретацию влияния факторов среды на процессы, происходящие в популяциях.

Голомянки — самые многочисленные рыбы Байкала, их биомасса оценивается в 135–185 тыс. т, что составляет до 60 % общей биомассы комплекса байкальских рыб [9]. В связи с пелагическим образом жизни голомянки распространены практически во всей водной толще Байкала, за исключением прибрежной зоны. Большая голомянка в основном приурочена лишь к толще воды открытых пространств Байкала, в то время как малая голомянка встречается не только в абсолютно открытых районах озера, но заходит даже в большие, хорошо аэрируемые заливы [10]. Это единственные представители ихтиофауны Байкала, полностью перешедшие к жизни в пелагиале озера, что определило их специфический способ размножения, включающий внутреннее оплодотворение и живорождение. Голомянки — вторичнопелагические виды, произошедшие от беспузырных донных форм. Повышение плавучести было достигнуто за счет редукции костей, развития плавников и накопления жира (до 43 % от массы тела у *C. baicalensis*). Тем не менее, плавание голомянок, особенно большой, в значительной мере пассивное, поэтому перемещение ее стаяк в горизонтальном направлении зависит от ветровых и дрейфовых течений в Байкале [9,10]. Происхождение и филогенетические связи голомянок еще не до конца изучены, но очевидно, что эволюция и дивергенция голомянок полностью проходила в Байкале в условиях конкурентных пищевых отношений и коэволюции хищника (большая голомянка) и жертвы (малая голомянка). Основу рациона взрослых особей малой голомянки составляет пелагическая амфипода — макрогектопус, большой голомянки — макрогектопус и молодь голомянки [2–4].

Несмотря на то, что голомянки являются одними из наиболее изученных видов эндемичного комплекса Байкала, до сих пор нет единого мнения об их популяционной структурированности. Исследования, проведенные с использованием комплекса морфометрических признаков, не дали конкретного ответа на вопрос о подразделенности на популяции данных видов или ее отсутствии [1, 5, 9]. Можно предположить, что возможность скрещивания голомянок в пределах озера может быть в определенной степени ограничена за счет его значительной протяженности (более 600 км) и деления подводной части Байкальской впадины высокими поднятиями дна на три глубоководные котловины. Наличие перемычек с отметками глубин 350–400 м ведет к тому, что воды ниже этих глубин почти не участвуют в прямом межкотловинном водообмене [12]. Так как голомянки не совершают активных горизонтальных миграций [9] и встречаются на всех глубинах озера, можно предположить, что между группами рыб, обитающих в разных котловинах, существует определенная степень генетической изоляции. Однако вымет личинок, а также

Таблица 1

Характеристика микросателлитных локусов, использованных в популяционном исследовании большой голомянки

Локусы	Повторяющийся элемент	Температура отжига, °С	Количество исследованных особей			Количество аллелей	Размер аллели, пн
			Южный Байкал	Средний Байкал	Северный Байкал		
Cgo56MENU	(GT) ₂₀	62	25	27	26	12	96–118
Cgo1016PBVE	(GT) ₂ (GC) ₃ (GT) ₂	61	27	28	28	5	75–83
	GCGTGC(GT) ₈						
Cgo1033PBVE	(CA) ₁₆	56	17	11	14	12	67–89
Cgo1114PBVE	(GT) ₇ TT(GT) ₉	56	27	26	25	6	78–88
Cgo05ZIM	(GT) ₁₄	49	25	25	24	12	88–112
Cgo33ZIM	(CA) ₉ CC(CA) ₇	49	27	27	26	7	80–92
Cgo42ZIM	(CA) ₂₃	49	24	28	25	9	94–110

рост молоди проходят в верхнем 250-метровом слое [8], т. е. зоне активного действия ветровых и дрейфовых течений [12]. Возможно, пассивные миграции именно этих групп особей могут определять скорость межкотловинного потока генов и способствовать панмиксии голомянок. Характер и распределение генетического внутривидового полиморфизма голомянок могут раскрыть молекулярно-генетические исследования. Для исследования генетической вариабельности и потока генов между группами особей даже в случае высокого уровня панмиксии необходим быстроэволюционирующий элемент генома, такой как микросателлитная ДНК [17, 21].

Ранее был исследован внутривидовой полиморфизм микросателлитных локусов малой голомянки [11]. Результаты анализа не выявили убедительных доказательств внутривидовой генетической подразделенности.

Цель настоящей работы — исследование полиморфизма микросателлитных локусов большой голомянки, сравнительный анализ результатов, полученных для обоих видов рода с привлечением данных по их численности, распространению и биологии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор образцов большой голомянки производился из трех котловин Байкала — южной, средней и северной. Материалом для исследования служила ДНК большой голомянки, выделенная из мышц методом экстракции фенолом и хлороформом.

Для оценки генетического полиморфизма большой голомянки использовались семь микросателлитных локусов, предложенных для европейского подкаменщика *Cottus gobio* [16] и апробированных ранее для анализа популяционной структуры малой голомянки [11]. Температура отжига праймеров соответствовала предложенной в [16].

Разделение по длине меченых ³²P фрагментов микросателлитной ДНК проводилось с помощью 6 % денатурирующего полиакриламидного гель-электрофореза. Картины, полученную в результате электрофореза, визуализировали на рентгеновской пленке. В случаях, когда радиоактивная метка не использовалась, гель окрашивали серебром [18]. Для определения размеров микросателлитных фрагментов использовался маркер молекулярного веса с шагом 25 пн фирмы «Promega», а также набор фрагментов для определения нуклеотидной последовательности ДНК фага M13mp18.

Оценку соответствия характера распределения частот генотипов равновесию Харди-Вайнберга проводили с помощью точного теста, предложенного Guo и Thomson [19]. Присутствие «нулевых» аллелей проверяли с помощью программы Micro-Checker [28] с использованием метода Brookfield [14]. Наблюдаемую (H_o) и ожидаемую (H_e) гетерозиготности и частоты аллелей рассчитывали в программе POPGENE ver. 1.32 [31]. Значения F_{ST} и R_{ST} , отражающие степень подразделенности видов, подсчитывали с помощью программы ARLEQUIN ver. 2.000 [25]. Наличие или отсутствие стадии «бутылочного горлышка» определяли по стандартным алгоритмам в программе BOTTLENECK ver. 1.2.02 [15].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По локусу *Cgo1033PBVE* не удалось получить ПЦР-продукта более чем для половины анализируемых образцов, поэтому этот локус был исключен из данного анализа. Каждый из шести оставшихся локусов был протестирован на 74–83 особях большой голомянки, собранных из трех котловин Байкала. Список использованных локусов, размеры полученных ПЦР продуктов и число аллелей приведены в таблице 1.

Таблица 2

Генетическая вариабельность трех выборок большой голомянки по шести микросателлитным локусам (H_o — наблюдаемая гетерозиготность, H_e — ожидаемая гетерозиготность)

Место сбора	Cgo56MENU		Cgo1016PBBE		Cgo1114PBBE		Cgo05ZIM		Cgo33ZIM		Cgo42ZIM	
	H_o	H_e	H_o	H_e	H_o	H_e	H_o	H_e	H_o	H_e	H_o	H_e
Южный Байкал	0,320	0,885	0,296	0,509	0,148	0,419	0,600	0,833	0,296	0,837	0,458	0,834
Средний Байкал	0,593	0,899	0,179	0,523	0,077	0,425	0,600	0,869	0,407	0,750	0,500	0,821
Северный Байкал	0,385	0,863	0,357	0,618	0,200	0,638	0,458	0,874	0,346	0,696	0,320	0,699
Всего	0,436	0,869	0,277	0,535	0,141	0,482	0,554	0,854	0,350	0,753	0,429	0,789

Таблица 3

Частоты неамплифицирующихся «нулевых аллелей» в исследованных выборках большой голомянки

Локус	Южный Байкал	Средний Байкал	Северный Байкал
Cgo56MENU	0,2848	0,1463	0,2491
Cgo1016PBBE	0,1354	0,2089	0,1457
Cgo1114PBBE	0,1684	0,2206	0,2511
Cgo05ZIM	0,1123	0,1301	0,2109
Cgo33ZIM	0,2756	0,1739	0,1860
Cgo42ZIM	0,1853	0,1597	0,2154

По всем исследуемым локусам и выборкам большой голомянки наблюдается значительный дефицит наблюдаемых гетерозиготных генотипов (табл. 2). В разных выборках большой голомянки по разным локусам значения H_o варьировали от 0,077 (Cgo1114PBBE) до 0,600 (Cgo05ZIM), а H_e от 0,419 (Cgo1114PBBE) до 0,899 (Cgo56MENU). Во всех исследованных выборках с использованием χ^2 -критерия по всем локусам с высокой достоверностью выявлены отклонения наблюдаемых частот генотипов от теоретически ожидаемых при равновесии Харди-Вайнберга. Причиной этого может быть присутствие неамплифицирующихся «нулевых» аллелей. Наличие «нулевых» аллелей показано с помощью программы Micro-Checker, т. к. дефицит гетерозигот наблюдался во всех размерных классах аллелей всех локусов. Частоты «нулевых» аллелей представлены в табл. 3. Присутствие «нулевых» аллелей может быть объяснено тем, что все локусы были разработаны для европейского подкаменщика. Менее вероятной, по нашему мнению, причиной дефицита гетерозигот может быть инбридинг за счет низкой численности самцов. Исследователями разных лет были получены неоднозначные оценки численного соотношения самцов и самок голомянок. Различия связаны с глубиной облова и использованными орудиями лова, т. к. большая часть массы самцов обоих видов голомянок обитает в более глубоких слоях пелагиали, чем самки [7, 8]. Талиев Д. Н. [10] дает наименьшее значение доли самцов большой голомянки — 2,9–3,8 % от общей численности. В других исследованиях количество самцов в уловах больше: 7–14 % (причем, при срав-

нении одноразмерных самок и самцов большой голомянки их соотношение близко к 1: 1) [6]; 16,7 % [9]; 30,3 % [8], до 20 % [7]. Таким образом, на данный момент без знания соотношения полов и характера скрещивания, невозможно с уверенностью говорить о степени влияния инбридинга на внутривидовой полиморфизм.

На рис. 1 показано распределение частот аллелей большой голомянки в трех исследованных выборках. Всего в выборках большой голомянки по шести локусам выявлен 51 аллель, число аллелей в выборке с южного Байкала составило 39, со среднего — 44, с северного — 42. Явных различий в распределении аллелей между разными выборками обнаружено не было.

Использование программы BOTTLENECK позволяет проследить изменения размера популяции в ходе эволюции вида по изменению распределения частот аллелей в популяции. При прохождении популяции через стадию «бутылочного горлышка» (резкое сокращение численности) будет наблюдаться меньше аллелей с низкой частотой встречаемости, чем со средней [20]. В данном случае наблюдалось L-образное распределение частот аллелей в трех выборках большой голомянки, что говорит об отсутствии стадии «бутылочного горлышка» (рис. 2).

В табл. 4 показаны значения критериев F_{ST} и R_{ST} , рассчитанные по каждому локусу отдельно и по совокупности локусов между парами выборок. Показатели, соответствующие согласно классификации Райта умеренной генетической подразделенности (значения F_{ST} и R_{ST} в пределах от 0,05 до 0,15) [30], получены по ряду пар выборок для локусов Cgo05ZIM ($R_{ST} = 0,052$, Южный Байкал —

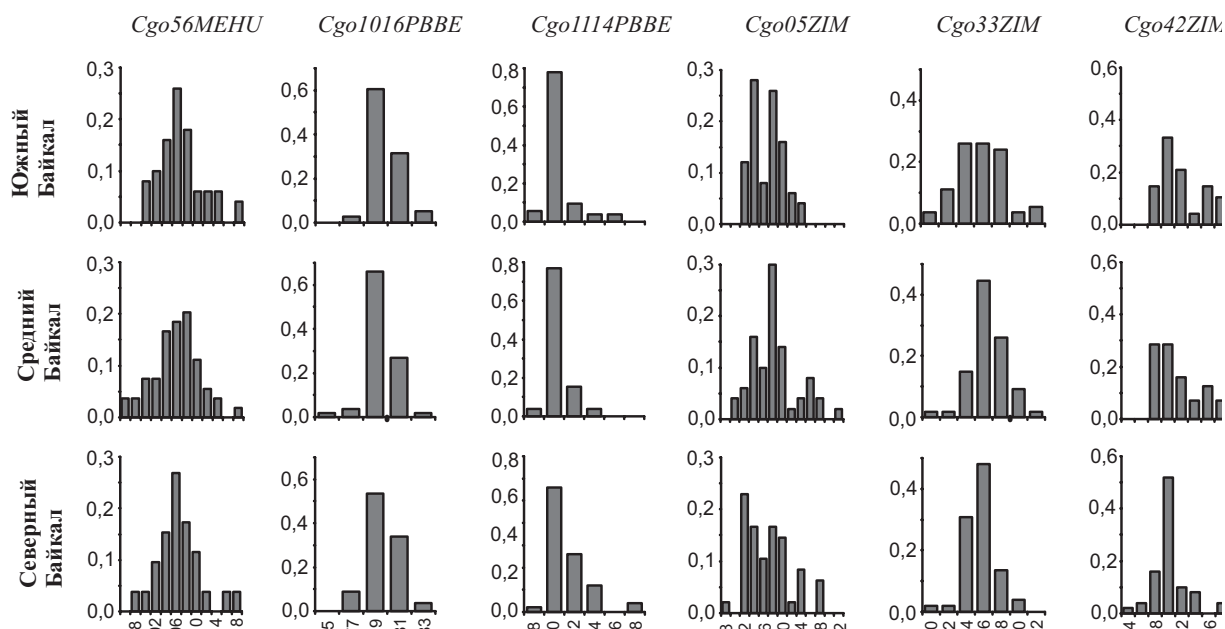


Рис. 1. Диаграммы распределения частот аллелей в исследованных выборках большой голомянки. По осям абсцисс — длина аллелей; по осям ординат — частота встречаемости в долях

Таблица 4

Матрица генетических расстояний между выборками (над диагональю — значения R_{ST} , под диагональю — F_{ST}); в скобках указан уровень значимости P (нулевая гипотеза — отсутствие подразделенности), полученный на основе 10 100 пермутаций. Расчет среднего значения производился по совокупности локусов

Локус	Место сбора	Южный Байкал	Средний Байкал	Северный Байкал
Cgo56MEHU	Южный Байкал	—	-0,005 (0,5316)	-0,020 (0,9702)
	Средний Байкал	-0,012 (0,9828)	—	-0,007 (0,5220)
	Северный Байкал	-0,013 (0,9905)	-0,010 (0,9660)	—
Cgo1016PBVE	Южный Байкал	—	0,006 (0,3109)	-0,016 (0,6977)
	Средний Байкал	-0,016 (0,9535)	—	-0,009 (0,4505)
	Северный Байкал	0,001 (0,4121)	0,004 (0,3750)	—
Cgo1114PBVE	Южный Байкал	—	-0,018 (0,9130)	0,083 (0,0869)
	Средний Байкал	-0,012 (0,9125)	—	0,118 (0,0423)
	Северный Байкал	0,064 (0,0571)	0,042 (0,1477)	—
Cgo05ZIM	Южный Байкал	—	0,052 (0,1155)	-0,019 (0,8297)
	Средний Байкал	-0,001 (0,6180)	—	0,019 (0,2631)
	Северный Байкал	0,005 (0,4988)	0,013 (0,3142)	—
Cgo33ZIM	Южный Байкал	—	0,025 (0,2612)	-0,017 (0,8003)
	Средний Байкал	0,021 (0,2289)	—	0,078 (0,0460)
	Северный Байкал	0,031 (0,1502)	0,014 (0,2985)	—
Cgo42ZIM	Южный Байкал	—	0,014 (0,3621)	0,086 (0,0946)
	Средний Байкал	-0,003 (0,6939)	—	0,006 (0,4120)
	Северный Байкал	0,029 (0,1323)	0,042 (0,0545)	—
Среднее	Южный Байкал	—	0,016 (0,3217)	0,013 (0,3821)
	Средний Байкал	-0,004 (0,9425)	—	0,016 (0,3124)
	Северный Байкал	0,019 (0,1238)	0,015 (0,2042)	—

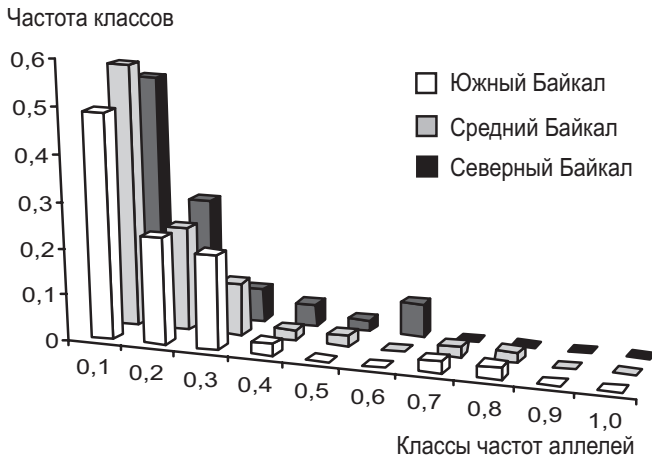


Рис. 2. Распределение частот аллелей в трех выборках большой голомянки

Средний Байкал), *Cgo33ZIM* ($R_{ST} = 0,078$, Средний Байкал — Северный Байкал), *Cgo42ZIM* ($R_{ST} = 0,086$, Южный Байкал — Северный Байкал) и *Cgo114PBVE* ($F_{ST} = 0,064$, $R_{ST} = 0,083$, Южный Байкал и Северный Байкал и $R_{ST} = 0,118$, Средний Байкал — Северный Байкал). Только по одному локусу *Cgo114PBVE* в случае сравнения выборок с Южного и Северного Байкала высокие величины получены не только в случае R_{ST} , но и F_{ST} . По локусам *Cgo05ZIM*, *Cgo33ZIM* и *Cgo42ZIM* значения F_{ST} не отражают степень генетической изоляции, выявленную по R_{ST} -критерию, — соответствующие расстояния F_{ST} невелики.

Данные, полученные по локусам *Cgo56MEHU* и *Cgo1016PBVE*, показывают маленькую генетическую подразделенность между выборками, либо незначительно отличаются от нуля ($P > 0,95$) или отрицательны. Следует отметить, что полученные значения смещены в связи с недостатком гетерозигот. Однако, расчет критерия F_{ST} по скорректированным частотам, с учетом присутствия нулевых аллелей (программа Micro-Checker), показал незначительные отличия от полученных результатов (данные не приводятся). По совокупности всех локусов значения F_{ST} и R_{ST} не превышают 0,02, что согласно Райту указывает на слабую внутривидовую генетическую подразделенность. В тоже время Райт подчеркивает, что значения F_{ST} среди субпопуляций, равные 0,05 или даже меньшие, не обязательно означают абсолютное отсутствие дифференциации. В аналогичных микросателлитных исследованиях популяционной структуры цихлидовых видов рыб, населяющих пелагиаль озера Малави в Африке, подобной степени величины F_{ST} и R_{ST} в ряде случаев получены на внутривидовом [23] и даже на межвидовом уровне [26, 29]. Однако большой разброс в результатах, полученных нами по разным локусам, не дает возможности с уверенностью ответить на вопрос о внутривидовой структуре большой голомянки и

требует привлечения в исследование других маркеров генетической подразделенности.

Результаты настоящего исследования мы сравнили с полученными нами ранее данными по генетическому внутривидовому полиморфизму малой голомянки [11]. Оценивались объединенные выборки малой голомянки (82–90 особей по разным локусам) и большой голомянки (74–83 особей). У большой голомянки по четырем локусам (*Cgo1016PBVE*, *Cgo05ZIM*, *Cgo33ZIM*, *Cgo42ZIM*) из шести наблюдалось меньшее количество аллелей, чем у малой. В совокупности по всем локусам у малой голомянки обнаружено 57 аллелей, у большой 51. Как наблюдаемая, так и ожидаемая гетерозиготности у большой голомянки были ниже, чем у малой. Меньшее аллельное разнообразие и больший дефицит гетерозигот большой голомянки может быть следствием меньшего по сравнению с малой голомянкой эффективного размера популяции и /или меньшего эволюционного возраста.

У малой голомянки средние значения F_{ST} в совокупности по всем локусам были равны или незначительно отличались от нуля, а R_{ST} были ниже нуля. У большой голомянки эти показатели находятся в пределах 0,013–0,019, за исключением F_{ST} в случае пары выборок с южного и среднего районов Байкала (–0,004). Различия в степени генетической гетерогенности между двумя видами голомянок могут быть следствием меньшей подвижности большой голомянки и /или обитания на большей глубине по сравнению с малой голомянкой. В результате этого, генетический поток между особями большой голомянки, обитающими в разных котловинах озера, вероятно, менее интенсивен, чем между представителями второго вида.

В таблице 5 приведены индексы F_{ST} и R_{ST} между совокупными выборками малой и большой голомянок. В случае F_{ST} согласно классификации Райта [30] значительная генетическая подразделенность ($F_{ST} > 0,15$) наблюдалась для локусов *Cgo1016PBVE* ($F_{ST} = 0,235$) и *Cgo114PBVE* ($F_{ST} = 0,418$). Коэффициент R_{ST} показывал значительную дифференциацию по всем локусам кроме *Cgo05ZIM*. Общие значения по всем локусам ($F_{ST} = 0,138$, $R_{ST} = 0,244$, $P=0,0000$) соответствуют значительной генетической подразделенности [30] и согласуются с уровнем данных критериев, встречающихся в литературе по другим комплексам близких друг другу пелагических рыб [24, 26]. Следует отметить, что некоторые локусы могут оказаться малоприменимыми для исследования различий на межвидовом уровне, т. к. из-за высокой скорости мутирования микросателлитные аллели одинакового размера могут образовываться в результате конвергенции от разного числа прямых и обратных мутационных событий (гомоплазия размера или насыщение). В частности, такое явление свойственно локусам с большим количеством аллелей. В результате этого при интерпретации данных по высокополиморфным микросателлитам можно недооценить степень дивергенции изучаемых таксонов [22]. В случае голомянок, наиболее низкие

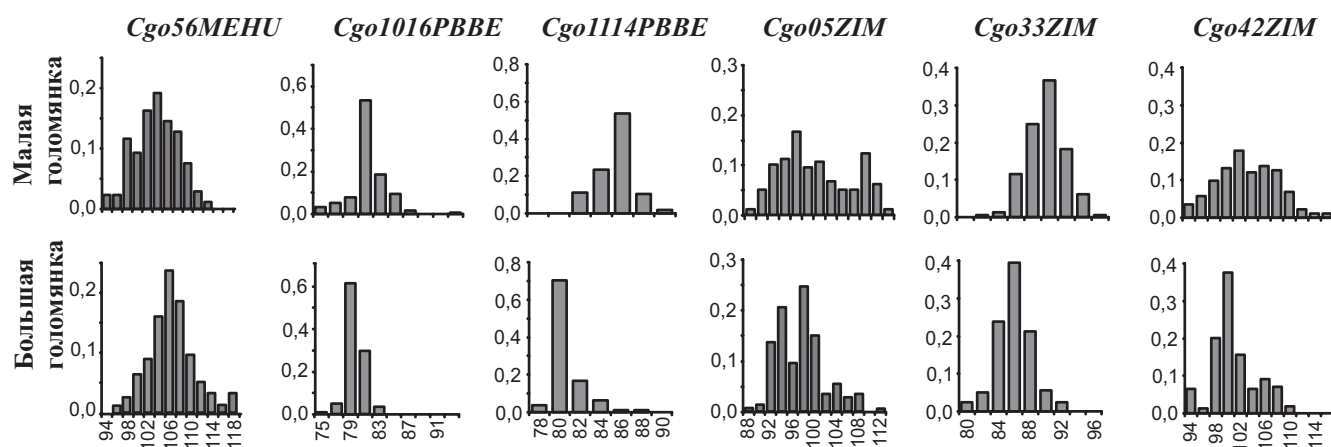


Рис. 3. Диаграммы распределения частот аллелей малой и большой голомянок. По осям абсцисс — длина аллелей; по осям ординат — частота встречаемости в долях

Таблица 5

Индексы генетической дифференциации между совокупными выборками малой и большой голомянок (в скобках указан уровень значимости P (нулевая гипотеза — отсутствие подразделенности), полученный на основе 10 100 пермутаций).

Локус	F_{ST}	R_{ST}
Cgo56MENU	0,011 (0,0360)	0,152 (0,0000)
Cgo1016PBVE	0,235 (0,0000)	0,279 (0,0000)
Cgo1114PBVE	0,418 (0,0000)	0,793 (0,0000)
Cgo05ZIM	0,024 (0,0005)	0,056 (0,0082)
Cgo33ZIM	0,044 (0,0009)	0,185 (0,0000)
Cgo42ZIM	0,069 (0,0000)	0,313 (0,0000)
Всего	0,138 (0,0000)	0,244 (0,0000)

индексы внутривидовой генетической дифференциации F_{ST} и R_{ST} получены по локусам *Cgo56MENU* и *Cgo05ZIM* (табл. 5), которые показывали высокий полиморфизм (рис. 3). Косвенным показателем влияния эффекта насыщения на высокополиморфные локусы голомянок являются данные, полученные при исследовании популяционной структуры каменной широколобки — прибрежного вида рогатковидных рыб Байкала (неопубликованные данные). Размер популяций этого вида значительно меньше, чем у голомянок. При этом, высоко полиморфные локусы микросателлитов показали определенную генетическую подразделенность вида. И напротив — некоторые локусы, умеренно полиморфные для голомянок, оказались абсолютно инвариантными для вида каменной широколобки в целом.

На рисунке 3 представлено распределение частот аллельных вариантов малой и большой голомянок. По локусам *Cgo1016PBVE*, *Cgo1114PBVE*, *Cgo33ZIM* и *Cgo42ZIM* у большой голомянки преобладают низкомолекулярные аллели. Существует гипотеза, согласно которой мутационный процесс, ведущий к появлению новых аллелей микросателлитов, сдвинут в сторону увеличения

длины аллеля [27]. Амос с соавторами [13] предположили, что скорость эволюции микросателлитов связана с генетическим разнообразием популяции, т. к. мутации чаще возникают у особей, у которых различия в размере аллелей микросателлита больше. Доля гетерозиготных особей и, соответственно, вероятность мутаций выше в больших по размеру популяциях. Поэтому, в сравнении с большой голомянкой, причиной преобладания высокомолекулярных аллелей у малой голомянки может быть большая скорость эволюции микросателлитной ДНК у данного вида вследствие ее большего эффективного размера популяции.

Таким образом, анализ полиморфизма микросателлитной ДНК большой и малой голомянок показал, что оба вида представлены единими популяциями. Фактором, способствующим панмиксии голомянок, возможно, является пассивный перенос молоди и взрослых особей водными течениями. По сравнению с малой голомянкой, у большой наблюдалось меньшее аллельное разнообразие, больший дефицит гетерозигот и преобладание низкомолекулярных аллелей, вероятно, вследствие меньшего эффективного размера популяции большой голомянки.

Данная работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 01-04-48939, № 05-04-49003).

Литература

1. Аношко П. Н. Морфологическая изменчивость и дифференциация малой голомянки *Comephorus dybowskii Korotneff (Cottoidei, Comephoridae)* в озере Байкал / П. Н. Аношко // Сиб. экологич. журн. — 1998. — № 5. — С. 453–458.
2. Аношко П. Н. Изменение признаков внешней морфологии и трофического статуса у голомянок *Comephorus dybowskii Korotneff* и *C. baicalensis* (Pallas) (*Cottoidei, Comephoridae*) оз. Байкал в процессе роста / П. Н. Аношко, Е. В. Дзюба, Н. Г. Мельник // Мат-лы рабочего совещ. молодых ученых Иркутск. НЦ СО РАН. «Междисциплинарные исследования в Байкальском регионе». — Иркутск: Ин-т географии СО РАН, 2001. — С. 5–10.
3. Волерман И. Б. Характер питания и использования кормовой базы голомянками Байкала / И. Б. Волерман // Динамика продуцирования рыб Байкала: коллективн. монография. — Новосибирск: Наука, 1983 — С. 63–66.
4. Дзюба Е. В. Исследование пищевых стратегий пелагических рыб Байкала: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е. В. Дзюба. — Борок: ИБВВ РАН, 2004. — 24 с.
5. Коряков Е. А. Биология, ресурсы и хозяйственное значение голомянок / Е. А. Коряков // Исследования по ихтиофауне Байкала: тр. Лимнол. ин-та СО АН СССР. — М.-Л., 1964. — Т. 2. — С. 3–75.
6. Коряков Е. А. Пелагические бычковые Байкала / Е. А. Коряков. — М.: Наука. — 1972. — 155 с.
7. Мамонтов А. М. Динамика пространственного распределения и размерная структура голомянок (*Comephoridae*) в прибрежной пелагиали южного Байкала в зимний период / А. М. Мамонтов, П. Н. Аношко, А. В. Сороковиков [и др.] // Тр. каф. зоол. позвочн. Иркутск. гос. ун-та. — Иркутск: Иркутский ун-т, 2004. — Т. 2. — С. 52–64.
8. Нагорный В. К. Особенности распределения и продукционная структура голомянок / В. К. Нагорный // Динамика продуцирования рыб Байкала: коллективн. монография. — Новосибирск: Наука, 1983. — С. 6–14.
9. Стариков Г. В. Голомянки Байкала / Г. В. Стариков. — Новосибирск: Наука, 1977. — 96 с.
10. Талиев Д. Н. Бычки-подкаменщики Байкала (*Cottoidei*) / Д. Н. Талиев. — М.-Л.: АН СССР, 1955. — 603 с.
11. Тетерина В. И. Анализ генетического полиморфизма малой голомянки *Comephorus dybowskii Korotneff*, 1905 (*Scorpaeniformes: Cottoidei*) по микросателлитным локусам / В. И. Тетерина, Л. В. Суханова, Б. Э. Богданов [и др.] // Генетика. — 2005. — № 7. — С. 919–924.
12. Шимараев М. Н. О межкотловинном водообмене в Байкале / М. Н. Шимараев, Н. Г. Гранин, В. М. Домышева [и др.] // Вод. ресурсы. — 2003. — № 6. — С. 678–681.
13. Amos W. Microsatellites show mutational bias and heterozygote instability / W. Amos, S. J. Sawcer, R. W. Feakes, D. C. Rubinstein // Nat. Genet. — 1996. — Vol. 13. — P. 390–391.
14. Brookfield J. F. Y. A simple new method for estimating null allele frequency from heterozygote deficiency / J. F. Y. Brookfield // Molecular Ecology. — 1996. — Vol. 5. — P. 453–455.
15. Cornuet J. M. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data / J. M. Cornuet, G. Luikart // Genetics. — 1996. — Vol. 144. — P. 2001–2014.
16. Englbrecht C. C. Isolation and characterization of polymorphic microsatellite loci in the European bullhead *Cottus gobio L. (Osteichthyes)* and their applicability to related taxa / C. C. Englbrecht, C. R. Largiader, B. Hanfling, D. Tautz // Mol. Ecol. — 1999. — Vol. 8. — N 11. — P. 1966–1999.
17. Estoup A. Microsatellites and minisatellites for molecular ecology: theoretical and empirical considerations / A. Estoup, B. Angers // Advances in molecular ecology. — Amsterdam: IOS Press, 1998. — P. 55–86.
18. Guillemette J. G. Detection of subnanogram quantities of DNA and RNA on native and denaturing polyacrylamide and agarose gels by silver staining / J. G. Guillemette, P. N. Lewis // Electrophoresis. — 1983. — Vol. 4. — P. 92–94.
19. Guo S. Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles / S. Guo, E. Thomson // Biometrics. — 1992. — Vol. 48. — P. 361–372.
20. Luikart G. Distortion of allele frequency distributions provides a test for recent population bottlenecks / G. Luikart, F. W. Allendorf, J.-M. Cornuet, W. B. Sherwin // The Journal of Heredity. — 1998. — Vol. 89. — N 3. — P. 238–247.
21. McConnel S. K. Polymorphic microsatellite loci from Atlantic salmon (*Salmon salar*): Genetic differentiation of North American and European populations / S. K. McConnel, P. Oreilly, L. Hamilton [et al] // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. — 1995. — Vol. 52. — N 9. — P. 1863–1872.
22. Olsen J. B. Moderately and highly polymorphic microsatellites provide discordant estimates of population divergence in sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* // J. B. Olsen, C. Habicht, J. Reynolds, J. E. Seeb // Environmental Biology of Fishes. — 2004. — Vol. 69. — P. 261–273.
23. Pereyra R. Variation in habitat preference and population structure among three species of the Lake Malawi cichlid genus *Protomelas* / R. Pereyra, M. I. Taylor, G. F. Turner, C. Rico // Molecular Ecology. — 2004. — Vol. 13. — P. 2691–2697.

24. Rico C. No evidence for parallel sympatric speciation in cichlid species of the genus *Pseudotropheus* from north-western Lake Malawi / C. Rico, P. Bouteillon, M. J. H. Van open [et al.] // J. Evol. Biol. — 2003. — Vol. 16. — P. 37–46.
25. Schneider S. Arlequin: A software for population genetics data analysis. Ver 2.000 / S. Schneider, D. Roessli, L. Excoffier // Genetics and Biometry Lab. Dept. of Anthropology, Univ. Geneva. — 2000.
26. Shaw P. W. Genetic population structure indicates sympatric speciation of Lake Malawi pelagic cichlids / P. W. Shaw, G. F. Turner, M. R. Idid [et al.] // Proc. R. Soc. Lond. — 2000. — Vol. 267 — P. 2273–2280.
27. Tautz D. Notes on definition and nomenclature of tandemly repetitive DNA sequences / D. Tautz // DNA Fingerprinting: State of the Science. — Basel: Birkhauser Verlag, 1993. — P. 21–28.
28. Van Oosterhout C. Micro-checker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data / C. Van Oosterhout, W. F. Hutchinson, D. P. M. Wills, P. Shipley // Mol. Ecol. Notes. — 2004. — Vol. 4. — P. 535–538.
29. Van Oppen M. J. H. Unusually fine-scale genetic structuring found in rapidly speciating Malawi cichlid fishes / G. F. Turner, C. Rico [et al.] // Proc. R. Soc. Lond. B. — 1997. — Vol. 264. — P. 1803–1812.
30. Wright S. Evolution and the genetics of populations. Vol. 4. Variability within and among natural populations / S. Wright. — Chicago, London: Univ. Chicago Press, 1978. — 580 p.
31. Yeh F. C. Population genetic analysis of co-dominant and dominant markers and quantitative traits / F. C. Yeh, T. J. B. Boyle // Belgian Journal of Botany. — 1997. — Vol. 129. — P. 157.

MICROSATELLITE POLYMORPHISM WITHIN TWO LAKE BAIKAL OILFISH SPECIES (*COMEPHORUS LACEPEDE*, 1801)

V. I. Teterina, L.V. Sukhanova, S. V. Kirilchik

✿ **SUMMARY:** Intraspecific genetic polymorphism of a Baikal Lake endemic, big Baikal oilfish (*Comephorus baicalensis* Pallas, 1776), was evaluated based on microsatellite analysis. The obtained results have compared to the results received earlier for a little Baikal oilfish (*C. dybowskii* Korotneff, 1905). Six microsatellite loci designed for the European sculpin, *Cottus gobio*, were used. Big Baikal oilfish samples were tested from the three Baikal trenches (southern, middle, northern). Average values of F_{ST} and R_{ST} indexes between the samples did not exceed 0,02 that point to weak intraspecific genetic differentiation. Big Baikal oilfish had the smaller allele variety, the greater deficit of heterozygotes and presence of low-molecular alleles in comparison with little Baikal oilfish. The values of genetic differentiation were equaled $F_{ST} = 0,138$ and $R_{ST} = 0,244$ for all loci between cumulative samples of little and big Baikal oilfish. Analysis of microsatellite polymorphism has showed that both a big and little Baikal oilfishes are represented by single populations. The factor promoting panmixia within the Baikal oilfish species is apparently a passive transfer of juvenile and adult fishes by water currents.

✿ **KEY WORDS:** polymorphism, microsatellite DNA, population genetics, Lake Baikal