

Генетическая дифференциация сиговых рыб в реке Печора

Д. С. СЕНДЕК¹, А. П. НОВОСЕЛОВ^{2,3}, Э. И. БОЗНАК⁴

¹ ГосНИОРХ
199053, Санкт-Петербург, наб. Макарова, 26
E-mail: sendek@mail.ru

² Северный филиал «ПИНРО»
163002, Архангельск, ул. Урицкого, 17

³ Архангельский научный центр УрО РАН
163018, Архангельск, ул. Садовая, 3

⁴ Сыктывкарский государственный университет
167001, Сыктывкар, Октябрьский просп., 55

Статья поступила 28.05.2015

Принята к печати 19.10.2015

АННОТАЦИЯ

Популяционно-генетическое исследование обыкновенного сига, ряпушки смешанного происхождения от естественной гибридизации европейской ряпушки и сибирской ряпушки, нельмы, пеляди и арктического омуля по 30 ферментным локусам выявило слабую внутривидовую генетическую дифференциацию названных видов из Нижней Печоры и р. Усы – основного нерестового притока сиговых рыб в бассейне Печоры. По-видимому, сиг, ряпушка и нельма, обитающие в основных руслах Нижней Печоры и Усы, представлены здесь интрогрессивными популяциями видов, возникших в результате смешения дискретных эволюционных линий, происходящих из географически разобщенных позднечетвертичных убежищ. Отдельные расы сига, ряпушки и нельмы из Западно-Сибирского приледникового озера проникли в Восточную Европу с последней волной расселения сибирских видов на запад вместе с пелядью, чиром и арктическим омулем в средневислинское оледенение (60–50 тыс. лет назад), в то время как в Восточно-Европейском приледниковом убежище (оз. Коми) сохранились местные расы сига, ряпушки и нельмы. Приледниковое оз. Коми могло существовать на территории Печорской низменности со времени ранневислинского оледенения (90–80 тыс. лет назад), и проанализированная выборка сига из Верхней Печоры представляет собой наиболее «чистых» потомков расы этого вида из данного пресноводного убежища. Высказанное предположение подкрепляется данными о повышенном уровне генетической дифференциации между верхне- и нижнепечорскими выборками сига ($D_N = 0,005$), а также характером распределения аллелей некоторых полиморфных локусов. По нашему мнению, экологическая и генетическая дифференциация ряпушки в бассейне Печоры также связана с взаимодействием двух эволюционных линий, происходящих из независимых приледниковых убежищ.

Ключевые слова: сиговые рыбы, приледниковые убежища, интрогрессия, река Печора.

Река Печора является крупнейшим водотоком севера Европейской России, в котором обитает несколько видов сиговых рыб, относящихся к проходным, полупроходным и не-

мигрирующим рыбам. Границы расселения сиговых в пределах Печорского бассейна разнятся. Это обусловлено различными способностями видов к адаптации в гетерогенных

экологических условиях водоема, а также историей формирования их популяций в прошлом.

Проходной арктический омуль (*Coregonus autumnalis* Pallas) совершает нерестовую миграцию из моря по Печоре до р. Усы (крупнейший правый приток Печоры) и далее массово идет по р. Усе до с. Петрунь. Только единичные экземпляры омуля поднимаются по Средней Печоре до р. Щугор. Подобным образом полупроходная ряпушка (“зельдь”) (*Coregonus albula sardinella* Valenciennes) большей частью доходит по р. Усе до впадения в нее р. Лемвы, хотя известно о ее спорадическом появлении в верхних участках Средней Печоры. Кроме того, для ряпушки рассматриваемого бассейна известно существование немигрирующей формы в нескольких озерах водосборов Нижней Печоры и р. Усы. Описанная в литературе анадромная миграция полупроходной нельмы (*Stenodus leucichthys* Gldenstdt) преимущественно проходила до верхних участков Средней Печоры, меньшая часть популяции этой рыбы нерестилась в р. Усе. Обитание пеляди (*Coregonus peled* Gmelin) и чира (*C. nasus* Pallas) в основном связано с пойменными водоемами нижнего течения Печоры, а также с бассейном р. Усы, где проходит нерест обоих видов. Наиболее широко в пределах бассейна Печоры расселен пыжьяновидный сиг (*Coregonus lavaretus pidschian* Gmelin), у которого выделяют полупроходную и немигрирующую формы. Обе эти формы известны для бассейна Средней и Верхней Печоры, а также для р. Усы. Таким образом, помимо Нижней Печоры, все сиговые виды рыб встречаются в наиболее крупном притоке Печоры – р. Усе, используя его в качестве нерестового и (часто) нагульного водоема [Никольский и др., 1947; Зверева и др., 1953; Кучина, 1956; Соловкина, 1974, 1975]. При продвижении от устья Усы вверх по Средней и Верхней Печоре до уральских истоков реки из списка шести видов сиговых рыб последовательно выбывают чир, омуль, пелядь, нельма, ряпушка, сиг.

Использование популяционно-генетических методов анализа сиговых рыб в сочетании с данными современных палеогеографических реконструкций показало свою перс-

пективность при изучении причин внутривидовой неоднородности видов в речных системах севера России, затронутых сложными геологическими процессами и (или) событиями позднечетвертичных оледенений [Балдина, 2010; Sendek et al., 2013]. Цель настоящего популяционно-генетического исследования – определение внутривидовых генетических связей между сиговыми рыбами из разных участков р. Печоры и установление наиболее вероятных источников происхождения их рецентных популяций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для анализа послужили выборки сиговых рыб из низовьев реки Печоры [Сендек, 2000; Sendek, 2002], а также образцы тканей нельмы, омуля, пеляди, ряпушки и сига, собранные на основном нерестовом притоке Печоры – р. Усе. Кроме того, исследованы пробы ряпушки из р-на Усть-Цильмы и сига из верховьев р. Печоры. Общие сведения по местам сборов и объемам выборки сиговых рыб представлены в табл. 1 и на рисунке.

Методом электрофореза в полиакриламидном геле изучено 30 локусов, контролируемых 13 ферментных систем. Активность белковых локусов исследовалась в препаратах, приготовленных из мышечной и печеночной тканей рыб. Биохимическая и статистическая обработка результатов проводилась в соответствии с методами, изложенными ранее [Sendek et al., 2013].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При исследовании отдельных видов сиговых рыб в бассейне Печоры следующие локусы оказались мономорфными: сиг (17) – *sAAT-2**, *CK-A1,2**, *GPI-A1**, *GPI-B1**, *GPI-B2**, *IDDH-1**, *LDH-A2**, *LDH-B1**, *LDH-B2**, *MDH-A2**, *MDH-B2**, *sMEP-4**, *PGDH**, *PGM-4**, *sSOD**, *mSOD**; ряпушка (15) – *sAAT-2**, *GPI-B2**, *sIDHP-3**, *LDH-A1**, *LDH-A2**, *LDH-B1**, *LDH-B2**, *MDH-A1**, *MDH-A2**, *MDH-B1**, *MDH-B2**, *sMEP-3**, *PGDH**, *mSOD**, *ESTD**; пелядь (20) – *sAAT-2**, *CK-A2**, *GPI-A2**, *GPI-B1**, *GPI-B2**, *sIDHP-3**, *sIDHP-4**, *LDH-A1**, *LDH-A2**, *LDH-B1**, *LDH-B2**, *MDH-A1**, *MDH-A2**, *MDH-B2**,

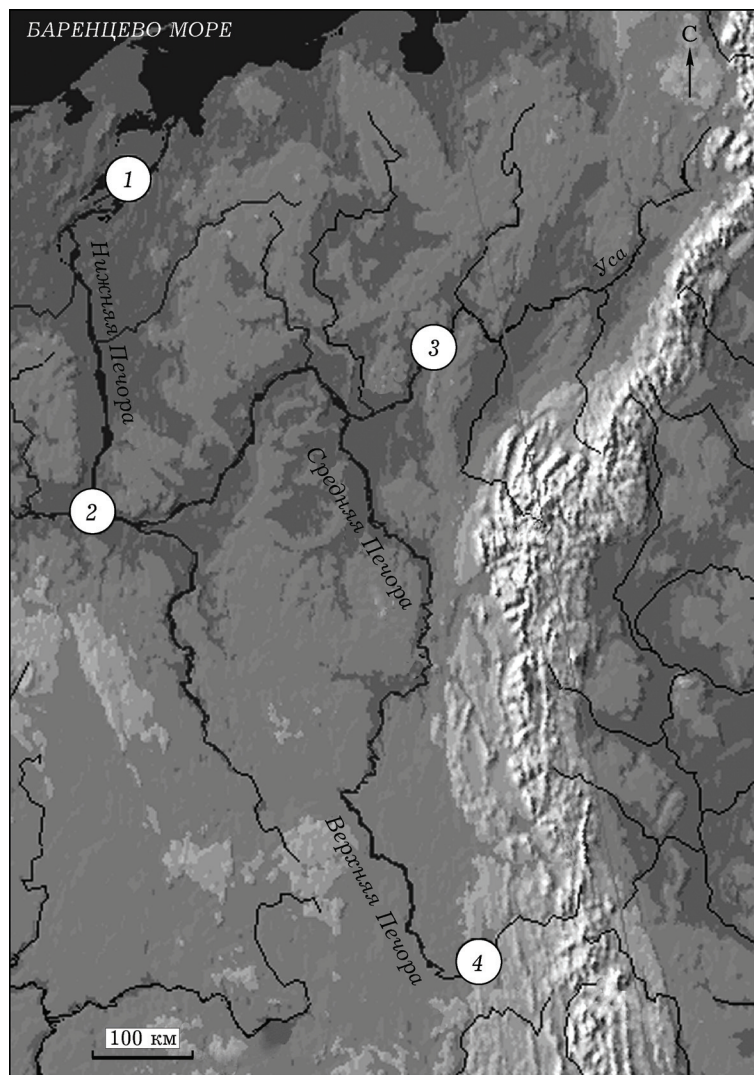
Объемы исследованных выборок сиговых рыб в бассейне р. Печоры с указанием времени сборов (в скобках) и географических координат поимки

| Вид, (форма) рыб | Нижняя Печора (дельтовая часть) | Нижняя Печора (р-н Усть-Цильмы) | р. Уса | Верхняя Печора |
|--|--|---|---|---|
| <i>Coregonus lavaretus</i> | 328 | | 26 | 33 |
| <i>pidschian</i> Gmelin, сиг (пыжьяновидный сиг) | (1995–1998 гг.) 68°04'20,55" с. ш. 53°36'58,36" в. д. | | (2013 г.) 66°24'14,41" с. ш. 58°55'18,57" в. д. | (2013 г.) 61°47'53,53" с. ш. 57°51'54,53" в. д. |
| <i>Coregonus albula sar-</i> <i>dinella</i> Valenciennes, ряпушка (зельдь) | 216 (1995–1997 гг.) 67°47'34,86" с. ш. 53°15'29,13" в. д. | 27 (2013 г.) 65°30'16,26" с. ш. 52°07'32,42" в. д. | 42 (2013 г.) 66°24'14,41" с. ш. 58°55'18,57" в. д. | |
| <i>Coregonus albula sar-</i> <i>dinella</i> Valenciennes, ряпушка (саурей) | 38 (1995, 1998 гг.) 67°46'39,44" с. ш. 52°22'43,80" в. д. | | | |
| <i>Coregonus peled</i> Gmelin, пелядь | 165 (1995–1998 гг.) 68°04'20,55" с. ш. 53°36'58,36" в. д. | | 11 (2013 г.) 66°24'14,41" с. ш. 58°55'18,57" в. д. | |
| <i>Coregonus autumnalis</i> Pallas, арктический омуль | 220 (1995–1998 гг.) 67°51'04,56" с. ш. 53°09'09,98" в. д. | | 17 (2013 г.) 66°24'14,41" с. ш. 58°55'18,57" в. д. | |
| <i>Stenodus leucichthys</i> Güldenstädt, нельма | 60 (1995–1998 гг.) 68°04'20,55" с. ш. 53°36'58,36" в. д. | | 11 (2013 г.) 66°24'14,41" с. ш. 58°55'18,57" в. д. | |

PGDH*, PGM-3*, PGM-4*, sSOD*, mSOD*, ESTD*; омуль (20) – sAAT-2*, CK-A2*, ESTD*, G3PDH-2*, GPI-A1*, GPI-A2*, GPI-B1*, GPI-B2*, sIDHP-3*, sIDHP-4*, LDH-A1*, LDH-A2*, LDH-B1*, LDH-B2*, MDH-A1*, MDH-A2*, MDH-B2*, PGDH*, PGM-3*, ESTD*; нельма (24) – CK-A1,2*, G3PDH-1*, G3PDH-2*, GPI-A1*, GPI-B1*, GPI-B2*, sIDHP-3*, LDH-A1*, LDH-A2*, LDH-B1*, LDH-B2*, MDH-A1*, MDH-A2*, MDH-B1*, MDH-B2*, sMEP-3*, sMEP-4*, PGDH*, PGM-3*, PGM-4*, sSOD*, mSOD*, ESTD*.

Индексы генетической вариабельности проанализированных популяций у отдельных видов изменялись в следующих пределах: сиг – $0,078 < H_{\text{exp}} < 0,080$; $23,3 < P < 40,0$; ряпушка – $0,131 < H_{\text{exp}} < 0,138$; $40,0 < P < 46,7$; пелядь – $0,062 < H_{\text{exp}} < 0,063$; $13,3 < P <$

$< 36,7$; омуль – $0,040 < H_{\text{exp}} < 0,055$; $26,7 < P < 36,7$; нельма – $0,066 < H_{\text{exp}} < 0,073$; $P = 20,0$. Тест на генетическую однородность выявил статистически достоверные межпопуляционные различия в распределении частот аллелей по следующим полиморфным локусам: сиг (4) – sIDDH-2*, $p < 0,001$; sIDHP-3*, $p < 0,001$; MDH-A1*, $p < 0,01$; sMEP-3*, $p < 0,01$; ряпушка (1) – GPI-A2*, $p < 0,01$; пелядь (1) – sIDDH-2*, $p < 0,001$; омуль (3) – G3PDH-1*, $p < 0,001$; sIDDH-2*, $p < 0,01$; sMEP-3*, $p < 0,01$; нельма (0). Генетические расстояния [Nei, 1978] и индексы фиксации [Wright, 1978] между популяциями отдельных видов оказались равными или находились в следующих пределах: сиг, $0,000 < D_N < 0,005$, $0,005 < F_{ST} < 0,036$; ряпушка – $D_N =$



Места сбора проб в бассейне р. Печоры: 1 – Нижняя Печора (дельтовая часть), 2 – р-н Усть-Цильмы, 3 – р. Уса, 4 – Верхняя Печора (р-н Усть-Уньи)

$= 0,000$, $0,002 < F_{ST} < 0,005$; пелядь – $D_N = 0,006$, $F_{ST} = 0,014$; омуль – $D_N = 0,002$, $F_{ST} = 0,011$; нельма – $D_N = 0,000$, $F_{ST} = 0,004$.

Полученные данные хорошо иллюстрируют достаточно тесную генетическую ассоциацию между выборками сига, ряпушки и нельмы из нижнего течения реки и выборками тех же видов, отловленных в районе основных нерестовых площадей на р. Усе. Так, индексы внутривидовой вариации оказались схожими, а оценки генетической дифференциации минимальными при сопоставлении между собой нижнепечорских и усинских выборок этих видов ($D_N = 0,000$; $F_{ST} < 0,007$). У названных видов найдено толь-

ко два локуса (по одному для сига и ряпушки), по которым различия аллельных частот полиморфных локусов оказались статистически достоверными на 95%-м уровне значимости.

Статистически значимые различия по трем локусам из 11 полиморфных обнаружались между исследованными выборками омуля из двух районов бассейна Печоры. Это обусловило сравнительно более высокий (при сопоставлении с сигом, ряпушкой, нельмой) уровень генетической дифференциации между выборками омуля. При анализе причин данного явления нельзя исключать статистической погрешности, связанной с небольшо-

численностью проанализированной выборки омуля из р. Усы. На это, в частности, может указывать низкий уровень полиморфизма, выявленный в усинской выборке омуля. С другой стороны, между сборами омуля в низовьях Печоры (1995–1998 гг.) и на р. Усе (2013 г.) сменилось 2–3 поколения рыб, что в условиях продолжающегося сокращения численности единого стада печорского омуля могло привести к генетическому дрейфу, проявляющемуся в частности в смещении частот аллелей изоферментных локусов и понижению общего уровня полиморфизма. Такими же причинами может объясняться более существенная дифференциация двух выборок пеляди, $D_N = 0,006$. О малочисленности нерестового стада пеляди в р. Усе может свидетельствовать тот факт, что на 11 выловленных экземпляров “чистой” пеляди пришлось четыре гибрида этого вида с другими сиговыми рыбами, а, как известно, одной из причин повышения процента гибридов рыб в природе является значительное численное превосходство одного из родительских видов над другим [Hubbs, 1955]. Менее вероятным объяснением генетической неоднородности нижнепечорских и усинских образцов пеляди представляется предположение о том, что две проанализированные выборки на западном краю естественного ареала вида могли быть представлены разными экологическими формами, способными образовывать в Сибири речные, озерные и озерно-речные экоморфы.

Вероятно, в основном русле Нижней Печоры и в главном течении р. Усы все виды обитающих здесь сиговых рыб в настоящее время представлены панмиктическими популяциями, чье становление в сильной степени связано с колонизацией этих районов элементами сибирской ихтиофауны. К сибирским колонистам, которые в чистом виде сохранили свое восточное происхождение, относятся омуль, пелядь и чир, чьи естественные ареалы в Европе фактически ограничены водосбором Печоры. Их появление и закрепление в бассейне Печоры уместно связывать с событиями последней волны расселения сибирской ихтиофауны на запад, имевшей место в Средневислинское оледенение около 60–50 тыс. лет назад. Одновре-

менно с ними из Западной Сибири прибыли сиг-пыжьян, нельма и сибирская ряпушка (*Coregonus sardinella Valenciennes*), которые в бассейне Печоры образовали интрогрессивные популяции с нативными формами тех же видов (или близкородственных номинальных видов, как в паре ряпушек). В свою очередь, местные популяции сига, ряпушки и нельмы образовались в Европе в результате более ранней волны колонизации сибирской фауны из-за Урала на запад (Ранневислинское оледенение около 90–80 тыс. лет назад или ранее). Названные виды в Восточной Европе могли пережить события повторяющихся позднечетвертичных покровных оледенений в приледниковых убежищах, образующихся в результате подпруды рек вдоль края ледников [Sendek et al., 2013].

Крупный позднечетвертичный пресноводный рефугиум (оз. Коми) в Ранневислинское оледенение располагался на территории Печорской низменности, причем граница его южной береговой линии поднималась вверх на 90 м выше уровня моря по руслу современной Средней и Верхней Печоры [Mangerud et al., 2004]. В данном убежище за время его изолированного существования могли сформироваться эволюционные линии сига, ряпушки и нельмы, отличные от приледниковых рас тех же видов, обитавших с восточной стороны Урала, а также к западу от Печорского бассейна. По нашему мнению, генетическая дифференциация между выборками сига из Верхней Печоры и нижних участков реки объясняется прежде всего более полным соответствием сигов из р-на Усть-Уньи расе, сформировавшейся в позднечетвертичное время в бассейне оз. Коми. На это указывает высокая частота аллеля *sIDDH-2*f* у верхнепечорских сигов: данный ген, маркирующий расу сигов оз. Коми, и широко распространенный в популяциях сигов бассейнов Белого и Баренцева морей [Sendek et al., 2012], у сигов Верхней Печоры встречается с максимальной для вида частотой, $p = 0,42$. У сигов Нижней Печоры и Усы частота данного аллеля соответствует значениям $p = 0,13$ и $p = 0,12$. Об этом же свидетельствует картина распространения генетической variability

Схематическое изображение частот аллелей по 13 полиморфным аллозимным локусам у популяций сига из бассейна реки Печоры

| Локус | Нижняя Печора | Уса | Верхняя Печора | Статистическая значимость различий |
|------------------|---------------|----------|----------------|------------------------------------|
| <i>AAT-1</i> * | A(.99)bd | A | A | <i>ns</i> |
| <i>ESTD</i> * | A(.98)b | A(.98)b | A | <i>ns</i> |
| <i>G3PDH-1</i> * | A(.98)d | A(.94)d | A(.99)d | <i>ns</i> |
| <i>G3PDH-2</i> * | A(.99)de | A(.96)de | A(.96)de | <i>ns</i> |
| <i>GPI-A2</i> * | A(.72)B | A(.75)B | A(.65)B | <i>ns</i> |
| <i>IDDH-2</i> * | A(.55)Cf | A(.50)CF | ACF(.42) | $p < 0,001$ |
| <i>sIDHP-3</i> * | A | A | A(.78)B | $p < 0,001$ |
| <i>sIDHP-4</i> * | A(.96)bdf | A(.96)bf | A(.95)b | <i>ns</i> |
| <i>LDH-A1</i> * | A(.99)b | A | A | <i>ns</i> |
| <i>MDH-A1</i> * | A(.78)B | A(.88)B | A(.94)b | $p < 0,01$ |
| <i>MDH-B1</i> * | A(.98)bc | A | A | <i>ns</i> |
| <i>MEP-3</i> * | A(.79)C | A(.76)bc | A(.77)C | $p < 0,01$ |
| <i>PGM-3</i> * | A(.73)B | A(.67)B | A(.85)B | <i>ns</i> |

П р и м е ч а н и е. Заглавные буквы обозначают аллели с частотой встречаемости $\geq 0,1$ (в скобках приведена частота преобладающего аллеля); строчные буквы обозначают аллели с частотой встречаемости $0,01 \leq q < 0,1$. *ns* – различия не значимы.

по локусу *sIDHP-3** у исследованных выборок сига из верхних и нижних участков реки (табл. 2).

В настоящее время генетический обмен между полупроходными и немигрирующими формами сига в Печоре, вероятно, имеет векторное направление – с верховьев реки вместе с мигрирующими вниз по течению личинками и молодь рыб он открыт, в то время как в противоположном направлении затруднен обратно пропорционально расстоянию и скорости речного потока. Впрочем, учитывая малочисленность популяции сига в Верхней Печоре и значительную протяженность реки (более 1600 км между Усть-Уньей и устьем Печоры), влияние потенциальных мигрантов с верхних участков на более многочисленные популяции сига из Средней и Нижней Печоры также незначительно. О полуизолированном статусе популяции сига из верховьев Печоры, в частности, свидетельствует отсутствие характерного для этого участка реки аллеля *sIDHP-3**b в выборках сигов из р. Усы и Нижней Печоры.

К схожему заключению пришли исследователи полупроходных и полуизолированных форм сига из верховий смежного с Печорой бассейна р. Северной Двины: данными их популяционно-генетического исследования показано, что две формы сига, нерестящиеся в р. Вымь, представляют собой такие же внутривидовые группировки, как и пространственно разобщенные популяции вида из разных рек [Шубин и др., 1997]. Учитывая то, что верховья Северной Двины на востоке располагаются в зоне гипотетического влияния приледникового оз. Коми, уместно предположить, что проанализированные нами сиви из Верхней Печоры и полуизолированная форма сигов из р. Вымь [Шубин и др., 1997] могут иметь незначительные генетические различия. Впрочем, если сиви из верховьев бассейна Северной Двины являются дериватами альтернативной эволюционной линии из приледникового рефугиума, располагавшегося в период Средневислинского оледенения на месте современного Белого моря, генетическая дифференциация между ними и сивами из верхо-

вьев р. Печоры может оказаться более значительной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изолированные или полуизолированные популяции ряпушки, известные для бассейна Печоры, могут быть генетически значительно дивергентны от полупроходной «зельди». Предполагается, что эти жилые формы могли сохранить генетическую близость с предковой расой европейской ряпушки (*Coregonus albula* L.) из приледникового оз. Коми. Ранее проведенный анализ полуизолированной популяции ряпушки из оз. Голодная Губа дельтовой части Печоры показал, что «саурей» (местное название этой формы) имеет большее генетическое сходство с европейской ряпушкой, в то время как полупроходная «зельдь» ближе к сибирской ряпушке [Сендек, 1998; Sendek, 2002]. По этой же причине можно допустить, что полупроходная нельма, поднимающаяся к нерестилищам Средней Печоры, в генетическом аспекте окажется в большей степени обособлена от популяции вида из нижнего течения Печоры и р. Усы.

Вероятно, центром смешения рас из разных приледниковых водоемов послужил бассейн р. Усы, который в свое время имел независимый от Печоры сток на север. Именно здесь на основных нерестовых площадях сиговых в так называемой «долине древнего стока» [Зверева, 1969] могла происходить интрогрессивная гибридизация между сибирскими колонистами, поднимающимися по Усе с севера и сиговыми рыбами южного происхождения из оз. Коми. После отступления ледников и изостатического поднятия Большеземельского хребта р. Уса перенаправила свой сток в долину Печоры, куда получили выход обитавшие в то время в Усе сиговые рыбы, включая интрогрессивные популяции сига, ряпушки, нельмы.

ЛИТЕРАТУРА

- Балдина С. Н. Внутривидовая генетическая дифференциация и филогения сигов (род *Coregonus*) Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2010. 23 с.
- Зверева О. С. Особенности биологии главных рек Коми АССР в связи с историей их формирования. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. 280 с.
- Зверева О. С., Кучина Е. С., Остроумов Н. А. Рыбы и рыбный промысел Среднего и Нижнего течения Печоры. Изд-во Коми филиала АН СССР, 1953. 230 с.
- Кучина Е. С. Особенности ихтиофауны р. Печоры в пределах Усть-Усинского района // Тр. Коми филиала АН СССР. 1956. № 9. С. 142–155.
- Никольский Г. В., Громчевская Н. А., Морозова Г. И., Пикулева В. А. Рыбы бассейна Верхней Печоры. М.: МОИП, 1947. Отд. зоологический, вып. 6 (XXI). 202 с.
- Сендек Д. С. О видовой принадлежности ряпушки, обитающей в реке Печоре // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. СПб., 1998. Вып. 323. С. 191–198.
- Сендек Д. С. Филогенетический анализ сиговых рыб сем. Coregonidae методом белкового электрофореза: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2000. 22 с.
- Соловкина Л. Н. Ряпушка *Coregonus albula sardinella* (Val.) бассейна Печоры // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14, вып. 5/88. С. 769–781.
- Соловкина Л. Н. Рыбные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1975. 168 с.
- Шубин Ю. П., Челпанова Т. И., Ефимцева Э. А., Шубин П. Н. Генетическая дифференциация жилой и полупроходной форм сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37, № 5. С. 634–638.
- Hubbs C. L. Hybridization between fish species in nature // Syst. Zool. 1955. N 4. P. 1–20.
- Mangerud J., Jakobsson M., Alexanderson H., Astakhov V., Clarke G. K. C., Henriksen M. Ice-dammed lakes and rerouting of the drainage of northern Eurasia during the Last Glaciation // Quat. Sci. Rev. 2004. Vol. 23 (11–13). P. 1313–1332.
- Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. 1978. Vol. 89. P. 583–590.
- Sendek D. S. Electrophoretic studies of Coregonid fishes from across Russia // Biology and Management of Coregonid Fishes – 1999 / eds. T. Todd, G. Fliescher. Adv. Limn. 2002. Vol. 57. P. 35–55.
- Sendek D. S., Novoselov A. P., Studenov I. I., Gurichev P. A. The origin of coregonid fishes of the White Sea Kuloi Plateau // Biology and Management of Coregonid Fishes – 2006 / eds. R. Tallman, K. Howland, M. Rennie, K. Mills. Adv. Limn. 2012. Vol. 63. P. 209–227.
- Sendek D. S., Ivanov E. V., Khodulov V. V., Novoselov A. P., Matkovsky A. K., Ljutikov A. A. Genetic differentiation of coregonids populations in Subarctic areas //

Genetic Differentiation of Coregonid Fishes in Pechora River

D. S. SENDEK¹, A. P. NOVOSELOV^{2,3}, E. I. BOZNAK⁴

¹ *National Research Institute of Lake and River Fisheries*
199053, Saint-Petersburg, Makarova Emb., 26
E-mail: sendek@mail.ru

² *Northern Branch of Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography*
163002, Arkhangelsk, Uritskogo str., 17

³ *Arkhangelsk Scientific Centre*
163018, Arkhangelsk, Sadovaya str., 3

⁴ *Syktvykar State University*
167001, Syktvykar, Oktyabrsky Ave., 55

Population-genetic study of five coregonid fish species dwelling in the Pechora River system was carried out using 30 enzyme loci. The studied species were: whitefish, a natural hybrid of vendace and least cisco, inconnu, peled and Arctic cisco. The investigation revealed rather low intraspecific genetic differentiation among the fishes of Lower Pechora and Usa River which is the main tributary in the Pechora River basin where coregonid fishes migrate to spawn. Presumably whitefish, vendace and inconnu, which inhabit the main channels of Lower Pechora River and Usa River, are represented by introgressive populations of species originated from a mix of discrete evolutionary lineages. Some lineages of whitefish, vendace and inconnu from the West Siberian periglacial lake had come to Eastern Europe together with peled, broad whitefish and Arctic cisco with the last migration wave from Western Siberia during the Middle Weichselian glaciation (60–50 thousand years ago), whereas in the Eastern European periglacial refugium (Lake Komi) local lineages of these species had survived. Lake Komi could have been located on the Pechora Plain since the Early Weichselian glaciation (90-80 thousand years ago), and the studied whitefish specimens of the Upper Pechora River are probably the “purest” descendants of the periglacial race of whitefish from Lake Komi. This supposition is supported by the data on the high level of genetic differentiation between the whitefish of Upper Pechora and Lower Pechora ($D_N = 0.005$), as well as the pattern of allele distribution of some polymorphic loci. In our opinion, ecologic and genetic differentiation of vendace in the Pechora River basin is also connected with the interaction between two evolutionary lineages that originated from independent periglacial refugia.

Key words: coregonid fishes, periglacial refugia, introgression, Pechora River.