



ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ
Государственный научный центр Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии»
Санкт-Петербургский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО»
(«ГосНИОРХ» им. Л.С. Берга»)

«РЫБОХОЗЯЙСТВЕННАЯ НАУКА. ИСТОРИЯ,
СОВРЕМЕННОСТЬ, ПЕРСПЕКТИВЫ»
Материалы конференции, посвященной 110-летию создания
«ГосНИОРХ» им. Л.С. Берга»
г. Санкт-Петербург, 23-24 октября 2024 г.

Москва
Издательство ВНИРО
2024

УДК 574.5(082)

Р 93 Рыбохозяйственная наука. История, современность, перспективы

Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 110-летию Санкт-Петербургского филиала ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («ГосНИОРХ» им. Л.С. Берга»), г. Санкт-Петербург, 23-24 октября 2024 г. / отв. ред. К.В. Колончин [и др.]. М.: Изд-во ВНИРО, 2024. 500 с.

В сборнике представлены материалы Международной научно-практической конференции «Рыбохозяйственная наука. История, современность, перспективы», посвященной 110-летию Санкт-Петербургского филиала ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («ГосНИОРХ» им. Л.С. Берга»), которые отражают результаты исследования по основным направлениям гидробиологии: структура и функционирование водных экосистем, популяции и сообщества, биологические ресурсы морских и континентальных водоемов, биоразнообразие водных организмов и роль видов-вселенцев, симбиотические и паразитарные взаимоотношения в водных экосистемах, экология рыб, методы оценки антропогенной нагрузки и качества вод.

Сборник предназначен для специалистов, работающих в области гидробиологии, зоологии, экологии, ихтиологии, преподавателей, аспирантов и студентов.

Редакционная коллегия:

К.В. Колончин, д.э.н., доцент, ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО»

М.В. Сытова, к.т.н., доцент, ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО»

М.М. Мельник, к.б.н. Санкт-Петербургский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО»

Ю.А. Малинина, к.б.н., доцент, Санкт-Петербургский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО»

Рецензенты: В.А. Румянцев, академик РАН, СПбНЦ РАН

Н.Н. Филатов, член-корр. РАН, КарНЦ РАН

И.Н. Остроумова, д.б.н., проф., Санкт-Петербургский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО»

Научное издание

Издание зарегистрировано в Научной электронной библиотеке

© ФГБНУ «ВНИРО», 2024
К.В. Колончин, М.В. Сытова,
М.М. Мельник, Ю.А. Малинина

ISBN 978-5-85382-558-1

ВЛИЯНИЕ ВТОРИЧНОГО КОНТАКТА ЛЕДНИКОВЫХ ЛИНИЙ И ИСТОРИЧЕСКОЙ ИНТРОГРЕССИИ НА ФОРМИРОВАНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ ГОЛЬЦОВ РОДА *SALVELINUS* В СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

Е.И. Бондарь, А.Г. Олейник, А.Д. Кухлевский

*Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского
Дальневосточного отделения Российской академии наук
jaja@list.ru, alla_oleinik@mail.ru, ad.kukhlevskiy@gmail.com*

*Аннотация: плейстоценовые оледенения сыграли важную роль в формировании биоразнообразия пресноводных рыб арктических регионов Северо-Восточной Азии. В популяциях гольцов рода *Salvelinus* из бассейнов Колымы и Анадыря выявлены следы интрогрессивной гибридизации, что подтверждается данными мтДНК и микросателлитных локусов. Результаты исследования вносят существенный вклад в реконструкцию исторических ареалов и границ распространения трех филогенетических линий гольцов. Ключевые слова: *Salvelinus*, интрогрессивная гибридизация, мтДНК, микросателлитные локусы, биоразнообразие, ледниковые линии*

Важную роль в формировании биоразнообразия многих пресноводных рыб арктических регионов Северо-Восточной Азии сыграли Плейстоценовые оледенения (Bernatchez, Wilson, 1998; Hewitt, 2004). Климатические циклы, проходившие в четвертичный период, существенно повлияли как на распространение, так и на общее разнообразие ихтиофауны высокоширотных пресных вод. Множественные ледниковые щиты привели к фрагментации и/или резкому сокращению ареалов многих видов, и под влиянием дифференциальной селекции и генетического дрейфа в изолированных популяциях сформировались генетически отдаленные линии. Последующее таяние ледников и потепление вызвали глобальные гидрологические изменения, что сделало возможным активную колонизацию новых экосистем и создало широкие возможности для вторичных контактов разных ледниковых линий. Подобные вторичные контакты в границах новых ареалов могли привести к различным результатам, варьирующим от строгой репродуктивной изоляции до полной фиксации интрогрессированной мтДНК (митохондриального захвата) одного вида в популяциях другого. Особенно интересны случаи, когда один из видов, участвовавших в гибридизации, не представлен в месте современного обитания (Esin et al., 2017; Oleinik et al., 2021), и только идентификация расположения гибридных зон может служить основой для изучения границ распространения видов и реконструкции их исторических ареалов.

Для большинства северных пресноводных рыб характерно наличие нескольких ледниковых линий митохондриальной ДНК (мтДНК). Контактные зоны чаще всего формировались вдоль основных путей расселения видов, а так как многочисленные пресноводные рыбы расселялись из рефугиумов по одним и тем же водным путям, зоны вторичного контакта оказались схожи у разных видов. Так, Чукотка является ключевым районом для реконструкции дивергенции и распространения гольцов рода *Salvelinus*, населяющих высокоширотные пресные воды Северо-Восточной Азии, поскольку эти регионы относятся к древней Берингии, где когда-то существовал сухопутный мост, соединявший два континента. Регион Чукотки можно считать Берингийским ледниковым рефугиумом (Черешнев, 1996) – крупной свободной ото льда территорией, где в периоды оледенения обитали многие современные рыбы из Азии и арктической части Северной Америки.

До сих пор нет четкого представления о том, какие виды населяют Чукотку и значительную часть побережья Охотского моря. Однако для данных территорий описано

много небольших озерных популяций с неясным таксономическим положением. Зачастую подобные исследования используют только один тип маркеров, что ведет к некорректному определению видовой принадлежности отдельных популяций и, как результат, к неправильным топологиям деревьев и филогенетическим ошибкам. Чтобы решить эту проблему, был использован контрольный регион мтДНК (CR мтДНК) и микросателлитные локусы гольцов рода *Salvelinus* из нескольких крупных нетронутых озерных систем, а также нескольких мест за пределами этих систем. Микросателлитные локусы дают возможность понять роль микроэволюционных процессов в формировании генетической структуры послеледниковых популяций; с другой стороны, мтДНК может улавливать сигналы прошлых эволюционных процессов, повлиявших на генетическое разнообразие и структуру популяций.

В бассейне реки Колымы пересекаются три ледниковые линии гольцов, что делает ее важным центром филогеографии для представителей рода *Salvelinus*. В ходе исследования была документирована широкая зона контакта Арктической и Берингийской ледниковых филогенетических линий на западе Чукотки, которая связана с зоной контакта этих же линий вдоль побережья Охотского моря (Oleinik et al., 2021). Гибридные особи, обнаруженные в озерах, не имели идентичных гаплотипов с соседними популяциями, что позволяет предположить, что интрогрессивная гибридизация была историческим событием. Наконец, в чукотских выборках не были выявлены особи с гаплотипами Атлантической и Сибирской линий. Анализ неустановленных озерных гольцов показал, что все особи из Чукотского региона обладали мтДНК Берингийской или Арктической линий, и эта смесь митохондриальных гаплотипов еще раз подтверждает гипотезу интрогрессии.

Анализ филогенетических связей на основе CR мтДНК показал, что гольцы из бассейна реки Колымы группировались с Берингийской линией, а из бассейна реки Анадырь с Арктической линией. Хотя эти результаты согласуются с литературными данными (Osinov et al., 2018), тем не менее, это не является общей тенденцией. В нескольких популяциях были выявлены гаплотипы двух разных линий гольцов, однако байесовский анализ с использованием ядерной ДНК не подтвердил кластеризацию гольцов в соответствии с данными мтДНК. Так же сравнительный анализ генетической изменчивости CR мтДНК показал отсутствие современного потока генов между аллопатрическими и симпатрическими гольцами из бассейна реки Амгуэма ($p < 0,001$).

Учитывая новые и опубликованные данные (Алексеев и др., 2021), уточненный ареал Сибирской линии ограничивается континентальными водоемами Восточной Сибири и Якутии. Арктический голец *Salvelinus alpinus* из чукотской части ареала и Сибири участвовал в гибридизации с северной мальмой *Salvelinus malma malma* и гольцом Таранца *Salvelinus taranetzi*. Интрогрессивная гибридизация могла происходить во время одного из ледниковых максимумов в рефугиумах, в зоне перекрытия ареалов трех предковых видов гольцов. Отсюда *S. alpinus* с интрогрессированными Берингийскими или Арктическими гаплотипами мог расселиться вдоль побережья Северного Ледовитого океана во внутренние воды при последующем потеплении климата. Можно также предположить распространение *S. malma malma* и *S. taranetzi* и их гибридизацию с *S. alpinus* в арктических регионах Чукотки, Якутии и Сибири с последующим их исчезновением на данных территориях. Однако на данный момент наиболее вероятной представляется первая филогеографическая гипотеза.

Объединив закономерности распространения, топологию филогенетической сети и современные знания об истории оледенения региона, авторы предложили возможные места рефугиумов на Чукотке. Берингийский рефугиум был важнейшим свободным ото льда регионом, где многие виды сохранялись во время плейстоценовых оледенений (Harris, Taylor, 2010; Campbell et al., 2015; Markevich et al., 2023; и др.). В то же время, по данным Черешнева (1996), Палео-Амгуэмский бассейн был основным рефугиумом для

пресноводной ихтиофауны Берингии. Полученные результаты свидетельствуют о реколонизации из двух северных ледниковых рефугиумов, один из которых находился в бассейне Палео-Амгуэмы, а другой, возможно, в бассейне реки Раучува в Берингии, что может свидетельствовать о криптических рефугиумах, которые ранее не были обнаружены в данном регионе. Дополнительные генетические данные и расширение географического охвата выборок позволили бы получить более веские доказательства данного предположения. В то же время, полученные результаты с использованием как микросателлитных локусов, так и мтДНК, внесли существенное уточнение в распространение трех филогенетических линий гольцов рода *Salvelinus* в Северо-Восточной Азии, и подтвердили широкое историческое расселение Арктической линии *Salvelinus taranetzi* по побережью Охотского моря.

Список литературы

1. Алексеев С.С., Андреев Р.С., Вокин А.И., Гордеева Н.В., Коростелев Н.Б., Матвеев А.Н., Пичугин М.Ю., Самусенок В.П., Самусенок И.В., Хлыстов В.С., Юрьев А.Л. Исследования арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) в Забайкалье: итоги 25-летних работ. Сообщение 1. Распространение, симпатрические формы, морфология, генетика // Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология. 2021. Т. 38. С. 3-56. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2021.38.3>
2. Черешнев И.А. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны северо-востока России. Владивосток: Издательство Дальнаука, 1996. 197 с.
3. Bernatchez L., Wilson C.C. Comparative phylogeography of Nearctic and Palearctic fishes // Molecular ecology. 1998. Vol. 7, № 4. С. 431-452.
4. Brunner P.C., Douglas M.R., Osinov A., Wilson C.C., Bernatchez L. Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. 2001. Vol. 55, № 3. С. 573-586.
5. Campbell M.A., Takebayashi N., López J.A. Beringian sub-refugia revealed in blackfish (*Dallia*): implications for understanding the effects of Pleistocene glaciations on Beringian taxa and other Arctic aquatic fauna // BMC Evolutionary Biology. 2015. Vol. 15. С. 144. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0413-2>.
6. Esin E.V., Bocharova E.S., Mugue N.S., Markevich G.N. Occurrence of sympatric charr groups, *Salvelinus*, Salmonidae, in the lakes of Kamchatka: a legacy of the last glaciations // Journal of Fish Biology. 2017. Vol. 91, № 3. С. 573-586.
7. Harris L.N., Taylor E.B. Pleistocene glaciations and contemporary genetic diversity in a Beringian fish, the broad whitefish, *Coregonus nasus* (Pallas): inferences from microsatellite DNA variation // Journal of Evolutionary Biology. 2010. Vol. 23, № 1. С. 72-86.
8. Hewitt G.M. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. 2004. Vol. 359, № 1442. С. 183-195.
9. Markevich G.N., Solovyev M.M., Vlasenko P.G., Izotova G.V., Kashinskaya E.N., Bochkarev N.A., Politov D.V., Melnik N.O., Esin E.V. Phylogeny, distribution, and biology of Pygmy whitefish (*Prosopium coulterii*) in the Beringia Region (Chukotka) // Diversity. 2023. Vol. 15, № 4. С. 547.
10. Oleinik A.G., Bondar E.I., Kukhlevsky A.D., Skurikhina L.A., Kovpak, N.E. Introgressive hybridization between two phylogenetic lineages of charrs (*Salvelinus*, Salmonidae) in northeastern Asia // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 2021. Vol. 59, № 8. P. 2119-2133.
11. Osinov A.G., Pavlov D.A., Volkov A.A. On the origin of the lacustrine charr *Salvelinus alpinus* complex from the Kolyma and Sea of Okhotsk basins // Journal of Ichthyology. 2018. Vol. 58. P. 353-370.