

**О ГИБРИДАХ МЕЖДУ КУНДЖЕЙ *SALVELINUS LEUCOMAENIS* И МАЛЬМОЙ *SALVELINUS MALMA* В РЕКЕ УТХОЛОК (СЕВЕРО-ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)**

***М. А. Груздева\**, *К. В. Кузицин\*\*\**, *А. В. Семёнова\**,  
*Е. В. Пономарёва\**, *А. А. Волков\*\*\**, *Д. С. Павлов\*\*\****

*\*Московский государственный университет (МГУ)*

*им. М. В. Ломоносова*

*\*\*Институт проблем экологии и эволюции (ИПЭЭ) РАН*

*им. А. Н. Северцова, Москва*

*\*\*\*Всероссийский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), Москва*

**ABOUT THE HYBRID BETWEEN WHITE-SPOTTED CHARR, *SALVELINUS LEUCOMAENIS* AND DOLLY VARDEN CHARR *SALVELINUS MALMA* IN THE UTKHOLOK RIVER (NORTH-WEST KAMCHATKA)**

***M. A. Gruzdeva\**, *K. V. Kuzishchin\*\*\**, *A. V. Semenova\**,  
*E. V. Ponomareva\**, *A. A. Volkov\*\*\**, *D. S. Pavlov\*\*\****

*\*Moscow State University by M. V. Lomonosov (MSU)*

*\*\*A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow*

*\*\*\*Russian Institute of fisheries and oceanography (VNIRO), Moscow*

У гольцов рода *Salvelinus* описаны многочисленные случаи межвидовой гибридизации, гибриды могут возникать между самыми разными видами по всему ареалу рода в Голарктике. Изучение гибридизации близкородственных видов имеет важное значение для анализа микроэволюционных процессов, проходящих в естественных условиях (Taylor, 2004). Мальма и кунджа – широко распространённые виды гольцов на Камчатке, обитающие симпатрично. В результате наших исследований, выполненных с 1994 по 2016 г. на 25 реках западного и восточного побережья Камчатки, существование особей с промежуточным между мальмой и кунджей фенотипом выявлено только в одной реке – Утхолок на северо-западе п-ова Камчатка.

В работе использован материал, собранный в 2016 г., и архивные данные кафедры ихтиологии Биологического факультета МГУ за 1970–1971 и за 2003–2007 гг. Для мальмы, кунджи и гибридных особей выполнен биологический, морфометрический и краниологический анализы, проанализированы 6 микросателлитных локусов, выполнено секвенирование последовательностей мтДНК и ядерных генов. Для анализа родственных

отношений между мальмой, кунджей и их гибридами были использованы последовательности гена *COI* мтДНК, депонированные в Генбанк (GenBank® (NCBI)). Гаплотипы, полученные в настоящей работе, депонированы в Генбанк с номерами MF503659-MF503664.

Гибриды – кунджа х мальма из р. Утхолок имеют число прободённых чешуй в боковой линии 130, ветвистых лучей в спинном плавнике 10, анальном – 8, грудном – 13, брюшном – 8; число жаберных лучей слева 12–13, справа – 12; число жаберных тычинок 20–23, они длинные и тонкие; число пилорических придатков 22–24, число позвонков 62–64. Тело удлинённое, голова коническая; верхняя челюсть прямая или слегка изогнутая, далеко заходит за задний край глаза; хвостовой плавник усеченный или слабовеямчатый. Голова тёмно-коричневая, без пятен; верхняя и нижняя челюсти тёмные, кончик рыла оранжевый, крюк на нижней челюсти чёрный, нижняя челюсть по бокам оранжевая; межжаберный промежуток в передней части чёрный, в задней – белый, жаберная крышка коричневая с оранжевым отливом, межжаберный промежуток белый, жаберные лучи чёрные, пасть чёрная; спина и брюхо коричневые, выше и ниже боковой линии по телу располагаются округлые красно-оранжевые пятна, по размеру они больше, чем диаметр зрачка, но меньше, чем диаметр глаза, с более светлым по тону ореолом, размытым по краю. Плавники серо-коричневые, неветвистые лучи в грудных, брюшных и анальном плавниках утолщенные, белые. У гибридов вершина рострума раздвоена, у кунджи слегка раздвоена, у мальмы – глубоко раздвоена; у гибридов ширина рострума равна его длине, у кунджи она больше, у мальмы – меньше; у гибридов задняя часть этмоидного отдела равна передней, у кунджи она больше, у мальмы – меньше. Фонтанели на хрящевом мосту у гибридов наибольшие. У мальмы верхнезатылочная кость заметно налегает на дорзальные фонтанели, у кунджи и гибридов она налегает слегка. На хрящевом мосту две крупные фонтанели, они наиболее крупные у гибридов. Зубы в количестве 6 у гибридов и кунджи расположены на сошнике в виде латинской буквы «V», у мальмы – 5 зубов в один ряд.

Самцы гибридов имели длину тела от 423 до 456 (в среднем 413) мм и массу тела от 450 до 990 (в среднем 727) г, самки – от 361 до 630 (в среднем 421) мм и массу от 479 до 1890 (в среднем 1184) г соответственно, их возраст составил 5+...9+ лет. Гибридные особи были половозрелыми – самки и самцы в третьей декаде сентября имели гонады на VI–II стадии зрелости. В полости тела у самки были обнаружены остатки невыметанной икры, её средний диаметр составил 5,71 мм.

По микросателлитному локусу *Otu301* у северной мальмы из р. Утхолок выявлены аллели 74,82,92 п. н., с преобладанием аллеля 74 п. н.,

у кунджи – 66, 72 и 74 п. н., преобладает аллель 66. Среди гибридных особей одна была гомозиготной 72/72, другая гетерозиготной 66/72. По локусу *Smm3* у северной мальмы обнаружены аллели 122 и 124 п. н. в равных соотношениях, у кунджи – 116 и 122 п. н., с доминированием аллеля 116 п. н. Гибридные рыбы были гетерозиготны: 116/122 и 116/124. По локусу *Smm17* у северной мальмы выявлены аллели – 129–137 п. н., в то время как все особи кунджи и гибридные экземпляры были гомозиготными 121/121. По локусу *Smm21* северная мальма имеет аллели 117, 123 и 135 п. н. Все экземпляры кунджи гомозиготны по аллелю 113. Обе гибридные особи имели фенотипы 113/117. По локусу *Sle5* у северной мальмы обнаружены аллели 106, 112 и 122 п. н., у кунджи – 102, 106, 120 п. н., с преобладанием аллеля 120 п. н, гибридные особи имели фенотипы – 114/120. По локусу *Sle6* у северной мальмы выявлены аллели 93, 97 и 101 п. н., у кунджи – 91 и 93 п. н., с преобладанием 93 аллели, гибриды – 91/93 и 93/93. В связи с небольшим количеством материала по результатам микросателлитного анализа нельзя точно определить, к какому поколению гибридов относятся исследованные нами особи. Полученные результаты не однозначны. По локусам *Smm3* и *Smm21* мы можем предположить, что имеем дело с гибридами первого поколения, а изменчивость локусов *Omy301*, *Smm17*, *Sle5* и *Sle6* указывает на наличие интрогрессивной гибридизации и последующего скрещивания гибридных особей с кунджей.

На участке мтДНК длиной 697 п. н., включающем частичную последовательность кодирующего гена *COI*, выделено 2 гаплотипа, различающихся по 31 позиции: 4 трансверсиям и 27 транзциям. Поскольку митохондриальная ДНК наследуется по материнской линии, у рыб, определённых по фенотипическим признакам как мальмы, гаплотипы относятся к кластеру мальм, рыбы, определённые как кунджи, относятся к кластеру кундж, тогда как рыбы с гибридным фенотипом унаследовали по материнской линии гаплотип кунджи.

Для выявления гибридов необходима панель из нескольких маркеров. В нашей работе был подобран новый маркер для идентификации гибридов кунджи и мальмы в условиях симпатрии – фрагмент гена *TNFA*. После множественного выравнивания был проанализирован участок длиной 519 п. н., включающий участки интронов 2 и 3 и экзон 3. У кунджи и мальмы было выявлено по одному варианту последовательностей участка гена, отличающихся по 3 позициям: одна транзция и две трансверсии. У гибридных особей во всех трёх позициях были выявлены хорошо обнаруживаемые гетерозиготы. Таким образом, особи, фенотипически определяемые как мальма, по обоим маркерным генам относятся к виду мальма, фенотипические кунджи относятся к виду кунджа, тогда как особи с гибридным фенотипом происходят от самок кунджи и самцов мальмы.

Разноплановый анализ выборок гольцов и особей с промежуточным фенотипом показал наличие в р. Утхолок мальмы, кунджи и обоеполых половозрелых гибридов, произошедших от самок кунджи и самцов мальмы. По ряду краниологических и меристических признаков, а также генетическим маркёрам гибриды среди гольцов по одним признакам занимают промежуточное положение между кунджей и мальмой, по другим – гибриды ближе к кундже, по третьим – ближе к мальме.

Впервые предположение о существовании в р. Утхолок гибридов между мальмой и кунджей было высказано в 1970–1971 гг., начиная с 2003 г. особей с промежуточным между кунджей и мальмой фенотипом ловили ежегодно. Таким образом, гибриды мальмы и кунджи в р. Утхолок ловятся регулярно в течение почти 40-летнего периода наблюдений, и во все годы гибриды были представлены половозрелыми самцами и самками. Так, в 2003 г. доля гибридов в объединённой выборке ( $n = 49$ ) составила 12 %, в 2016 г. ( $n = 11$ ) – 27 %. На основании имеющихся данных можно говорить, что частота встречаемости гибридов высокая, особенно по сравнению с другими речными системами Северной Пацифики, в которых были описаны гибриды. Тем самым р. Утхолок на Западной Камчатке остаётся пока единственной рекой, в которой обнаружены гибриды между мальмой и кунджей в столь большом количестве, что является необычным для гольцов.

Вероятно, что образование межвидовых гибридов гольцов в р. Утхолок происходит из-за близкого расположения нерестилищ этих видов в притоках. Здесь в большом количестве обитает молодь и карликовые самцы обоих видов, особенно велика численность карликовых самцов мальмы (Павлов и др., 2016). Наши наблюдения показывают, что во время нереста кунджи многочисленные текущие карликовые самцы мальмы находятся в непосредственной близости от нерестящихся производителей кунджи, в первую очередь, с целью питания её икрой. Учитывая высокую численность карликовых самцов мальмы, не исключено, что именно они оплодотворяют икру кунджи наравне с её собственными проходными или карликовыми самцами. Именно такой способ возникновения межвидовых гибридов рассматривается как наиболее вероятный, когда мелкий самец мальмы оплодотворяет икру более крупных самок других видов (Baхter et al., 1997; Yamamoto et al., 2006).

Таким образом, в р. Утхолок процесс гибридизации происходит постоянно за счёт нестроого действия презиготического механизма изоляции. Это может объяснить высокую численность межвидовых гибридов. Тот факт, что особи с гибридным фенотипом во все годы наблюдений были половозрелыми, указывает на то, что они могут принимать участие в размножении, давая реципрокных гибридов. Несомненно, что вопрос

о гибридизации гольцов в р. Утхолок требует дополнительного детального анализа больших выборок, в том числе с целью выявления гибридов F1 и последующих.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 14–50–00029 «Депозитарий МГУ».

## ЛИТЕРАТУРА

Павлов Д. С., Кириллов П. И., Кириллова Е. А., Кузицин К. В., Груздева М. А., Кучерявый А. В., Пичугин М. Ю. 2016. Состояние и мониторинг биоразнообразия рыб, рыбообразных и среды их обитания в бассейне реки Утхолок. – М. : Товарищество науч. изданий КМК. – 197 с.

Baxter J. S., Taylor E. B., Devlin R. H. et al. 1997. Evidence for natural hybridization between Dolly Varden (*Salvelinus malma*) and bull trout (*Salvelinus confluentus*) in a north central British Columbia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 54. – P. 421–429.

Taylor E. B. 2004. Evolution in mixed company: evolutionary inferences from studies of natural hybridization in Salmonidae // In: Evolution illuminated: Salmon and their relatives (Eds: Hendry A. P., Stearns S. C.). – Oxford : Oxford Press. – P. 232–263.

Yamamoto S., Kitano S., Maekawa K. et al. 2006. Introgressive hybridization between Dolly Varden *Salvelinus malma* and white-spotted char *Salvelinus leucomaenis* on Hokkaido Island, Japan // Journal of fish biology. Vol. 68. Supplement A. – P. 68–85.