

ГОЛЬЦЫ РОДА *SALVELINUS* ИЗ ОЗЕРА НАЧИКИНСКОГО (КАМЧАТКА) И ИХ ПОЛОЖЕНИЕ В ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЕ *S. ALPINUS* – *S. MALMA* COMPLEX

А.Л. Сенчукова¹, С.Д. Павлов¹, Е.В. Есин², Г.Н. Маркевич², Н.С. Мюге³

¹Н. с., к. б. н.; доцент, к. б. н.; Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

119899, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12

Тел.: (495) 938-01-90. E-mail: a, serge_pavlov@mail.ru

²Ст. н. с., к. б. н.; н.с., к. б. н.; Кроноцкий государственный заповедник

684000, Камчатский край, Елизово, ул. Рябикова, д. 48

Тел.: (41531) 7-39-05. E-mail: esinevgeniy@yandex.ru, g-markevich@yandex.ru

³Зав. лаб., к. б. н., Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии

107140, Москва, ул. Верхняя Красносельская, д. 17

Тел.: (499) 264-93-87. E-mail: tугue@mail.ru

ОЗ. НАЧИКИНСКОЕ, ГОЛЬЦЫ, *S. ALPINUS* COMPLEX, *S. MALMA* COMPLEX, МИТОХОНДРИАЛЬНАЯ ДНК, ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

Впервые определены нуклеотидные последовательности двух участков митохондриального генома (участка *D-loop* и гена *CytB*) у симпатрично обитающих гольцов рода *Salvelinus* из оз. Начикинского (Камчатка) и проведено сравнение с последовательностями мтДНК, имеющимися в GenBank. Уровень различий по двум участкам мтДНК у совместно обитающих популяций мальмы и озерного гольца оказался достаточно высоким (15–20 мутаций). Полученные результаты подтверждают существование в оз. Начикинском двух симпатрических форм гольца, принадлежащих к разным генетическим линиям, — арктического гольца (*S. alpinus* complex) и северной мальмы (*S. malma* complex).

CHARRS OF THE GENUS *SALVELINUS* FROM NACHIKINSKOE LAKE (KAMCHATKA PENINSULA) AND THEIR POSITION IN THE PHYLOGENETIC SYSTEM OF THE *S. ALPINUS* – *S. MALMA* COMPLEX

А.Л. Senchukova¹, S.D. Pavlov¹, E.V. Esin², G.N. Markevich², N.S. Muge³

¹Researcher, Ph. D.; assistant professor, Ph. D.; Lomonosov Moscow State University 119899, Moscow, 1–12, Leninskie Gory

Тел.: (495) 938-01-90. E-mail: a, serge_pavlov@mail.ru

²Senior scientist, Ph. D.; researcher, Ph. D.; Kronotsky Reserve

684000, Russia, Kamchatka region, Yelizovo, 48, Ryabikova Street

Тел.: (41531) 7-39-05. E-mail: esinevgeniy@yandex.ru, g-markevich@yandex.ru

³Head of Lab., Ph. D., Russian Federal Research Institute of Fishery and Oceanography (VNIRO)

107140, Moscow, Verkhnyaya Krasnoselskaya, 17

Тел.: (499) 264-93-87. E-mail: tугue@mail.ru

NACHIKINSKOE LAKE, CHARRS, *S. ALPINUS* COMPLEX, *S. MALMA* COMPLEX, MITOCHONDRIAL DNA, GENETIC DIVERSITY

The nucleotide sequences of two regions of the mitochondrial genome (*D-loop* region and *Cyt b* gene) have been determined for the first time in sympatric charrs of the genus *Salvelinus* from Nachikinskoe Lake (Kamchatka Peninsula, Russia) and compared to mitochondrial DNA sequences deposited in GenBank. The level of nucleotide differences in the two regions of mitochondrial DNA in these two sympatric charrs was found to be rather high (15–20 mutations). These results confirm the presence of two sympatric forms of charr representing two genetic groups in Nachikinskoe Lake: Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex) and Dolly Varden (*S. malma* complex).

Впервые озерный голец из озера Начикинского был описан К.А. Савваитовой (Савваитова, 1976). Сравнение озерного гольца и озерно-речной формы мальмы из оз. Начикинского выявило наличие репродуктивной изоляции и сильной дивергенции между ними (Савваитова, Васильев, 1976; Савваитова, 1989). Молекулярно-генетическое исследование гольцов из оз. Начикинского (рестриктивный анализ трех участков мтДНК) показало, что в озере обитают 2 вида гольцов: *Salvelinus malma* и *Salvelinus* sp. (озерный голец), последний филогенетически

близок к гольцу Таранца *S. taranetzi* и гольцу Крогиус *S. krogiusae* из камчатского оз. Дальнего (Олейник, Скурихина, 2007).

Для подтверждения этих данных и более точного филогенетического анализа нами определены нуклеотидные последовательности двух участков митохондриального генома (участка *D-loop* и гена *CytB*) у симпатрично обитающих начикинских гольцов и проведено сравнение с последовательностями мтДНК, имеющимися в GenBank.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в 2012 году. В исследование были включены выборки гольцов из оз. Начикинского, представленные жилой озерной формой (в нашем исследовании рассматривается как *Salvelinus* sp., далее — озерный голец из оз. Начикинского, озерный начикинский голец) и озерно-ручьевой мальмой (аналог озерно-речной формы *Salvelinus malma* по Савватовой (1989), далее — мальма из оз. Начикинского). Всего исследовали 24 экз. гольцов, по опубликованным ранее методикам (Сенчукова и др., 2015).

Для сравнительного анализа использовали данные из GenBank, где были представлены последовательности по гену *CytB* (Радченко, 2004; Радченко и др., 2006) и участку *D-loop* (Brunner et al., 2001; Yamamoto et al., 2006; Осин, Мюге, 2008).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Оцененные филогенетические отношения между исследуемыми группами гольцов представлены на рис. 1. Видно, что гольцы из озера Начикинского имеют две сильно отличающиеся (на 15 мутаций) группы гаплотипов. К первой относится мальма из оз. Начикинского (Н1, Н3, Н4, Н7, Н8), принадлежащая к филогенетической линии северной мальмы. Ко второй группе (Н10, Н11) относится озерный голец из оз. Начикинского. Также в первую группу входит один озерный начикинский голец (Н5), что, возможно, является результатом митохондриальной интрогрессии и говорит о неполной генетической изоляции и появлении гибридов между озерным гольцом и мальмой в данном водоеме.

Для выяснения филогенетических отношений гольцов из оз. Начикинского с другими представителями рода *Salvelinus*, мы сравнили полученные нуклеотидные последовательности участка *D-loop* и гена *CytB* отдельно с аналогичными данными по гольцам, имеющимся в GenBank.

При исследовании изменчивости гена *CytB* были выявлены две филогенетические линии гольцов комплекса *S. alpinus* – *S. malma* (Радченко, 2004). Пер-

вая — Колымско-Чукотская, состоящая из типов мтДНК озерного гольца Таранца Чукотки, боганидской (*Salvelinus boganidae*) и малоротой (*Salvelinus elgyticus*) палий оз. Эльгыгытгын, озерных гольцов бассейна р. Колымы. Вторая линия разделилась на две группы. Охотская группа включила северную мальму, нейву *S. neiva* и других озерных гольцов Охотоморья. В нее же вошел проходной голец Таранца, несущий мальмоидный митотип (по данным Радченко, 2004), возникший в результате интрогрессии мтДНК от мальмы к гольцу Таранца. Другая, Сибирская группа, включила гольца Дрягина, глубоководного гольца-«пучеглазку», боганидскую палию из оз. Лама, даватчана из оз. Фролиха, арктического гольца Финляндии.

При исследовании изменчивости контрольного региона мтДНК, в 2001 году было выявлено пять филогенетических линий гольцов (Brunner et al.,



Рис. 1. Сеть гаплотипов, объединенных участков *D-loop* и гена цитохрома *b* мтДНК гольцов рода *Salvelinus*, построенная методом максимальной парсимонии (программа TCS). Размер кружков и секторов пропорционален частоте встречаемости гаплотипов; Н1–Н11 — гаплотипы (Сенчукова и др., 2015). Обозначения выборок: ■ — 1 *Salvelinus* sp. (оз. Начикинское), ▨ — 2 *Salvelinus malma* (оз. Начикинское), ▩ — 3 *Salvelinus* sp. (оз. Копылье), ▪ — 4 *Salvelinus malma* (ручей Нижнекошелевский)

2001). Арктическая (ARC), включающая гольца Таранца и эльгыгытгынских гольцов; Берингийская (BER), представленная северной мальмой; Сибирская (SIB), объединяющая популяции Таймыра и Забайкалья; Атлантическая (ATL), в которую входят гольцы Европы; Акадийская (ACD), включающая популяции Южного Квебека и Новой Англии.

Сопоставляя наши данные с данными, взятыми из GenBank, можно видеть, что мальма из оз. Начикинского относится к Охотской или Берингийской линии (рис. 2, 3). При этом озерный голец из оз. Начикинского относится к Колымско-Чукотской или Арктической линии (рис. 2, 3).

Сравнение полученных последовательностей мтДНК с данными, имеющимися в GenBank, показало, что по гену *CytB* длиной 1015 пар нуклеотидов озерный начикинский голец филогенетически близок к озерным гольцам из бассейна р. Колымы (602, 603, 604, 650, 660) и *S. taranetzi* (66) из озера в бассейне р. Выквынайваам (Чукотка), относящихся к Колымско-Чукотской линии (рис. 2). По участку *D-loop* мтДНК длиной 558 п.н. озерный начикинский голец наиболее близок к *S. a. erythrinus* (оз. Свэн, о-в Кинг-Вильям и оз. Амитук, о-в Корнуоллис (Канада)) (ARC4) и к гаплотипу ARC17 (оз. Галбрейт, Аляска), что позволяет отнести его к Арктической линии по классификации Бруннера с соавторами (рис. 3).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, впервые показанное Савваитовой (Савваитова, 1976) и подтвержденное рестриктным анализом мтДНК (Олейник, Скурихина, 2007) существование в Начикинском озере двух симпатрично обитающих видов гольцов — *S. malma* и *S. sp.*, подтверждено и нашим исследованием, включившим секвенирование участков митохондриального генома (*D-loop* и гена *CytB*).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны директору ВНИРО М.К. Глубоковскому за организацию и поддержку лабораторных работ, коллективу лаборатории популяционной биологии ВНИРО за помощь и поддержку при работе с молекулярно-генетическими методами (в особенности Д.А. Зелениной, А.А. Волкову, А.Е. Барминцевой, М.Е. Толочковой).

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (РФФИ, проекты 11-04-02056-а, 14-04-01437-а, 13-04-10186-к, 13-04-10152-к), РГНФ № 14-06-00726, грантом «Ведущие научные школы» (НШ-719.2012.4), а также РФФ № 14-50-00029 (частичная обработка материала).

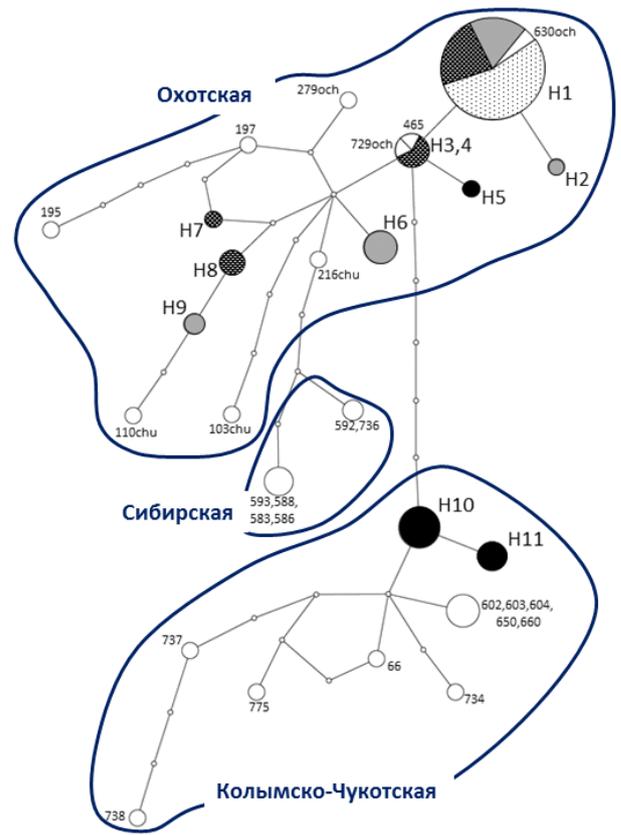


Рис. 2. Сеть гаплотипов гена цитохрома *b* гольцов рода *Salvelinus*, построенная с помощью программы TCS. Обозначения: 103chu, 110chu, 216chu, 630och, 279och, 729och, 465, 195, 197, 593, 588, 592, 736, 586, 583, 66, 737, 738, 734, 775, 602, 603, 604, 650, 660 — номера образцов по: Радченко, 2004; Радченко и др., 2006; ост. обозначения см. на рис. 1

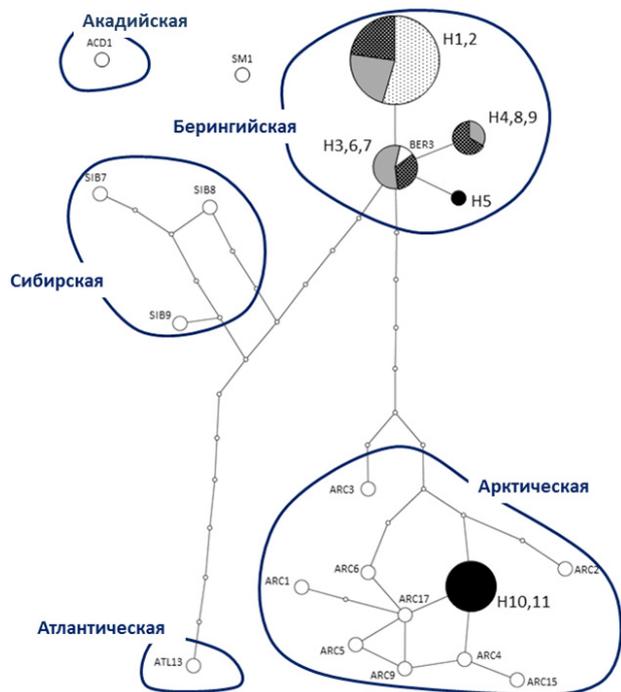


Рис. 3. Сеть гаплотипов участка *D-loop* гольцов рода *Salvelinus*, построенная с помощью программы TCS. Обозначения: ARC1, ARC2, ARC3, ARC4, ARC5, ARC6, ARC9, ARC15, ARC17, ATL13, SIB7, SIB8, SIB9, BER3, ACD1, SM1 — гаплотипы по: Brunner et al., 2001; Yamamoto et al., 2006; Осинев, Мюге, 2008; ост. обозначения см. на рис. 1

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Олейник А.Г., Скурихина Л.А. 2007. Генетическая дивергенция симпатричных гольцов рода *Salvelinus* из озера Начикинское (Камчатка) // Генетика. Т. 43. № 8. С. 1097–1106.
- Осинов А.Г., Мюге Н.С. 2008. Изменчивость контрольного района митохондриальной ДНК в популяциях южной формы мальмы (*Salvelinus malma krascheninnikovi*) Сахалина // Генетика. Т. 44. № 12. С. 1668–1676.
- Радченко О.А. 2004. Изменчивость нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК гольцов рода *Salvelinus* // Генетика. Т. 40. № 3. С. 322–333.
- Радченко О.А., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. 2006. Анализ изменчивости гена цитохрома *b* у симпатричных гольцов Кроноцкого озера (Камчатская область) // Генетика. Т. 42. № 2. С. 233–243.
- Савваитова К.А. 1976. Гольцы (род *Salvelinus*) озера Начикинского (Камчатка) и некоторые проблемы систематики озерных гольцов Голарктики // Вопросы ихтиологии. Вып. 2 (97). С. 274–282.
- Савваитова К.А., Васильев В.П. 1976. О симпатрических популяциях у гольца рода *Salvelinus* (Salmoniformes, Salmonidae) из озера Начикинского (Камчатка) // Науч. докл. высш. шк. № 2. С. 80–87.
- Савваитова К.А. 1989. Арктические гольцы. М.: Агропромиздат. 224 с.
- Сенчукова А.Л., Павлов С.Д., Есин Е.В., Маркевич Г.Н., Мюге Н.С. 2015. Гольцы рода *Salvelinus* из озера Начикинское (Камчатка) и их положение в филогенетической системе *S. alpinus* – *S. malma* // Вопросы ихтиологии. Т. 55. № 1. С. 74–81.
- Brunner P.C., Douglas M.R., Osinov A.G. et al. 2001. Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. V. 55. № 3. P. 573–586.
- Yamamoto S., Kitano S., Maekawa K., Koizumi I., Morita K. 2006. Introgressive hybridization between Dolly Varden (*Salvelinus malma*) and white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) on Hokkaido Island, Japan // J. Fish Biol. V. 68. P. 68–85.