

УДК 639

**ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СИБИРСКОЙ РЯПУШКИ
ЧЕТЫРЕХ КРУПНЫХ РЕК ЯКУТИИ****¹Сендек Д.С., ²Иванов Е.В., ²Федорова Е.А.**¹*ФГБНУ «Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства», Санкт-Петербург, e-mail: sendek@mail.ru;*²*ФГАОУ ВПО «Научно-исследовательский институт прикладной экологии Севера Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова», Якутск, e-mail: xdiev@yandex.ru*

Популяционно-генетический анализ сибирской ряпушки четырех крупных рек Якутии по 30 ферментным локусам выявил существенную дифференциацию популяции реки Колымы от популяций рек Лены, Омолоя, Индигирки. Очевидно, что генетическая неоднородность популяций связана с особенностями расселения дискретных эволюционных линий вида на исследованном ареале в позднечетвертичное время. В отличие от трех западных популяций, колымская популяция имеет очевидное полифилетическое происхождение, в ее эволюционном становлении наряду с нативными ряпушками из бассейна Восточно-Сибирского моря принимали участие восточные вселенцы из Берингийского рефугиума.

Ключевые слова: сибирская ряпушка, эволюционные линии, полифилетическое происхождение**GENETIC DIFFERENTIATION OF LEAST CISCO FROM FOUR LARGE RIVERS
OF YAKUTIA****¹Sendek D.S., ²Ivanov E.V., ²Fedorova E.A.**¹*FGBNU «State Research Institute on Lake and River Fisheries», Saint-Petersburg, e-mail: sendek@mail.ru;*²*Scientific research institute of applied ecology of the North of North-Eastern Federal University named after M.K. Ammosov, Yakutsk*

Population-genetic study of least cisco from four large rivers of Yakutia by means of 30 enzyme loci revealed substantial differentiation of Kolyma cisco from populations of Lena, Omoloy and Indigirka. Obviously, genetic differentiation within species in the studied area is correlated with particulars of expansion of discrete evolutionary lineages of cisco, which have taken place in the lower Pleistocene. In contrast with three other populations studied, the population of Kolyma cisco has had a polyphyletic origin, since both biological sources – native cisco from East-Siberian Sea basin and immigrants from Beringian refuge had influenced at its evolutionary formation.

Keywords: least cisco, evolutionary lineages, polyphyletic origin

В пределах России сибирская ряпушка (*Coregonus sardinella Valenciennes*) заселяет большинство рек бассейнов Карского, Лаптевых, Восточно-Сибирского и Чукотского морей, а также встречается на побережье Берингова моря. Для этого вида хорошо выражена структурная неоднородность на ареале по комплексу экологических и морфологических признаков, однако эта изменчивость часто носит мозаичный характер. Так, например, западносибирские популяции вида отличаются от восточносибирских более мелкими размерами, ускоренным половым созреванием, низкой плодовитостью, они обладают меньшим числом элементов в счетных признаках [3,5]. В пределах Якутии наблюдается последовательное снижение показателей счетных признаков у ряпушек при продвижении от Лены к Колыме [3], однако, в чукотских реках Ледовитоморского и Берингоморского побережий эти показатели возрастают и в ряде популяций достигают максимальных для вида

значений [7]. Применение популяционно-генетических методов позволяет получить более ясное представление о наследственных причинах, зачастую лежащих в основе биологической неоднородности сибирской ряпушки из разных регионов [2, 9].

В задачу настоящего популяционно-генетического исследования входило изучение ряпушек из четырех крупных рек Якутии с целью определения родственных отношений между ними и установления их филогенетических связей с другими популяциями вида.

Материалом для исследования послужили выборки ряпушки из рек Лена, Омолой, Индигирка, Колыма. Методом электрофореза в полиакриламидном геле было изучено тринадцать белковых систем, кодируемых 30-тью локусами. Для визуализации продуктов экспрессии ферментных локусов использовали препараты, приготовленные из мышечных и печеночных тканей рыб. Биохимическая и статистическая обработ-

ка результатов проводилась в соответствии с методами, изложенными ранее [9].

В четырех исследованных выборках ряпушек 11 локусов оказались мономорфными: *sAAT-2**, *GPI-B2**, *sIDHP-3**, *LDH-A1**, *LDH-B1**, *LDH-B2**, *MDH-A2**, *MDH-B2**, *sMEP-3**, *PGDH**, *mSOD**. Индексы генети-

ческой вариабельности проанализированных популяций изменялись в достаточно широких пределах ($0.110 < H_{exp} < 0.148$; $36.7 < P < 53.5$), достигая своих максимальных показателей у колымской ряпушки. Частоты аллелей полиморфных локусов в схематическом виде представлены в табл. 1.

Таблица 1

Частоты аллелей полиморфных локусов, процент полиморфных локусов (P , 99% критерий) и средняя ожидаемая гетерозиготность (H_{exp}) в исследованных популяциях ряпушки

Популяции / Локусы	Лена (N = 21)	Омолой (N = 42)	Индиگیرка (N = 50)	Колыма (N = 50)
<i>sAAT-1*</i>	A(.98)c	A(.96)c	A	A(.99)b
CK-A1*	AD(.81)	AD(.80)	AD(.64)	AB(.58)D
CK-A2*	B	B	B	
ESTD*	A	A(.98)b	A(.98)b	A(.95)b
G3PDH-1*	A(.88)C	A(.86)cd	A(.80)Cd	A(.79)Cd
G3PDH-2*	A(.69)C	A(.87)Ce	A(.87)C	A(.90)cg
GPI-A1*	A(.98)c	A(.98)c	A	A(.98)bc
GPI-A2*	A(.98)c	A	A	A
GPI-B1*	A	A(.98)b	A	A
IDDH-1*	AC(.58)Dh	AC(.48)Dh	AC(.42)Dh	AC(.46)Dh
IDDH-2*	AC(.58)Dh	AC(.48)Dh	AC(.42)Dh	AC(.46)Dh
<i>sIDHP-4*</i>	A(.93)bd	A(.92)bc	A(.97)bcf	A
LDH-A2*	A(.97)c	A	A	A(.88)Bc
MDH-A1*	A(.98)d	A(.98)b	A(.98)bd	A(.95)d
MDH-B1*	A	A	A	A(.97)b
<i>sMEP-4*</i>	A(.48)BDe	A(.45)BDe	A(.54)BDE	A(.56)Bde
PGM-3*	A(.91)b	A	A	A(.95)b
PGM-4*	A(.98)b	A(.99)b	A(.97)b	A(.99)b
<i>sSOD*</i>	aB(.93)	aB(.92)	aB(.94)	aB(.94)
P (0.99)	50.0	46.7	36.7	53.3
H_{exp}	.118 (.036)	.111 (.036)	.110 (.039)	.148 (.042)

Заглавные буквы обозначают аллели со средней частотой $p \geq 0.1$; строчные буквы использованы для обозначения аллелей со средней частотой $p < 0.1$. В скобках приведены частоты наиболее частых аллелей.

При анализе табл. 1 обращает на себя внимание тот факт, что если для ряпушек Лены, Омолоя и Индигирки наблюдаемая изменчивость локусов *СК-А1,2** может быть интерпретирована как вариабельность только одного из пары дублированных локусов (это допущение, в частности, подтверждается соответствием между наблюдаемыми частотами генотипов и ожидаемыми в соответствии с законом Харди-Вайнберга), то обнаружение у колымской ряпушки сложных фенотипов с тройной дозой аллеля *a** или *b** доказывает полиморфизм обоих изолюков по аллелям *a**, *b** и *d**. Тест на генетическую однородность, проведенный для всех исследованных популяций, выявляет статистически достоверные различия в распределении частот аллелей шести из девятнадцати полиморфных локусов (*СК-А1**, $p < 0.001$; *СК-А2**, $p < 0.001$; *G3PDH-2**, $p < 0.05$; *sIDHP-4**, $p < 0.01$; *LDH-А2**, $p < 0.001$; *PGM-3**, $p < 0.01$). Тот же тест, выполненный для трех западных популяций (без учета Колымы), обнаруживает статистически значимые различия по частотам

аллелей только четырех из семнадцати полиморфных локусов (*СК-А1**, $p < 0.05$; *G3PDH-2**, $p < 0.05$; *sIDHP-4**, $p < 0.05$; *PGM-3**, $p < 0.001$).

В целом по аллельному составу и частотам аллелей популяции рек Лены, Омолоя и Индигирки слабо различаются между собой, что подтверждается невысокими значениями генетических расстояний и индексов фиксации, выявленными между тремя этими популяциями: $0.000 < D_N < 0.003$, $0.009 < FST < 0.016$, соответственно (табл. 2). При этом минимальные значения обоих параметров были найдены между ленскими и омолойскими ряпушками, что объясняется сравнительно близким расположением двух рек и вероятным смешением рыб в результате захода ленской рыбы в дельтовые участки р.Омолрой, где встречаются преимущественно неполовозрелые особи ряпушки [3]. По тем же индексам генетических сравнений три западные популяции из нашего исследования существенно дальше отстоят от популяции ряпушки реки Колымы: $0.015 < D_N < 0.020$, $0.053 < FST < 0.064$.

Таблица 2

Матрикс генетических расстояний D_N [8] (под диагональю) и уровни FST [10] (над диагональю) между сравниваемыми популяциями ряпушек

Популяции	Колыма	Индигирка	Омолрой	Лена
Колыма	–	0.053	0.064	0.056
Индигирка	0.015	–	0.009	0.016
Омолрой	0.019	0.001	–	0.009
Лена	0.020	0.003	0.000	–

Наиболее существенный вклад в наблюдаемую генетическую дивергенцию колымской ряпушки от ряпушек из других проанализированных нами рек внесли локусы *LDH-А2** и *СК-А1,2**, причем особенности распределения аллелей дублированных локусов креатинкиназы указывают на то, что на эволюционное становление ряпушки Колымы оказали заметное влияние чукотские популяции ряпушки. Уже в ближайшей западной к Колыме популяции ряпушки Индигирки это влияние формально (по специфике наследования локусов *СК-А1,2**) не обнаруживается, хотя частота редкого для Западной и Центральной Сибири и фиксированного в популяции Анадыря аллеля *СК-А1*a* [2] у индигирской ряпушки повышается почти вдвое по сравнению с ленской и омолойской популяциями. На сложное

происхождение ряпушки Колымы косвенным образом могут указывать высокие значения параметров генетического разнообразия этой популяции (см. табл. 1), – еще более высокие, чем для гибридной ряпушки Печоры, сформированной в результате интрогрессивной гибридизации сибирской и европейской ряпушек (подробнее см. [9]).

Таким образом, формирование восточносибирских популяций сибирской ряпушки происходило посредством расселения двух эволюционных линий вида, переживших четвертичные оледенения в географических разобщенных убежищах. Если современные популяции от Лены до Индигирки в значительной степени являются потомками той же эволюционной линии, которая, судя по данным других популяционно-генетических исследований, широко

расселена и в Западной Сибири [2,4], то на арктическом побережье от р. Чауна на востоке и по крайней мере до р. Колымы на западе ряпушка представлена популяциями полифилетического происхождения, в образовании которых принимали участие как нативная фауна ряпушек, имеющая тот же источник происхождения, что и другие исследованные нами популяции, так и колонисты из Берингийского четвертичного убежища. По-видимому, достаточно интенсивный обмен между фаунами ряпушек рек бассейна Восточно-Сибирского моря мог происходить в позднем Плейстоцене по пресным водным путям, образовавшимся благодаря подпруде морским льдом речного стока на осушенном в результате регрессии моря шельфе. Данный сценарий взаимодействия разных эволюционных линий сибирской ряпушки представляется правдоподобным, если учитывать тот факт, что по имеющимся палеогеографическим данным затопленные речные долины на шельфе моря могли близко подходить друг к другу, как, например, долины пра-Колымы и пра-Чауна [1].

Результаты настоящего исследования подтверждают те схемы биогеографического районирования водоемов Голарктики, согласно которым, р. Колыма занимает несколько обособленное положение в плееде великих сибирских рек [5], либо даже объединяется с более восточными реками в Колымо-Чукотскую провинцию подзоны арктических тундр [6].

Список литературы

1. Вейнбергс И.Г. Затопленные речные долины на шельфе и связь их образования с колебаниями Мирового океана (на примере шельфа Восточно-Сибирского моря и юго-западной части Охотского моря) // Геоморфология и палеогеография шельфа. Материалы XII пленума Геоморфологической комиссии. М.: Наука, 1978. С. 37-42.
2. Ермоленко Л.Н. Генетическая изменчивость некоторых ферментных и неферментных белков сиговых рыб Северо-Востока Азии // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л.: ЛГУ, 1989. – 20 с.
3. Кириллов Ф.Н. Рыбы Якутии. – М.: Наука, 1972. – 360 с.
4. Перельгин А.А. Популяционно-генетический анализ белков европейской (*Coregonus albula*) и сибирской (*Coregonus sardinella*) ряпушек // Автореф. дис. канд. биол. наук. – Новосибирск: Ин-т цитологии и генетики СО АН СССР, 1988. – 16 с.
5. Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. – М.: Наука, 1980. – 301 с.
6. Природные условия и естественные ресурсы СССР. Советская Арктика (моря и острова Северного Ледовитого океана) [под ред. И.П. Герасимова]. – М.: Наука, 1970. – 526 с.
7. Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. – Владивосток: Дальнаука, 2002. – 496 с.
8. Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // *Genetics*. 1978. V.89. P. 583-590.
9. 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 // The proceedings of the 11-th International Symposium on the Biology and Management of Coregonid Fishes 2011. *Advanc. Limnol.* 2013. V.64. P. 223-246.
10. Wright S., 1978: Evolution and the genetics of populations. Vol.4. Variability within and among populations. University of Chicago Press, Chicago.