

УДК 577.218:597.553.2

**ЖИЛЫЕ И ПРОХОДНЫЕ ФОРМЫ АРКТИЧЕСКОГО ГОЛЬЦА
(*Salvelinus alpinus*) ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА РОССИИ —
ПРИМЕР ВЫСОКОЙ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПЛАСТИЧНОСТИ
БЕЗ ВИДООБРАЗОВАНИЯ**

**А. А. Махров^{1,*}, И. Н. Болотов², В. М. Спицын²,
М. Ю. Гофаров², В. С. Артамонова¹**

Представлено академиком РАН Ю. Ю. Дгебуадзе 30.07.2018 г.

Поступило 01.08.2018 г.

Исследовали выборки из 11 популяций арктического гольца севера европейской части России, относящиеся проходной и к жилой формам, и две выборки из оз. Собачье (Таймыр). У 60 особей определили нуклеотидную последовательность митохондриального гена *COI*. В большинстве популяций был обнаружен один и то же гаплотип *COI*. В отдельных популяциях жилых гольцов обнаружили гаплотипы, отличающиеся от широко распространённого гаплотипа одной нуклеотидной заменой. Полученные генетические данные не дают оснований выделить жилую форму арктического гольца озёр Карелии и Кольского п-ова в отдельный вид *Salvelinus lepechini*. Адаптация арктического гольца к нестабильной среде обитания осуществляется в основном за счёт фенотипической пластичности.

Ключевые слова: эволюция, фенотипическая пластичность, Арктика, послеледниковое заселение, рефугиум, баркодинг.

DOI: <https://doi.org/10.31857/S0869-56524852242-246>

Арктические гольцы (*Salvelinus*) десятилетиями служат модельными объектами для микроэволюционных исследований [1]. Однако основное внимание ихтиологи и генетики уделяют разным формам вида, симпатрично обитающим в одних и тех же озёрах, в то время как эволюционные взаимоотношения жилых и проходных форм остаются почти неизученными.

Жилые формы гольцов без должного обоснования часто рассматривают как эндемичные виды, хотя, например, сравнение меристических и остеологических признаков пресноводного гольца (палии) Карелии, палии Кольского п-ова, а также проходного арктического гольца Кольского п-ова и Новой Земли не дало оснований считать, что какая-либо из этих группировок является самостоятельным видом, отличным от остальных [2, 3].

Между тем жилую форму арктического гольца (палию), обитающую в озёрах Карелии, Кольского п-ва, Финляндии, Швеции и южной Норвегии, выделяют в некоторых работах в отдельный вид *Salve-*

linus lepechini, в том числе это сделано в последней сводке по рыбам России [4].

Задачей нашей работы стало изучение эволюционных взаимоотношений жилых и проходных форм арктического гольца с помощью ДНК-штрихкодирования, позволяющего разделить близкородственные виды [5]. С этой целью у представителей жилых и проходных форм из одного и того же региона (западной части побережья Северного Ледовитого океана) определяли частичные нуклеотидные последовательности митохондриального гена *COI*, кодирующего субъединицу I цитохромоксидазного комплекса.

Места и время сбора проб, а также объёмы выборок указаны в табл. 1. Методики фиксации проб, определения частичной последовательности гена *COI* и анализа этой последовательности подробно описаны нами в работе [6].

На рис. 1 представлена карта с указанием мест сбора проб, где показано также распределение найденных нами гаплотипов *COI* на изученной части ареала.

Всего в работе выявили пять гаплотипов частичной последовательности *COI*. Они были представлены нами в GenBank, где им присвоили следующие номера: Salv1 (MG951561, MG951564, MG951565, MG951567, MG951568), Salv2

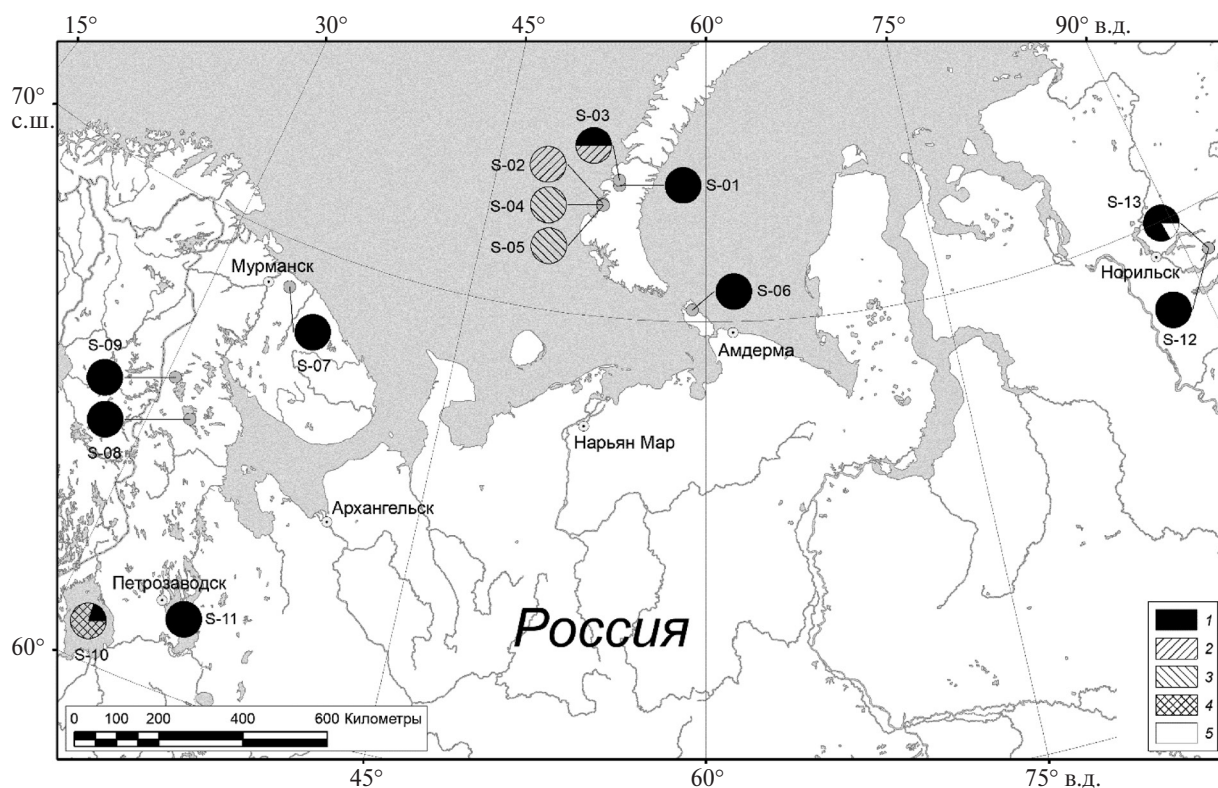
¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской Академии наук, Москва

² Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. Н. П. Лаврова Российской Академии наук, Архангельск

*E-mail: makhrov12@mail.ru

Таблица 1. Характеристика исследуемых выборок

Регион	Водоём	Форма	Обозначение на карте	Дата сбора образцов	Гаплотип и (в скобках) число его носителей
Новая Земля	оз. Верхнее	Проходная	S-01	июль 2017 г.	Salv1 (9)
	оз. Круглое	Жилая	S-02	июль–август 2015 г.	Salv2 (4)
	оз. Северное	Жилая	S-03	июль 2017 г.	Salv1 (2), Salv2 (2)
О-в Вайгач	оз. Святое	Жилая	S-04	июль–август 2015 г.	Salv3 (3)
	оз. Горное	Жилая	S-05	июль–август 2015 г.	Salv3 (4)
	оз. Янгото	Жилая	S-06	август 2010 г.	Salv1 (4)
Север Кольского п-ова	оз. Эрсманиявр	Жилая	S-07	март 2018 г.	Salv1 (3)
Бассейн Белого моря	оз. Топозеро	Жилая	S-08	2000 г. (на Кемском рыболовном заводе)	Salv1 (3)
	оз. Нижний Нерис	Жилая	S-09	апрель 1994 г.	Salv1 (5)
	Ладожское озеро	Жилая	S-10	2000 г. (на Кемском рыболовном заводе)	Salv1 (1), Salv4 (4)
Бассейн Балтийского моря	Онежское озеро	Жилая	S-11	2000 г. (на Кемском рыболовном заводе)	Salv1 (7)
	оз. Собачье	Жилая, паляя	S-12	сентябрь 2016 г.	Salv1 (3)
		Жилая, пучеглазка	S-13	сентябрь 2016 г.	Salv1 (5), Salv5 (1)

Рис. 1. Места сбора образцов и частота гаплотипов гена *COI* в выборках арктического гольца.

(MG951562), Salv3 (MG951563), Salv4 (MG951566), Salv5 (MG951569). Каждая из последовательностей Salv2, Salv3, Salv4 и Salv5 отличалась от Salv1 одной нуклеотидной заменой.

Из данных рис. 1 и табл. 1 видно, что гаплотип Salv1 имеет очень широкое распространение. Мы обнаружили его в выборках из Ладожского и Онежского озёр, а также из оз. Эрсманиявр на Кольском

п-ове (табл. 1). Этот же гаплотип найден другими исследователями в оз. Ситасьяуре, расположенном на границе Норвегии и Швеции (номера в GenBank KY122054.1, KY122055.1, KY122056.1, KY122058.1, KY122059.1).

Гаплотип Salv1 мы обнаружили и в популяциях озёр Топозеро и Нижний Нерис, расположенных в бассейне Белого моря. Его также нашли в озёрах на островах Вайгач и Новая Земля (табл. 1) у представителей жилой и проходной форм в тех случаях, когда имелась связь между морем и соответствующим озером (река или ручей, вытекающий из озера и впадающий в море). На Таймыре носителей данного гаплотипа мы обнаружили в оз. Собачье среди особей боганидской палии и среди представителей особой формы гольца, называемого пучеглазкой. Другие исследователи популяций гольца п-ова Таймыр находили гаплотип Salv1 в популяции проходного гольца р. Тессема (KY122049.1), а также в популяции гольца-пучеглазки из оз. Лама (KY122050.1, KY122051.1, KY122052.1, KY122053.1).

Выбор района наших исследований не был случайным. В предыдущих исследованиях [7, 8] было показано, что проходные гольцы западной части российского побережья Северного Ледовитого океана и Шпицбергена относительно однородны и отличаются от гольцов других регионов (западной Европы и восточной Сибири). Изучение разнообразия последовательности контрольного региона митохондриального генома позволило отнести их и жилого гольца оз. Куолимо в бассейне Ладожского озера к Европейско-Сибирской подгруппе Евразийской группы. Таким образом, район наших исследований охватывал территорию, населённую проходным *Salvelinus alpinus* вполне конкретной филогенетической линии.

Наши исследования показали, что для представителей этой линии был характерен гаплотип Salv1 митохондриального гена *COI*, который мы выявили у всех проходных гольцов.

Представители пресноводной формы таким единообразием не отличались. Нуклеотидные последовательности, обозначенные нами как Salv2, Salv3, Salv4 и Salv5, имели весьма ограниченное распространение и до наших исследований не были представлены в GenBank. Не исключено, что гаплотипы Salv2 и Salv3, уникальные для Новой Земли, сохранились в популяции, населявшей небольшой рефугиум, существовавший в этом районе во время последнего оледенения. Более вероятно, что в крайне жёстких климатических условиях Новой Земли отбор поддержал уникальные гаплотипы, возникшие

уже после оледенения. Ранее такая ситуация была описана нами для прудовика *Radix balthica* другого северного острова, Исландии [9].

Гаплотип Salv4 мы обнаружили только в популяции Ладожского озера, но с очень высокой частотой. Интересно, что в ряде популяций атлантического лосося (*Salmo salar*) из бассейна Ладоги близок к фиксации гаплотип АААА митохондриального гена *ND1*, редкий в большинстве других популяций этого вида [10]. Отсюда следует, что гаплотипы Salv4 и АААА маркируют, судя по всему, небольшой рефугиум арктического гольца и атлантического лосося, располагавшийся в бассейне Ладожского озера.

Что же касается гаплотипа Salv5, то он, возможно, относится к другой филогенетической линии арктического гольца, Сибирской (Siberia), которая встречается с Европейско-Сибирской линией как раз в районе Таймыра [8]. Аминокислотная последовательность белка, кодируемого нуклеотидной последовательностью с гаплотипом Salv5, отличается от последовательностей белка, кодируемого другим гаплотипом, выявленным нами, и такие различия, как мы предполагаем [6], могут ограничивать возможности гибридизации между носителями разных гаплотипов и даже вызывать в некоторых случаях постзиготическую репродуктивную изоляцию. На возможность существования такой формы изоляции между разными формами гольцов из оз. Собачье (Таймыр) указывают результаты эксперимента по их гибридизации [11], хотя, конечно, для доказательства связи генетических особенностей и постзиготической репродуктивной изоляции у гольцов необходимы дальнейшие исследования.

Таким образом, результаты нашей работы свидетельствуют об отсутствии принципиальных генетических различий и очень близком родстве между проходным арктическим гольцом западного побережья Северного Ледовитого океана и жилым арктическим гольцом (палией) озёр Карелии и Кольского п-ова. Генетическая неоднородность палии из разных пресноводных водоёмов свидетельствует о независимом происхождении пресноводных форм в каждом из них. Таким образом, представление о том, что палия — это отдельный вид, *Salvelinus lepechini*, не только не подтверждается морфологическими исследованиями, о чём было сказано выше, но и не соответствует генетическим данным.

Полученные нами факты позволяют также высказать гипотезу о путях расселения арктического гольца в зоне распространения гольцов Европейско-Сибирской подгруппы Евразийской группы. Судя по всему, эта филогенетическая линия происходит

из приледникового рефугиума, располагавшегося в восточной части бассейна Балтийского моря. Этот рефугиум выявлен при филогеографических исследованиях ряда других видов рыб [12]. Далее подобно атлантическому лососю, пережившему последний ледниковый период в приледниковом рефугиуме в восточной части бассейна Балтики [13], носители гаплотипа Salv1 впоследствии вселились из бассейна Онежского озера в бассейн Белого моря и широко расселились по Европейскому Северу России.

По мере ослабления связи озёр с морем гольцы, населявшие их, перешли к пресноводному образу жизни. Пресноводные формы арктического гольца и называют сегодня палией, которая является, по существу, одной из многочисленных экологических форм вида *Salvelinus alpinus*. Возможное наличие на пути расселения линии Salv1 небольших локальных рефугиумов (например, Ладожского), не оказало принципиального влияния на процесс расселения и образования пресноводных форм и лишь привело к повышению генетического разнообразия в некоторых локалитетах, поскольку рыбы, населявшие эти рефугиумы, не успели заметно дивергировать от представителей линии Salv1 и беспрепятственно скрещивались с ними.

Отсутствие на Европейском Севере России эндемичных видов рода *Salvelinus* отнюдь не означает, что арктические гольцы этого региона не интересны для биологов. Отмеченное в нашей статье, а также в предыдущей работе [14] низкое генетическое разнообразие этих популяций показывает, что арктический голец адаптируется к очень нестабильным условиям обитания в северных водоёмах в основном за счёт фенотипической пластичности. Высокая фенотипическая пластичность весьма характерна для этого вида [1].

Действительно, арктические гольцы выделяются среди других лососёвых низкой скоростью молекулярной эволюции [6], а весь массив полученных нами данных хорошо согласуется с положениями классической работы [15], где показана обратная зависимость между врождёнными и приобретёнными свойствами организмов.

В современных терминах это означает, что высокая фенотипическая пластичность — это фактор “торможения” молекулярной эволюции. Организм, способный адаптироваться к любому фактору среды обитания за счёт изменения экспрессии уже имеющихся у него вариантов генов, “не нуждается” в дальнейшей эволюции и почти не подвержен действию движущего отбора.

Благодарности. Авторы признательны за помощь в сборе проб Е.А. Боровиковой, Л.А. Глушенко, К.В. Древетняку, Н.В. Ильмасту, А.А. Коновалову, А.Ю. Рольскому.

Источники финансирования. Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН № 41 “Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России”, Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Арктика — научные основы новых технологий освоения, сохранения и развития” (И.Н. Болотов), Министерства образования и науки России (проект № 6.2343.2017/4.6) и грантов РФФИ 16–05–00854 и 17–45–290066.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Knudsen R., Klemetsen A., Alekseyev S., Adams C.E., Power M. // *Hydrobiologia*. 2016. V. 783. P. 1–9.
2. Колюшев А.И. // *Вопр. ихтиологии*. 1971. Т. 11. В. 4. С. 565–574.
3. Васильева Е.Д. // *Вопр. ихтиологии*. 1981. Т. 21. В. 2. С. 232–247.
4. Атлас пресноводных рыб России / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2003. 379 с.
5. Hebert P.D.H., Cywinska A., Ball S.L., deWaard J.R. // *Proc. Roy. Soc. London*. B. 2003. V. 270. P. 313–321.
6. Артамонова В.С., Колмакова О.В., Кириллова Е.А., Махров А.А. // *Сиб. экол. журн.* 2018. № 3. С. 293–310.
7. Alekseyev S.S., Bajno R., Gordeeva N.V., Reist J.D., Power M., Kirillov A.F., Samusenok V.P., Matveev A.N. // *J. Fish Biol.* 2009. V. 75. P. 368–392.
8. Osinov A.G., Volkov A.A., Alekseyev S.S., Sergeev A.A., Officerov M.V., Kirillov A.F. // *Polar Biol.* 2017. V. 40. P. 777–786.
9. Bolotov I.N., Aksenova O.V., Bespalaya Y.V., Gofarov M.Y., Kondakov A.V., Paltser I.S., Stefansson A., Travina O.V., Vinarski M.V. // *Hydrobiologia*. 2017. V. 787. P. 73–98.
10. Nilsson J., Gross R., Asplund T., Dove O., Jansson H., Kelloniemi J., Kohlmann K., Loytynoja A., Nielsen E.E., Paaver T., Primmer C.R., Titov S., Vasemagi A., Veselov A., Ost T., Lumme J. // *Mol. Ecol.* 2001. V. 10. P. 89–102.
11. Пичугин М.Ю. // *Вопр. ихтиол.* 2009. Т. 49. № 2. С. 240–253.
12. Махров А.А., Болотов И.Н. // *Генетика*. 2006. Т. 42. № 10. 1319–1334.
13. Makhrov A.A., Verspoor E., Artamonova V.S., O’Sullivan M. // *J. Fish Biol.* 2005. V. 67. Suppl. A. P. 68–79.
14. Salmenkova E.A., Omelchenko V.T., Kolesnikov A.A., Malinina T.V. // *J. Fish Biol.* 2000. V. 57. Suppl. A. P. 136–157.
15. Гаузе Г.Ф., Аппатов В.В. // *ДАН*. 1941. Т. 30. № 3. С. 252–253.

RESIDENT AND ANADROMOUS FORMS OF ARCTIC CHARR (*Salvelinus alpinus*) FROM NORTH-EAST EUROPE: AN EXAMPLE OF HIGH ECOLOGICAL VARIABILITY WITHOUT SPECIATION

A. A. Makhrov, I. N. Bolotov, V. M. Spitsyn, M. Yu. Gofarov, V. S. Artamonova

Presented by Academician of the RAS Yu.Yu. Dgebuadze July 30, 2018

Received August 1, 2018

Samples from 11 populations of the Arctic char of the North-European part of Russia belonging to the anadromous and resident forms and two samples from Lake Sobach'e (Taimyr) were studied. The nucleotide sequence of the mitochondrial *COI* gene was determined in 60 individuals. In the majority of populations, the same *COI* haplotype was found. In some populations of the resident chars, haplotypes differing from the widespread haplotype in a single nucleotide substitution were found. The obtained genetic data give no reason to distinguish the resident form of the Arctic char from lakes of Karelia and the Kola Peninsula as an independent species, *Salvelinus lepechini*. The adaptation of the Arctic char to the unstable environmental conditions is ensured primarily by its phenotypic plasticity.

Keywords: evolution, phenotypic plasticity, Arctic, post-glacial colonization, refugia, barcoding.