

УДК 597.553.2.591.9

ОБЫКНОВЕННАЯ МАЛОРОТАЯ КОРЮШКА *HYPOMESUS OLIDUS* (OSMERIDAE) – НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФАУНЫ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2019 г. А. П. Новоселов^{1, 2, *}, А. В. Кондаков^{2, 3}, М. Ю. Гофаров^{2, 3}, И. Н. Болотов^{2, 3}

¹Северный филиал Полярного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – СевПИНРО, Архангельск, Россия

²Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики РАН – ФИЦКИА, Архангельск, Россия

³Северный (Арктический) федеральный университет – САФУ, Архангельск, Россия

*E-mail: alexander.novoselov@rambler.ru

Поступила в редакцию 01.08.2017 г.

После доработки 03.08.2017 г.

Принята в печать 12.10.2017 г.

Приводятся данные об обнаружении многочисленной популяции малоротой колюшки *Hypomesus olidus* вне общепринятых границ естественного ареала – к западу от Уральских гор, на юго-востоке Баренцева моря. На основе молекулярно-генетического анализа гена *Cyt b* установлено, что европейские особи идентичны или близки к таковым из тихоокеанских популяций Камчатки. Это свидетельствует о значительных способностях вида к широкому расселению и его недавней (последледниковой) экспансии в Европу вдоль побережья Северного Ледовитого океана.

Ключевые слова: малоротая корюшка *Hypomesus olidus*, естественный ареал, филогеография, последледниковое расселение, Баренцево море.

DOI: 10.1134/S0042875219010090

Интерес к вопросу о распространении обыкновенной малоротой корюшки *Hypomesus olidus* и границах её естественного ареала возник в связи с формированием списка редких и малочисленных видов рыб, занесённых в Красную книгу Ненецкого автономного округа (Новоселов, 2006). В литературе было единственное упоминание о нахождении этого вида в бассейне р. Кара в материалах Карской экспедиции 1945–1946 гг. (Иванова, 1952). На этом основании она была внесена в региональный краснокнижный список с категорией 3 (R) как редкий вид – реликт межледникового периода (Кудерский, 1987) с естественно низкой численностью, обитающий на краю ареала (Новоселов, 2006).

Современные биогеографические модели показывают, что род *Hypomesus* возник в северо-западной части Тихого океана, а его ранняя диверсификация, скорее всего, происходила под влиянием сильных климатических перестроек в кайнозое (Ilves, Taylor, 2008). В границах естественного распространения обыкновенная малоротая корюшка населяет опреснённые участки Северного Ледовитого и северной части Тихого океанов. В водоёмах Дальнего Востока России она распространена в бассейнах рек от Алазеи до Камчатки, в речках Магаданской области, Приморья и зал. Петра Великого, в оз. Хасан и реках Сахалина (Дрягин, 1933; Берг, 1948; Клюканов, 1966; Черешнев и др., 1999, 2001; Дорофеева, 2010; Скурихина и др.,

2010, 2012; Skurikhina et al., 2013; Парин и др., 2014). Недавно резидентная популяция была обнаружена на о-ве Беринга, Командорские о-ва (Малютина др., 2017). В нижнем и среднем течении Амура образует жилую форму, не уходящую в море, жилые изолированные популяции отмечены также в озёрах. На юг ареал малоротой корюшки простирается по азиатскому побережью до севера Японии, Китая и п-ова Корея (Дорофеева, 2010). В западной части ареала, после его значительного пространственного разрыва (свыше 3000 км), была единично отмечена в пойменных озёрах бассейнов р. Кара на Полярном Урале (Иванова, 1952) и в р. Байдарата на Ямале (Богданов и др., 2004; Рыжановский, Богданов, 2013). Ареал вида в Северной Америке не столь обширен, здесь он встречается на западном побережье Аляски, в нижнем течении и дельте р. Маккензи, а также в водоёмах п-ова Тактояктук (Клюканов, 1970, 1975; Degraaf, 1986). Как и в случае с Евразией, в Северной Америке наблюдается протяжённый разрыв ареала (свыше 1000 км) между популяциями корюшки на западе Аляски и в дельте Маккензи (Degraaf, 1986).

Филогеография и филогенетическое положение дальневосточных популяций малоротой корюшки рассмотрены в серии статей, основанных на обширном материале, собранном из разных популяций от Камчатки до Сахалина и бассейна

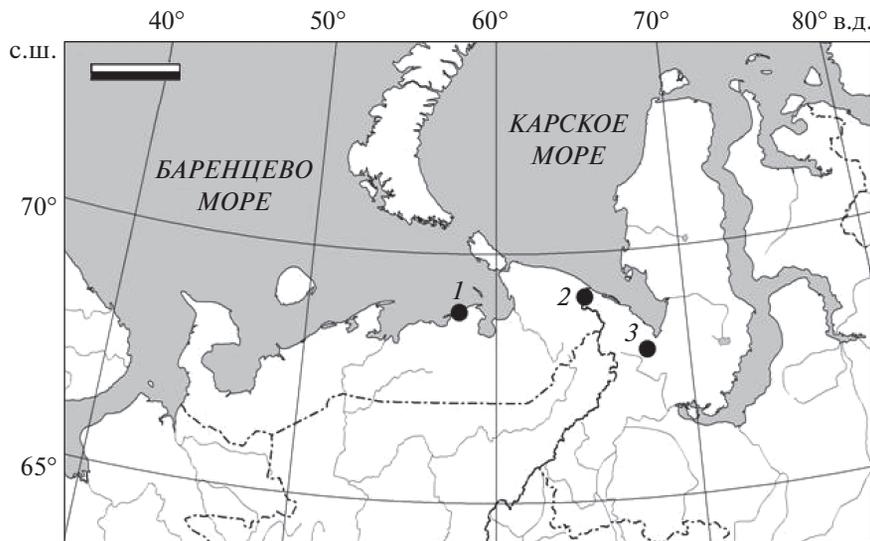


Рис. 1. Места находок (●) обыкновенной малоротой корюшки *Hypomesus olidus* в западной части ареала: 1 – Варандей, Большеземельская тундра, юго-восток Баренцева моря (наши данные); 2 – р. Кара, Полярный Урал, Карское море (Иванова, 1952); 3 – р. Байдарата, Ямал, Карское море (Богданов и др., 2004; Рыжановский, Богданов, 2013).

Амура (Скурихина и др., 2010, 2012; Skurikhina et al., 2013). В этих работах показано, что для *H. olidus* характерна сглаженная филогеографическая структура (дивергентные линии отсутствуют), что свидетельствует об интенсивных потоках генов между популяциями в прошлые периоды, когда палеогеографическая обстановка была благоприятной для расселения вида.

Вид имеет проходные, а также озёрно-речные и жилые озёрные формы (Дорофеева, 2010; Скурихина и др., 2010, 2012). Встречается в опреснённых участках морей, но большинство стад постоянно живут в пресной воде. Максимальная длина по Смитту (*FL*) малоротой корюшки в р. Анадырь составляет 22 см, но обычно до 12 см, на Колыме – 10.0–10.5 см (Черешнев, 1996; Дорофеева, 2010). Средняя длина экземпляров в 1947 г. в тундровом пресном озере близ Карской губы составляла 7.4 см, наибольшая – 9.1 см (Иванова, 1952). В пределах ареала вид имеет местное промысловое значение.

В 2016 г. в ходе экспедиционных работ в юго-восточной части Баренцева моря малоротая корюшка была обнаружена на разных участках Варандейской губы.

Цель работы – установить видовую принадлежность баренцевоморских особей и на основе молекулярно-генетического анализа выявить их филогенетическое положение относительно тихоокеанских популяций малоротой корюшки п-ова Камчатка.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Рыб отловили 10–30.08.2016 г. на разных участках Варандейской губы и в районе выхода к морю протоки оз. Песчанка-То на юго-востоке

Баренцева моря (рис. 1). Отлов проводили активными орудиями лова – мелкочейным тягловым неводом длиной 50 м с ячейей в крыльях и в кутке 20 и 5 мм.

Тотальную ДНК выделили из образцов ткани, взятых у 2 экз. малоротой корюшки (зафиксированных в 96%-ном этаноле), с использованием коммерческого набора реагентов NucleoSpin® Tissue Kit (“Macherey Nagel GmbH & Co. KG”, Германия). Мы использовали праймеры и условия амплификации гена цитохрома *b* (*Cyt b*) в соответствии с ранее опубликованной работой (Bohlen et al., 2006). Выбран тот же маркер, который был использован ранее в работах Скурихиной с соавторами (2010, 2012), это позволило провести сравнение наших данных с материалами, полученными при изучении тихоокеанских популяций. Выравнивание полученных нами и взятых из Генбанка нуклеотидных последовательностей гена *Cyt b* малоротой корюшки проведено в программе BioEdit ver. 7.2.5 (Hall, 1999) с применением алгоритма ClustalW (Thompson et al., 1994). Филогеографический анализ выполнен методом построения медианной сети гаплотипов на основе массива из 89 нуклеотидных последовательностей гена *Cyt b* длиной 1096 пар нуклеотидов с использованием программы Network ver. 4.6.1.3 (Bandelt et al., 1999).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В общей сложности за три притонения на двух участках Варандейской губы и в районе выхода к морю протоки оз. Песчанка-То на юго-востоке Баренцева моря поймано 128 экз. малоротой корюшки (рис. 2). Величина уловов свидетельствует



Рис. 2. Обыкновенная малоротая корюшка *Hypomesus olidus* из юго-восточной части Баренцева моря (фото Ю.С. Колосовой). Масштаб: 1 см.

о том, что в районе Варандея обитает многочисленная популяция этого вида.

Ранее наиболее западная популяция была обнаружена в оз. Круглое бассейна р. Кара (Иванова, 1952). Кроме того, малоротая корюшка была встречена в пробе из желудка щуки *Esox lucius*, выловленной в пойменном озере в низовьях р. Байдарата (Богданов и др., 2004; Рыжановский, Богданов, 2013), сравнительно недалеко от р. Кара (рис. 1). Видимо, данные о встречах в озёрах Ямала без конкретной географической привязки (Дорофеева, 2010) основаны на этой находке. Учитывая, что реки Кара и Байдарата впадают в Карское море, наша находка *H. olidus* вблизи Варандея — первое достоверное свидетельство об обитании вида к западу от Уральских гор. Таким образом, малоротая корюшка может рассматриваться как новый вид для фауны Баренцева моря.

Молекулярно-генетический анализ показал, что две особи корюшки из Варандея имеют разные гаплотипы гена *Cyt b* (рис. 3; таблица). Первый из них (Нар01) — наиболее часто встречающийся гаплотип в популяции оз. Азабачье (Камчатка), где на его долю приходится 60% исследованных особей (таблица) (Скурихина и др., 2010, 2012). Второй гаплотип из европейской популяции (Нар02), хотя и является уникальным, также принадлежит к группе близкородственных гаплотипов, выявленных на Камчатке (рис. 3). Географическая дистанция между популяциями Камчатки и северо-востока Европы составляет около 5000 км. Таким образом, новые данные свидетельствуют о значительных способностях вида к дальнему расселению и его недавней (последледниковой) экспансии в Европу вдоль побережья Северного Ледовитого океана. Можно предполагать, что другие популяции малоротой корюшки, обитающие в арктических реках Евразии, также являются выходцами с крайнего северо-востока континента и будут генетически близки камчатским особям, хотя эта гипотеза требует проверки с привлечением дополнительных материалов.

Предположение о том, что западные популяции малоротой корюшки могли пережить оледене-

ние в каком-то местном рефугиуме, объясняющее таким образом огромный разрыв ареала между северо-востоком Азии и Полярным Уралом (Degraaf, 1986; Кудерский, 1987), не подтверждается нашими данными. Если бы популяция корюшки сохранялась здесь длительное время в древнем доледниковом рефугиуме, то её особи имели бы уникальные гаплотипы мтДНК, значительно отличающиеся от таковых в других регионах. Однако мы выявили, что европейские гаплотипы идентичны или близки к камчатским, что позволяет говорить о послеледниковом расселении. С другой стороны, наши выводы согласуются с представлениями о том, что заселение пресных вод Европы происходило из нескольких ледниковых рефугиумов, в том числе и из рефугиума на северо-востоке Азии (Махров, Болотов, 2006). Ранее некоторые исследователи предполагали, что ареал малоротой корюшки может отражать расселение из Берингийского рефугиума (Degraaf, 1986), что в целом подтверждается молеку-

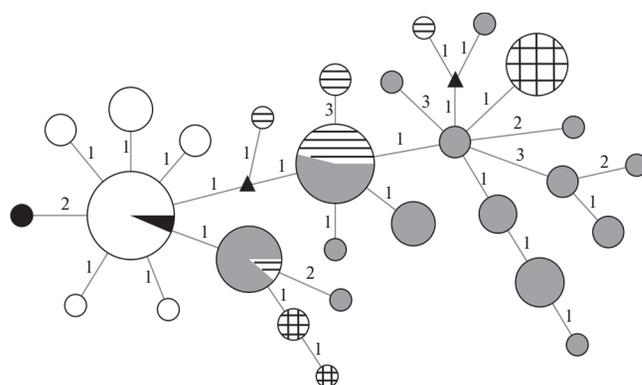


Рис. 3. Медианная сеть гаплотипов гена *Cyt b* обыкновенной малоротой корюшки *Hypomesus olidus*: (■) — Ненецкий автономный округ (Варандей), (□) — Камчатка, (▨) — Магаданская область, (▣) — Сахалин, (⊕) — Приморье; (▲) — гипотетические анцестральные гаплотипы; значения у ветвей — число нуклеотидных замен между гаплотипами; величина круга пропорциональна числу проанализированных особей. Исходные данные представлены в таблице.

Встречаемость гаплотипов гена *Cyt b* в разных популяциях обыкновенной малоротой корюшки *Hypomesus olidus* на территории России

Район сбора	п, экз.	Номера сиквенсов в Генбанке	Гаплотипы и их встречаемость (число особей, экз.)	Источник информации
Ненецкий автономный округ, Варандейская губа	2	MF448544–MF448545	Нар01 (1) , Нар02 (1)	Наши данные
Приморский край, Тернейский район, р. Самарга	8	HQ115264–HQ115271	Нар03 (6), Нар04 (2)	Скурихина и др., 2012
Сахалинская область, р. Погиби	15	HQ115249–HQ115263	Нар03 (7), Нар05 (4), Нар06 (1), Нар07 (1), Нар08 (1), Нар09 (1)	То же
Сахалинская область, Набильский залив	9	HQ115240–HQ115248	Нар07 (2), Нар08 (1), Нар09 (1), Нар10 (1), Нар11 (2), Нар12 (1), Нар13 (1)	»
Сахалинская область, устье р. Канделава, оз. Карасевое	16	HQ115224–HQ115239	Нар07 (5), Нар09 (1), Нар14 (1), Нар15 (1), Нар16 (5), Нар17 (2), Нар18 (1)	»
Магаданская область, оз. Глухое	11	HQ115212–HQ115221, HQ115223	Нар19 (8), Нар20 (2), Нар21 (1)	»
Камчатский край, оз. Азабачье	25	HQ115190–HQ115211, FJ010869–FJ010871	Нар01 (15) , Нар22 (4), Нар23 (2), Нар24 (2), Нар25 (1), Нар26 (1)	Скурихина и др., 2010, 2012
Приморский край, р. Амур	3	HQ115187–HQ115189	Нар07 (1), Нар27 (1), Нар28 (1)	Скурихина и др., 2012

Примечание. Полужирным шрифтом выделен гаплотип Нар01, обнаруженный на севере Европы и на Камчатке.

лярными данными. Кроме того, полученные нами результаты соответствуют выводам о сглаженной внутривидовой филогеографической структуре *H. olidus* из-за интенсивных потоков генов между популяциями в прошлом, сделанным на примере Дальнего Востока (Скурихина и др., 2010, 2012; Skurikhina et al., 2013).

Тем не менее, протяжённые разрывы ареала в Евразии и Северной Америке – по-прежнему загадочное явление, поскольку при послеледниковом расселении вдоль побережий вид должен был сформировать сплошной ареал от Аляски до дельты Маккензи (Degraaf, 1986) и от Чукотки до юго-запада Берингова моря. В первом приближении разрывы могут быть связаны с какими-то экологическими причинами (неподходящие местообитания) или же с недостаточной изученностью многих бассейнов (арктические регионы труднодоступны, мелкаячейные орудия лова применяются редко). Этот вопрос требует дальнейших детальных исследований.

Наши результаты в целом подтверждают ранее высказанное предположение (Дорофеева, 2010) о том, что выделение сахалинского и колымского подвидов малоротой корюшки, основанное на немногих морфолого-анатомических и размерных признаках (Таранец, 1937), не имеет достаточных оснований. В частности, на медианной сети гаплотипов (рис. 3) не выделяются обособленные филогеографические группы, соответствующие конкретным регионам, что свидетельствует об отсутствии географической и репродуктивной изоляции между популяциями вида.

Соответственно, подвиды *H. olidus bergi* Taranetz, 1937 и *H. olidus drjagini* Taranetz, 1937 следует считать младшими субъективными синонимами таксона *H. olidus* (Pallas, 1814). Сомнения в статусе этих форм высказывались довольно давно (Hamada, 1961). В целом малоротая корюшка отличается высокой внутривидовой морфологической изменчивостью, особенно при сравнении популяций, обитающих в контрастных условиях среды (Романов, 2017), несмотря на низкий уровень генетической дивергенции между ними (Скурихина и др., 2010, 2012; Skurikhina et al., 2013).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Малоротая корюшка имеет обширный ареал в пределах Дальнего Востока России от р. Алазея на севере до р. Туманная на юге. Наиболее западные изоляты вида отмечены в бассейнах рек Кара и Байдарата, впадающих в Карское море. Однако мы обнаружили многочисленную популяцию малоротой корюшки к западу от Уральских гор, в районе Варандея на юго-востоке Баренцева моря. Видовая идентификация собранных особей подтверждена молекулярно-генетическим методом на основе гена *Cyt b*. При этом европейские особи по данному генетическому маркеру идентичны или близки к таковым из популяций Камчатки (дистанция около 5000 км), что свидетельствует о значительных способностях вида к дальнему расселению и его недавней (послеледниковой) экспансии в Европу вдоль побережья Северного Ледовитого океана. Полученные результаты подтверждают представления о том, что заселение

пресных вод Европы могло происходить из нескольких ледниковых рефугиумов (Махров, Болотов, 2006), а также расширяют современные представления о распространении вида в западной части ареала и происхождении западных (европейских) популяций.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне признательны А.А. Махрову (ИПЭЭ РАН) за ценные советы и неоценимую помощь при работе с литературой при подготовке рукописи.

Исследования выполнены при поддержке программы ФАНО (проект №0410-2014-0028), Министерства образования и науки (проект № 6.2343.2017/ПЧ) и РФФИ (гранты № 16-05-00854, 17-45-290066).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 468 с.
- Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Гаврилов А.Л. и др. 2004. Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 167 с.
- Дорофеева Е.А. 2010. *Hypomesus olidus* (Pallas, 1814) — обыкновенная малоротая корюшка // Рыбы в заповедниках России. Т. 1. Пресноводные рыбы / Под редакцией Решетникова Ю.С. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 310—313.
- Дрягин П.А. 1933. Рыбные ресурсы Якутии // Тр. Совета по изучению производит. сил АН СССР. № 5. С. 1—94.
- Иванова Е.И. 1952. О нахождении малоротой корюшки на Европейском Севере // Тр. ВГБО. № 4. С. 252—259.
- Клюканов В.А. 1966. Новые данные о распространении малоротых корюшек в водах СССР // Докл. АН СССР. Т. 166. № 4. С. 990—991.
- Клюканов В.А. 1970. Морфологические основы систематики корюшек рода *Hypomesus* (Osmeridae) // Зоол. журн. Т. 49. № 10. С. 1534—1541.
- Клюканов В.А. 1975. Систематика и родственные отношения корюшек родов *Osmerus* и *Hypomesus* (Osmeridae) и их расселение // Там же. Т. 54. № 4. С. 590—595.
- Кудерский Л.А. 1987. Пути формирования северных элементов ихтиофауны Севера Европейской территории СССР // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 258. Проблемы теории и практики рыбохозяйственной науки. С. 102—121.
- Малютина А.М., Пичугин М.Ю., Поляков М.П., Кузицин К.В. 2017. Малоротая корюшка *Hypomesus olidus* — новый вид в ихтиофауне Командорских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 1. С. 49—58.
- Махров А.А., Болотов И.Н. 2006. Пути расселения и видовая принадлежность пресноводных животных севера Европы (обзор молекулярно-генетических исследований) // Генетика. Т. 42. № 10. С. 1319—1334.
- Новоселов А.П. 2006. Малоротая корюшка *Hypomesus olidus* (Pallas, 1814) // Красная книга Ненецкого автономного округа. Нарьян-Мар: Изд-во ГУП НАО НИ-АЦ. С. 287—288.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 733 с.
- Романов Н.С. 2017. Морфологическая изменчивость обыкновенной малоротой корюшки *Hypomesus olidus* (Osmeridae) из некоторых водоёмов Дальнего Востока // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 1. С. 15—23.
- Рыжановский В.Н., Богданов В.Д. 2013. Каталог позвоночных животных горно-равнинной страны Урал: аннотированный список и региональное распределение. Екатеринбург: Изд-во ИЭРиЖ УрО РАН, 172 с.
- Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д., Олейник А.Г., Ковпак Н.Е. 2010. Анализ филогенетических отношений корюшковых рыб (Osmeridae) по данным изменчивости гена цитохрома *b* // Генетика. Т. 46. № 1. С. 79—91.
- Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д., Железнова К.О., Ковалев М.Ю. 2012. Анализ изменчивости митохондриальной ДНК обыкновенной малоротой корюшки *Hypomesus olidus* (Osmeridae) // Там же. Т. 48. № 7. С. 844—854.
- Таранец А. Я. 1937. Материалы к познанию ихтиофауны советского Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 12. С. 5—50.
- Черешнев И.А. 1996. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 197 с.
- Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б. 1999. О распространении малоротых корюшек рода *Hypomesus* (Osmeridae) в северной части Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 4. С. 486—491.
- Черешнев И.А., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2001. К систематике малоротых корюшек рода *Hypomesus* (Osmeridae) залива Петра Великого Японского моря // Биология моря. Т. 27. № 5. С. 340—346.
- Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. V. 16. № 1. P. 37—48.
- Bohlen J., Šlechtová V., Bogutskaya N., Freyhof J. 2006. Across Siberia and over Europe: phylogenetic relationships of the freshwater fish genus *Rhodeus* in Europe and the phylogenetic position of *R. sericeus* from the River Amur // Mol. Phylog. Evol. V. 40. № 3. P. 856—865.
- Degraaf D.A. 1986. Aspects of the life history of the pond smelt (*Hypomesus olidus*) in the Yukon and Northwest Territories // Arctic. V. 39. № 3. P. 260—263.
- Hall T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucleic Acids Symposium Series. V. 41. P. 95—98.
- Hamada K. 1961. Taxonomic and ecological studies of genus *Hypomesus* of Japan // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 9. № 1. P. 1—56.
- Ives K.L., Taylor E.B. 2008. Evolutionary and biogeographical patterns within the smelt genus *Hypomesus* in the North Pacific Ocean // J. Biogeography. V. 35. № 1. P. 48—64.
- Skurikhina L.A., Kухлевский А.Д., Ковпак Н.Е. 2013. Relationships of osmerid fishes (Osmeridae) of Russia: divergence of nucleotide sequences of mitochondrial and nuclear genes // Genes Genom. V. 35. № 4. P. 529—539.
- Thompson J.D., Higgins D.G., Gibson T.J. 1994. Clustal W — Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice // Nucleic Acids Res. V. 22. P. 4673—4680.