

УДК 574.32;597.552.51

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОТНОШЕНИЯ БЕЛОГО ГОЛЬЦА И МАЛЬМЫ *SALVELINUS MALMA* COMPLEX (SALMONIDAE) НИЗОВИЙ РЕКИ КАМЧАТКА

© 2021 г. Е. В. Есин^{1,2,3,*}, Н. О. Мельник¹, Е. С. Бочарова⁴, Г. Н. Маркевич³

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

²Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва, Россия

³Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник, Елизово, Камчатский край, Россия

⁴Институт биологии развития РАН – ИБР РАН, Москва, Россия

*E-mail: evgesin@gmail.com

Поступила в редакцию 02.11.2020 г.

После доработки 23.11.2020 г.

Принята к публикации 27.11.2020 г.

В притоках р. Камчатка обнаружены нерестилища эндемичного белого гольца и симпатрично обитающей с ним мальмы *Salvelinus malma* complex. Подтверждена частичная репродуктивная изоляция двух групп, выявлены экологические механизмы, способствующие их расхождению по разным речным нерестилищам.

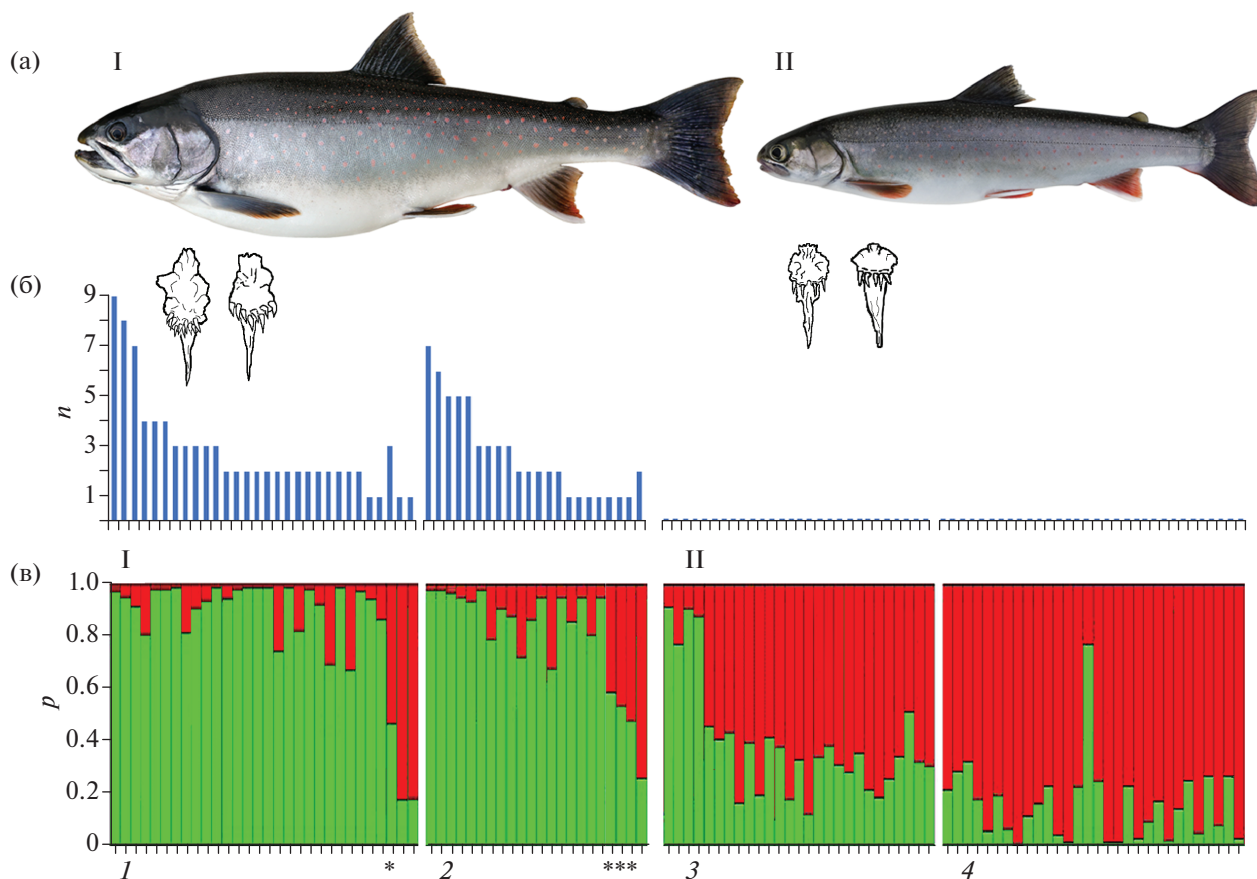
Ключевые слова: белый голец, мальма, *Salvelinus malma* complex, адаптивная радиация, микросателлитные локусы, репродуктивные барьеры, р. Камчатка.

DOI: 10.31857/S0042875221050064

Адаптивная радиация речных рыб на основе пищевой специализации и прогрессирующей асортативности скрещивания неоднократно показана в тропических экосистемах, приуроченных к участкам врезанных русел доголоценового возраста (Feulner et al., 2009; Schwarzer et al., 2011; Levin et al., 2020). В реках высоких широт, русловая сеть которых окончательно оформилась после ледникового периода, диверсификации с разделением лимитированных ресурсов препятствует градуальное изменение условий среды внутри речного континуума и, соответственно, отсутствие выраженных границ между экологическими нишами. Единственный известный нам пример экологической диверсификации в открытых речных системах высоких широт – комплекс симпатрических гольцов филогенетической линии *Salvelinus malma* complex (Salmonidae) из бассейна р. Камчатка. В среднем течении этой реки вместе с проходной мальмой обитает бентосоядный голец, нерестящийся в ключах (Савваитова и др., 1992), и рыбающий “каменный” голец, нерестящийся в специфических условиях в зоне еловой тайги (Melnik et al., 2020). В нижнем течении в составе комплекса выделяются две речные группы – крупного рыбающего гольца и более тугорослого бентофага. Хищник питается в реке мелкими рыбами, создающими скопления во время нерестовых и кормовых ми-

граций (Маховенко, 1972; Савваитова и др., 1992). На основе морфологической специфики эту группу включили в состав узкоэндемичного вида *S. albus* (Глубоковский, 1977). Достоверные различия по аллельным частотам микросателлитных локусов ДНК (Салменкова и др., 2009), по группам крови (Васильев, Савваитова, 1972), числу и локализации ядрышкообразующих районов хромосом (Фролов, 2001) позволяют предположить наследственный характер различий между бентосоядным и хищным гольцами. С другой стороны, отсутствие аллозимных различий (Осинов, 2001) и общий набор гаплотипов митохондриальной ДНК (Олейник и др., 2010) указывают на их близкое родство и недавнюю дивергенцию. Мы предполагаем, что хищный белый голец (БГ) обособился от предка бентосоядной мальмы (МА) непосредственно в бассейне р. Камчатка.

О биологии размножения БГ до недавнего времени было известно мало. Предположения о растянутом характере его нереста (Глубоковский, 1977) во множестве притоков разного размера (Черешнев и др., 2002) не объясняют механизм его репродуктивной изоляции от МА. Анализ генетической подразделённости групп был выполнен без указания критериев их классификации в смешанных уловах (Салменкова и др., 2009). Мы впервые обнаружили нерестилище БГ, верифицировали ре-



Идентификация белого гольца (I) и мальмы (II) *Salvelinus malma* complex: а – внешний вид особей и их сошников из основного русла р. Камчатка; б – число плероцеркоид *Diphyllbothrium* spp. (n) на стенке желудка каждой из особей; в – гистограмма генетического смешения выборок (в программе STRUCTURE) для $K = 2$ (каждая особь представлена вертикальным столбцом, разделённым на цветные сегменты в соответствии с вероятностью (p) членства в одном из двух кластеров; * потенциальные гибриды). Выборки: 1 – белый голец из р. Радуга, 2 – белый голец из основного русла, 3 – мальма из основного русла, 4 – мальма из р. Пономарская.

продуктивную изоляцию групп путём анализа полиморфизма микросателлитной ДНК и оценили экологические факторы, способствующие асортративному скрещиванию и формированию экологических презиготических барьеров.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Взрослых рыб с гонадами IV–V стадии зрелости (суммарно 111 экз.) отловили спиннингами и жаберными сетями в августе–октябре 2019 г. на нерестилище в р. Радуга ($56^{\circ}33'26''$ с.ш. $161^{\circ}51'17''$ в.д.), в основном русле р. Камчатка ($56^{\circ}13'48''$ с.ш. $162^{\circ}7'8''$ в.д.) и на нерестилище в р. Пономарская ($56^{\circ}11'58''$ с.ш. $161^{\circ}45'59''$ в.д.). У всех производителей измерили длину по Смитту (FL) и массу. На месте провели идентификацию: БГ отличали по V-образному ряду (или “грозди”) зубов на сошнике и наличию плероцеркоид *Diphyllbothrium* spp. в стенке желудка, МА – по прямому ряду редких зубов на сошнике и отсутствию паразита (рису-

нок, а, б). Промежуточный вариант строения сошника у зрелых особей не встречался. Производители, идентифицированные как БГ, присутствовали в уловах р. Радуга и основного русла (30 и 22 экз.), МА – в основном русле и в р. Пономарская (29 и 30 экз.).

Наличие репродуктивной изоляции между группами (выборками) проверили по полиморфизму микросателлитной ДНК. Для этого из фрагментов плавников выделили ДНК и амплифицировали локусы *Smm10*, *Smm21*, *Smm22*, *Smm24* (вместо *Smm5*), *Ssosl456*, *Ogo1a*, *Ssa197* и *Omy301* по протоколу, предложенному ранее (Салменкова и др., 2009), дополнив панель локусами *Sco204*, *Sco205* и *Sco218* (Dehaan, Ardren, 2005). Продукты амплификации разделили капиллярным электрофорезом, длины аллелей определили в программе GeneMapper v. 5. Все проанализированные локусы оказались полиморфными; обеднение гетерозиготности относительно ожидаемой по Харди–Вайнбергу не было достоверным (χ^2 -тесты в

Индексы генетического разнообразия белого гольца и мальмы *Salvelinus malma* complex из нижнего течения р. Камчатка по 11 микросателлитным локусам

Выборка	<i>n</i> , экз.	N_a	N_e	<i>I</i>	R_s	H_o	H_e
Белый голец:							
– основное русло	23	12.22	8.11	1.826	10.431	0.673	0.695
– р. Радуга	28	12.97	8.55	1.833	11.341	0.663	0.686
Мальма:							
– основное русло	28	14.44	9.46	1.945	12.731	0.690	0.710
– р. Пономарская	29	13.37	8.82	1.914	11.992	0.691	0.699

Примечание. *n* – объём выборки, N_a – число разных аллелей, N_e – число эффективных аллелей, *I* – индекс Шеннона, R_s – аллельное богатство, H_o и H_e – наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность; даны показатели для рыб, классификация которых подтверждена моделью генетического смешения в STRUCTURE.

FSTAT v. 2.9, $p > 0.05$) ни в одном из локусов одновременно в выборках БГ и МА (Приложение 1).

После проверки на наличие нуль-аллелей в MicroChecker v. 2.2 (во всех случаях $p > 0.05$), а также неравновесного сцепления локусов в GENEPOP v. 4.7 (во всех случаях $p < 0.05$) оценили наиболее вероятное число генетических кластеров от одного до семи. Использовали два информационных критерия: BIC, рассчитанный в R adegenet, функция *find.cluster* (Jombart et al., 2010), и ΔK из Structure Harvest (Evanno et al., 2005). В первом случае применили модель кластеризации *k*-средних с последующей редукцией дисперсии методом главных компонент (программные предустановки по умолчанию). Во втором случае принадлежность особей к одному из кластеров смоделировали в STRUCTURE v. 2.3 (программные предустановки по умолчанию, 15/50 тыс. burn-in итераций/МС повторностей, по 6 реплик на кластер) (Pritchard et al., 2000). Возможный уровень гибридизации кластеров оценили по вероятностному критерию *q* (Anderson, Thompson, 2002). Величину межвыборочной дифференциации оценили по коэффициенту генетической подразделённости (F_{ST}) с поправкой Бенферрони в Arlequin v. 3.5. Дополнительно для оценки генетической структуры применили метод многомерного шкалирования (PCoA) на основе матрицы индивидуальных кодоминантных генотипических дистанций, полученных в GenAlEx v. 6.5. Статистические показатели генетического разнообразия рассчитали в GenAlEx (N_a , N_e , *I*) и FSTAT v. 2.9 (R_s , H_o и H_e).

В процессе обловов в притоках наблюдали нерест голецов от момента образования первых пар до миграции отнерестившихся производителей вниз по течению. В местах размножения в течение недели пика нереста шесть раз в сутки измеряли температуру воды (тестер HI98130 Hanna Inst.). Над 25 нерестовыми гнёздами в обоих притоках измеряли скорость течения в придонном слое воды вертушкой ИСП-1 (“Гидрометрприбор”).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Оценка наиболее вероятного числа генетических кластеров в объединённой выборке голецов показала BIC = 235.1 (оптимальное число PC корней = 22) для двух кластеров и BIC > 237.1 (>30 корней) для трёх и более кластеров; $\Delta K = 12.6$ (дисперсия $\ln p \pm 5.1$) для двух кластеров и $\Delta K < 3.8$ (дисперсия $\ln p > 45.9$) для трёх и более кластеров (Приложение 2). Статистически обоснованные альтернативные кластеры включили рыб, определённых как БГ или как МА, с ошибкой классификации 11.5% (БГ – $p = 0.0233$, МА – $p = 0.0295$). Согласно генетическим данным, в основном русле по фенотипу были ошибочно определены пять рыб из 51, в р. Радуга – две из 30, в р. Пономарская – одна из 30. Среди рыб с фенотипом БГ четыре были потенциальными гибридами с МА (рисунок, в). В пространстве двух первых координатных корней перекрытие областей БГ и МА составило 45%, при исключении ошибочно определённых особей – 15% (Приложение 3). При моделировании генетического смешения для $K = 3$ и $K = 4$ ошибка классификации возрастала до соответственно 19 и 37% (Приложение 4). Различия по аллельным частотам микросателлитных локусов между БГ и МА оказались достоверными, $F_{ST} = 0.024$ $p = 0.0159$. Между выборками БГ из двух локальностей $F_{ST} = 0.001$, между выборками МА $F_{ST} = 0.003$. Таким образом, в верхнем течении р. Радуга нерестился БГ (возможно, с минимальной примесью МА), в р. Пономарская – МА.

БГ из основного русла и с нерестилища оказался генетически однороднее, чем МА, однако значительного обеднения аллельного разнообразия у него не обнаружено (таблица). Число уникальных аллелей у БГ несколько выше, чем у МА (3.27 ± 0.865 против 2.73 ± 0.954).

Нерест БГ проходил на тальвеге горного русла шириной 20–30 м в высотном диапазоне 180–190 м над уровнем моря. Вероятно, сюда же поднялись производители из основного русла, где нерест лососёвых никогда не отмечали. Размножение на-

чалось в первых числах сентября, достигло пика через неделю и закончилось к октябрю. Производители *FL* 33–73 (54.8 ± 1.12) см и массой $0.4–3.3$ (1.73 ± 0.007) кг строили гнёзда из галечно-валунистого субстрата на мощном потоке со средней скоростью 1.8 ± 0.31 ($1.5–2.0$) м/с. Нерестилище населяла разновозрастная молодь гольца, но оседлых карликовых самцов поймано не было. Размножение по времени совпало с интенсивным осенним снижением температуры воды: в период 7–14 сентября она упала с 7 до 4°C (в среднем составляла 5.1°C).

Нерест МА проходил в мелководных рукавах горного ручья в высотном диапазоне 60–70 м над уровнем моря. Размножение длилось со второй половины сентября по конец октября с пиком в конце сентября–начале октября. Размеры производителей составляли 21–39 (26.3 ± 0.92) см и $0.1–0.6$ (0.18 ± 0.001) кг, что достоверно меньше размеров БГ (*t*-тесты: $p < 0.001$). В нересте МА принимали участие карликовые самцы *FL* 14–20 см и массой 30–85 г. Гнёзда они сооружали на гравийно-галечном субстрате при средней скорости течения 0.55 ± 0.12 ($0.4–1.1$) м/с. Температура воды в зоне нереста к концу сентября снизилась до 3–5°C (в среднем 3.6°C). Сходные условия нереста МА были показаны для других рек Камчатки (Melnik et al., 2020).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявленные различия условий размножения рыбоядного БГ и бентосоядной МА объясняют ограничение потока генов между ними в притоках нижнего течения р. Камчатка. Репродуктивный барьер создаётся в результате расхождения двух форм по срокам и местам нереста. Значимые демографические события, маркируемые сниженным генетическим разнообразием и дефицитом (избытком) гетерозигот в одной из симпатрических групп (Castric et al., 2002), в течение последних тысяч лет в системе популяций БГ–МА не прослеживаются. По всей видимости, мелкая жилая МА созревает осенью позже БГ, она не способна долго удерживаться на потоке в зоне нереста БГ и конкурировать с его крупными и, соответственно, более агрессивными производителями, занимая нерестовые участки с более медленным течением. В случаях контакта производителей асортативность может достигаться теми же механизмами, что и в паре *Oncorhynchus tshawytscha*–*O. gorbuscha*, где первая вытесняет вторую на периферию перекатов (Леман, 2003).

На обследованном нами нерестилище МА встречались в основном жилые рыбы, так как анадромные особи из уловов в устье реки значительно крупнее – в среднем *FL* 40 (до 70) см и 1.2 (до 4.5) кг (Черешнев и др., 2002; наши данные). Вероятно, ограниченная гибридизация БГ и МА

объясняется единичным заходом крупных производителей проходной МА в р. Радуга. Основные нерестилища проходной МА в бассейне р. Камчатка известны из среднего–верхнего течения, куда БГ не поднимается (Глубоковский, 1977; Савваитова и др., 1992). При этом для проходной МА показан выраженный хоминг (Sandstrom, Harwood, 2002; Bond et al., 2014), что, вероятно, и определяет частичную репродуктивную изоляцию групп.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Е.А. Шевлякову (ТИНРО) и Е.С. Фадееву (КамчатНИРО) за помощь в организации экспедиции.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 18-04-00240.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев В.П., Савваитова К.А. 1972. Иммунологический анализ арктического гольца // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 6. С. 19–22.
- Глубоковский М.К. 1977. *Salvelinus albus* sp. n. из бассейна реки Камчатка // Биология моря. Т. 4. С. 48–56.
- Леман В.Н. 2003. Экологическая и видовая специфика нерестилищ тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* на Камчатке // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. С. 12–34.
- Маховенко Т.Е. 1972. Об особенностях паразитофауны различных форм гольца *Salvelinus alpinus* (L.) Камчатки // Паразитология. Т. 6. № 4. С. 369–375.
- Олейник А.Г., Скурихина Л.А., Брыков В.А. 2010. Генетическая дифференциация митохондриальной ДНК белого гольца *Salvelinus albus* и северной мальмы *Salvelinus malma malma* // Генетика. Т. 46. № 3. С. 389–400.
- Осинов А.Г. 2001. Эволюционные взаимоотношения между основными таксонами *Salvelinus alpinus*–*Salvelinus malma* complex: результаты сравнительного анализа аллозимных данных разных авторов // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 2. С. 167–183.
- Савваитова К.А., Пичугин М.Ю., Груздева М.А., Максимов В.А. 1992. К проблеме формообразования у пресноводных гольцов рода *Salvelinus* из бассейна реки Камчатка // Там же. Т. 32. Вып. 6. С. 33–40.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Афанасьев К.И. и др. 2009. Генетическая дивергенция популяций белого гольца *Salvelinus albus*, северной и южной форм мальмы *S. malma* (Salmonidae) по микросателлитным локусам ДНК // Там же. Т. 49. № 6. С. 752–762.
- Фролов С.В. 2001. Кариологические различия северной мальмы *Salvelinus malma malma* и белого гольца *Salvelinus albus* из бассейна реки Камчатки // Генетика. Т. 37. № 3. С. 350–357.
<https://doi.org/10.1023/A:1009009126962>

- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Белый голец – *Salvelinus albus* Glubokovsky, 1997 // Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. С. 332–339.
- Anderson E.C., Thompson E.A. 2002. A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data // *Genetics*. V. 160. № 3. P. 1217–1229.
- Bond M.H., Crane P.A., Larson W.A., Quinn T.P. 2014. Is isolation by adaptation driving genetic divergence among proximate Dolly Varden char populations? // *Ecol. Evol.* V. 4. № 12. P. 2515–2532.
<https://doi.org/10.1002/ece3.1113>
- Castric V., Bernatchez L., Belkhir K., Bonhomme F. 2002. Heterozygote deficiencies in small lacustrine populations of Brook charr *Salvelinus fontinalis* Mitchell (Pisces, Salmonidae): a test of alternative hypotheses // *Heredity*. V. 89. P. 27–35.
<https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800089>
- DeHaan P.W., Ardren W.R. 2005. Characterization of 20 highly variable tetranucleotide microsatellite loci for bull trout (*Salvelinus confluentus*) and cross-amplification in other *Salvelinus* species // *Mol. Ecol. Notes*. V. 5. P. 582–585.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.00997.x>
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // *Mol. Ecol.* V. 14. № 8. P. 2611–2620.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Feulner P.G., Plath M., Engelmann J. et al. 2009. Electrifying love: Electric fish use species-specific discharge for mate recognition // *Biol. Lett.* V. 5. № 2. P. 225–228.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0566>
- Jombart T., Devillard S., Balloux F. 2010. Discriminant analysis of principal components: A new method for the analysis of genetically structured populations // *BMC Genet.* V. 11. № 94. P. 1–15.
<https://doi.org/10.1186/1471-2156-11-94>
- Levin B.A., Simonov E., Dgebuadze Yu.Y. et al. 2020. In the rivers: Multiple adaptive radiations of cyprinid fishes (*Labeobarbus*) in Ethiopian Highlands // *Sci. Rept.* V. 10. № 1. Article e7192.
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-64350-4>
- Melnik N.O., Markevich G.N., Taylor E.B. et al. 2020. Evidence for divergence between sympatric stone charr and Dolly Varden along unique environmental gradients in Kamchatka // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* V. 58. P. 1135–1150.
<https://doi.org/10.1111/jzs.12367>
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics*. V. 155. P. 945–959.
- Sandstrom S.J., Harwood L.A. 2002. Studies of anadromous Dolly Varden (*Salvelinus malma*) (W.) of the Big Fish River, NT, Canada, 1972–1994 // *Can. Man. Rept. Fish. Aquat. Sci.* 31 p.
<https://doi.org/10.13140/RG.2.1.3542.4883>
- Schwarzer J., Misof B., Ifuta S.N., Schliewen U.K. 2011. Time and origin of cichlid colonization of the lower Congo rapids // *PLoS ONE*. V. 6. № 7. Article e22380.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022380>