

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КОРЮШКОВЫХ РЫБ РОДА *OSMERUS* (OSMERIDAE, SALMONIFORMES) НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ РОССИИ

Д. С. СЕНДЕК¹, И. И. СТУДЕНОВ², В. С. ШЕРСТКОВ², А. П. НОВОСЕЛОВ², А. Ф. КОНОВАЛОВ³

¹ ГосНИОРХ, Санкт-Петербург, Россия

² СевПИИРО, Архангельск, Россия

³ Вологодское отделение ГосНИОРХ, Вологда, Россия

С целью изучения межвидовых и внутривидовых связей корюшковых рыб, обитающих на Европейском Севере России, методом аллозимного электрофореза проанализировано одиннадцать выборок из естественных популяций Европейской корюшки, *Osmerus eperlanus* и азиатской корюшки, *Osmerus mordax dentex*, относящихся к бассейнам Балтийского, Каспийского, Белого и Баренцева морей. Незначительная генетическая дифференциация популяций в пределах каждого из двух видов предполагает постледниковое проникновение азиатской корюшки в бассейны Баренцева и Белого морей, а также относящееся к тому же времени начало дифференциации Европейской корюшки на анадромные и пресноводные экотипы. Показано, что, по крайней мере, в некоторых локальностях (дельтовая часть р. Печоры) азиатская и Европейская корюшки могут обитать симпатрически. Низкая внутривидовая генетическая изменчивость Европейской корюшки оз. Белого и р. Луги объясняется значительными колебаниями численности первой популяции и недавним формированием второй. По-видимому, подразделение азиатской корюшки на нормальную и карликовую формы, подобную сетку Европейской корюшки, нельзя считать обоснованным. Несмотря на значительное морфологическое сходство *Osmerus eperlanus* и *Osmerus mordax dentex*, существенный уровень генетической дивергенции между исследованными видами корюшек подтверждает справедливость тезиса о давней дивергенции двух таксонов, время обособления которых друг от друга исчисляется миллионами лет.

D. S. SENDECK, I. I. STUDYUNOV, V. S. SHERSTKOV, A. P. NOVOSYOLOV, A. F. KONOVALOV. GENETIC DIFFERENTIATION OF GENUS *OSMERUS* FISHES (OSMERIDAE, SALMONIFORMES) IN THE EUROPEAN NORTH OF RUSSIA

Intra- and interspecies affiliations between osmerids in the European North of Russia were investigated by allozyme electrophoresis of 11 samples from natural populations of the European smelt, *Osmerus eperlanus* and the rainbow smelt, *Osmerus mordax dentex*, inhabiting the Baltic, White and Barents Sea watersheds. The slight genetic differentiation of populations within each of the two species indicates the postglacial immigration of the rainbow smelt into the Barents and White Sea watersheds, as well as a simultaneous onset of the European smelt differentiation into anadromous and land-locked ecotypes. It is demonstrated that in some areas at least (Pechora river delta), the rainbow and European smelt may be sympatric. The low intrapopulation genetic variability of the European smelt in Lake Beloye and River Luga is due to significant fluctuations of the abundance of the former and the recent formation of the latter population. It appears that there is no ground to divide the rainbow smelt into the normal and dwarf forms, like it is done for the

European smelt. Despite the morphological similarity between *Osmerus eperlanus* and *Osmerus mordax dentex*, the degree of genetic divergence between the smelt species in question confirms the thesis that the two taxa had differentiated millions of years ago.

Введение

В настоящее время в пределах корюшковых рыб семейства *Osmeridae* выделяют шесть родов, ареалы которых в основном приходятся на северную часть Тихого океана (Клюканов, 1977). Принадлежащие к этому семейству обыкновенные корюшки р. *Osmerus* относятся к двум видам: Европейская корюшка *Osmerus eperlanus* (L.), ареал которой ограничивается водоемами Севера Европы, и азиатская корюшка с двумя подвидами, один из которых, *Osmerus mordax mordax* (Mitchill), обитает вдоль атлантического побережья Северной Америки, а другой, *Osmerus mordax dentex* Steindachner, распространен по арктическому побережью и в северных областях тихоокеанского бассейна. Ареалы двух рассматриваемых видов перекрываются в бассейнах Белого моря и юго-восточной части Баренцева моря, где в некоторых локальностях азиатская и Европейская корюшки могут обитать симпатрически (Клюканов, 1977; Аннотированный каталог..., 1998).

На Европейском Севере России европейская корюшка представлена как анадромными, так и пресноводными формами, причем в пределах жилой формы различают крупную (нормальную) форму корюшку, и мелких (карликовых) рыб или снетков, обычно обитающих в больших озерах (Псковское, Чудское, Белое, Ильмень и др.). Считается, что происхождение и расселение пресноводных форм Европейской корюшки связано с эволюцией географически разобщенных популяций вида в ряде позднечетвертичных приледниковых убежищ, изолированных от моря (Кирпичников, 1935; Берг, 1948; Nellbring, 1989).

В бассейнах Белого и юго-восточной части Баренцева морей полупроходные популяции азиатской корюшки обитают в прибрежных солоноватых морских заливах и губах, откуда входят на нерест в реки. Известно, что популяции азиатской корюшки из различных заливов Белого и Баренцева морей различаются по скорости роста и созревания, а также по ряду морфологических и мерестических признаков (Кирпичников, 1935, Алтухов, Ерастова, 1974). В приустьевых районах крупных рек Европейского Севера наряду с анадромной корюшкой нормального размера может встречаться мелкая

половозрелая рыба, которая по некоторым данным рассматривается как карликовая форма этого вида.

Проблемы родственных отношений Европейской и азиатской корюшек и происхождения различных экологических форм этих видов на Севере Европейской России исследованы довольно слабо, и в рамках настоящего исследования они свелись к изучению двух основных вопросов: 1. Определить степень генетической дивергенции между двумя видами корюшек, обитающих в зоне перекрывания их ареалов; 2. По данным анализа вариабельности ядерных генов изучить филогенетические отношения между различными экологическими формами в пределах каждого из видов, *Osmerus eperlanus* и *Osmerus mordax dentex*.

Материалы и методы

Всего было проанализировано одиннадцать выборок из естественных популяций корюшек р. *Osmerus*: четыре выборки Европейской корюшки из бассейнов Балтийского и Каспийского морей и семь выборок из бассейнов Белого и Баренцева морей, которые предположительно рассматривались как выборки азиатской корюшки. Сомнительность видовой принадлежности азиатской корюшки объясняется тем, что ее выборки были предоставлены нам местными рыбаками в виде замороженной рыбы, причем часть из них была повреждена во время транспортировки, что затрудняло возможность диагностирования вида по традиционным используемым для этого морфологическим признакам. Из четырех выборок Европейской корюшки выборки из Ладожского и Белого озер представляли пресноводные популяции вида. При этом Белозерская популяция являлась короткоцикловой карликовой формой или снетком, *O. eperlanus eperlanus* morpha *spirinchus* Pallas. Статус попавшей в анализ мелкой половозрелой азиатской корюшки из дельтовой части р. Северной Двины был не ясен: по традиционным взглядам местных рыбаков, популяция этой рыбы представляет собой карликовую форму вида. Полный список исследованных популяций корюшек представлен в таблице 1, их локализация на исследованной территории показана на рисунке 1.

Таблица 1. Мета сборов выборок из популяций корюшковых рыб

Бассейн	Локальность	Величина выборки	Экотип
Балтийское море	1. Финский залив, Лужская Губа	30	Анадромная
	2. р. Луга	50	Анадромная
	3. оз. Ладожское	15	Пресноводная
Каспийское море	4. оз. Белое	31	Пресноводная, карликовая
	5. Онежский залив, Кий-остров	40	Анадромная
Белое море	6. р. Северная Двина, дельта	50	Анадромная, карликовая (?)
	7. р. Ома	34	Анадромная
Баренцево море	8. Чешская губа, Индигская губа	17	Анадромная
	9. Печорское море, о-в Долгий	29	Анадромная
	10. Печорское море, мыс Горелка	10	Анадромная
	11. р. Печора, дельта, Коровинская губа	50	Анадромная

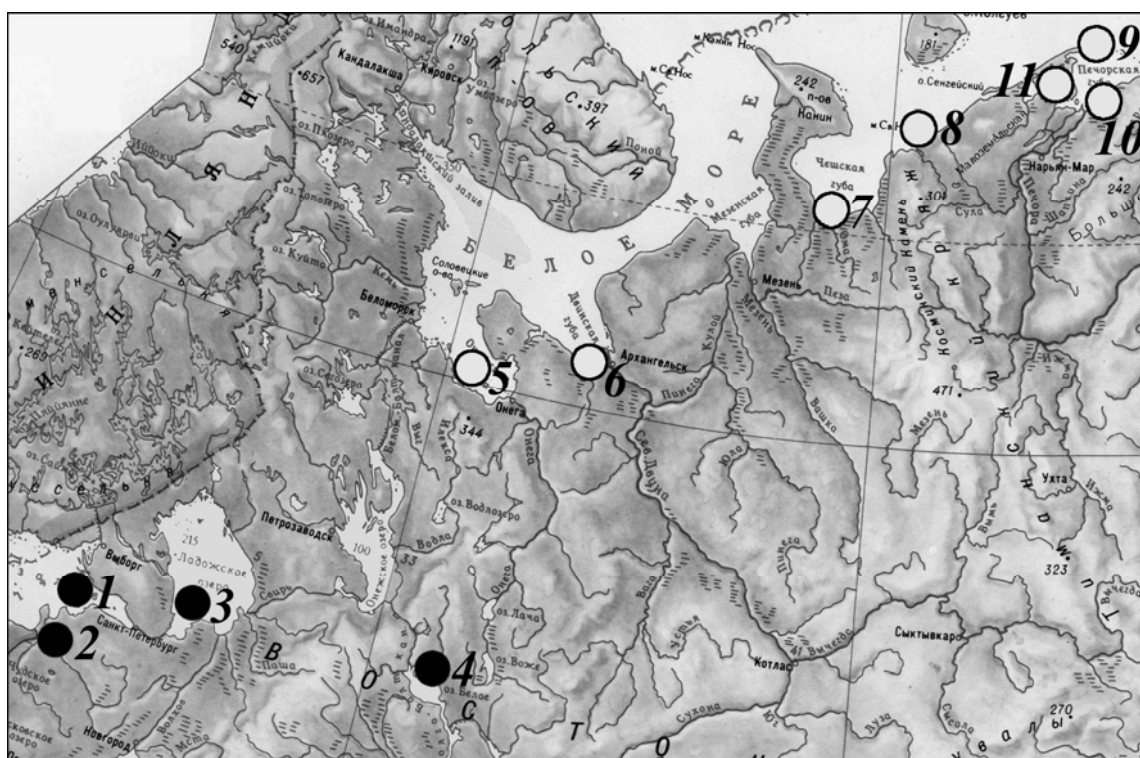


Рис. 1. Места сборов из популяций корюшковых рыб. Цифровые обозначения выборок соответствуют приводимым в таблице 1. Кружками со сплошной черной заливкой обозначены популяции Европейской корюшки, оконтуренными кружками – предположительно выборки из популяций азиатской корюшки (см. пояснения в тексте)

При проведении генетического анализа применялась методика аллозимного электрофореза. Были использованы образцы тканей скелетных мышц и печени. В проводившихся ранее изоферментных исследованиях корюшковых рыб (Салменкова, Омельченко, 1978; Luey et al., 1982) использовались устаревшие к настоящему времени наименования локусов и аллелей, поэтому в настоящем анализе обозначения ферментов и локусов даны в соответствии с обще-

принятыми для рыб рекомендациями (Shaklee et al., 1990). Всего было проанализировано двенадцать ферментных систем, кодируемых пятнадцатью локусами: *AAT-1**, *AAT-2**, *CK**, *ESTD**, *G3PDH**, *GPI-1**, *GPI-2**, *IDHP**, *LDH**, *MDH-1**, *MDH-2**, *MEP**, *PGDH**, *PGM**, *SOD**. Для проведения электрофоретических разгонок использовались три буферные системы: (А) трис-ЭДТА-боратная, pH=8,3 (Peacock et al., 1965), (В) трис-цитрат/трис-боратная, pH=8,0/pH=9,0

(Cross, Ward, 1980) и (С) трис-цитрат/трис-цитратная, pH=7,1 (Shaw, Prasad, 1970) с небольшими модификациями в уровне pH.

Статистическая обработка полученных данных осуществлялась с помощью компьютерной программы BIOSYS (Swofford, Selander, 1981) и ее модифицированной версии – BIOSYS-2 (Black, 1997). Рассчитывались частоты полиморфных локусов, процент полиморфных локусов (P , критерий 99%), средняя ожидаемая гетерозиготность (H_{exp}), генетические расстояния D_N (Nei, 1978), величины F -индекса (Wright, 1978). Для популяций одного вида с использованием значений хи-квадрат проводился тест на однородность по частотам полиморфных локусов. Для UPGMA дерева генетических расстояний с применением программ NEIGHBOR и CONSENSE из пакета PHYLIP3.5C (Felsenstein, 1993) рассчитывались величины бутстрэпов, показывающие степень доверия к положению ветвей на дендрограмме.

Результаты и обсуждение

Электрофоретический анализ был начат с исследования выборок азиатской корюшки. При обработке проб из Коровинской губы дельтовой части р. Печоры обнаружилось, что шесть образцов из пятидесяти проанализированных экземпляров по ряду белков демонстрировали уникальные спектры полос, нетипичные как для большей части рыб той же выборки, так и для других выборок этого вида. В то же время шесть редких образцов из Коровинской губы обнаруживали сходство между собой по всем проанализированным белкам. К сожалению, после сбора, хранения и транспортировки рыб этой выборки далеко не все морфологические признаки было пригодны для видовой диагностики. Тем не менее, по количеству позвонков и по положению спинного плавника, а также по сравнительно более мелким размерам шести редких экземпляров, эти рыбы, скорее, были похожи на Европейскую, нежели на азиатскую корюшку.

После анализа выборок Европейской корюшки выяснилось, что изоферментные спектры всех белков у шести уникальных образцов из дельты Печоры полностью соответствуют наблюдаемым спектрам у вида *O. eperlanus*. На рисунке 2 показаны зимограммы параллельного электрофореза образцов Европейской корюшки из Лужской губы и образцов корюшки из Коровинской губы, включающих один из шести нетипичных для этой локальности образцов. Видно, по обоим исследованным локусам аллели редкого экземпляра из дельты Печоры (№ 7) и типичной Европейской корюшки (№ 7-15) совпадают. Таким образом, проанализированная выборка корюшки из Коровинской губы распалась на 44 особи вида *O. mordax dentex* и 6 рыб вида *O. eperlanus*.

Выборка корюшки из дельты Печоры была добыта в солоноватой воде на одной из станций контрольного лова СевПИПРО в Коровинской губе (р-н Захребетка) в декабре 2000 г. Поимка в этом регионе Европейской корюшки значительно более крупных размеров (длина AD 16-21 см.), чем сообщалось ранее для данного вида и места (Кирпичников, 1935; Кучина, 1971) свидетельствует о том, что на восточной границе ареала вид *O. eperlanus* может быть представлен не только озерной корюшкой-снетком («нагышем»), *O. eperlanus eperlanus* morpha *spirinchus* Pallas, но, вероятно, и анадромной формой. Результаты нашего анализа подтвердили справедливость утверждения о возможности симпатрического обитания двух видов корюшек, по крайней мере, в период образования их предзимних скоплений.

Уровень полиморфизма по 15 локусам варьировал от 20,0% до 40,0% в популяциях *O. mordax dentex* и от 6,7% до 26,7% в выборках *O. eperlanus* (табл. 2). Следует отметить, что количество выявленных полиморфных локусов находится в положительной корреляции с размером выборки, поэтому для ряда немногочисленных выборок этот индекс следует воспринимать с осторожностью. В случаях с малочисленными выборками более адекватным индексом уровня генетической изменчивости является уровень гетерозиготности. Значения средней ожидаемой гетерозиготности в популяциях Европейской корюшки в целом были примерно в два раза ниже по сравнению с популяциями азиатской корюшки. Европейская корюшка также превосходит азиатскую корюшку по среднему количеству аллелей на локус (табл. 2).

В пределах вида *Osmerus eperlanus* наименьшим показателем процента полиморфных локусов характеризовалась выборка карликовой Европейской корюшки из Белого озера. Эта же популяция оказалась наиболее удаленной от других исследованных выборок, как по генетическим расстояниям, так и по значениям индекса F , показывающим степень репродуктивной изоляции между популяцией (табл. 3).

В пределах вида *Osmerus eperlanus* наименьшим показателем процента полиморфных локусов характеризовалась выборка карликовой Европейской корюшки из Белого озера. Эта же популяция оказалась наиболее удаленной от других исследованных выборок, как по генетическим расстояниям, так и по значениям индекса F , показывающим степень репродуктивной изоляции между популяцией (табл. 3).

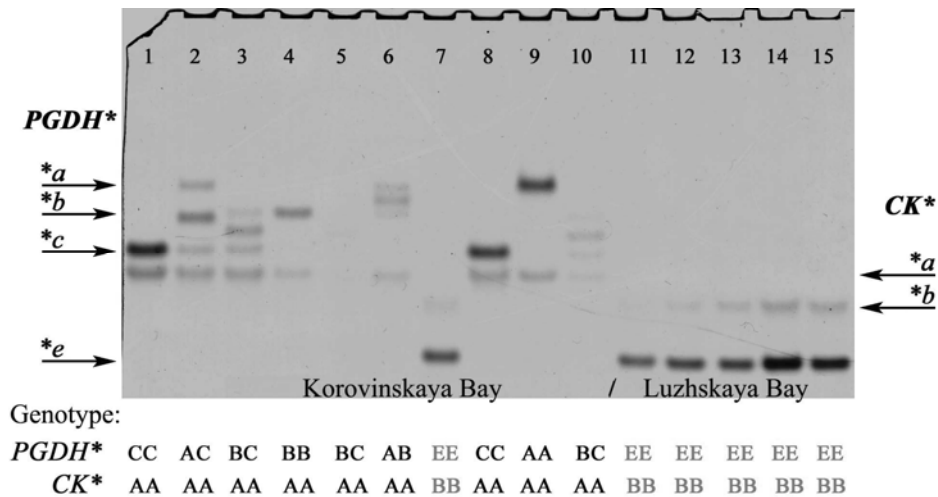


Рис. 2. Спектры генетической вариабельности локусов *PGDH** и *CK** в популяции Европейской корюшки из Лужской губы Финского залива (11-15) и в смешанной выборке двух видов корюшек из Коровинской губы дельты р. Печоры (1-10). Направление разгонки сверху вниз.

Таблица 2. Среднее количество аллелей на locus (N_A), процент полиморфных локусов (P , 99%) и средняя ожидаемая гетерозиготность (H_{exp}) в исследованных популяциях корюшковых рыб

Вид	Популяции	N_A	P , 99%	H_{exp}
<i>O. mordax dentex</i>	Дельта р. Печоры, Коровинская губа, 44 шт.	1,5 (0,2)	40,0	0,104 (0,046)
	Печорское море, о-в Долгий	1,5 (0,2)	33,3	0,108 (0,048)
	Печорское море, м. Горелка	1,5 (0,2)	40,0	0,096 (0,042)
	Чешская губа, Индигская губа	1,3 (0,2)	20,0	0,088 (0,048)
	р. Ома	1,4 (0,2)	33,3	0,104 (0,045)
	р. Северная Двина, дельта	1,5 (0,2)	33,3	0,113 (0,051)
	Онежский залив, Кий-остров	1,3 (0,1)	26,7	0,080 (0,041)
<i>O. eperlanus</i>	Дельта р. Печоры, Коровинская губа, 6 шт.	1,1 (0,1)	6,7	0,032 (0,032)
	Финский залив, Лужская Губа	1,3 (0,1)	26,7	0,025 (0,013)
	р. Луга	1,3 (0,2)	20,0	0,021 (0,013)
	оз. Ладожское	1,3 (0,1)	26,7	0,044 (0,024)
	оз. Белое	1,1 (0,1)	6,7	0,031 (0,031)

Таблица 3. Значения невзвешенных генетических расстояний D_N (ниже диагонали) и показатели репродуктивной изоляции F (выше диагонали) в исследованных популяциях Европейской корюшки

Популяции	1	2	3	4	5
1. Дельта Печоры, г. Коровинская, 6 шт.	-	0,041	0,030	0,001	0,046
2. Финский залив, Лужская Губа	0,004	-	0,004	0,005	0,270
3. р. Луга	0,003	0,000	-	0,002	0,270
4. оз. Ладожское	0,000	0,000	0,000	-	0,131
5. оз. Белое	0,005	0,022	0,021	0,013	-

По-видимому, несколько большее генетическое обособление Белозерской корюшки в пределах вида *Osmerus eperlanus* связано с потерей части генетического потенциала, вызванного значительными колебаниями численности популяции в данном водоеме (Кудерский, Федорова, 1977). Известно, что в некоторые годы корюшка Белого озера практически полностью исчезает из уловов, что не может не приводить к

частым прохождениями популяции через «бутылочное горлышко». Значительные колебания численности Белозерской корюшки могут происходить в связи с воздействием на эту короткоцикловую рыбу низких и особенно высоких температур во время нереста и на этапе раннего постэмбрионального развития потомства, штормовая погода в период нереста и прочие факторы

внешней среды (Кудерский, Федорова, 1977; Попов, 1989).

Низкие значения индексов генетической изменчивости у Европейской корюшки из р. Луги обуславливаются недавним формированием ее устойчивой популяции в этой реке от ограниченного числа первых вселенцев («эффект основателя»). До начала 80-х годов XX века основными нерестовыми площадями у нагульной корюшки из восточной части Финского залива являлись Невская Губа и р. Нева (Попов, 1989). Однако в связи со значительным усилением хозяйственной воздействия на Невскую губу (строительство сооружений по защите Санкт-Петербурга от наводнений, строительство портовых объектов и проведение дноуглубительных работ, добыча строительного песка и проч.) основные нерестовые площади в ограниченной насыпной дамбой акватории оказались либо разрушенными, либо недоступными для популяции невской корюшки. Изменение гидрологического режима в Невской губе привели к снижению проточности, ухудшению кислородного режима, увеличению трофности этой части водоема. Все эти обстоятельства вынудили корюшку восточной части Финского залива, основные нагульные стада которой вдоль южного побережья залива располагаются в Лужской и Копорской губах, Нарвском заливе и открытой части акватории залива (вблизи островов Гогланд, Сескар и др.) заходить во второстепенные по значимости реки, традиционно используемые этим видом для нереста (р. Нарова, р. Сестра, р. Сиса и др.), а также искать другие площади пригодные для икрометания и выживания молоди. Одним из таких мест оказалась р. Луга, для которой анадромная миграция корюшки была неизвестна вплоть до 1987-1988 гг., когда первые ее экземпляры были отловлены на значительном расстоянии от устья. В настоящее время лужская популяция вида имеет стабильную численность, заходящее на нерест стадо представлено рыбами разных возрастов. По крайней мере часть популяции корюшки из р. Луги имеет протяженную нерестовую миграцию до первых порогов, находящихся в черте г. Кингисепп (59 км. от устья реки).

Исследованные популяции азиатской корюшки продемонстрировали существенный уровень генетической однородности вида в бассейне Белого и юго-востока Баренцева морей: значения генетической дифференциации между выборками не превышают величину $D_N=0,022$ (табл. 4). Многолетние данные по траловым съемкам и сетепостановкам в юго-восточной

части Баренцева моря показали, что в этом бассейне в летнее-осенний период азиатская корюшка предпочитает держаться прибрежных районов с пониженной соленостью воды, т.е. участков моря, находящихся в зоне значительного влияния со стороны поступающих речных стоков. Эти наблюдения позволяют сделать предположение о том, что существенного перемешивания между группировками корюшек, приуроченных преимущественно к речным заливам, не происходит. Тем не менее, существование некоторого генетического обмена между географически разобщенными популяциями может осуществляться во время нагульных миграций. Об этом косвенно свидетельствуют случаи поимки корюшки в трал с глубин до 40-60 м. (более вероятно попадание корюшки с меньшей глубины, при подъеме трала) при солености вод, достигавшей в районах Поморского пролива, Русского заворота и Чешской губы 31,9 ‰, 32,3 ‰ и 32,8 ‰, соответственно.

Наиболее уклоняющейся от других популяций является самая «западная» из исследованных выборок азиатской корюшки из района Кий-острова Онежского залива Белого моря. Максимальные значения индекса F , полученные при сравнении данной популяции с другими популяциями вида, свидетельствуют о ее повышенной репродуктивной изоляции (табл. 4). В целом можно сказать, что, как и многие другие морские рыбы из бореальных вод северного полушария, азиатская корюшка обладает высоким уровнем морфологической изменчивости, а наблюдаемая при этом генетическая гетерогенность выражается слабо.

По индексам генетических расстояний популяция мелкой формы азиатской корюшки из р. Северная Двина мало отличается от популяций корюшки нормального размера, обладая наибольшим генетическим сродством с тремя выборками из района дельтовой части р. Печоры (табл. 4). Кроме того, в отличие от карликовой Европейской корюшки из Белого озера, мелкая северодвинская корюшка по уровню полиморфизма и по уровню гетерозиготности практически не отличается от других популяций вида (табл. 2).

Наблюдения за некоторыми популяциями азиатской корюшкой в период ее нерестовых миграций выявили ряд интересных закономерностей. Так, нерестовый ход корюшки в р. Нюхчу (Поморский берег, Онежский залив) растянут более чем на месячный период, причем первыми в реке появляются наиболее крупные

Таблица 4. Значения невзвешенных генетических расстояний D_N (ниже диагонали) и показатели репродуктивной изоляции F (выше диагонали) в исследованных популяциях азиатской корюшки

Популяции	1	2	3	4	5	6	7
1. Дельта Печоры, г. Коровинская, 44 шт.	-	0,000	0,005	0,024	0,039	0,011	0,068
2. Печорское море, о-в Долгий	0,000	-	0,000	0,008	0,016	0,004	0,046
3. Печорское море, м. Горелка	0,001	0,000	-	0,020	0,026	0,002	0,058
4. Чешская губа, Индигская губа	0,007	0,003	0,007	-	0,004	0,020	0,102
5. р. Ома	0,010	0,005	0,009	0,000	-	0,029	0,084
6. р. Северная Двина, дельта	0,002	0,000	0,000	0,006	0,008	-	0,056
7. Онежский залив, Кий-остров	0,015	0,011	0,014	0,022	0,020	0,013	-

особи. Заканчивают нерест двухгодовики, длиной (AD) 9-11 см. Крупная корюшка нерестится недалеко от устья реки, корюшка средних размеров доходит до первых перекатов (около пяти километров от устья вверх по течению), а мелкая преодолевает нижние речные перекаты и нерестится на расстоянии 7-9 километров от устья вблизи расположения деревни Нюхча. На Северной Двине заход половозрелой корюшки в реку также растянут во времени, однако нерестящаяся первой крупная корюшка идет выше и нерестится в районе г. Новодвинска, а позднее заходящая мелкая корюшка ранних возрастов высоко не поднимается и мечет икру в черте г. Архангельск. Мелкая половозрелая корюшка именно из этой части Северной Двины была предметом анализа настоящего исследования.

О двух подходах половозрелой корюшки на нерестовые площади некоторых рек Белого моря сообщалось ранее Алтуховым и Ерастовой (1974). Таким образом, имеющиеся данные позволяют предположить, что подразделение азиатской корюшки на крупную и мелкую форму, подобную карликовой форме у Европейской корюшки, необоснованно. Существование на определенных участках северных рек нерестовых скоплений мелкой азиатской корюшки обусловлено дифференциальным воздействием ряда внешних факторов на время созревания рыб разных возрастных классов. Среди таких факторов наиболее важную роль, по-видимому, может играть температурный режим в преднерестовый период и непосредственно во время нереста. Кроме того, созревание корюшек разных возрастов может определяться величиной и качественным составом кормовой базы (Белянина, 1965; Володин, Иванова, 1973). Общее филогенетическое сходство северодвинских корюшек с другими популяциями вида косвенно подтверждает точку зрения об экологическом единстве вида на исследованной территории. Высказанное предположение можно будет подтвердить после сравнительного генетического анализа мелких и крупных корюшек Северной Двины.

Несмотря на сравнительно небольшую генетическую дифференциацию популяций в пределах видов *Osmerus eperlanus* и *Osmerus mordax dentex*, были отмечены статистически значимые различия между исследованными выборками по частотам аллелей ряда полиморфных локусов. Так, популяции азиатской корюшки достоверно различались по частотам аллелей четырех из семи полиморфных локусов (*AAT-1**, $P < 0,01$; *IDHP**, $P < 0,001$; *MEP**, $P < 0,01$; *PGDH**, $P < 0,001$), а популяции европейской корюшки по двум из четырех полиморфных генов (*GPI-2**, $P < 0,001$; *PGM**, $P < 0,01$). Тем не менее, ни в одной из проанализированных популяций как в пределах вида *Osmerus eperlanus*, так и в пределах вида *Osmerus mordax dentex* не было выявлено уникальных наборов аллелей по всем исследованным локусам, что косвенно подтверждается низкими значениями бутстрэпов на внутренних ветвях дендрограммы для каждого из видов.

В отличие от результатов настоящего исследования, данные анализов гаплотипов рестрикционных фрагментов мтДНК у 49 популяций у восточно-американского подвида азиатской корюшки *Osmerus mordax mordax* показали, что современные анадромные и пресноводные (включая карликовые) популяции из района эстуарной части р. Святого Лаврентия возникли в результате реколонизации этой территории двумя географически разобщенными приледниковыми расами вида. При этом генетические особенности, характерные для каждой из прародительских рас, с разной степенью "чистоты" до сих пор сохранились в двух родословных линиях нынешних популяций (Bernatchez, 1997).

Стабильность аллельного разнообразия в проанализированных нами выборках у каждого из двух видов корюшек может предполагать наличие общего источника расселения географически широко распространенных по Европейской части России популяций азиатской корюшки, а также подразумевать единство происхождения разных экологических форм Европей-

ской корюшки. О филогенетической близости экотипов Европейской корюшки косвенно свидетельствует тот факт, что после вселения в новые условия обитания карликовая форма этого вида, приспособленная к обитанию в условиях ухудшенной пищевой обеспеченности, легко адаптируется к новым условиям существования. При этом может изменяться размерный, возрастной и половой состав ее стада (Володин, Иванова, 1973; Федорова, 1974; Криксунов, Шатуновский, 1979). Тот же вывод был сделан ранее и для североамериканских популяций корюшек (Rupp, Redmond, 1966). Справедливость тезиса о монофилетическом происхождении каждого из двух видов корюшек на территории Восточной Европы необходимо подтвердить исследованием новых популяций видов р. *Osmerus* и в первую очередь выборок Европейской корюшки из географически изолированных друг от друга пресноводных водоемов Европейского Севера.

При сравнении между собой европейской и азиатской корюшек по 15 локусам выяснилось,

что во всех исследованных популяциях локусы *ESTD**, *GPI-1**, *GPI-2**, *LDH**, *MDH-2** оказались инвариантными, а различия по другим генам оказались значительными (табл. 5).

Среднее генетическое расстояние между двумя видами корюшек составило $D_N=0,891$. На дендрограмме UPGMA генетических расстояний дивергенция между Европейской и азиатской корюшками подтверждается со 100% достоверностью, о чем свидетельствует соответствующее значение бутстрэпа. С использованием другого набора белковых локусов ранее была показана существенная генетическая дивергенция Европейской корюшки из Голландии и подвида азиатской корюшки *O. mordax dentex* с западного побережья Аляски, $D_N=0,58$ (Luey et al., 1982). Согласно литературным данным, подобные высокие показатели данного индекса обычно регистрируются при сопоставлении таксонов, принадлежащих к разным родам (Thorp, 1982; Avise, Aquardo, 1982).

Таблица 5. Частоты аллелей в исследованных популяциях двух видов корюшек
Строчная буква обозначает частоту встречаемости аллеля $>0,1$, прописная – частоту встречаемости $<0,1$

Локус	Виды и популяции												
	<i>Osmerus mordax dentex</i>							<i>Osmerus eperlanus</i>					
	Коровинская губа, б	о-в Долгий	м. Горелка	Индигская губа	р. Ома	р. Северная Двина	Кий о-в	Коровинская губа, б	Финский залив	р. Луга	оз. Ладожское	оз. Белое	
<i>AAT-1*</i>	Ab	Ab	Ac	A	Ab	A	A	B	B	B	B	B	
<i>AAT-2*</i>	A	A	A	A	A	A	A	C	C	C	C	C	
<i>CK*</i>	Ab	A	A	A	A	A	A	B	B	B	B	B	
<i>ESTD*</i>	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	
<i>G3PDH*</i>	A	A	A	A	A	Ab	A	A	A	A	A	A	
<i>GPI-1*</i>	A	A	A	A	A	A	A	A	Ab	Ab	Ab	A	
<i>GPI-2*</i>	A	A	A	A	A	A	A	BC	Bc	Bcd	BC	BC	
<i>IDHP*</i>	Abc	AB	Ab	A	AB	AB	AB	D	De	D	De	D	
<i>LDH*</i>	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	
<i>MDH-1*</i>	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	
<i>MDH-2*</i>	A	A	A	A	A	A	A	B	B	B	B	B	
<i>MEP*</i>	AB	AB	AB	AB	AB	Abd	Ab	C	C	C	C	C	
<i>PGDH*</i>	aBC	Abc	ABC	aBc	aBc	ABC	BC	E	E	E	E	E	
<i>PGM*</i>	B	B	B	B	B	B	B	A	Ab	Ae	Ab	A	
<i>SOD*</i>	AB	AB	AB	AB	AB	AB	AB	A	A	A	A	A	

Интересно отметить, что морфологические различия между исследованными видами корюшек незначительны, причем некоторые счетные диагностические признаки двух таксонов нельзя считать строгими из-за перекрывания их показателей (Берг, 1948; McAllister, 1963; Клюканов, 1969; Черешнев и др., 2002). На основании данных сравнительной морфологии азиатская корюшка долгое время ошибочно рассматривалась в ранге подвида Европейской корюшки, *Osmerus eperlanus* (Берг, 1948). Однако, Клюканов (1977) впервые предположил, что, несмотря на общее тихоокеанское происхождение обоих рассматриваемых таксонов, эволюция их шла различными путями, уже начиная с конца третичного периода. Первые колонисты корюшки вида *O. mordax*, проникшие в Атлантику через Беренгов пролив и моря Полярного бассейна и расселившиеся вдоль берегов Европы, оказались отрезанными от тихоокеанской части ареала вида начавшимся четвертичным оледенением. Суровые условия неоднократно повторявшихся оледенений способствовали ускоренной эволюции корюшки как на европейской, так и на восточно-американской частях ареала. Длительная изоляция некогда принадлежавших к одному виду корюшек привела к таксономическому обособлению расселенной на территории Европы корюшки до самостоятельного вида *O. eperlanus*, а корюшки атлантического побережья Северной Америки до подвида *O. mordax mordax*, отличного от тихоокеанского подвида *O. mordax dentex*. С окончанием последнего оледенения и началом формирования современной гидрологической сети, Европейская корюшка смогла широко расселиться из приледниковых озер по всей территории Севера Европы вплоть до р. Печоры на востоке и приспособиться к различным экологическим условиям обитания, сформировав озерные, озерно-речные и проходные формы (Клюканов, 1977). Вторичное появление азиатской корюшки в бассейнах Белого и Баренцева морей произошло, по видимому, уже в постледниковое время (Андрияшев, 1939). Отсутствие пресноводных форм этого вида в бассейнах указанных морей косвенно подтверждает данное предположение.

Использование результатов анализа полиморфизма рестрикционных фрагментов митохондриальной ДНК (RFLP) и варибельности гена цитохрома *b* позволило расширить временные рамки вероятной дивергенции корюшек р. *Osmerus* от среднего Плиоцена до раннего Плейстоцена (Taylor, Dodson, 1994). Полученные нами данные подтверждают предположения

Клюканова (1977) о давнем эволюционном расхождении двух рассматриваемых видов, время которого исчисляется миллионами лет.

Литература

- Андрияшев А. П. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Изд-во Ленингр. гос. ун-та, 185 с.
- Алтухов К. А., Ерастова, В. М. Биологическая характеристика корюшки *Osmerus eperlanus* L. Карельского берега Белого моря // Вопросы ихтиологии. 1974. 14 (1). С. 83-94.
- Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. Отв. ред. Ю. С. Решетников. Ин-т проблем экол. и эвол.; ЗИН; МГУ. М.: Наука, 1998. 220 с.
- Белянина Т. Н. Эколого-физиологические закономерности формирования структуры популяций беломорской корюшки. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1965. 19 с.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Ч. 1. 466 с.
- Володин В. М., Иванова М. Н. Размерно-возрастная изменчивость корюшек *Osmerus eperlanus* (L.) // Вопросы ихтиологии. 1973. 13 (2). С. 875-887.
- Кирпичников В. С. Биолого-систематический очерк корюшки Белого моря, Чешской губы и р. Печоры // Тр. Всес. н-и. ин-та морск. рыбн. х-ва и океаногр. 1935. Т. 2. С. 103-187.
- Клюканов В. А. Морфологические основы систематики корюшек рода *Osmerus* (*Osmeridae*) // Зоологический журнал. 1969. 48 (1). С. 99-109.
- Клюканов В. А. Происхождение, расселение и эволюция корюшковых (*Osmeridae*) // Сб. науч. тр.: Основы классификации и филогении лососевидных рыб. 1977. С. 13-27.
- Криксунов Е. А., Шатуновский М. И. Некоторые вопросы изменчивости структуры популяции корюшки *Osmerus eperlanus* L. // Вопр. ихтиол. 1979. 19 (1). С. 55-62.
- Кудерский Л. А., Федорова Г. В. Снижение запасов снетка в больших водоемах Северо-Запада европейской части СССР в 1973-1975 гг. // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. 1977. 20. С. 3-8.
- Кучина Е. С. Биологическая характеристика промысловых рыб Приусинского участка Печоры // Труды Коми филиала АН СССР. 1971. 22. С. 139-156.
- Попов А. Н. Воспроизводство запасов корюшки восточной части Финского залива и определяющие его факторы // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1989. 291. С. 81-86.
- Салменкова Е. А., Омельченко В. Т. Полиморфизм белков в популяциях диплоидных и тетраплоидных рыб Биология моря. 1978. 4. С. 67-71.
- Черешнев И. А., Волобуев В. В., Шестаков А. В., Фролов С. В. Лососевидные рыбы Северо-востока России. Владивосток: Дальнаука, 2002. 496 с.

- Федорова Г. В. Морфологическая характеристика сетка *Osmerus eperlanus morpha spirinchus* Pallas озер Ильмень и Селигер // Вопросы ихтиологии. 1974. 14 (2). С. 231-236.
- Avise J. C., Aquadro C. F. A comparative summary of genetic distances in the vertebrates. // Evolutionary Biology. 1982. 15. С. 151-185.
- Bernatchez L. Mitochondrial DNA analysis confirms the existence of two glacial races of rainbow smelt *Osmerus mordax* and their reproductive isolation in the St Lawrence River estuary (Québec, Canada) // Molecular Ecology. 1997. 6. С. 73-83.
- Black W. C. BIOSYS-2. A computer program for the analysis of allelic variation in genetics. Department of Microbiology, Colorado State University, 1997. IY.
- Cross T. F., Ward R. D. Protein variation and duplicate loci in the Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // Genet. Res. 1980. 36(2). P. 147-165.
- Felsenstein J. PHYLIP (Phylogeny Inference Package) v.3.5c. Department of Genetics, The University of Washington, Seattle, WA, 1993.
- Luey J. E., Krueger C. C., Schreiner D. R. Genetic relationships among smelt, genus *Osmerus* // Copeia 1982. 3. P. 725-728.
- McAllister D. E. A revision of the smelt family, Osmeridae // Nat. Mus. Can. Bull. 1963. 191. Biol. Ser. 71. 53 p.
- Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. 1978. 89. P. 583-590.
- Nilibring S. The ecology of smelts (genus *Osmerus*): a literature review // Nordic Journal of Freshwater Research. 1989. 65. P. 116-145.
- Peacock A. C., Bunting S. L., Quenn K. G. Serum protein electrophoresis in acrilamide gel: patterns from normal human subjects // Science. 1965. 147. P. 1451-1452.
- Rupp R. S., Redmond M. A. Transfer studies of ecological and genetic variation in the American smelt // Ecology. 1966. 47. P. 253-259.
- Shaklee J. B., Allendorf F. W., Morizot D. C., Whitt G. S. Genetic nomenclature for protein-coding loci in fish // Transactions of American Fisheries Society. 1990. 119. P. 2-19.
- Shaw C. R., Prasad R. Starch gel electrophoresis of enzymes - a compilation of recipes // Biochemical Genetics. 1970. 4. P. 297-320.
- Swofford D. L., Selander R. B. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // Journal of Heredity. 1981. 72. P. 281-283.
- Taylor E. B., Dodson J. J. A molecular analysis of relationships and biogeography within a species complex of Holarctic fish (genus *Osmerus*) // J. Molec. Ecol. 1994. 3. P. 235-248.
- Thorpe J. P. The molecular clock hypothesis: Biochemical, evolution, genetic differentiation and systematics // Annual Review of Ecology and Systematics. 1982. 13. P. 139-168.
- Wright S. Evolution and the genetics of populations. Vol.4. Variability within and among populations. University of Chicago Press, Chicago. 1978.