

Популяции, экологические расы или виды? Молекулярная филогения и филогеография и их значение для хранения генофондов и управления ресурсами сиговых рыб



Политов Д.В.

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова
Российской академии наук





«Академик Фёдоров»

Экспедиция «Экология тундры – 94»



Значение сиговых рыб

- ✓ Ключевые виды субарктических и субальпийских водных экосистем
- ✓ Важные объекты коммерческого и местного рыболовства
- ✓ Перспективные объекты аквакультуры
- ✓ Угрожаемые виды в свете глобального потепления
- ✓ Индикаторы загрязнения среды
- ✓ Модельная группы для изучения микроэволюции

Объекты коммерческого лова



Уязвимость

Защищено | <https://ura.news/news/1052268760>

URA.RU

Российское информационное агентство

На всей Оби окончательно запретили вылов муксунов и нельмы

22:37 На Урале сотрудник автомойки на клиентском авто насмерть задавил женщину. ВИДЕО

22:23 Валерия пожаловалась на рухнувшую экономику. «Нет денег в шоу-бизнесе, и откуда им взяться-то?»

□ 1

22:18 В Пентагоне оценили профессионализм российских военных в Сирии



Губернатор Куйвашев поставит в список на Гордуму старого товарища

22:12 Лондонский суд арестовал бывшую яхту Абрамовича □ 1

21:49 Парки «Россия — Моя история» поставили рекорд по количеству посетителей. Особо отличился Урал

□ 1

21:44 Дорожники пригрозили посадить безбилетников на железные колья. ФОТО



Москва +13°

\$ 60,86

€ 75,40

Подпишись на URA.RU: [Email](#) [RSS](#)

Все регионы

Москва

Свердловская обл.

Челябинская обл.

Курганская обл.

Тюменская обл.

На всей Оби окончательно запретили вылов муксунов и нельмы



Постоянный запрет на вылов ценных пород рыбы пропишут в правилах рыболовства

Фото: Вячеслав Егоров © URA.RU

СТАТЬЯ ПО ТЕМЕ



На Ямале процветает черный рынок белой рыбы

Запрет на вылов муксунов и нельмы в Оби введут в правила рыболовства на федеральном уровне. Делается это для того, чтобы ежегодно не продлевать запретительные меры. Разрешат вылов ценной рыбы только тогда, когда стабилизируется ее популяция, рассказал первый заместитель директора ямальского департамента АПК Андрей Рубашин.

«Это компромиссное решение [принято] для того, чтобы исключить внесение этих видов в Красную книгу, что было бы чревато рядом тяжелых последствий, в первую очередь для местного населения, для коренных, которые даже путем, может не умышленного лова, а прилова, но могли им эти виды попадаться при осуществлении традиционного рыболовства», — сказал Андрей Рубашин на заседании комитета по АПК окружного Заксобрания.

Он отметил, что за три года запрета на вылов муксунов и два года запрета на вылов нельмы ситуация не улучшилась, а даже немного ухудшилась.

«Все равно динамика вида имеет определенную



Петерфельд 2015



Объекты разведения и аквакультуры

Петерфельд, 2015



Рисунок 1.4 - Схема расположения рыбоводных заводов Байкала



СЗ Евр. части РФ,
Обь, Байкал

Безрыбные озёра
южного Зауралья

Задачи фундаментальной и прикладной науки



Разработать методы генетической идентификации видов, гибридов, популяций и субпопуляций

Необходимы знания о таксономическом положении, филогении, филогеографии и популяционно-генетической структуре видов сиговых

Это позволит выявить единицы запаса, сохранения генофондов и рациональной эксплуатации ресурсов

Восстанавливать стада с учётом естественной популяционно-генетической структуры

Палеонтология (Сычевская, 1988)



Основные местонахождения ископаемых сиговых (сем. Coregonidae) и лососевых (сем. Salmonidae) Голарктики
1 – сиговые; 2 – лососевые

Семейство, род, вид.

Семейство, род, вид.	Европа					Азия					Северная Америка			
	палеоген		неоген		плейстоцен	палеоген		неоген		плейстоцен	палеоген		неоген	плейстоцен
	палеоцен	эоцен	олигоцен	миоцен	плиоцен	палеоцен	эоцен	олигоцен	миоцен	плиоцен	палеоцен	эоцен	олигоцен	миоцен
Salmonidae														
<i>Eosalmo driftwoodensis</i> Wilson	+	+	+	+	+						+			
<i>E. kamchikensis</i> Sytchevskaya														
<i>Brachymystax bikinensis</i> Sytchevskaya							+							
<i>Salmo cenoclopus</i> Smith														
<i>S. esmeralda</i> Smith														
<i>S. derzhavini</i> Vladimirov														
<i>S. clarki</i> Smith							+							
<i>Rhabdofario carinatum</i> Kimmel														
<i>Rh. lacustris</i> Cope														
<i>Hucho (Palaeolox) larsoni</i> Kimmel														
<i>Oncorhynchus masou</i> Tomoda														
<i>O. thordurus</i> Tomoda														
<i>O. salax</i> Smith														
<i>Smilodonichthys rostratus</i> Cavender, Miller														
Coregonidae														
<i>Prosopium prolixus</i> Smith	-													
<i>P. gemmiferum</i> (Snyder)	-													
<i>P. spilonotus</i> (Snyder)	-													
<i>Stenodus</i> sp.							-	+						
Coregonidae gen. indet.							-	+						

Распространение сиговых рыб



C. ussuriensis – амурский сиг

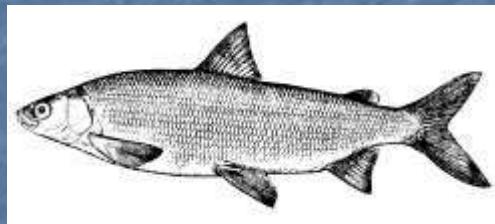


C. nasus - чир

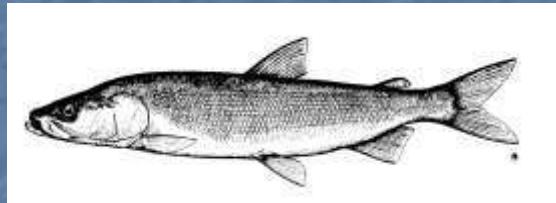


C. subautumnalis

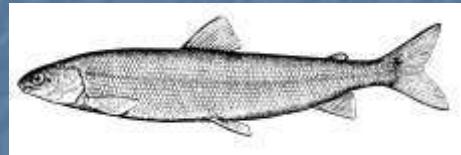
Basal Phylogeny of Coregonids



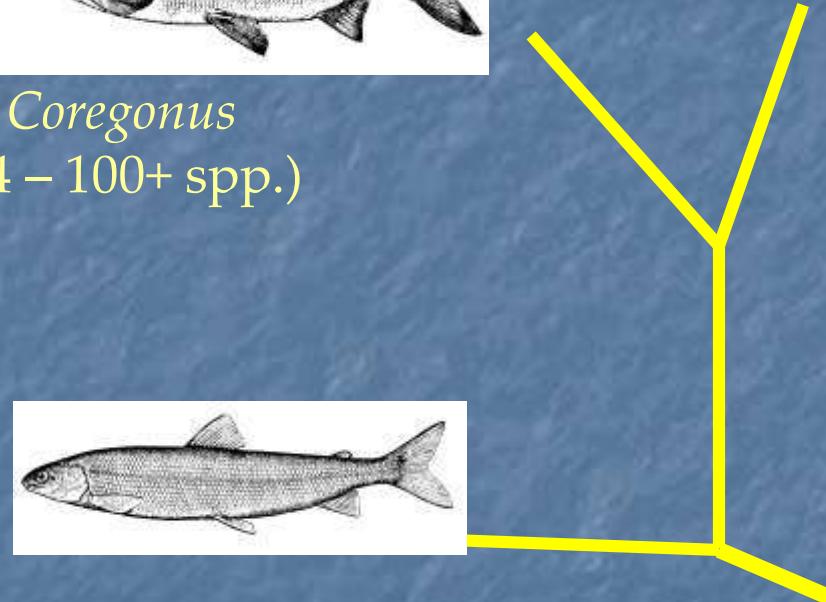
Coregonus
(14 – 100+ spp.)



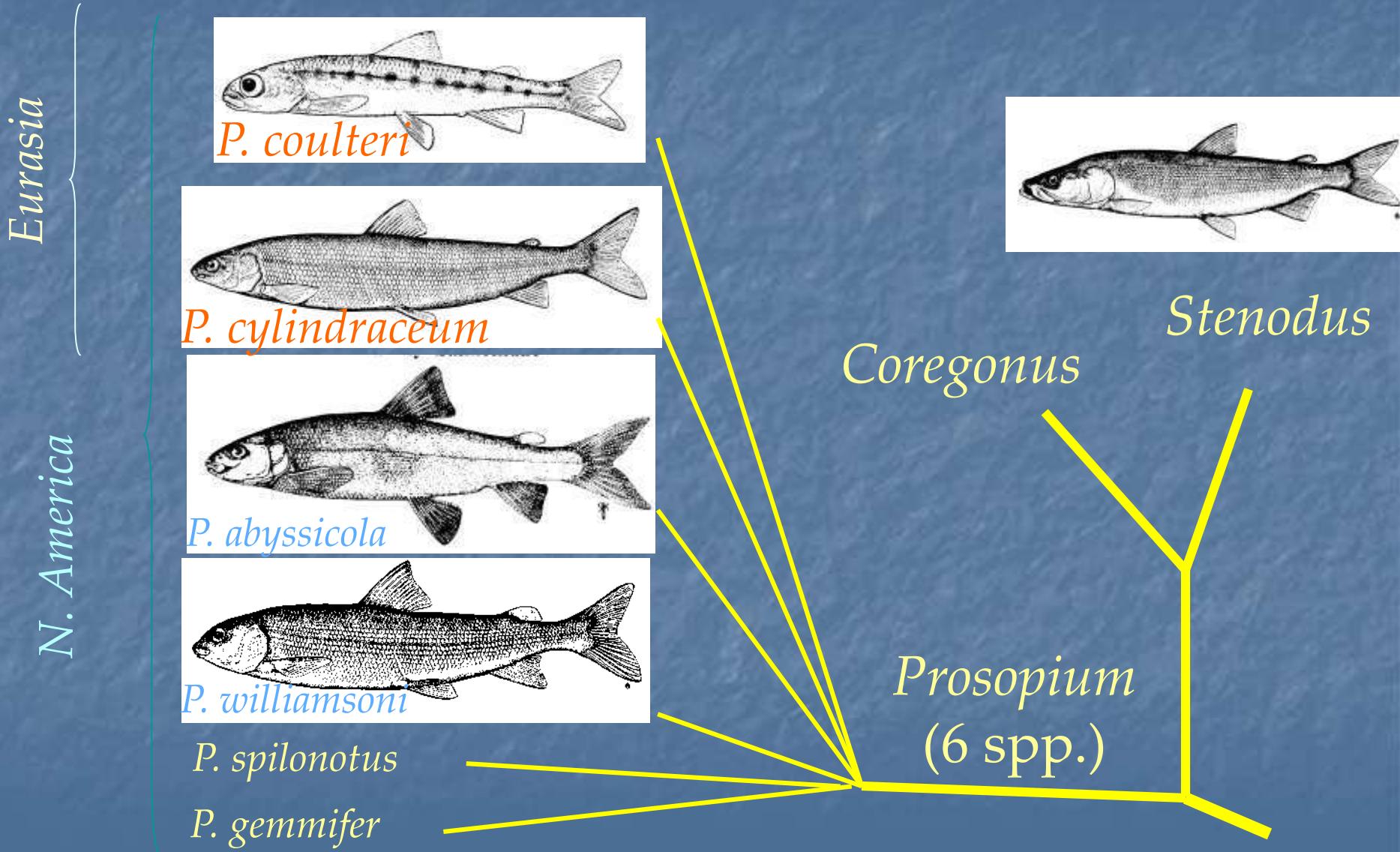
Stenodus
(1-2 sp.)



Prosopium
(6 spp.)



Basal Phylogeny of Coregonids - *Prosopium*



Relationships of genera *Stenodus* and *Coregonus*



S. leucichthys nelma or *S. nelma* – inconnu or sheefish



S. leucichthys leucichthys –
Caspian inconnu

Stenodus

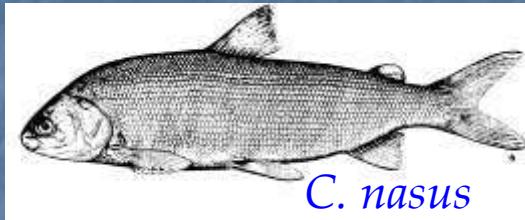
Coregonus



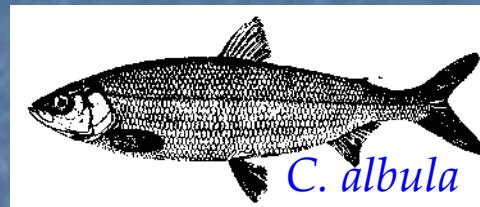
How many species of *Coregonus*
are in Russia?

Not a simple question

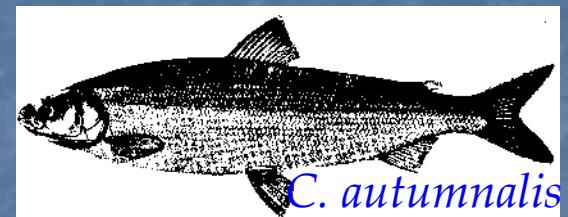
Russian *Coregonus* checklist: A MINIMUM



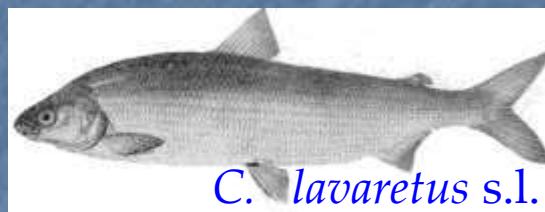
C. nasus



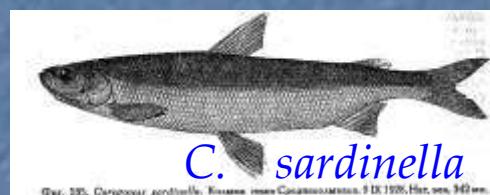
C. albula



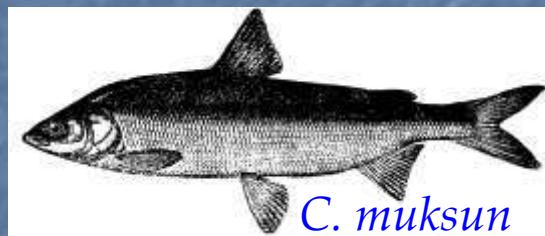
C. autumnalis



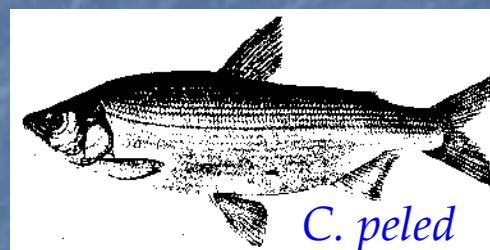
C. lavaretus s.l.



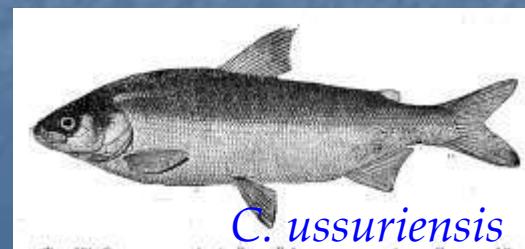
C. sardinella



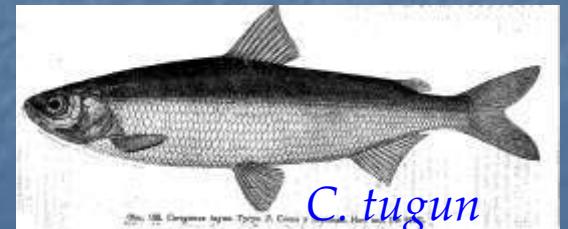
C. muksun



C. peled



C. ussuriensis



C. tugun

Russian *Coregonus* checklist (Богуцкая, Насека 2004)

C. albula
C. sardinella
C. anaulorum
C. baicalensis
C. baunti
C. chadary
C. widegreni
C. maraena
C. maraenoides
C. megalops
C. muksun
C. nasus
C. pallasii
C. pidschian
C. pravdinellus
C. smitti

C. autumnalis
C. laurettae
C. migratorius
C. peled
C. subautumnalis
C. tugun
C. ussuriensis

TOTAL 23 species



European coregonid checklists:

Reshetnikov, 1980 – 2 species, *C. lavaretus*, *C. albula*
Freyhof & Kottelat, 2007 – 63 species, *C. pollan*, 8 vendaces
& >50 whitefish species

For Russia >1000 species

PU – Parataxonomic Units



Biodiversity and Conservation 13: 795–812, 2004.
© 2004 Kluwer Academic Publishers. Printed in the Netherlands.

Parataxonomy vs. taxonomy in biodiversity studies – pitfalls and applicability of ‘morphospecies’ sorting

FRANK-THORSTEN KRELL

Soil Biodiversity Programme, Department of Entomology, The Natural History Museum, Cromwell Road, London SW7 5BD, UK (e-mail: fkrell@nhm.ac.uk; fax: +44-20-7942-5229)

Received 3 October 2002; accepted in revised form 27 February 2003

Key words: Biodiversity, Data quality, Morphospecies, Morphotype, Parataxonomic units, Parataxonomy, RTU, Sorting, Taxonomy

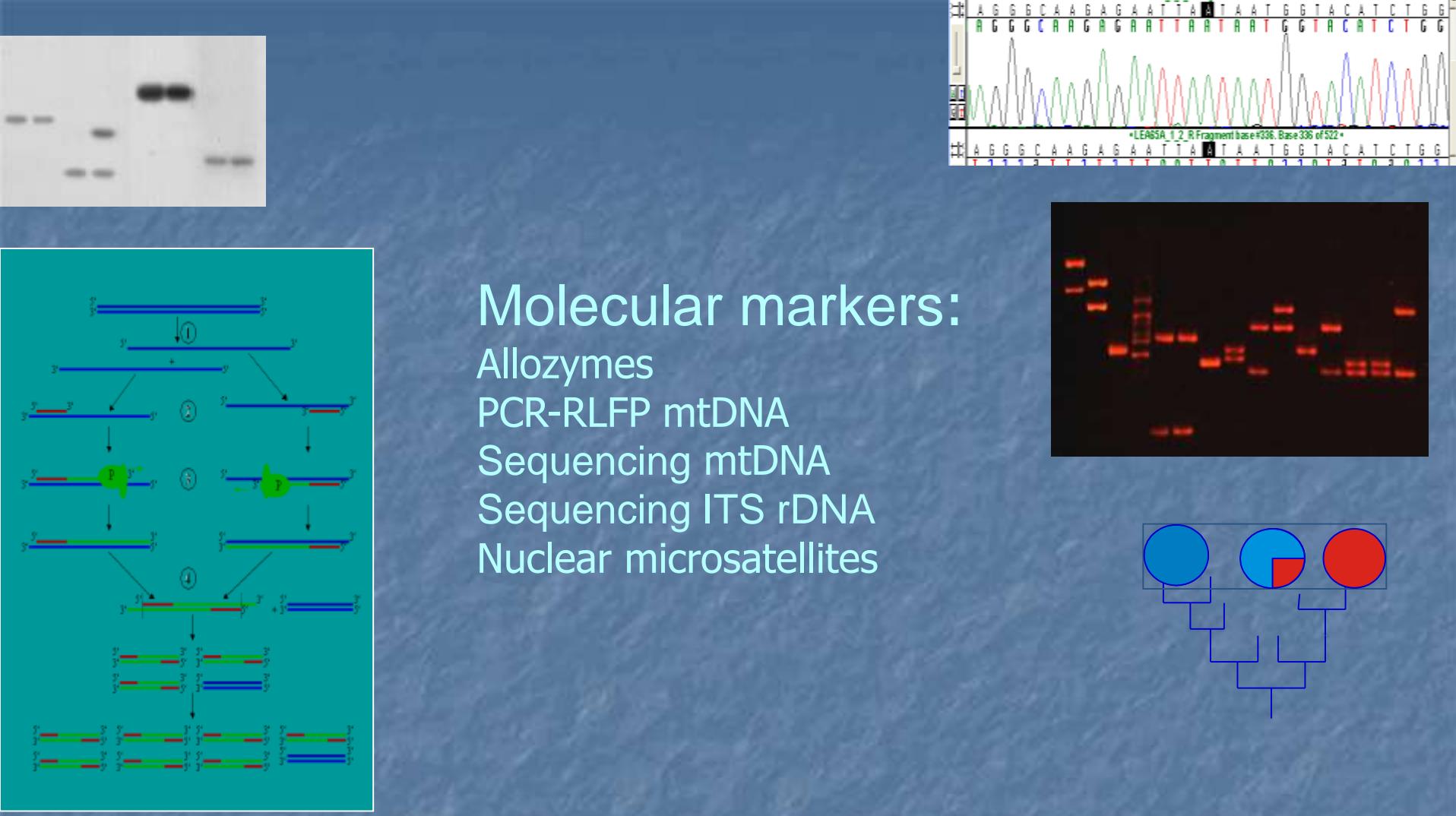
Abstract. Parataxonomic sorting of samples to recognizable taxonomic units (RTUs, morphospecies, morphotypes or, alternatively here: parataxonomic units; PUs) is generally considered to be a sufficiently reliable and conservative approach in ecological biodiversity studies or conservation biology. It is considered to be a safe way to avoid the burdens of taxonomy. However, evaluations of parataxonomic sorting by taxonomic resorting show many overestimations of species numbers. Hence, RTU sorting is not necessarily conservative. Sorting errors can be more than 100% (median in the present compilation: 22%). Even if the cumulative results for diverse groups like beetles have a very low overall error, the error rate in the single families is generally much higher. This pattern is likely to cause severe problems in multivariate analyses. The presumable error rate in sorting does not depend only on the group to be sorted, but also on the sorter and the sample. Therefore, the sorting error is not predictable. Since PUs are generally neither described nor assigned to existing names, the sorting results are difficult to check and it is mostly not revealed why the samples are sorted as they are. Since parataxonomy does not use existing biological knowledge, creates typological units and does not disclose its sorting criteria, inter-subjective testability and falsifiability of the sorting results are more difficult than of taxonomic identifications (or are even impossible). Parataxonomy does not fulfil the criteria of a scientific method, but is propedeutic and can be a heuristically valuable tool to find out patterns in taxonomically neglected groups. However, it is only the first step in sorting and identifying samples in biodiversity studies. PUs are useless for inventories and area selection in conservation evaluation, biogeographical and autecological studies; they provide only uncertain data for studies in species turnover and overlap, but they can be used quite reliably for global comparisons of gross species richness, non-comparative descriptions of species richness of single sites or for comparisons of sites without species overlap. If results of parataxonomic sorting show clear and biologically meaningful patterns, the sorting is likely to be reliable. Weak or no detectable patterns may easily be caused by erroneous sorting.



Плиний Старший, Гай Плиний Секунд (23 н.э. – 79 н.э.) - в истории культуры он прежде всего знаменит своей 37-томной "Естественной Историей" — огромным трудом энциклопедического характера, где даны описания многих видов сельскохозяйственной продукции, способов выращивания сельскохозяйственных растений, их переработки и хранения. Особенно подробно описаны виноград, способы приготовления качественных вин, а также их фальсификации. Плиний первым рассмотрел различные способы хранения в зависимости от климатических условий

Плиний Старший «Естественная история»

Плиний делит рыбу на
«рыбу с камешком в голове;
рыбу, которая прячется зимой;
рыбу, которая чувствует влияние звезд;
рыбу, за которую платят чрезвычайно высокую цену...»



Molecular markers:

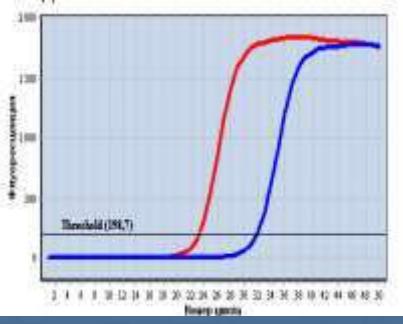
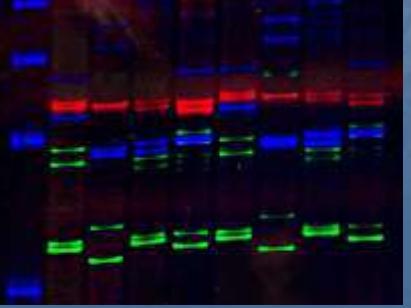
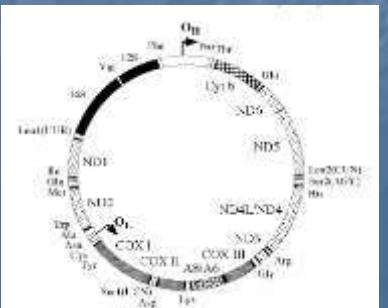
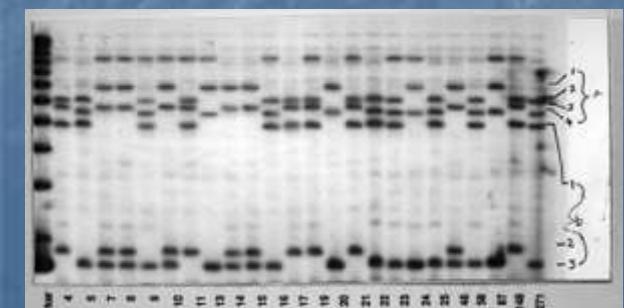
Allozymes

PCR-RLFP mtDNA

Sequencing mtDNA

Sequencing ITS rDNA

Nuclear microsatellites



Traditional subgenera of *Coregonus*



subgenus
Coregonus
(whitefishes)

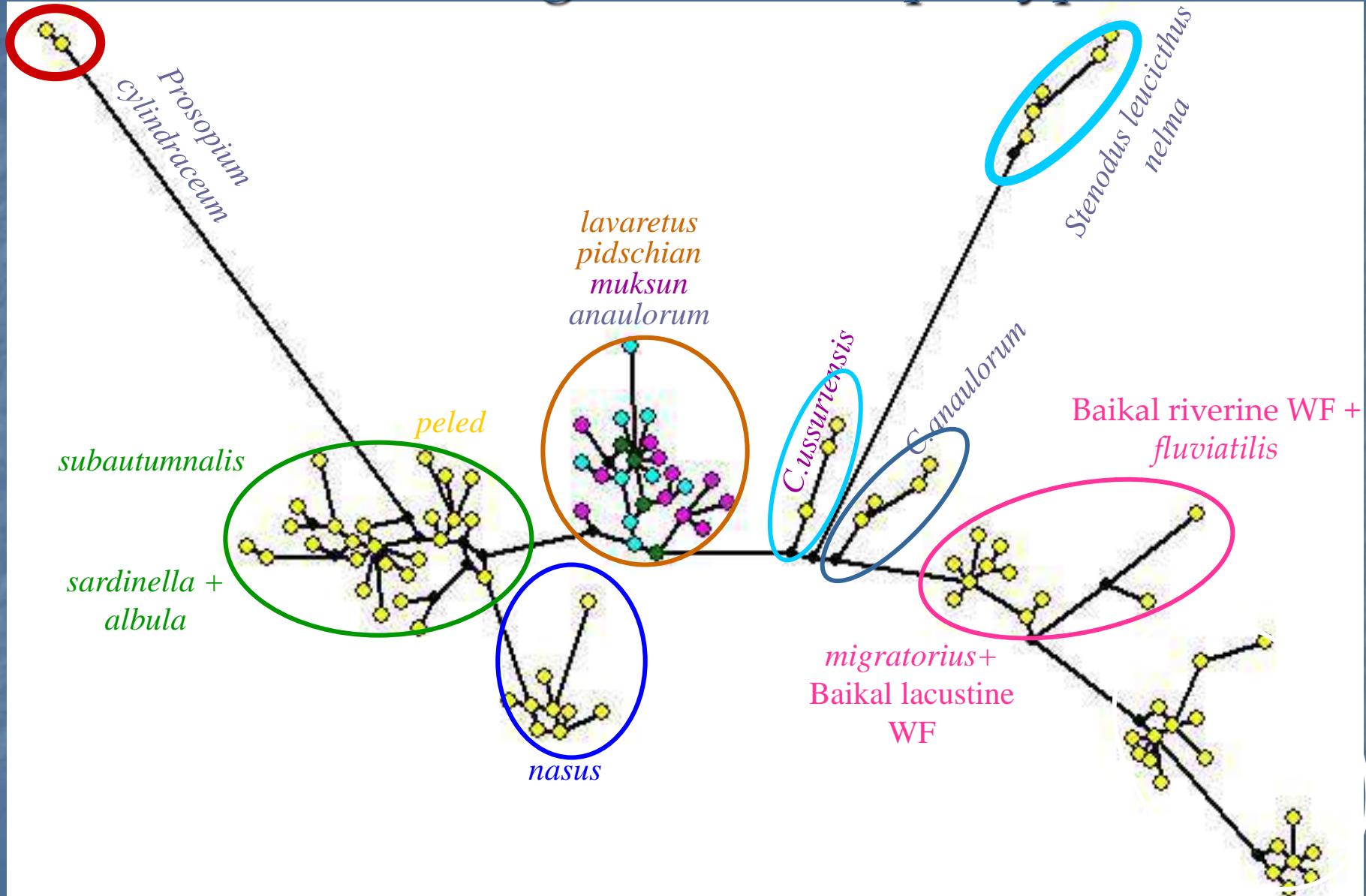
anaulorum
chadary
clupeaformis
lavaretus
nelsonii
oxyrhynchus
pidschian
muksun
huntsmani
nasus
ussuriensis

subgenus
Leucichthys
(ciscoes)

albula
autumnalis
artedii (+*hoyi*, *kiyi*,
reighardi,
nigripinnis,
zenithicus, *nipigon*,
johannae)
peled
sardinella
laurettae
migratorius
subautumnalis
tugun

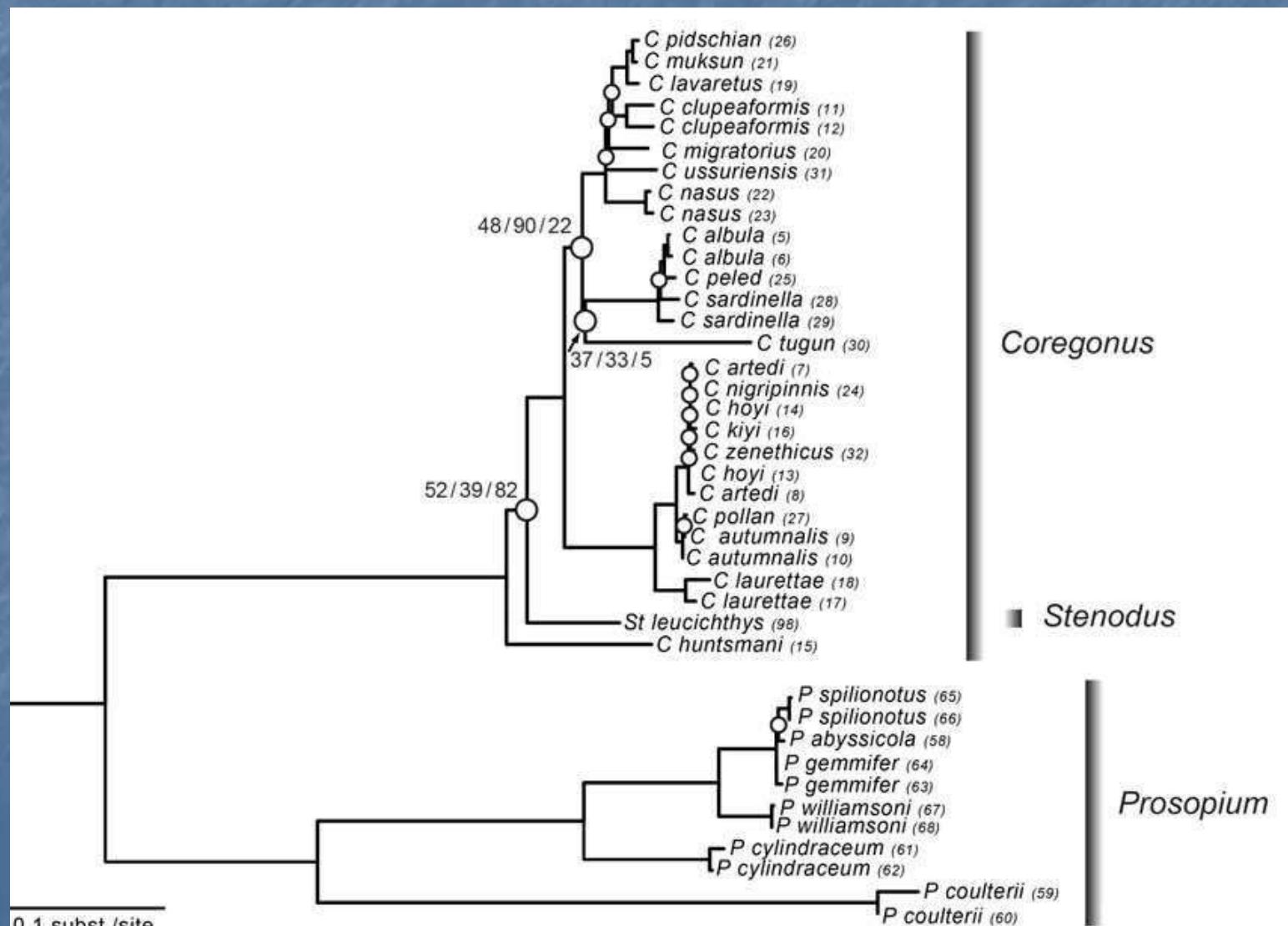
Coregonus

MSN among mtDNA haplotypes



Framing the Salmonidae Family Phylogenetic Portrait: A More Complete Picture from Increased Taxon Sampling

Alexis Crête-Lafrenière¹, Laura K. Weir^{1,2*}, Louis Bernatchez¹

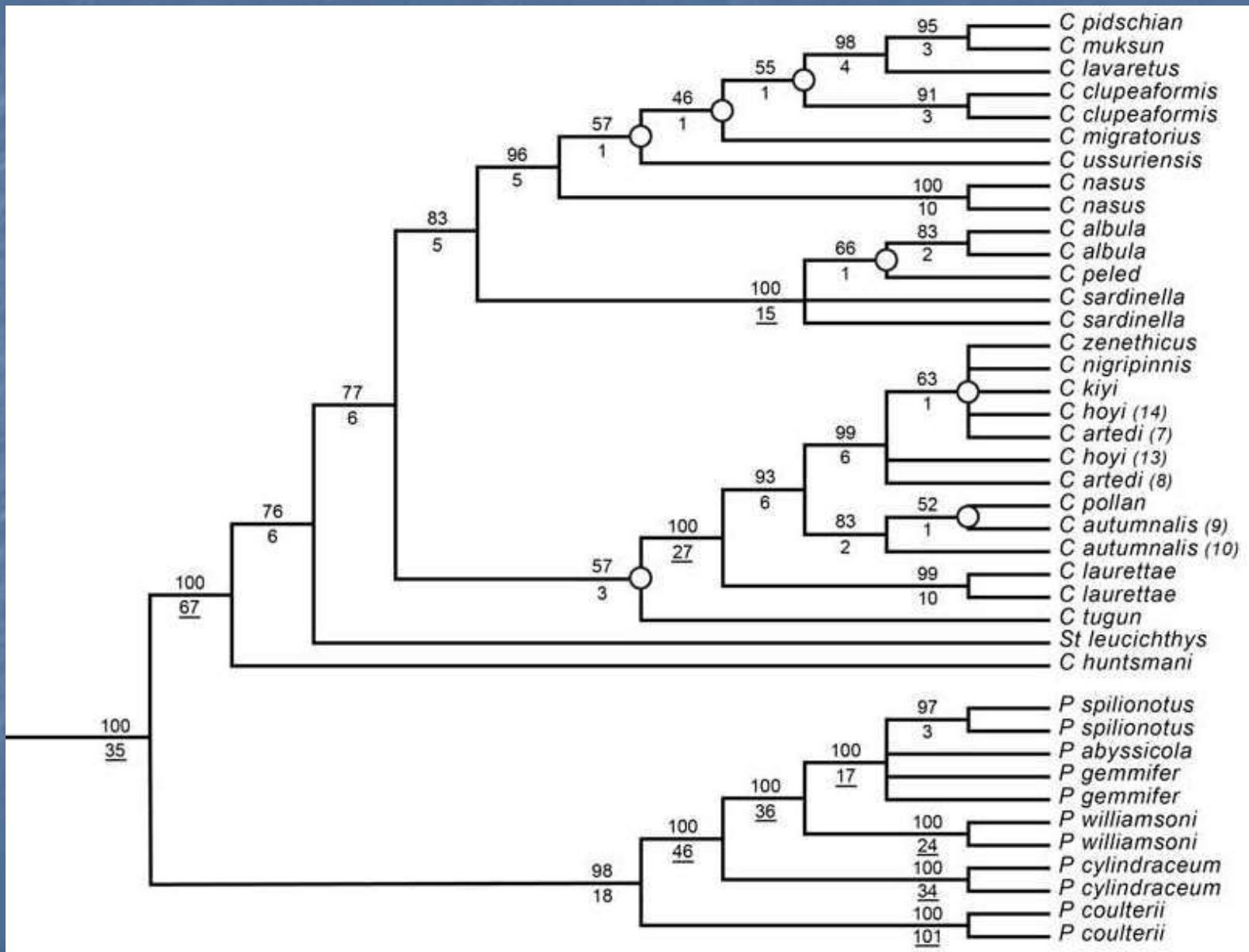


Framing the Salmonidae Family Phylogenetic Portrait: A More Complete Picture from Increased Taxon Sampling

Alexis Crête-Lafrenière¹, Laura K. Weir^{1,2*}, Louis Bernatchez¹

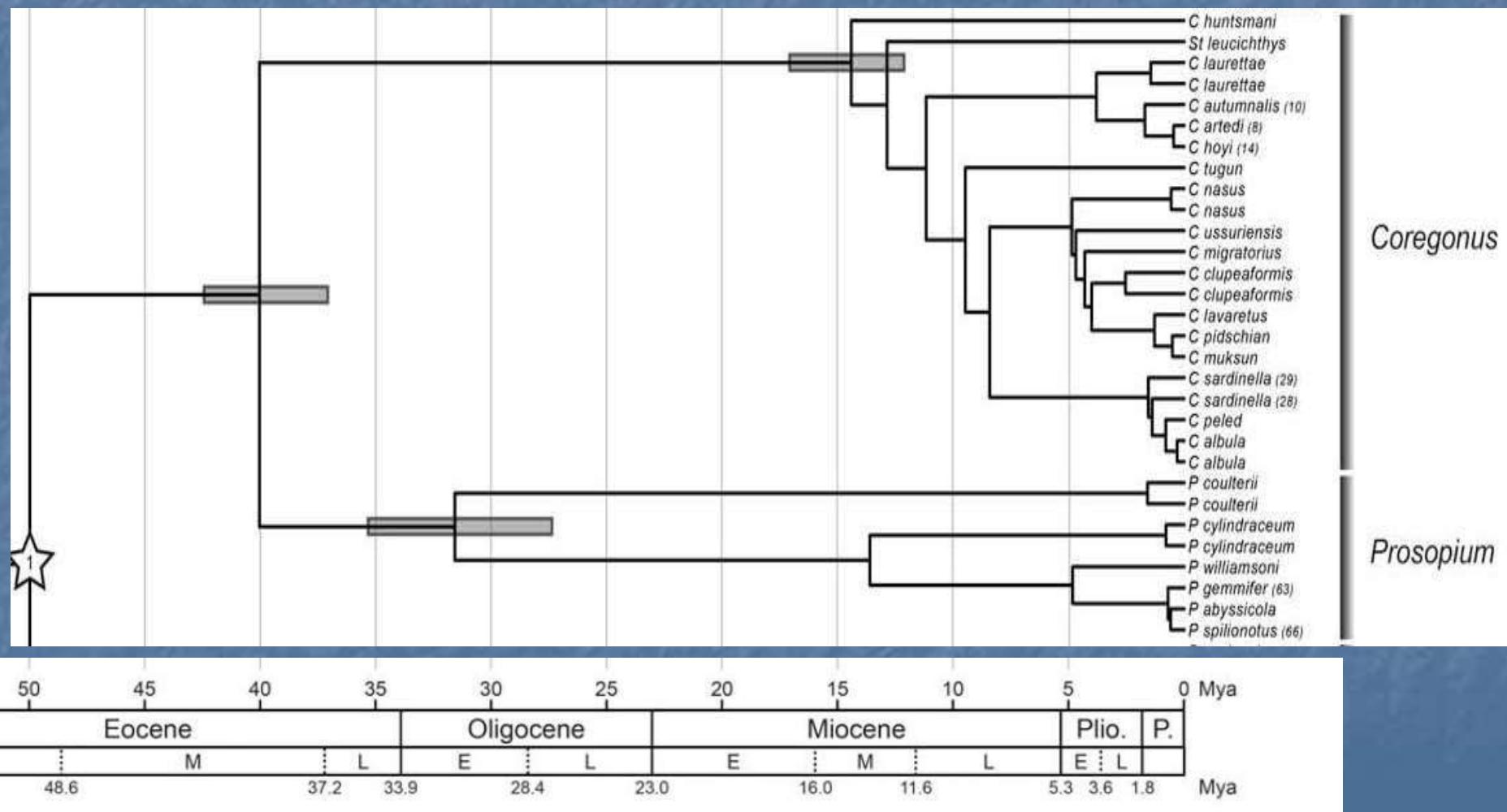
CytB & COI

Вальки нельма омули ряпушки чир сиги тугун

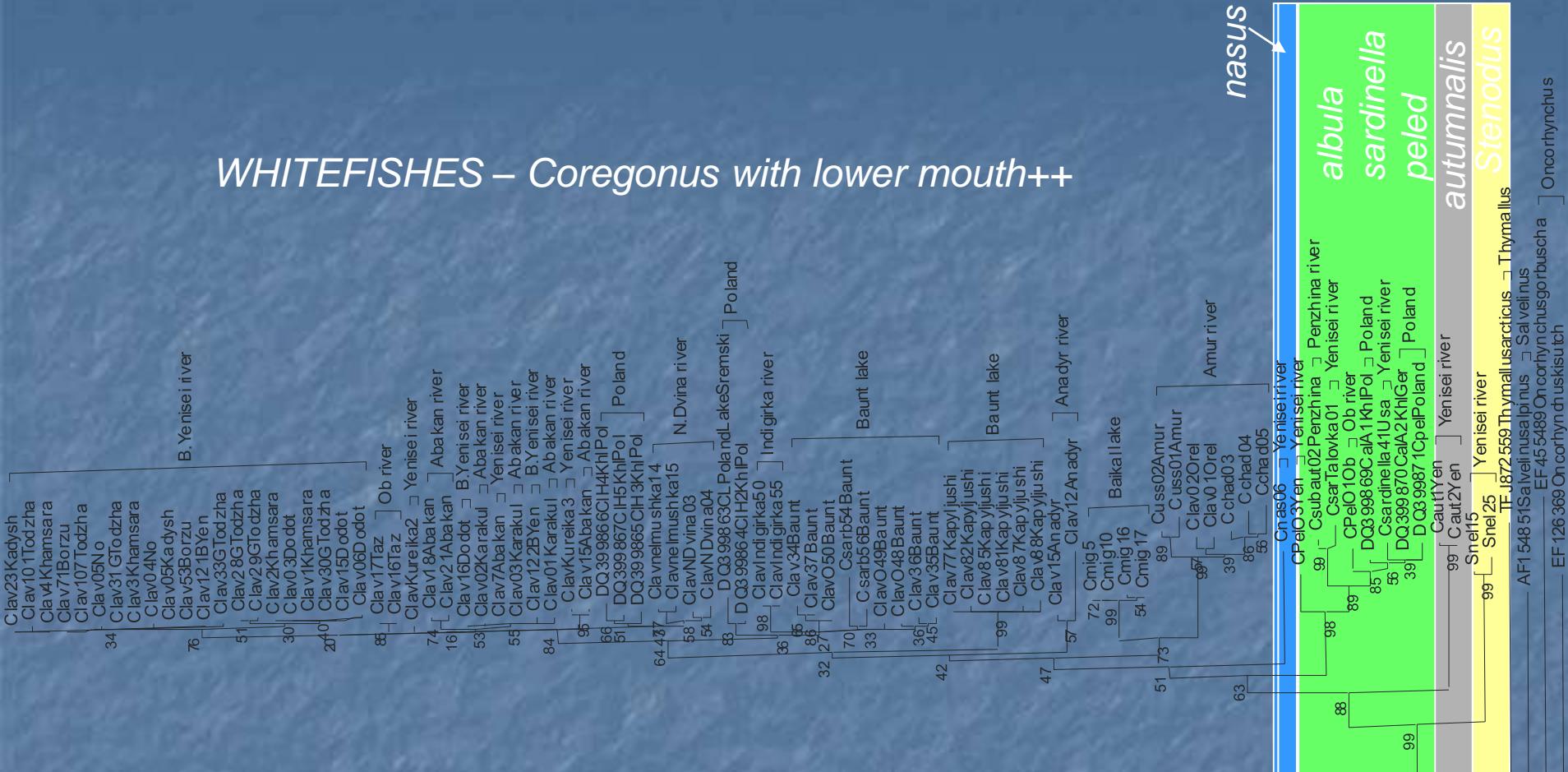


Framing the Salmonidae Family Phylogenetic Portrait: A More Complete Picture from Increased Taxon Sampling

Alexis Crête-Lafrenière¹, Laura K. Weir^{1,2*}, Louis Bernatchez¹



WHITEFISHES – *Coregonus* with lower mouth++



ND-1 (mtDNA) – Bochkarev et al., 2016

99

99

EF142369 Oncorhynchus mykiss

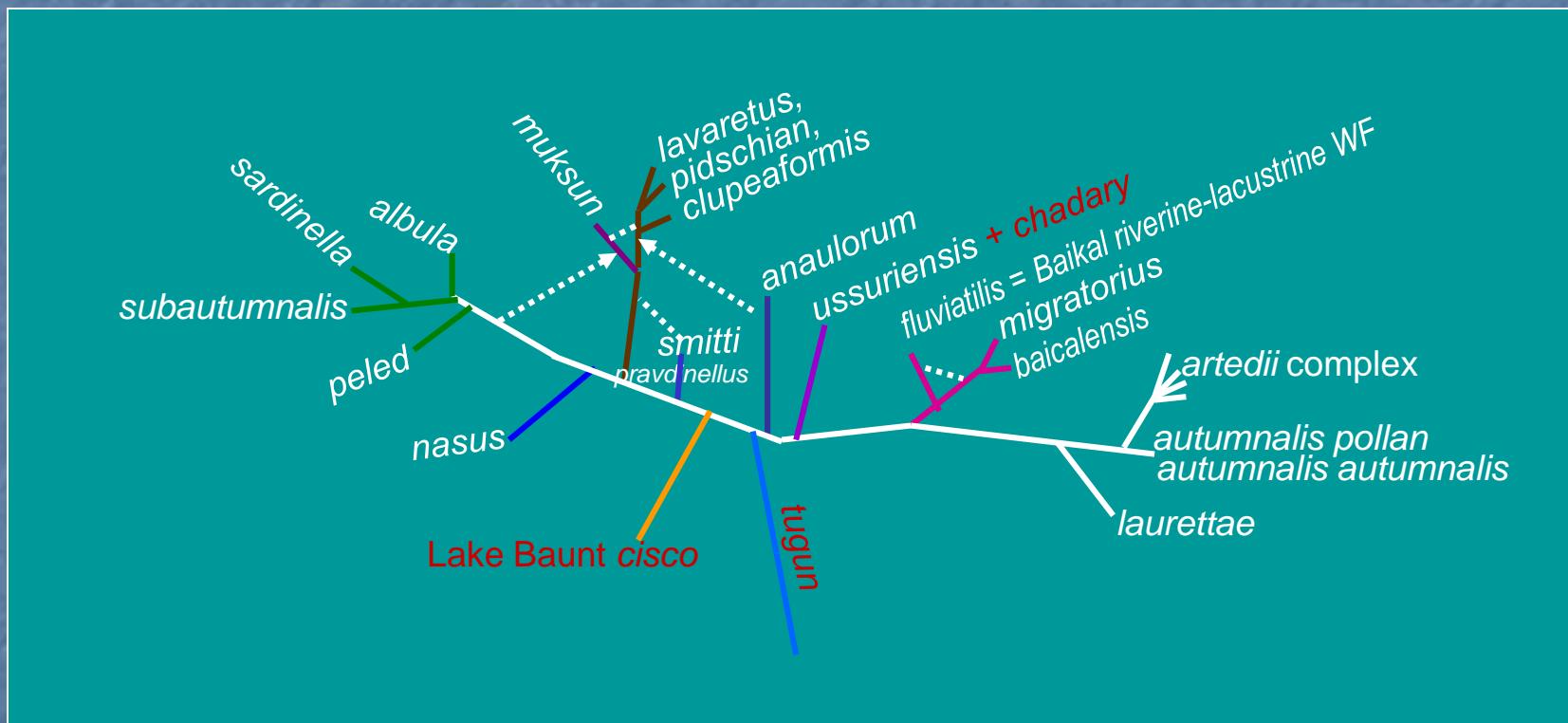
EF455489 *Oncorhynchus mykiss*

TF1872559 *Thymallus ussuriensis*

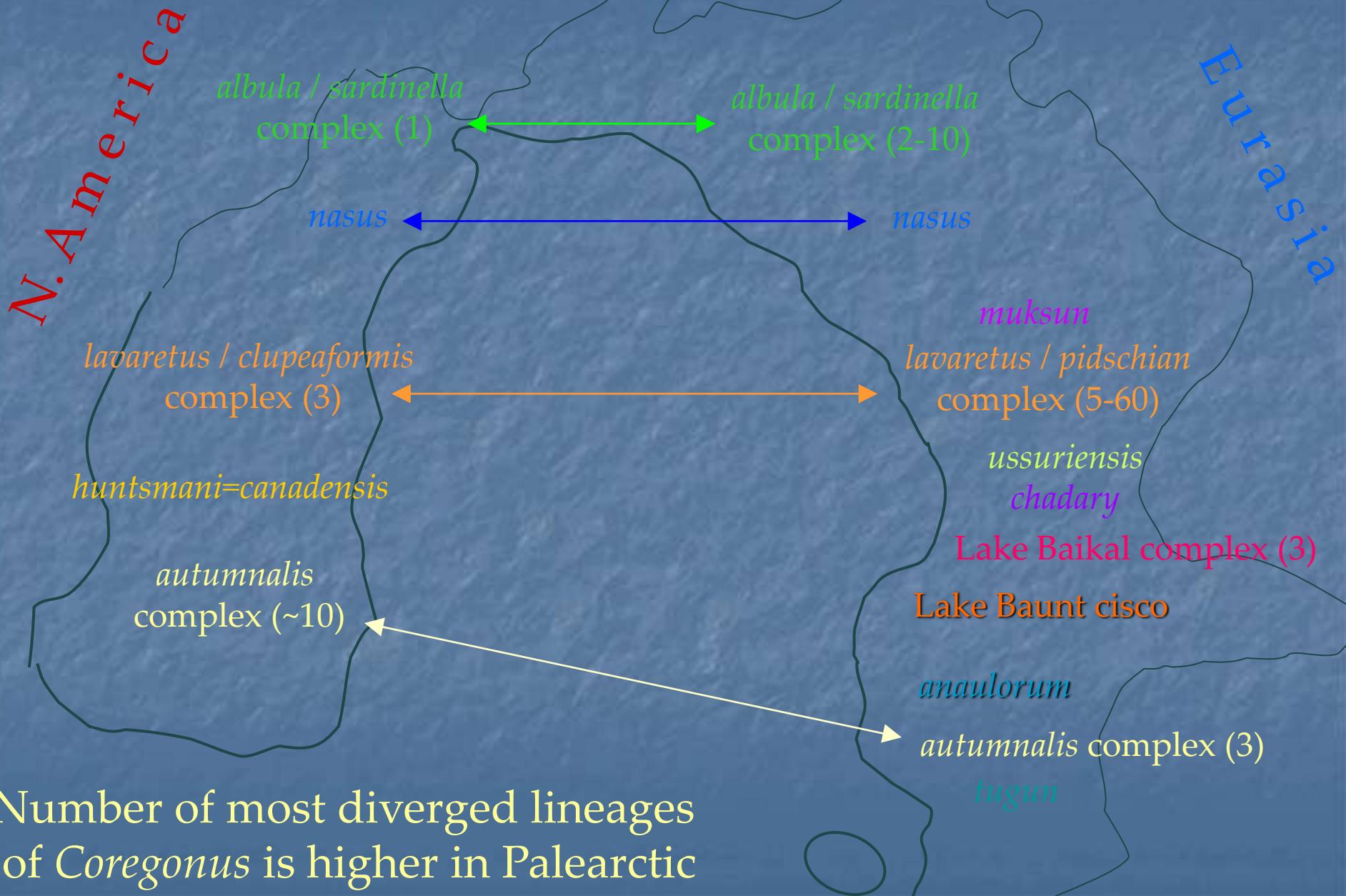
AF154815 *Salvelinus alpinus*

EF142369 *Oncorhynchus mykiss*

Phylogenetic relationships among species of genus *Coregonus* (a synthetic scheme)



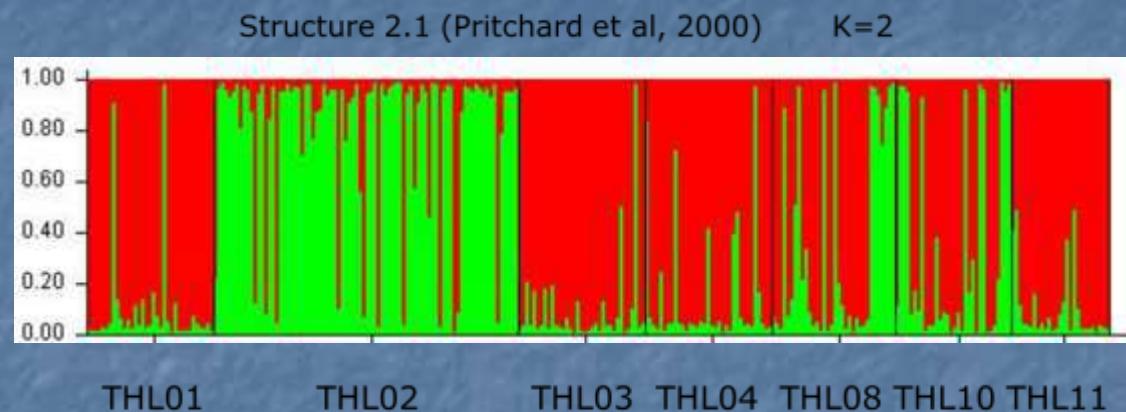
Number of major lineages & species of *Coregonus* in Palearctic & Nearctic



Проблема симпатических форм у сигов

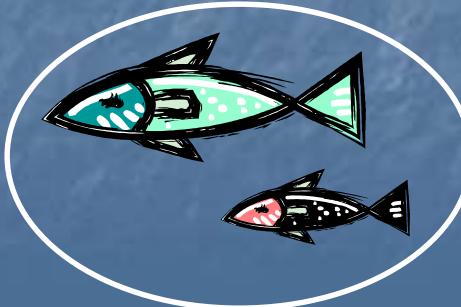
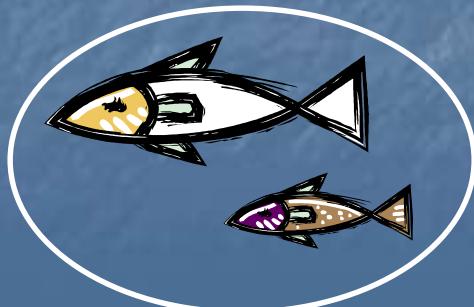
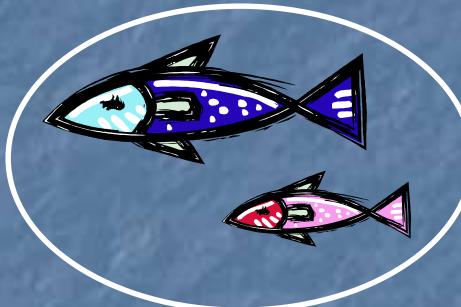
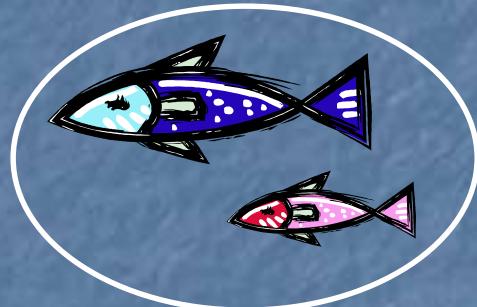
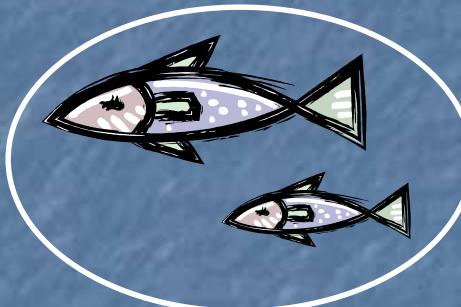
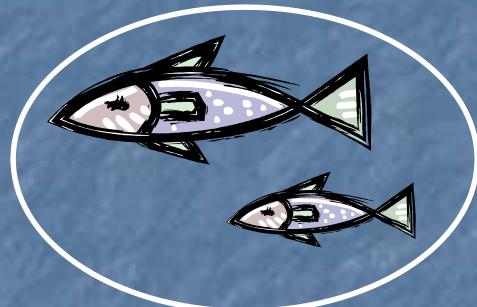
- Крупные и карликовые сиги Европы и С. Америки
- Много- и малотычинковые сиги Европы
- Пыжьян и муксун Сибири
- Сиг-востряк и сиг-горбун (пыжьян) Анадыря и Пенжины
- Амурский сиг *C. ussuriensis* и сиг-хадары *C. chadary* Амура
- Телецкий сиг и сижок Правдина
- Сиги и ряпушка Баунтовских озер
- Омуль и сиги оз. Байкал
- *C. artedii complex* Великих озер С. Америки
- Мелкая ряпушка *C. albus* и килец (Онежское оз.) и рипус (Ладожское оз.)

Симпатрические формы *Coregonus lavaretus* s.l. (Альпы) – from Bittner et al., 2005



Обе симпатрические формы сигов
обнаружены на всех нерестилищах

Модели эволюции фенотипов



Фенотипическая
пластичность

Множественные
вселения

Букеты видов

«Ряпушки» Великих озёр (Koeltz 1927) – озёрные формы омуля
Оз. Верхнее – современные формы



Lake Herring *Coregonus artedi*



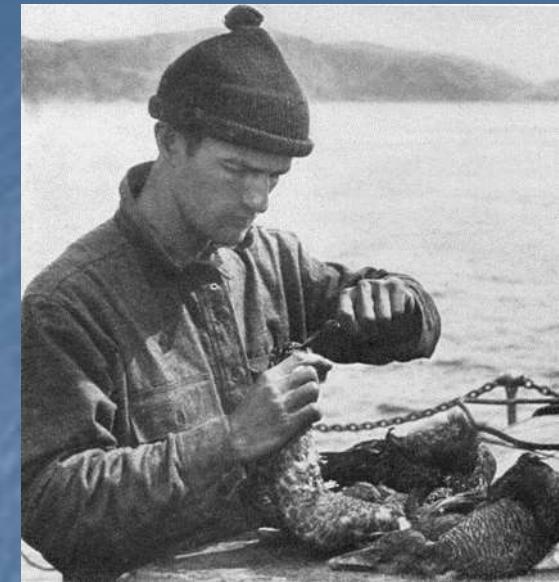
Bloater *Coregonus hoyi*



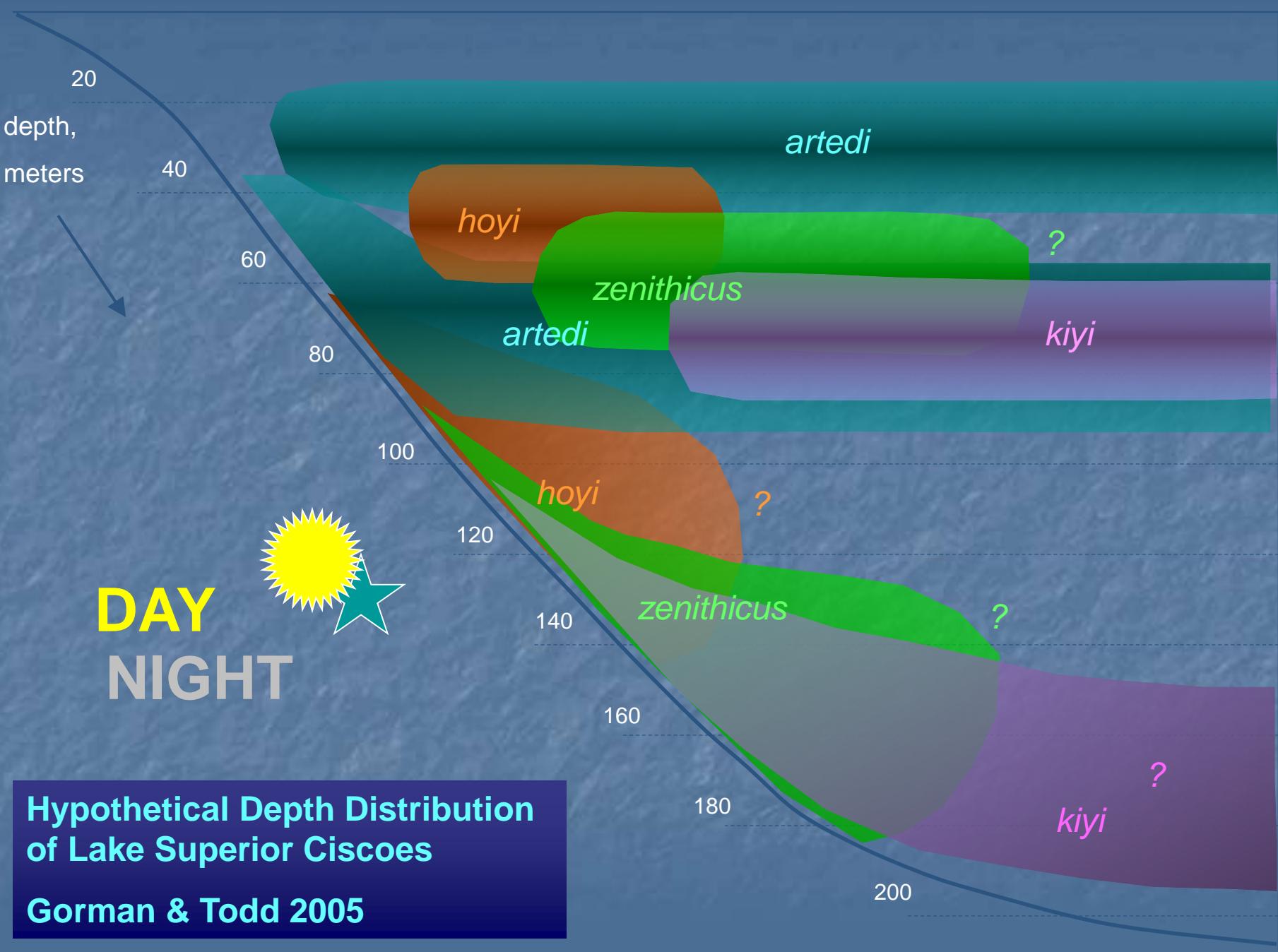
Shortjaw Cisco *Coregonus zenithicus*



Kiyi *Coregonus kiyi*

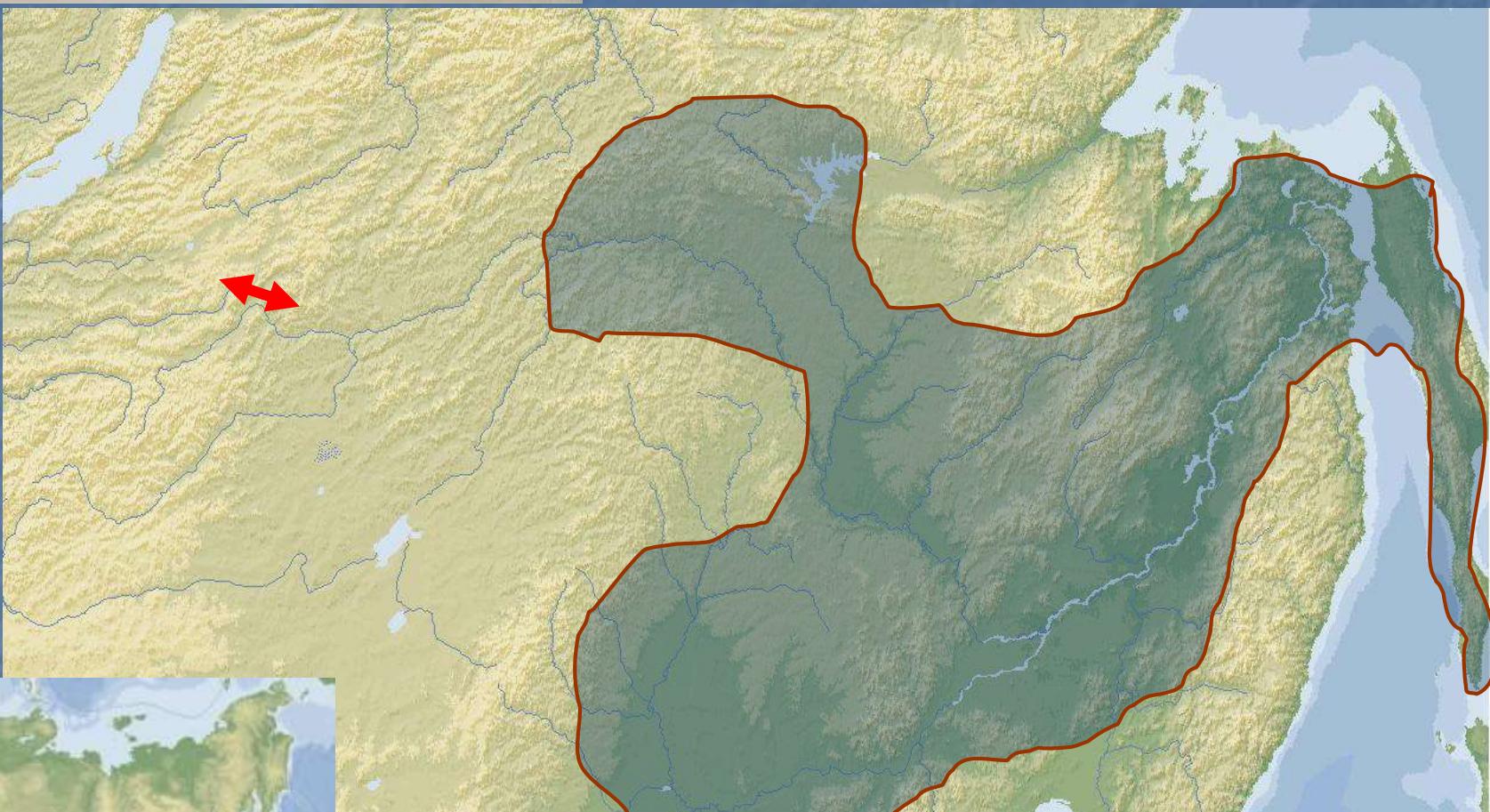


U.S. Bureau of Fisheries
Walter Koelz



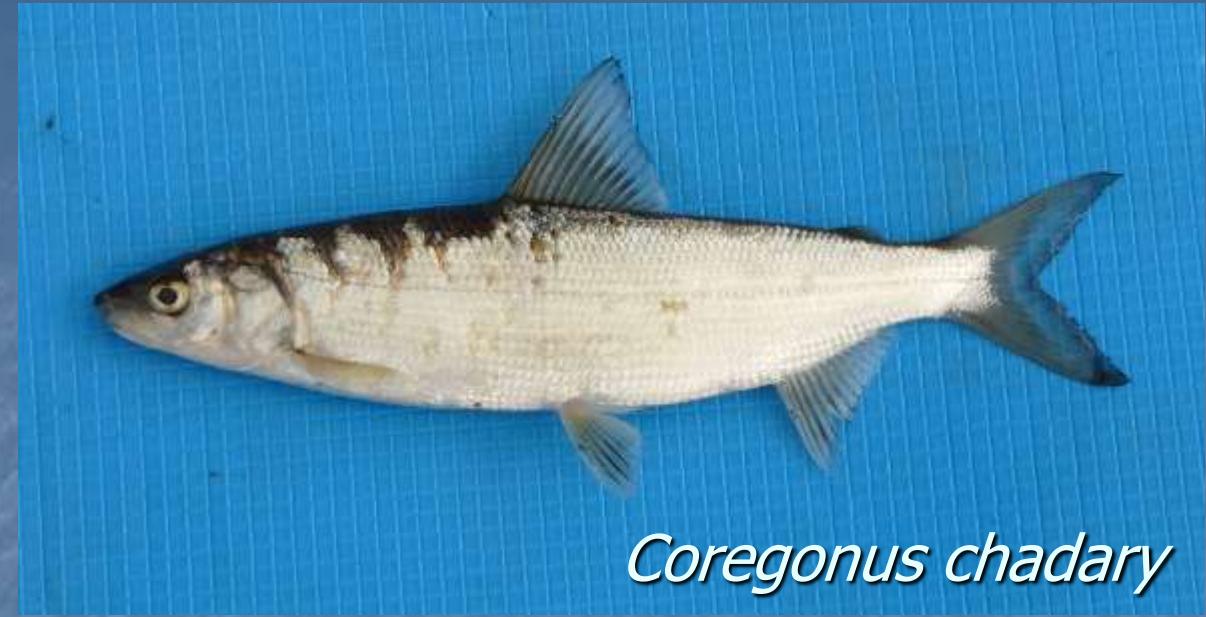


Coregonus ussuriensis range



lower mouth
high and narrow rostral
plate
maxilla just reaches eye edge
sp.br. 20-25 (23-24)
I.I. 87-91

p. Амур



Coregonus chadary

terminal or sub-
terminal mouth
teeth on vomer
maxilla long beyond
the frontal eye edge
sp.br. 26-31 (28-30)
I.I. 79-82



Coregonus ussuriensis

Diet

Coregonus chadary

benthopagous and predatory

(in Onon:
chironomids, mayflies, fish
in lower Amur:
chironomids, amphipods,
stoneflies, fish, Mysidae)



Coregonus ussuriensis

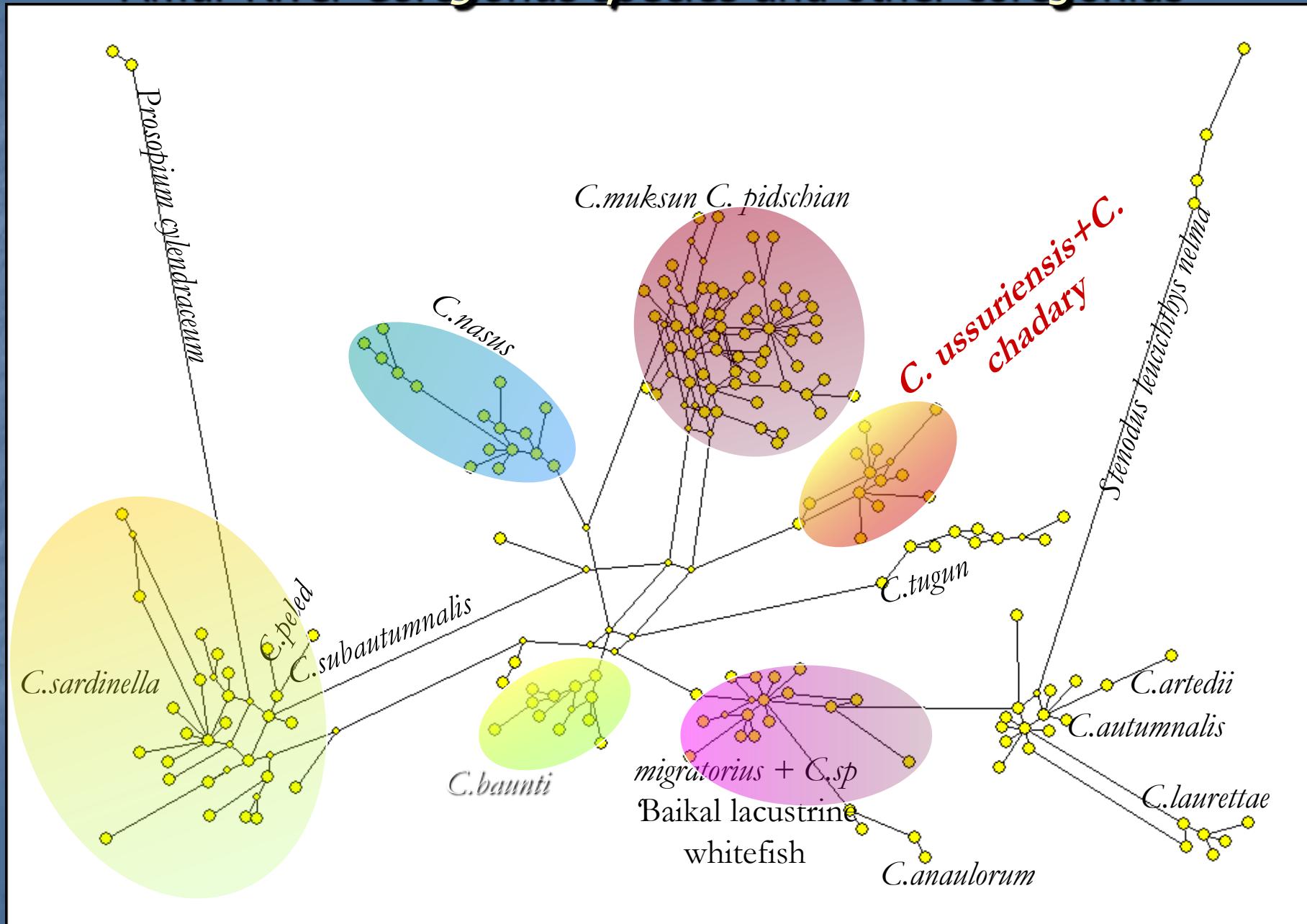
predatory

fish (cyprinids,
cobitids, lampreys,
+large insects)

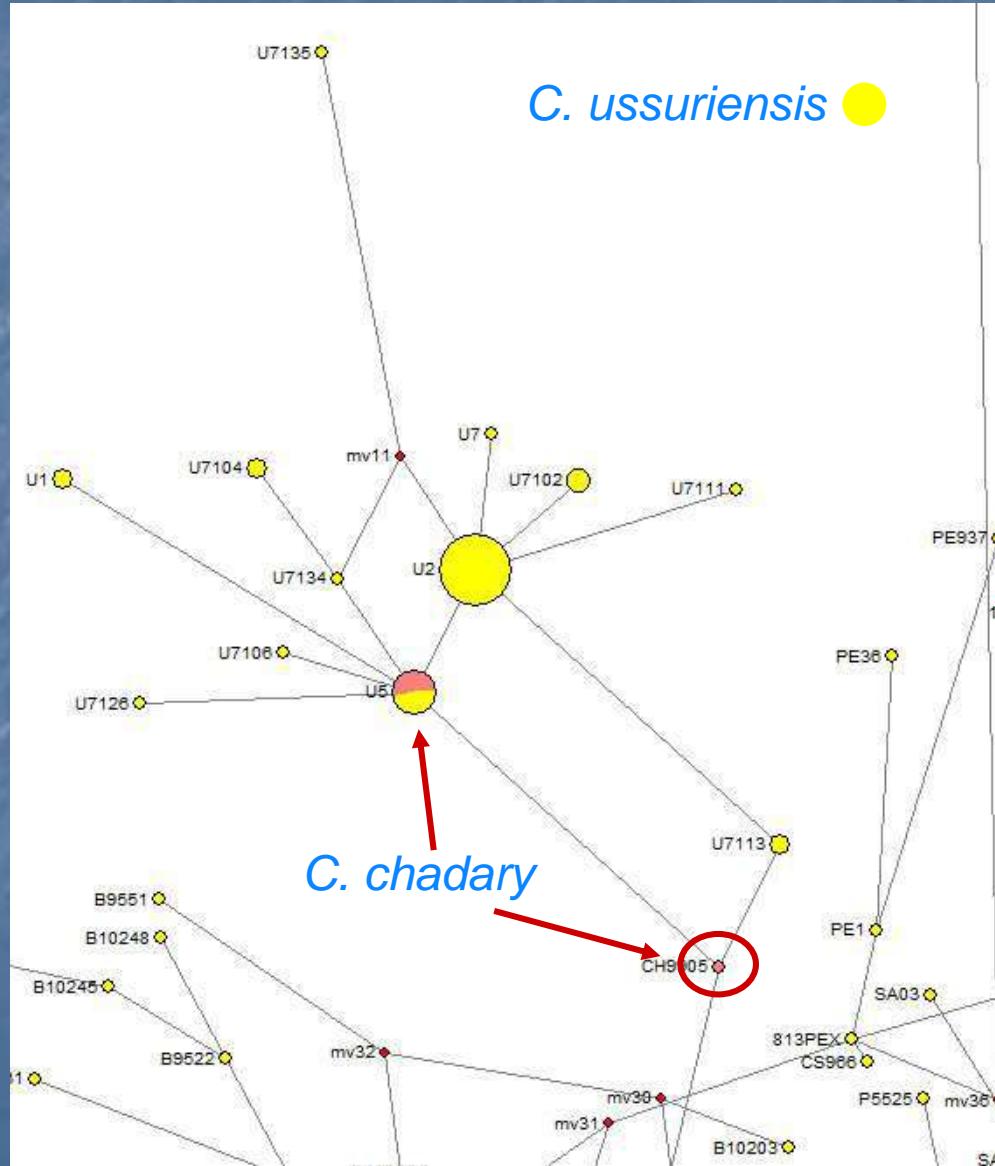


Lethenteron reissneri

Minimum Spanning Network among mt (ND-1) haplotypes of Amur River *Coregonus* species and other coregonids



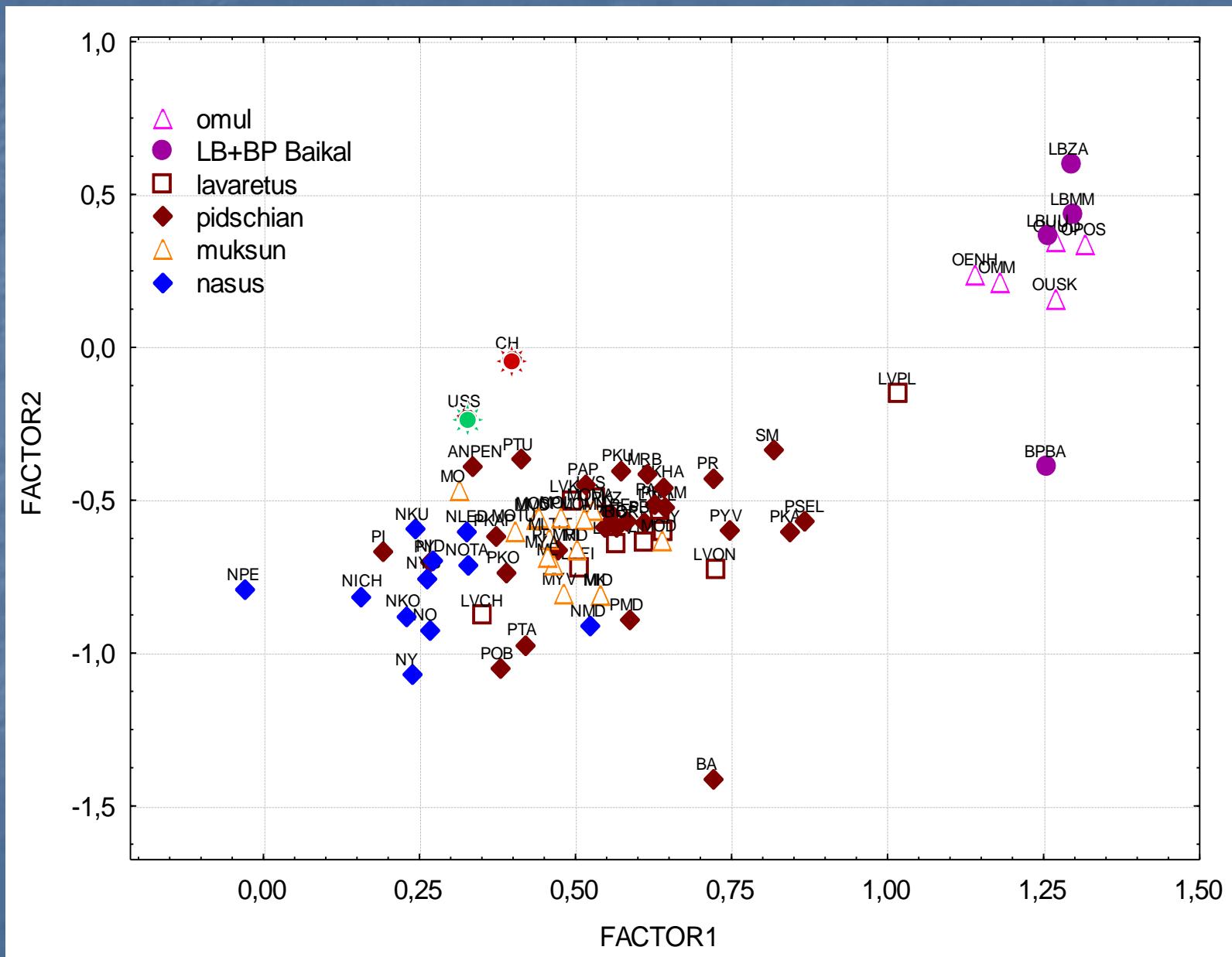
MSNetwork for mt haplotypes *C. ussuriensis* & *C. chadary*



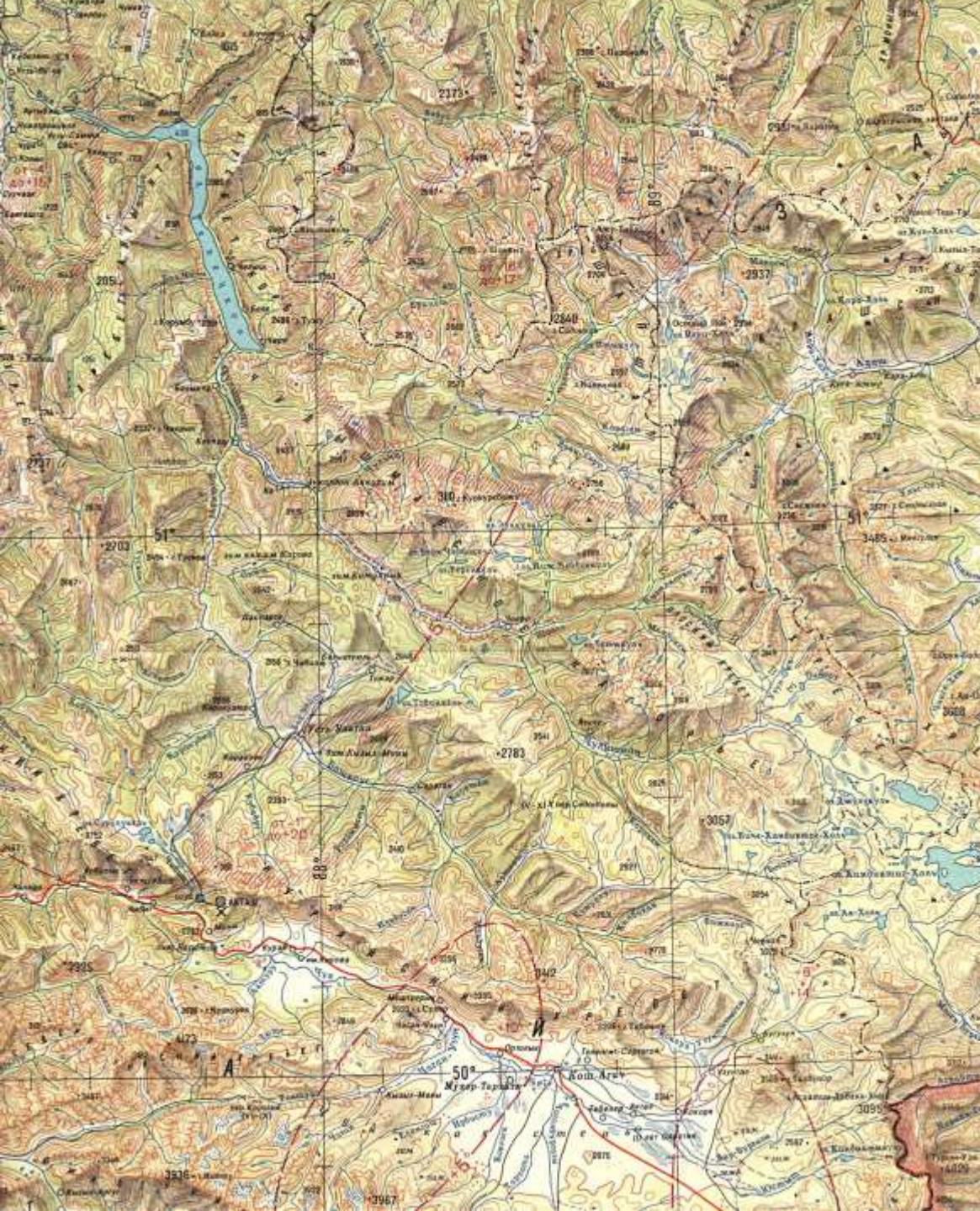
Варианты SOD у сигов басс. Амура



Ordination of scores for principal components I and II from the analysis of isozyme data



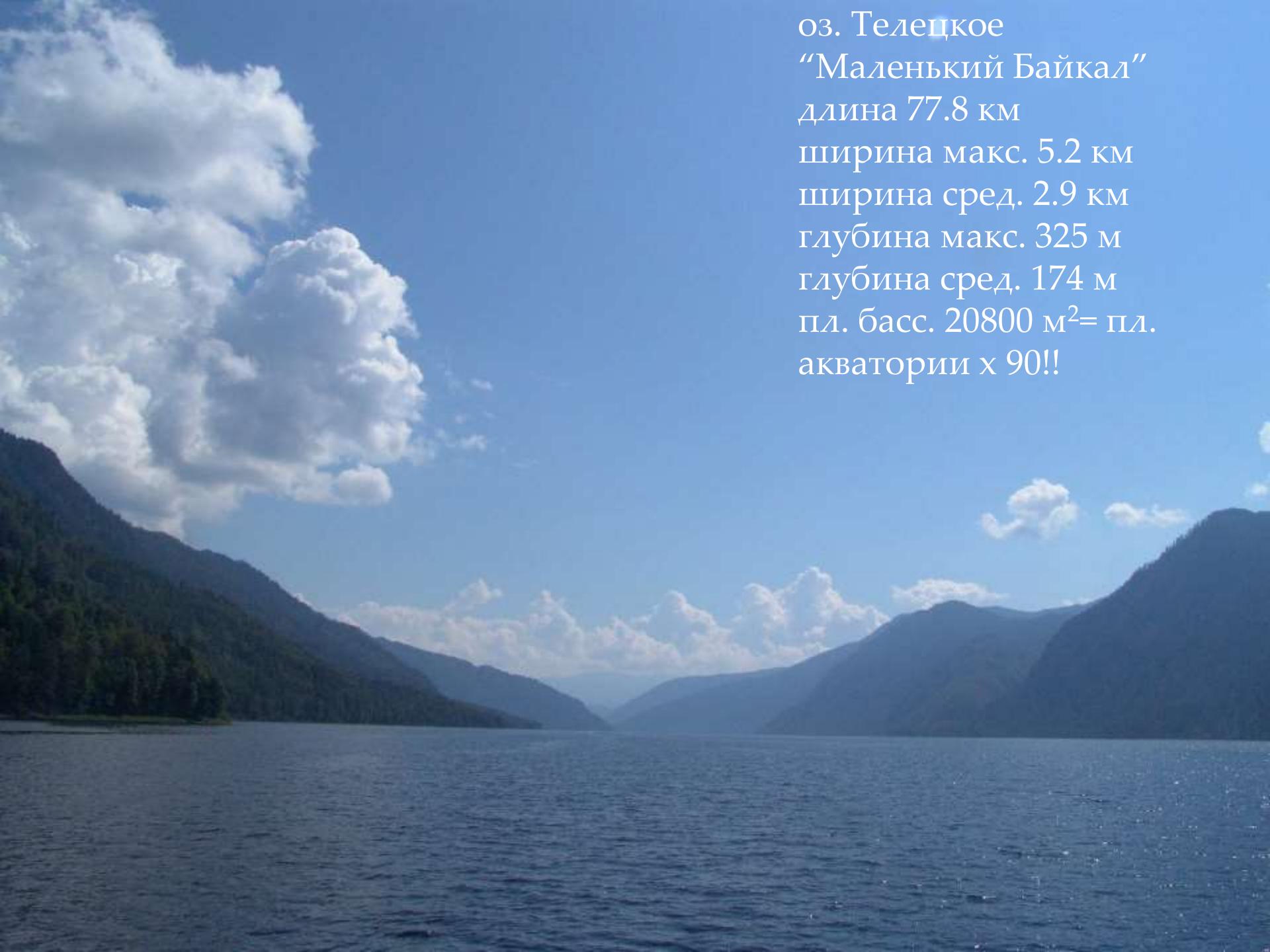
Оз. Телецкое



Алтай,
436 м н.у.м.
р. Бия => р. Обь

гл. приток р.
Чулышман

басс. не был покрыт
посл. оледенением



оз. Телецкое
“Маленький Байкал”
длина 77.8 км
ширина макс. 5.2 км
ширина сред. 2.9 км
глубина макс. 325 м
глубина сред. 174 м
пл. басс. 20800 м²= пл.
акватории x 90!!

Сиги оз. Телецкое



Телецкий сиг *Coregonus smitti*



Сижок Правдина *Coregonus pravdinellus* 45

Телецкий сиг

C. smitti



194 (177-213)

26(23-29)

37.4 (35.7-38.4)

25.0

эврифаг

Сижок Правдина

C. pravidinellus



длина тела

111 (96-137)

ч. жаб. тычинок

33 (30-39)

дл. ниж. челюсти

43.7 (38.5-46.7)

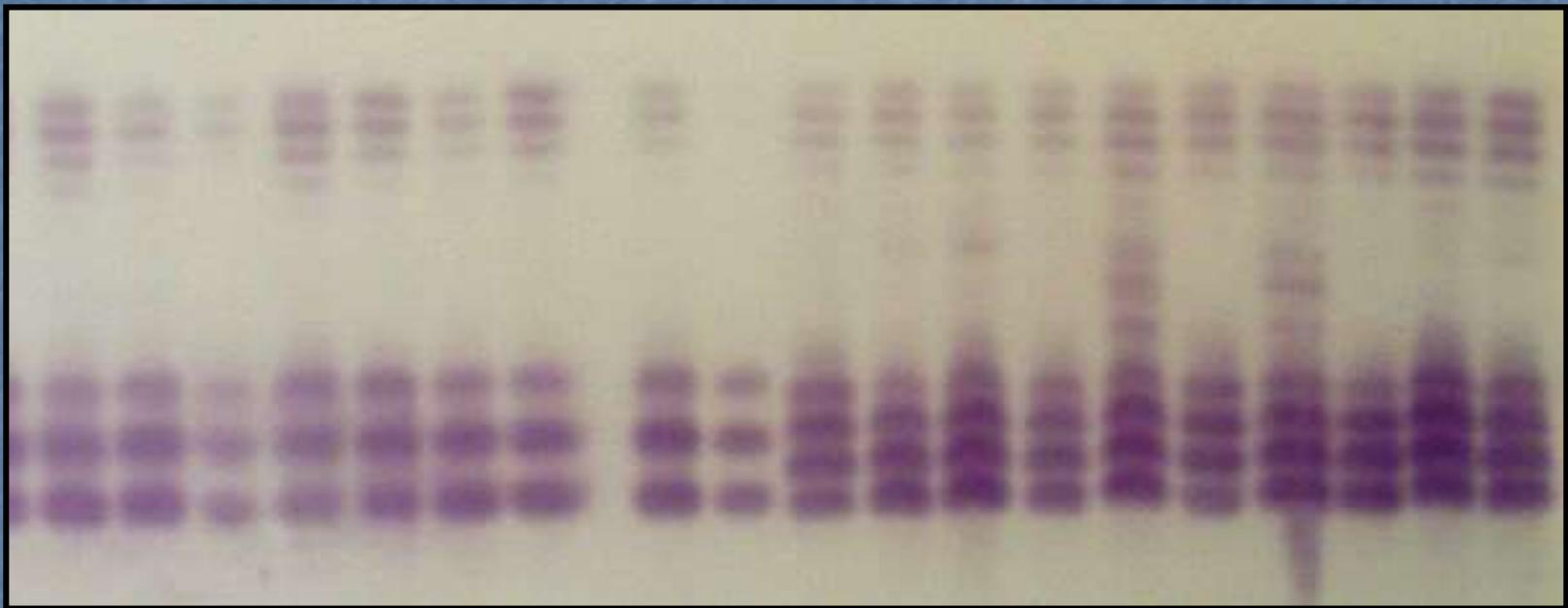
диаметр глаза

28.6

питание

планктофаг

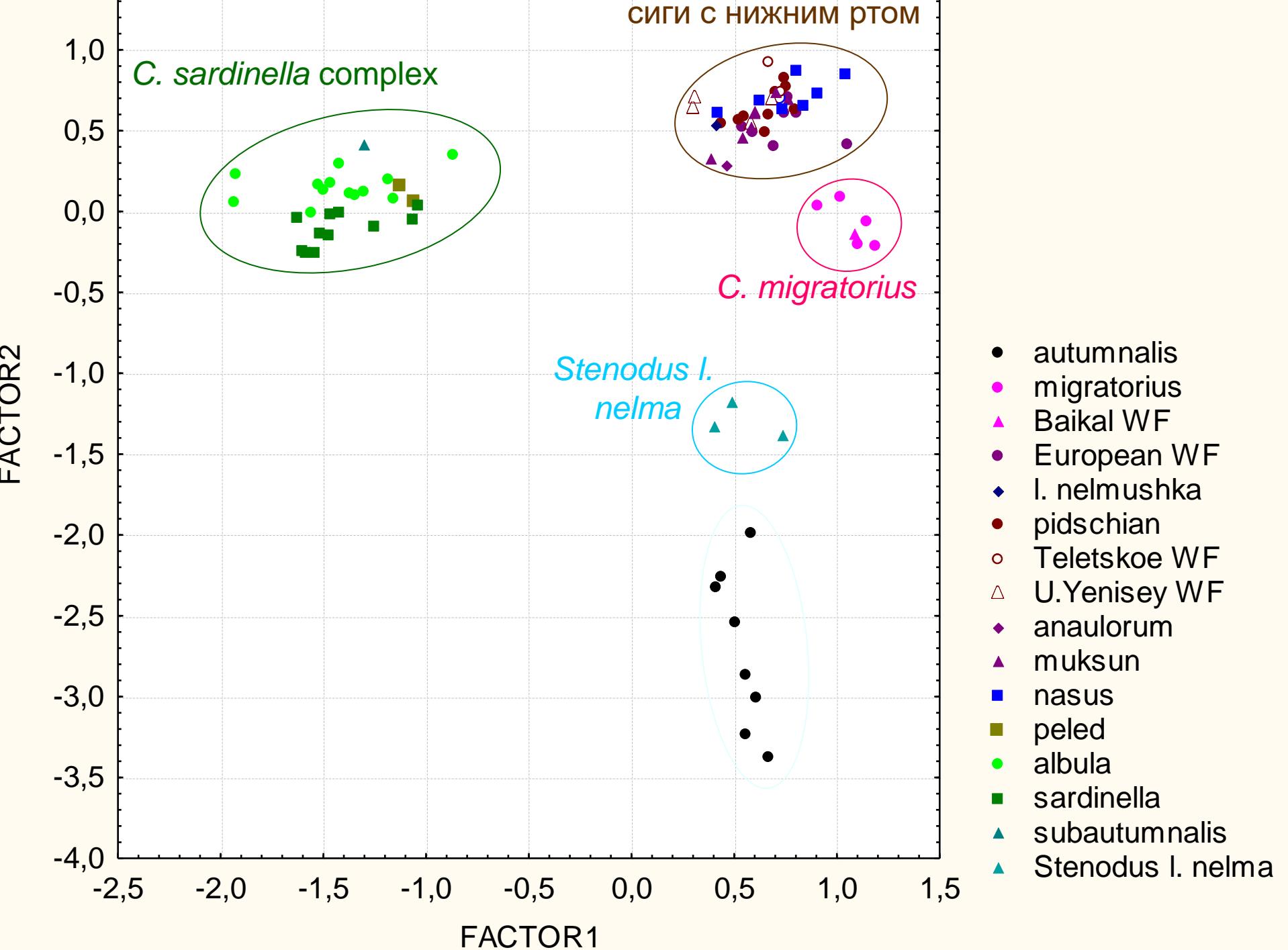
*LDH-1,2**



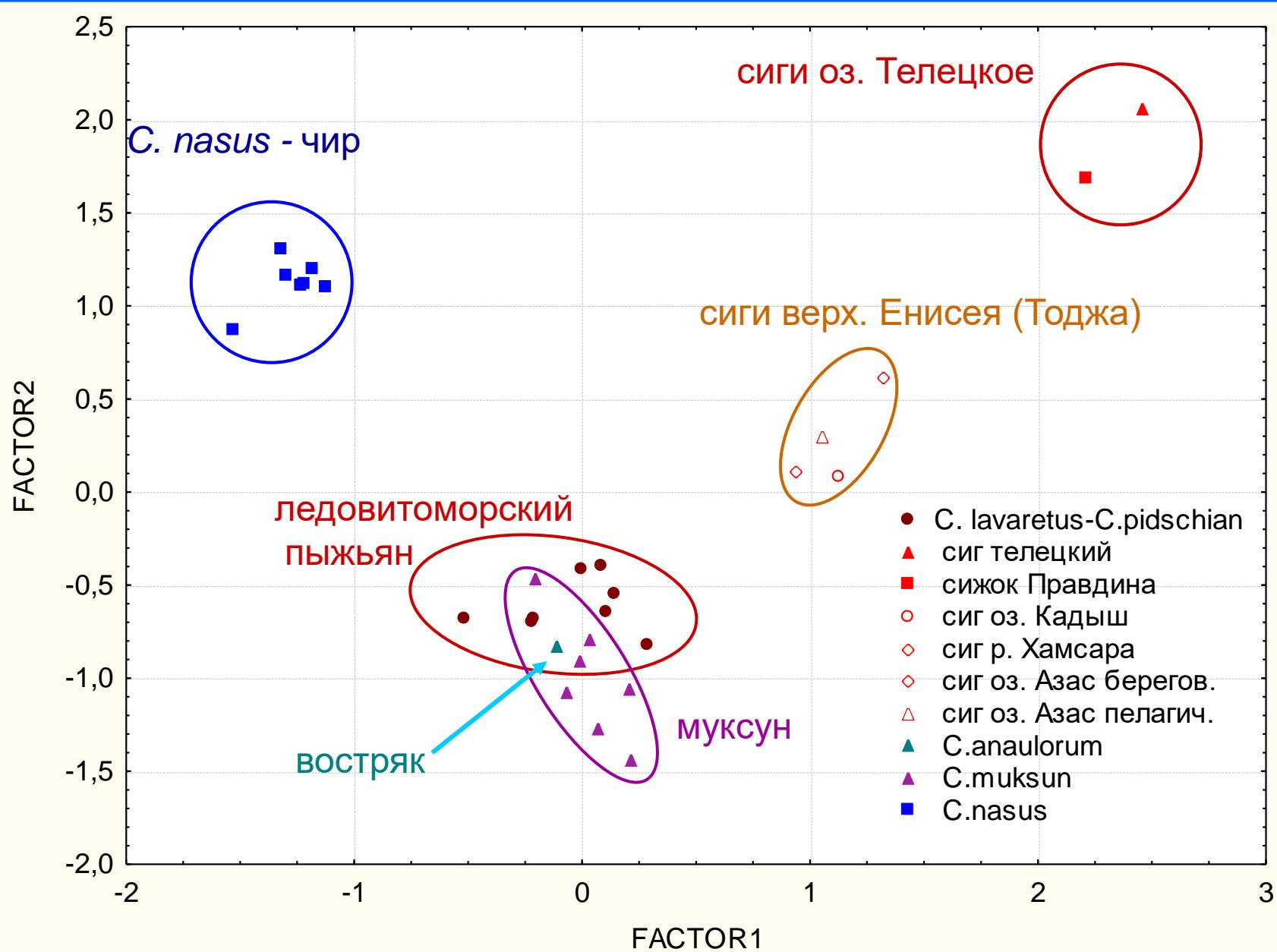
C. smitti *C. pravdinellus*

др. виды р. *Coregonus*

СИГИ С НИЖНИМ ртом



Результаты РСА по аллозимным данным (сиги с нижним ртом)



Байкал



Lake Baikal Coregonus species



C. migratorius – spawns in rivers

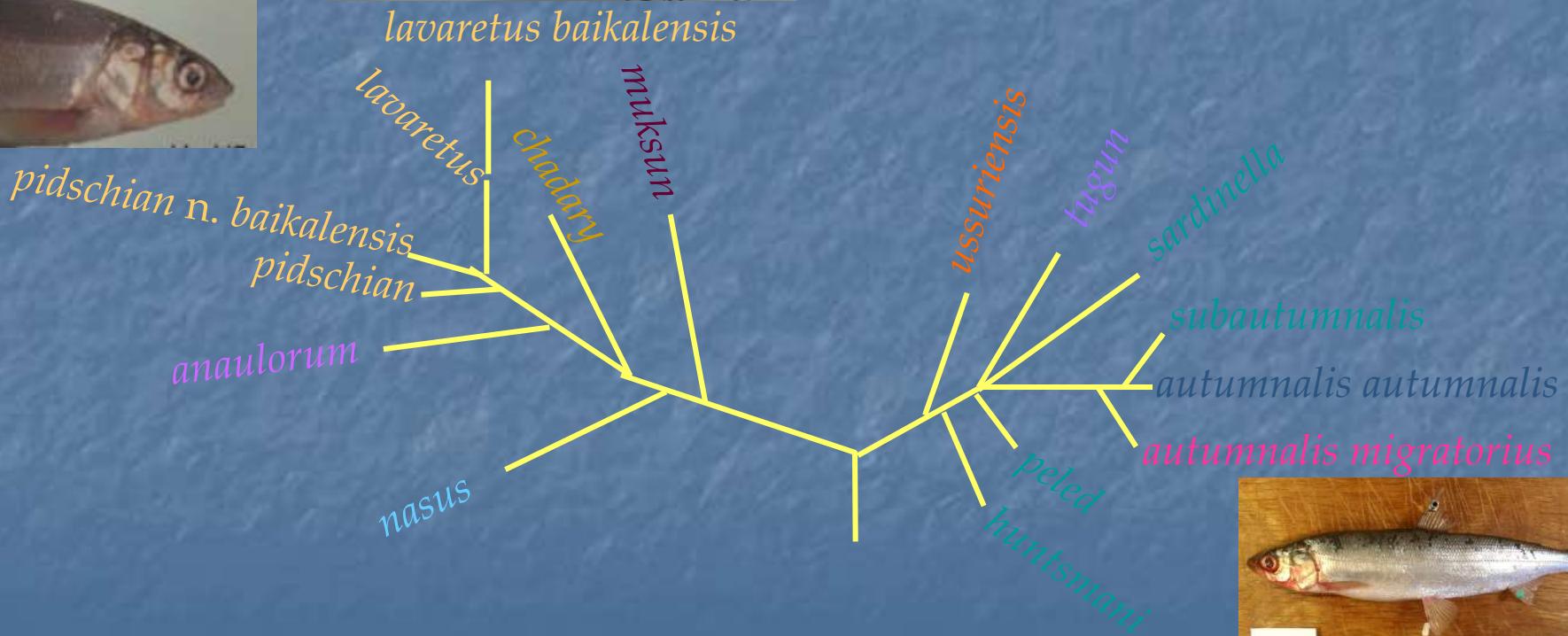
C. lavaretus baicalensis - Baikal
lacustrine WF – spawns in
Baikal

C. l. pidschian natio baicalensis –
Baikal ‘pidschian’ (riverine WF)
– – spawns in rivers

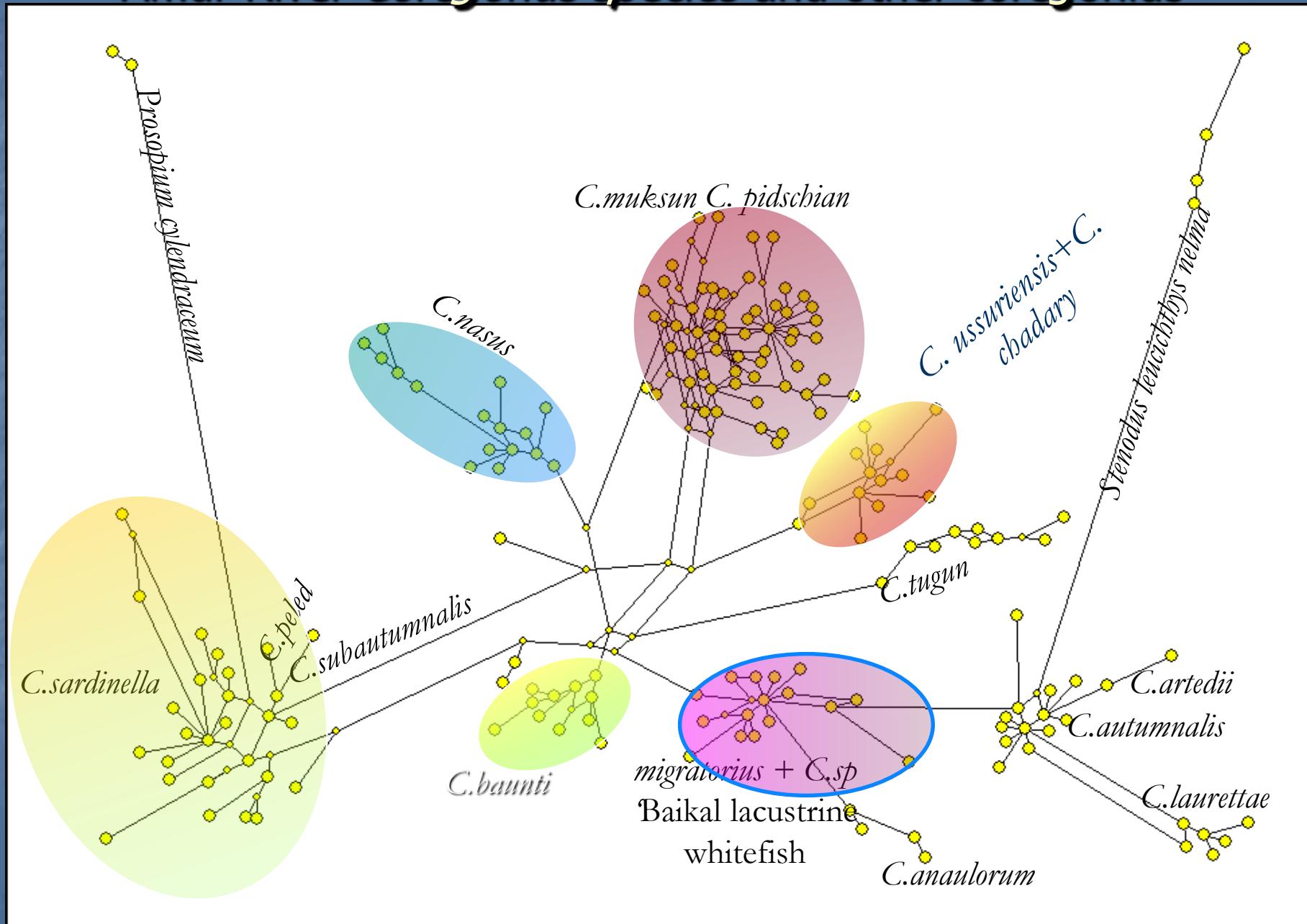
Baikal lacustrine whitefish

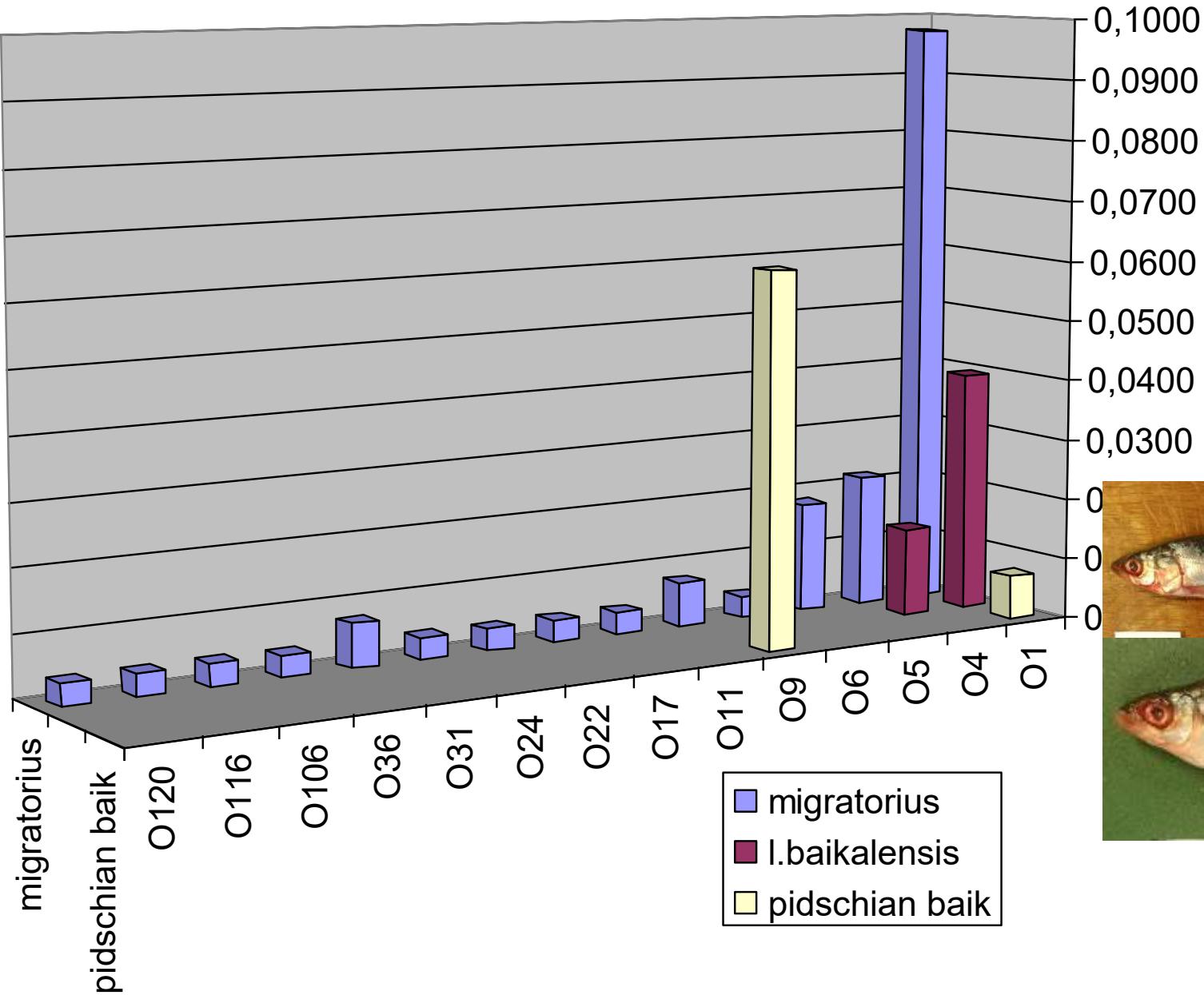


Traditional view on the taxonomical relationships of *Coregonus* species of the Lake Baikal



Minimum Spanning Network among mt (ND-1) haplotypes of Amur River *Coregonus* species and other coregonids

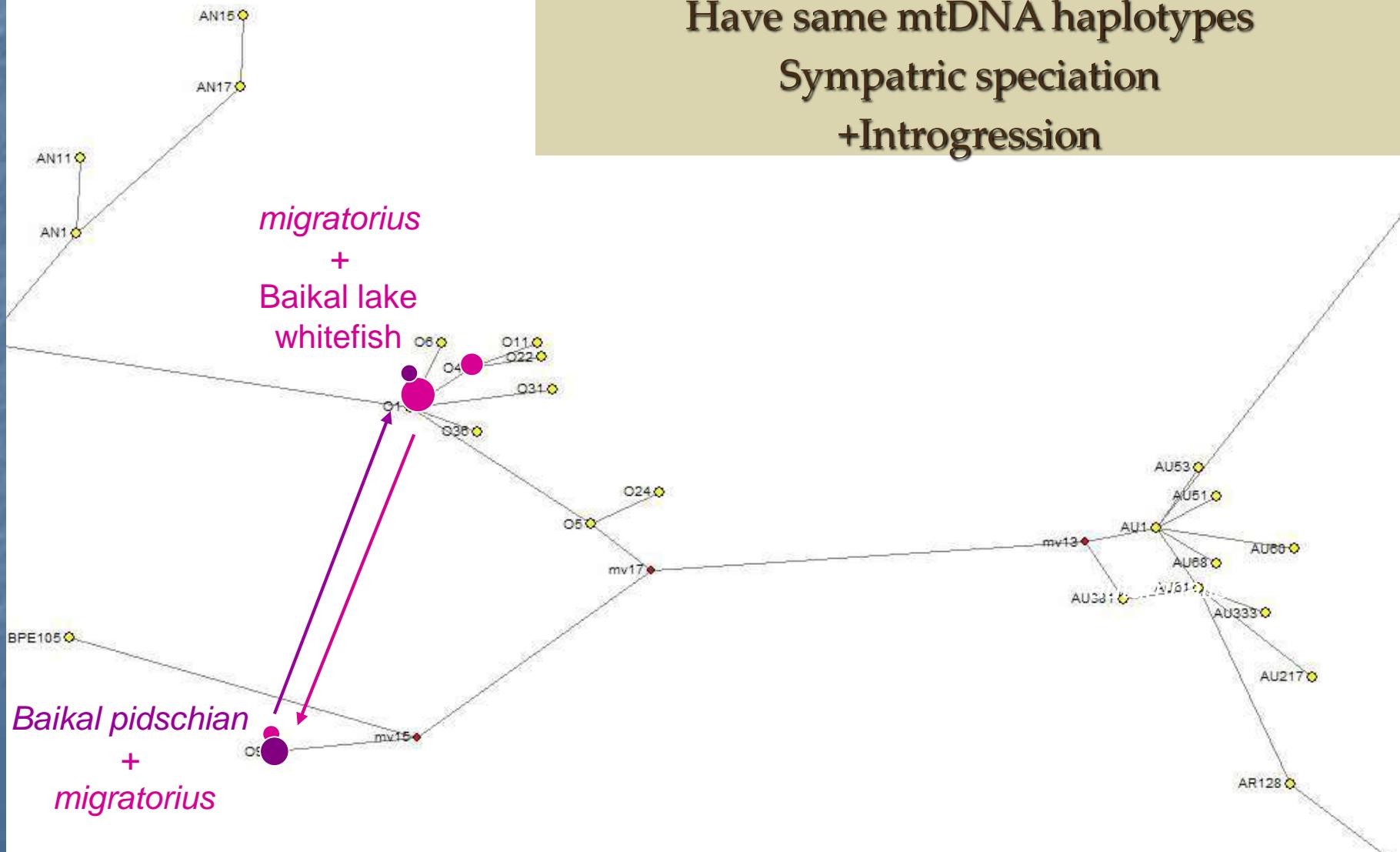




Coregonus + *Stenodus* + *Prosopium* MSN among haplotypes

C. migratorius vs Baikal lake whitefish vs Baikal pidschian

Have same mtDNA haplotypes
Sympatric speciation
+Introgression



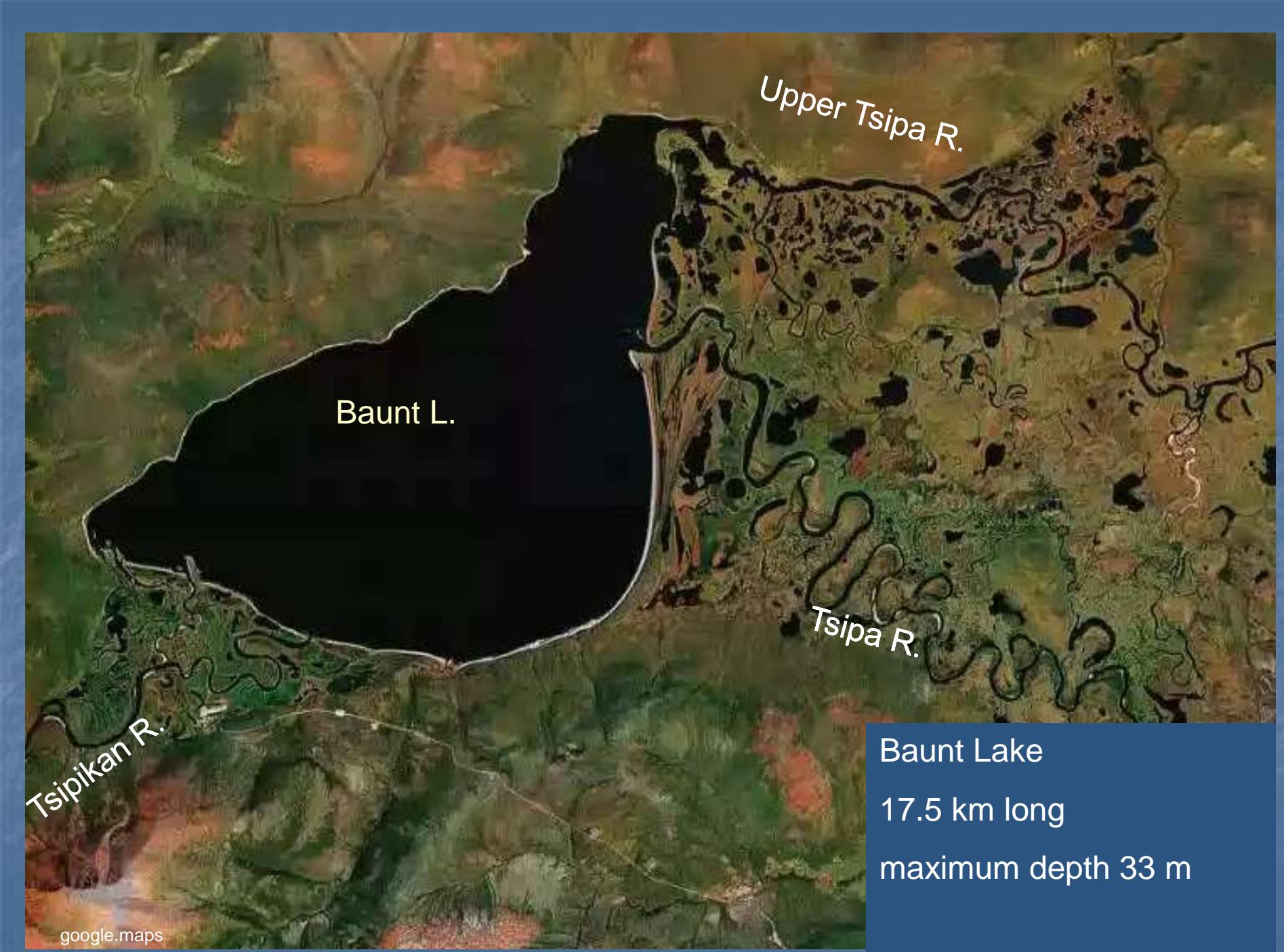
Дифференциальная транскрипция у бакальских сиговых (О. Быченко и др., 2010)

«Выявление и функциональный анализ геномных и
транскриптомных различий между сигом и омулем озера
Байкал» - дисс. к.б.н.

- Гены, возможно, связанные в поведением,
иммунным ответом, и транспозонов *Tc1*

Оз. Баунт (верх. Лена)





Baunt Lake
17.5 km long
maximum depth 33 m

Баунтовские (Ципо-Ципиканские озера)

Morphological and ecological data

1) autumn spawning seasons

'river-'whitefish

'lacustrine-'whitefish

'river-lacustrine-' whitefish

2) spring spawning season

'lacustrine-' whitefish

cisco (Skryabin,1977)



1. *Coregonus skrjabini* sp. nova – gill rakers 23,2, spring spawning
2. *Coregonus pidschian* gill rakers 23,2
3. *Coregonus vernus* sp. nova. gill rakers 37.1
4. *Coregonus baunti* sp.nova gill rakers 42.7 (Karasev,1987)

Genetic data

SLOBODYANYUK, S.YA., KIRILCHIK S.V., MAMONTOV A.M. & SKULIN V.A. (1993): The comparative restriction analysis of mitochondrial DNA of the lake whitefishes *Coregonus lavaretus baicalensis* from Lake Baikal and *Coregonus baunti* from Lake Baunt. – Vopr. Ikhtiol. 33: 631–636.

YAKHNENKO, V.M. & MAMONTOV, A.M. (1998): A comparative isozyme analysis of whitefishes from Lake Baikal and Baunt lakes. – Siberian Ecological J. 5: 441–443.

The genetic differentiation of the least cisco (*Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848) from Lake Baunt and the Lena River

V.M. Yakhnenko and A.M. Mamontov

with 1 figure and 3 tables

Abstract: Isozymes were analyzed for 26 gene loci in the spring-spawning form of the least cisco (*Coregonus sardinella*) in Lake Baunt and the autumn-spawning form in the Lena River. Polymorphisms were found at 11 loci, and the percentage of polymorphic loci was 29.63% in Lake Baunt and 37.04% in the Lena River. Mean heterozygosity was 7.62 and 8.83%, respectively, and corresponded to the level of variation in ciscoes as a whole. A heterogeneity test demonstrated significant differences between the two populations at four loci, and the genetic distance between the forms ($D = 0.063$) corresponded to differences between subspecies in other coregonids. Such a high level of genetic differentiation in the Baunt cisco could have been caused by its long isolation and the specific hydroclimatic conditions in Lake Baunt.

Coregonus from Baunt Lake

Coregonus pidschian
low-rakered whitefish

Gill-rakers $21,3 \pm 1,3$
lower mouth
benthophagous



medium-rakered whitefish
(MRWF)

Gill-rakers 37,1
nearly terminal mouth
euryphagous



Baunt Lake cisco
(sometimes referred to as
Coregonus baunti)

Gill-rakers $42,7 \pm 0,338$
terminal mouth
planktrophagous

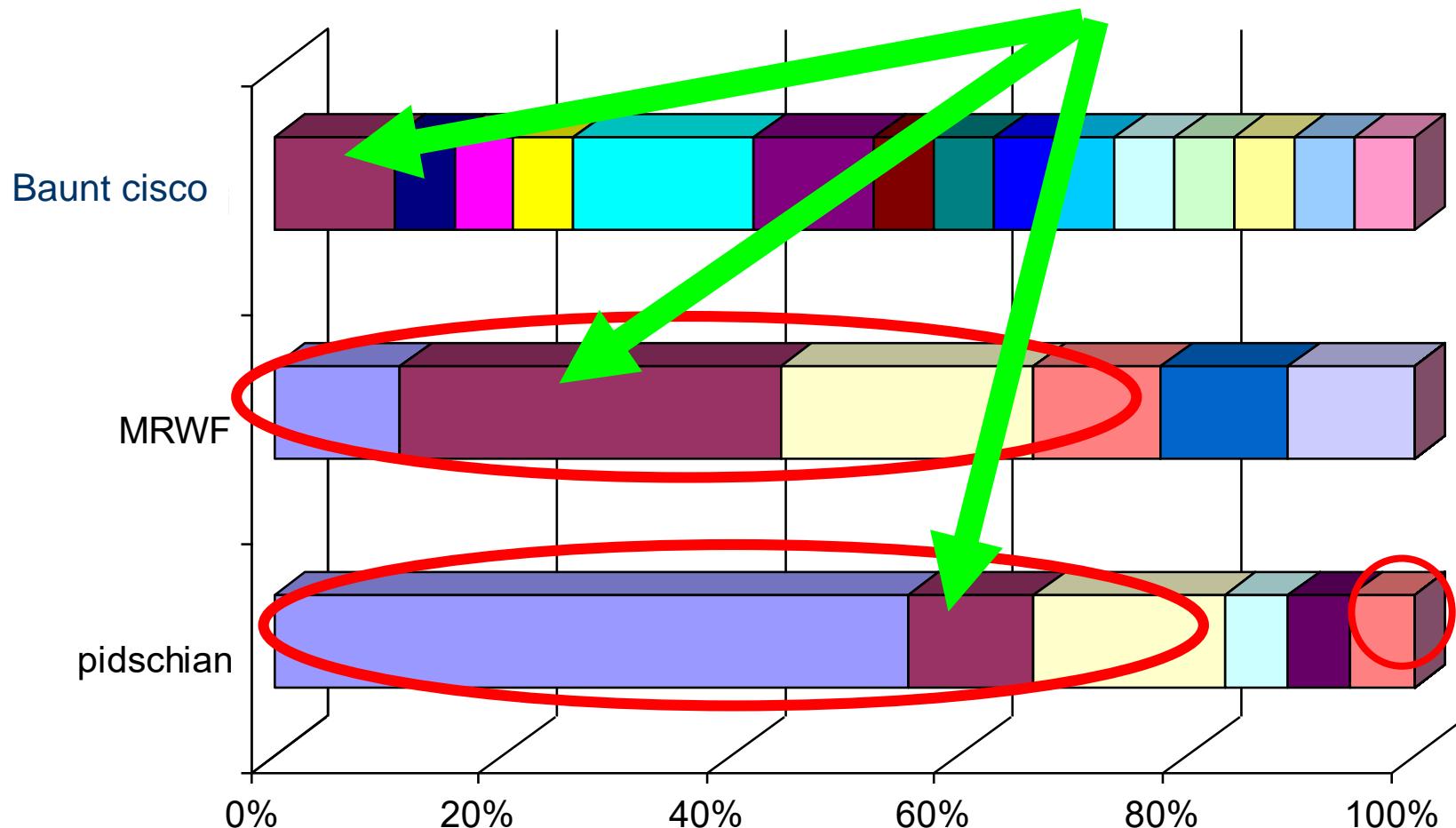


Methods

- PCR-RFLP analysis of mtDNA (ND-1)
- Allozyme analysis

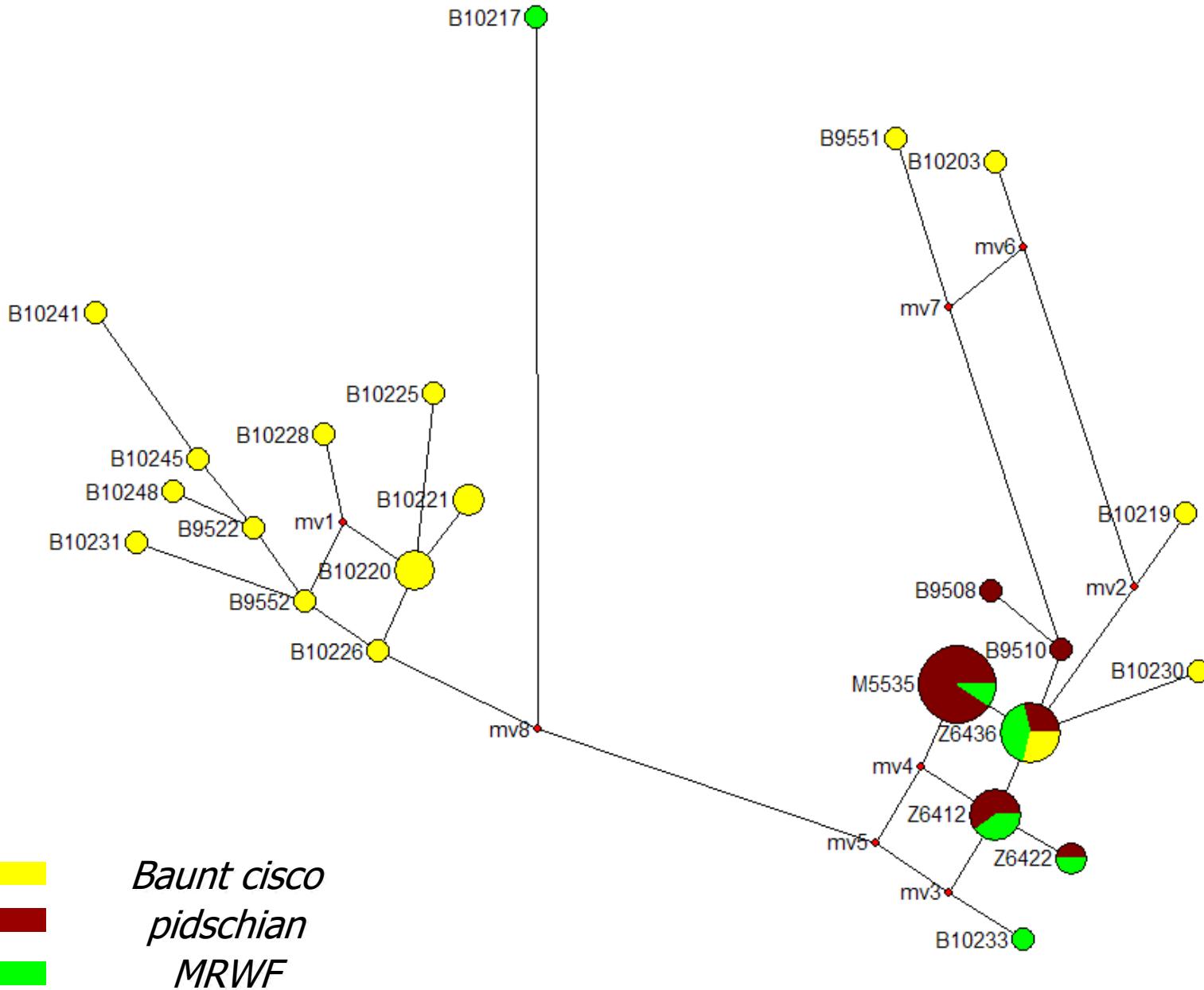


mtDNA haplotypes of whitefish and cisco from Baunt Lake

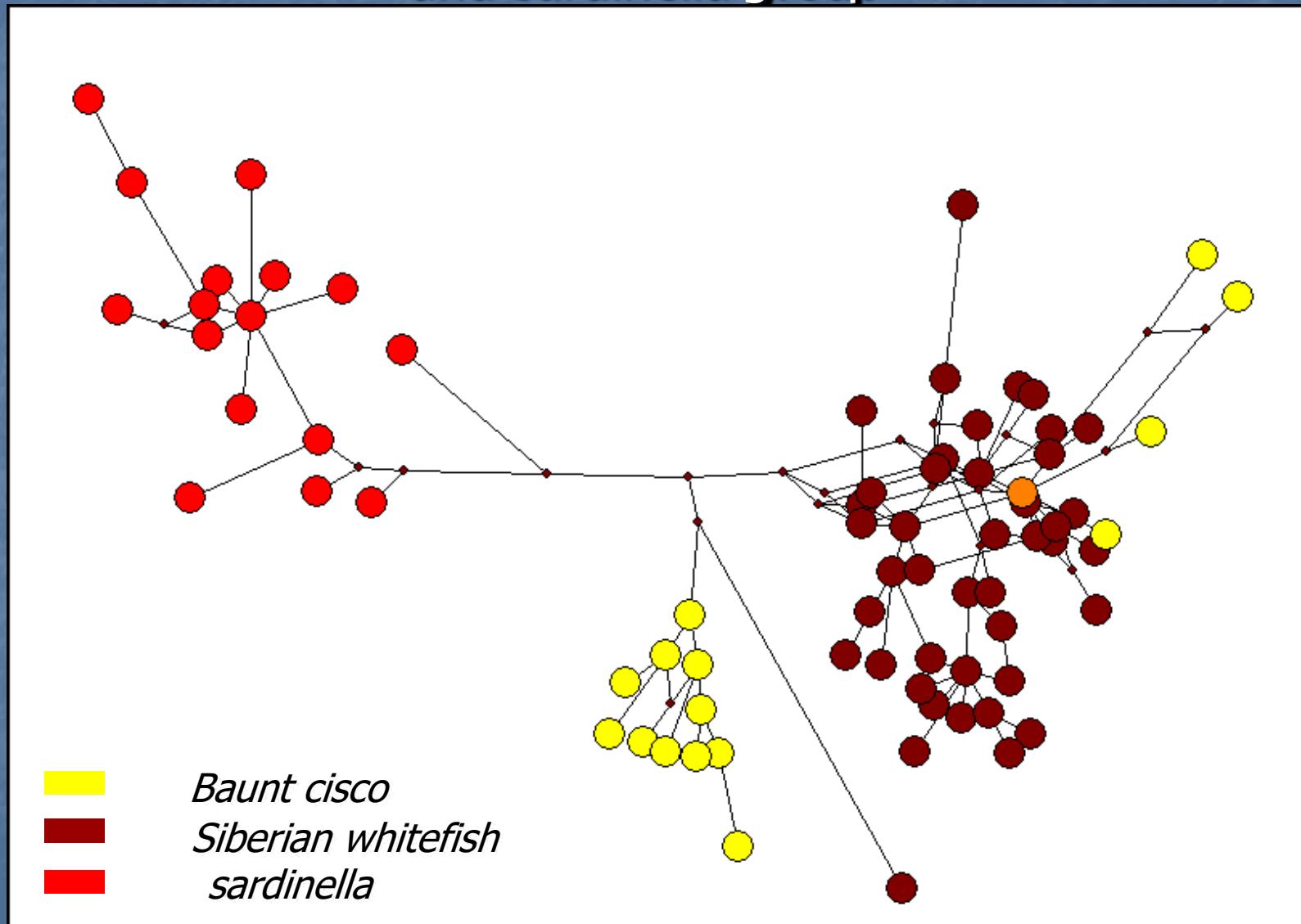


- [■] M5535 [■] Z6436 [■] Z6412 [■] B9508 [■] B9510 [■] Z6422 [■] B10217 [■] B10233
- [■] B9551 [■] B9552 [■] B10219 [■] B10220 [■] B10221 [■] B10225 [■] B10226 [■] B10203
- [■] B10228 [■] B10230 [■] B10231 [■] B10241 [■] B10245 [■] B10248

Minimum Spanning Network among ND-1 haplotypes of whitefish and cisco from Lake Baunt

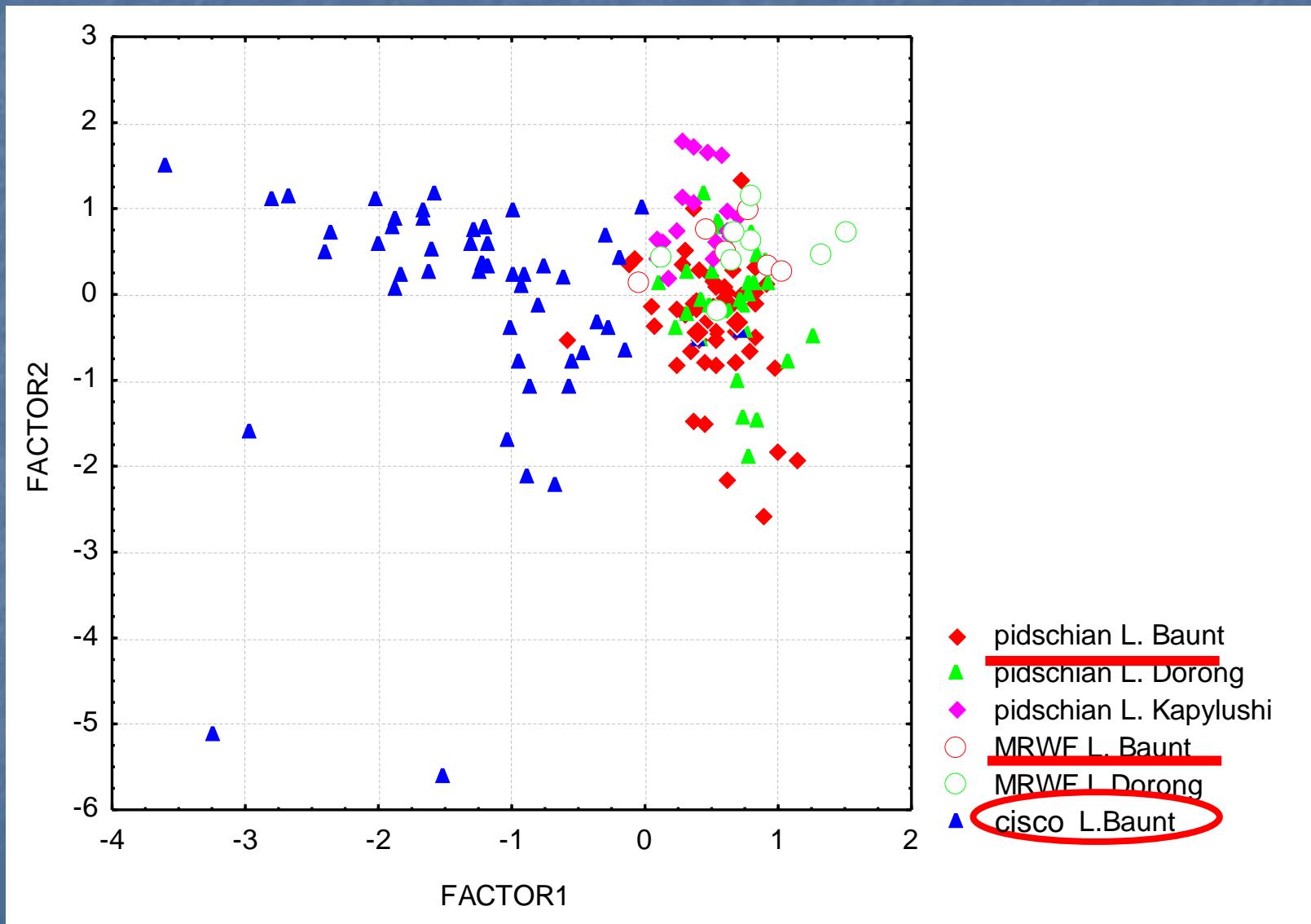


Minimum Spanning Network among ND-1 haplotypes of coregonid Lake Baunt compared with Siberian whitefish and sardinella group

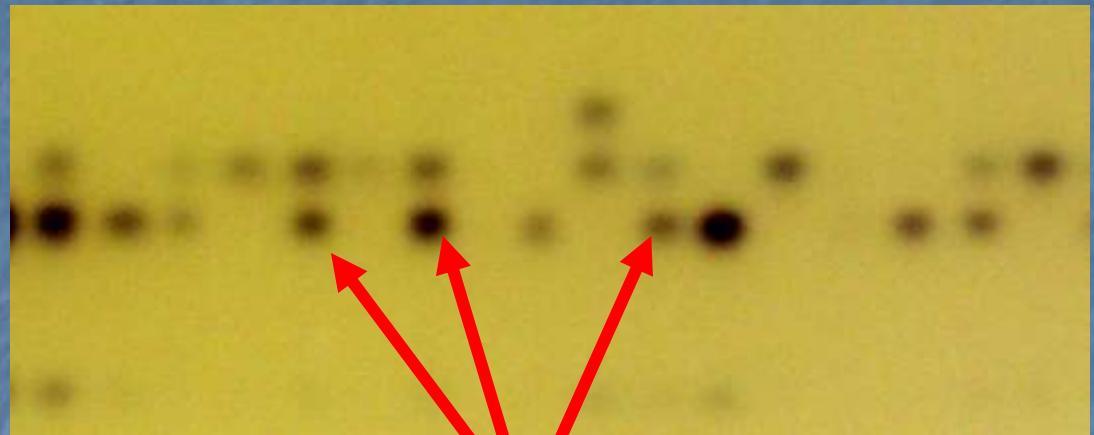


Orange color shows common composite haplotype for Lake Baunt coregonids

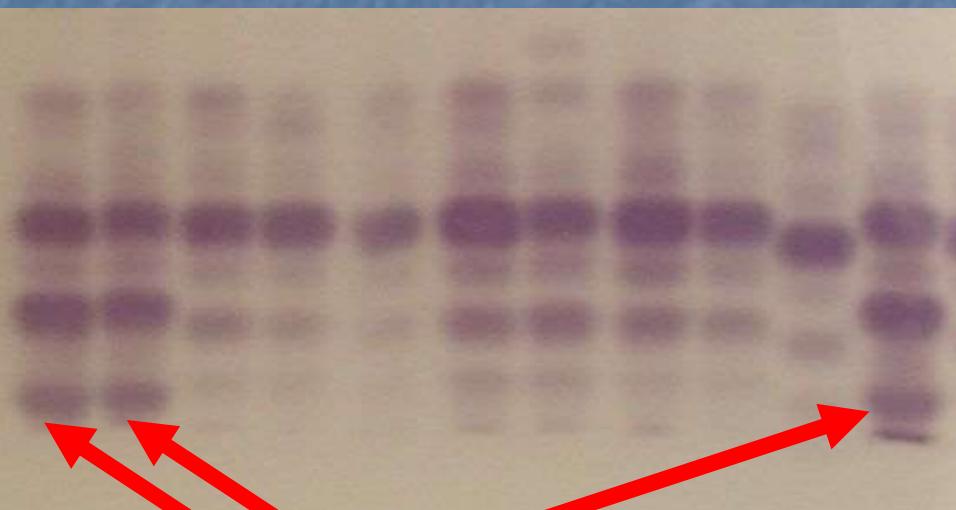
Ordination of scores for principal components I and II from the analysis of isozyme data



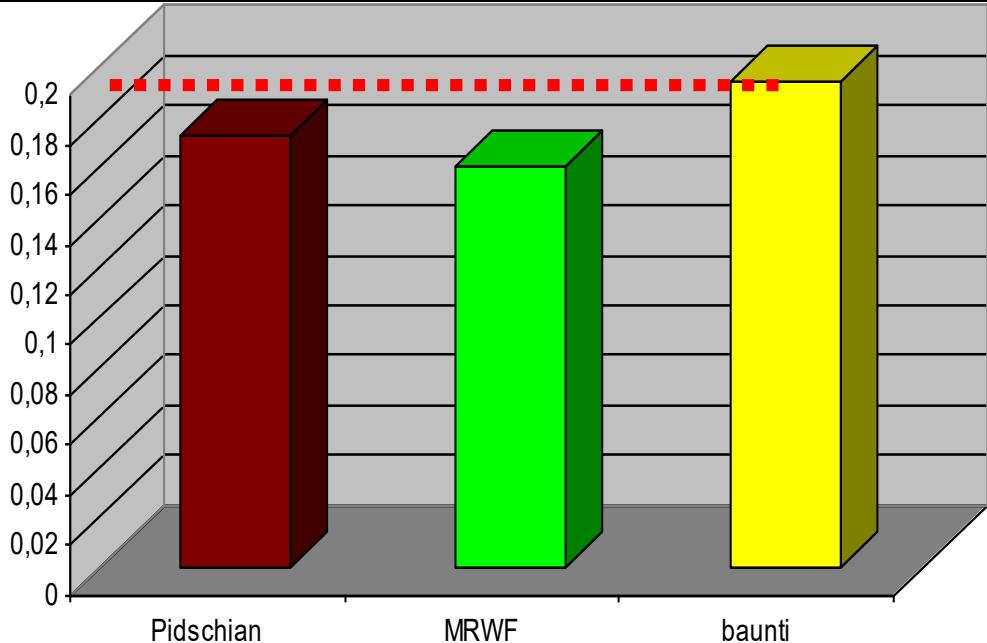
Alleles typical to cisco from Baunt L.



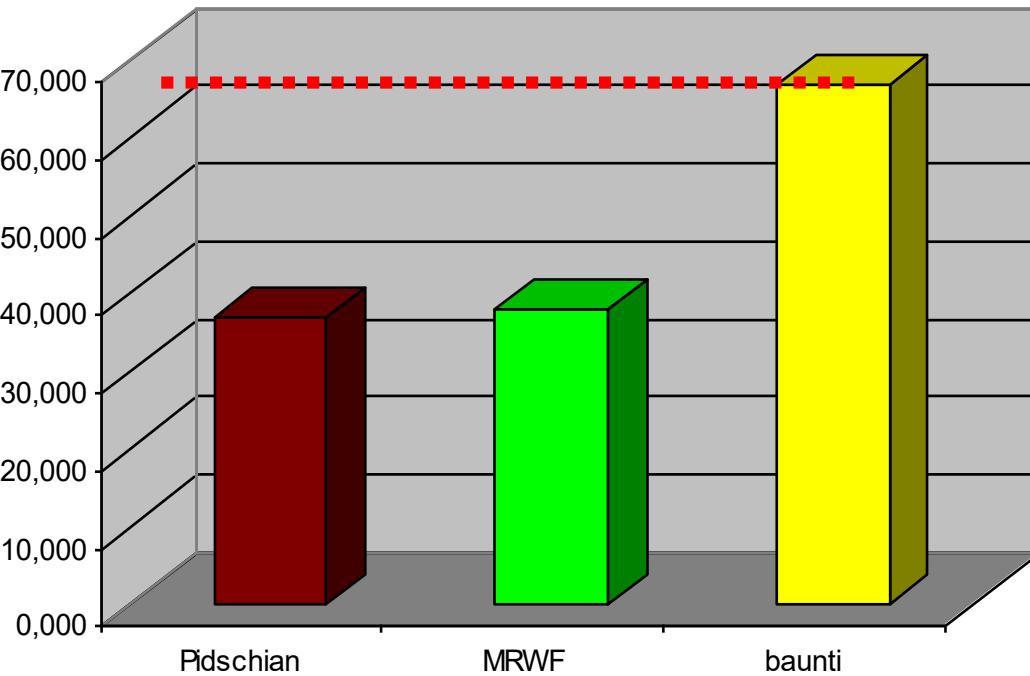
PGM-2*3,5



MDH-1,2* 1

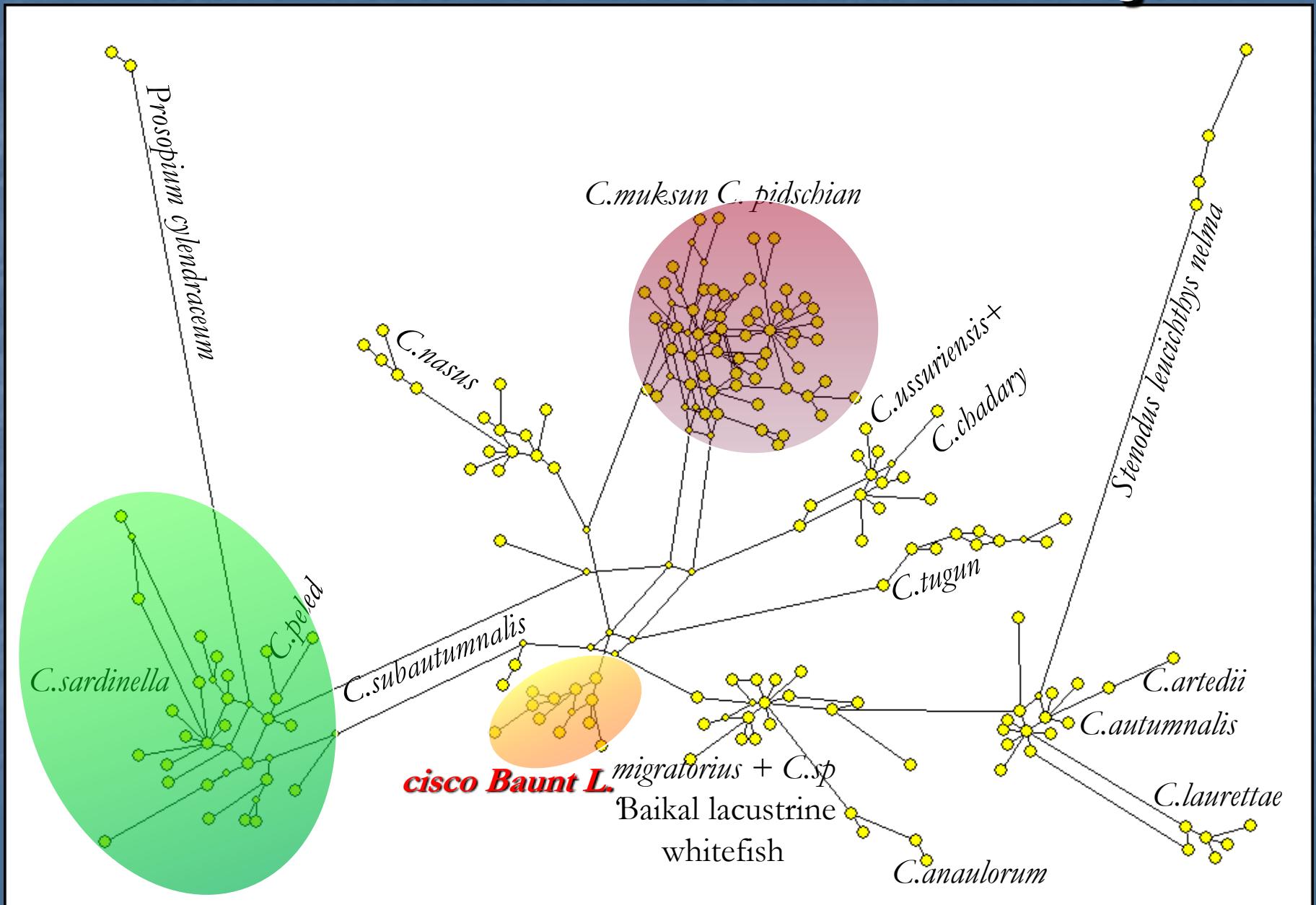


Average allozyme
heterozygosity (H)

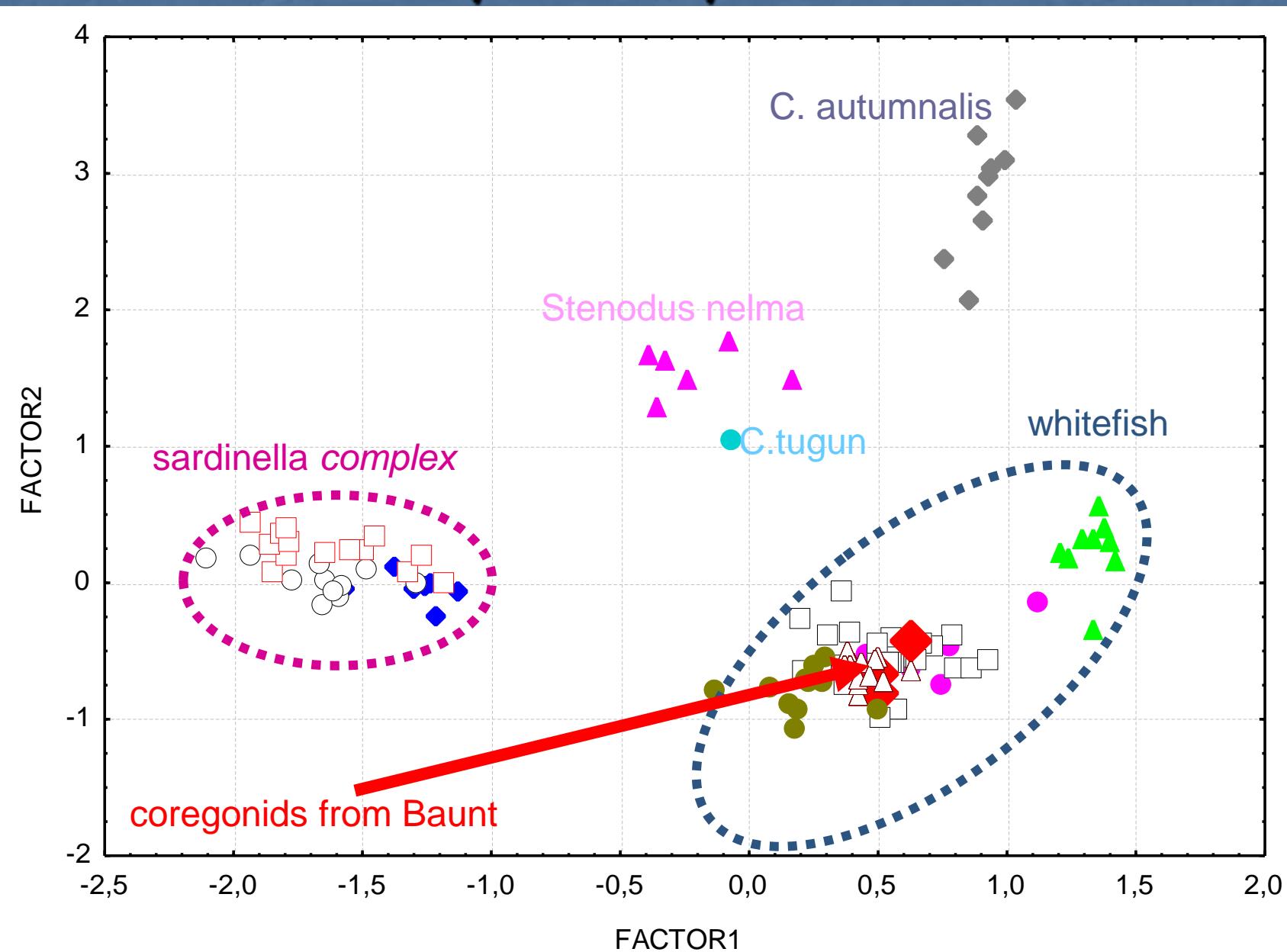


P % polymorphism

Minimum Spanning Network among ND-1 haplotypes of whitefish and cisco from Lake Baunt and other coregonids



Ordination of scores for principal components I and II from the analysis of isozyme data





European coregonid checklists:

Reshetnikov, 1980 – 2 species, *C. lavaretus*, *C. albula*

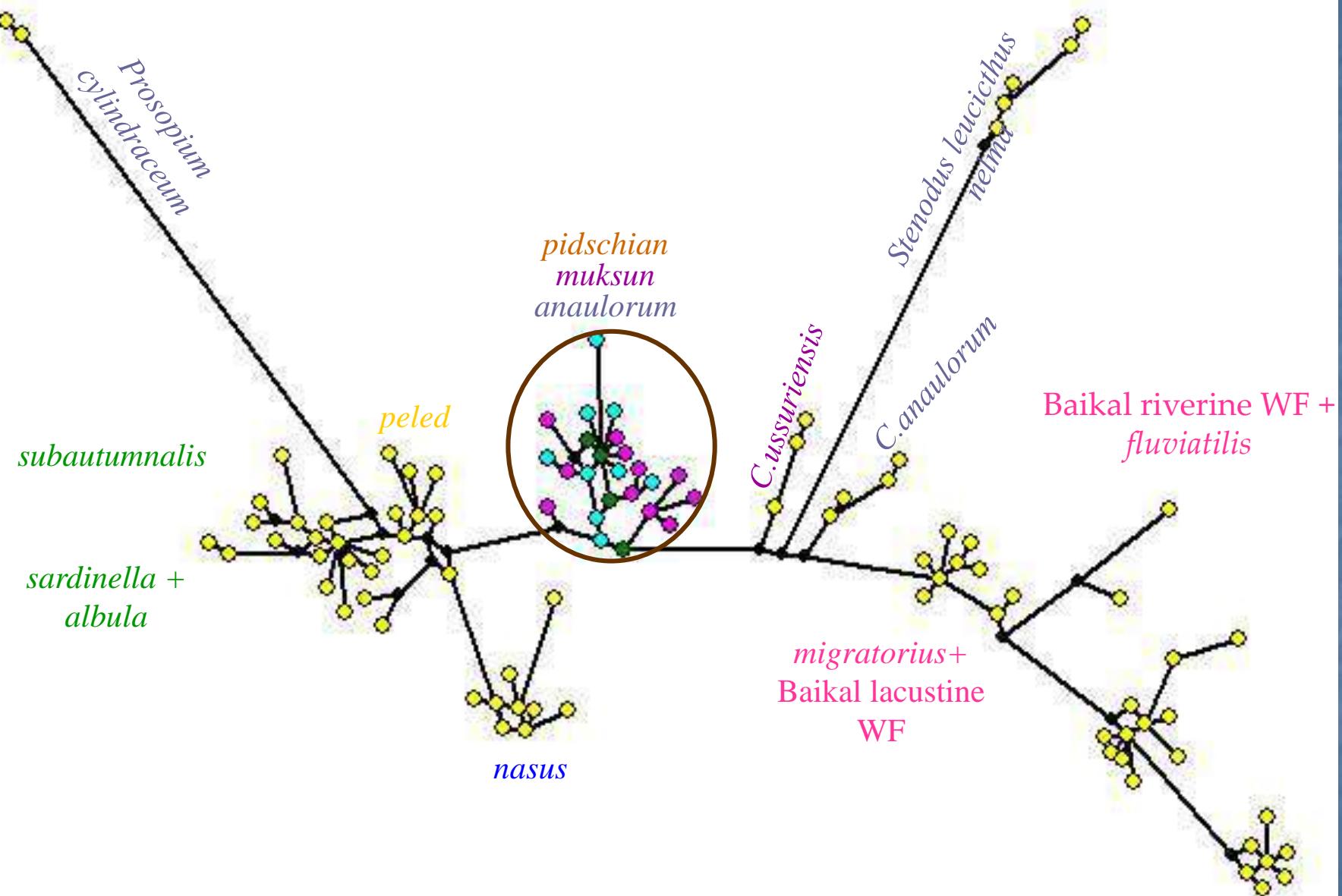
Freyhof & Kottelat, 2007 – 63 species, *C. pollan*, 8 vendaces
& >50 whitefish species

Coregonus muksun, a Siberian
plankto-bentophagous species
having chimeric combination of
morphological and molecular
traits

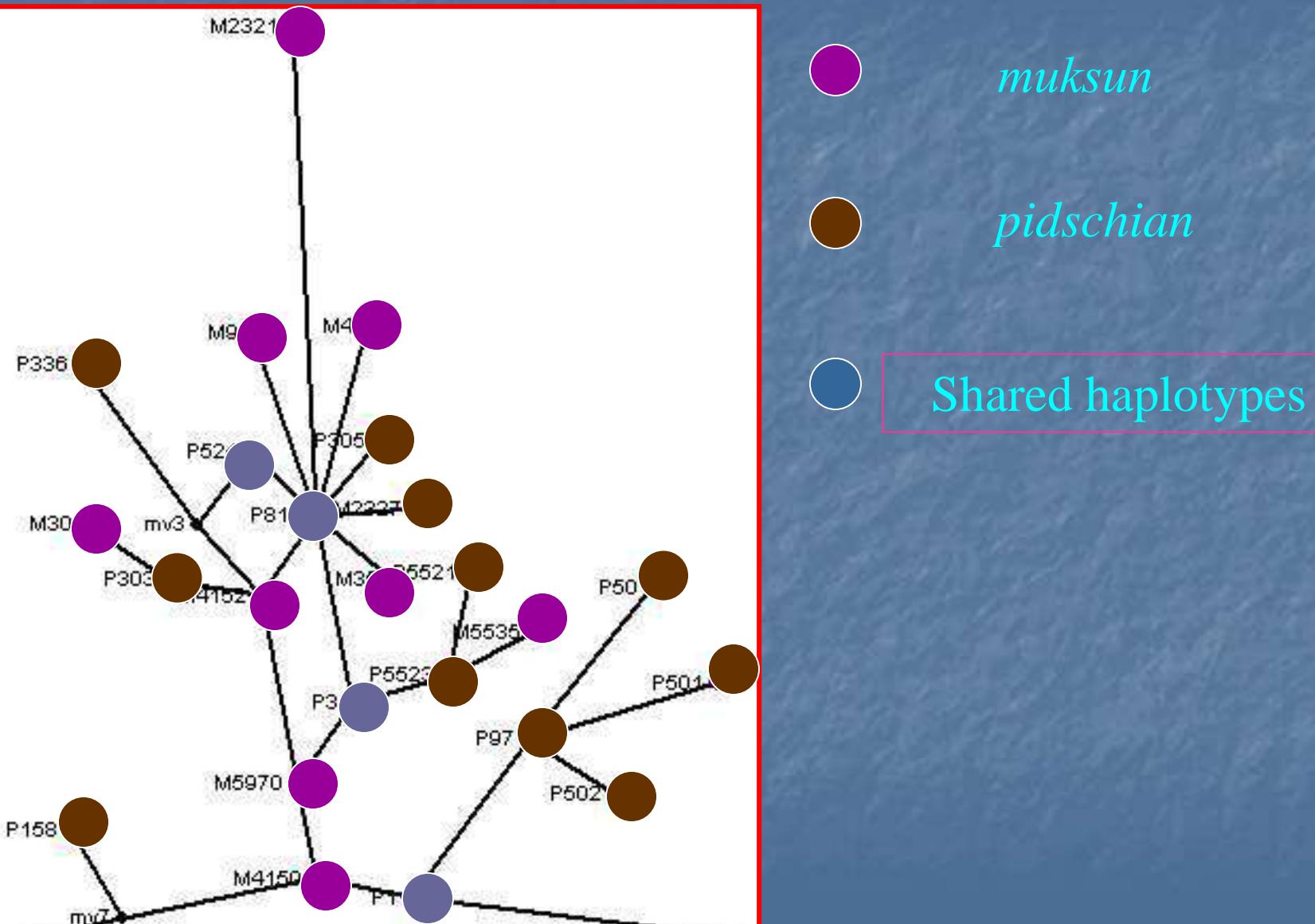




MSN among mtDNA haplotypes

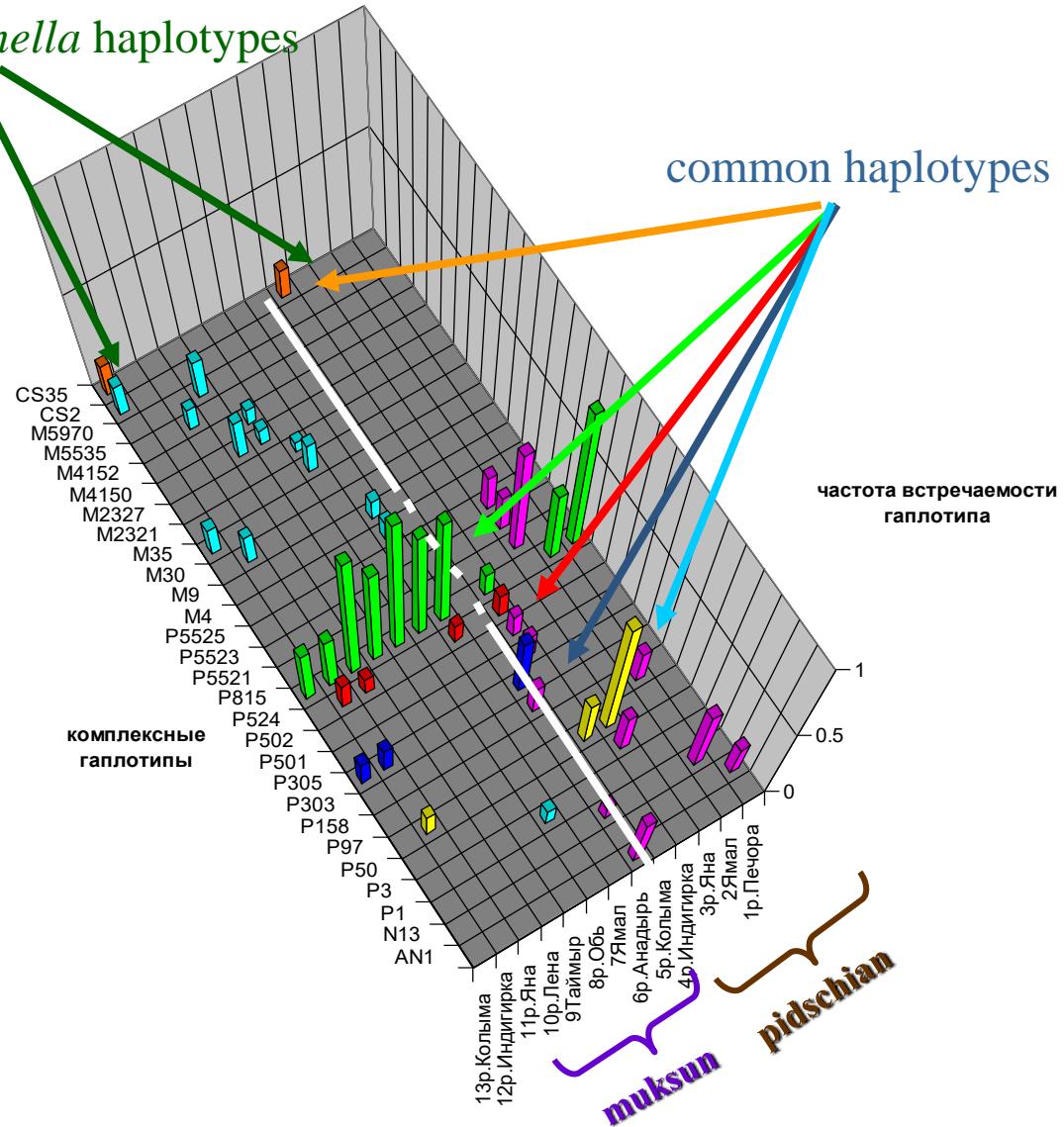


Relationships among mtDNA haplotypes of *C. pidschian* and *C. muksun*



Frequencies of mtDNA haplotypes in pidschian and muksun

C. sardinella haplotypes



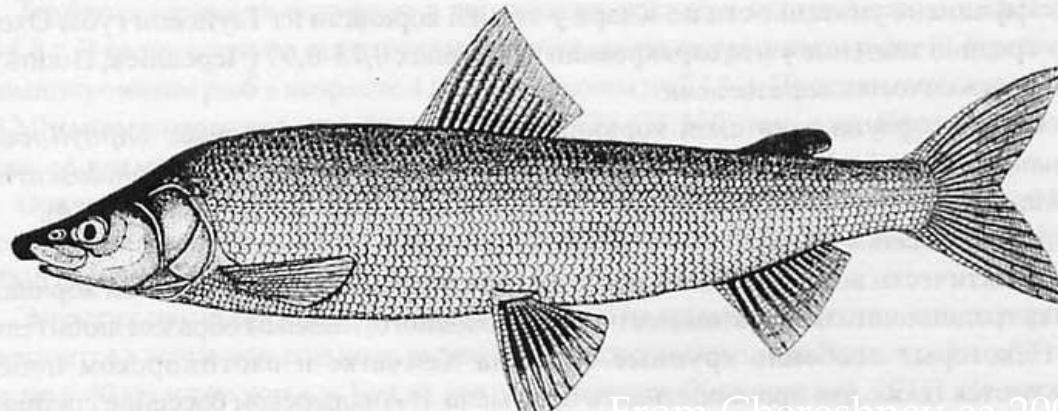
Muksun putatively originated from pidschian-like WF under introgression of *C. sardinella* complex genes

C. anaularum vs. *C. pidschian*

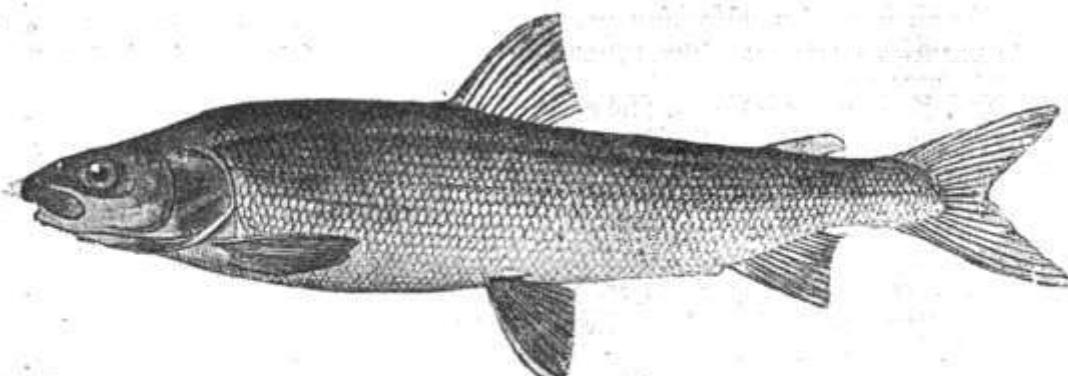


Coregonus anaulorum Berg 1906

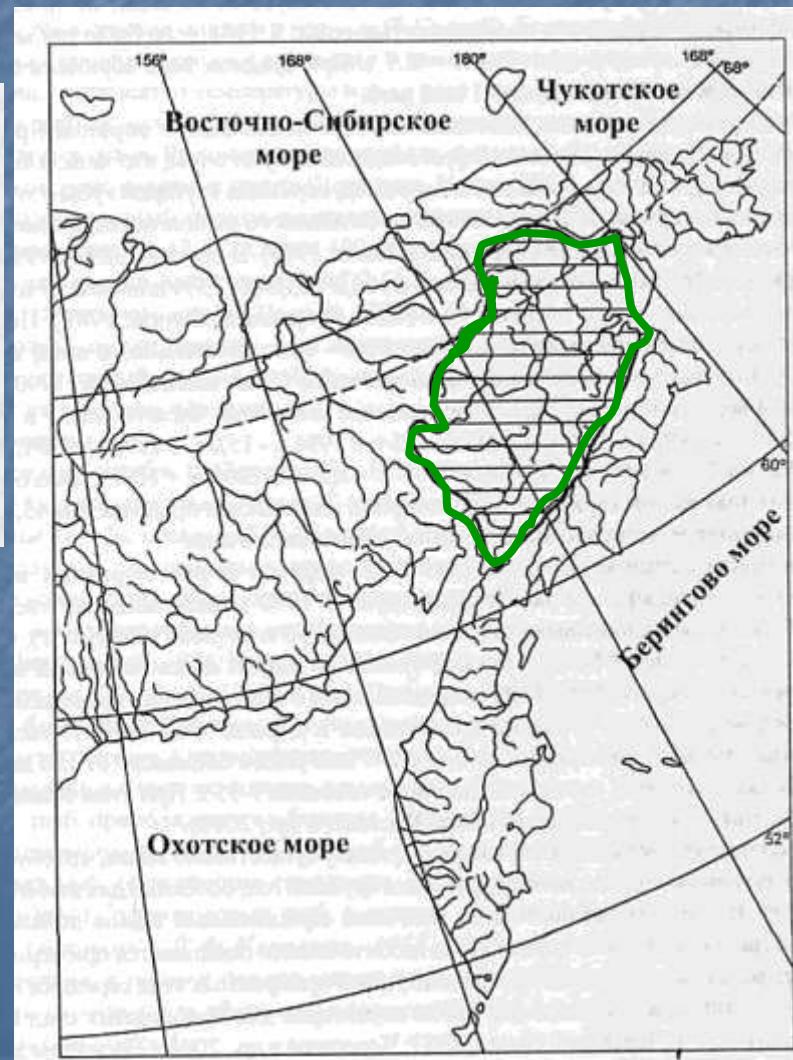
- point snout, more gill-raker than in pidschian (24-32)
- inhabits Anadyr River basin + Penzhina River
- forms with pidschian a unique pair of
- sympatric semianadromous whitefish forms



From Chereshnev ea 2002



Фиг. 239. *Coregonus lavaretus pidschian* п. *anaulorum*. Вострик. Анадырь у Усть-Белой.
28 VI 1929. Уменьшено. (От А. Г. Кагановского).

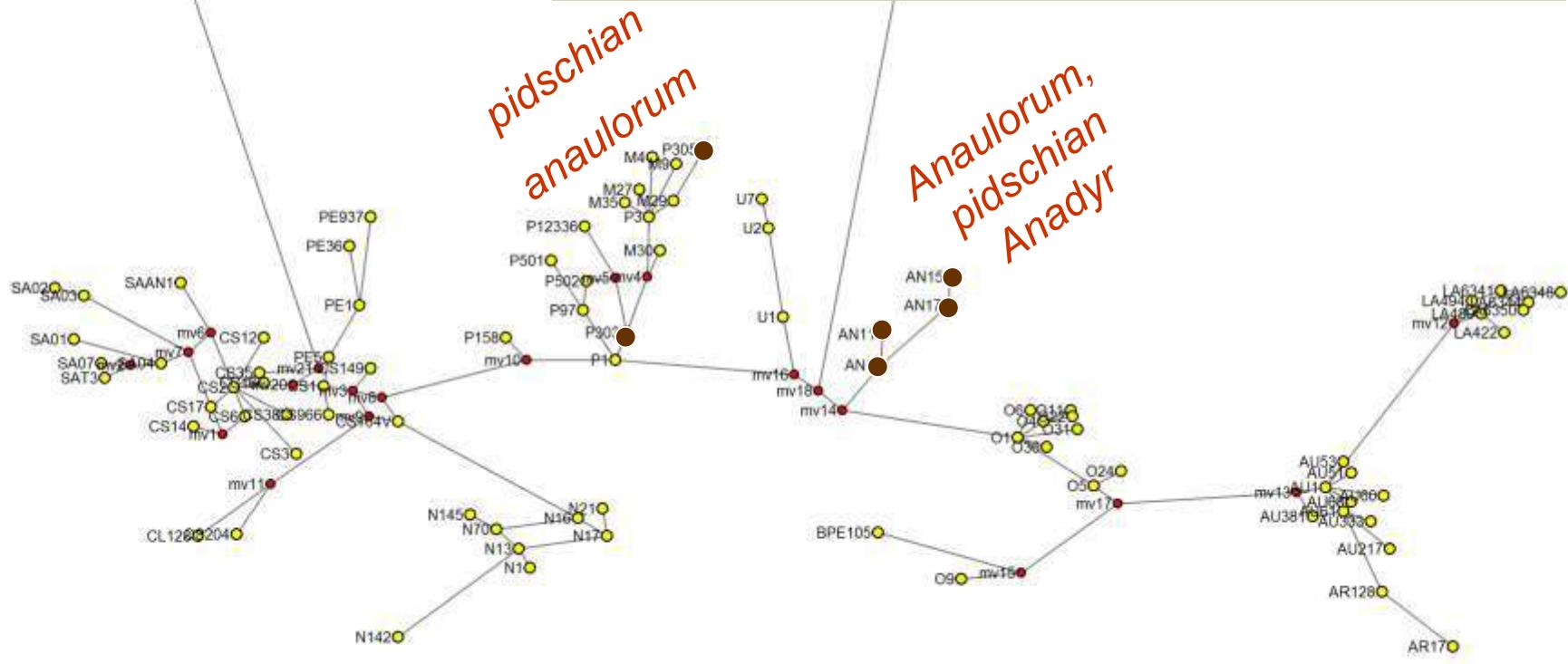


	AR_Wpg20	A R A A A A K A G A A A A A A
<i>itorius</i> , Baikal pids	O1	A G A O O A B A O A A G G A A O A A
<i>migratorius</i>	O4	A G A O O A B A O A A G G W A O A A
<i>migratorius</i>	O5	A A A A A O A B A O1 A A G G A A O A A
<i>migratorius</i>	O11	A G A O O A B A O A A G G W A O2 A A
<i>migratorius</i>	O17	G G A O O A B A O A A A G G A A O A A
<i>migratorius</i>	O22	A G A O O A B A O A A A G G W A O A O2
<i>migratorius</i>	O24	A A A A A O A B A O1 A A G G G A N O A A
<i>migratorius</i>	O31	A G O1 O O A B A O A A A G G G A O2 O A A
Baikal pidschian,		
<i>migratorius</i>	O9	A A A A O1 A B A O1 A A G G A A O1 A A
<i>migratorius</i>	O36	A G A O O A B A O A A A G G G A A O A O1
<i>migratorius</i>	O120	A G A W O A B A O G A G G G A A O A A
<i>anaulorum</i>	AN1	A G H O W A B B O A A G G G A A P A A
<i>anaulorum</i>	AN11	A G H O W A B B O A A G G ? A P2 A A
<i>pidschian</i>	P156	G W W W W W A B A W G A W G W A W A A
<i>pidschian</i>	P157	G G W G W A B A O G A W1 G W A W A A
<i>pidschian</i>	P158	G G W1 G O A B A W G A W1 G W A W A A
<i>pidschian</i>	P97	G G W G W A B A O G A W2 G W A W A G
<i>pidschian</i>	P501	G G W G W A B A W1 G A W2 G W A W A G
<i>pidschian</i>	P502	G G W G W A B A O G A W2 A W A W A G
<i>muksun</i>	P524	G W W W W W A B A W G A W A W A W A A
<i>pidschian</i>	P1	G G W G W A B A O G A W1 G W A W A A
<i>pidschian, muksun</i>	P3	G W W W W W A B A W G A W G W A W A A
<i>muksun</i>	M27	G W W W W W A B A W G A W A W A W A A
<i>muksun</i>	M29	G W W W W W A B A W G G W G W A W A A
<i>muksun</i>	M30	G G W W W W A B A M1 G A W G W A W A A
<i>ussuriensis</i>	U1	A G A O W U B A U1 A A G G U A W A A
<i>ussuriensis</i>	U2	A G A O W U B A O A A U G U A W1 A G
<i>ussuriensis</i>	U7	A U1 A O W U B A O A A U G U A W1 A G
<i>clupeaformis</i>	CL12128	A G H W H A B A V G A H G A A W A G

Coregonus + Stenodus + Prosopium MSN among haplotypes

C. anaulorum Berg

Admixture of two highly divergent mtDNA haplotype groups: 1) pidschian and 2) distinct from any other species but close to Baikal omul in allozymes similar with pidschian
hybridisation between *pra-anaulorum* & *pidschian*



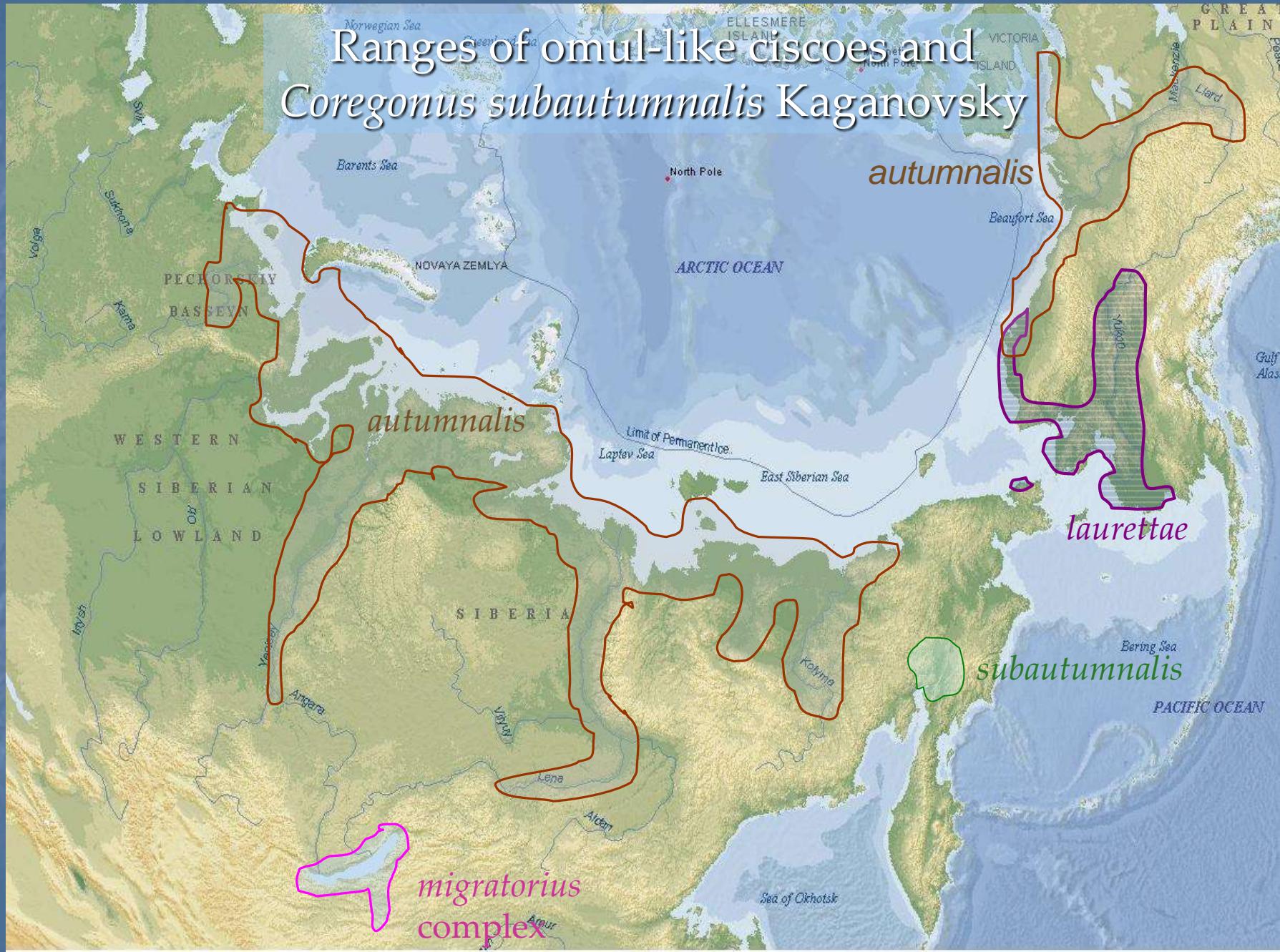
Coregonus subautumnalis Kaganovsky in Berg, 1932

- A coregonid fish with terminal mouth from middle Penzhina River was first described by A. G. Kaganovsky by a single individual captured near village Penzhinskoe at junction of rivers Chornaya and Penzhina in 1932.
- Berg (1932) reproduced this description from Kaganovsky's paper. Morphologically it was identified as *omul* (Arctic cisco, *Coregonus autumnalis*, and other species with terminal mouth that are believed to be related to the Arctic cisco, e. g. Baikal omul).

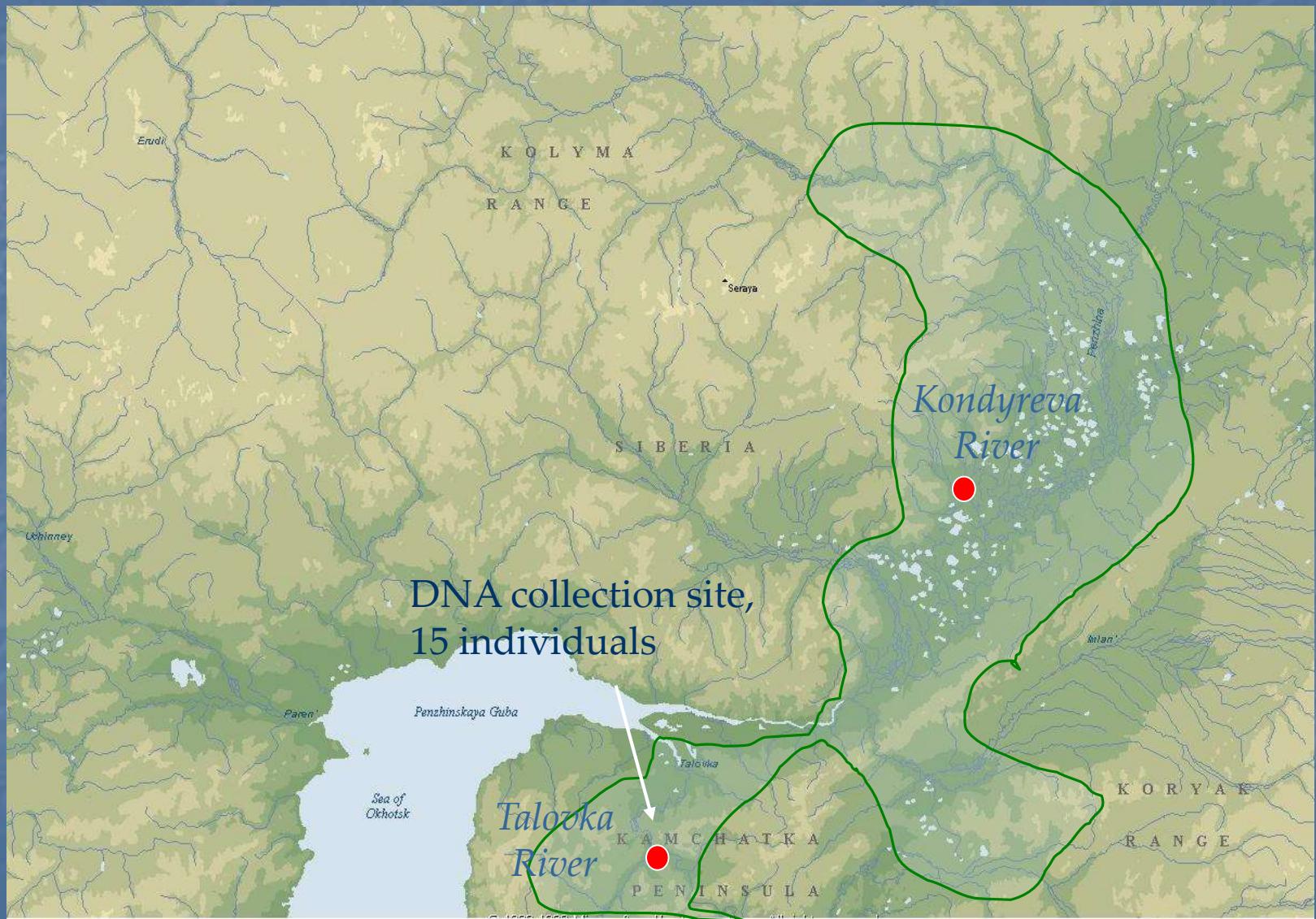
Coregonus subautumnalis:

- Differed from *C. autumnalis* in lower ratio of interorbital distance to length of upper jaw and was described as a separate species *Coregonus subautumnalis* Kaganovsky, 1932
- 1975 - Reshetnikov (1979) captured several new specimens, and based on external morphology suggested synonymy to Arctic cisco (*C. autumnalis*).
- 1991 - Morphological (Chereshnev et al., 1991; Chereshnev and Skopets, 1992; Chereshnev et al., 2000) and craniological (Chereshnev, 1994; Chereshnev et al., 2000) data - new specimens from both Penzhina and adjacent Talovka River - diagnostic characters → suggested retaining full species status and original name.

Ranges of omul-like ciscoes and *Coregonus subautumnalis* Kaganovsky



Coregonus subautumnalis Kaganovsky range and collection sites



Penzhina River, 24 September 2004



Thymallus arcticus grubei, Penzhina River







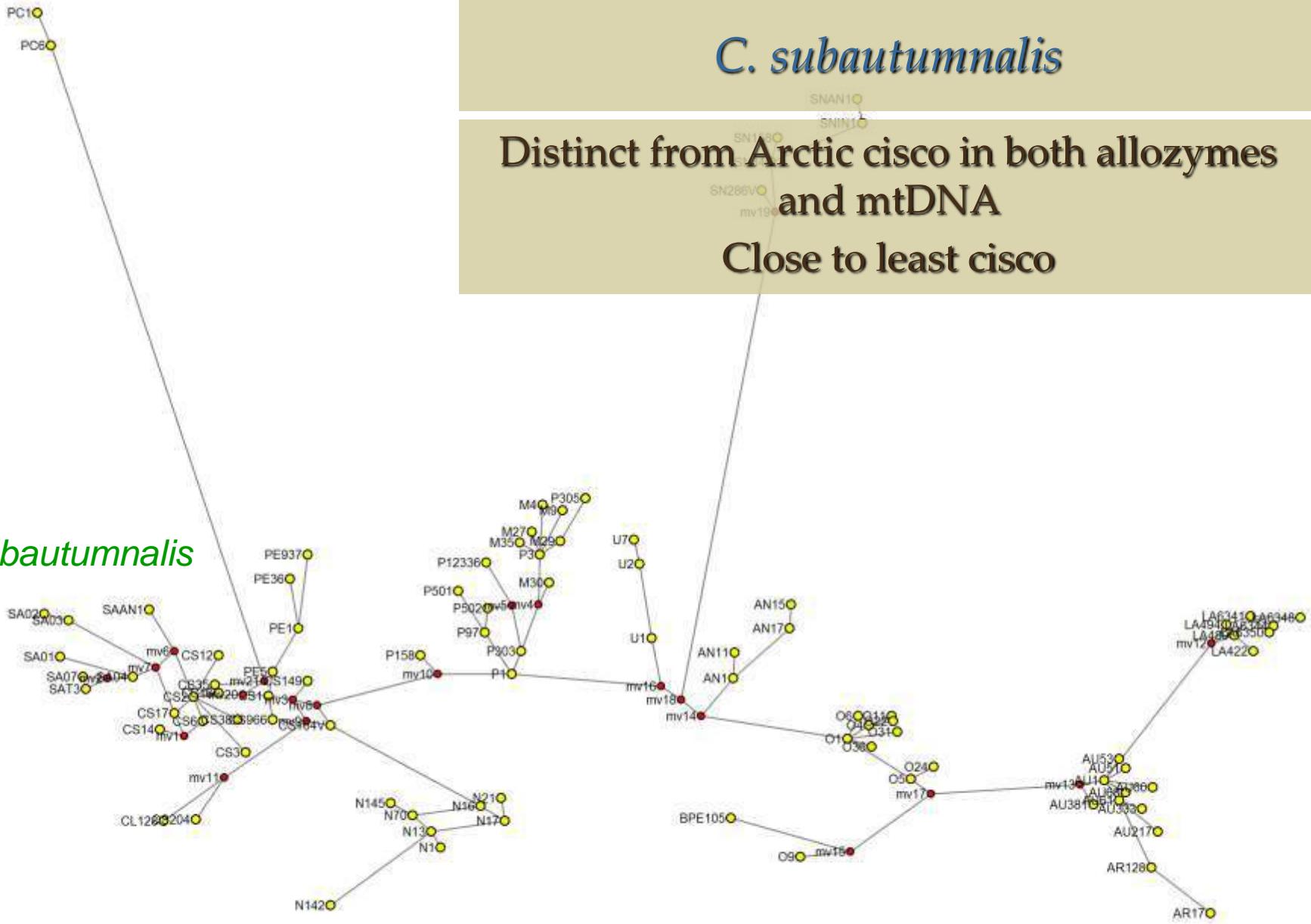
Coregonus subautumnalis Kaganovsky in Berg, 1932
Kodyreva River (Penzhina River basin), 26/09/2004



Coregonus subautumnalis
Kaganovsky in Berg, 1932

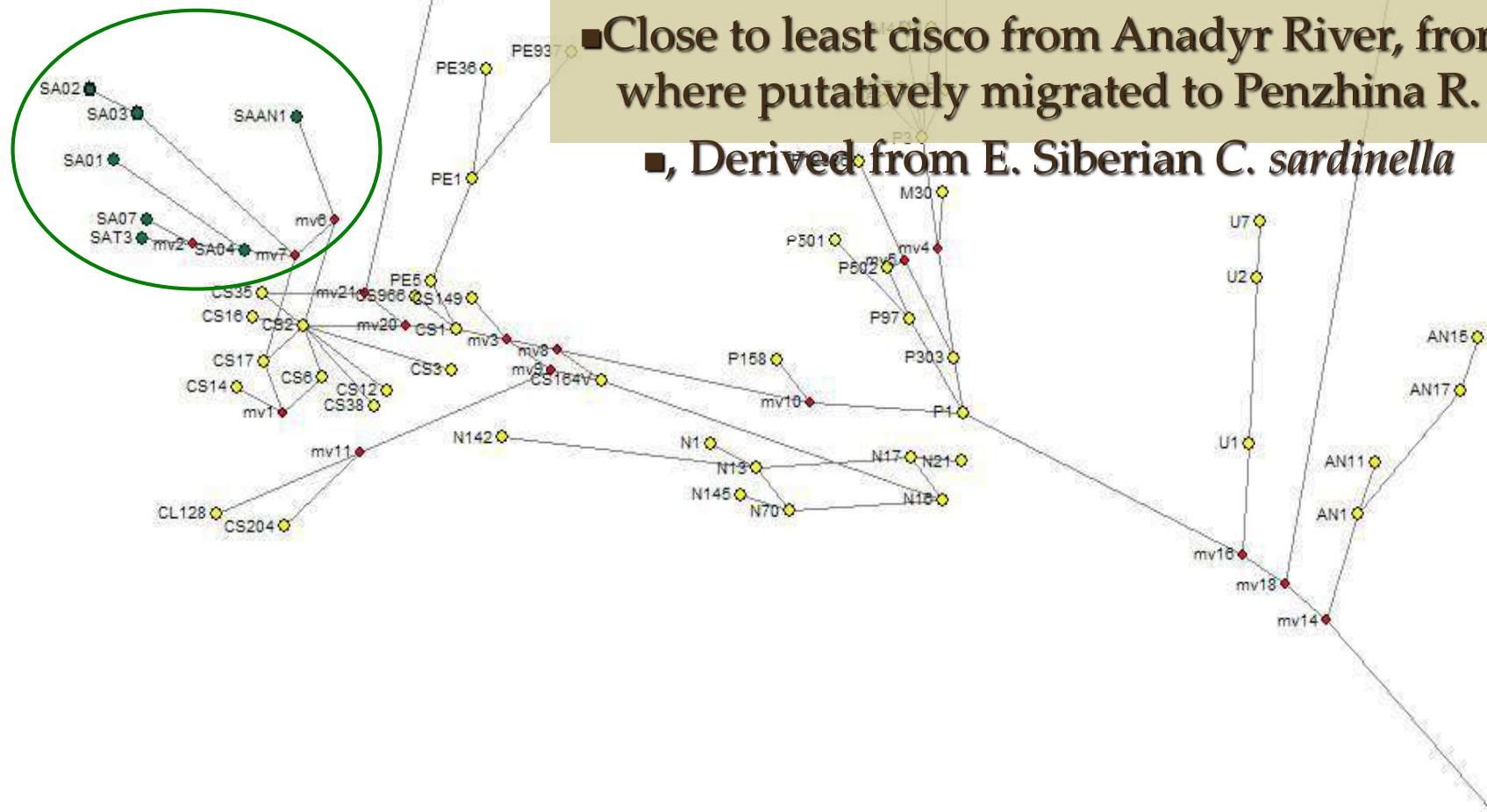


Coregonus + Stenodus + Prosopium MSN among haplotypes



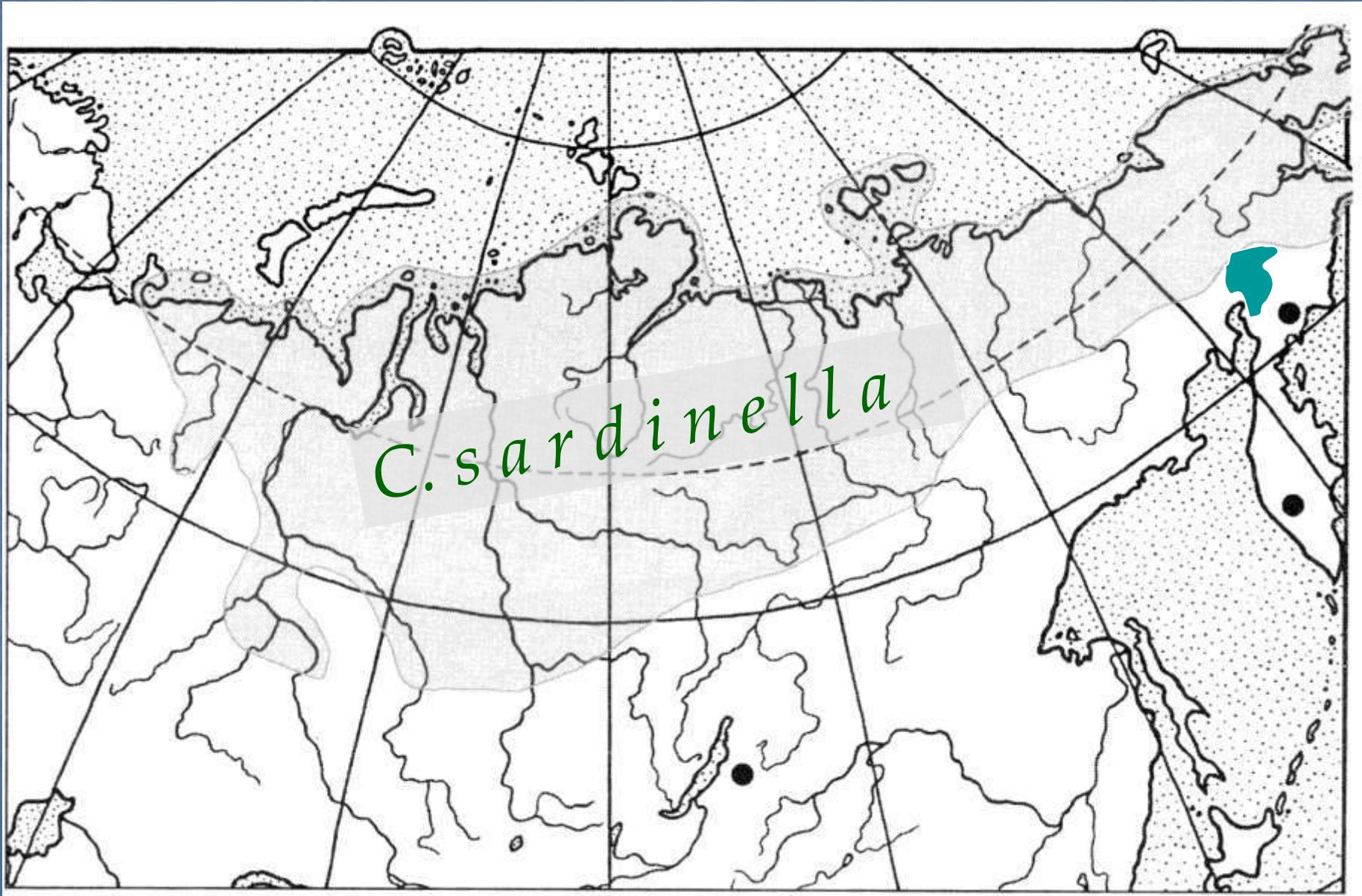
C. subautumnalis

subautumnalis

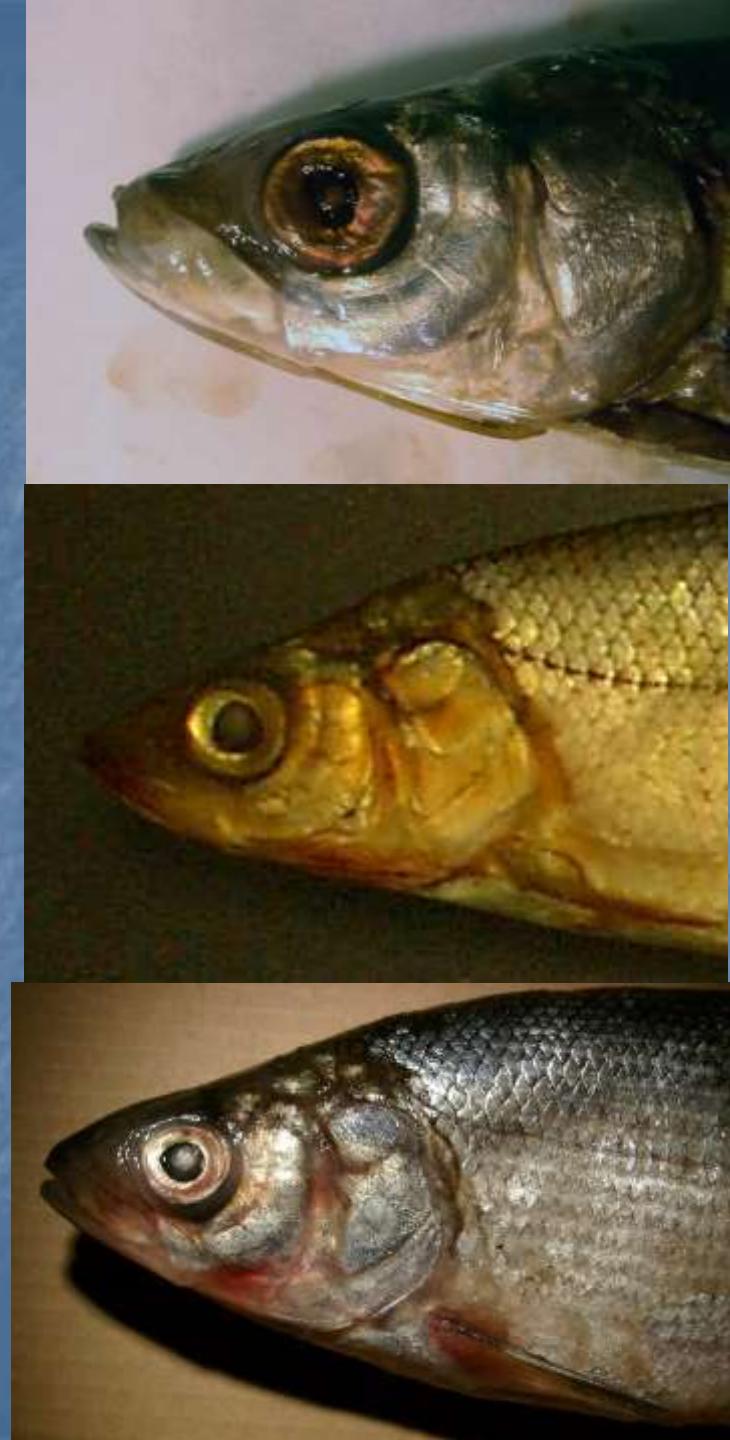
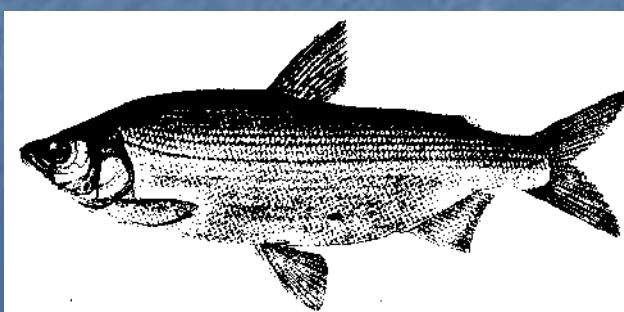
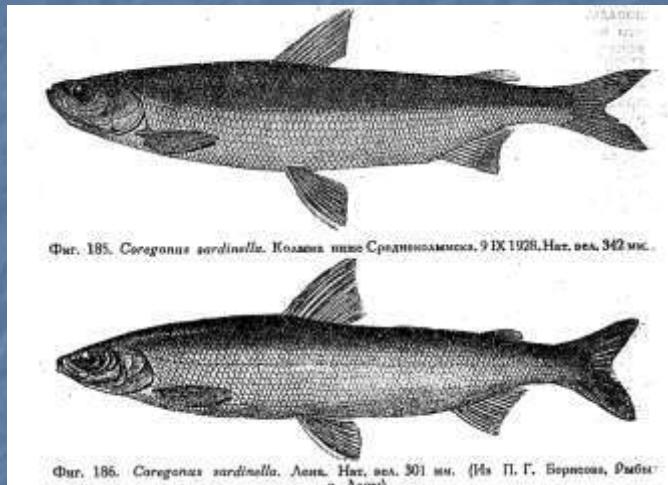
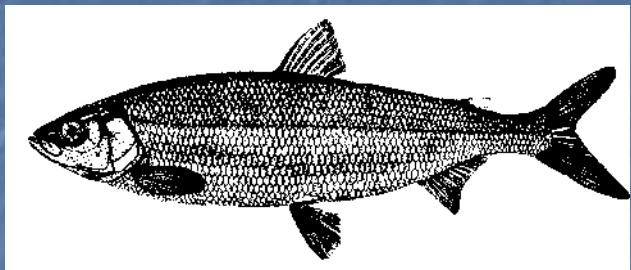


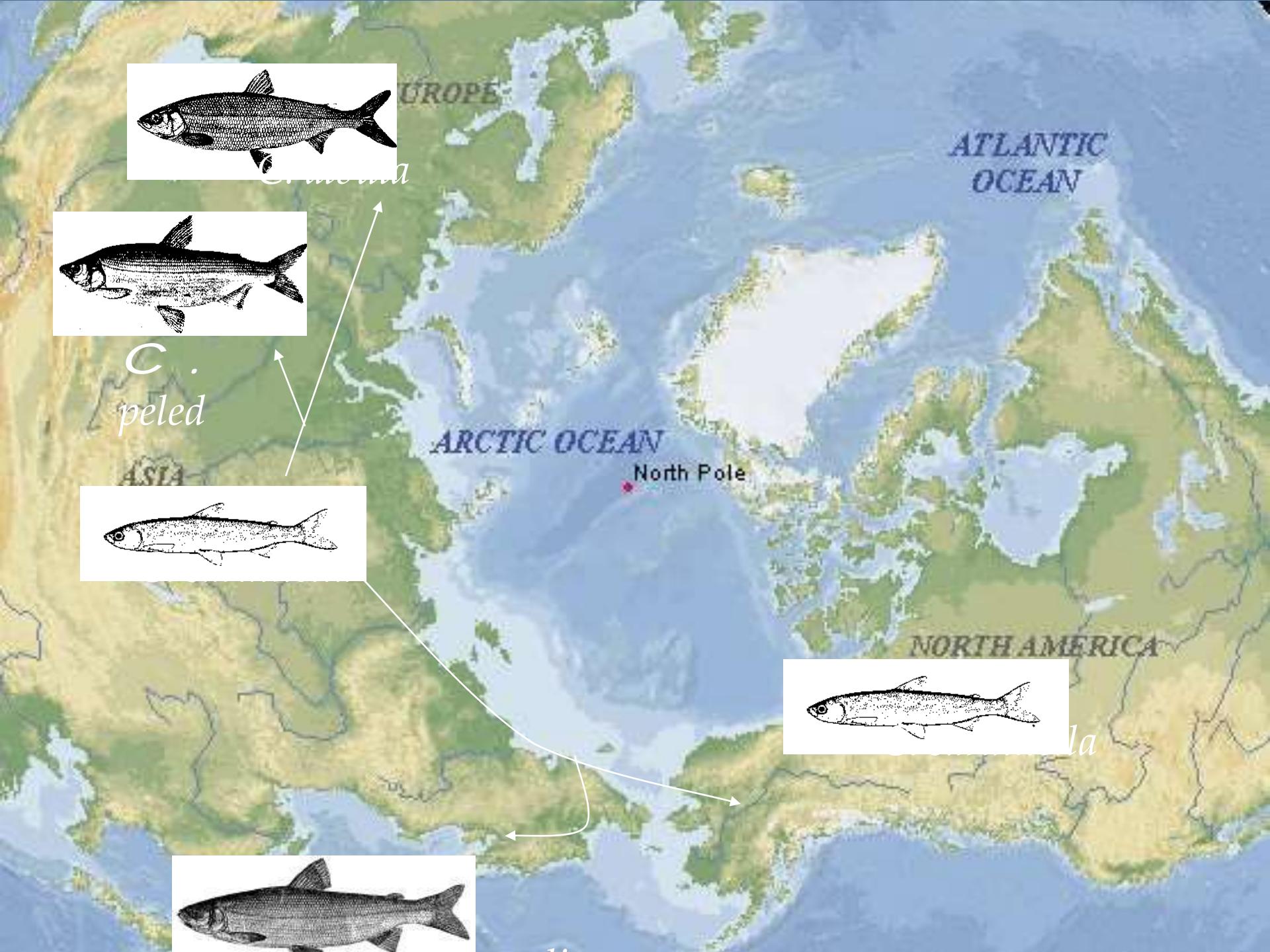
- Belongs to least cisco complex
- Distinct from typical *C. sardinella* from the Arctic Sea basin
- Close to least cisco from Anadyr River, from where putatively migrated to Penzhina R.
- Derived from E. Siberian *C. sardinella*

C. sardinella range
(Atlas of Freshwater Fishes of Russia, 2004)



albula / sardinella complex



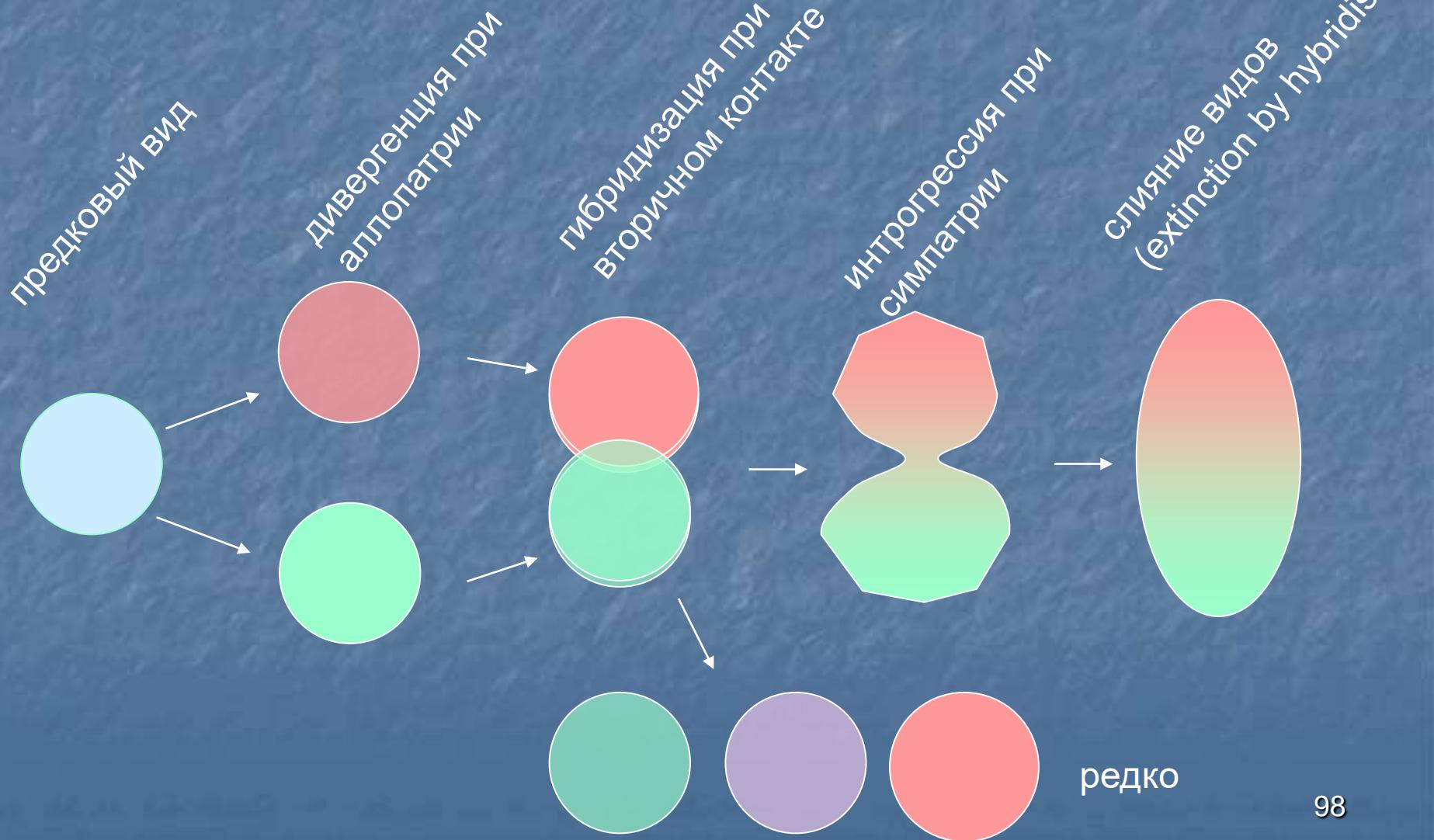


Симпатрические формы сигов

- Исследования генетической дивергенции близких симпатрических форм сигов показали, что они практически всегда оказываются более родственными друг другу внутри водоема, чем между морфоэкологически сходными формами разных водоемов!

Аллопатрия + симатрия + интроверсия

(Bernatchez et al., 2001 etc.; Медников и др., 1998 и др.)



Транскриптомика – изучение генной экспрессии

Molecular Ecology (2006) 15, 1239–1249

doi: 10.1111/j.1365-294X.2005.03

Parallelism in gene transcription among sympatric lake whitefish (*Coregonus clupeaformis* Mitchell) ecotypes

1181 ген
на
микрочипе
3557

Cliff Lake



Indian Pond



Сокращение мышц –
Энергетический метаболизм -

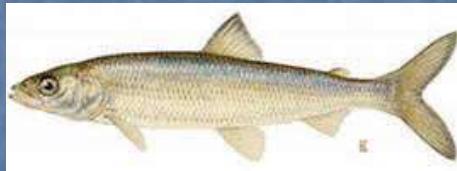
парвальбумин β
 γ -кристаллин
энолаза-1
АТФ-синтаза



normal WF



dwarf WF



Coregonus artedii

N. Derome and L. Bernatchez 2006 Mol Biol Evol
The Transcriptomics of ecological convergence between 2 limnetic coregonine fishes (Salmonidae) Universite Laval, Quebec, Canada

Coregonus artedii

Гены главного белка быстрых мышц и катаболические гены кристаллинов - те же гены, что и у карликового сига.

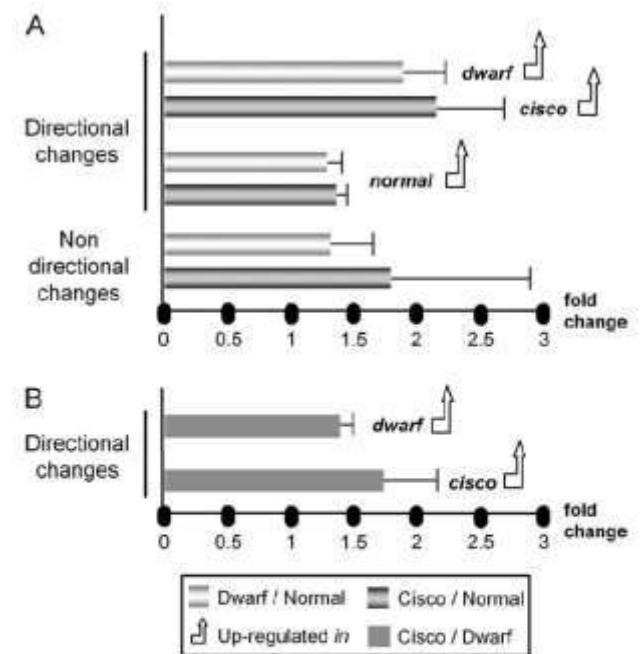
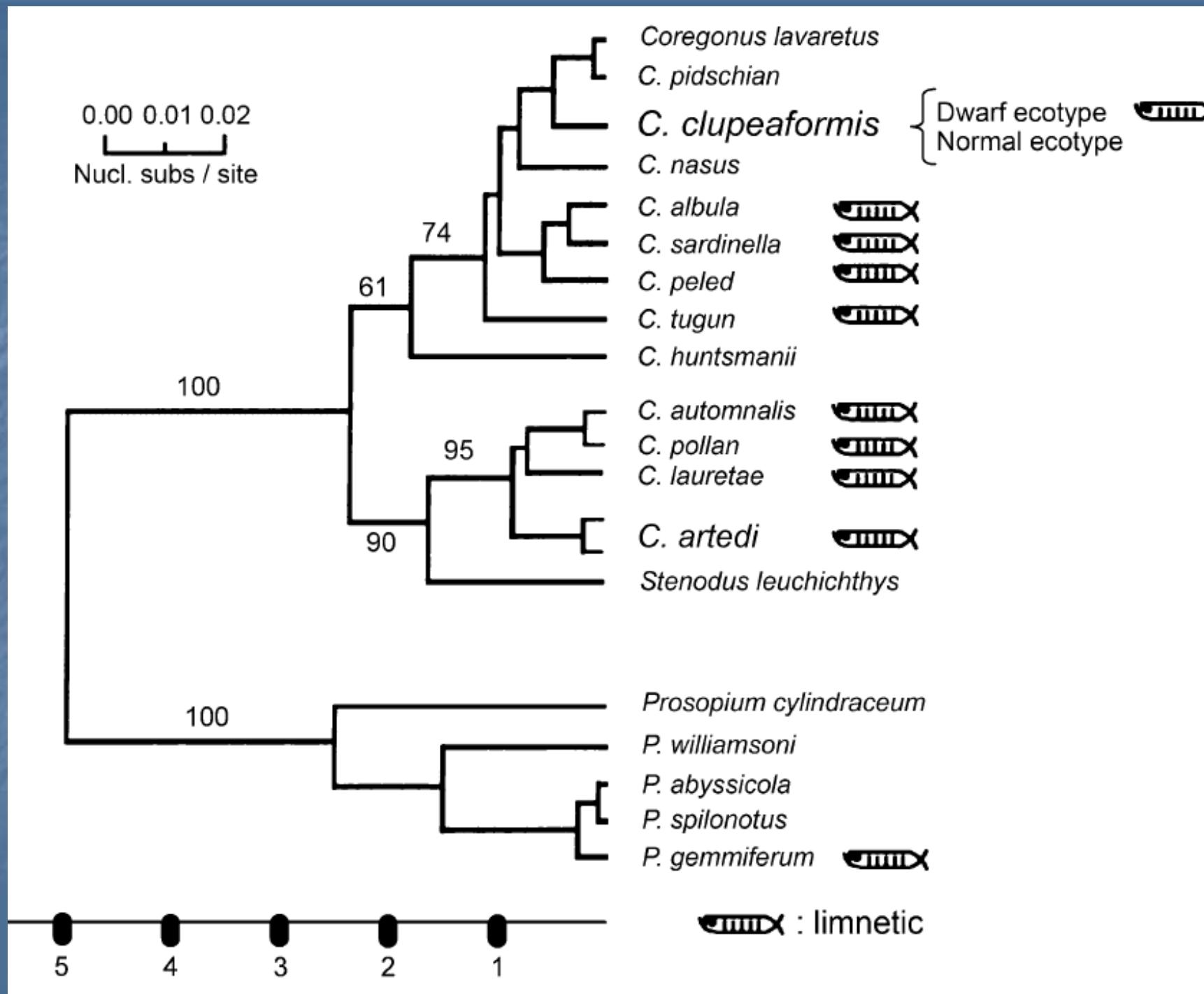
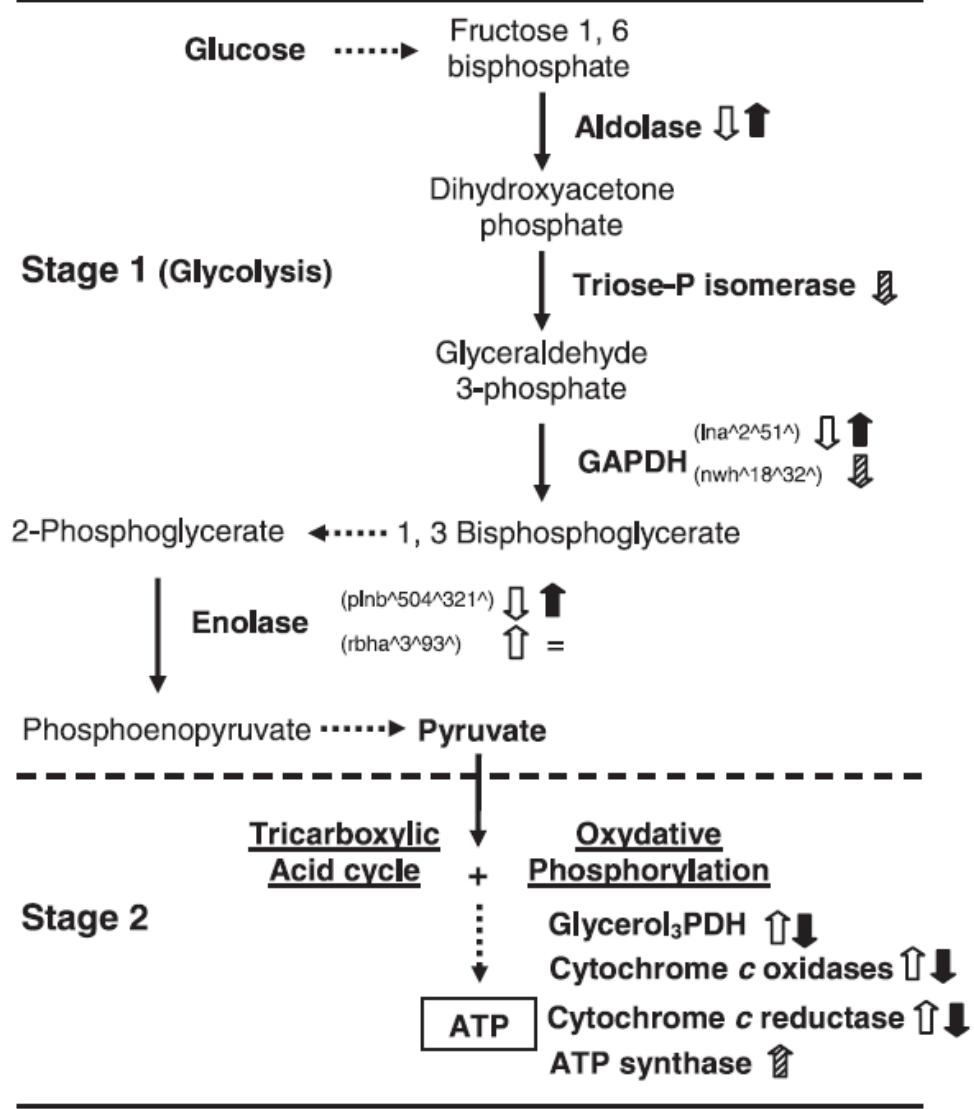


FIG. 3.—(A) Mean differential gene expression (fold change) between cisco and normal ecotype (this study) and between dwarf and normal ecotypes, modified from Derome et al. (2006), applying a Bonferroni correction. For each gene/group comparison, fold change is the ratio of the highest gene expression mean divided by the lowest. For example: fold change of upregulated genes in cisco relative to normal whitefish ecotype is gene expression mean in cisco divided by those in normal whitefish ecotype. (B) Mean differential gene expression (fold change) between cisco and dwarf ecotype (this study).





Parallelism in gene transcription among sympatric lake whitefish (*Coregonus clupeaformis* Mitchell) ecotypes



normal WF



dwarf WF

Fig. 2 Differential gene expression in energetic metabolism network (simplified). Arrows represent gene regulation changes: diagonally striped for directional parallel changes, white for Cliff Lake population (left) and black for Indian Pond population (right). '=' means no differential expression. EST clones are indicated in parentheses when different (see Tables 1 and 2).

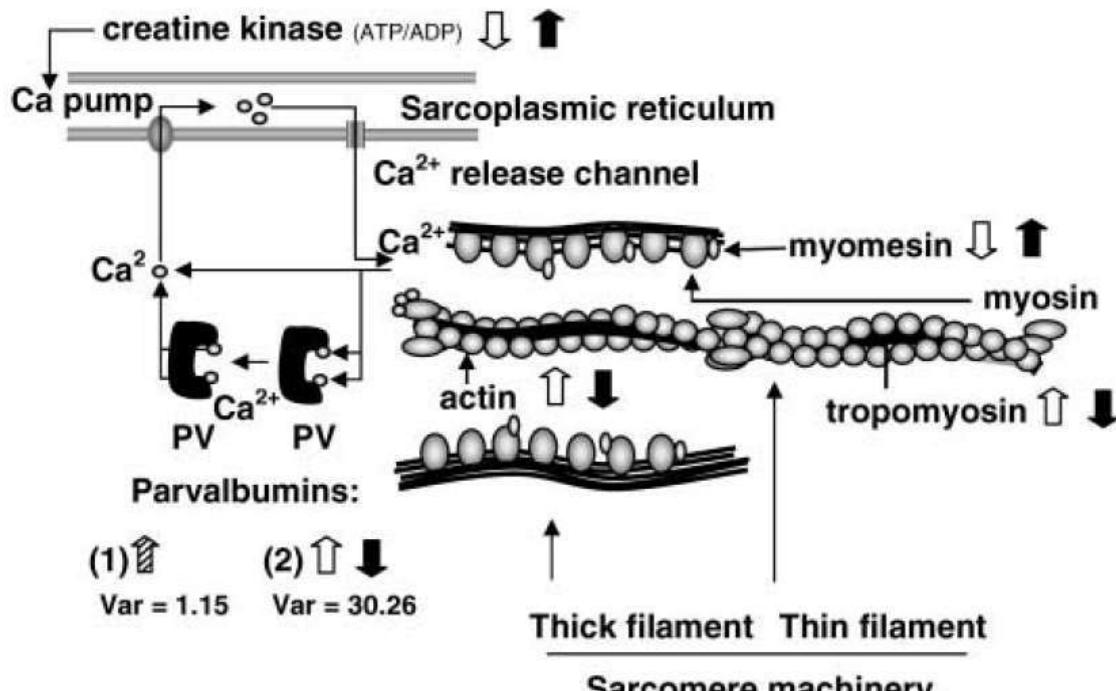
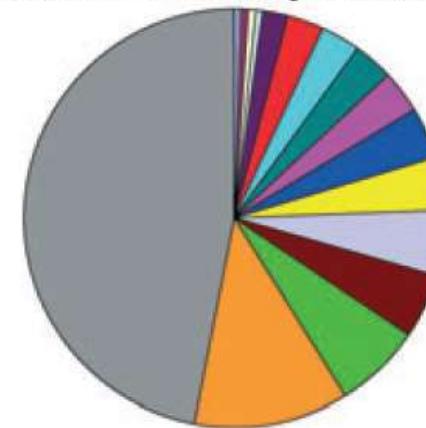


Fig. 3 Differential gene expression in muscle contraction regulation network. During relaxation phase, Ca^{2+} is bound to parvalbumin (PV). Ca^{2+} returns to the sarcoplasmic reticulum (SR) via a Ca^{2+} pump activated by ATP modulated by creatine kinase. This establishes the next contraction phase wherein Ca^{2+} is released from the SR, thereby removing contraction inhibition of tropomyosin. This allows interaction between actin and myosin, leading to muscle contraction. Arrows represent gene regulation changes: diagonally striped for directional parallel changes, white for Cliff Lake population (left) and black for Indian Pond population (right). EST clones are indicated in parentheses when different (see Tables 1 and 2). (1): nwh²⁰⁴³[P], nwh¹⁰⁴⁹[P], nwh¹⁸⁴⁴[P], nwh¹¹⁸⁵[P], nwh⁶²⁷[P] matched to (AF538283) parvalbumin beta variant, up-regulated in both dwarf populations. (2): nwh¹²⁷[P], nwh¹⁹⁶²[P], nwh¹¹⁸⁶[P] and nwh¹⁰²⁶[P] matched to (SSPRVB1) parvalbumin beta variant, and nwh²⁰¹³[P] matched to (SSPRVB2) parvalbumin beta variant, both of them are up-regulated in Cliff Lake dwarf population and down-regulated in Indian Pond dwarf population. 'Var' indicates mean variance of gene expression among dwarf and normal ecotypes in both lake populations.

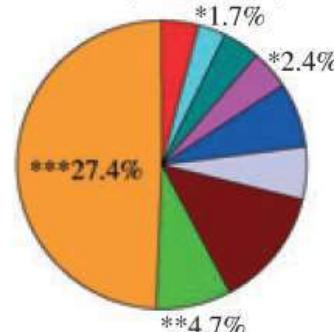
The transcriptomics of sympatric dwarf and normal lake whitefish (*Coregonus clupeaformis* spp., Salmonidae) divergence as revealed by next-generation sequencing

- Germ-line formation
- Detoxification
- Cell cycle regulation
- Ionic homeostasis
- Transcription
- Lipid metabolism
- Immunity*
- Cell structure
- DNA replication and repair*
- Signal transduction
- Other
- Protein catabolism
- Blood and transport
- Energy metabolism**
- Protein synthesis***
- Unknown

Whitefish liver transcriptome (1953)



N > D (235 of 424)



D > N (273 of 524)

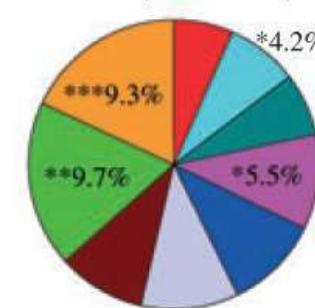


Fig. 2 Whitefish liver transcriptome divided into functional gene categories. Functional categories described in Table S1 (Supporting information) (Unknown: no Gene Ontology (GO) biological process term). Between parentheses: number of contigs represented; N > D: contigs significantly overexpressed in normal whitefish (χ^2 test, ≥ 10 reads, q -value ≤ 0.01); D > N: contigs significantly overexpressed in dwarf whitefish (χ^2 test, ≥ 10 reads, q -value ≤ 0.01); N > D and D > N: only nine major categories are represented, percentages are relative to the total number of overexpressed contigs; * P -value ≤ 0.05 (Fisher's exact test between N > D and D > N); ** P -value ≤ 0.01 ; *** P -value ≤ 0.001 .

Арктический омуль

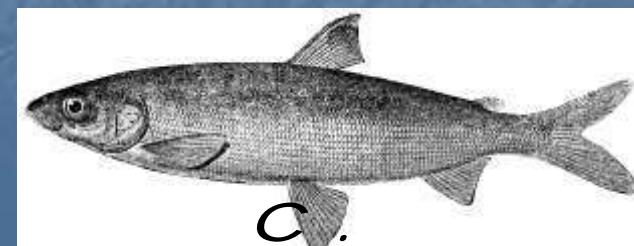
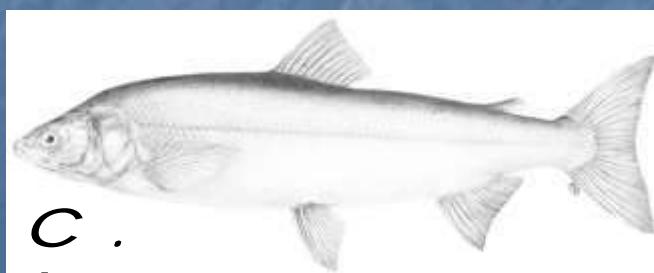
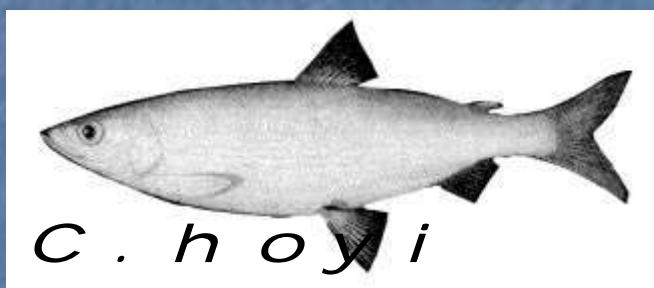
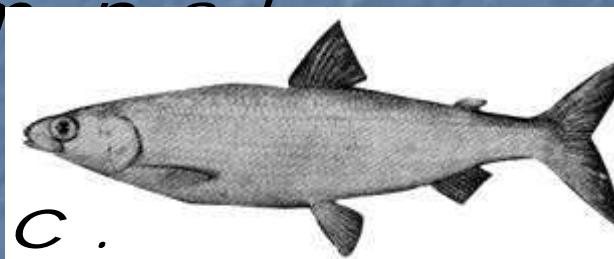
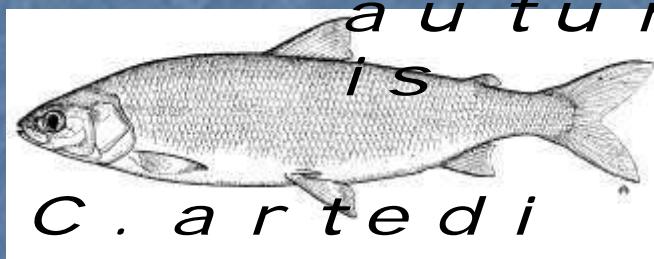
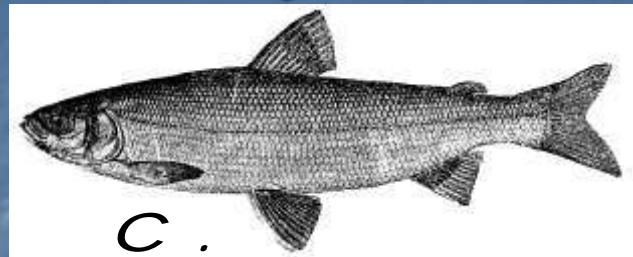
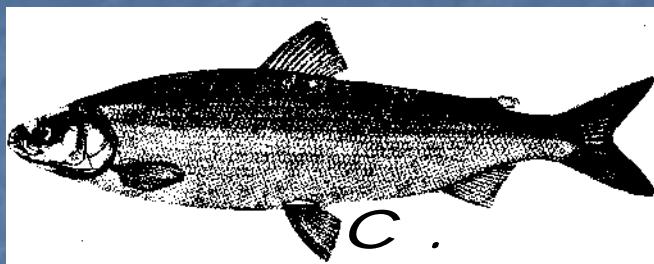
Coregonus autumnalis



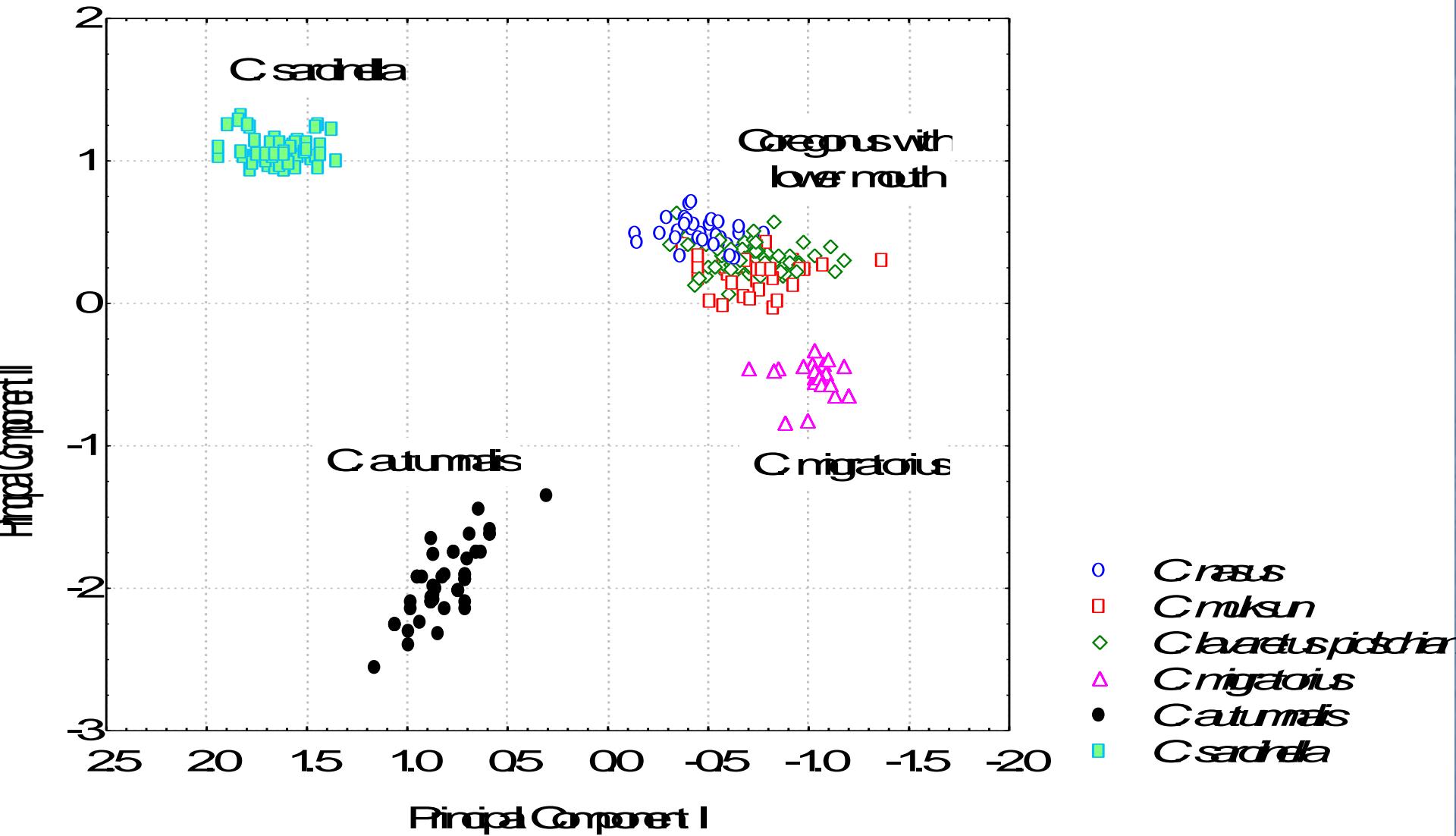


C. autumnalis - Sampling Sites

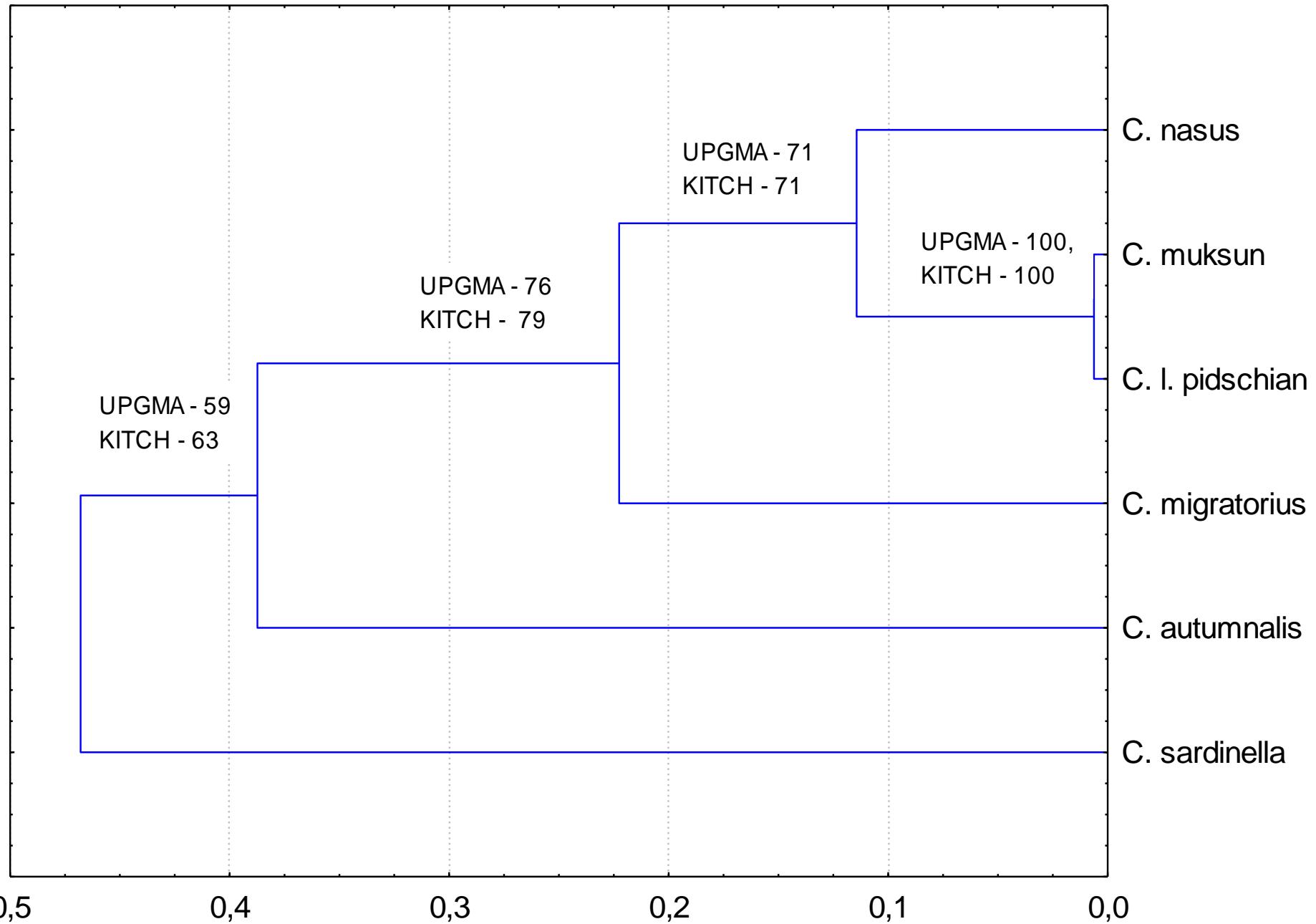
Комплекс арктического омуля

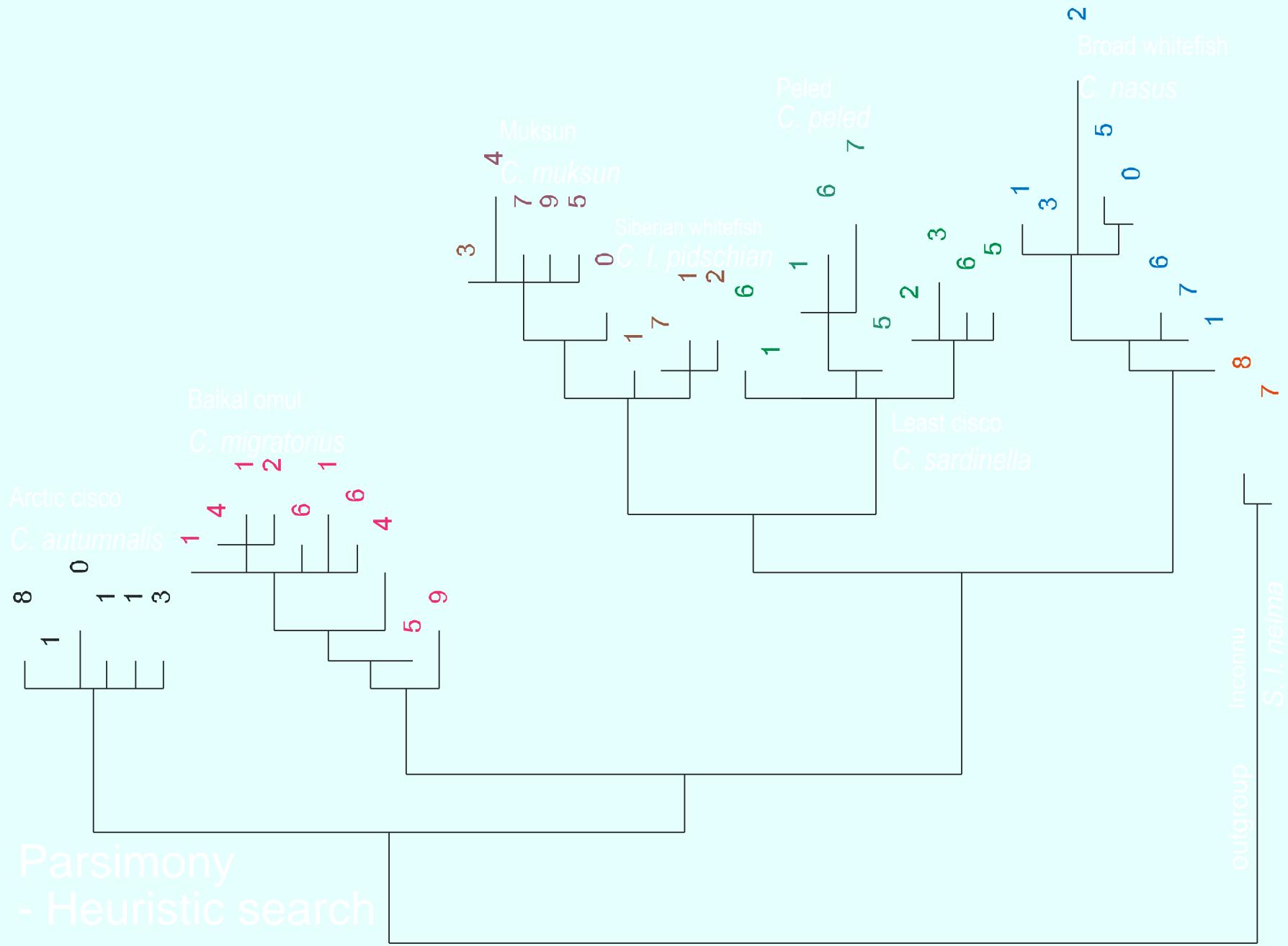


Principal Component Analysis, individuals of 6 species
(with CK)

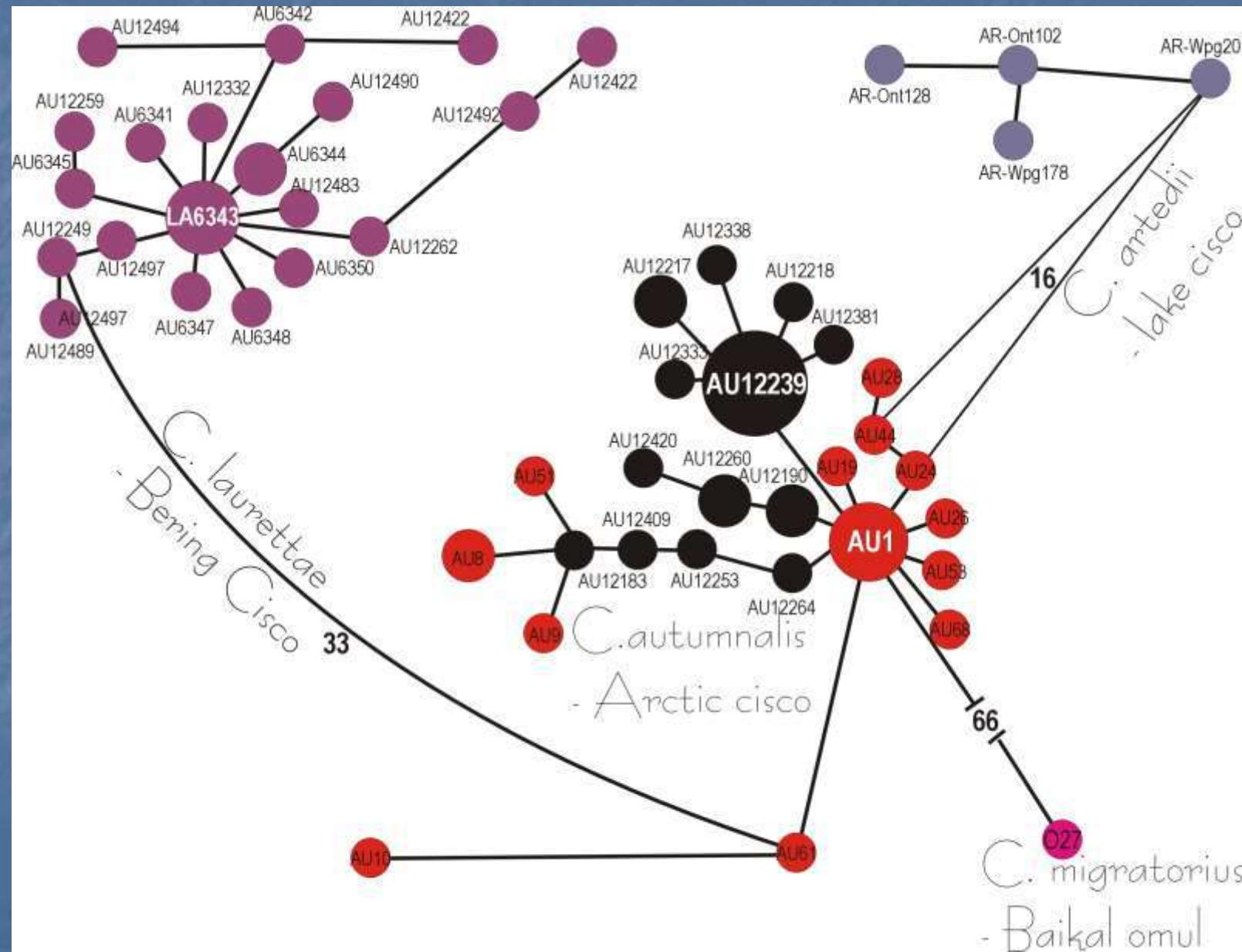


UPGMA Phenogram for 6 species (20 loci with Ck')





Minimum Spanning Network mtDNA data – ND1+ND2



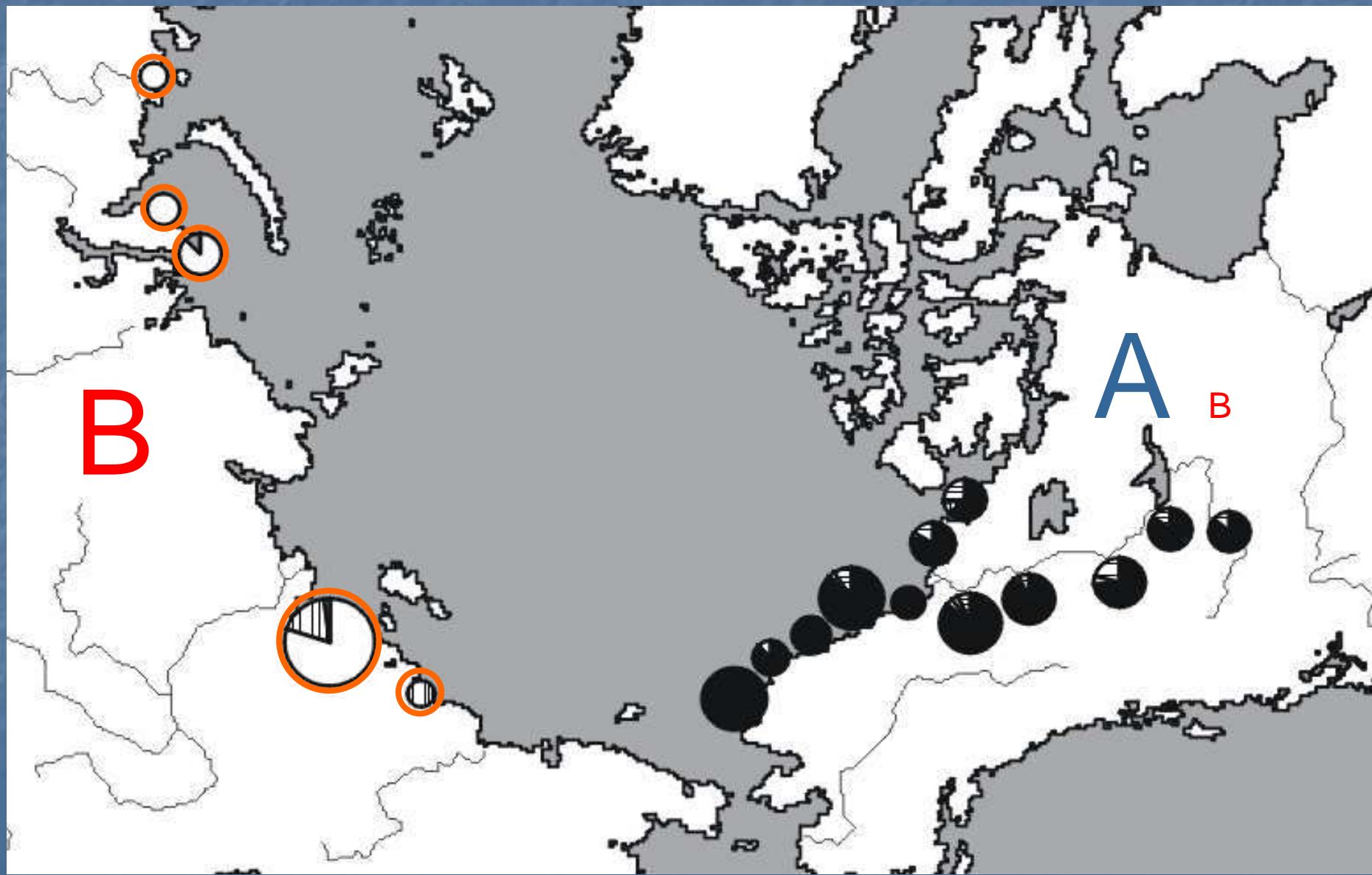
Distribution of Arctic America

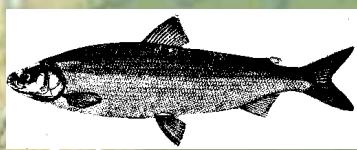
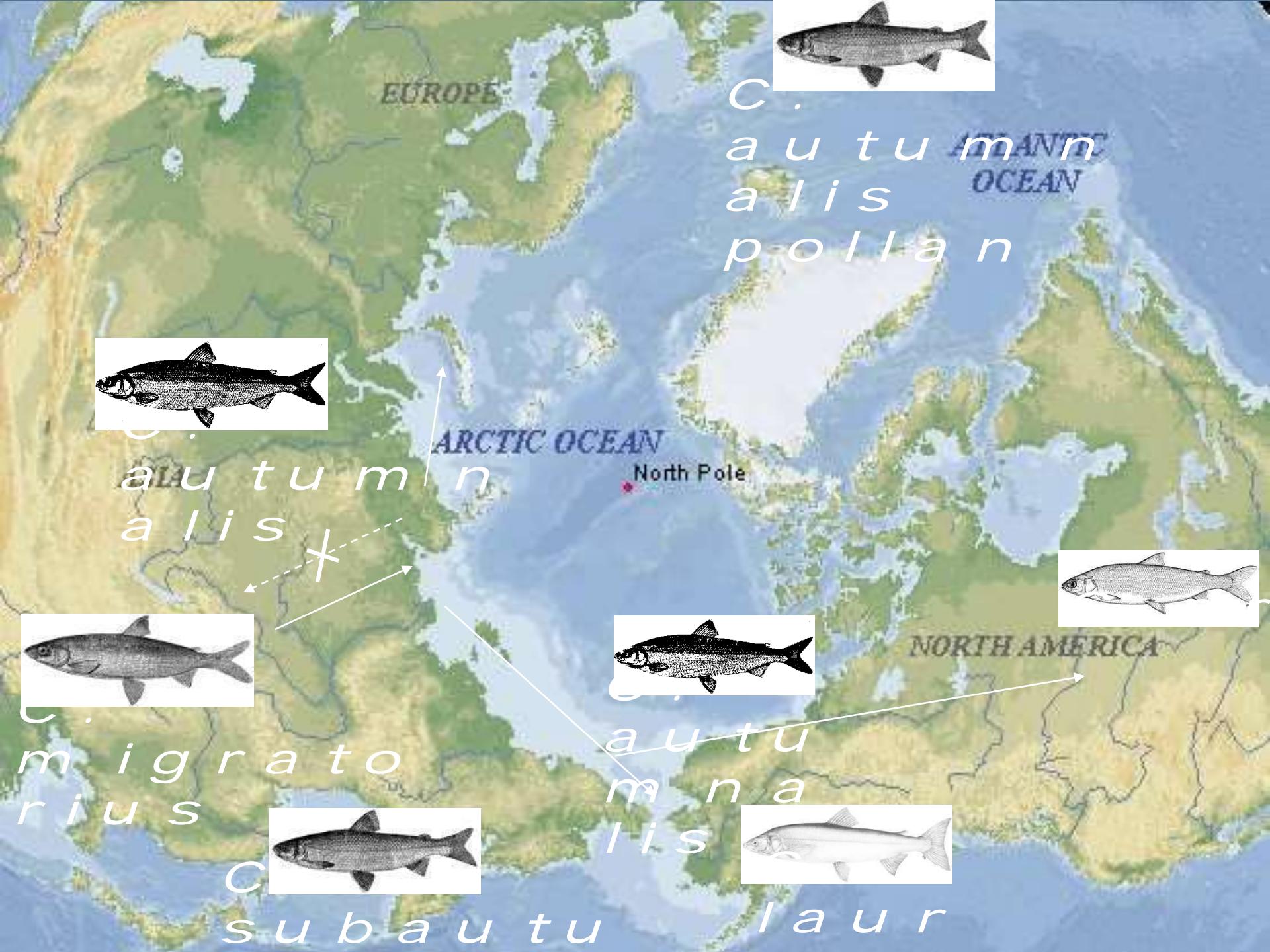
and Bering

circles haplotypes in N.



Distribution of Arctic cisco haplotypes in Eurasia and N. America

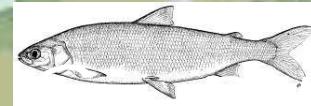




C. autumnalis

ARCTIC OCEAN

North Pole



NORTH AMERICA



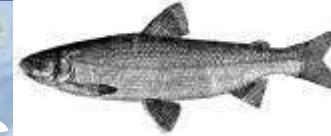
C. autumnalis



C. migratorius



C. subaustralis laur



C. autumnalis pollan

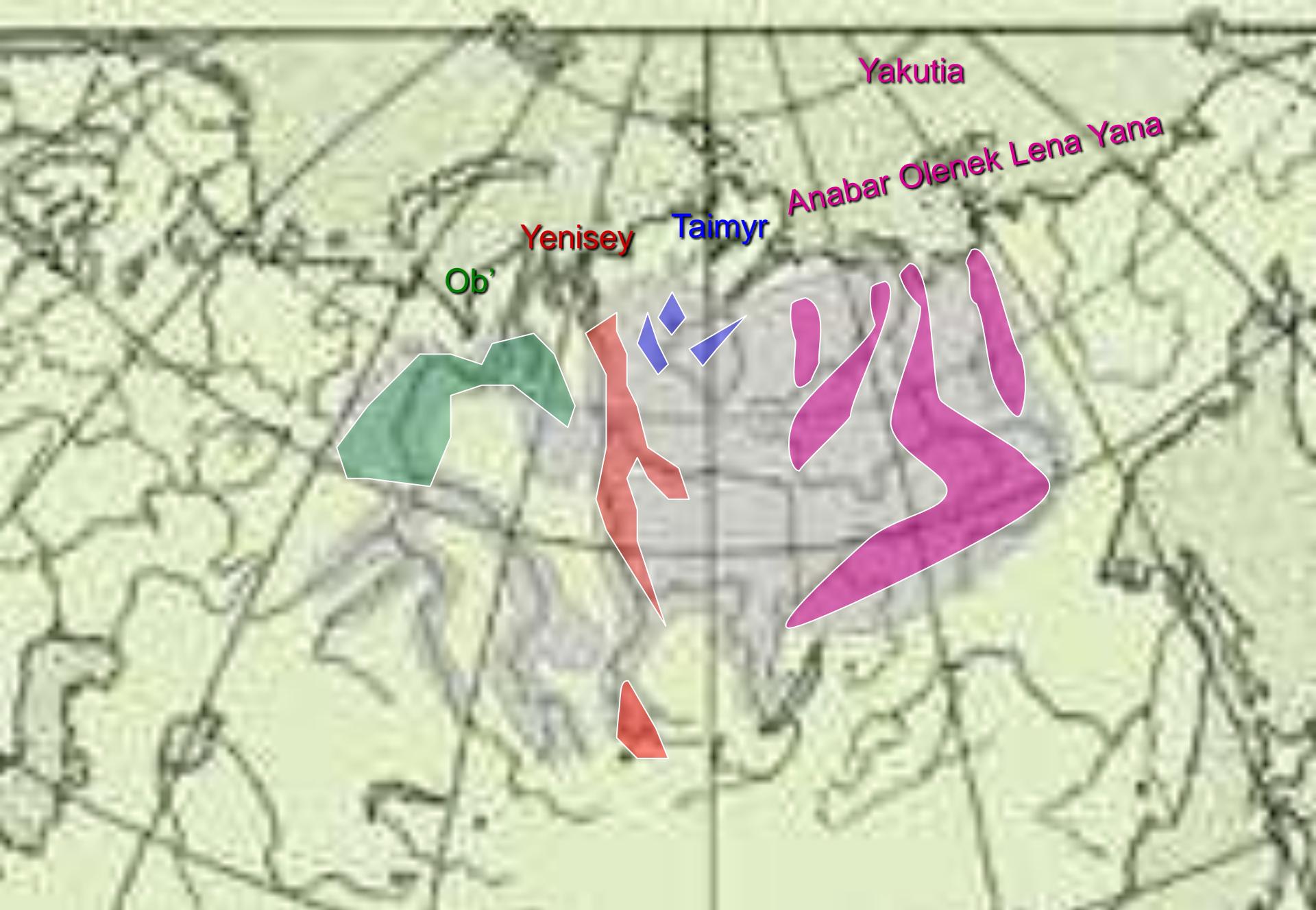
Tugun - *Coregonus tugun* (Pallas)



Relationships with other species of genus *Coregonus*

- no close relatives
- distant from both least cisco and Arctic cisco clades

Distribution of *C. tugun*



Biology, value and conservation



Low migration ability

Planctophagous at young stages, feeds on insect imago and larvae as adult

Short generation length, spawns at 1+, lives up to 5-6 y.

Commercial catch decreased 10 times for 40 years

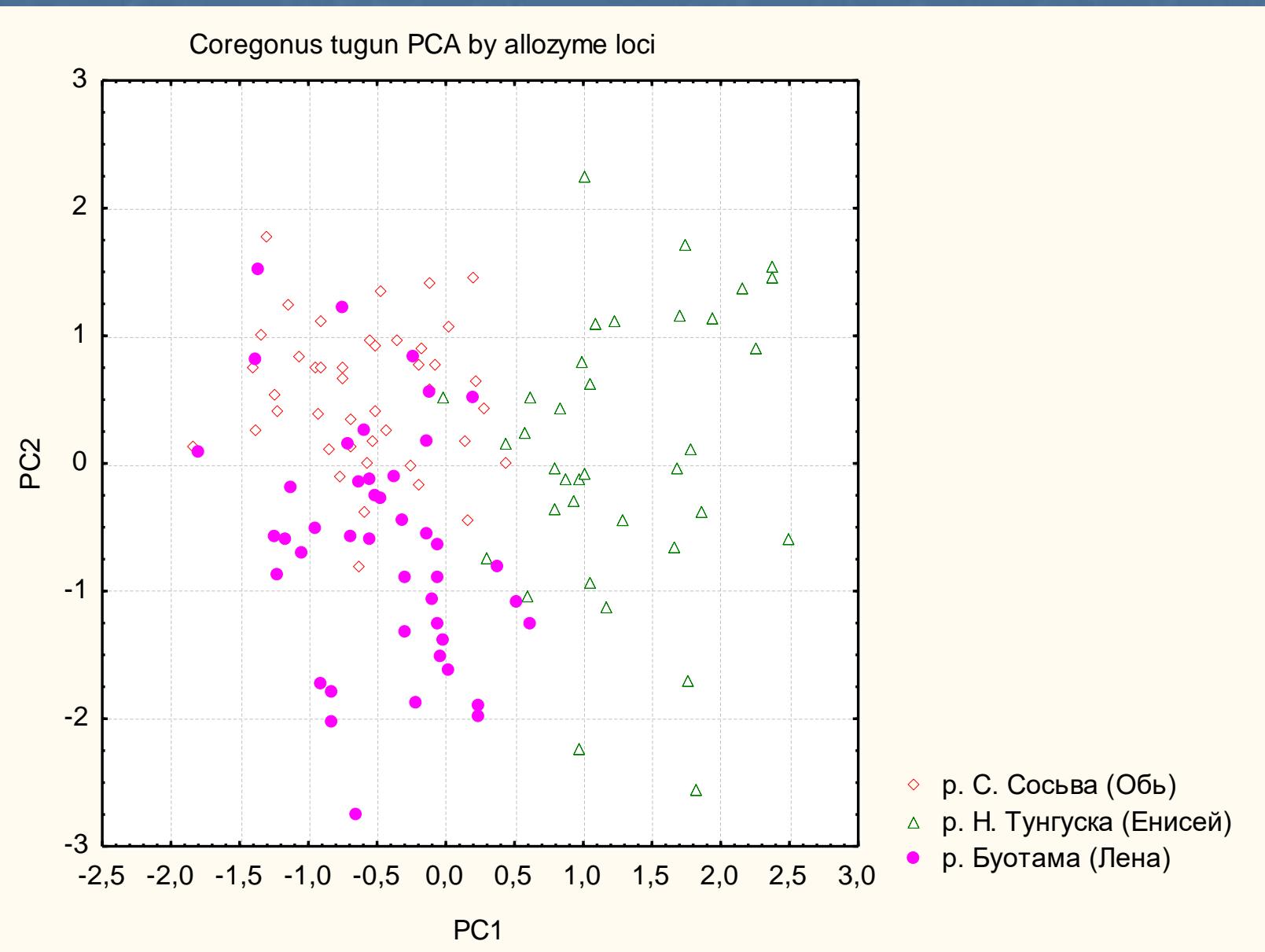
Ob – N. Sosva

Yenisei –
L. Tunguska

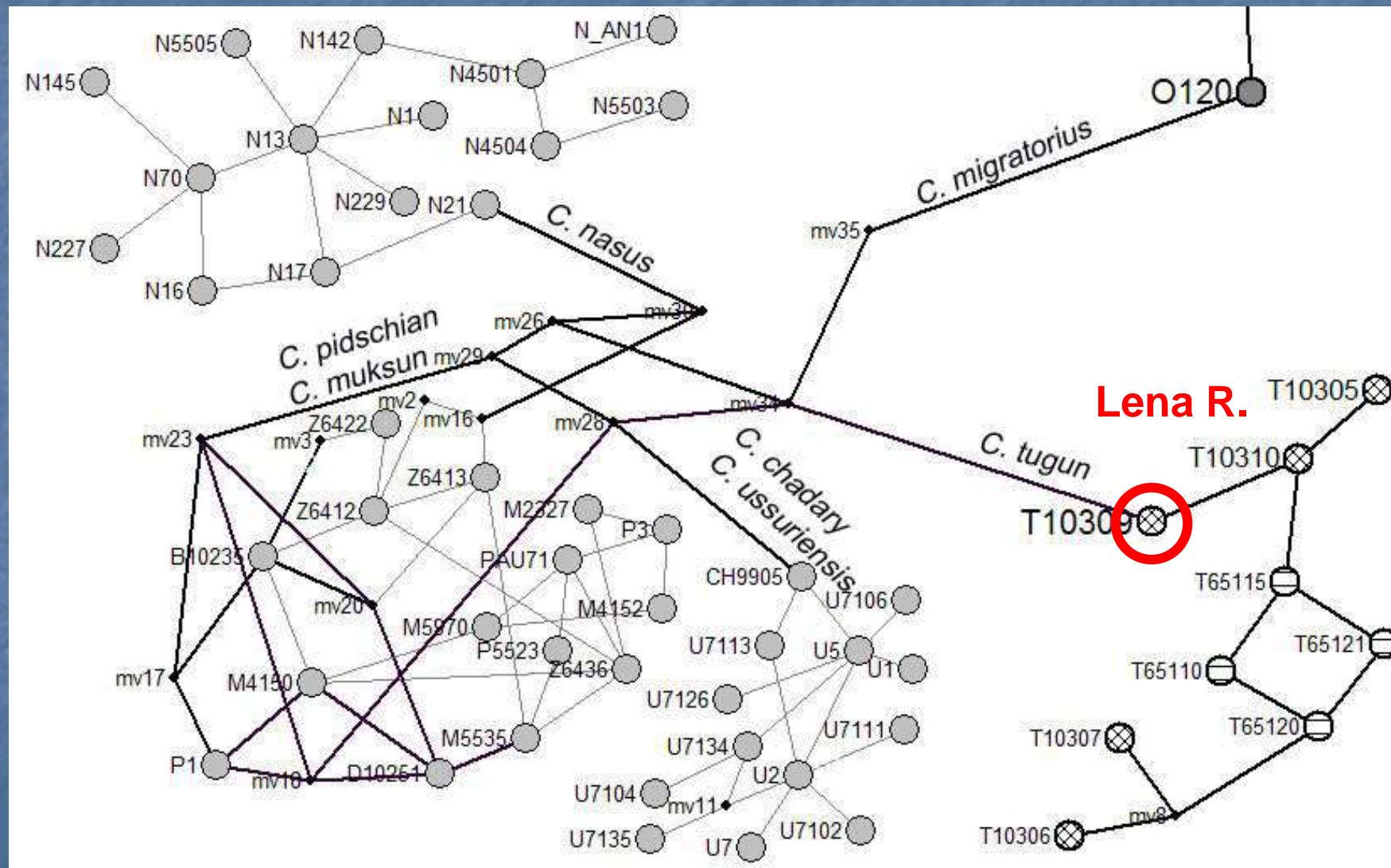
Lena - Chaya

Lena - Buotama

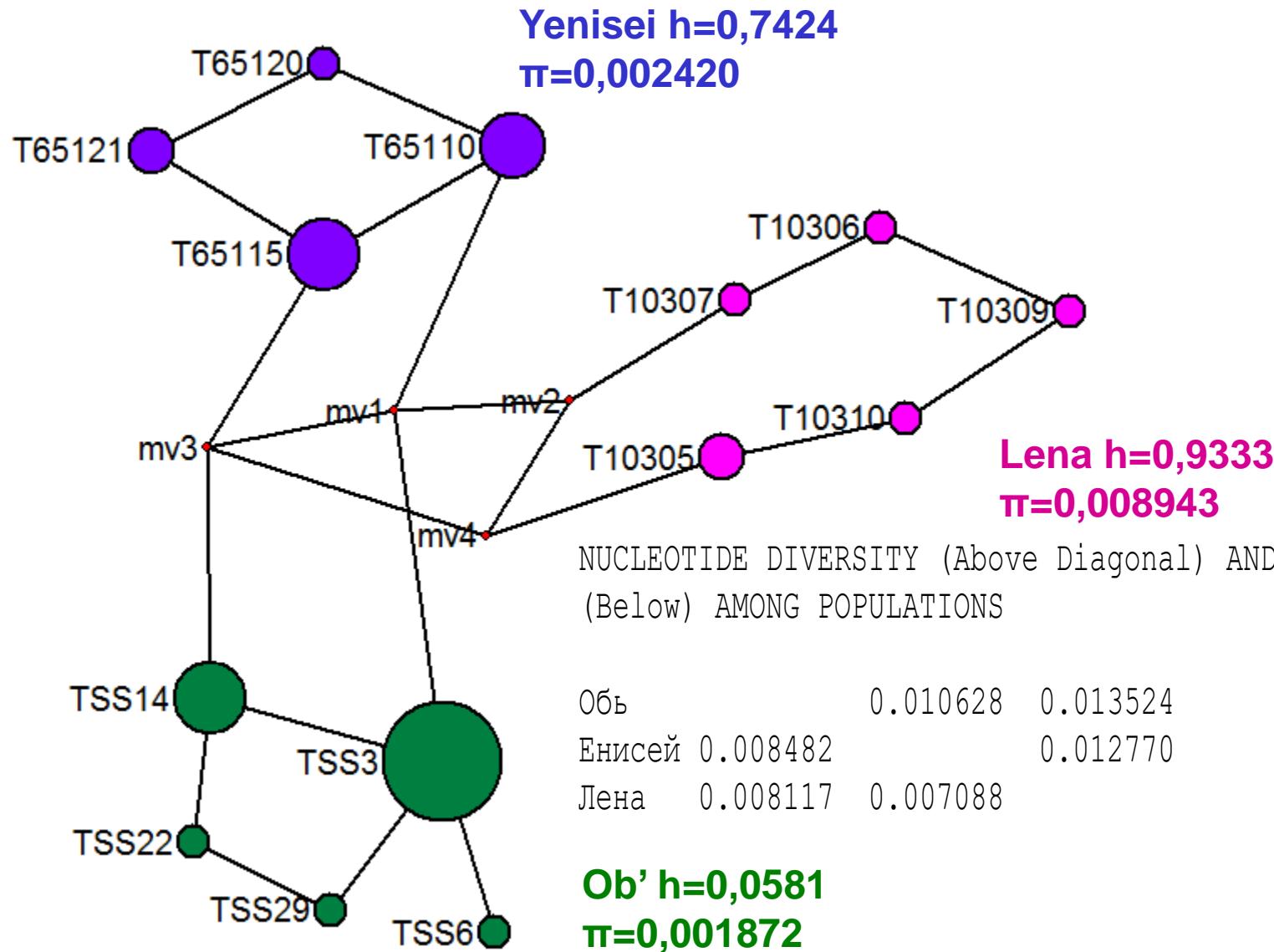
Relatively strong differentiation by allozymes



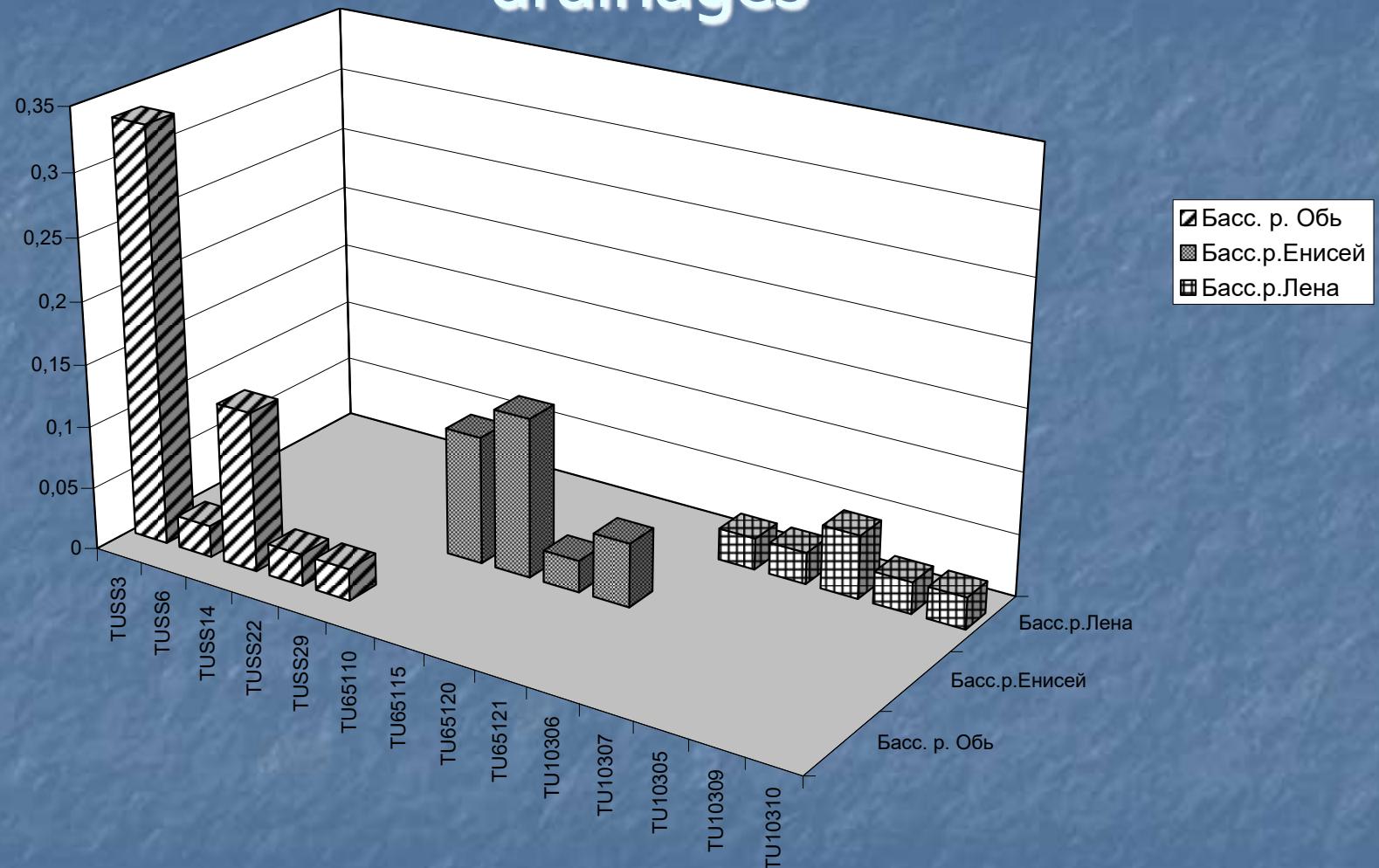
MSN among mtDNA haplotypes of *C. tugun* and other species of g. *Coregonus*



Minimum Spanning Network, mtDNA



Complete sorting of haplotypes among drainages



Isolation of tugun populations of different basins is ancient as compared to other coregonids, since it cannot actively migrate by mountain streams

Гибридизация

Генетическая идентификация межвидовых гибридов сиговых рыб из бассейна Северной Сосьвы

Политов Д.В., Гордон Н.Ю.

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт
общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук (ИОГен РАН)*

Семенченко С.М., Смешливая Н.В.

*ФГБНУ «Государственный научно-производственный центр рыбного
хозяйства» (ФГБНУ «Госрыбцентр»)*



Река Ляпин, басс. С. Сосьвы, нижняя Обь



Stenodus nelma

Stenodus nelma

x

Coregonus peled

Coregonus peled



Coregonus nasus

Coregonus nasus

x

Coregonus peled

Coregonus peled



Coregonus pidschian

Coregonus pidschian

x

Coregonus peled

Coregonus peled



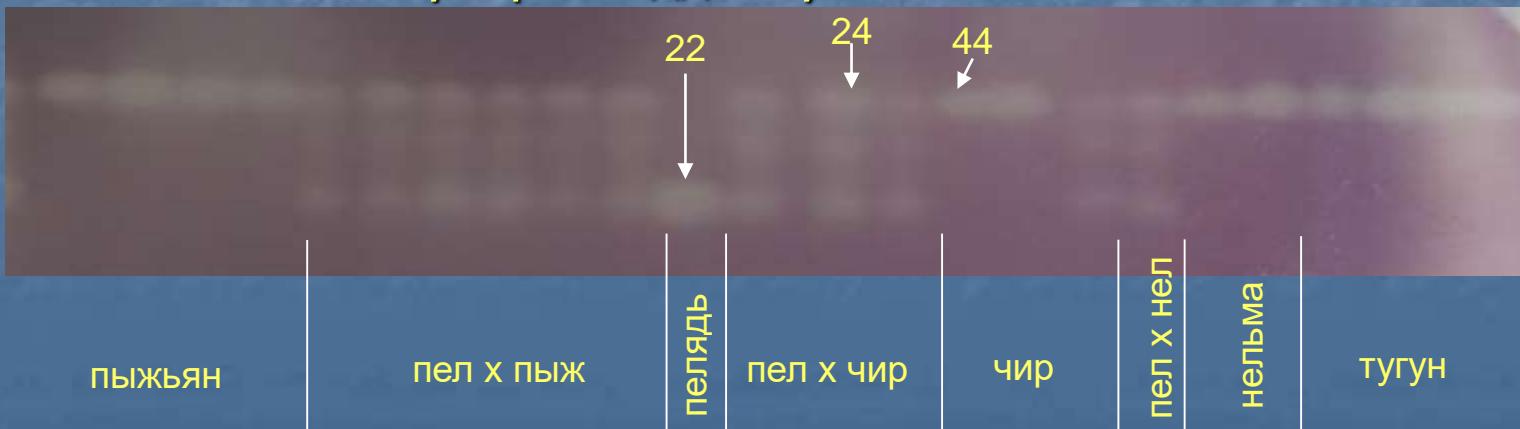
Креатинкиназа CK-3*



Глицерол-3-fosfatдегидрогеназа G3PDH-1*

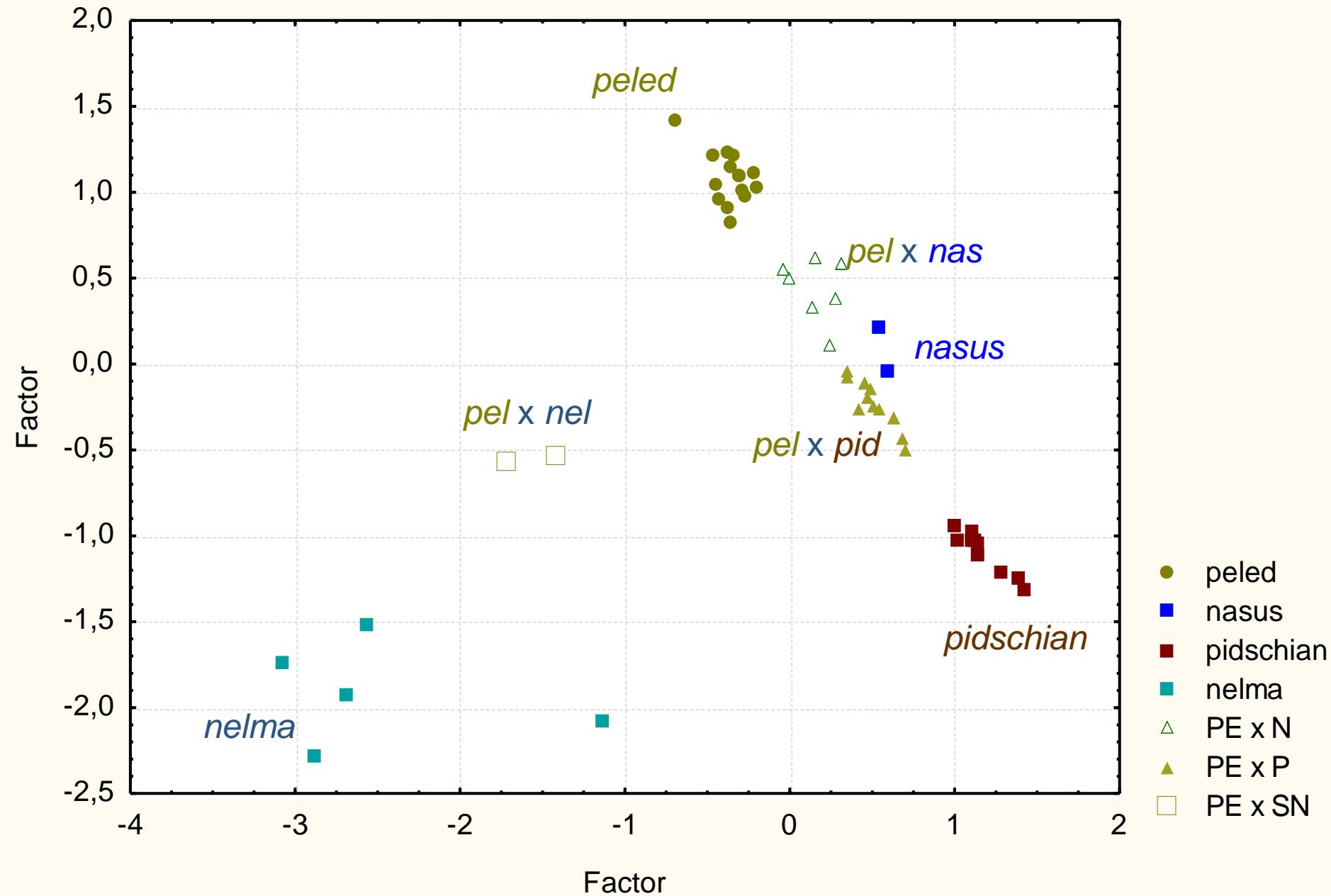


Супероксиддисмутаза sSOD*



Scatterplot of Factor against Factor

Factor.sta 6v*63c



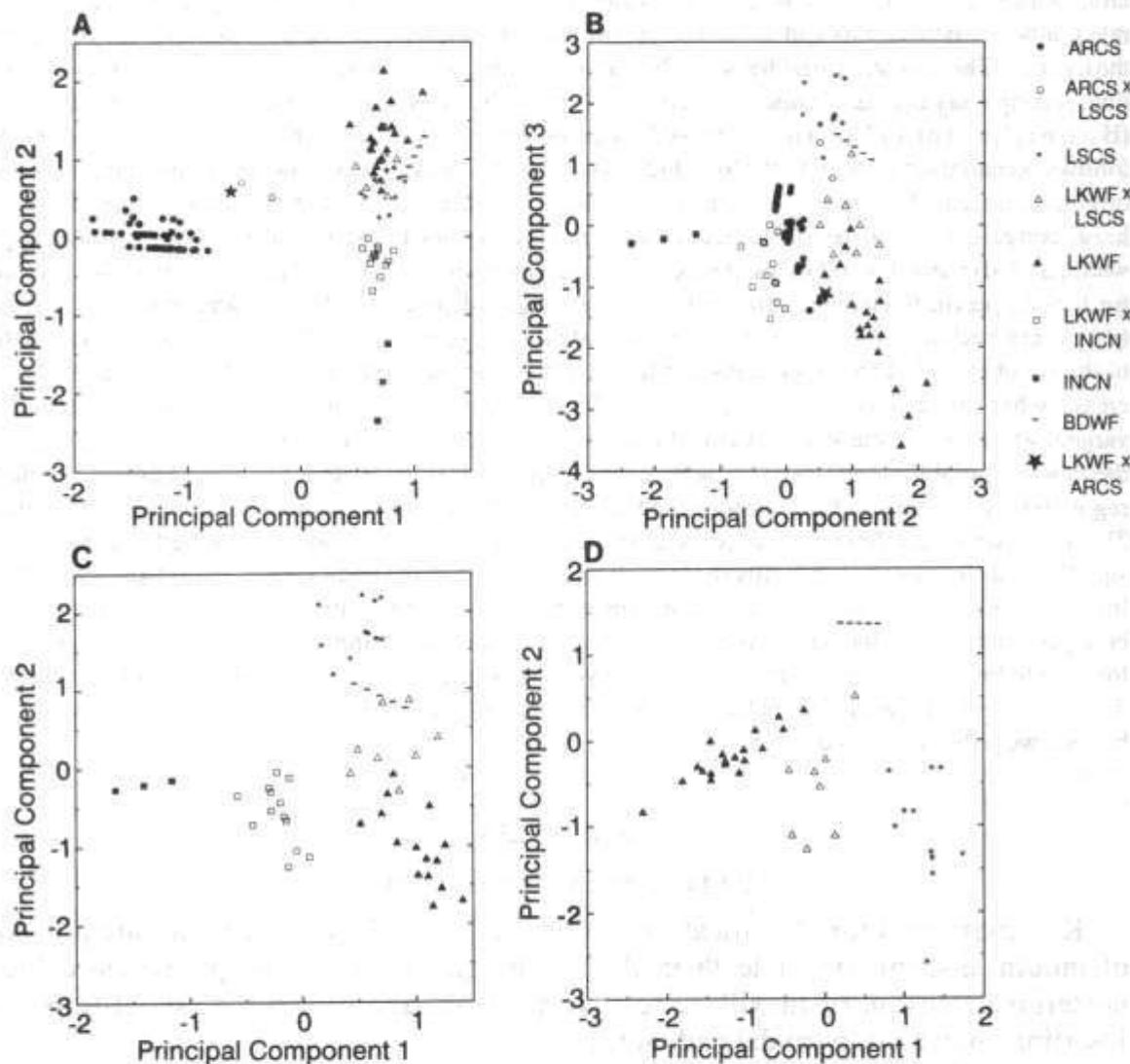
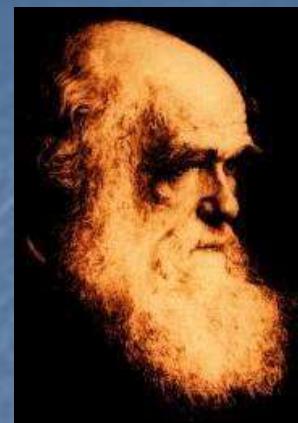


Fig. 1. Principal component (PC) scores for species and hybrids based upon allozyme data. A. PC1 versus 2 for complete data set; B. PC2 versus 3 for complete data set; C. PC1 versus 2 for fish excluding Arctic cisco and ARCS-hybrids; and, D. PC1 versus 2 for least cisco, lake and broad whitefish and their hybrids only. Species acronyms are explained in the text

Нарушения морфологии у гибридов – расщеплённые плавники



Основной механизм эволюции по Ч. Дарвину



- Изменчивость
- Изоляция
- Отбор

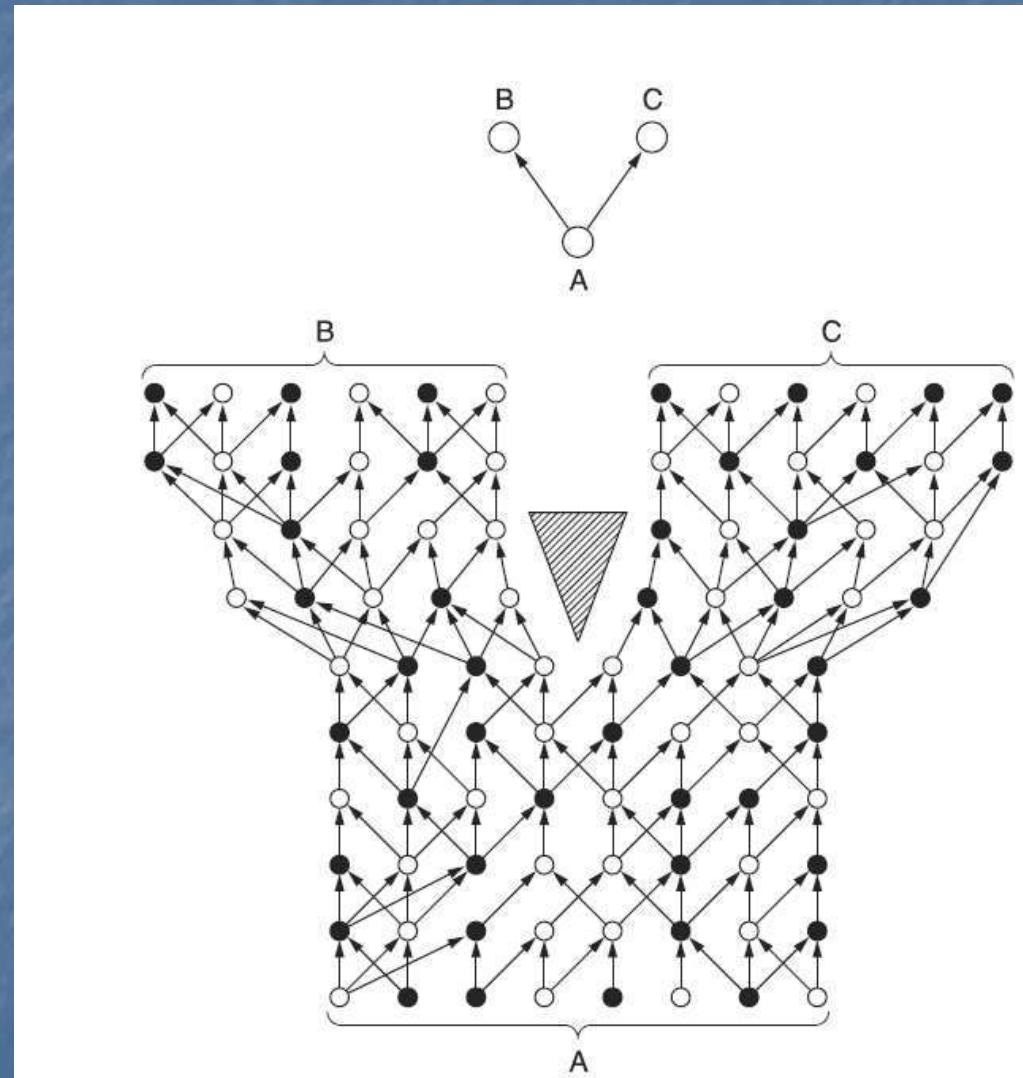
Филогенетическое дерево – модель эволюционной истории группы таксонов от ближайшего предка

Предположения:

- строгая дивергенция
- вертикальное наследование признаков

Противоречивые
филогенетические схемы
=>

Одни признаки лучше,
чем другие для реконструкции
филогении?
или
Что-то еще?





С.С. Четвериков

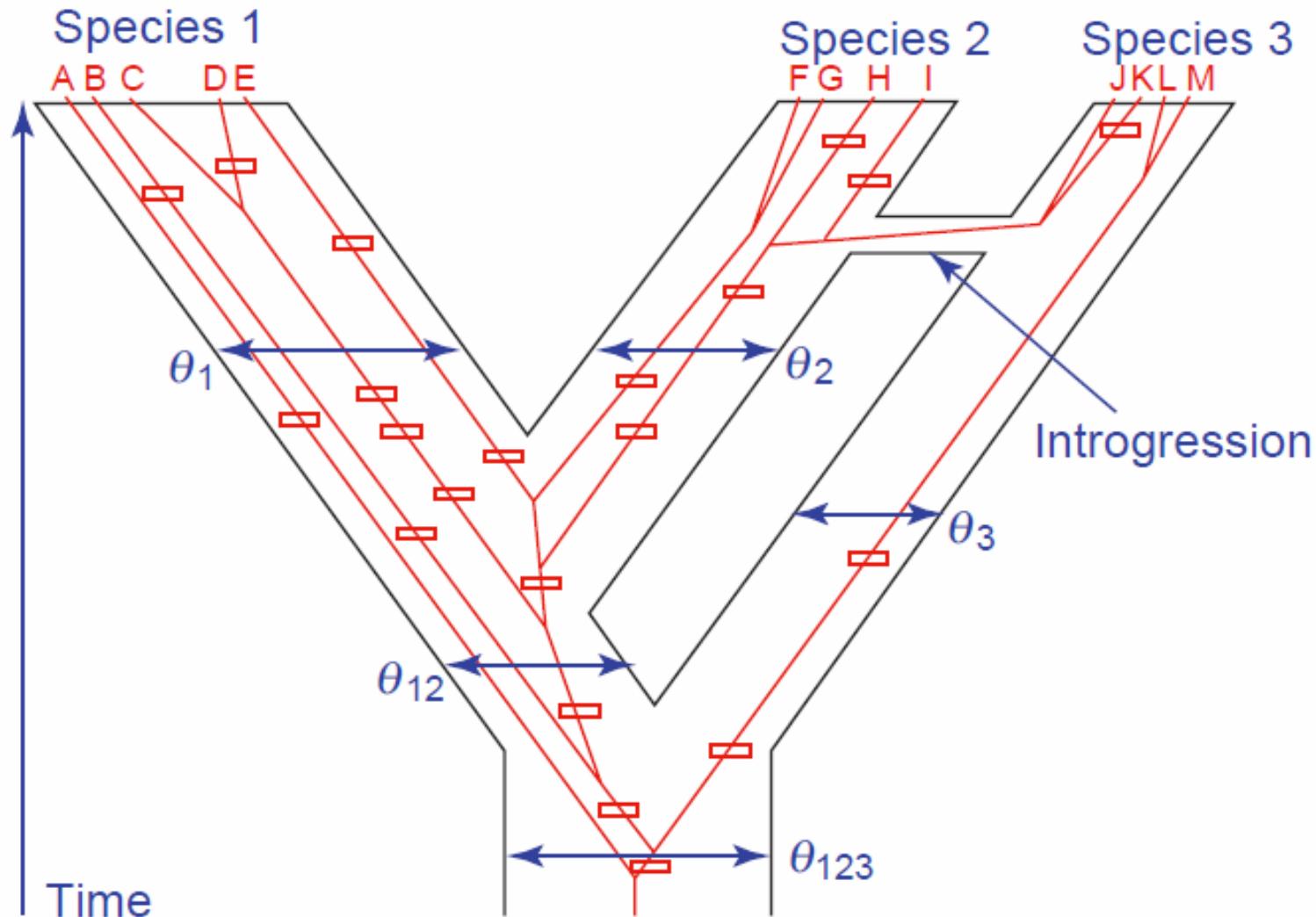
«Популяция впитывает изменчивость как губка».

Не только мутации, но и аллели близких видов, с которыми данный вид может скрещиваться. Не медленная эволюция путем повышения частоты редких вариантов генов, возникших *de novo*, а донорство одними видами части своего генома другим через интrogрессию сразу на высоких частотах, особенно на краях ареалов.

«В природных популяциях преобладает панмиксия»

Из этого следует, что для поддержания видовой или «расовой» самостоятельности при симпатрии необходимо либо существование репродуктивной изоляции, либо действие довольно жесткого отбора. Во многих группах репродуктивной изоляции нет, значит...
ОТБОР!

Сетчатая эволюция - это тип эволюции, когда две или более ранее изолированных филогенетических линий сливаются вместе путем межвидовой гибридизации



Генетические и эволюционные основы:

Ч. Дарвин:

Видообразование – дивергентный процесс, гибриды, если образуются (редко), являются неприспособленными

Механизмы изоляции:

Физическая (пространственно-временная, экологическая),
несовместимость, нежизнеспособность и инфертильность
гибридов)

С генетической точки зрения:

Гибриды нестабильны

“*Genomes clashes* (сталкиваются, ударяются, дисгармонируют)
in hybrids” Landry et al., 2007

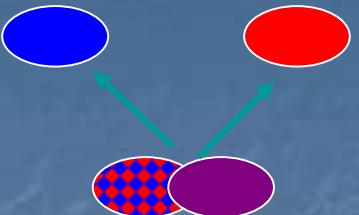
Как гибриды могут быть стабилизированы? -> Путь к
сетчатой эволюции

Генетические и эволюционные основы:

Взгляд морфолога на гибридизацию

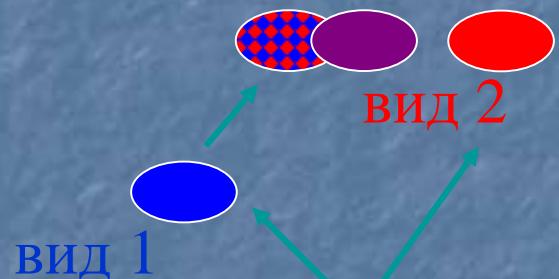
- Гибриды редко регистрируются палеонтологами и едва ли могут быть идентифицированы на основании морфологии
- Фенотипически промежуточные и химерные индивидуумы рассматриваются как предковые формы или результат конвергенции
- Дивергентная эволюция это основной или единственно возможный механизм эволюции
- => Доказательства интрагрессии и гибридогенного видообразования недостаточны

вид 1 вид 2



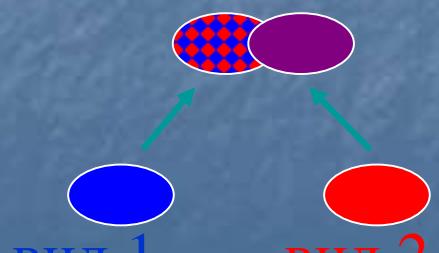
предковая форма?

вид 3



конвергенция?

гибрид?

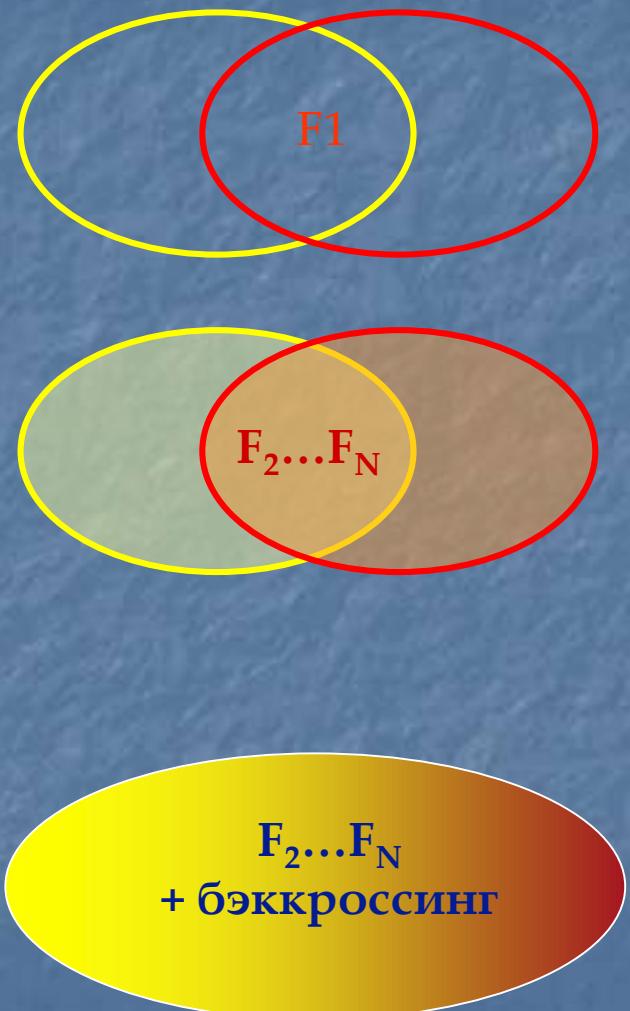


вид 1 вид 2

гибридизация

Типы гибридизации (в эволюционном контексте):

- «Тупик» (только F1)
- «Изоляция» от родительских видов (F2, F3...)
- Интрогрессивная гибридизация



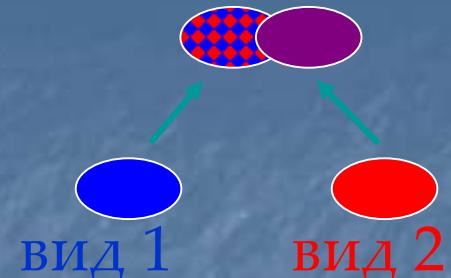
почему трудно идентифицировать гибридов?

- Непрерывная изменчивость
- Селективность признаков

гибрид?

Генетический подход:

>Дискретные молекулярные признаки

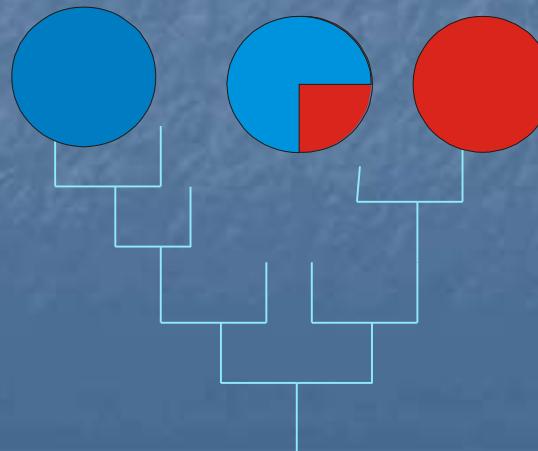


Диплоидный организм

Кодоминантный ядерный маркер (гетерозиготы по данным аллелям никогда не образуются в пределах вида)



Нерекомбинирующий маркер
(смесь 2+ сильно дивергировавших гаплогрупп)



Субарктика и бореальная зона как сцена для сетчатой эволюции

В высоких широтах (и в горных условиях) среда нестабильна

Широкие экологические ниши -> виды в основном генералисты

Виды полиморфны => больше возможностей для межвидовых контактов и случайных скрещиваний

Территория и акватория были под влиянием плейстоценовых оледенений -> Больше контактов между видами одного рода и сильно дивергировавшими популяциями одного рода (из разных рефугиумов) -> Возможности для гетерозиса вследствие повышенной гетерозиготности

Гибридизация в сем. Coregonidae



X



- Берг 1948 гибриды описаны на основании морфологии
- Svärdson, 1957-1998 роль гибридизации в эволюции рыб
- Reist et al. 1992 генетические доказательства гибридизации
- Медников и др. 2000 новый механизм изоляции и сетчатой эволюции путем бэккроссинга
- Hudson et al. 2007 почти все эволюционные сценарии для сиговых предусматривают гибридизацию и интродукцию



Примеры гибридизации у сиговых

Coregonus clupeaformis x *C. sardinella*

Канада (Reist et al., 1988)

Coregonus autumnalis x *C. clupeaformis*

Канада (Reist et al., 1988)

Coregonus artedii x *C. hoyi*

Великие Озера (Todd & Steadman, 1989)

C. autumnalis x *C. pidschian*

Печора (наши данные)

C. migratorius x *C. sp.* (байкальский «пижьян») Байкал (Скрябин, 1969; Мамонтов, 1988, Яхненко, Мамонтов 2006; наши данные)

C. lavaretus complex x *C. sardinella*

Сибирь (Берг, 1948)

C. lavaretus complex x *C. albula*

Норвегия (Pethon 1974; Ferguson et al., 1978)

C. nasus x *C. peled*

искусственные гибриды «пелчир»

Stenodus leucichthys x *Coregonus clupeaformis* (!)

Канада (Reist et al., 1988)



Типы гибридизации у *Coregonus*

Тип	Морфология	Морфология (адаптивная)	Ядерные МГМ	мтДНК	
F_1	промежуточ.	промежуточ.	промежуточ.	PS1 или PS2	
Изоляция $F_1+F_2+\dots+F_N$	промежуточ.	промежут. + уникальн.	промежут. + уникальн.	PS1 или PS2 или смесь	
$F_1+F_2+\dots+F_N+$ бэккроссинг на обоих PS	промежуточ.	специфическая	промежут. шир. спектр	смесь	
Интенсив. бэккроссинг с PS1	химерный г.о. PS1 + PS2	уникальный или PS1	в осн. PS1 + PS2	PS1 редко PS2	

Эволюционные сценарии у *Coregonus* (по Hudson et al., 2007)

1. Аллопатрическое видообразование (множественные независимые вселения)

2. Обусловленное геномом усиление (genomically driven reinforcement) – постзиготическое

3. Обусловленное экологией усиление (ecologically driven reinforcement) – после появления симпатрические формы разошлись в различные экологические ниши, что способствует изоляции.

4. Радиация в «гибридном рое» (hybrid swarm radiation) – гибридизация вызывает новые наследственные признаки, в новых условиях они могут быть поддержаны и распространены.

5. Симпатрическое видообразование (sympatric speciation)

6. Одна предковая линия, множественное видообразование (without her)

7. Вывод авторов – у сиговых больших сибирских сельди связано с интрагрессией и «гибридной радиацией»

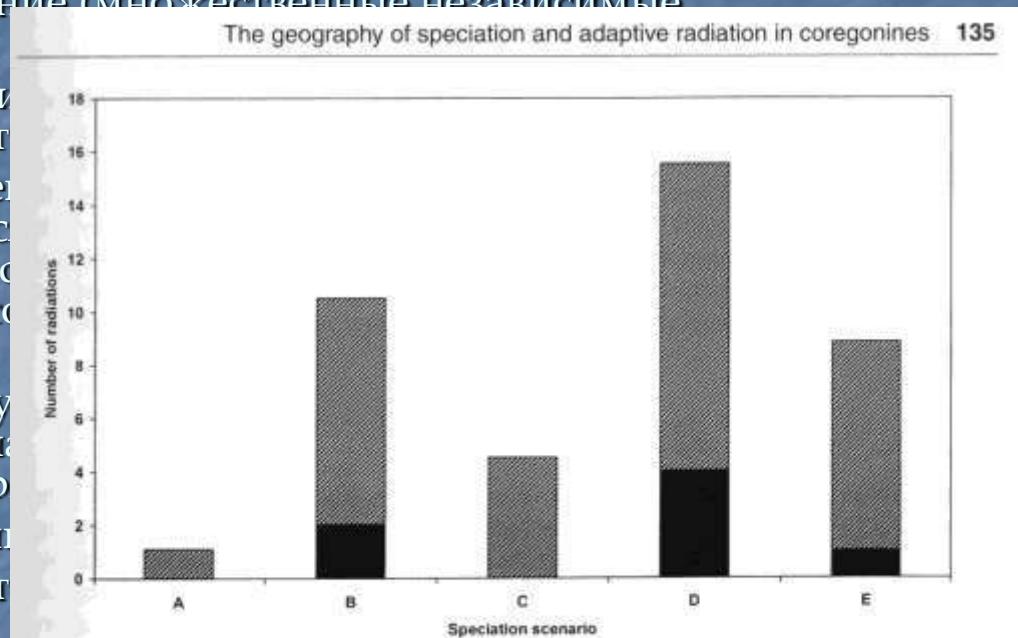


Fig. 1. The prevalence of each speciation mode across coregonine radiations included in this study. Black series equals the number of cases where a one mode of speciation was found to be the most likely (taken from Table 3). The hatched series equals the number of instances in which a number of speciation scenarios appear equally likely. The number of instances where the mode of radiation has been narrowed down to a composite of equally likely speciation scenarios (detailed in Table 4), was divided by the number of equally likely speciation modes, to keep the data points in Fig. 1 independent. A = allopatric speciation, B = genomically driven reinforcement, C = ecologically driven reinforcement, D = hybrid swarm radiation, E = sympatric speciation from a single founder lineage.

Эволюционная судьба гибридов

- ❖ При «когерентной» эволюции гибриды предположительно
 - А. инадаптивны (для них нет свободных ниш) или
 - Б. включаются в бэккроссинг с одним или обоими родительскими видами => трудно идентифицировать и классифицировать. Вероятно, обмен генами (интрагрессия) повышает адаптивные возможности популяций
- ❖ Нестабильная среда в периоды «некогерентной» эволюции приводит к перестройке и образованию новых экологических ниш и способствует склонности к видообразованию с выделением новых форм и формированием механизмов изоляции от родительских видов

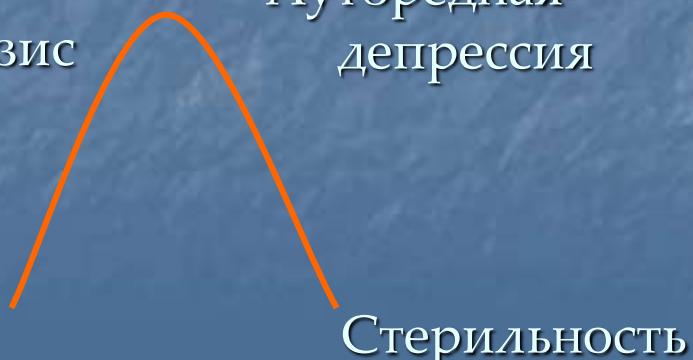
За и против гибели

За

- Повышается гетерозиготность и адаптивный потенциал
- Освоение новых ниш
- Преадаптация к новым и изменившимся условиям

Аутбредная
депрессия

Гетерозис



Инбредная
депрессия

П

Anna. Rev. Ecol. Syst. 1996. 27:83–109
Copyright © 1996 by Annual Reviews Inc. All rights reserved.

EXTINCTION BY HYBRIDIZATION AND INTROGRESSION

Judith M. Rhyaner

Department of Wildlife Ecology, University of Maine, Orono, Maine 04469

Daniel Simberloff

Department of Biological Science, Florida State University, Tallahassee, Florida 32306

KEY WORDS: genetic mixing, gene flow, introduced species, habitat modification, outbreeding depression

ABSTRACT

Nonindigenous species can bring about a form of extinction of native flora and fauna by hybridization and introgression either through purposeful introduction by humans or through habitat modification, bringing previously isolated species into contact. These phenomena can be especially problematic for rare species coming into contact with more abundant ones. Increased use of molecular techniques focuses attention on the extent of this underappreciated problem that is not always apparent from morphological observations alone. Some degree of gene flow is a normal, evolutionarily constructive process, and all constellations of genes and genotypes cannot be preserved. However, hybridization with or without introgression may, nevertheless, threaten a rare species' existence.

INTRODUCTION

Most attention to species extinction has focused on the "evil quartet" (45): overkill, habitat destruction, impact of introduced species, and chains of extinction. Introduced species, in turn, are seen as competing with or preying on native species or destroying their habitat (e.g., 19).

Introduced species (or subspecies), however, can generate another kind of extinction, a genetic extinction by hybridization and introgression with native flora and fauna. Habitat modification can also break down reproductive isolation between native species, with subsequent mixing of gene pools and potential

Выводы

- Молекулярные маркеры позволили провести существенную ревизию как для древних базальных клад сиовых, так и в их пределах
- Молекулярные маркеры позволяют выявлять и интерпретировать частые случаи гибридизации, интрогрессии и сетчатой эволюции
- Выявление истинной степени дивергенции таксонов и наличие диагностических признаков существенно облегчает процесс выделения единиц сохранения генофондов сиевых и управления их популяциями



Спасибо
за
внимание!
!