

ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ

УДК 597.553.2.575.17.575.86

**К ВОПРОСУ О ГЕНЕТИЧЕСКИХ ДОКАЗАТЕЛЬСТВАХ
ТАКСОНОМИЧЕСКОГО СТАТУСА
БЕЛОМОРСКОЙ ТРЕСКИ (GADIDAE)**

© 2017 г. А.Н. Строганов, А.М. Орлов*, А.В. Семенова, Н.Н. Черенкова

Московский государственный университет, 119234

*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии, Москва, 107140

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071

*Дагестанский государственный университет, Махачкала, 367000

*Томский государственный университет, 634050

E-mail: andrei_str@mail.ru

Поступила в редакцию 15.09.2016 г.

Проведен сравнительный анализ изменчивости восьми микросателлитных локусов у беломорской трески в сравнении с гренландской, тихоокеанской и атлантической треской. По результатам попарной оценки генетической дифференциации, выполненной по исследованным микросателлитным локусам на основе значений θ (аналог F_{ST}), выборка беломорской трески достоверно отличалась от трески гренландской, тихоокеанской, атлантической, однако уровень дифференциации был различен: наименьшее значение показано по отношению к атлантической треске, что свидетельствует в пользу таксономического статуса беломорской трески как подвида атлантической трески. Подтверждается правомочность отнесения беломорской трески к атлантической.

Ключевые слова: беломорская треска *Gadus morhua marisalbi*, микросателлитные локусы, таксономический статус, Белое море.

Белое море — относительно небольшой внутренний морской водоем, образовавшийся в послеледниковый период. Заселение его бореальными видами произошло, видимо, в период голоценового климатического оптимума приблизительно 6000 лет назад. Одним из таких видов является беломорская треска. Формированию репродуктивно самостоятельной популяции способствовали как адаптация трески к низким температурам в нерестовый период, так и разнообразные гидрологические условия беломорских акваторий. Треска в Белом море издавна являлась объектом местного промысла, о чем свидетельствуют как результаты археологических исследований, так и данные рыболовной статистики (Мухомедияров, 1963; Наумов, Федяков, 1993).

Первые сведения о биологических характеристиках беломорской трески при-

водятся во второй половине позапрошлого века в трудах Данилевского (1862). На основании ряда признаков, отличающих ее от мурманской трески, беломорская треска была выделена Дерюгиным (1920) в самостоятельный подвид *Gadus morhua marisalbi* Derjugin, 1920. Несколько позднее на основе анализа морфобиологических характеристик ряд исследователей сформировали представления о том, что кроме воспроизводящейся на акватории Кандалакшского залива беломорской (прибрежной) трески, или пертуя, в Белое море заходит на нагул особая форма атлантической трески — беломорская зимняя треска *Gadus morhua morhua* n. *hiemalis* Taliev, 1931 (Талиев, 1931; Световидов, 1948).

Интересны представления о систематическом статусе беломорской трески, господствующие в западной ихтиологической

литературе. Следуя в том числе представлениям Владыкова (Vladykov, 1933) и Уолтерса (Walters, 1955), беломорская треска признается синонимом гренландской трески *Gadus ogac* Richardson, 1836, в результате чего в изданном ФАО аннотированном и иллюстрированном каталоге трескообразных (Cohen et al., 1990) существование самостоятельного таксона беломорской трески не признается, что обосновывается расширением ареала гренландской трески в Белое море. В настоящее время подобные взгляды отражены также в ихтиологических международных информационных интернет-ресурсах: Fishbase (<http://www.fishbase.com>); FAO FishFinder (<http://www.fao.org/fishery/species>); Integrated Taxonomic Information System – ITIS (<http://www.itis.gov>).

Цель данной работы — обоснование самостоятельного подвидового статуса беломорской трески по результатам сравнительной характеристики изменчивости микросателлитных локусов.

Известно об ограничениях в использовании микросателлитных маркеров (в том числе из-за высокой скорости мутирования) при межвидовых исследованиях и предпочтительности применения последовательности митохондриальных и ядерных генов при выполнении филогенетических построений (Coulson et al., 2006). В нашем случае основной акцент все же делается на внутривидовые, межпопуляционные исследования, что создает основу для применения микросателлитов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В соответствии с целями настоящего исследования использованы выборки (n — число исследованных особей) беломорской трески (66°34' с.ш., 33°08' в.д., Белое море, Кандалакшский залив, пролив Великая Салма, июнь 2003 г., $n = 50$; 66°34' с.ш., 33°08' в.д., Белое море, Кандалакшский залив, пролив Великая Салма, июнь 2005 г., $n = 45$; 65°05' с.ш., 35°41' в.д., Белое море, Соловецкие о-ва, октябрь 2010 г., $n = 35$); ат-

лантической трески *G. morhua* (69°17' с.ш., 32°48' в.д., Баренцево море, Мотовский залив, Ура-губа, губа Кислая, июнь 2003 г., $n = 49$; 69°20' с.ш., 34°04' в.д., Баренцево море, Западный Кильдин, май 2002 г., $n = 45$; 68°19' с.ш., 14°39' в.д., Норвежское море, Лофотенские о-ва, март — апрель 2003 г., $n = 86$); тихоокеанской трески *G. macrocephalus* (54°15' с.ш., 155°48' в.д., Охотское море, Западная Камчатка, траверз устья р. Большая Воровская, ноябрь 2005 г., $n = 50$); гренландской трески *G. ogac* (64°10' с.ш., 51°44' з.д., Западная Гренландия, г. Нуук, лето 2004 г., $n = 67$).

Анализ микросателлитной ДНК проводили с использованием восьми микросателлитных локусов: *Gmo19*, *Gmo-G12*, *PGmo32*, *Gmo8*, *Gmo-G18*, *Gmo34*, *Gmo35*, *Gmo3* (Miller et al., 2000; Jakobsdottir et al., 2006; Wesmajervi et al., 2007). При сравнительном анализе использовали частично опубликованные данные по изменчивости микросателлитных локусов в выборках гренландской и тихоокеанской трески (Строганов и др., 2011), там же приведено описание методик выделения ДНК, амплифицирования, окрашивания продуктов полимеразной цепной реакции и др.

С использованием программного пакета GDA (Lewis, Zaykin, 2001) определяли среднее число аллелей на полиморфный локус (A_p), соответствие распределению Харди–Вайнберга, гетерозиготность ожидаемую (H_E) и наблюдаемую (H_O), генетическую идентичность (I) и генетические дистанции (D) по Нею (Nei, 1978), коэффициент генетической дифференциации популяций θ (аналог F_{ST}) (Weir, 1996). При значении показателя генетической дифференциации менее 2% предполагалось, что анализируется группировка без генной подразделенности, или гомогенная структура; при генной дифференциации от 2 до 10% — группировка с умеренной генетической подразделенностью, или умеренная структура; более 10% — группировка с отчетливой генетической подразделенностью, или контрастная структура (Животовский, 1991). Анализ интенсивности

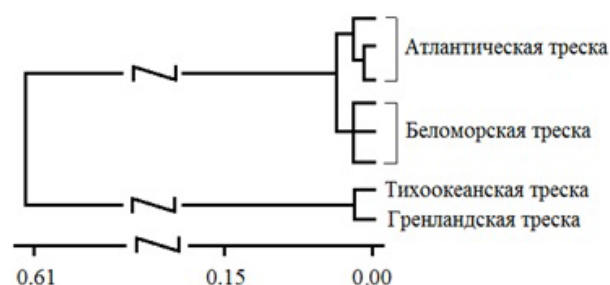
генных потоков N_m (количество мигрантов на поколение) производили методом на основе анализа генетической дифференциации с использованием уравнения Райта (Wright, 1951): $N_m = (1/F_{ST} - 1)/4$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Материал, полученный в выборках трески, которые представляют различные таксономические единицы, с применением одних и тех же маркеров позволяет произвести оценку филогенетических связей между отдельными таксонами.

Распределение генотипов в исследованных микросателлитных локусах достоверно удовлетворяло распределению Харди–Вайнберга. Отклонение от равновесного распределения показано только по локусу *Gmo8* в выборке гренландской трески, что, видимо, связано с качественным состоянием пробы. Косвенно это подтверждается тем, что в этой же выборке распределение генотипов по локусам *PGmo32*, *Gmo34*, *Gmo35* соответствовало критерию гомогенности на более низком уровне ($0,05 > p > 0,001$). Данные по особенностям изменчивости аллельного состава в исследованных микросателлитных локусах обсуждались в более ранних публикациях (Строганов и др., 2011, 2013).

Попарный анализ с использованием генетических характеристик позволил выявить четыре кластера (табл. 1, рисунок).



UPGMA-дендрограмма генетических расстояний (по восьми микросателлитным локусам) в выборках, построенная по стандартным генетическим дистанциям (Nei, 1978).

Значения генетической дифференциации θ между всеми кластерами были достоверны. При этом уровни генетической идентичности и дифференциации отличались: наиболее высокая идентичность и низкая дифференциация выявлены в двух парах: атлантическая треска–беломорская треска ($I = 0,853–0,949$; $\theta = 3,6\%$) и тихоокеанская треска–гренландская треска ($I = 0,942–0,950$; $\theta = 8,3\%$). Выявленные в этих парах значения генетической дифференциации соответствуют группировкам с умеренной генетической подразделенностью, или умеренной структурой (Животовский, 1991), и соответствуют различиям на подвидовом уровне, выявленным по ядерной ДНК в составе рода *Gadus* (Строганов и др., 2013; Stroganov, 2015).

Гораздо более высокий уровень генетической дифференциации (соответственно, низкая генетическая идентичность) ($\theta = 38,2\%$, $I = 0,157–0,391$) выявлен между группами, которые можно назвать надкластерами «атлантической трески» (состав: выборки атлантической трески и беломорской трески) и «тихоокеанской трески» (состав: выборки тихоокеанской трески и гренландской трески) (рисунок). По классификации Животовского (1991), это характерно для группировки с отчетливой генетической подразделенностью (контрастная структура) и в данном случае с дифференциацией на видовом уровне (Coulson et al., 2006).

Принадлежность беломорской трески и гренландской трески к двум разным надкластерам полностью исключает возможность введения первой в синонимию последней. Представленные материалы сравнительного анализа генетической изменчивости доказывают таксономический статус беломорской трески как подвида атлантической трески *Gadus morhua marisalbi* Derjugin, 1920. Полученные на основе анализа микросателлитов данные подтверждаются ранее опубликованными результатами исследования полиморфизма митохондриальной ДНК (Зеленина и др., 2016).

Таблица 1. Оценки генетической идентичности I (над диагональю) и генетической дифференциации θ (под диагональю, %) по восьми микросателлитным локусам

Выборка	Треска			
	атлантическая	беломорская	тихоокеанская	гренландская
	1	2	3	4
1		0,853–0,949	0,157–0,241	0,179–0,254
2	3,6 (1,6–5,9)*		0,337–0,415	0,345–0,412
3	39,2 (20,4–58,9)	35,5 (16,8–54,7)		0,942–0,950
4	42,8 (23,3–61,6)	39,9 (20,2–60,2)	8,3 (2,9–11,8)	

Примечание. *В скобках – 95%-ный доверительный интервал.

На основе полученных по микросателлитным маркерам данных не выявлено достоверной дифференциации θ между выборками трески из акватории Белого моря. При этом выборки были взяты в разные годы и на разных участках ареала беломорской трески. Низкое (к тому же недостоверное по показателям 95%-го доверительного бутстреп-интервала) значение θ характеризует группировку трески беломорского региона как гомогенную (классификация в зависимости от уровня генетической дифференциации по: Животовский, 1991). Результаты по показателям генетической идентичности ($I = 0,958–0,976$) демонстрируют высокую степень сходства между выборками разных участков ареала на фоне обмена генетическим материалом (о чем свидетельствуют значения N_m) при различного рода перемещениях беломорской трески на разных этапах онтогенеза (денатантный перенос пелагических икры и личинок, нерестовые и кормовые миграции и т.д.) в разные сезоны года (табл.2).

Представленные материалы основаны на ранее опубликованных данных, отражающих изменчивость аллозимных и микросателлитных маркеров в выборках трески из

северных акваторий Кандалакшского залива (Строганов и др., 2013), но в то же время с использованием дополнительных данных, которые расширяют первые, так как охватывают и южную границу ареала трески в Белом море в районе Соловецких о-вов. Таким образом, учитывая представленные материалы и ранее опубликованные данные, можно определенно утверждать, что в настоящее время на беломорском ареале трески от северных кутовых акваторий Кандалакшского залива и до южной границы ареала в районе Соловецкого архипелага обитает самовоспроизводящаяся группировка, по исследованным генетическим показателям демонстрирующая определенную гомогенность и темпоральную стабильность.

Таким образом, учитывая оба приведенных выше аргумента (1) генетическую гомогенность и однородность трески на ее ареале в Белом море и 2) достоверную дифференциацию по генетическим маркерам трески акватории Белого моря от атлантической трески), можно утверждать, что в настоящее время на акватории Белого моря обитает самовоспроизводящаяся группировка только беломорской трески *G. morhua marisalbi*.

Таблица 2. Уровень дифференциации (по восьми аллозимным локусам) у трески на акватории Белого моря

Параметр	Значение
Уровень дифференциации θ , %	1,7
95%-й доверительный бутстреп-интервал	-0,1, 3,6
Наиболее дифференцированные локусы (в скобках — полокусное значение θ)	<i>Gto35</i> (5,4), <i>Gto-G12</i> (4,8)
A_p	7,375
H_e	0,586
I	0,958–0,976
D	0,011–0,041
N_m	14,456

Примечание. A_p — среднее число аллелей на полиморфный локус, H_e — ожидаемая гетерозиготность, I — идентичность, D — стандартные генетические дистанции (Nei, 1978), N_m — интенсивность генной миграции (количество особей на поколение).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленные материалы доказывают неправомочность сведения беломорской трески в синонимии с гренландской треской, поскольку результаты исследования изменчивости ядерной ДНК свидетельствуют в пользу того, что беломорская треска является результатом голоценового расселения атлантической трески, которая в результате обособления в Белом море сформировала в нем подвид *Gadus morhua marisalbi*.

Выявленный низкий уровень генетической подразделенности (гомогенная структура) трески Белого моря, достоверно дифференцирующейся по ядерной ДНК (микросателлиты) от атлантической трески, подтверждает мнение о присутствии в настоящее время на акватории Белого моря только подвида атлантической трески — беломорской трески *Gadus morhua marisalbi*.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ №16-05-00317 (полевой сбор материала), при лабораторных исследованиях образцов использовали средства РФФ (грант «Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем» № 14-50-00029)

госбюджетной темы 01.200.117364 (камеральная обработка материала, подготовка сводных таблиц и рукописи).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Данилевский Н.Я. Рыбные и звериные промыслы на Белом и Ледовитом морях. Отчеты начальников экспедиций за 1856, 1860 и 1861гг. // Исследования о состоянии рыболовства в России. Т. 4 / Под ред. К.М. Бэра. СПб.: Рус. географ. об-во, 1862. 257 с.

Дерюгин К.М. Новая форма трески из озера Могильного // Тр. Пертергоф. об-ва естествоиспытателей. 1920. Т. 51. Вып. 1. С. 26–28.

Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 276 с.

Зеленина Д.А., Макеев Г.А., Волков А.А., Мюге Н.С. Полиморфизм митохондриальной ДНК трески Баренцева и Белого морей // Изв. РАН. Сер. биол. 2016. № 3. С. 286–294.

Мухомедияров Ф.Б. Биология и промысел второстепенных промысловых рыб Карельского побережья // Материалы по комплексному изучению Белого моря.

- Сер. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 131–143.
- Наумов А.Д., Федеяков В.В. Вечно живое Белое море. СПб.: Изд-во СПб. гордворца творчества юных, 1993. 334 с.
- Световидов А.Н. Трескообразные. Фауна СССР. Рыбы. Т. 9. Вып. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 221 с.
- Строганов А.Н., Афанасьев К.И., Иорстад К.Е. и др. Данные по изменчивости микросателлитных локусов у гренландской трески *Gadus ogac* Richardson 1836: сравнение с представителями рода *Gadus* (Gadidae) // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51. №6. С. 770–777.
- Строганов А.Н., Черенкова Н.Н., Семенова А.В. и др. Генетическая изменчивость трески Белого моря (*Gadus morhua marisalbi*) по аллозимным и микросателлитным маркерам, сравнительный анализ // Генетика. 2013. Т. 49. № 12. С. 1385–1391.
- Талиев Д.Н. К познанию трески Белого моря // Изв. Ленинград. науч.-исслед. ихтиол. ин-та. 1931. Т. 11. Вып. 2. С. 102–144.
- Cohen D.M., Inada T., Iwamoto T., Scialabba N. Gadiform fishes of the world (Order Gadiformes). An annotated and illustrated catalogue of cods, hakes, grenadiers and other gadiform fishes known to date. V. 10. FAO Fish. Synop. № 125. Rome: FAO, 1990. 442 p.
- Coulson M.W., Marshall H.D., Pepin P., Carr S.M. Mitochondrial genomics of gadine fishes: implication for taxonomy and biogeographic origins from wholegenome data set // Genome. 2006. V. 49. P. 1315–1320.
- Jakobsdottir K.B., Jorundsdottir D.D., Skirnisdottir S. et al. Nine new polymorphic microsatellite loci for the amplification of archived otolith DNA of Atlantic cod, *Gadus morhua* L. // Mol. Ecol. Notes. 2006. V. 6. P. 337–339.
- Lewis P.O., Zaykin D. Genetic data analysis: computer program for the analysis of allelic data. 2001. Version 1.0 (d16c). (<http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/software.html>)
- Miller K.M., Le K.D., Beacham T.D. Development of tri- and tetranucleotide repeat microsatellite loci in Atlantic cod (*Gadus morhua*) // Mol. Ecol. Notes. V. 9. № 2. P. 238–239.
- Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. 1978. V. 89. P. 583–590.
- Stroganov A.N. Genus *Gadus* (Gadidae): composition, distribution, and evolution of forms // J. Ichthyol. 2015. V. 55. № 3. P. 319–336.
- Vladykov V.D. Biological and oceanographic conditions in Hudson Bay. 9. Fishes from the Hudson Bay region (except the Coregonidae) // Cont. Can. Biol. Fish. 1933. V. 8. № 2. P. 15–61.
- Walters V. Fishes of western Arctic America and eastern Arctic Siberia // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1955. V. 106. № 5. P. 255–368.
- Weir B.S. Genetic data analysis II. Methods for discrete population genetic data. Massachusetts: Sinauer Ass. Sunderland, 1996. 445 p.
- Wesmajervi M.S., Tafese T., Stenvik J. et al. Eight new microsatellite markers in Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) derived from an enriched genomic library // Mol. Ecol. Notes. 2007. V. 7. P. 138–140.
- Wright S. The genetical structure of populations // Ann. Eugenics. 1951. V. 15. P. 323–354.

ON THE QUESTION OF THE GENETIC EVIDENCE OF THE TAXONOMIC STATUS OF THE WHITE SEA COD (GADIDAE)

© 2017 г. А.Н. Stroganov, А.М. Orlov*, А.В. Semenova, N.N. Cherenkova

Moscow State University, 119234

* *Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, 107140*

* *A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, 119071*

* *Dagestan State University, Makhachkala, 367000*

* *Tomsk State University, 634050*

A comparative analysis of the variability of eight microsatellite loci in the White Sea cod is compared with the Greenland, Pacific and Atlantic cod. Based on the results of a pairwise evaluation of genetic differentiation performed on the examined microsatellite loci on the basis of the values of θ (FST analogue), the sample of the White Sea cod differed significantly of the Greenland cod, the Pacific cod and the Atlantic cod, but the level of differentiation was different: the lowest value is shown with respect to Atlantic cod. This shows in favor of the taxonomic status of the White Sea cod as a subspecies of Atlantic cod.

Keywords: White Sea cod *Gadus morhua marisalbi*, microsatellite loci, taxonomic status, the White Sea.