

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МИТОХОНДРИАЛЬНЫХ ЛОКУСОВ ОНП В ПОПУЛЯЦИЯХ НЕРКИ *ONCORHYNCHUS NERKA* АЗИИ И СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ

А. М. Хрусталева, Н. В. Кловач

*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии (ВНИРО), Москва*

VARIABILITY OF MITOCHONDRIAL SNP LOCI IN SOCKEYE SALMON *ONCORHYNCHUS NERKA* POPULATIONS FROM ASIA AND NORTH AMERICA

A. M. Khrustaleva, N. V. Klovach

*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO),
Moscow*

Нерка – один из трех наиболее многочисленных и важных в промысловом отношении видов тихоокеанских лососей. Исследования ее популяционно-генетической структуры, начатые еще в 80-е гг. прошлого столетия, выявили существенные уровни внутри- и межпопуляционной дифференциации, свойственные данному виду в различных частях ареала.

К наиболее современным и перспективным молекулярным маркерам в популяционной генетике тихоокеанских лососей, с точки зрения высокой воспроизводимости результатов анализа, точности генотипирования и производительности, можно отнести однонуклеотидные замены в структуре ДНК или локусы однонуклеотидного полиморфизма (локусы ОНП, или SNP от англ. Single Nucleotide Polymorphism). Сайты ОНП встречаются не только в ядерном геноме, но и в митохондриальной ДНК (мтДНК). В свою очередь маркеры мтДНК широко применяются для оценки популяционного разнообразия, генетической дивергенции, а также для изучения путей расселения вида и реконструкции последовательности колонизации новых территорий в послеледниковый период.

Целью настоящей работы была оценка вариабельности сайтов ОНП, локализованных в митохондриальном геноме (мтОНП), в популяциях нерки на обширной части ареала от Чукотки до Курильских островов.

Материал собран в период с 2003 по 2008 г. в водоемах Чукотки, Камчатки, северо-охотоморского побережья, а также Курильских и Командорских островов (рис.). Подробности лабораторной и статистической обработки материала изложены ранее (Хрусталева и др., 2013).

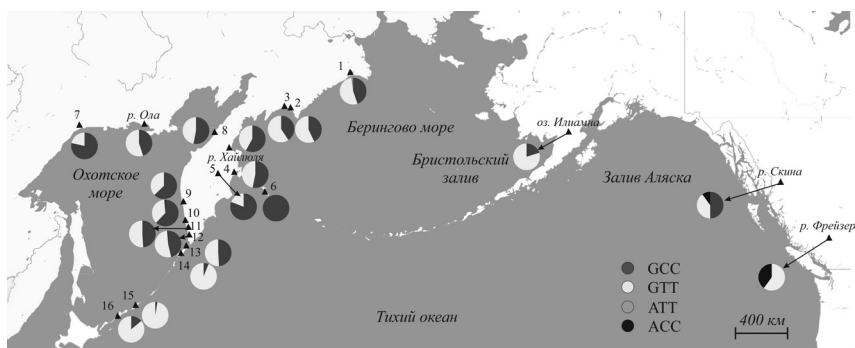
ДНК митохондрий позвоночных животных – замкнутая кольцевая молекула, включающая более 30 структурных генов, необходимых для синтеза каталитических компонентов системы окислительного фосфорелирования. Локусы *One_Cytb_17* (транзигия G/A) и *One_Cytb_26* (транзигия T/C) расположены в гене цитохрома b, в позициях 16162 и 16168 мтДНК нерки (GenBank EF055889.1), локус *One_COI* (транзигия T/C) – в последовательности, кодирующей субъединицу I цитохромоксидазы, в позиции 7061. Все три ОНП представлены синонимичными заменами в третьей позиции кодона.

Проведенная нами проверка неравновесия по сцеплению выявила значимую корреляцию между аллельными вариантами локусов *One_COI* и *One_Cytb_26* во всех выборках. Локус *One_Cytb_17* был низкополиморфен на азиатской части ареала нерки (частота минорного аллеля в отдельных выборках составляла не более 2 %). Вследствие этого при объединении трех ОНП локусов в один (*One_Cytb_17* – *One_Cytb_26* – *One_COI*) из возможных восьми вариантов гаплотипов в проанализированных выборках обнаружено лишь четыре – GCC, GTT, ACC и ATT, первые два из которых были массовыми, а остальные встречались единично.

Поскольку однонуклеотидные замены в гене цитохрома b, используемые в нашей работе, изначально были обнаружены в популяциях нерки Бристольского залива, Британской Колумбии, а также в оз. Курильском (Bickham et al., 1995), нами в приложении BLAST (Altschul et al., 1990) была проведена идентификация последовательностей, гомологичных соответствующим TaqMan-пробам, во фрагментах гена цитохрома b, депонированных в Генбанк с номерами AY353063–AY353065, и установлена полная аналогия между анализируемыми ОНП и гаплотипами нерки, описанными в работе Бикхема с соавторами (Bickham et al., 1995). Доминантные мтОНП гаплотипы GCC, GTT идентичны массовым гаплотипам GC и GT американской нерки, а минорный в азиатских популяциях гаплотип ACC – AC гаплотипу, распространенному в реках Британской Колумбии. Уникальный для российских популяций гаплотип ATT обнаружен лишь у одной особи в выборке из Мейныпильгинской озерно-речной системы (Чукотка).

Кроме того, выявлено соответствие между двумя основными гаплотипами мтОНП GCC и GTT и массовыми гаплотипами Ncb2 и Ncb1 (Генбанк: KC733795 и KC733794), описанными в работе Бачевской с соавторами (Бачевская и др., 2013).

Географическое распределение гаплотипов с включением данных по американской нерке (Bickham et al., 1995), а также нерке Тауйской губы (р. Ола) и Карагинского залива (р. Хайлюля) (Бачевская и др., 2013) представлено на рисунке.



Географическое распределение частот массовых гаплотипов мтОПН нерки по ареалу. 1 – Мейнытыльгинская оз.-р. сист. (оз. Ваамочка), 2 – р. Алука, 3 – р. Пахача, 4 – бассейн р. Камчатки, оз. Азабачье, 5 – р. Камчатка, 6 – Командорские о-ва, о. Беринга (оз. Саранное), 7 – р. Охота, 8 – р. Палана, 9 – р. Большая Воровская, 10 – р. Большая, 11 – р. Опала, 12 – р. Озерная, 13 – о. Шумшу (бас. оз. Беттобу, р. Острожной), 14 – о. Парамушир (бас. оз. Глухого, р. Шумной), 15 – о. Уруп (оз. Токотан), 16 – о. Итуруп (оз. Красивое)

По распределению основных гаплотипов по ареалу нерки видно, что в большинстве популяций встречаются оба гаплотипических варианта. Так, на Западной Камчатке в популяциях рек Паланы, а также Опалы и Озерной GTT и GCC гаплотипы представлены приблизительно с равной частотой, в то время как в реках Большая и Большая Воровская частота гаплотипа GCC несколько выше (см. рис.). В выборке из р. Большой обнаружена одна особь с редким на азиатском побережье гаплотипом ACC. Кроме того, данный гаплотип единично встречался в выборке из р. Озерной, популяция которой наиболее многочисленна на азиатской части ареала вида. Клинальное распределение гаплотипов наблюдается в реках Восточной Камчатки: доля GCC гаплотипа снижается по мере продвижения в северном направлении от бассейна р. Камчатки, где отмечается его максимальная среди всех континентальных популяций частота. GCC гаплотип фиксирован в популяции оз. Саранного (Командорские о-ва). В выборках нерки материкового побережья Охотского моря отмечены существенные различия в распределениях двух массовых гаплотипов: в р. Оле они встречаются примерно в равных соотношениях, в то время как в р. Охоте преобладает GCC гаплотип. Наиболее интересная картина наблюдается в популяциях нерки Курильских островов (о-ва Уруп, Итуруп и Парамушир): в этих выборках массовым является GTT гаплотип, а в выборке с о. Шумшу (северные Курильские о-ва) частоты гаплотипов примерно одинаковы.

Географическое распределение частот массовых гаплотипов мтОНП нерки нельзя назвать мозаичным (см. рис.), скорее, по наличию клины вдоль побережья Восточной Камчатки следует предположить существование вторичного контакта между некогда изолированными предковыми популяциями на данной территории. Гипотеза о происхождении современных популяций нерки от двух разделенных на протяжении многих поколений аллопатрических единиц, дивергировавших 150–200 тыс. лет назад вследствие изоляции в разных рефугиумах, выдвинута Брыковым с соавторами (Брыков и др., 2005) по результатам ПДРФ анализа мтДНК нерки камчатских и чукотских популяций. Полученные нами данные позволяют рассматривать два альтернативных сценария формирования современного разнообразия гаплотипов мтОНП нерки, подразумевающих неоднократное проникновение данного вида в Азию во время трансгрессии моря после отступления ледников. Согласно одному из них ГТТ-гаплотип на азиатской части ареала имеет более древнее происхождение, в то время как GСС образовался позднее и сохранился в период вьюрмского (или висконсинского) оледенения в обширном палеобассейне в среднем и верхнем течении р. Камчатки, не покрывавшемся льдом в позднем Плейстоцене. Согласно второму сценарию оба гаплотипа имеют древнее происхождение, связанное, скорее всего, с Берингийским мостом, а основные эволюционные события, приведшие к их дивергенции, следует отнести к периоду предыдущего, среднелейстоценового (иллинойского) оледенения. Генетическое своеобразие островных популяций, очевидно, является следствием дрейфа генов в условиях географической изоляции.

ЛИТЕРАТУРА

Бачевская Л. Т., Переверзева В. В., Иванова Г. Д. 2013. Изменчивость гена цитохрома b митохондриальной ДНК нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum из рек Камчатки и северного побережья Охотского моря // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Тез. докл. XIV междунар. науч. конф. – Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс. – С. 40–43.

Брыков В. А., Полякова Н. Е., Подлесных А. В. и др. 2005. Влияние биотопов размножения на генетическую дифференциацию популяций нерки (*Oncorhynchus nerka*) // Генетика. Т. 41. Вып. 5. С. 635–645.

Хрусталева А. М., Гриценко О. Ф., Кловач Н. В. 2013. Полиморфизм по однонуклеотидным заменам (SNP) в популяциях нерки *Oncorhynchus nerka* п-ова Камчатка // Генетика. Т. 49. Вып. 11. С. 1322–1336.

Altschul S., Gish W., Miller W. et al. 1990. Basic local alignment search tool // Journ. of Molecular Biology. Vol. 215(3). P. 403–410.

Bickham J. W., Wood C. C., Patton J. C. 1995. Biogeographic implications of cytochrome b sequences and allozymes in sockeye (*Oncorhynchus nerka*) // J. Heredity. Vol. 86. P. 140–144.