

На правах рукописи

Кравченко
Александра Юрьевна

Колюшки рода *Pungitius* Дальнего Востока
(экология, формирование фауны, таксономия)

03.02.06 – ихтиология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Владивосток
2012

Работа выполнена в Лаборатории ихтиологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения РАН (ИБМ ДВО РАН)

Научный руководитель

доктор биологических наук
Долганов Владимир Николаевич

Официальные оппоненты:

Иванков Вячеслав Николаевич,
доктор биологических наук, профессор,
ДВФУ, профессор кафедры

Паренский Валерий Александрович,
кандидат биологических наук, ст. н. сотрудник,
ИБМ ДВО РАН, заведующий лабораторией

Ведущая организация

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Зоологический институт РАН (ЗИН РАН)

Защита состоится 27 декабря 2012 года в 13 часов на заседании диссертационного совета Д 005.008.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения РАН по адресу: 690059, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17, факс (4232) 2310900. Электронный адрес: inmarbio@mail.primorye.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения РАН

Автореферат разослан «__» ноября 2012 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук



Е.Е. Костина

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы.

Колюшковые рыбы образуют небольшое семейство Gasterosteidae в отряде Gasterosteiformes, широко распространенное как в морских, так и в континентальных водоемах бассейнов Тихого, Атлантического и Северного Ледовитого океанов. Семейство включает 5 родов, 3 из которых монотипичны. Род *Pungitius* политипичен и включает комплекс видов и форм, отношения между которыми до сих пор однозначно не выяснены. В этом роде наиболее выражен полиморфизм по многим признакам, таким как: строение тазового пояса, наличие кила на хвостовом стебле, количество и форма боковых костных пластин на теле, количество и длина колючек в спинном плавнике.

Систематика колюшек рода *Pungitius* является традиционно трудной и неоднозначной для исследователей, поскольку фенотипически различные формы в одних местах ведут себя как виды, а в других свободно скрещиваются и ведут себя как внутривидовые группировки. В настоящее время нет исчерпывающего объяснения огромной морфологической изменчивости колюшек и неясно, почему в одинаковых условиях обитания колюшки имеют разные морфологические признаки.

В северной части Тихого океана широко распространены три вида девятииглых колюшек рода *Pungitius*: китайская (или амурская колюшка) *P. sinensis* (Guechenot), 1869, обыкновенная колюшка *P. pungitius* (Linne), 1758 и сахалинская колюшка *P. tymensis* (Nikolsky), 1889.

Если валидность *P. tymensis* в настоящее время не подвергается сомнению, то статус китайской колюшки трактуется довольно широко: от «пресноводного типа *P. pungitius*» и подвида *P. pungitius sinensis* до самостоятельного вида. Такая неоднозначность вызвана широкой

экологической пластичностью *P. sinensis* и *P. pungitius*, сложным характером распределения этих форм в зоне их совместного распространения и наличием различных межвидовых отношений: от полной репродуктивной изоляции до гибридизации и частичного слияния популяций.

Цель и задачи.

Целью настоящей работы является изучение таксономического состава колюшек рода *Pungitius* Дальнего Востока на основе их морфологии, экологии, филогенетики и истории формирования фауны.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучение изменчивости морфологии и направленности морфологической эволюции колюшек рода *Pungitius*
2. Обзор экологии колюшек и анализ распространения жилых и проходных форм
3. Проведение филогенетического анализа видов рода
4. Разработка эволюционного сценария формирования фауны девятииглых колюшек Дальнего Востока
5. Определение таксономического состава колюшек рода *Pungitius* Дальнего Востока и схемы родственных отношений.

Научная новизна

Накопленное огромное количество фактических данных из разных областей знаний по группе колюшковых рыб не объясняет в настоящее время вопросов таксономии и исторически сложившихся взаимоотношений между видами и популяциями. В данной работе впервые обобщены имеющиеся данные с помощью комбинации различных методов: классических для ихтиологии исследований морфологии и экологии рыб, генетических методов, призванных прояснить проблемы филогенетики, и метода исторической биогеографии. Выявленные в результате закономерности

позволили впервые разработать эволюционный сценарий формирования фауны колюшек рода *Pungitius* в морях Дальнего Востока.

Практическая и теоретическая значимость работы.

Общие закономерности предложенной гипотезы формирования фауны колюшек рода *Pungitius* Дальнего Востока позволяют решить многие конкретные проблемы происхождения и расселения других групп морских животных.

Данные по систематике, экологии и эволюции колюшек могут использоваться при преподавании университетских курсов по общей и частной зоологии, сравнительной анатомии животных и ихтиологии.

Вклад автора.

Собран материал в двух экспедициях в 2010-2011 гг. на Шантарских островах и в заливе Шелихова, а также в 2007-2010 гг. в заливе Петра Великого. Самостоятельно проделана лабораторная и статистическая часть генетического и морфометрического анализа. Самостоятельно произведена графическая обработка фактических материалов, их анализ, обобщение и сопоставление с имеющимися литературными данными. Выявлена направленность морфологической эволюции колюшек и разработана гипотеза формирования фауны колюшек рода *Pungitius* Дальнего Востока.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Представление о морфологической и экологической эволюции колюшек рода *Pungitius*, время и процесс образования жилых форм колюшек.
2. Гипотеза происхождения и расселения колюшек рода *Pungitius* Дальнего Востока, основанная на данных их фенотипической изменчивости, палеолетописи, палеоклимате и геологической истории Земли.
3. Таксономическая структура рода *Pungitius* Дальнего Востока, историко-биогеографический подход к систематике колюшек.

Апробация работы.

Материалы диссертации представлены на ежегодных конференциях Института биологии моря ДВО РАН (Владивосток, 2010–2012), на региональных конференциях студентов, аспирантов вузов и научных организаций Дальнего Востока «Актуальные проблемы экологии, морской биологии и биотехнологии» (Владивосток, ДВФУ, 2010, 2012), на конференции молодых ученых «Океанологические исследования» (Владивосток: ТОИ ДВО РАН, 2008), на XIII и XIV Всероссийских молодежных школах-конференциях по актуальным проблемам химии и биологии (МЭС ТИБОХ ДВО РАН, 2010, 2012)

Публикации.

По теме диссертации опубликовано 7 работ. Из них 4 статьи в журналах, рекомендованных ВАК.

Объем и структура работы.

Диссертация включает 124 страницы машинописного текста, состоит из введения, семи глав, выводов, списка использованной литературы и приложения. Работа иллюстрирована 26 рисунками и 10 таблицами. Список литературы включает 109 наименований, из которых 62 на иностранных языках.

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.

Материалами для работы послужили сборы колюшек, сделанные автором в Приморье в р. Киевка и в зал. Петра Великого в 2006-2010 гг., в экспедициях ИБМ ДВО РАН 2010-2011 гг. на НИС «Профессор Гагаринский» на Шантарские острова и в залив Шелихова, а также собранные С.Н. Сафроновым в различных водоемах о. Сахалин в 1997-2007 гг., С.В. Фроловым в оз. Глухое (70 км к западу от Магадана), Т.В. Рязановой

в реке Большая на Камчатке, А.А. Семенченко в реке Лангры на северо-западе о. Сахалин.

Всего проведен морфометрический анализ 698 экз. *P. sinensis*, 903 экз. *P. pungitius* и 98 экз. *P. tymensis*.

В работе в основном использовались счетные признаки, так как сильная изменчивость пластических признаков и мозаичное распределение вследствие вторичной гибридизации делает их малоинформативными для таксономического анализа (Зюганов, 1991; Keivany, Nelson, 2000).

Для выделения ДНК из туловищной мышцы использовалась стандартная методика (Sambrook J. et al., 1989) и набор Genomic DNA Purification Kit фирмы Fermentas. Фрагмент митохондриального генома, включающий ген цитохромоксидазы I был амплифицирован методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием прямых (fish F1, fish F2) и обратных (fish R1, fish R2) праймеров. Амплификация фрагментов проводилась по стандартным методикам.

Последовательности нуклеотидов определялись на автоматическом секвенаторе ABI 3130xl. Выравнивание последовательностей проводилось с помощью программного пакета (ПП) CLUSTAL-W, интегрированного с ПП MEGA 4.0 (Kumar et al., 2004). Филогенетические связи реконструировались с помощью метода Байесовского моделирования.

Для определения путей расселения таксонов применялся метод вектора морфологической изменчивости (Долганов, 2001), основанный на предположении, что уменьшение величины признака показывает путь расселения рассматриваемого таксона (более молодые популяции и таксоны обладают более редуцированными признаками). Все возрастные датировки приведены в соответствии с геохронологической шкалой У. Берггрена и др. (Berggren et al., 1995)

ГЛАВА 2. КРАТКИЙ ИСТОРИЧЕСКИЙ ОБЗОР ИЗУЧЕНИЯ РОДА *PUNGITIUS*.

К началу XX века было описано 19 видов девятииглых колюшек, из которых 6 встречались в дальневосточных водах (*P. pungitius* L, 1758; *P. sinensis* Guichenot, 1869; *P. stenurus* Kessler, 1876; *P. bussei* Warpachowsky, 1887; *P. tymensis* Nikolsky, 1889 и *P. steindachneri* Jordan et Snyder, 1901).

В первой сводке по колюшковым рыбам (Bertin, 1925) автор все 19 видов свел в *P. pungitius*. Берг (1949) не согласился с объединением всех девятииглых колюшек в один таксон и выделил 4 вида: *P. pungitius* (с подвидами *P.p. pungitius* и *P.p. sinensis*), *P. tymensis*, *P. laevis* и *P. platygaster* (с подвидами *P.p. platygaster* и *P.p. aralensis*). В качестве основных морфологических критериев для таксономии были использованы количество боковых костных пластин на теле и на киле хвостового стебля; прерванность бокового ряда пластин; количество спинных колючек и лучей брюшного плавника и степень редукции тазового пояса.

Автор следующей сводной работы по колюшкам (Munzing, 1969) провел первое исследование географической изменчивости колюшек Европы и до окончательного решения вопроса, формально признал валидными только 2 вида: *P. pungitius* и *P. platygaster*. Специалисты по изучению колюшек Вуттон (Wootton, 1976), Гросс (Gross, 1979) и Бэлл (Bell, 1984) не сомневались в валидности *P. pungitius* и *P. platygaster*, однако видовой статус *P. laevis* и *P. tymensis* не признавали. Китайскую колюшку они, как и Берг, считали подвидом (*P. p. sinensis*). Несколько иную позицию занимают японские ученые, считающие, что на Дальнем Востоке *P. sinensis*, *P. pungitius* и *P. tymensis* являются самостоятельными видами (Kobayashi, 1957; Igarashi, 1962; Tanaka, 1982 и др.).

В 1971 году из пресноводной популяции р. Сперхиос (Греция) был описан новый вид рода - *Pungitius hellenicus* Stephanidis, 1971, который

отличался сильной редукцией тазового пояса и всех меристических признаков, употребляемых в таксономии колюшек.

В 1991 году вышла из печати работа В.В. Зюганова из серии “Фауна СССР” “Семейство колюшковых (Gasterosteidae) Мировой фауны”. Автор провел эволюционно – таксономический анализ всех имеющихся к тому времени данных и пришел к выводу о наличии в роде *Pungitius* 4 видов: *P. pungitius* с двумя подвидами (*P.p. pungitius* и *P.p. laevis*), *P. tymensis*, *P. sinensis* и *P. platygaster* с двумя подвидами (*P.p. platygaster* и *P.p. aralensis*). Немаловажно отметить, что *P. kaibare* (Tanaka), 1918 из пресных вод Хонсю признается синонимом *P. sinensis*, хотя некоторые авторы считают его валидным видом.

В результате последней ревизии Кейвани и Нельсон (Keivani, Nelson, 2000) пришли к выводу, что в роде следует оставить 3 вида: *P. hellenicus*, *P. platygaster*, и *P. pungitius*, в котором авторы выделили 5 подвидов *P. p. laevis*, *P. p. occidentalis*, *P. p. sinensis*, *P. p. pungitius*, *P. p. tymensis*, так как считают, что значительное перекрытие основных меристических признаков внутри рода, означает, что таксономический статус этих дифференцированных форм не достаточно высок для видового ранга.

Янг и Мин (Yang, Min, 1990) изучили изменчивость 25 аллозимных локусов *P. sinensis* и *P. kaibarae* и их предполагаемых гибридов из 12 водоемов Кореи и обнаружили, что *P. kaibarae* из разных мест были ближе друг к другу, чем к *P. sinensis*. Гибриды на филограмме образовывали промежуточную группу между *P. kaibarae* и *P. sinensis*.

Вопрос о формировании современных ареалов колюшек затрагивался в небольшом количестве работ. Мюнцинг (Munzing, 1969) в расселении рода *Pungitius* решающую роль отводил плейстоценовым оледенениям. Предком всех ныне существующих форм он считал полностью вооруженный спинными и брюшными колючками, боковыми пластинами и килем морской

эвригалинный тип. В плейстоцене в нескольких рефугиумах, по мнению Мюнцинга, ответвились новые формы. Редукция костного вооружения в пресных водах играла ведущую роль в процессе дивергенции новых форм.

В аннотированном списке круглоротых и рыб пресных вод побережья Приморья С. В. Шедько (2001) восстановил из синонимии колюшку Буссе *P. bussei* (Warpachowski), 1887, сведя к нему в синонимию *P. kaibarae* (Tanaka), 1918. Автор считает, что *P. bussei* отличается от *P. sinensis* распространением, образом жизни и окраской. Объединение колюшки бассейна озера Ханка (*P. bussei*) и пресных вод юга Японии и Кореи (*P. kaibarae*) не комментируется.

В 2004 году вышла из печати капитальная работа Н. Г. Богуцкой и А. М. Насеки «Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России...», в которой авторы указывают для Дальнего Востока 4 вида колюшек рода *Pungitius*: *P. pungitius*, *P. sinensis*, *P. tymensis* и *P. bussei*.

В 2005 году коллективом авторов (Шедько, Шедько, Питч, 2005) из юго-восточной части Сахалина был описан новый вид девятииглых колюшек *P. polyakovi*, отличающейся от других представителей рода комбинацией окраски, редукцией тазового пояса, среднего количества спинных колючек и некоторых других признаков.

Таким образом, к настоящему времени в роде *Pungitius* в водах Дальнего Востока по мнению разных авторов от 3 до 6 видов претендуют на то, чтобы считаться валидными.

ГЛАВА 3. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ КОЛЮШЕК РОДА *PUNGITIUS* И ИХ ИЗМЕНЧИВОСТЬ.

Большинство признаков внешнего строения колюшек имеют большую изменчивость, значительно усложняющую изучение данной группы рыб. В первую очередь это относится к таким признакам, как пропорции тела и

окраска. Значительная изменчивость колюшек связана с обширностью ареалов и разнообразием условий среды, наличием проходных и жилых популяций и повторной гибридизацией. В роде *Pungitius* лишь несколько видов хорошо выделяются среди других своими внешними признаками. Причем число этих признаков невелико и связано с характерным расположением покровного вооружения (Зюганов, 1991).

Пластические признаки для диагностики видов рода *Pungitius* почти не употребляются. Применение их возможно только в определенных частях ареала колюшек, так как условия их обитания настолько разнообразны, что между ними есть любые переходные фенотипы. То же самое можно сказать и о счетных признаках, таких как количество мягких лучей в спинном и анальном плавниках, количество жаберных тычинок и позвонков, которые практически не несут полезной информации для идентификации таксонов.

Наиболее информативными и удобными в работе признаками можно считать количество колючек в спинном плавнике, количество и расположение латеральных пластин, степень развития тазового пояса, в том числе мягких лучей в брюшном плавнике.

Основываясь на литературных и собственных данных можно выявить некоторые закономерности в изменчивости колюшек рода *Pungitius* Дальнего Востока. В ряду *P. sinensis* → *P. pungitius* → *P. tymensis* происходит увеличение количества спинных колючек, но уменьшение количества боковых пластин и мягких лучей в брюшных плавниках.

Существует несколько мнений о причинах изменчивости покровного вооружения колюшек: влияние хищников (Moodie, Reimchen, 1976; Campbell, 1979; и др.), влияние скрытного образа жизни (Larson, 1976), концентрация ионов кальция в воде (Giles, 1983) и предположение о неотенической природе уменьшения покровного вооружения (Igarashi, 1964; Bell, 1981). Если для колюшек рода *Gasterosteus* предложенные адаптивные гипотезы в

какой-то степени правдоподобны, то они никак не могут объяснить изменчивость представителей рода *Pungitius*. С другой стороны, некоторые факты и соображения позволяют предположить, что данный полиморфизм колюшек является направленным процессом редукции элементов, несущих защитные функции (колючек в плавниках и боковых костных пластин).

Редукция покровного вооружения в первую очередь связана с развитием репродуктивной функции рыб, позволяющей поддерживать воспроизводство с меньшими энергетическими затратами. У колюшек в процессе онтогенеза закладываются в первую очередь наиболее важные для данного вида боковые покровные пластины (киль для большинства форм *Pungitius* и передние щитки для *Gasterosteus*), а менее важные пластины постепенно перестают формироваться. Уменьшение величины признака происходит у более молодых популяций (и морских, и пресноводных), указывая путь расселения рассматриваемого вида. Предлагаемый подход с учетом времени и условий расселения достаточно хорошо объясняет изменчивость видов рода *Pungitius* внутри его обширного ареала.

Таким образом, следует признать, что у колюшек рода *Pungitius* основную роль в изменчивости покровного вооружения играет направленный процесс редукции, в то время как факторы адаптации к окружающей среде второстепенны.

ГЛАВА 4. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ И ПРОБЛЕМА ГИБРИДИЗАЦИИ КОЛЮШЕК ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА.

Колюшки семейства *Gasterosteidae* имеют первично морское происхождение (Зюганов, 1991). Адаптация колюшек к пресным водам, как свидетельствуют палеонтологические находки, началась не позднее середины миоцена (Сычевская, Гречина, 1981). Это совпало с кайнозойским прогрессирующим похолоданием климата. Следовательно, направление

экологической эволюции колюшек шло по пути адаптации к пресным водам и холоду, причем эти процессы взаимосвязаны.

В процессе специализации пресноводной и проходной частей популяции начинается их обособление, которое со временем становится необратимым (Зюганов, 1991). Максимальная степень изоляции жилой формы - образование нового вида. Между зарождающейся жилой формой и новым видом находится огромное количество вариантов популяций вследствие разного времени обособления и длительности изоляции, количества «подвижек» фауны, абиотических и биотических условий среды и т.д.

Жилые формы, как производные проходных, эволюционно более специализированы (продвинуты). Из этого и имеющихся фактов следует, что у жилых форм разных видов (наиболее далеких друг от друга) гибридизация отсутствует. Между проходной формой одного вида и жилой формой другого гибридизация если и есть, то слабая (случайная), а наиболее сильная гибридизация должна быть между проходными формами разных видов (особенно при отсутствии их жилых форм).

Вследствие огромного разнообразия степени обособленности жилых форм в природе, степень способности их к гибридизации также разная.

Если за пределами зоны совместного обитания *P. sinensis* и *P. pungitius* (включая их жилые формы *P. tymensis* и *P. kaibarae*) весь пригодный для обитания ареал пресноводного водоема и морского побережья занимает жилая и проходная формы какого-нибудь одного вида (всего 2 формы), то в зоне совместного обитания в таком же ареале имеется в норме 4 формы: жилая и проходная *P. sinensis* и жилая и проходная *P. pungitius*. Причем в пресных водах более теплолюбивая жилая форма *P. sinensis* обитает в нижних отделах водоема, а жилая форма *P. pungitius* выше по течению.

Там, где ландшафтные или климатические условия обитания проходных форм колюшек неблагоприятны, они могут отсутствовать или быть

представлены только одним видом. В южной части совместного ареала это, как правило, проходная форма *P. sinensis*, в северной - *P. pungitius*, что связано с их температурными предпочтениями. В средней части совместного ареала *P. sinensis* и *P. pungitius*, где имеются приемлемые условия для обитания обеих проходных форм, находятся и наилучшие условия для гибридизации этих видов, при этом максимальное количество гибридов наблюдается в лагунах, где отсутствуют жилые формы. В подавляющем же большинстве случаев в зоне совместного ареала обитания колюшек рода *Pungitius* на Дальнем Востоке даже в случае симпатрии они не скрещиваются или доля гибридов между ними настолько мала, что можно говорить о случайной гибридизации.

ГЛАВА 5. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ КОЛЮШЕК В РОДЕ *PUNGITIUS* НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ.

Кейвани (Keivany, 1996) провел обширное исследование 24 морфологических и остеологических признаков 7 номинальных видов *P. hellenicus*, *P. pungitius*, *P. sinensis*, *P. tymensis*, *P. occidentalis*, *P. platygaster*, *P. laevis*. После статистической обработки при помощи метода главных компонент, только лишь *P. hellenicus* более или менее хорошо выделился в отдельный кластер от остальных видов.

Подобный график, построенный на основании 15 меристических признаков дал достоверное отличие только *P. hellenicus* и *P. platygaster*. Интересующие нас дальневосточные виды перекрываются по многим признакам, однако *P. sinensis* стоит несколько особняком. *P. pungitius* и *P. tymensis* образуют почти единое облако значений, из которого выделяются лишь краевые значения признаков.

Изучение кариотипов и электрофоретических вариаций некоторых ферментов (Muramoto et al., 1969) показали, что *P. pungitius*, *P. sinensis* и

P.tymensis различаются по э/ф-вариантам глюкозо- и галактозо-6-фосфатдегидрогеназ. Спектры обоих белков у *P. sinensis* резко отличались от таковых *P.pungitius* и *P.tymensis*, а спектр глюкозо-6-фосфатдегидрогеназ *P.tymensis* был идентичен спектру *P.pungitius*.

Все 3 вида имеют $2n=42$ хромосом, но по структуре кариотипа *P.tymensis* и *P.pungitius* идентичны, а *P.sinensis* достоверно отличается от них по соотношению мета-, субмета-, субтело- и акроцентрических хромосом. *P.pungitius* и *P.tymensis* имеют 6 пар мета- и субметацентрических, 5 пар субтелоцентрических и 10 пар акроцентрических хромосом. *P. sinensis* имеет 4 пары мета- и субметацентрических, 4 пары субтелоцентрических и 13 пар акроцентрических хромосом (Muramoto et. al., 1969).

Филогенетическое исследование 3 видов колюшек Дальневосточного региона с использованием контрольного региона митохондриальной ДНК (Takahashi, Goto, 2001) показало, что гаплотипы группировались в три линии с хорошей бутстреп-поддержкой: 1. Все гаплотипы *P. tymensis*; 2. Гаплотипы *P. sinensis* Приморского края и Корейского п-ва; 3. Все гаплотипы *P. pungitius* и гаплотипы *P. sinensis* побережья Охотского моря и Японских островов. На основании топологии деревьев авторы заключили, что линии 1 и 2 связаны близкими отношениями. Расположение *P. sinensis* в разных ветвях дерева показывает его полифилетическое происхождение.

Мною также проведен филогенетический анализ колюшек путем секвенирования гена цитохромоксидазы субъединицы I (COI), но на более представительных, чем у японских исследователей материалах из вод России.

Базальный кластер на полученной дендрограмме формирует китайская колюшка *P. sinensis*. Такое распределение согласуется с данными морфологии и остеологии (Keivany, Nelson, 2004), хромосомного и белкового анализа (Muramoto, 1969), а также аллозимных исследований (Naglund, 1992).

С высокой статистической поддержкой сахалинская колюшка *P. tymensis* выделяется в отдельный кластер, что согласуется с результатом Такахаши и Гото, однако материковая *P. sinensis* родственную кладу с *P. tymensis* не образует. В родственную *P. tymensis* группу попали колюшки *P. pungitius* из Магаданской области и *P. sinensis* собранные в районе Шантарских островов. Это, скорее всего, объясняется частичной гибридизацией между ними, обнаруженной в этом районе. На основании полученных результатов можно заключить, что *P. pungitius* и *P. sinensis* не являются однородными видами, однако на основании лишь генетического анализа нельзя утверждать о таксономическом статусе группы.

Таким образом, при использовании различных методологических подходов результаты получаются довольно разнообразные и далеко не всегда коррелируют друг с другом.

ГЛАВА 6. ФОРМИРОВАНИЕ ФАУНЫ КОЛЮШЕК РОДА *PUNGITIUS* НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ.

Из палеолетописи следует, что к концу миоцена (до открытия Берингова пролива) предковая форма колюшек рода *Pungitius* была широко расселена от субтропической зоны на юге до низкобореальной на севере.

Первое открытие Берингова пролива произошло в конце миоцена 5,5-5,4 млн. лет назад и фауна Берингова моря получила возможность расселиться в Арктический бассейн. Последовавшая в начале плиоцена регрессия привела к закрытию Берингова пролива примерно на 1 млн. лет.

В условиях наступившего значительного похолодания климата максимальному воздействию холода подверглись популяции колюшек, изолированных в Арктике. У них, в условиях «стрессовой» эволюции более быстрыми темпами, чем у тихоокеанских популяций происходила редукция покровного вооружения. Можно предположить, что действие отбора в столь

различающихся условиях в течение миллиона лет привело к дивергенции предковой формы *P. pungitius*. Последующие изоляции этих таксонов способствовали дальнейшему их обособлению.

В середине плиоцена во время Берингской трансгрессии популяции *P. pungitius* проникли в Северную Пацифику, а похолодание конца плиоцена оттеснило тогда еще более тепловодную, чем сейчас, фауну далеко на юг. Совпавшая с похолоданием конца плиоцена изоляция Японского моря не позволила проникнуть в него *P. pungitius*. Низкобореальная *P. sinensis* была в конце плиоцена вытеснена из Охотского моря высокобореальной *P. pungitius* к восточному побережью Японии (рис. 1), где, по-видимому, вымерла. Продвинувшиеся далеко на юг в конце плиоцена проходные популяции колюшек, образовали там жилые формы: *P. sinensis* на юге Японского моря, а *P. pungitius* у Восточной Японии и Сахалина.

В плиоцене Амур впадал в Охотское море и во время позднеплиоценового пессимума служил рефугиумом для *P. sinensis*, где кроме жилой формы обитала и «лиманная».

Таким образом, в конце плиоцена произошла повторная изоляция *P. pungitius* и *P. sinensis*, а также обособление *P. sinensis* бассейна Амура и Японского моря.

Первая половина плейстоцена была значительно теплее конца плиоцена-начала плейстоцена. Потепление надолго отодвинуло к северу проходные популяции колюшек, а оставшиеся жилые популяции дивергировали, вследствие длительной изоляции и смены климата. В южной части Японского моря в первой половине плейстоцена сформировалась *P. kaibarae*, а у Восточной Японии и Сахалина - *P. tyomensis* (рис. 2).

Во время оледенений конца плейстоцена в Охотском море у *P. sinensis* кроме популяций бассейна Амура вдоль всего побережья от Камчатки до



Рисунок 1. Гипотетическое распределение колюшек в конце плиоцена

Стрелками показано направление миграций



Рисунок 2. Гипотетическое распределение колюшек в первой половине плейстоцена.

Стрелками показано направление миграций.

Сахалина оставались только пресноводные популяции, причем в основном в озерах и лагунах. В изолированном Японском море, где во время оледенений обитала только высокобореальная фауна, также находились только жилые *P. sinensis*, а более тепловодные проходные колюшки (низкобореальные) смещались в Восточно-Китайское море. Таким образом, при оледенениях существовало 3 группы изолированных популяций: в Охотском, Японском и Восточно-Китайском морях.

Миграции проходных *P. pungitius* во время похолоданий климата проходили вдоль восточного и западного побережья Японии до середины о. Хонсю, причем в Японское море она проникала через Сангарский пролив.

В межстадиалы низкобореальные проходные *P. sinensis* уходят из Восточно-Китайского моря в Японское через Корейский пролив. Так как у Восточной Японии этого вида нет, миграция туда, видимо, была невозможна из-за субтропических вод Куроисио. Ныне проходная форма *P. sinensis* япономорского генезиса распространена вдоль течения Соя у западного и северного побережья Хоккайдо до Южных Курил и, возможно у Кореи.

В лагунах восточного и южного берега Сахалина обитает «лиманная» форма *P. sinensis*, куда она распространилась в голоцене из лимана Амура, находившегося при похолодании у северо-восточного Сахалина.

В результате многократных подвижек фауны в эпоху оледенений плейстоцена от проходных популяций *P. pungitius* и *P. sinensis* образовалось несколько жилых форм разной степени дивергенции, не достигших видового уровня.

ГЛАВА 7. ТАКСОНОМИЯ КОЛЮШЕК РОДА *PUNGITIUS* ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Дивергенция *P. sinensis* и *P. pungitius*, начавшаяся в результате закрытия Берингова пролива около 5 млн. лет назад, к настоящему времени

практически завершилась. Как показал анализ данных по гибридизации, обмен генами между ними сейчас незначительный и в подавляющем большинстве водоемов носит случайный характер. Следовательно, *P. sinensis* и *P. pungitius* следует считать отдельными таксонами.

Согласно эволюционному сценарию формирование ареалов видов *P. tymensis* и *P. kaibarae* началось с их южной частей, где они являются хорошими видами. Однако в северной части их ареалов должны находиться зоны гибридизации с исходными видами. На Хоккайдо и Сахалине *P. pungitius* и *P. tymensis* ведут себя как хорошие виды, показывая, что обособление *P. tymensis* произошло достаточно давно. Этого нельзя сказать о менее изолированных формах и популяциях *P. pungitius* Хонсю и Хоккайдо, которые дивергировали в эпоху оледенения конца плейстоцена. Их отличия от *P. pungitius* недостаточны для выделения в отдельные таксоны и до более полного изучения этих форм они, видимо, должны быть объединены с *P. pungitius* в «*P. pungitius*-комплекс».

Изучение изменчивости морфологических признаков и окраски *P. polyakovi* показало, что все диагностические признаки укладываются в рамки изменчивости *P. tymensis*. Вследствие этого *P. polyakovi* не может считаться отдельным таксоном и должен рассматриваться в качестве популяций вида *P. tymensis* (Nikolsky), 1889.

Наиболее сложно оценить таксономический статус колюшек, обладающих полным рядом боковых костных пластин, занимающих наиболее южный ареал среди представителей рода *Pungitius* Дальнего Востока и объединенных в сборный таксон «*P. sinensis*»

Анализ распространения этих колюшек в прошлом показывает, что похолодание конца плиоцена должно было разделить их на 2 ареала - в Охотском и Японском морях в достаточно различных по климату и экологии условиях. Длительность изоляции в разных условиях и данные генетического

анализа (Takahashi et al 2001) позволяют рассматривать колюшек с непрерывным рядом боковых пластин из Охотского и Японского морей в качестве отдельных таксонов. Каждую из этих форм в составе «*P. sinensis*-комплекса» до более детального изучения следует рассматривать в качестве комплекса жилых и проходных форм и популяций разной степени изолированности.

Таким образом, в водах Дальнего Востока на данном этапе исследования в качестве самостоятельных таксонов должны рассматриваться комплекс *P. pungitius* (Linne), 1758 и комплекс *P. sinensis* (Guechenot), 1869, а также *P. tymensis* (Nikolsky), 1889 и *P. kaibarae* (Tanaka), 1918.

ВЫВОДЫ

1. Наиболее информативными таксономическими признаками у колюшек являются боковые костные пластины, спинные и брюшные колючки, а также тазовый пояс, которые подвержены направленной редукции в процессе морфологической эволюции. Вектор уменьшения их значения показывает направление расселения таксонов и популяций.

2. Степень генетической изоляции дивергирующих таксонов колюшек зависит в основном от возможности гибридизации их проходных и жилых форм, которая уменьшается от проходных форм к жилым. Жилые формы двух таксонов не гибридизируют. Жилая форма одного таксона и проходная другого гибридизируют редко (случайно), проходные формы разных таксонов обычно скрещиваются (особенно при отсутствии в водоеме жилых форм).

3. Дивергенция предковой формы колюшек рода *Pungitius* на *P. sinensis* и *P. pungitius* началась в результате разделения общего ареала при закрытии Берингова пролива на границе миоцена и плиоцена (около 5 млн. лет назад). В северной Пацифике формировалась *P. sinensis*, а в Арктике

более холодноводная *P. pungitius*. Дальнейшему обособлению этих видов способствовала изоляция Японского моря на границе плиоцена и плейстоцена и во время оледенений конца плейстоцена.

4. В первой половине плейстоцена в результате потепления климата, вызвавшего миграцию проходных популяций колюшек на север, из жилых популяций *P. pungitius* восточного побережья Японии и Сахалина сформировалась *P. tymensis*, а на южном побережье Японского моря из жилых популяций *P. sinensis* – *P. kaibarae*. Менее и в разной степени дивергировавшие жилые формы *P. sinensis* и *P. pungitius* («Омоно-тип», *Pungitius sp.* «Мусаси-тип», специальный тип *Pungitius* и др.) сформировались во время многочисленных миграций фауны в эпоху оледенений конца плейстоцена.

5. Анализ имеющихся данных показал, что в водах Дальнего Востока обитают *P. pungitius* - комплекс (включающий и жилые формы Японии), *P. tymensis*, *P. kaibarae* и *P. sinensis* - комплекс. Последний разделен с конца плиоцена на япономорскую и охотоморскую формы. Охотоморская подразделяется на комплекс колюшек бассейна Амура и мало исследованный пока комплекс проходных и жилых популяций бассейна Охотского моря.

РАБОТЫ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Кравченко А.Ю. Формирование фауны колюшковых рыб рода *Pungitius* Coste, 1848 в северо-западной части Тихого океана // Материалы VII региональной конференции студентов, аспирантов вузов и научных организация Дальнего Востока России “Актуальные проблемы экологии, морской биологии и биотехнологии” 11-13 декабря 2008. Владивосток : ДВФУ, 2008. С. 235–241.

2. Долганов В.Н. Кравченко А.Ю. О направлении морфологической изменчивости колюшек рода *Pungitius* (Gasterosteidae) // Изв. ТИНРО. 2009. Т. 159. С. 204-207.
3. Долганов В.Н. Кравченко А.Ю. О филогенетических отношениях колюшек рода *Pungitius* Дальнего Востока // Изв. ТИНРО. 2011. Т. 167. С. 120-127.
4. Кравченко А.Ю. Гибридизация в популяциях колюшковых рыб рода *Pungitius* в Охотском море // Материалы XI региональной конференции студентов, аспирантов вузов и научных организация Дальнего Востока России “Актуальные проблемы экологии, морской биологии и биотехнологии” 3–4 мая 2012. Владивосток : ДВФУ, 2012. С. 126–129.
5. Кравченко А.Ю. *Pungitius polyakovi* Shedko – младший синоним *Pungitius tymensis* Nikolsky // XIV Всероссийская молодежная школа-конференция по актуальным проблемам химии и биологии, МЭС ТИБОУ, Владивосток 11–18 сентября 2012 г. : сборник трудов. Владивосток : ДВО РАН, 2012. С. 25.
6. Кравченко А.Ю. О валидности девятииглой колюшки *Pungitius polyakovi* S.Shedko, M. Shedko et Pietch // Изв. ТИНРО. 2012. Т. 169. С. 41–44.
7. Кравченко А.Ю. О гибридизации колюшек рода *Pungitius* (Gasterosteidae) Дальнего Востока // Изв. ТИНРО. 2012. Т. 170. С. 108–112.