

**ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ НЕРКИ *ONCORHYNCHUS NERKA* (WALBAUM, 1792) БАСЕЙНА Р. КАМЧАТКИ****О.А. Пильганчук, Н.Ю. Шпигальская, А.Д. Денисенко, В.В. Савенков**

Зав. лаб., к. б. н.; руководитель, к. б. н.; мл. н. с.; н. с.; Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии («КамчатНИРО») 683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18  
Тел./факс: (4152) 41-27-01. E-mail: pilganchuk.o.a@kamniro.ru

**НЕРКА, МИКРОСАТЕЛЛИТНАЯ ЯДЕРНАЯ ДНК, ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ, ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ**

Исследована аллельная изменчивость десяти микросателлитных локусов нерки (*Ots107*, *Oki1a*, *Oki1b*, *One104*, *One109*, *OtsG68*, *Omm1037*, *Oki6*, *Ots100*, *Ots2*) в бассейне р. Камчатки. Включенные в анализ выборки образовали несколько генетически обособленных групп: «оз. Азабачье» (ранняя и поздняя), «верхнее течение р. Камчатки», «среднее течение р. Камчатки». На долю межгрупповой компоненты молекулярного разнообразия приходится 1,83%, что превосходит дисперсию между выборками внутри групп (0,56%).

**GENETIC DIFFERENTIATION OF SOCKEYE SALMON *ONCORHYNCHUS NERKA* (WALBAUM, 1792) IN THE BASIN OF KAMCHATKA RIVER****Oksana A. Pilganchuk, Nina Yu. Shpigalskaya, Anastasiya D. Denisenko, Vladimir V. Savenkov**

Head of Lab., Ph. D. (Biology); Director, Ph. D. (Biology); Researcher; Researcher; Kamchatka Branch of All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography ("KamchatNIRO") 683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya Str., 18  
Tel./fax: (4152) 41-27-01. E-mail: pilganchuk.o.a@kamniro.ru

**SOCKEYE SALMON, MICROSATELLITE NUCLEAR DNA, POPULATION GENETIC VARIABILITY, GENETIC DIFFERENTIATION**

Allelic variability of ten microsatellite loci of sockeye salmon (*Ots107*, *Oki1a*, *Oki1b*, *One104*, *One109*, *OtsG68*, *Omm1037*, *Oki6*, *Ots100*, *Ots2*) in the basin of Kamchatka River was examined. The samples analyzed have demonstrated several genetic-distinct groups: of "Azabachye Lake" (early and late), of "the upper part of Kamchatka River", of "the middle part of Kamchatka River". The part of the intergroup component of the molecular diversity was 1.83%, that exceeds the dispersion between the samples in the groups (0.56%).

Нерка (*Oncorhynchus nerka*) — один из видов тихоокеанских лососей, который имеет важное промысловое значение и характеризуется сложной популяционно-генетической структурой (Алтухов, 1974, 1983; Алтухов и др., 1997; Коновалов, 1980; Варнавская, 2006; Бугаев, 2010). На азиатской части ареала самой большой озерно-речной системой, в которой воспроизводится нерка, является река Камчатка. Это крупнейшая река полуострова, протекающая на обширной территории, охватывающей районы разного геоморфологического и геологического строения. Как известно, система ее притоков насчитывает 7707 рек, при общей протяженности 30 352 км и протяженности основного русла 758 км. В бассейне насчитывается много мелких и крупных озер, совместная площадь которых достигает 1038 км<sup>2</sup> (Васильковский, 1973). Первые выводы о сложной популяционной подразделенности нерки в данном бассейне и о наличии ряда локальных стад были сделаны на основе чешуйных признаков (Крогиус, 1970; Бугаев, 1995, 2010) и паразитов-индика-

торов (Коновалов, 1980; Бугаев, 1986). По вышеназванным критериям В.Ф. Бугаевым была предложена модель популяционной структуры нерки реки Камчатки (Бугаев, 1995, 2010).

С развитием генетических методов работы по дифференциации нерки бас. р. Камчатки были продолжены на новом уровне. Так, многолетние исследования нерки в бассейне озера Азабачьего позволили охарактеризовать ее популяционную структуру, выделить весеннюю, летнюю расы и группировки отдельных нерестилищ (Алтухов, 1974, 1983; Алтухов и др., 1997; Горшкова, 1978; Коновалов, 1980; Глубоковский, 1995; Брыков и др., 2003). На основе аллозимной изменчивости исследована гетерогенность нерки, размножающейся в притоках верхнего и среднего течения р. Камчатки, был сделан вывод о более глубоком уровне дифференциации локальных популяций, чем это представлялось в работах, выполненных с использованием анализа структуры чешуи и паразитов-индикаторов (Пустовойт, Макоедов,

1992; Пустовойт, 1993). Анализ полиморфизма главного комплекса гистосовместимости (МНС) по однонуклеотидным заменам позволил выделить группировки из отдельных частей бассейна реки (Хрусталева, 2018; Хрусталева и др., 2018).

Исследования изменчивости нерки азиатской части ареала с применением маркеров микросателлитной ядерной ДНК были начаты д. б. н. Н.В. Варнавской совместно с канадскими исследователями — сотрудниками Тихоокеанской биологической станции Нанаймо (Варнавская, 2006; Veacham et al., 2006a, b). В анализ по 14 микросателлитным локусам было включено около 30 популяций Азии, в число которых входили и выборки из бас. р. Камчатки (Варнавская, 2006). Результаты выполненных работ подтвердили их генетическую неоднородность. Тем не менее имеющиеся на сегодня данные недостаточны, не дают возможности оценить уровень дифференциации локальных популяций, размножающихся в притоках р. Камчатки, не отражают гетерогенность сезонных и экологических форм.

Целью настоящего исследования является характеристика популяционно-генетической дифференциации нерки бассейна р. Камчатки по частотам аллелей микросателлитной ядерной ДНК.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили 16 выборок производителей нерки, отобранных в бассейне р. Камчатки

(752 экз.) (рис. 1, табл. 1). Шесть выборок были собраны на нерестилищах оз. Азабачье, две из них были отнесены к форме с поздним временем нерестового хода (р. Бушуйка, 14.08.2013; оз. Азабачье, 08.09.2010), поскольку известно, что в озере данная форма нерки начинает нереститься в первой декаде августа (Бугаев, 1995). Шесть выборок отобраны на нерестилищах среднего течения реки, четыре — верхнего.

Тотальную ДНК выделяли из фиксированных в 96%-м этаноле плавников или сердечной мышцы стандартным способом (Маниатис и др., 1984; Sambrook et al., 1989). Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили с использованием наборов, содержащих готовую лиофилизированную смесь для ПЦР — Gene Pak PCR Core (ООО «ИзоГен», Россия). Амплификацию проводили в следующем режиме: денатурация в течение 2 мин при 94 °С; затем проведение 8 циклов, включающих 1 мин денатурации ДНК-матрицы при  $t = 94$  °С, 30 с отжига праймеров при  $X$  °С, 15 с элонгации при 72 °С; далее следовал 21 цикл, включающий 30 с при 94 °С, 30 с при  $X$  °С и 15 с при 72 °С; завершающая элонгация — 3 мин при 72 °С ( $X$  — температура отжига для каждой пары праймеров, использованных в настоящей работе). В качестве маркера длины фрагментов использовали ДНК плазмиды pBR322, обработанную рестриктазой *HpaII*.

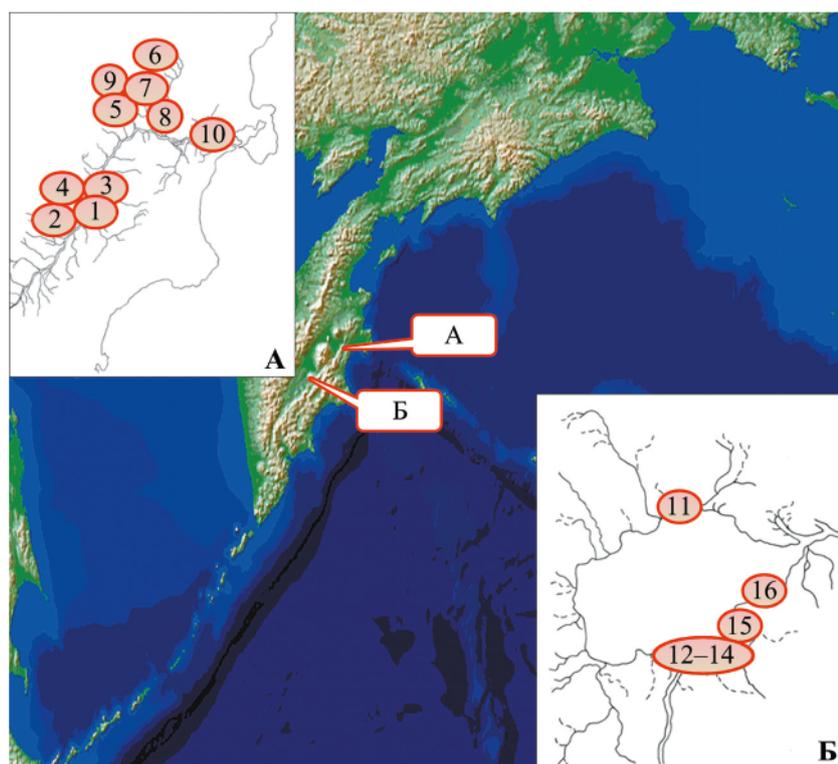


Рис. 1. Карта-схема сбора материала для исследования изменчивости микросателлитных локусов нерки реки Камчатки (номера выборок соответствуют таковым в табл. 1)

Fig. 1. The schematic map of sampling area for examination of the microsatellite loci variability of sockeye salmon in Kamchatka River (the numbers of the samples correspond to those in Table 1)

Таблица 1. Места сбора и объем проанализированного материала  
 Table 1. The sites of sampling and the sample size analyzed

№	Места вылова и даты сбора выборок Sites and dates of sampling	Объем выборок, экз. Sample size, specs
Бас. р. Камчатки (верхнее течение) / Kamchatka River basin (upper part)		
1	Р. Камчатка, верховья (XX.XX.2009)* / Kamchatka River, upper part	48
2	Р. Жупанка (29.06.2015–01.07.2015) / Zhupanka River	48
3	Р. Тайонская (16.06.2015–23.06.2015) / Tayonskaya River	48
4	Р. Кирганик (08.07.2014) / Kirganik River	48
Бас. р. Камчатки (среднее течение) / Kamchatka River basin (middle part)		
5	Р. Киревна (24.07.2003) / Kirevna River	48
6	Р. Еловка (18.06.2010) / Elovka River	48
7	Р. Еловка (27.06.2013) / Elovka River	48
8	Оз. Гренадирское (14.06.2014) / Grenadirskoye Lake	48
9	Р. Двухюрточная (13.06.2014) / Dvukhyurtochnaya River	48
10	Р. Большая Хапица (XX.XX.2004)* / Bolshaya Khapitsa River	50
Оз. Азабачье (бас. р. Камчатки) / Azabachye Lake (Kamchatka River basin)		
11	Р. Пономарская (30.06.2009) / Ponomarskaya River	48
12	Р. Бушуйка (14.08.2013) / Bushuyka River	30
13	Р. Бушуйка (06.07.2010) / Bushuyka River	48
14	Р. Бушуйка (07.07.2013) / Bushuyka River	48
15	Кл. Рыбоводный (15.07.2012) / Rybovodniy Brook	48
16	Оз. Азабачье (08.09.2010) / Azabachye Lake	48
Всего / Total		752

Примечание. \*Число и месяц сбора материала неизвестны. Note. \*Unknown date and month of sampling.

Для характеристики популяционной структуры нерки бассейна р. Камчатки анализировали микросателлитную изменчивость десяти локусов: *Ok1a*, *Ok1b*, *Ok1c* (Smith et al., 1998), *Ots100*, *Ots107* (Nelson, Beacham, 1999), *Ots2* (Banks et al., 1999), *OtsG68* (Williamson et al., 2002), *One104*, *One109* (Olsen et al., 2000), *Omm1037* (Rexroad et al., 2002). Семь из них применяли ранее для оценки популяционно-генетической дифференциации нерки восточного побережья Камчатки (Пильганчук и др., 2013; Пильганчук, Шпигальская, 2013) и были использованы при продолжении исследования на бассейновом уровне. Три локуса — *Omm1037*, *Ots100*, *Ots2* (рис. 2) — включены в анализ по итогам апробации и подбора информативных маркеров изменчивости. Они характеризуются достаточно высоким уровнем полиморфизма и качественным разделением амплификатов.

В программном пакете GDA рассчитывали частоту аллелей, ожидаемую ( $H_e$ ) и наблюдаемую ( $H_o$ ) гетерозиготности, среднее число аллелей на locus, оценку межпопуляционной дифференциации ( $\theta_{st}$ ), бутстрэп-интервал для  $\theta_{st}$ , индекс фиксации  $f$  (Вейр, 1995), а также соответствие распределению Харди–Вайнберга (Lewis, Zaykin, 2001). Уровень значимости для множественных тестов корректировали с помощью FDR-поправки Бенджамини–Хохберга (Benjamini, Hochberg, 1995).

В качестве меры количественной оценки различий между популяциями использовали генетические расстояния, рассчитанные по методу М. Нея (Nei, 1987).

На основе матриц генетических расстояний между популяциями выполняли кластерный анализ с представлением его результатов в виде UPGMA-дендрограмм (Sokal, Michener, 1958). Графическое изображение дендрограмм получено

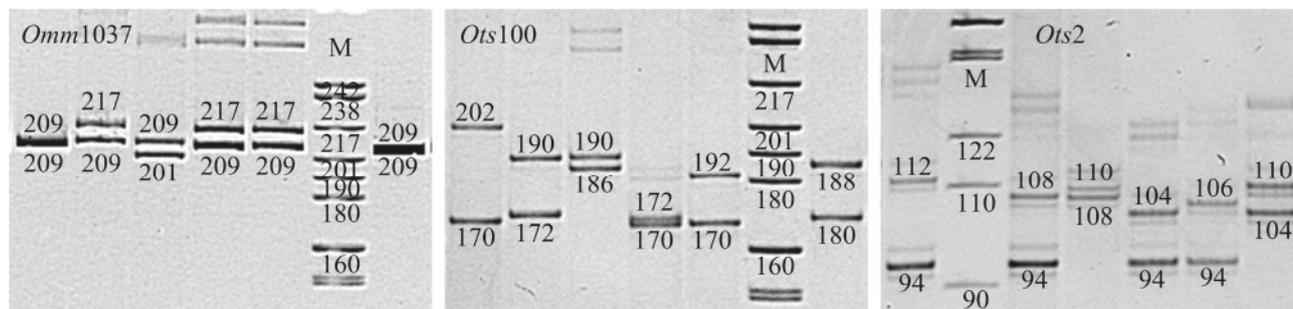


Рис. 2. Примеры электрофоретического разделения ПЦР-продуктов в выборках нерки бассейна р. Камчатки. Фотографии гелей: *Omm1037*, *Ots100*, *Ots2*. М — маркер молекулярного веса pBR322/*HpaII*  
 Fig. 2. The examples of the electrophoretic splitting of the PCR-products in the samples of sockeye salmon in the basin of Kamchatka River. Gel pictures: *Omm1037*, *Ots100*, *Ots2*. M — the molecular weight marker pBR322/*HpaII*

в программе TreeView (<http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/rteeview.html>).

Показатель генетической дифференциации  $F_{st}$  рассчитан с помощью программы Arlequin2000 (Schneider et al., 2000). Для оценки внутри- и межпопуляционной изменчивости, а также различий между группами популяций использовали программу AMOVA (Analysis of Molecular Variance) в пакете программ Arlequin2000.

Определение количества кластерных групп выборок выполняли в программе STRUCTURE 2.3.4. (Pritchard et al., 2000) с использованием метода численного моделирования Монте-Карло по схеме марковских цепей при заданном числе  $K$  (вероятное число самостоятельных групп) от 1 до 16, модель “admixture”, учитывающая гибридное происхождение особей. Для каждого предполагаемого числа кластеров  $K$  анализ повторяли 10 раз. Количество генераций марковских цепей составило 500 тыс. итераций при предварительном выборе стартовой точки (burn in) в течение 100 тыс. итераций. Наиболее вероятному числу кластеров соответствовало наибольшее среднее значение логарифма правдоподобия  $\ln Pr(X|K)$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованные в данной работе 10 микросателлитных локусов различаются уровнем изменчивости (табл. 2). Число аллелей варьирует от 5 (*Ok1a*) до 24 (*One104*). Суммарно в 16 выборках выявлено 127 аллельных вариантов. Среднее число аллелей на локус составило 12,7. Наблюдаемая гетерозиготность по всем исследованным микросателлитным локусам в среднем имеет относительно высокое значение — 0,609, достигая в отдельных случаях уровня 0,885. По локусу *Ots2* наблюдается

значительный избыток гетерозигот (индекс фиксации:  $-0,105$ ), а в остальных — их дефицит, наиболее заметный в локусах *Ots100*, *Ots107*, *Ok1a* (индекс фиксации, соответственно, 0,101, 0,096, 0,096). Характеристики изменчивости каждой из 16 выборок представлены в таблице 3. В некоторых случаях в выборках наблюдается отклонение от равновесия Харди–Вайнберга. Поскольку нерка относится к видам с высокой численностью и сложной популяционной структурой, одним из наиболее вероятных объяснений данного факта является «эффект Валунда», возникающий в генетически подразделенных популяциях. Значения гетерозиготности микросателлитных локусов в исследованных выборках характеризуются значительной гетерогенностью. Наиболее высокие значения (в среднем по всем локусам — 0,667) наблюдаются у экземпляров, выловленных в оз. Азабачьем в августе и сентябре, наиболее низкие (в среднем по всем локусам — 0,587) — у особей из среднего течения р. Камчатки.

Распределения частот аллельных вариантов представлены на рисунках 3–4. Высокополиморфные локусы *One104*, *One109*, *Ots2* (24, 18, 21 аллель соответственно) заметно выраженного основного аллеля не имеют. Для *Ots107* отмечено наличие доминирующего аллеля (116 п. н.), встречающегося в выборках с частотой 0,59–0,81. У локусов *Ok1a* и *Ok1b* наблюдается наличие основных аллелей (148 п. н. и 88 п. н. соответственно), преобладающих во всех выборках (с частотой 0,54–0,74). Для *Ok1b* выявлена замена доминирующего аллеля (112 п. н.) в выборках поздней формы нерки р. Бушуйки (14.08.2013) и оз. Азабачьего (08.09.2010) на другой аллельный вариант (116 п. н.). В распределениях аллельных частот локуса *Omm1037* так-

Таблица 2. Характеристика микросателлитных локусов нерки бассейна р. Камчатки  
Table 2. Characteristics of the microsatellite loci of sockeye salmon in the basin of Kamchatka River

Локус Locus	Кол-во выявленных аллелей Number of alleles revealed	Размер фрагмента, п. н. Fragment size, n. p.	$H_e$	$H_o$	$f$
<i>Ots107</i>	8	84–132	0,462	0,418	0,096
<i>Ok1a</i>	5	144–160	0,478	0,432	0,096
<i>Ok1b</i>	8	92–124	0,523	0,486	0,069
<i>One104</i>	24	104–196	0,926	0,885	0,045
<i>One109</i>	18	108–184	0,875	0,832	0,049
<i>OtsG68</i>	8	128–156	0,550	0,517	0,059
<i>Ok16</i>	11	74–100	0,496	0,465	0,062
<i>Ots100</i>	15	156–222	0,752	0,676	0,101
<i>Omm1037</i>	9	173–221	0,515	0,498	0,032
<i>Ots2</i>	21	72–116	0,799	0,883	$-0,105$
Среднее / Mean	12,7		0,638	0,609	0,044

Примечание. П. н. — пары нуклеотидов;  $H_e$  — средняя ожидаемая гетерозиготность;  $H_o$  — средняя наблюдаемая гетерозиготность;  $f$  — индекс фиксации (Вейр, 1995)  
Note. N. p. — the nucleotide pairs;  $H_e$  — mean expected heterozygosity;  $H_o$  — mean observed heterozygosity;  $f$  — fixation index (Weir, 1995)

Таблица 3. Генетическая изменчивость нерки бас. р. Камчатка  
Table 3. Genetic variability of sockeye salmon in the basin of Kamchatka River

Локальность, дата сбора Site and date of sampling	Характеристики популяции Population characteristics	Микросателлитные локусы / Microsatellite loci										Среднее по выборкам Mean in samples
		Ots107	Oki1a	Oki1b	Ore104	Ore109	OtsG68	Oki6	Omm 1037	Ots100	Ots2	
Р. Пономарская (30.06.2009) Ponomarskaya River	A	3	4	4	19	14	5	4	4	9	6	7,2
	He	0,317	0,486	0,564	0,924	0,869	0,561	0,500	0,569	0,703	0,762	0,625
	Ho	0,229	0,416	0,562	0,979	0,813	0,604	0,375	0,437	0,625	0,812	0,585
	f	0,091	0,011	0,003	-0,059	0,066	-0,077	0,253	0,233	0,112	-0,067	0,056
Р. Бушуйка (06.07.2010) Bushuyka River	p	0,231	0,246	0,835	0,066	0,237	0,602	0,044	0,035	0,127	0,496	7,7
	A	5	4	4	19	11	5	5	4	12	8	0,632
	He	0,408	0,498	0,579	0,923	0,840	0,533	0,429	0,535	0,829	0,755	0,635
	Ho	0,437	0,479	0,625	0,791	0,791	0,541	0,375	0,542	0,833	0,854	0,635
Р. Бушуйка (07.07.2013) Bushuyka River	f	0,055	0,039	-0,078	0,053	0,058	-0,016	0,128	-0,011	-0,006	-0,132	0,009
	p	0,651	0,630	0,528	0,228	0,323	0,969	0,378	0,939	0,958	0,058	7,3
	A	5	3	4	18	11	4	7	3	10	8	0,635
	He	0,353	0,470	0,613	0,890	0,838	0,545	0,590	0,562	0,776	0,712	0,616
Р. Бушуйка (14.08.2013) Bushuyka River	Ho	0,375	0,437	0,583	0,854	0,896	0,437	0,562	0,520	0,625	0,875	0,031
	f	-0,060	0,071	0,049	0,041	-0,070	0,199	0,048	0,074	0,196	-0,232	0,003*
	p	0,844	0,453	0,526	0,416	0,156	0,128	0,591	0,475	0,005*	0,003*	7,1
	A	5	3	3	18	10	7	5	4	9	7	0,658
Ключ Рыбоводный (15.07.2012) Rybovodny Brook	He	0,500	0,446	0,522	0,917	0,860	0,665	0,576	0,523	0,791	0,778	0,671
	Ho	0,479	0,416	0,354	0,896	0,895	0,729	0,646	0,520	0,896	0,875	-0,001
	f	0,043	0,067	0,324	0,023	-0,040	-0,097	-0,122	0,005	-0,134	-0,125	7,5
	p	0,531	0,486	0,008*	0,432	0,480	0,353	0,344	0,897	0,070	0,130	0,642
Оз. Азабачье (08.09.2010) Azabachye Lake	A	5	3	3	18	11	5	6	4	12	8	0,612
	He	0,402	0,407	0,586	0,921	0,871	0,605	0,535	0,562	0,750	0,782	0,045
	Ho	0,417	0,395	0,520	0,937	0,854	0,479	0,458	0,562	0,666	0,875	6,6
	f	-0,036	0,029	0,112	-0,017	0,020	0,209	0,145	0,000	0,112	-0,119	0,634
Оз. Азабачье (08.09.2010) Azabachye Lake	p	0,927	0,623	0,380	0,785	0,695	0,072	0,190	0,877	0,072	0,090	0,663
	A	5	4	3	15	11	4	4	3	10	7	-0,005
	He	0,460	0,563	0,560	0,895	0,838	0,566	0,446	0,474	0,852	0,780	8,1
	Ho	0,466	0,533	0,700	0,866	0,733	0,600	0,500	0,633	0,733	0,867	0,609
Оз. Гренадирское (14.06.2014) Grenadirskoye Lake	f	-0,013	0,054	-0,254	0,032	0,128	-0,061	-0,124	-0,343	0,141	-0,113	0,600
	p	0,813	0,520	0,147	0,408	0,060	0,829	0,605	0,079	0,040	0,304	0,024
	A	6	2	4	18	13	4	5	5	11	13	0,052
	He	0,456	0,434	0,460	0,929	0,867	0,386	0,511	0,556	0,656	0,838	7,6
Р. Двухюрточная (13.06.2014) Dvukhyurtochnaya River	Ho	0,500	0,416	0,417	0,896	0,854	0,333	0,479	0,583	0,562	0,958	0,583
	f	-0,096	0,041	0,096	0,036	0,015	0,137	0,062	-0,047	0,144	-0,145	0,556
	p	0,441	0,524	0,441	0,260	0,643	0,179	0,511	0,656	0,052	0,010	0,061
	A	4	2	4	19	12	4	4	4	4	11	12
Р. Киревна (24.07.2003) Kirevna River	He	0,483	0,408	0,399	0,899	0,891	0,397	0,460	0,433	0,629	0,835	8,7
	Ho	0,416	0,354	0,312	0,875	0,854	0,354	0,500	0,417	0,604	0,875	0,638
	F	0,139	0,134	0,219	0,027	0,042	0,109	-0,086	0,038	0,040	-0,048	0,625
	p	0,210	0,212	0,068	0,406	0,294	0,271	0,639	0,616	0,480	0,440	0,014
Р. Киревна (24.07.2003) Kirevna River	A	6	3	3	21	15	4	6	5	10	14	0,533
	He	0,552	0,482	0,437	0,935	0,876	0,507	0,526	0,577	0,666	0,821	0,638
	Ho	0,562	0,437	0,479	0,854	0,812	0,541	0,520	0,521	0,645	0,880	0,625
	f	-0,018	0,094	-0,095	0,088	0,073	-0,068	0,009	0,098	0,030	-0,071	0,014
Р. Киревна (24.07.2003) Kirevna River	p	0,962	0,391	0,636	0,056	0,209	0,716	0,769	0,456	0,533	0,265	0,014

Таблица 3. Окончание. Начало на с. 45  
Table 3. Ending. Start on page 45

Локальность, дата сбора Site and date of sampling	Характеристики популяции Population characteristics	Микросателлитные локусы / Microsatellite loci											Среднее по выборкам Mean in samples
		Ots107	Okila	Okilb	One104	One109	OtsG68	Okif6	Otm 1037	Ots100	Ots2		
Р. Еловка (18.06.2010) Elovka River	A	6	2	3	18	14	3	4	4	4	8	13	7,5
	He	0,583	0,499	0,353	0,914	0,873	0,465	0,445	0,429	0,427	0,832	0,582	
	Ho	0,416	0,437	0,396	0,854	0,854	0,458	0,437	0,500	0,458	0,937	0,575	
	f	0,287	0,125	-0,120	0,066	0,022	0,016	0,019	-0,167	-0,072	-0,128	0,005	
Р. Еловка (27.06.2013) Elovka River	p	0,003*	0,237	0,581	0,107	0,731	0,760	0,639	0,291	0,587	0,038		
	A	4	3	2	19	13	3	5	2	13	12	7,6	
	He	0,462	0,503	0,468	0,922	0,872	0,443	0,507	0,483	0,765	0,761	0,619	
	Ho	0,333	0,416	0,646	0,833	0,791	0,479	0,375	0,583	0,771	0,854	0,608	
Р. Большая Хапица (XX.XX.2004) Bolshaya Khapitsa River	f	0,282	0,174	-0,384	0,097	0,093	-0,082	0,262	-0,209	-0,006	-0,124	0,010	
	p	0,009*	0,143	0,011	0,024	0,094	0,070	0,706	0,245	0,875	0,107		
	A	4	3	3	18	13	4	5	3	8	10	7,1	
	He	0,417	0,500	0,460	0,913	0,865	0,431	0,411	0,403	0,671	0,773	0,584	
Р. Камчатка, верховья (XX.XX.2009) Kamchatka River, upper part	Ho	0,320	0,380	0,440	0,840	0,880	0,440	0,320	0,400	0,660	0,900	0,558	
	f	0,234	0,242	0,043	0,081	-0,016	-0,020	0,223	0,008	0,016	-0,166	0,064	
	p	0,022	0,047	0,568	0,052	0,923	0,961	0,037	0,841	0,733	0,019		
	A	4	2	5	18	14	5	4	3	11	14	8,0	
Р. Жупанка (29.06.2015– 01.07.2015) Zhupanka River	He	0,487	0,487	0,507	0,921	0,897	0,567	0,404	0,511	0,828	0,761	0,637	
	Ho	0,437	0,437	0,395	0,917	0,729	0,666	0,479	0,500	0,729	0,813	0,610	
	f	0,103	0,103	0,221	0,005	0,189	-0,177	-0,187	0,023	0,121	-0,067	0,033	
	p	0,269	0,299	0,073	0,885	0,002*	0,103	0,215	0,732	0,034	0,054		
Р. Жупанка (29.06.2015– 01.07.2015) Zhupanka River	A	5	2	5	15	11	5	6	4	12	10	7,5	
	He	0,502	0,417	0,495	0,882	0,857	0,591	0,562	0,468	0,809	0,789	0,637	
	Ho	0,479	0,333	0,479	0,896	0,937	0,542	0,521	0,416	0,562	0,896	0,606	
	f	0,475	0,203	0,033	-0,015	-0,094	0,084	0,074	0,111	0,306	-0,136	0,104	
Р. Кирганик (08.07.2014) Kirganik River	p	0,596	0,086	0,659	0,754	0,067	0,401	0,398	0,339	0,000*	0,040		
	A	4	3	4	21	13	3	4	3	8	12	7,5	
	He	0,401	0,499	0,541	0,921	0,879	0,612	0,462	0,499	0,752	0,800	0,637	
	Ho	0,354	0,625	0,520	0,875	0,792	0,542	0,375	0,479	0,750	0,895	0,621	
Р. Тайонская (16.06.2015– 23.06.2015) Tayonskaya River	f	0,118	-0,254	0,039	0,051	0,100	0,115	0,190	0,040	0,003	-0,120	0,028	
	p	0,229	0,098	0,680	0,153	0,556	0,247	0,115	0,644	0,991	0,068		
	A	4	5	5	19	11	4	4	2	11	13	7,8	
	He	0,490	0,508	0,531	0,910	0,848	0,593	0,506	0,408	0,777	0,830	0,641	
Среднее значение на локус Mean per a locus	Ho	0,458	0,437	0,417	0,917	0,792	0,562	0,541	0,437	0,750	0,854	0,616	
	f	0,065	0,142	0,218	-0,007	0,067	0,053	-0,070	-0,071	0,035	-0,029	0,040	
	p	0,466	0,288	0,091	0,842	0,186	0,517	0,539	0,916	0,463	0,707		
	A	4,7	3,0	3,7	18,3	12,3	4,3	4,8	3,6	10,3	10,4		
Примечание. A — число аллелей, H — средняя ожидаемая гетерозиготность, H <sub>o</sub> — средняя наблюдаемая гетерозиготность, f — внутрисубпопуляционный коэффициент инбридинга, p — вероятность соответствия наблюдаемых генотипических распределений равновесию Харди–Вайнберга, * — статистически значимое отклонение от равновесия Харди–Вайнберга. Note. A — number of alleles, H — mean expected heterozygosity, H <sub>o</sub> — mean observed heterozygosity, f — intrapopulation inbreeding coefficient, p — probability of correspondence of observed genotypic distributions to Hardy–Weinberg equilibrium, * — statistically significant deviation from Hardy–Weinberg equilibrium.	He	0,420	0,435	0,490	0,885	0,830	0,519	0,466	0,503	0,679	0,960		
	f	0,084	0,085	0,029	0,032	0,414	0,019	0,053	-0,007	0,070	-0,200		

же отмечены различия между сезонными формами. Если у ранней формы нерки оз. Азабачьего количество аллелей длиной 209–217 п. н. приблизительно равно, то у поздней доминирует аллель в 209 п. н. (с частотой 0,58–0,65). У экземпляров из верхнего течения реки основной аллель в 209 п. н. встречается с частотой 0,60–0,72, из среднего течения — 0,51–0,73. Заметные различия наблюдаются в распределении частот аллелей *OtsG68*. У экземпляров, отобранных в верхнем течении реки, аллель с длиной 140 п. н. встречается с частотой 0,47–0,56, у экземпляров среднего течения — 0,64–0,76. В оз. Азабачьем у ранней формы данный аллель встречается с частотой 0,43–0,52,

у поздней — 0,39–0,42. *Ots100* — высоко-полиморфный локус, с наибольшей частотой представлен аллель в 170 п. н. Для особей из верхнего течения р. Камчатки его частота встречаемости составила 0,24–0,35 п. н., для среднего — 0,38–0,51. В выборках оз. Азабачьего ранняя форма характеризовалась частотой доминирующего аллеля 0,32–0,45, поздняя — 0,25–0,41.

Показатель межпопуляционной дифференциации ( $\theta_{st}$ ) в среднем по 10 локусам составил 1,99% (табл. 4) и оказался статистически значимым (95%-й бутстреп-интервал положительный, нижняя граница — 1,3, верхняя — 2,9). Максимальный вклад в дифференциацию нерки исследованных

Локальность Locality	Локус / Locus				
	<i>Ots107</i>	<i>OtsG68</i>	<i>One109</i>	<i>Oki6</i>	<i>Ots100</i>
Р. Камчатка (верховья) Kamchatka R. (upper part)					
Р. Жупанка Zhupanka R.					
Р. Тайонская Tayonskaya R.					
Р. Кирганик Kirganik R.					
Р. Киревна Kirevna R.					
Р. Еловка (18.06.2010) Elovka R. (18.06.2010)					
Р. Еловка (27.06.2013) Elovka R. (27.06.2013)					
Оз. Гренадирское Grenadirskoye L.					
Р. Двухюрточная Dvukhyurtochnaya R.					
Р. Большая Хапица Bolshaya Kharitsa R.					
Р. Пономарка Ponomarka R.					
Р. Бушуйка (14.08.2013) Bushuika R. (14.08.2013)					
Р. Бушуйка (06.07.2010) Bushuika R. (06.07.2010)					
Р. Бушуйка (07.07.2013) Bushuika R. (07.07.2013)					
Кл. Рыбоводный Rybovodniy Br.					
Оз. Азабачье Azabachye L.					
Номер аллеля Allele number	1 2 3 4 5 6 7 8	1 2 3 4 5 6 7 8	1 2 4 6 8 10 12 14 16 18	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11	1 2 4 6 8 10 12 14 15

Рис. 3. Распределение частот аллелей локусов *Ots107*, *OtsG68*, *One109*, *Oki6* и *Ots100* в исследованных выборках нерки  
Fig. 3. The allele frequency distribution of the loci *Ots107*, *OtsG68*, *One109*, *Oki6* and *Ots100* in examined samples of sockeye salmon

локальностей внесли локусы *OtsG68*, *Oki1b*, *Ots100*, *Omm1037*, при этом три из них (*Oki1b*, *OtsG68*, *Omm1037*) характеризуются относительно неболь-

шим количеством аллелей — 8 или 9. Минимальный вклад внесли локусы *Oki1a*, *Oki6*. Интересно отметить, что при анализе популяционной измен-

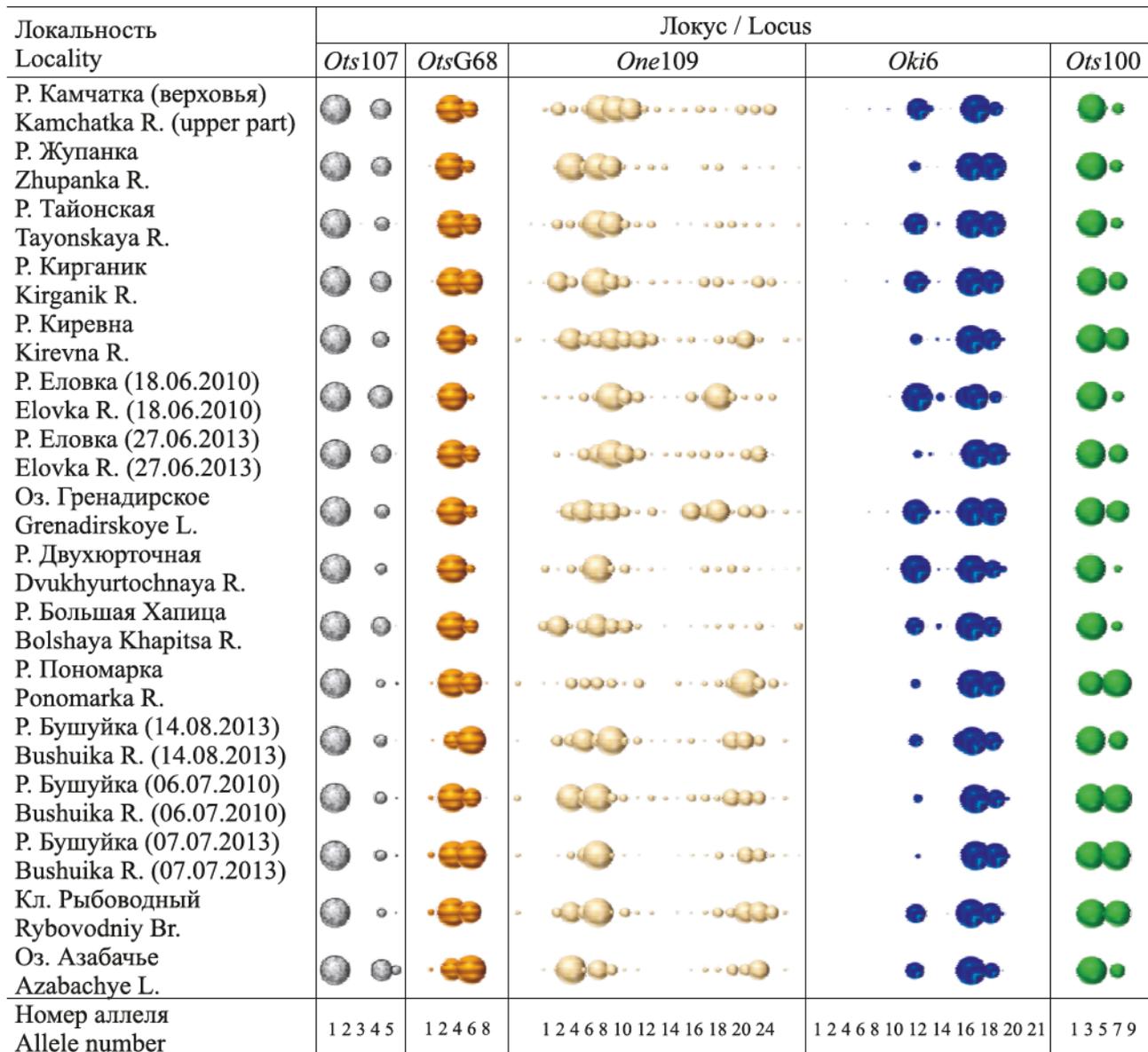


Рис. 4. Распределения частот аллелей локусов *Oki1a*, *Oki1b*, *One104*, *Ots2* и *Omm1037* в исследованных выборках нерки  
 Fig. 4. The allele frequency distribution of the loci *Oki1a*, *Oki1b*, *One104*, *Ots2* and *Omm1037* in examined samples of sockeye salmon

Таблица 4. Показатель дифференциации нерки бассейна р. Камчатки  $\theta_{st}$  по десяти микросателлитным локусам (в %)  
 Table 4. The index of sockeye salmon differentiation  $\theta_{st}$  in the basin of Kamchatka River on ten microsatellite loci (in %)

Локус / Locus	$\theta_{st}$
<i>Ots107</i>	1,09
<i>Oki1a</i>	0,72
<i>Oki1b</i>	3,67
<i>One104</i>	1,39
<i>One109</i>	1,39
<i>OtsG68</i>	4,25
<i>Oki6</i>	0,27
<i>Ots100</i>	3,51
<i>Omm1037</i>	2,97
<i>Ots2</i>	0,98
Среднее / Mean	1,99
95%-й бутстреп-интервал / 95% bootstrap interval	1,3–2,9

чивости нерки восточного побережья Камчатки эти локусы оказались эффективными маркерами дифференциации, показатель  $\theta_{st}$  для *Oki1a* составлял 1,56%, *Oki6* — 3,55% (Пильганчук и др., 2013).

Анализ попарной дифференциации выборок (табл. 5) позволил определить, что в наименьшей степени различаются пары выборок, отобранные на нерестилищах верхнего течения реки и в бассейне оз. Азабачьего (ранняя форма). Соответственно, для указанных пар величины дистанций Нея оказались наименьшими (табл. 5). Интересно отметить, что при сравнении особей ранней формы нерки, отобранных на одном и том же нерестилище р. Бушуйки в разные годы (июль 2010 и 2013 гг.), показано отсутствие межгодовой изменчивости. В то же время выборки с нерестилища р. Бушуйки, отобранные в пределах одного года нереста, но в разные сезоны, отличаются.

Кластерный анализ, выполненный по частотам десяти микросателлитных локусов с использованием генетических расстояний Нея (Nei, 1987), результаты которого представлены в виде UPGMA-дендрограммы, позволил выделить три крупные популяционные группы (рис. 5). В первую вошли выборки, собранные в пределах бассейна оз. Азабачьего. В данной группе сформированы две ветви второго порядка, образованные особями раннего и позднего времени хода (весенняя и летняя формы). Во вторую вошли выборки из верхнего течения р. Камчатка. Третья группа образована выборками из среднего течения реки.

Для оценки генетической дифференциации нерки из изучаемых нагульно-нерестовых водоемов был выполнен байесовский анализ в программном пакете Structure для всех 752 включенных в анализ особей (рис. 6). Максимальное значение вероятности, соответствующее минимальной оценке лог-правдоподобия  $\ln Pr(X/K)$ , было найдено для  $K = 5$ , что дает возможность предположить наиболее вероятное отнесение исследуемых экземпляров к пяти кластерам (рис. 6).

Простейшая модель кластеризации ( $K = 2$ ) позволяет выделить две крупные группы выборок, первая из которых относится к оз. Азабачьему, а вторая состоит из выборок остального бассейна реки. При увеличении числа кластеров до  $K = 3$  два новых кластера образуют выборки, отобранные на нерестилищах верхнего и среднего течения реки. Данные внутривидовые группировки соответствуют районам с разным геологическим

Таблица 5. Значения попарных сравнений выборок нерки (1–16) по критериям  $F_{st}$  (под диагональю) и дистанции Нея (над диагональю)  
 Table 5. The values of pairwise comparisons of sockeye salmon samples (1–16) according to the  $F_{st}$  criteria (below the diagonal) and Nei's distance (above the diagonal)

№	Выборка / Sample	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	Р. Камчатка, верхняя (XX.XX.2009) / Kamchatka River, upper part		0,031	0,020	0,023	0,032	0,042	0,026	0,038	0,036	0,022	0,069	0,068	0,047	0,079	0,051	0,057
2	Р. Жупанка (29.06.2015–01.07.2015) / Zhupanka River	0,006		0,019	0,032	0,041	0,076	0,038	0,046	0,051	0,046	0,057	0,062	0,042	0,060	0,045	0,062
3	Р. Тайонская (16.06.2015–23.06.2015) / Tayonskaya River	0,000	0,000		0,019	0,042	0,071	0,030	0,046	0,052	0,028	0,057	0,050	0,040	0,057	0,045	0,053
4	Р. Кирганик (08.07.2014) / Kirganik River	0,002	0,007	0,000		0,045	0,069	0,031	0,043	0,057	0,035	0,045	0,045	0,036	0,045	0,033	0,044
5	Р. Киревна (24.07.2003) / Kirevna River	0,007	0,012	0,013	0,014		0,044	0,015	0,023	0,040	0,034	0,051	0,086	0,039	0,064	0,046	0,093
6	Р. Еловка (18.06.2010) / Yelovka River	0,018	0,036	0,033	0,320	0,018		0,049	0,036	0,034	0,038	0,100	0,125	0,085	0,129	0,084	0,131
7	Р. Еловка (27.06.2013) / Yelovka River	0,004	0,012	0,007	0,008	-0,002	0,021		0,020	0,040	0,021	0,051	0,069	0,034	0,050	0,042	0,079
8	Оз. Гренадирское (14.06.2014) / Grenadirskoye Lake	0,011	0,017	0,017	0,015	0,003	0,013	0,001		0,026	0,027	0,057	0,084	0,044	0,069	0,039	0,098
9	Р. Двухюрточная (13.06.2014) / Dvukhyurtochnaya River	0,013	0,022	0,023	0,025	0,015	0,013	0,015	0,007		0,028	0,091	0,103	0,069	0,103	0,059	0,108
10	Р. Большая Хапца (XX.XX.2004) / Bolshaya Khapitsa River	0,005	0,019	0,008	0,013	0,012	0,016	0,004	0,008	0,009		0,074	0,084	0,053	0,080	0,056	0,081
11	Р. Пономарка (30.06.2009) / Ponomarka River	0,027	0,022	0,022	0,015	0,018	0,050	0,019	0,023	0,044	0,036		0,041	0,017	0,018	0,015	0,064
12	Р. Бушуйка (14.08.2013) / Bushuyka River	0,023	0,022	0,016	0,014	0,033	0,059	0,027	0,035	0,048	0,039	0,012		0,044	0,045	0,038	0,044
13	Р. Бушуйка (06.07.2010) / Bushuyka River	0,014	0,013	0,011	0,009	0,011	0,041	0,009	0,015	0,032	0,023	0,000	0,013		0,021	0,014	0,050
14	Р. Бушуйка (07.07.2013) / Bushuyka River	0,031	0,022	0,021	0,015	0,024	0,063	0,018	0,028	0,050	0,038	0,000	0,014	0,002		0,022	0,066
15	Ключ Рыбоводный (15.07.2012) / Rybovodnyi Brook	0,016	0,014	0,014	0,007	0,015	0,039	0,014	0,012	0,026	0,025	-0,002	0,009	-0,002	0,002		0,056
16	Оз. Азабачье (08.09.2010) / Azabachye Lake	0,017	0,021	0,016	0,011	0,035	0,063	0,031	0,042	0,051	0,036	0,020	0,010	0,014	0,022	0,017	

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения  $F_{st}$ , при которых различия между выборками статистически значимы. Note. Bold indicates  $F_{st}$  values where differences between samples are not statistically significant.

строением и происхождением. Так, оз. Азабачье — по происхождению морской реликтовый водоем, остаток залива, существовавшего в период последней трансгрессии моря (Куренков, 1972, 2005). Р. Камчатка выше устья р. Андриановки (включительно), а также впадающие в нее реки выше с. Козыревска, как и верховья р. Еловки, ранее являлись притоками больших озер (Крогиус, 1983). На

участке среднего течения р. Камчатки, примерно в 140–150 км от устья, на месте Камаковской низменности в начале четвертичного периода существовало большое холодноводное озеро со значительными глубинами (Куренков, 2005). В более поздний период, когда воды озера прорезали хребет Кумроч, оно обмелело. По мнению В.Ф. Бугаева, на период, когда средние глубины в Прака-

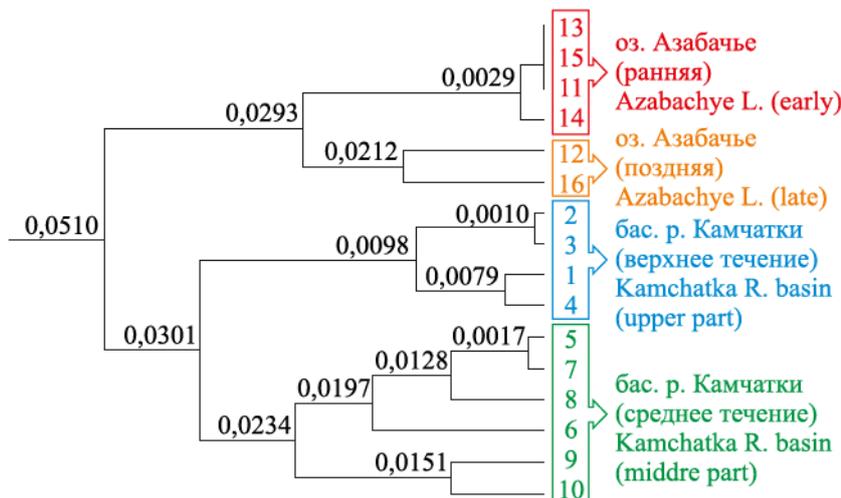


Рис. 5. UPGMA-дендрограмма, построенная по генетическим дистанциям Нея (Nei, 1987), вычисленным на основе аллельной изменчивости десяти микросателлитных локусов (номера выборок соответствуют таковым в табл. 1). В узлах ветвления указаны оценки генетических дистанций по результатам кластеризации  
 Fig. 5. The UPGMA-dendrogram built on Nei's genetic distances (Nei, 1987), calculated on the base of allele variability of ten microsatellite loci (the numbers of the samples correspond to those in Table 1). The nodes of the branches indicate genetic distance estimates based on the results of clustering

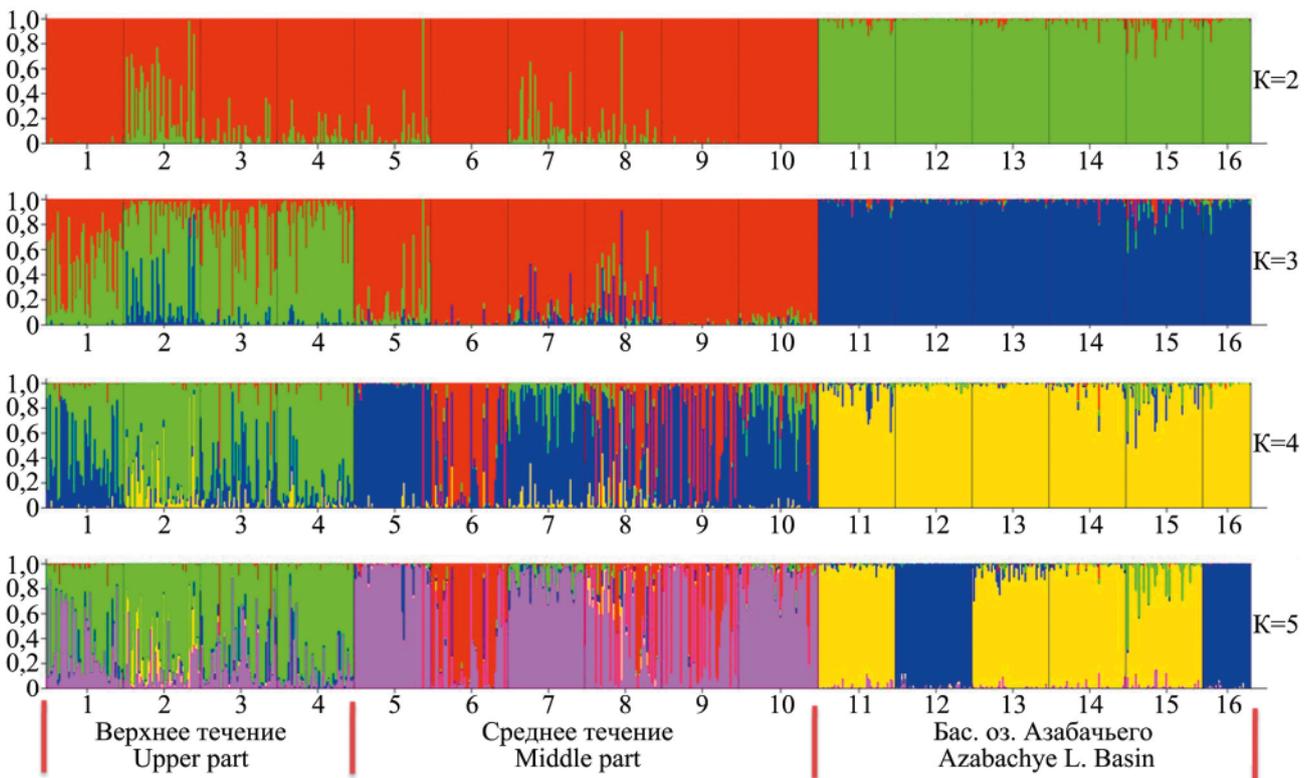


Рис. 6. Графическое представление результатов байесовского анализа 16 выборок нерки из бас. р. Камчатки, выполненного в программе Structure (K — вероятное число самостоятельных групп, значения коэффициентов принадлежности к кластерам (Q) указаны слева)  
 Fig. 6. The graphic image of the results of Bayesian analysis of 16 samples of sockeye salmon in the basin of Kamchatka River accomplished in the program Structure (K — the probable number of independent groups, the values of the coefficients of belonging to clusters (Q) are indicated on the left)

макском озере превышали 13–18 м, вероятнее всего, приходился расцвет численности нерки в р. Камчатке (Бугаев, 2010).

Результаты кластеризации выборок при  $K = 4$  свидетельствуют, что группировка среднего течения гетерогенна и в ней выделяются две совокупности особей. Наиболее дифференцирована в данном кластере выборка из р. Еловки, отобранная в 2010 г. Р. Еловка имеет важное промысловое значение и является одним из крупнейших притоков р. Камчатки. Площадь ее водосборного бассейна составляет 8240 км<sup>2</sup>. В русло р. Еловки впадают несколько крупных притоков, в числе которых реки Киревна и Двухюрточная (Государственный водный реестр, [www.textual.ru/gvrg/](http://www.textual.ru/gvrg/)). К сожалению, небольшое количество выборок из среднего течения бас. р. Камчатки и то, что в большинстве они были отобраны в районах, близких к устьям исследуемых рек, не позволяет в представленной работе подробно описать популяционно-генетическую структуру данной группировки. В.Ф. Бугаев на основе многолетних исследований обширного материала по структуре чешуи относит нерку из данного района к трем группировкам (Бугаев, 2010): группировка локальных стад нерки из притоков среднего и нижнего течения р. Камчатки, молодь которых сеголетками мигрирует в оз. Азабачье, где нагуливается до ската в море и скатывается преимущественно в возрасте 1+ («Е»); локальное стадо нерки оз. Двухюрточного, молодь которого скатывается из озера в море преимущественно в возрасте 2+ («Д»); группировка локальных стад нерки из притоков среднего и нижнего течения р. Камчатки (район воспроизводства группировки «Е»), молодь из которых в небольшом количестве (оценка по половозрелым рыбам составляет примерно 8–9%) сеголетками мигрирует на нагул в оз. Нерпичье и скатывается в море преимущественно в возрасте 1+ («Н»).

Анализ материала при  $K = 5$  позволил разделить в кластере оз. Азабачьего экземпляры ранней и

поздней форм нереста, что согласуется с результатами предыдущих исследователей (Алтухов, 1974, 1983; Алтухов и др., 1997; Горшкова, 1978; Коновалов, 1980; Глубоковский, 1995; Брыков и др., 2003; Бугаев, 2010). С наибольшим значением коэффициентов принадлежности к кластерам ( $Q$ ) (0,981–0,989) при использованной модели анализа дифференцированы экземпляры, отобранные в бассейне оз. Азабачьего в августе и сентябре, относящиеся к поздней форме. Вероятность принадлежности к отдельному кластеру особей ранней формы, обитающей в бассейне озера, также находится на довольно высоком уровне — 0,902–0,967. Высока вероятность отнесения нерки из притоков верхнего течения р. Камчатки в один кластер. Она находится в пределах от 0,603 до 0,822.

Сложность популяционно-генетической структуры нерки в бассейне р. Камчатки подтверждает мнение ряда авторов о существовании в прошлом нескольких центров расселения этого вида в период отступления плейстоценовых ледников (Глубоковский, 1995; Варнавская, 2006).

Для количественной оценки величины генетических различий между выделенными пятью группами провели иерархический анализ молекулярной дисперсии (AMOVA), для чего разложили общую молекулярную дисперсию на три иерархических уровня (табл. 6). Основная часть молекулярного разнообразия (97,60%) имеет место внутри выборок, на долю межгрупповой компоненты приходится 1,83%, что значительно превосходит дисперсию между выборками внутри групп (0,56%).

Генетическое разнообразие выборок в пределах выделенных групп заметно меньше межгруппового (табл. 7). Так, к примеру, изменчивость внутри группы выборок нерки верхнего течения не превышает 0,26%, а различия между выборками весенней формы оз. Азабачьего стремятся к нулю. Наибольшим молекулярным разнообразием характеризуется группа выборок среднего течения р. Камчатки (1,03%).

Таблица 6. Результаты иерархического анализа (Excoffier et al., 2005) генетических различий нерки бас. р. Камчатки по десяти микросателлитным локусам  
Table 6. Results of hierarchical analysis (Excoffier et al., 2005) of sockeye salmon genetic differences in the basin of Kamchatka River on ten microsatellite loci

Уровень разнообразия Diversity level	<i>d. f.</i>	Абсолютные оценки Absolute values	Доля дисперсии Proportion of variance	Значимость оценок Probability value ( <i>p</i> )
Между группами / Between groups	3	0,05711	1,83	< 0,001
Между выборками внутри групп Between samples in groups	12	0,01752	0,56	< 0,001
Внутри выборок / Inside samples	11 575	3,03873	97,60	< 0,001
Общее / Total	1591	3,11336		

Примечание. *D. f.* — число степеней свободы. Note. *D. f.* — the number of degrees of freedom.

Таблица 7. Результаты иерархического анализа (Excoffier et al., 2005) генетических различий нерки бас. р. Камчатка внутри выделенных групп по десяти микросателлитным локусам  
 Table 7. Results of hierarchical analysis (Excoffier et al., 2005) of sockeye salmon genetic differences in the basin of Kamchatka River within selected groups on ten microsatellite loci

Уровень разнообразия Diversity level	<i>d. f.</i>	Абсолютные оценки Absolute values	Доля дисперсии Proportion of variance	Значимость оценок Probability value ( <i>p</i> )
Между выборками верхнего течения р. Камчатка / Between samples from the upper part of Kamchatka River	3	0,00835	0,26	0,0625
Внутри выборок / Within samples	380	3,16609	99,74	
Между выборками среднего течения р. Камчатка / Between samples of the middle part of Kamchatka River	5	0,03164	1,03	< 0,001
Внутри выборок / Within samples	574	3,03857	98,97	
Между популяциями оз. Азабачьего / Between populations of Azabachye Lake	5	0,2510	0,77	< 0,001
Внутри выборок / Within samples	534	3,21442	99,23	
Между выборками весенней формы оз. Азабачьего / Between samples of spring morph of Azabachye Lake	3	-0,00118	-0,04	0,573
Внутри выборок / Within samples	383	3,19293	100,04	
Между выборками летней формы оз. Азабачьего / Between samples of summer morph of Azabachye Lake	1	0,03360	1,02	0,014
Внутри выборок / Within samples	154	3,26745	98,98	

Примечание. *D. f.* — число степеней свободы. Note. *D. f.* – the number of degrees of freedom.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, анализ изменчивости 10 микросателлитных локусов нерки в 16 выборках из разных районов бас. р. Камчатка выявил их высокую дифференциацию. В целом, полученные результаты позволили выделить, как минимум, три генетически обособленные группировки: «оз. Азабачье» (ранняя и поздняя форма), «верхнее течение р. Камчатка», «среднее течение р. Камчатка». Они соответствуют географическим районам нереста и времени нерестового хода нерки в бассейне реки. Анализ молекулярной варiances (AMOVA) подтверждает наличие данной иерархической структуры, различия между группами более чем в три раза превосходят различия между выборками внутри групп. Байесовский анализ также отражает самостоятельность и своеобразие выделенных структурных единиц. Представленная информация согласуется с данными, полученными предыдущими исследователями, и расширяет представления о популяционно-генетической структуре нерки. В частности, полученная модель соответствует модели внутривидовой дифференциации вида, предложенной М.К. Глубоковским (Глубоковский, 1995). На данном этапе исследований можно сделать заключение о том, что сложная популяционная система бассейна р. Камчатка представлена несколькими иерархическими уровнями: популяция бассейна реки, субпопуляции,

связанные с определенными нерестилищами-суб-изолятами, темпоральные локальные популяции.

В перспективе, расширив количество исследованных выборок, на основе полученных результатов можно не только детально характеризовать популяционно-генетическую структуру нерки всего бассейна реки, но и определять состав смешанных уловов ставных неводов, установленных в Камчатском заливе. Проведенные исследования востребованы при разработке рекомендаций по рациональному ведению промысла и поддержанию численности всех структурных единиц популяционной системы нерки р. Камчатка на стабильно оптимальном уровне.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность мл. н. с. Г.В. Базаркину и сотруднику Северо-Восточного филиала ФГБУ «Главрыбвод» Р.И. Баеву за содействие в сборе генетических проб нерки.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П.* 1974. Популяционная генетика рыб. М.: Пищ. пром-сть. 245 с.  
*Алтухов Ю.П.* 1983. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука. 279 с.  
*Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т.* 1997. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука. 288 с.

- Брыков В.А., Полякова Н.Е., Подлесных А.В. 2003. Дивергенция митохондриальной ДНК в популяциях нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) озера Азабачьего (Камчатка) // Генетика. Т. 39. № 12. С. 1687–1692.
- Бугаев В.Ф. 1986. Методика идентификации в уловах прибрежного и речного промысла особей основных локальных стад и группировок нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 26. Вып. 4. С. 600–609.
- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос. 464 с.
- Бугаев В.Ф. 2010. Нерка реки Камчатка (биология, численность, промысел). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 232 с.
- Варнавская Н.В. 2006. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 488 с.
- Васильковский М.Г. 1973. Ресурсы поверхностных вод. Т. 20. Камчатка. Л.: Гидрометеиздат. 368 с.
- Вейр Б. 1995. Анализ генетических данных. М.: Мир. 400 с.
- Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука. 343 с.
- Горшкова Г.В. 1978. Хромосомный полиморфизм нерки озера Азабачьего / Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по биохим. генетике, кариологическому полиморфизму и мутагенезу у рыб. 14–17 марта, Ленинград. М. С. 4–5.
- Коновалов С.М. 1980. Популяционная биология тихоокеанских лососей. М.: Наука. 1980. 238 с.
- Крогиус Ф.В. 1970. О различных типах чешуи красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в бассейне р. Камчатка и времени образования годового кольца // Изв. ТИНРО. Т. 74. С. 67–81.
- Крогиус Ф.В. 1983. Сезонные расы красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) и ее нерестилища в водоемах Камчатки / Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука. С. 18–31.
- Куренков И.И. 1972. Гидробиологическая характеристика оз. Азабачье по материалам 1949–1963 гг. // Изв. ТИНРО. Т. 82. С. 33–49.
- Куренков И.И. 2005. Зоопланктон озер Камчатки. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 178 с.
- Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. 1984. Молекулярное клонирование. М.: Мир. 479 с.
- Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю. 2013. Популяционно-генетическая дифференциация нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) восточного побережья Камчатки // Биология моря. Т. 39. № 5. С. 371–379.
- Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю., Савенков В.В., Сараванский О.Н., Базаркин Г.В., Ельников А.Н. 2013. Изменчивость микросателлитных локусов нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) восточного побережья Камчатки // Биология моря. Т. 39. № 4. С. 272–280.
- Пустовойт С.П. 1993. Генетическая гетерогенность нерестового стада нерки, *Oncorhynchus nerka* (Walb.), р. Камчатка // Генетика. Т. 29. № 5. С. 808–819.
- Пустовойт С.П., Макоедов А.Н. 1992. Генетическая и фенетическая изменчивость нерки, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), р. Камчатка // Генетика. Т. 28. № 6. С. 141–149.
- Хрусталева А.М. 2018. Исследование приспособительного характера полиморфизма главного комплекса гистосовместимости (МНС) по однонуклеотидным заменам в популяциях азиатской нерки. Сообщ. 2. Факторы, определяющие изменчивость гена *Opte-DAB* в бассейне реки Камчатка // Генетика. Т. 54. № 11. С. 1298–1308.
- Хрусталева А.М., Пономарева Е.В., Пономарева М.В., Шубина Е.А., Углова Т.Ю., Кловач Н.В. 2018. Исследование приспособительного характера полиморфизма главного комплекса гистосовместимости (МНС) по однонуклеотидным заменам в популяциях азиатской нерки. Сообщ. 1. В популяциях нерки рек Озерная и Камчатка действуют разные формы отбора. Генетика. Т. 54. № 10. С. 1177–1187.
- Banks M.A., Blouin M.S., Baldwin B.A., Rashbrook V.K., Fitzgerald H.A., Blankenship S.M., Hedgecock D. 1999. Isolation and inheritance of novel microsatellites in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // J. Hered. Vol. 90. P. 281–288.
- Beacham T.D., McIntosh B., MacConnachie C., Miller K.M., Withler R.E., Varnavskaya N.V. 2006a. Pacific Rim population structure of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) as determined from microsatellite analysis // Trans. Amer. Fish. Soc. Vol. 135. P. 174–187.
- Beacham T.D., Varnavskaya N.V., McIntosh B., MacConnachie C. 2006b. Population structure of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) from Russia determined with microsatellite DNA variation // Trans. Amer. Fish. Soc. Vol. 135. P. 97–109.
- Benjamini Y., Hochberg Y. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to

multiple testing // Journal of the Royal Statistical Society B. Vol. 57 (1). P. 289–300.

Excoffier L., Laval G., Schneider S. 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis // Evol. Bioinformatics Online. Vol. 1. P. 47–50.

Lewis P.O., Zaykin D.Yu. 2001. Genetic data analysis: computer program for the analysis of allelic data. <http://lewis.eeb.uconn.lewishome/software.html>.

Nei M. 1987. Molecular evolutionary genetics. N.Y.: Columbia Univ. press. 512 p.

Nelson R.J., Beacham T.D. 1999. Isolation cross species amplification of microsatellite loci useful for study of Pacific salmon // Animal Genetics. Vol. 30. P. 228–229.

Olsen J.B., Wilson S.L., Kretschmer E.J., Jones K.C., Seeb J.E. 2000. Characterization of 14 tetranucleotide microsatellite loci derived from sockeye salmon // Mol. Ecol. Vol. 9. P. 2185–2187.

Pritchard J.K., Stefens M., Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. Vol. 155. P. 945–959.

Rexroad III C.E., Coleman R.L., Gustafson A.L., Hershberger W.K., Killefer J. 2002. Development of rainbow trout microsatellite markers from repeat enriched libraries // Mar. Biotechnol. Vol. 4 (1). P. 12–16.

Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. 1989. Molecular Cloning: A Laboratory Manual. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. Press. 1626 p.

Schneider S., Roessli D., Excoffier L. 2000. Arlequin ver. 2.000: A software for population genetics data analysis. Genetics and Biometry Laboratory. Univ. Geneva. Switzerland.

Smith C.T., Koop B.F., Nelson R.J. 1998. Isolation and characterization of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) microsatellites and their use in other salmonids // Mol. Ecol. Vol. 7. P. 1613–1621.

Sokal R.R., Michener C.D. 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. In: University of Kansas Science Bulletin. P. 1409–1438.

Williamson K.S., Cordes J.F., May B. 2002. Characterization of microsatellite loci in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) and cross-species amplification in other salmonids // Mol. Ecol. Notes. Vol. 2. P. 17–19.

## REFERENCES

Altukhov Yu.P. *Populyatsionnaya genetika ryb* [Fish Population Genetics]. Moscow: Pishchevaya Promyshlennost, 1983, 245 p.

Altukhov Yu.P. *Geneticheskie protsessy v populyatsiyakh* [Genetic Processes in Populations]. Moscow: Akademkniga, 2003, 279.

Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A., Omelchenko V.T. *Populyatsionnaya genetika lososevykh ryb* [Population Genetics of Salmonid Fishes]. Moscow: Nauka, 1997, p. 288.

Brykov V.A., Polyakova N.E., Podlesnykh A.V. Divergence of Mitochondrial DNA in Populations of Sockeye Salmon *Oncorhynchus nerka* Walbaum from Azabach'e Lake (Kamchatka). *Russian Journal of Genetics*, 2003, vol. 39, no.12, pp. 1432–1437. (In Russian)

Bugaev V.F. Method of identifying individuals of the principal local populations and groups of *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) of the Kamchatka R. basin in the coastal and river catches. *Voprosy ikhtiologii*, 1986, vol. 26, issue 4, pp. 600–609. (In Russian)

Bugaev V.F. *Aziatskaya nerka (presnovodnyi period zhizni, struktura lokal'nykh stad, dinamika chislennosti)* [Asian Sockeye Salmon: Freshwater Life Period, Structure of Local Herds, and Population Dynamics]. Moscow: Kolos, 1995, 464 p.

Bugayev V.F. *Nerka reki Kamchatki (biologiya, chislennost, promysel)* [Sockeye Salmon of the Kamchatka River. Life history. Abundance. Utilization]. Petropavlovsk-Kamchatskiy: Kamchatpress, 2010, 232 p.

Varnavskaya N.V. *Geneticheskaya differentsiatsiya populyatsiy tikhookeanskikh lososey* [Genetic Differentiation of Pacific Salmon Populations]. Petropavlovsk-Kamchatskiy: KamchatNIRO, 2006, 488 p.

Vasilkovskiy M.G. *Resursy poverkhnostnykh vod. T. 20. Kamchatka* [Surface water resources, vol. 20, Kamchatka]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1973, 368 p.

Veyr B. *Analiz geneticheskikh dannykh* [Analysis of genetic data]. Moscow: Mir, 1995, 400 p.

Glubokovskiy M.K. *Evolutsionnaya biologiya lososevykh ryb* [Evolutionary Biology of Salmonid Fishes]. Moscow: Nauka, 1995, 343 p.

Gorshkova G.V. Chromosomal polymorphism of sockeye salmon of Lake Azabachy. *Tez. dokl. II Vsesoyuz. soveshch. po biokhim. genetike, kariologicheskomu polimorfizmu i mutagenezu u ryb* [Abstracts II All-Union. conference on biochemical genetics, karyological polymorphism and mutagenesis in fish]. Leningrad, 1978, pp. 4–5. (In Russian)

Konovalov S.M. *Populyatsionnaya biologiya tikhookeanskikh lososey* [Populational Biology of Pacific Salmon]. Leningrad: Nauka Publishers, 1980, 237 p.

- Krogius F.V. On the various sclave types of the red salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), in the basin of the Kamchatka R. and the time of formation of the annulus. *Izvestiya TINRO*, 1970, vol. 74, pp. 67–81. (In Russian)
- Krogius F.V. *Sezonnyye rasy krasnoy Oncorhynchus nerka (Walb.) i eye nerestilishcha v vodoyemakh Kamchatki* [Seasonal races of the red salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walb.), and its spawning grounds in Kamchatka waters]. In: Biological Principles of the Development of the Salmon Fishery in USSR Waters. Moscow: Nauka Publishers, 1983, pp. 18–31. (In Russian)
- Kurenkov I.I. Hydrobiological characteristics of Lake Azabachye, based on data for 1949–1963. *Izvestiya TINRO*, 1972, vol. 82, pp. 33–49. (In Russian)
- Kurenkov I.I. *Zooplankton ozer Kamchatki* [Zooplankton of Kamchatka Lakes]. Petropavlovsk-Kamchatskiy: KamchatNIRO, 2005, 178 p.
- Maniatis T., Frich E., Sambruk G. *Metody geneticheskoy inzhenerii. Molekulyarnoe klonirovanie* [Methods of Genetic Engineering. Molecular Cloning]. Moscow: Mir, 1984, 479 p.
- Pilganchuk O.A., Shpigalskaya N.Yu. Genetic differentiation of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) populations of Eastern Kamchatka. *Russian Journal of Marine Biology*, 2013, vol. 39, no. 5, pp. 371–379. (In Russian.) DOI:10.1134/S1063074013050052
- Pilganchuk O.A., Shpigalskaya N.Yu., Savenkov V.V., Saravanskiy O.N., Bazarkin G.V., Elnikov A.N. Microsatellite DNA variation in sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) populations of Eastern Kamchatka. *Russian Journal of Marine Biology*, 2013, vol. 39, no. 4, pp. 272–280. (In Russian.) DOI:10.1134/S1063074013040081
- Pustovoit S.P. Heterogeneity of the Spawning Run of Sockeye Salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) from the Kamchatka River. *Genetika*, 1993, vol. 29, no. 5, pp. 808–819. (In Russian)
- Pustovoit S.P., Makoedov A.N. Genetic and Phenetic Variations in the Population of Chum Salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) from the Kamchatka River. *Genetika*, 1992, vol. 28, no. 6, pp. 141–149. (In Russian)
- Khrustaleva A.M. Adaptive Nature of Major Histocompatibility Complex (MHC) Polymorphism Inferring from Single Nucleotide Substitutions in Asian Sockeye Salmon Populations. II. Factors Determining Onne-DAB gene Variability in Kamchatka River. *Genetika*, 2018, vol. 54, no. 11, pp. 1298–1308. (In Russian)
- Khrustaleva A.M., Ponomareva E.V., Ponomareva M.V., Shubina E.A., Uglova T.Y., Klovach N.V. Adaptive nature of major histocompatibility complex (MHC) polymorphism inferring from single nucleotide substitutions in Asian sockeye salmon populations. I. Different forms of selection act in sockeye salmon populations from Ozernaya and Kamchatka rivers. *Genetika*, 2018, vol. 54, no. 10, pp. 1177–1187. (In Russian)
- Banks M.A., Blouin M.S., Baldwin B.A., Rashbrook V.K., Fitzgerald H.A., Blankenship S.M., Hedgecock D. Isolation and inheritance of novel microsatellites in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *J. Hered.*, 1999, vol. 90, pp. 281–288.
- Beacham T.D., McIntosh B., MacConnachie C., Miller K.M., Withler R.E., Varnavskaya N.V. Pacific Rim population structure of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) as determined from microsatellite analysis. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 2006, vol. 135, P. 174–187.
- Beacham T.D., Varnavskaya N.V., McIntosh B., MacConnachie C. Population structure of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) from Russia determined with microsatellite DNA variation. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 2006, vol. 135, pp. 97–109.
- Benjamini Y., Hochberg Y. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society B*. 1995, vol. 57 (1), pp. 289–300.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evol. Bioinformatics Online*, 2005, vol. 1, pp. 47–50.
- Lewis P.O., Zaykin D.Yu. Genetic data analysis: computer program for the analysis of allelic data, 2001. Available at: <http://lewis.eeb.uconn.lewishome/software.html>
- Nei M. *Molecular evolutionary genetics*. N.Y.: Columbia Univ., 1987, 512 p.
- Nelson R.J., Beacham T.D. Isolation cross species amplification of microsatellite loci useful for study of Pacific salmon. *Animal Genetics*, 1999, vol. 30, pp. 228–229.
- Olsen J.B., Wilson S.L., Kretschmer E.J., Jones K.C., Seeb J.E. Characterization of 14 tetranucleotide microsatellite loci derived from sockeye salmon. *Mol. Ecol.*, 2000, vol. 9, pp. 2185–2187.

Pritchard J.K., Stefens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 2000, vol. 155, pp. 945–959.

Rexroad III C.E., Coleman R.L., Gustafson A.L., Hershberger W.K., Killefer J. Development of rainbow trout microsatellite markers from repeat enriched libraries. *Mar. Biotechnol.*, 2002, vol. 4 (1), pp. 12–16.

Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. Press, 1989, 1626 p.

Schneider S., Roessli D., Excoffier L. Arlequin ver. 2.000: A software for population genetics data analysis. Genetics and Biometry Laboratory. Univ. Geneva. Switzerland, 2000.

Smith C.T., Koop B.F., Nelson R.J. Isolation and characterization of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) microsatellites and their use in other salmonids. *Mol. Ecol.*, 1998, vol. 7, pp. 1613–1621.

Sokal R.R., Michener C.D. A statistical method for evaluating systematic relationships. In: *University of Kansas Science Bulletin*, 1958, pp. 1409–1438.

Williamson K.S., Cordes J.F., May B. Characterization of microsatellite loci in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) and cross-species amplification in other salmonids. *Mol. Ecol. Notes*, 2002, vol. 2, pp. 17–19.

Статья поступила в редакцию: 25.02.2019

Статья принята после рецензии: 14.06.2019