

УДК 575.86:597.553.2

ВНУТРИВИДОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ мтДНК САХАЛИНСКОГО ТАЙМЕНЯ *Parahucho perryi*

© 2013 г. Л. А. Скурихина¹, А. Г. Олейник¹, А. Д. Кухлевский^{1, 2}, В. В. Маляр¹

¹Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения Российской академии наук,
Владивосток 690059
e-mail: skurikhina@gmail.com

²Дальневосточный федеральный университет, кафедра генетики, Владивосток 690600

Поступила в редакцию 08.11.2012 г.

Исследован внутривидовой полиморфизм сахалинского тайменя *Parahucho perryi* (Brevoort, 1856), Salmonidae с помощью ПДРФ-анализа участков генов *Cytb*, контрольного региона (*D-loop*), первой–четвертой субъединиц надоксиддегидрогеназы и секвенирования фрагмента *COI* митохондриальной ДНК. Выявлена статистически значимая генетическая дифференциация популяций материкового побережья Японского моря, западного и восточного побережий о-ва Сахалин. Более высокий уровень гаплотипического разнообразия сахалинских популяций по сравнению с приморскими и структура генеалогий гаплотипов указывают на то, что все популяции *Parahucho perryi* произошли от одного общего предка, обитавшего, вероятнее всего, на западном побережье Сахалина.

DOI: 10.7868/S0016675813070138

Сахалинский таймень *Parahucho perryi* (Brevoort, 1856) – уникальная, относительно редкая рыба сем. Salmonidae. Единственный вид рода *Parahucho* занимает узкий, очаговый и неуклонно сокращающийся ареал, включающий западное побережье Японского моря от Татарского пролива до залива Петра Великого, о-в Сахалин, Южные Курильские острова и о-в Хоккайдо [1, 2]. Сахалинский таймень способен доживать до 20–22 лет, имеет самые крупные размеры по сравнению с другими лососями и ведет полупроходной образ жизни [2–5]. Работ по морфологическим и биологическим характеристикам, экологии и поведению *Parahucho perryi* вполне достаточно для того, чтобы получить более-менее ясное представление о данном виде и амплитуде внутривидовых колебаний названных признаков [4–16 и др.]. В то же время генетические данные, освещающие внутривидовую структуру сахалинского тайменя, единичны и отражают, в основном, начальный характер этих исследований [17–22]. При этом показано, что микросателлитные локусы являются надежным маркером для дифференциации его внутривидовых группировок [19, 21, 22], а внутривидовой полиморфизм митохондриальной ДНК (мтДНК) обнаружен не был [20]. Учитывая краснокнижный статус сахалинского тайменя [23–25] и современные представления о необходимости сохранения внутривидового молекулярно-генетического разнообразия в ходе хозяйственного использования рыб, мы продолжили в настоящей работе исследование мтДНК

Parahucho perryi, дополнив материал новыми образцами, в том числе выборками с о-ва Сахалин, используя ПДРФ-анализ и секвенирование нуклеотидных последовательностей. Для секвенирования был выбран участок первой субъединицы цитохром с-оксидазного комплекса *COI*, как одного из генов мтДНК, хорошо пригодных для филогенетических построений [26] и наиболее полно представленных в базах нуклеотидных последовательностей. Этот участок гена *COI* позволяет анализировать внутри- и межвидовые родственные отношения, в связи с чем был предложен для использования в ДНК-баркодинге [27] и утвержден в качестве стандартного маркера для ДНК-штрихкодирования животных Международным Консорциумом (Consortium for the Barcodes of Life: www.barcoding.si.edu).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Выборки и методы получения первичных данных

Объем исследованного материала и локализация популяций, из которых взяты выборки, представлены в табл. 1 и на рис. 1. Индивидуальные препараты тотальной ДНК получали из фиксированных этанолом тканей сердца и плавников по стандартной методике [28]. Метод проведения ПДРФ-анализа трех участков мтДНК, кодирующих *Cytb/D-loop*, ND1/ND2, ND3/ND4L/ND4, подробно изложен в работах [20, 29]. Условия секвенирования части гена *COI* и реакции его ам-

Таблица 1. Основные характеристики выборок сахалинского *Parahucho perryi* и сибирского *Hucho taimen* тайменей

Вид	Популяция	Географическое положение	Широта/Долгота	Объем выборки
1. <i>Parahucho perryi</i>	р. Киевка	Западное побережье Японского моря	43°06' N/134°17' E	6
2. <i>P. perryi</i>	р. Тумнин, 1998	»	49°11' N/140°21' E	10
3. <i>P. perryi</i>	р. Тумнин, 2005	»	49°11' N/140°21' E	4
4. <i>P. perryi</i>	р. Тумнин, 2007	»	49°11' N/140°21' E	12
5. <i>P. perryi</i>	р. Максимовка	»	46°05' N/137°54' E	3
6. <i>P. perryi</i>	оз. Айнское	о. Сахалин, западное побережье (басс. Японского моря)	48°29' N/142°04' E	16
7. <i>P. perryi</i>	зал. Набильский	о. Сахалин, восточное побережье (басс. Охотского моря)	51°35' N/143°17' E	5
8. <i>Hucho taimen</i>	р. Манома	Бассейн р. Амур	49°21' N/137°24' E	2
9. <i>H. taimen</i>	р. Аричи	»	49°27' N/136°50' E	5

плификации с помощью праймеров COI-FishF1 и COI-FishR1 [30] также подробно описаны ранее [31, 32].

Статистический анализ

При статистической обработке результатов ПДРФ-анализа основные показатели генетической изменчивости рассчитывали, используя пакеты программ REAP [33], ARLEQUIN version 3.5. [34]. Для определения уровня внутрипопуляционного полиморфизма использовали величины нуклеотидного (π) и гаплотипического (h) разнообразия [35, 36]. Гетерогенность частот гаплотипов между каждой парой анализируемых выборок оценивали методом Монте-Карло по результатам 10000 псевдослучайных реплик [37] и методом одноуровневой AMOVA по F_{ST} [38]. Распределение различий между гаплотипами, основанное на числе нуклеотидных замен между всеми парами гаплотипов (*mismatch-distribution*) [39, 40], анализировалось для оценки генетической изменчивости популяций. Количественный анализ географической подразделенности изменчивости мтДНК, предполагающий разложение общей молекулярной дисперсии частот гаплотипов на иерархические уровни, и последующее определение степени генетической дифференциации в рамках выделенной иерархии проводили с помощью AMOVA [38]. Для тестирования существенности иерархических компонентов дисперсии рассчитывали соответствующие критерии Ф-статистики [41, 42].

Для оценки нуклеотидной дивергенции [35, 36] при филогенетическом анализе использовали метод максимальной экономии (MP), кото-

рый был выполнен с помощью пакетов программ PAUP version 4.0b10 [43] и PHYLIP 3.67 [44] (<http://evolution.gs.washington.edu/phytip.html>). Устойчивость кластеризации оценивали в 1000 итераций бутстреп-анализа [45]. Графическое изображение дендрограмм получали в программе TreeView (<http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/treeview.html>). Для реконструкции филогеографических связей между гаплотипами мтДНК были построены MST деревья минимальной протяженности (Minimum Spanning Tree) по методу медианных сетей (алгоритм MJ) [46] в пакете программ Network 4.5.02 (Fluxus Technology Ltd., www.fluxus-engineering.com).

Выравнивание нуклеотидных последовательностей фрагмента гена *COI* осуществляли с использованием программного обеспечения MEGA5 по протоколу ClustalW [47]. Оптимальную модель нуклеотидного замещения рассчитывали в программе jModelTest 0.1.1 [48], используя информационный критерий Акаки (AKI). Генетические дистанции между последовательностями рассчитывали с использованием модели Тамура–Неи (TrN) [49].

Построение филогенетических деревьев методами ближайшего соседа (NJ) [50], максимального правдоподобия (ML) [51], максимальной экономии MP [52] было выполнено в программе MEGA5 [51]. Устойчивость кластеризации оценивали в 1000 итераций бутстреп-анализа [45]. NJ, MP и ML деревья создавались для обеспечения графического представления паттернов расхождения между выделенными группировками сахалинского тайменя. Для поиска оптимальной топологии филогенетического дерева было также реконструировано Байесовское дерево по алгоритму MrBayes 3.2.1 (<http://mrbayes.sourceforge>).

net/index.php). Сеть гаплотипов строили с использованием программы SplitsTree4 version 4.12.6 (MJ) [53].

Для филогенетических построений в настоящей работе в качестве внешней группы были использованы нуклеотидные последовательности сибирского тайменя *Hucho taimen*. Секвенированные последовательности депонированы в базу данных National Center for Biotechnology Information (NCBI/GenBank).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ полиморфизма длин рестрикционных фрагментов

Суммарный размер амплифицированных участков мтДНК равен 7814 парам нуклеотидов (пн). Общее число сайтов, определенное из анализа размеров и распределения рестрикционных фрагментов в гаплотипах, равно 360, что составляет около 1700 нуклеотидов, или 10.2% митохондриального генома. У 56 исследованных особей *Parahucho perryi* было выявлено 12 гаплотипов, из них восемь обнаружены впервые. У семи особей *Hucho taimen* выявлено четыре гаплотипа, общих гаплотипов у анализируемых видов не обнаружено. Распределение и абсолютные частоты гаплотипов в популяциях приведены в табл. 2.

Сравнительные характеристики генетического разнообразия представлены в табл. 3. Средние значения гаплотипического и нуклеотидного разнообразия составляют 0.6589 ± 0.18985 и 0.0011986 соответственно. В сахалинских популяциях гаплотипическое разнообразие значительно выше (0.8250 ± 0.11927), чем в популяциях материкового побережья (0.5482 ± 0.23691). Нуклеотидное разнообразие в сахалинских популяциях выше на порядок (0.00251) по сравнению с приморскими популяциями (0.0003243). Наиболее высокие значения h и π характерны для выборки из Набильского залива.

Оценки достоверности генетических различий выборок по частотам гаплотипов с использованием χ^2 и по критерию F_{ST} представлены в табл. 4. Поскольку при тестировании на гетерогенность трех выборок из р. Тумнин, собранных в разные годы, нулевая гипотеза гомогенности не была отвергнута, весь материал был объединен в одну выборку. Оба теста показали статистически значимые различия ($p < 0.01$) между всеми парами выборок, кроме пар р. Киевка – р. Максимовка, р. Максимовка – оз. Айнское и р. Максимовка – Набильский залив (по критерию F_{ST}). Уровень различий соответствует данным, полученным для *Parahucho perryi* в предыдущей работе [20]. При тестировании выборок, объединенных в группы по принадлежности к разным регионам (матери-

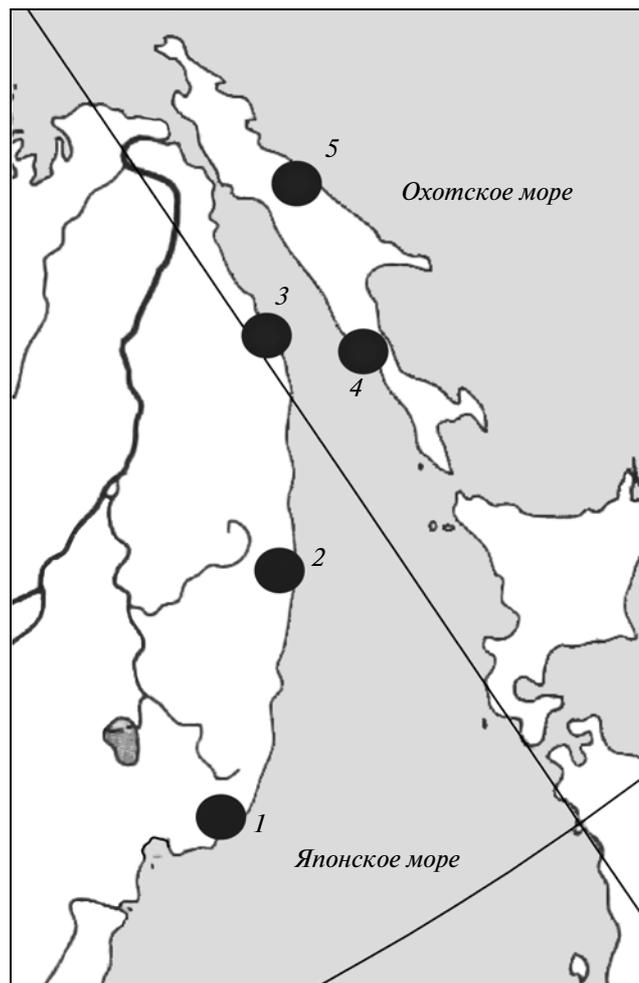


Рис. 1. Места взятия выборок *Parahucho perryi*: 1 – р. Киевка, 2 – р. Максимовка, 3 – р. Тумнин, 4 – оз. Айнское, 5 – Набильский залив.

ковое побережье – о. Сахалин), наблюдаются достоверные различия по χ^2 при $p < 0.05$.

Для количественной оценки величины генетических различий между всеми парами выборок молекулярную дисперсию разделяли на следующие иерархические уровни – межрегиональный (популяции материкового побережья и популяции о. Сахалин), межпопуляционный и внутривидовой (табл. 5). Проведенный анализ позволил выявить (варианты I, II), что большая часть молекулярного разнообразия *Parahucho perryi* связана с генетическим разнообразием внутри выборок, при этом все компоненты дисперсии статистически существенны. Результаты проверки гипотезы разделения ареала на две части (варианты III, IV) показали ее несостоятельность. Однако при оценке генетической изменчивости популяций с помощью анализа *mismatch-distribution* была получена четко выраженная бимодальная кривая распре-

Таблица 2. Встречаемость гаплотипов мтДНК в исследуемых популяциях тайменей (по данным ПДРФ-анализа)

Гаплотип	Популяции									Число гаплотипов
	р. Киевка	р. Тумнин, 1998	р. Тумнин, 2005	р. Тумнин, 2007	р. Максимовка	оз. Айнское	зал. Набильский	р. Манома	р. Аричи	
Par 1	4	1	0	0	2	0	0	0	0	7
Par 2	1	8	4	12	1	3	0	0	0	29
Par 3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Par 4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Par 5	0	0	0	0	0	4	0	0	0	4
Par 6	0	0	0	0	0	7	0	0	0	7
Par 7	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Par 8	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Par 9	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Par 10	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
Par 11	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Par 12	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Huc 1	0	0	0	0	0	0	0	2	1	3
Huc 2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Huc 3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Huc 4	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2

Таблица 3. Сравнительные показатели изменчивости мтДНК исследуемых популяций сахалинского тайменя *Parahucho perryi* по данным ПДРФ-анализа

Популяция	Число исследованных особей	Число гаплотипов	Число полиморфных сайтов	Гаплотипическое разнообразие (h)	Нуклеотидное разнообразие (π)
1. р. Киевка	6	3	2	0.6000 ± 0.21517	0.000438
2. р. Тумнин, 1998	10	3	2	0.3778 ± 0.18128	0.000201
3. р. Тумнин, 2005	4	1	0	0.0000 ± 0.00000	0.000000
4. р. Тумнин, 2007	12	1	0	0.0000 ± 0.00000	0.000000
5. р. Максимовка	3	2	1	0.6667 ± 0.31427	0.000334
6. оз. Айнское	16	5	11	0.7500 ± 0.07754	0.002087
7. зал. Набильский	5	4	12	0.9000 ± 0.16100	0.002933

Таблица 4. Тестирование уровня дифференциации выборок *Parahucho perryi* по данным ПДРФ-анализа

Популяция	1	2	3	4	5
1. р. Киевка	—	20.45*	0.75	18.22*	11.00*
2. р. Тумнин	0.59220*	—	11.46*	30.69*	31.00*
3. р. Максимовка	-0.27500	0.65266*	—	13.36*	8.00*
4. оз. Айнское	0.23921*	0.34545*	0.15009	—	21.00*
5. зал. Набильский	0.42782*	0.71360*	0.30667	0.27726*	—

Примечание. Выше диагонали χ^2 [37], ниже диагонали коэффициент F_{ST} [41] (* – различия достоверны при $p < 0.05$).

Таблица 5. Анализ гаплотипических различий между популяциями *Parahucho perryi* по методу AMOVA [38]

Уровень разнообразия	<i>d.f.</i>	Абсолютные оценки	Процент дисперсии	Вероятность (<i>p</i>)
<i>Вариант I</i> (все исследуемые популяции)				
Между популяциями	6	0.39061 Va	29.07	0.00035
Внутри популяций	49	0.95323 Vb	70.93	0.00000
<i>Вариант II</i> (сахалинские – материковые популяции)				
Между регионами	1	0.32812 Va	22.13	0.04594
Между популяциями внутри регионов	5	0.20145 Vb	13.59	0.00391
Внутри популяций	49	0.95323 Vc	64.29	0.00098
<i>Вариант III</i> (популяция из оз. Айнское – все остальные популяции)				
Между группами	1	0.04325 Va	2.98	0.41349
Между популяциями внутри групп	3	0.49128 Vb	33.82	0.00000
Внутри популяций	51	0.91826 Vc	63.21	0.00000
<i>Вариант IV</i> (популяция из Набильского залива – все остальные популяции)				
Между группами	1	0.73603 Va	36.88	0.19746
Между популяциями внутри групп	3	0.34132 Vb	17.10	0.00000
Внутри популяций	51	0.91826 Vc	46.01	0.00000

ления различий, основанных на числе нуклеотидных замен, между гаплотипами из выборок с материкового побережья и о. Сахалин (рис. 2). Неоднозначные результаты проведенных ана-

лизов могут свидетельствовать как об ошибке выборочности, так и о сложной картине пространственной генетической дифференциации популяций исследуемого вида.

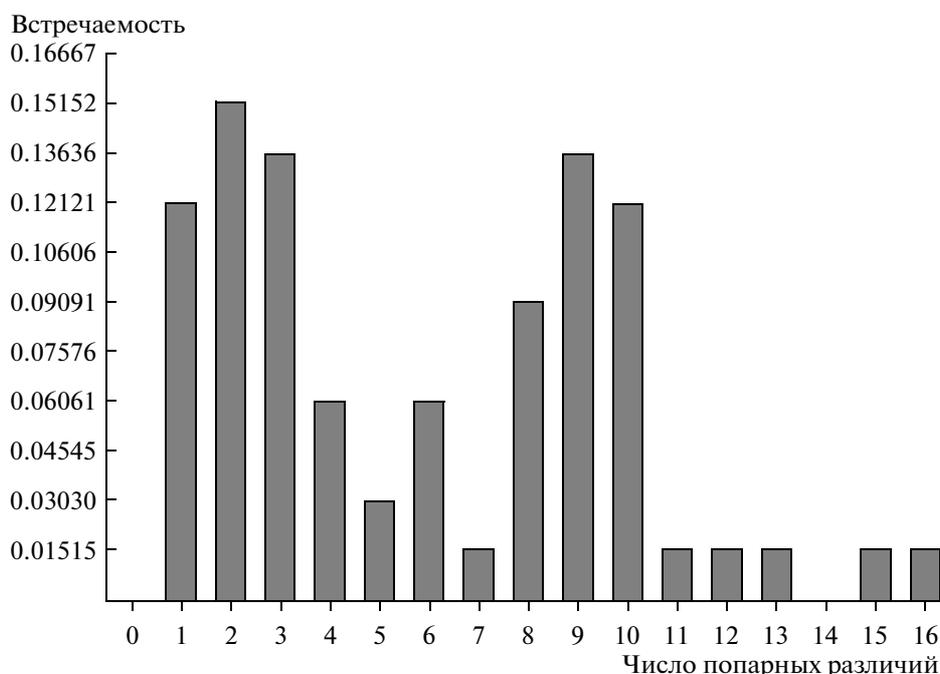


Рис. 2. Распределение изменчивости [39, 40] в популяциях *Parahucho perryi* по данным ПДРФ-анализа.

Таблица 6. Значения внутри- и межвидовой дивергенции мтДНК (в процентах нуклеотидных замен) у тайменей *Parahucho perryi* и *Hucho taimen* на основании данных ПДРФ-анализа [35, 36]

Таксон (популяция)	1	2	3	4	5	6	7	8
1. <i>P. perryi</i> (р. Киевка)	—							
2. <i>P. perryi</i> (р. Тумнин, 1998)	0.0133668	—						
3. <i>P. perryi</i> (р. Тумнин, 2005)	0.0200254	−0.0000038	—					
4. <i>P. perryi</i> (р. Тумнин, 2007)	0.0200254	−0.0000038	0.0000000	—				
5. <i>P. perryi</i> (р. Максимовка)	−0.0078039	0.0100464	0.0167122	0.0167122	—			
6. <i>P. perryi</i> (оз. Айнское)	0.0620087	0.0414723	0.0414035	0.0414035	0.0583577	—		
7. <i>P. perryi</i> (зал. Набильский)	0.1079464	0.0905977	0.0904740	0.0904740	0.1076113	0.08223256	—	
8. <i>H. taimen</i> (басс. р. Амур)	20.7197876	20.7660659	20.7878665	20.7878665	20.7319227	20.5597919	20.6818296	—

Значения внутривидовой дивергенции нуклеотидных последовательностей трех исследуемых участков мтДНК для анализируемых популяций *Parahucho perryi*, выраженные в процентах

нуклеотидных замен на рестрикционный сайт, представлены в табл. 6. Уровень дивергенции между популяциями сахалинского тайменя колеблется в пределах от нуля до 0.11%. Диверген-

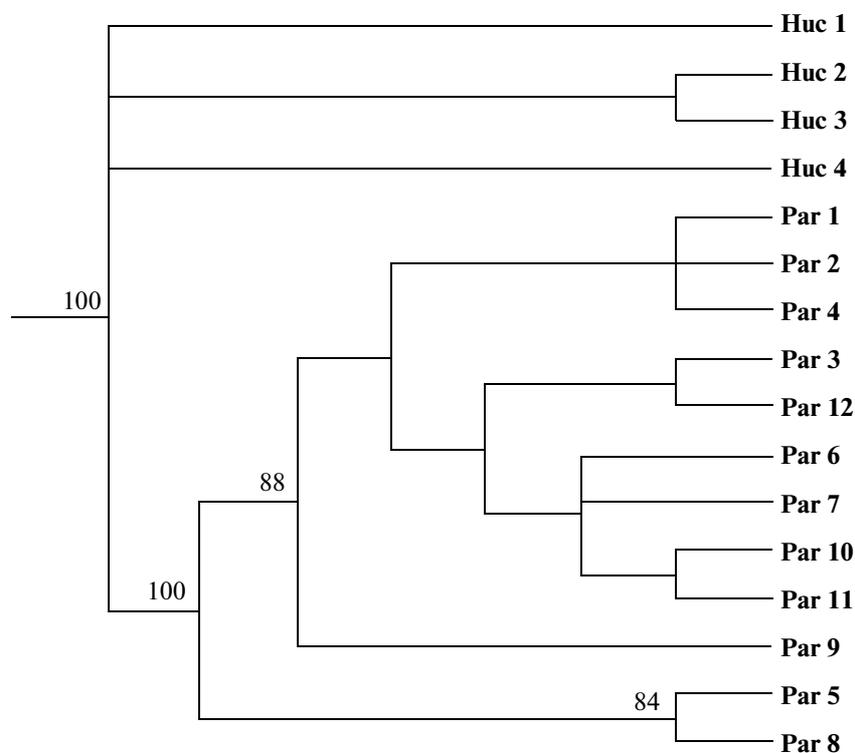


Рис. 3. Внутривидовые филогенетические связи (MP) гаплотипов мтДНК *Parahucho perryi* по данным ПДРФ-анализа. Цифрами в точках ветвления показаны оценки бутстреп-поддержки (% от 1000 реплик). *Hucho taimen* (гаплотипы **Huc 1–4**) использован в качестве внешней группы. Обозначение гаплотипов, их распределение в исследуемых популяциях и абсолютные частоты гаплотипов представлены в табл. 2.

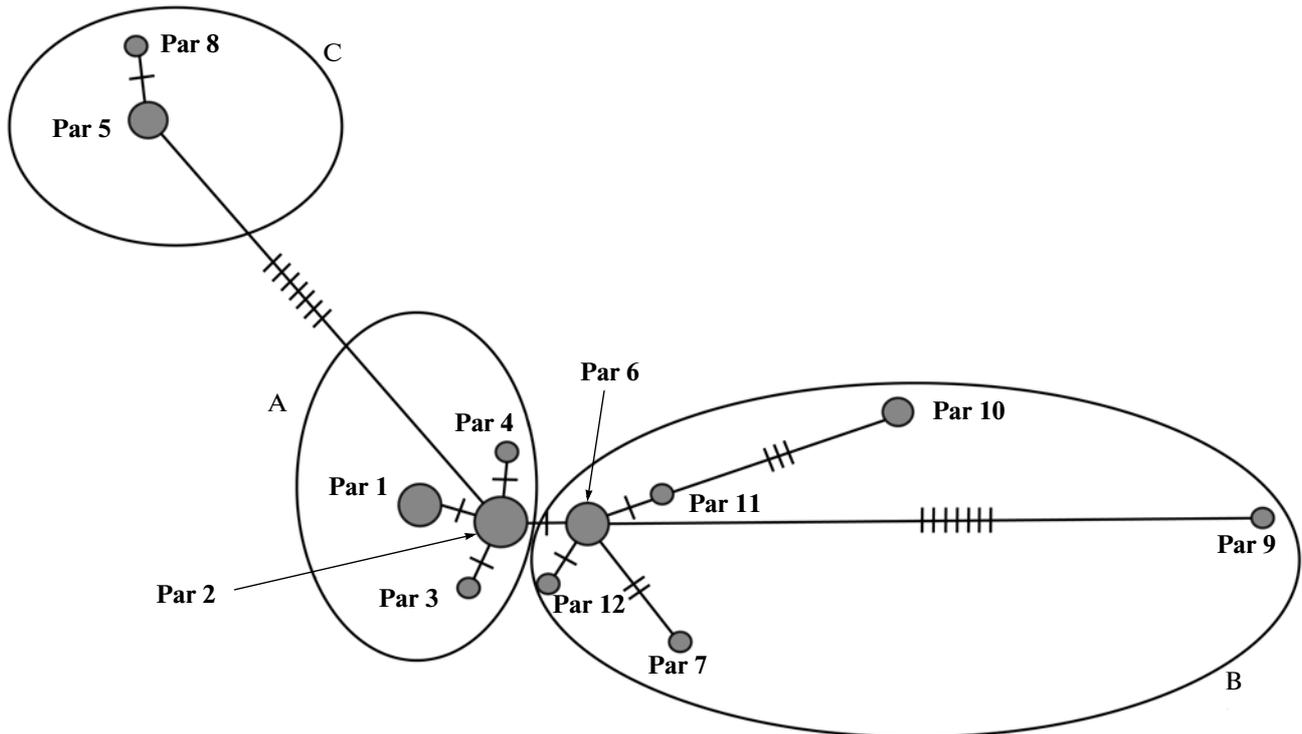


Рис. 4. Генеалогическая сеть (MST-дерево) гаплотипов мтДНК *Parahucho perryi*, полученная на основании данных ПДРФ-анализа. Обозначение гаплотипов и их распределение в исследуемых популяциях представлены в табл. 2. Размеры окружностей пропорциональны абсолютным частотам гаплотипов.

ция между сахалинским и сибирским тайменями превышает 20%.

На основании полученных оценок была построена МР фенограмма, топология которой приведена на рис. 3. На данной топологии лишь два кластера имеют высокие поддержки: базальный кластер, объединяющий два гаплотипа, обнаруженных у пяти особей в оз. Айнское (84%), и кластер, включающий все остальные гаплотипы, принадлежащие оставшейся 51 исследованной особи *Parahucho perryi* (88%).

Генеалогия гаплотипов исследованных выборок *Parahucho perryi* отражена в виде MST-дерева на рис. 4. При анализе не было обнаружено альтернативных связей, возникающих в результате обратных или параллельных мутаций. Все гаплотипы, входящие в состав структуры генеалогии, можно условно объединить в три филогеографические группы (А, В, С). В группе А основным является гаплотип **Par 2**, встречающийся во всех популяциях, за исключением популяции из Набильского залива (восточное побережье о. Сахалин). В группе В основным является гаплотип **Par 6**, который встречается только в популяции из оз. Айнское. Хотя гаплотипы **Par 2** и **Par 6** отличаются друг от друга одной нуклеотидной заменой, первая группа является смешанной и объединяет представителей из приморских по-

пуляций (реки Киевка, Тумнин, Максимовка) и восемь сахалинских представителей из популяции оз. Айнское (табл. 2). В группе В объединяются представители только из сахалинских выборок. Наибольшим числом мутационных шагов (3–7) от **Par 6** отделены гаплотипы, принадлежащие популяции из Набильского залива (восточное побережье о. Сахалин). Также семью нуклеотидными заменами отделены от **Par 2** гаплотипы **Par 5** и **Par 8**, обнаруженные у пяти особей из оз. Айнское (западное побережье о. Сахалин, группа С).

Секвенирование гена COI

Нуклеотидная последовательность фрагмента гена *COI* мтДНК была определена у 37 особей сахалинского тайменя и семи особей сибирского тайменя. Длина исследуемого участка *COI* составила 655 пн, 77 позиций были филогенетически информативными.

Варибельные сайты последовательности гена *COI* мтДНК, выявленные в выборках *Parahucho perryi*, представлены в табл. 7. Обнаружено 10 мутационных замен. Из них три являлись одиночными и семь филогенетически значимыми. Всего найдено шесть гаплотипов, различающихся 1–6 нуклеотидными заменами. Большая часть мутаций в последовательностях обусловлена транзи-

Таблица 7. Варибельные сайты последовательности гена *COI* мтДНК, выявленные в выборках *Parahucho perryi*

Гаплотип	49	160	175	287	352	427	475	505	532	575
A	A	T	T	C	A	G	C	T	C	C
B	.	C	C	A	T
C	.	C	C	T
D	.	C	C	.	G	.	.	C	.	T
E	.	C	C	T	A	T
F	G	C	C	.	.	A	A	.	.	T

Примечание. Точками обозначены одинаковые позиции.

циями. Число транзиций составило 8, трансверсий 2, соотношение транзиций к трансверсиям — 4 : 1. Все мутационные замены были синонимичными. На основании полученных данных построены консенсусные NJ, MP, ML и Байесовское

(ВА) дерева. Топология Байесовского дерева (рис. 5) конгруэнтна NJ, MP и ML топологиям. В соответствии с дендрограммой все анализируемые особи объединяются в четыре компактных кластера. В самый многочисленный кластер (гап-

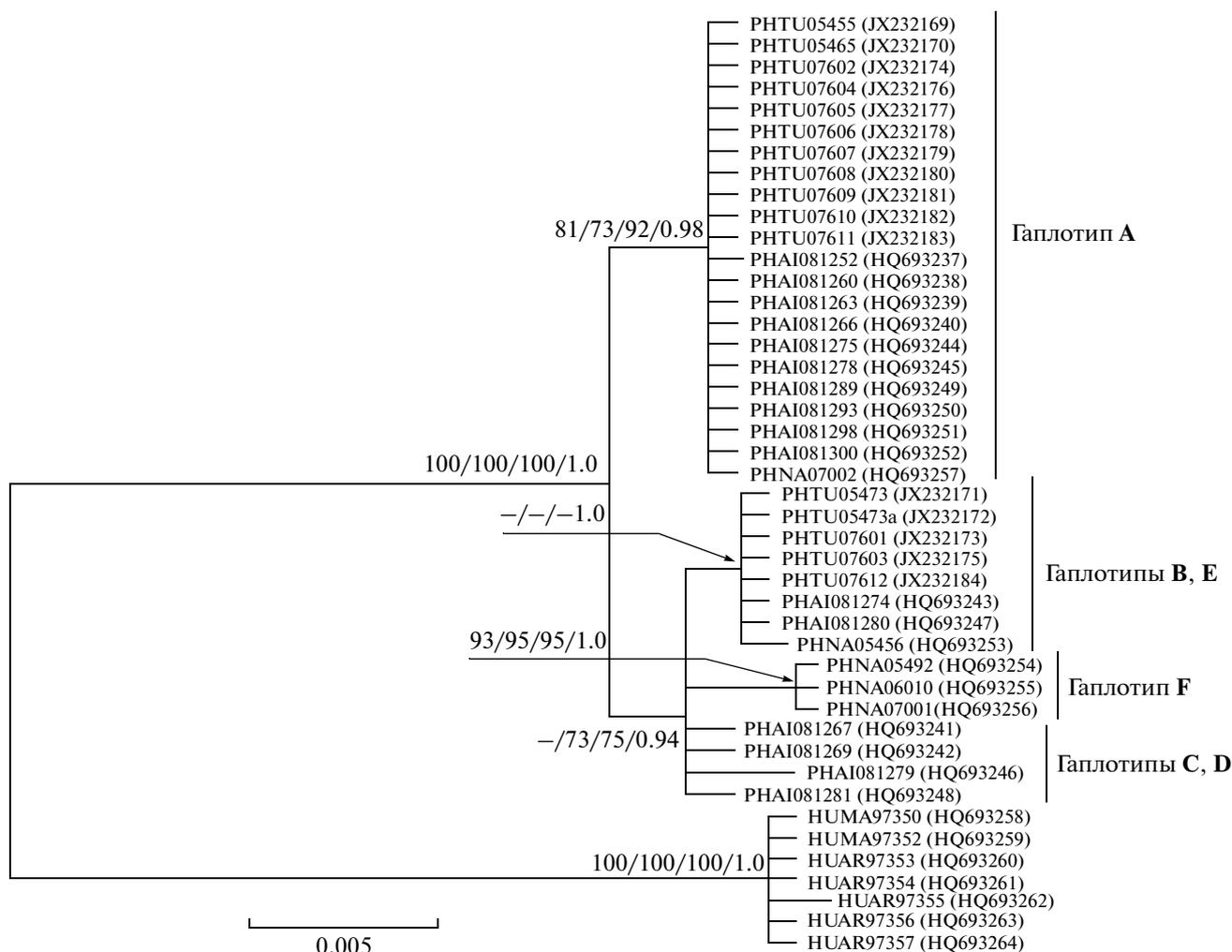


Рис. 5. Филограмма, отражающая внутривидовые филогенетические отношения гаплотипов по данным анализа 655 пн гена *COI* мтДНК *Parahucho perryi* (за основу взято Байесовское дерево). Цифрами в точках ветвления показаны оценки бутстреп-поддержки (% от 1000 реплик) NJ/MP/ML/ и байесовские апостериорные вероятности. *Hucho taimen* использован в качестве внешней группы.

Таблица 8. Значения внутри- и межвидовой дивергенции мтДНК (в процентах нуклеотидных замен) у тайменей *Parahucho perryi* и *Hucho taimen* на основании данных секвенирования нуклеотидных последовательностей гена *COI* [49]

Таксон (гаплотип)	1	2	3	4	5
1. <i>P. perryi</i> (A)	—				
2. <i>P. perryi</i> (F)	0.9232961	—			
3. <i>P. perryi</i> (C и D)	0.5388406	0.5383027	—		
4. <i>P. perryi</i> (B и E)	0.6345854	0.6339913	0.2487346	—	
5. <i>H. taimen</i>	12.2394259	12.6057586	12.5275955	12.6298427	—

лотип **A**) объединяются 10 особей из оз. Айнское, 11 особей из р. Тумнин и одна особь из Набильского залива. Три представителя с гаплотипом **F**, собранные в разные годы в Набильском заливе, формируют отдельный кластер. Четыре особи из оз. Айнское объединяются в составе третьего кластера (гаплотипы **C** и **D**). Последний кластер (гаплотипы **B** и **E**), также как и первый, является смешанным, т.е. в его состав входят особи из разных популяций обоих регионов: две особи из оз. Айнское, пять из р. Тумнин (гаплотип **B**) и одна особь из Набильского залива (гаплотип **E**). Состав кластеров на всех дендрограммах одинаков. Оценки дивергенции нуклеотидных последовательностей гена *COI* между группами особей сахалинского тайменя, формирующими на дендрограммах кластеры (табл. 8), не превышают 1.0%. Дивергенция между *Parahucho perryi* и *Hucho taimen* выше 12%.

На рис. 6 представлена сеть гаплотипов, выявленных при анализе последовательностей гена *COI*. Сеть имеет радиальное строение, альтернативных связей не обнаружено. Центральное положение занимает гаплотип **C**, принадлежащий трем особям из популяции оз. Айнское. Гаплотипы, встречающиеся у представителей Набильского залива (**E** и **F**), расположены по периферии и отделены от центрального гаплотипа двумя–тремя мутационными шагами. Также тремя нуклеотидными заменами отделен от центрального гаплотипа **A**, обнаруженный у большего числа исследованных особей из оз. Айнское, р. Тумнин и у одной особи из Набильского залива.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследования *Parahucho perryi*, проведенные двумя разными методами, позволили выявить внутривидовой полиморфизм участков митохондриальных генов *Cytb*, *COI*, контрольного региона (*D-loop*) и первой–четвертой субъединиц надоксиддегидрогеназы. При использовании ПДРФ-анализа в популяциях материкового побережья обнаружено четыре гаплотипа, в сахалинских — девять гаплотипов (табл. 2). Лишь один гаплотип **Par 2** является общим для

всех исследованных популяций, за исключением популяции Набильского залива. Частота встречаемости **Par 2** составляет 51.78%, восемь вновь обнаруженных гаплотипов поровну распределяются между двумя сахалинскими популяциями. При этом в популяции Набильского залива не найдено ни одного гаплотипа общего с другими популяциями, в том числе и из оз. Айнское. Соответственно, оценки уровня гаплотипического разнообразия *Parahucho perryi* (табл. 3) в сахалинских популяциях по сравнению с приморскими существенно выше. Наиболее близкой к популяции оз. Айнское по гаплотипическому составу является популяция р. Тумнин (табл. 2). Уровень нуклеотидного разнообразия сахалинских популяций на порядок превышает нуклеотидное разнообразие популяций материкового побережья. Генетические различия между популяциями двух регионов подтверждаются также бимодальным распределением числа нуклеотидных замен между гаплотипами из выборок с материкового побережья и о. Сахалин (рис. 3), свойственным для конспецифичных представителей пространственно изолированных популяций [54]. Секве-

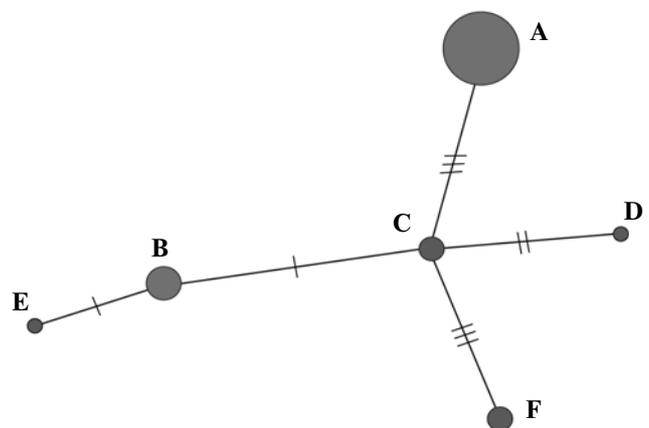


Рис. 6. Генеалогическая сеть гаплотипов, полученная на основании данных анализа нуклеотидных последовательностей гена *COI* мтДНК *Parahucho perryi*. Размеры окружностей пропорциональны числу исследованных особей.

нирование гена *COI* показало, что популяция Набильского залива также характеризуется уникальным набором гаплотипов: четыре особи из пяти имеют гаплотипы (E и F), не обнаруженные в выборках из других популяций (табл. 7, рис. 5). Наиболее изменчивой является популяция оз. Айнского, где встречаются четыре гаплотипа из шести (A, B, C, D), в р. Тумнин только два гаплотипа (A, B).

Согласно теоретическим расчетам [55, 56], подтвержденным эмпирическими данными [57–59], наибольшее генетическое разнообразие видов встречается в регионах, расположенных около или в местах предполагаемых предковых рефугиумов. При этом прослеживается тенденция уменьшения разнообразия по мере удаления от рефугиума, что вероятно отражает действие дрейфа генов (эффект основателя и “горлышка бутылки”) в процессе расширения ареала. Следовательно, оба проведенных нами анализа, выявившие более значительную гаплотипическую изменчивость сахалинских популяций по сравнению с приморскими, свидетельствуют о том, что сахалинские популяции *Parahucho perryi* являются более древними. При анализе микросателлитных локусов *Parahucho perryi* показатели генетического разнообразия также оказались более высокими в самой малочисленной выборке из популяции западного побережья Сахалина (р. Агнево) по сравнению с тремя другими популяциями, обитающими на восточном побережье (реки Даги, Набиль и Поронай) [22].

При оценке генетических различий выборок по частотам гаплотипов с использованием F_{ST} и χ^2 (табл. 4) получены достоверные различия между выборками разных регионов и между сахалинскими выборками, представляющими западное (оз. Айнское) и восточное (Набильский зал.) побережья о. Сахалин. При этом топологии MP и VA деревьев (рис. 3, 5) и структура генеалогий гаплотипов (рис. 4, 6) указывают на то, что все популяции *Parahucho perryi* произошли от одного общего предка, обитавшего, вероятнее всего, на западном побережье Сахалина.

В соответствии с литературными данными, популяции *Parahucho perryi* различаются также и по морфобиологическим характеристикам [8, 12, 60]. При этом В.П. Бушуевым [60] были обнаружены достоверные различия между популяциями Южного Приморья (р. Киевка) и Западного Сахалина (р. Богатая).

На основе краниологических и кариологических исследований М.К. Глубоковский [61] предположил, что семейство лососевых рыб возникло на тихоокеанском побережье Палеарктики не позднее среднего эоцена, более 45 млн. лет назад. Эти рыбы имели морфологические и экологические особенности, близкие к таковым современ-

ных *Parahucho*, в частности одинаково тесную связь как с пресными, так и морскими водами. В середине миоцена, около 40 млн лет назад, произошла дивергенция общего предка лососевых рыб на три ствола. Первый, наиболее архаичный, сохранив морфологические и экологические признаки предка, остался в нативном ареале и дал начало представителям подсемейства *Parahuchoninae*. Позднее молекулярно-генетические исследования [62–64] показали наиболее базальное положение родов *Hucho* и *Brachymystax* по сравнению с *Parahucho* и сместили датировку его дивергенции на средний миоцен (≈ 19 –16 млн лет назад) [64]. В соответствии с палеонтологическими находками, обнаруженными в агневской свите на западном побережье Сахалина (отложения свиты датируют концом среднего миоцена, имеющим возраст 11.6–12.25 млн лет), миоценовый *Parahucho* sp. по остеологическим признакам еще не был идентичен современному виду [65]. Но тот факт, что сахалинский таймень возник как вид в Палео-Японском море в тот период, когда оно было крупной солонатоводной лагуной, никем не оспаривается.

На протяжении плейстоцена под воздействием тектонических движений и глобальных колебаний уровня океана Японское море неоднократно изменяло свои очертания и площадь, превращаясь в полностью замкнутый (в период регрессий), полузамкнутый (при подъеме уровня моря) и современный вида водоем [66]. В плейстоцене происходило его частичное опреснение, и периодически возникала сухопутная связь Сахалина с Северным Приморьем, с о-вом Хоккайдо и Южными Курильскими островами [67–69]. Современный геоморфологический облик и контуры Сахалина сформировались в течение сахалинского периода сейсмической активности (3–1 млн лет назад) [69]. При этом для него более характерны выровненные берега с косами и обширными лагунами в отличие от материковых побережий. А последняя сухопутная связь Сахалина с материком была прервана в конце плейстоцена – голоцене в результате продолжающегося прогибания впадин Сахалинского залива, Амурского лимана, пролива Невельского и Татарского пролива [67]. В конце вюрма около 15–13 тыс. лет назад началось потепление и подъем уровня моря. В результате чего Сахалин окончательно отделился сначала от Хоккайдо (12–11 тыс. лет назад), а затем и от материка (около 7 тыс. лет назад) [70]. Что касается формирования крупнейшего на западе Сахалина лагунного водоема – оз. Айнское, то его начало связывается с климатическим оптимумом голоцена [71]. Окончательное образование этого озера произошло в результате небольшой регрессии моря (около 1.5 тыс. лет назад). Основу его ихтиофауны сейчас составляют морские прибрежные и солонатоводные виды. Пе-

риодически заходят в озеро и некоторые морские рыбы.

Ихтиофауна Сахалина, формирующаяся на протяжении длительного времени, включает в свой состав представителей как пресноводного, так и морского генезиса [72]. Вероятность возникновения тайменя была выше в больших бассейнах с низкой топографией рельефа и с большой поймой [16]. Однако формирование фауны рыб в реках Северного Приморья и Западного Сахалина шло разными путями [73, 74], о чем свидетельствуют как обитание в водоемах этих районов некоторых пресноводных рыб, так и особенности популяций проходных рыб [75–77].

Основываясь на полученных нами результатах и принимая во внимание особенности формирования бассейна Японского моря и ихтиофауны о. Сахалин, можно сделать следующие выводы: 1 – сахалинские и приморские популяции *Parahucho perryi* имеют достоверные генетические различия; 2 – сахалинские популяции являются более древними по сравнению с приморскими, и это позволяет предположить, что эволюция вида началась с лагун пологих сахалинских побережий; 3 – расселение популяций вдоль приморских побережий осуществлялось, вероятно, с севера на юг; 4 – расселение сахалинского тайменя вдоль западного и восточного побережий обусловлено палеогеологической историей острова и нуждается в дополнительном уточнении.

В последние годы основные усилия при изучении сахалинского тайменя направлены на исследование его поведения, экологии [4, 5, 14–16, 78–80] и генетики [19, 21, 22]. Несмотря на то что из-за краснокнижного статуса вида основная масса работ проводится на ограниченном материале, авторам часто удается получить интересные и высокозначимые результаты, способные помочь в обосновании стратегии проведения охранно-восстановительных мероприятий. Существуют два взгляда на их проведение: один предполагает направлять основные усилия по восстановлению популяций только на те речные бассейны, которые представляют лучшие условия для обитания [16]. В соответствии со вторым, “необходимо срочно принимать программы для восстановления малочисленных популяций, поскольку клонирование из других регионов может не принести положительных результатов” [12]. Второе мнение подтверждается консервативностью генетических адаптаций локальных стад рыб к конкретной окружающей среде, формирующихся на протяжении тысяч поколений [76, 81, 82], и представляется более обоснованным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 466 с.
2. Золотухин С.Ф., Семенченко А.Ю., Беляев В.А. Таймени и ленки Дальнего Востока России. Хабаровск: Хабаровская краевая типография, 2000. 128 с.
3. Золотухин С.Ф., Крюкова М.В., Куликов А.Н. Жемчужины нашей природы. Река Коппи. Хабаровск: Типография Жасо Амур, 2010. 46 с.
4. Семенченко А.Ю., Золотухин С.Ф. Эффективность воспроизводства сахалинского тайменя *Parahucho perryi* в реках острова Сахалин и стратегия его охраны // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 5. Владивосток: Дальнаука, 2011. С. 472–482.
5. Zimmerman C.E., Rand P.S., Fukushima M., Zolotukhin S.F. Migration of Sakhalin taimen (*Parahucho perryi*): evidence of freshwater resident life history types // Environ. Biol. Fish. DOI 10.1007/s10641-011-9908-x
6. Ключарева О.А. Ихтиофауна лагунных озер острова Кунашир (Курильские острова) // Зоол. журн. 1967. Т. 46. № 3. С. 384–392.
7. Гриценко О.Ф., Чуриков А.А. Географическая и размерная изменчивость сахалинского тайменя *Hucho perryi* (Brevoort) // Лососевидные рыбы. Л.: Наука, 1980. С. 92–100.
8. Парпура И.З. Сравнительное морфобиологическое описание сахалинского тайменя из вод северного Приморья // Биология шельфовых и проходных рыб. Владивосток: Изд. ДВО РАН, 1990. С. 39–46.
9. Семенченко А.Ю. Рыбы реки Самарга (Приморский край) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука, 2003. С. 337–354.
10. Edo K., Kawaguchi Y., Nunokawa M. et al. Morphology, stomach contents and growth of the endangered salmonid, Sakhalin taimen *Hucho perryi*, captured in the Sea of Okhotsk, northern Japan: evidence of an anadromous form // Environ. Biol. Fish. 2005. V. 74. P. 1–7.
11. Гриценко О.Ф., Кловач Н.В. Сообщество рыб Ныйского залива (Северо-Восточный Сахалин) в 1972–1974 гг. до начала нефтегазовых разработок. М.: Изд-во ВНИРО, 2006. С. 21–24.
12. Золотухин С.Ф., Семенченко А.Ю. Рост и распространение сахалинского тайменя *Hucho perryi* (Brevoort) в речных бассейнах // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 4. Владивосток: Дальнаука, 2008. С. 317–338.
13. Esteve M., McLennan D.A., Kawahara M. Spawning behaviour of Sakhalin taimen, *Parahucho perryi*, from northern Hokkaido, Japan // Environ. Biol. Fish. 2009. V. 85. P. 265–273.
14. Honda K., Arai T., Takahashi N., Miyashita K. Life history and migration of Sakhalin taimen, *Hucho perryi*, caught from Lake Akkeshi in eastern Hokkaido, Japan, as revealed by Sr : Ca ratios of otoliths // Ichthyol. Res. 2010. V. 57. P. 416–421.
15. Nomoto K., Omiya H., Sugimoto T. et al. Potential negative impacts of introduced rainbow trout on endangered Sakhalin taimen through redd disturbance in an agricultural stream, eastern Hokkaido // Ecol. Freshwater Fish. 2010. V. 19. P. 116–126.

16. *Fukushima M., Shimazaki H., Rand P.S., Kaeriyama M.* Reconstructing Sakhalin taimen *Parahucho perryi* historical distribution and identifying causes for local extinctions // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 2011. V. 140. P. 1–13.
17. *Осинов А.Г.* Генетическая дивергенция и филогенетические взаимоотношения ленков рода *Brachymystax* и тайменей родов *Hucho* и *Parahucho* // *Генетика*. 1991. Т. 27. № 12. С. 2127–2136.
18. *Олейник А.Г., Полякова Н.Е.* Анализ межвидовой генетической дифференциации у некоторых видов сем. Salmonidae // *ДЕП. ВИНТИ. 1992. 16.04.92. № 1317–1392. 42 с.*
19. *Hatakeyama M., Watanabe T., Ikeda M. et al.* Isolation and characterization of microsatellite DNA loci for endangered fish, Japanese huchen (*Hucho perryi*) // *Mol. Ecology Notes*. 2005. V. 5. P. 893–895.
20. *Олейник А.Г., Скурихина Л.А.* Филогенетические связи сахалинского тайменя *Parahucho perryi* по данным PCR-RFLP-анализа митохондриальной ДНК // *Генетика*. 2008. Т. 44. № 7. С. 885–895.
21. *Kopun Th., Winkler K.A., Weiss S.* Eight new polymorphic microsatellite DNA markers for Sakhalin taimen *Parahucho perryi* // *Conservation Genetics*. 2009. V. 10. P. 1089–1091.
22. *Шитова М.В., Юрченко А.А., Шайхаев Е.Г., Животовский Л.А.* Панель микросателлитных локусов для популяционных исследований сахалинского тайменя *Parahucho perryi* (Brevoort) // *Генетика*. 2012. Т. 48. № 8. С. 976–982.
23. Красная книга Сахалинской области. Рыбы. Южно-Сахалинск: Сахалинское кн. изд-во, 2000. С. 130–144.
24. Красная книга Российской Федерации (животные). М.: Астрель, 2001. 860 с.
25. IUCN Red List of Threatened Species. 2007. www.iucnredlist.org
26. *Zardoya R., Meyer A.* Phylogenetic performance of mitochondrial protein-coding genes in resolving relationships among vertebrates // *Mol. Biol. Evol.* 1996. V. 13. № 7. P. 933–942.
27. *Hebert P.D.N., Cywinska A., Ball S.L., deWaard J.R.* Biological identifications through DNA barcodes // *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2003. V. 270. P. 313–321.
28. *Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T.* *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. Press, 1989. 1626 p.
29. *Oleinik A.G., Skurikhina L.A., Brykov V.A.* Divergence of the *Salvelinus* species mitochondrial DNA from northeastern Asia // *Ecol. Freshwater Fish*. 2007. V. 16. № 1. P. 87–98.
30. *Ward R.D., Zemlak T.S., Innes B.H. et al.* DNA barcoding Australia's fish species // *Philosoph. Trans. Royal Soc. B-Biological. Sci.* 2005. V. 360. № 1462. P. 1847–1857.
31. *Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д., Олейник А.Г., Ковпак Н.Е.* Анализ филогенетических отношений корюшковых рыб (Osmeridae) по данным изменчивости гена цитохрома b // *Генетика*. 2010. Т. 46. № 1. С. 79–91.
32. *Ковпак Н.Е., Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д. и др.* Генетическое разнообразие и родственные взаимоотношения корюшек рода *Osmerus* российских вод // *Генетика*. 2011. Т. 47. № 8. С. 1081–1096.
33. *McElroy D., Moran P., Bermingham E., Kornfield I.* REAP: an integrated environment for the manipulation and phylogenetic analysis of restriction data // *J. Heredity*. 1992. V. 83. P. 153–158.
34. *Excoffier L., Lischer H.E.L.* Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // *Mol. Ecol. Resources*. 2010. V. 10. P. 564–567.
35. *Nei M., Tajima F.* DNA polymorphism detectable by restriction endonucleases // *Genetics*. 1981. V. 97. P. 145–163.
36. *Nei M., Miller J.C.* A simple method for estimating average number of nucleotide substitution within and between populations from restriction data // *Genetics*. 1990. V. 125. P. 837–879.
37. *Roff D., Bentzen P.* The statistical analysis of mitochondrial DNA polymorphisms: chi-square and the problem of small samples // *Mol. Biol. Evol.* 1989. V. 5. P. 539–545.
38. *Excoffier L., Smouse P.E., Quattro J.M.* Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data // *Genetics*. 1992. V. 131. P. 479–491.
39. *Rodgers A.R., Harpending H.* Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences // *Mol. Biol. Evol.* 1992. V. 9. P. 552–569.
40. *Harpending H.C.* Signature of ancient population growth in a low-resolution mitochondrial DNA mismatch distribution // *Hum. Biol.* 1994. V. 66. № 4. P. 591–600.
41. *Weir B.S., Cockerham C.C.* Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure // *Evolution*. 1984. V. 38. P. 1358–1370.
42. *Weir B.S.* *Genetic Data Analysis II: Methods for Discrete Population Genetic Data*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc., 1996. 458 p.
43. *Swofford D.L.* PAUP*. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods)*. Version 4.0 b10. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 2002.
44. *Felsenstein J.* PHYLIP (Phylogeny Inference Package). Version 3.67. Univ. Washington, 2007.
45. *Felsenstein J.* Confidence limits on phylogenies: an approach using bootstrap // *Evolution*. 1985. V. 39. P. 783–791.
46. *Bandelt H.-J., Foster P., Rohl A.* Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // *Mol. Biol. Evol.* 1999. V. 16. P. 37–48.
47. *Thompson J.D., Higgins D.G., Gibson T.J.* CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, positions-specific gap penalties and weight matrix choice // *Nucl. Acids Res.* 1994. V. 22. P. 4673–4680.
48. *Posada D.* jModelTest: Phylogenetic Model Averaging // *Mol. Biol. Evol.* 2008. V. 25. № 7. P. 1253–1256.
49. *Tamura K., Nei M.* Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees // *Mol. Biol. Evol.* 1993. V. 10. № 3. P. 512–526.

50. Saitou N., Nei M. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // *Mol. Biol. Evol.* 1987. V. 4. № 4. P. 406–425.
51. Tamura K., Peterson D., Peterson N. et al. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods // *Mol. Biol. Evol.* 2011. V. 28. № 10. P. 2731–2739.
52. Sober E. Parsimony in systematics: philosophical issues // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1983. V. 14. P. 335–357.
53. Huson D.H., Bryant D. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies // *Mol. Biol. Evol.* 2006. V. 23. № 2. P. 254–267. (<http://www.splittree.org/>).
54. Avise J.C. *Phylogeography. The history and formation of species.* Cambridge: Harvard Univ. Press, 2000. 447 p.
55. Nei M., Maruyama T., Chakraborty R. The bottleneck effect and genetic variation in populations // *Evolution.* 1975. V. 29. P. 1–10.
56. Ibrahim K.M., Nichols R.A., Hewitt G.M. Spatial patterns of genetic variation generated by different forms of dispersal during range expansion // *Heredity.* 1996. V. 77. P. 282–291.
57. Costello A.B., Down T.E., Pollard S.M. et al. The influence of history and contemporary stream hydrology on the evolution of genetic diversity within species: an examination of microsatellite DNA variation in bull trout, *Salvelinus confluentus* (Pisces: Salmonidae) // *Evolution.* 2003. V. 57. P. 328–344.
58. Taylor E.B., Stamford M.D., Baxter J.S. Population subdivision in westslope cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki lewisi*) at the northern periphery of its range: evolutionary inferences and conservation implications // *Mol. Ecol.* 2003. V. 12. P. 2609–2622.
59. Stamford M.D., Taylor E.B. Phylogeographical lineages of Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in North America: divergence, origins, and affinities with Eurasian *Thymallus* // *Mol. Ecol.* 2004. V. 13. P. 1533–1549.
60. Бушувев В.П. Биология тайменя *Hucho perryi* (Brevoort) из реки Киевка (южное Приморье) // Экология и систематика пресноводных организмов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. С. 61–72.
61. Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 1995. 343 с.
62. Crespi B.J., Fulton M.J. Molecular systematics of Salmonidae: Combined nuclear data yields a robust phylogeny // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2004. V. 31. P. 658–679.
63. Matveev V., Nishihara H., Okada N. Novel SINE families from salmon validate *Parahucho* (Salmonidae) as a distinct genus and give evidence that SINEs can incorporate LINE-related 3'-tails of other SINEs // *Mol. Biol. Evol.* 2007. V. 24. P. 1656–1666.
64. Шедько С.В., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А. Филогения лососевых рыб (Salmoniformes: Salmonidae) и ее молекулярная датировка: анализ ядерного гена *RAG 1* // *Генетика.* 2012. Т. 48. № 5. С. 676–680.
65. Назаркин М.В. Миоценовые рыбы из агневской свиты острова Сахалин: фауна, систематика и происхождение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург: С-ПГУ, 2000. 22 с.
66. Линдберг Г.У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Биогеографическое обоснование гипотезы. Л.: Наука, 1972. 548 с.
67. Кулаков А.П. Четвертичные береговые линии Охотского и Японского морей. Новосибирск: Наука, 1973. 188 с.
68. Александрова А.Н. Плейстоцен Сахалина. М.: Наука, 1992. 192 с.
69. Гладенков Ю.Б., Баженова О.К., Гречин В.И. и др. Кайнозой Сахалина и его нефтегазоносность. М.: ГЕОС, 2002. 225 с.
70. Короткий А.М., Пушкарь В.С., Гребенникова Т.А. Морские террасы и четвертичная история шельфа Сахалина. Владивосток: Дальнаука, 1997. 229 с.
71. Бровко П.Ф. Лагуны как индикаторы палеогеографических рубежей // Палеогеографические рубежи и методы их изучения. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 115–120.
72. Черешнев И.А. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1998. 131 с.
73. Парпура И.З. О происхождении ихтиофауны рек северного Приморья // *Вопр. ихтиологии.* 1989. Т. 29. № 3. С. 506–508.
74. Никифоров С.Н. К истории формирования ихтиофауны внутренних водоемов южной и центральной частей западного Сахалина // *Вопр. ихтиологии.* 1999. Т. 39. № 4. С. 564–566.
75. Семенченко А.Ю. Приморская сима. Популяционная экология, морфология, воспроизводство. Владивосток: Изд. ДВО АН СССР, 1989. 192 с.
76. Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П., Викторовский Р.М. и др. Генетическая структура популяций кеты, размножающихся в реках Дальнего Востока и северо-востока СССР // *Журн. общей биологии.* 1986. Т. 47. № 4. С. 529–548.
77. Омельченко В.Т., Салменкова Е.А., Афанасьев К.И. Генетическая структура популяций кеты Приморья // *Генетика.* 1992. Т. 28. № 5. С. 102–113.
78. Arai T., Kotake A., Morita K. Evidence of downstream migration of Sakhalin taimen, *Hucho perryi*, as revealed by Sr : Ca ratios of otolith // *Ichthyol. Res.* 2004. V. 51. P. 377–380.
79. Arai T. Effect of salinity on strontium: calcium ratios in the otoliths of Sakhalin taimen, *Hucho perryi* // *Fish. Sci.* 2010. V. 76. P. 451–455.
80. Honda K., Kagiwada H., Takahashi N., Miyashita K. Seasonal stream habitat of adult Sakhalin taimen, *Parahucho perryi*, in the Bekanbeushi River system, eastern Hokkaido, Japan // *Ecol. Freshwater Fish.* doi: 10.1111/j.1600-0633.2012.00585.x
81. Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Рябова Г.Д., Куликова Н.И. Генетическая дифференциация популяций кеты и эффективность некоторых акклиматизационных мероприятий // *Биология моря.* 1980. № 3. С. 23–38.
82. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ “Академкнига”, 2003. 431 с.

Intraspecific Polymorphism of mtDNA in Sakhalin Taimen *Parahucho perryi***L. A. Skurikhina^a, A. G. Oleinik^a, A. D. Kukhlevsky^{a, b}, and V. V. Malyar^a**^a *Zhirmunskii Institute of Marine Biology, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690059 Russia*
e-mail: skurikhina@gmail.com^b *Department of Genetics, Far Eastern Federal University, Vladivostok, 690600 Russia*

The intraspecific polymorphism of Sakhalin taimen *Parahucho perryi* (Brevoort, 1856), Salmonidae, was assessed via the RFLP analysis of mitochondrial DNA fragments that contain *Cytb*, the control region (*D-loop*), and the genes for the NADH dehydrogenase subunits 1–4, as well as the sequencing of the mitochondrial DNA *COI* gene. The statistically significant differentiation of the populations from the mainland coast of the Sea of Japan and the eastern and western coasts of Sakhalin Island was demonstrated. The higher level of haplotype diversity in Sakhalin populations compared to Primorye populations and the structure of haplotype genealogies suggested that all populations of *Parahucho perryi* originated from a common ancestor, which probably lived on the western coast of the Sakhalin Island.