

УДК 597.553.2:575.17

А.М. Хрусталева, Н.В. Кловач*

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии, 107140, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ НЕРКИ *ONCORHYNCHUS NERKA* ОЗЕРНО-РЕЧНЫХ СИСТЕМ ВОСТОЧНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КАМЧАТКИ

Анализ изменчивости 45 локусов однонуклеотидного полиморфизма нерки двух крупных популяционных систем восточной Камчатки показал, что поздняя нерка р. Камчатка подразделяется на две генетически и морфологически дифференцированные группировки: первая представлена мелкими раносозревающими особями, вторая — более крупными и позднеосозревающими. Различий между ранней и поздней расами нерки в нижнем течении реки обнаружено не было. Установлено, что стадо нерки р. Апука представлено особями раннего и позднего сроков нереста, различающимися генетически и экологически, сроки хода которых существенно перекрываются. Оценки внутрипопуляционной дифференциации у данного вида сравнимы или же зачастую превышают межпопуляционные различия на локальной географической шкале. Тем не менее данная закономерность не всегда соблюдается, если сравниваются географически удаленные популяции.

Ключевые слова: нерка, однонуклеотидный полиморфизм, дифференциация, внутрипопуляционная изменчивость, восточная Камчатка, р. Камчатка, р. Апука.

Khrustaleva A.M., Klovach N.V. Intrapopulation differentiation of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* of the lake-river systems on eastern coast of Kamchatka // *Izv. TINRO*. — 2015. — Vol. 183. — P. 27–40.

Intrapopulation differentiation of the two large population systems of sockeye salmon from the Kamchatka and Apuka Rivers in East Kamchatka is considered by analysis of 45 SNP loci. Four samples were analyzed: 2 from the lower Kamchatka River (20 specimens for early run and 100 specimens for late run), 1 from the basin of Lake Azabachye belonged to the same system ($n = 81$), and 1 from the Apuka River (53 specimens for mass run). No genetic differences were found between the samples for early run and late run in the Kamchatka River, though the late run sockeye could be subdivided into two genetically and morphologically different groupings, probably spawning in different biotopes: the first represented by small, fast-growing and early maturing individuals and the second represented by bigger, late maturing ones. For the Apuka River, the hypothesis was corroborated on simultaneous run of two genetically and ecologically different groupings of sockeye salmon: they differed statistically by allele and genotype frequencies of SNP loci. The intrapopulation differentiation is comparable or even exceeds the interpopulation differences for sockeye salmon of neighbor populations, though it is unobvious for geographically remote populations. This differentiation is supposedly caused by differences of natural selection in some SNP loci for different habitats.

* Хрусталева Анастасия Михайловна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: mailfed@mail.ru; Кловач Наталья Владимировна, доктор биологических наук, заведующая лабораторией, e-mail: klovach@vniro.ru.

Khrustaleva Anastasia M., Ph.D., leading researcher, e-mail: mailfed@mail.ru; Klovach Natalia V., D.Sc., head of laboratory, e-mail: klovach@vniro.ru.

Key words: sockeye salmon, single nucleotide polymorphism, differentiation, intrapopulation variability, East Kamchatka, Kamchatka River, Apuka River.

Введение

Вторым по значению (после юго-западного побережья Камчатки) регионом воспроизводства нерки в Азии является восточная Камчатка. Основные нерковые водоемы восточного побережья полуострова — это в первую очередь бассейн крупнейшей реки Камчатского края, р. Камчатка (стадо которой по численности уступает лишь озерновской нерке), а также реки, впадающие в Олюторский залив Берингова моря, запас нерки в которых весьма велик.

Популяционная организация нерки, как и других видов тихоокеанских лососей, представляет собой сложную иерархическую структуру и связана не только с пространственной дифференциацией, но и с временной подразделенностью нерестового хода в большинстве локальностей (Алтухов и др., 1997). Исследованиям внутривидовой генетической изменчивости нерки бассейна р. Камчатка посвящены десятки работ (Новосельская и др., 1982; Алтухов, 1983; Пустовойт, Макоедов, 1992; Пустовойт, 1993; Varnavskaya et al., 1994a, b; Брыков и др., 2003, 2005; Шпигальская и др., 2005; Варнавская, 2006; Veacham et al., 2006a, b; Пильганчук, Шпигальская, 2013; Пильганчук, 2014), чего нельзя сказать о реках северо-восточного побережья полуострова. Данные о генетической структуре нерки Олюторского района до недавнего времени носили фрагментарный характер (Пустовойт, 1994; Varnavskaya et al., 1994a, b; Брыков и др., 2005; Veacham et al., 2006a, b; Хрусталева и др., 2010; Пильганчук, Шпигальская, 2013; и др.), а внутривидовая изменчивость нерки крупнейшей реки Корякского нагорья, р. Апука, до сих пор не исследована. О нерке данной озерно-речной системы известно, что она представлена двумя сезонными формами — ранней и поздней. Основу составляет нерка ранней формы, нерестящаяся преимущественно в бассейне оз. Ватыт-Гытхын в низовье реки, в то время как поздняя малочисленна и воспроизводится в ее верхних участках (Кловач, Рой, 2010; Кловач, Ельников, 2013).

Сезонные расы нерки бассейна р. Камчатка различаются как сроками нереста, так и типом осваиваемых нерестилищ (Крохин, 1960; Крогиус, 1983). Так, раннюю азабачинскую нерку можно отнести к реофильной форме, тогда как позднюю — к лимнофильной. Предпочтение различных типов нерестилищ сезонными расами нерки, по мнению некоторых исследователей (Крохин, 1960; Варнавская, 2006), связано с особенностями их экологической и генетической дифференциации. Так, различия между весенней и летней неркой р. Камчатка выявлены по ряду полиморфных ферментных генов (Алтухов, 1983; Ильина, 1987; Пустовойт, Макоедов, 1992; Пустовойт, 1993; Шпигальская и др., 2005). По некоторым данным (Пустовойт, 1993), различия между сезонными расами имели большее значение в дифференциации выборок из верхнего и среднего течения реки, чем различия между локальностями нереста летней нерки, в которых аллельные частоты аллозимных локусов были распределены мозаично. Значительная дивергенция между сезонными расами нерки бассейна оз. Азабачьего прослеживается и по результатам исследования полиморфизма микросателлитных локусов (Пильганчук, 2014).

Генетические различия между сезонными расами нерки отражают особенности их экологии, последние в свою очередь обусловлены их происхождением, по поводу которого на сегодняшний день сложились различные мнения. В частности, существуют две гипотезы возникновения сезонно-экологических рас у нерки. Первая сводится к предположению об их «монофилетическом» происхождении, т.е. при появлении нового вида сразу возникает исходное разнообразие сезонных группировок, в дальнейшем при расселении и адаптации популяции к условиям конкретной реки может происходить редукция некоторых из них (Глубоковский, 1995). Согласно альтернативной гипотезе расы и, соответственно, генеративные формы нерки имеют «полифилетическое» происхождение. Так, по мнению ряда исследователей (Крогиус, 1983; Wood, 1995), реофильная нерка после отступления позднеплейстоценового оледенения колонизи-

рвала новые территории, тогда как лимнофильная форма сформировалась гораздо позже в результате расширения нерестовых площадей и освоения экологических ниш в озерах. Как аргумент в пользу данного предположения выдвигается тот факт, что реофильная нерка характеризуется необходимым для адаптации к новым условиям существования более высоким генетическим разнообразием, которое, вероятно, поддерживается потоком генов (Beacham et al., 2006a). Другие исследователи (Пустовойт, 1994, 2001), напротив, считают, что предковые популяции нерки были генеративно озерными, а колонизация азиатской части ареала в среднем плейстоцене проходила преимущественно в речные бассейны, имеющие в водостоке многочисленные озера. Впоследствии от этих предковых популяций образовались реофильные формы, которые нерестились в более ранние сроки в реках, впадающих в эти озера (Коновалов, 1980; Пустовойт, 1994; Вольскис, 1986, цит. по: Глубоковский, 1995). Добавим, что анализ изменчивости мтДНК нерки р. Камчатка не выявил значимых различий между сезонными расами в данной озерно-речной системе, что, предположительно, указывает на то, что дифференциация нерки на сезонные расы все же имеет недавнюю историю, и, вероятно, в каждом нерестовом водоеме темпоральные субпопуляции возникают независимо (Брыков и др., 2003).

В связи с этим целью данной работы было исследование внутривидовой организации и уточнение статуса сезонных группировок нерки бассейнов рек Камчатка и Апука по данным анализа изменчивости локусов однонуклеотидного полиморфизма (ОНП, или SNP). Данный метод генетических исследований зарекомендовал себя как наиболее надежный, точный, высокопроизводительный и не требующий стандартизации реактивов и оборудования, используемых в различных лабораториях (Morin et al., 2004).

Материалы и методы

Материал собирали в период с 2004 по 2008 г. в реках Камчатка и Апука восточного побережья Камчатки (рис. 1). Отлов производителей нерки проводили в основном русле реки закидными неводами на расстоянии 5–30 км от устья в период ее массового хода. Производители весенней нерки бассейна р. Камчатка, мигрирующие на нерестилище в р. Бушуева, были отловлены в оз. Азабачьем 3 и 13 июля 2004 г. (табл. 1). Биологический анализ выполняли по общепринятой методике (Правдин, 1966): измеряли длину (абсолютную, стандартную и по Смитту), массу (общую, порки и гонад) и определяли пол, стадию зрелости и ГСИ (гонадосоматический индекс — отношение массы гонад к массе тела без внутренностей, %) особей. У производителей нерки из устья р. Камчатка, выловленных в 2004 г., определяли возраст, руководствуясь методическими указаниями В.Ф. Бугаева (1986, 1995). Для сравнения и уточнения оценок возраста определены проведены двумя операторами.



Рис. 1. Карта-схема района сбора материала: 1 — р. Камчатка (устье); 2 — бассейн р. Камчатка, оз. Азабачье; 3 — р. Апука (устье)

Fig. 1. Scheme of sampling: 1 — Kamchatka River mouth; 2 — Kamchatka River basin, Lake Azabachye; 3 — Apuka River mouth

Description of sockeye salmon samples

Район	Локальность	Обозначение	Даты вылова	Объем выборки, экз.
Северо-восточная Камчатка, побережье Олюторского залива	Р. Апука	КА	24.06.2008 и 25.06.2008	53
Восточная Камчатка, бассейн р. Камчатка	Р. Камчатка (устье, основное русло)	КК-04	29.06.2004	10
			30.06.2004	10
			01.07.2004	14
			02.07.2004	14
			05.07.2004	15
			06.07.2004	16
			07.07.2004	2
	09.07.2004	19		
Р. Камчатка (устье)	КК-05	14.06.2005	20	
Оз. Азабачье, р. Бушуева	ККа	03.07.2004 и 13.07.2004	81	

Пробы ткани нерки фиксировали 96 %-ным этанолом. Тотальную ДНК выделяли из фрагментов печени и плавника стандартными методами (Маниатис и др., 1984).

Исследовали полиморфизм 45 описанных ранее локусов ОНП, три из которых (*One_COI*, *One_Cytb_17*, *One_Cytb_26*) локализованы в митохондриальном геноме, остальные — преимущественно в ядерных генах, диспергированных повторах и EST-последовательностях (Smith et al., 2005; Elfstrom et al., 2006; Habicht et al., 2010).

В работе представлены оригинальные данные по изменчивости 45 локусов ОНП нерки водоемов восточного побережья Камчатки, полученные методом TaqMan-ПЦР. Молекулярно-генетический анализ проводили в лаборатории экологической геномики факультета гидробиологии и рыболовства Университета штата Вашингтон. Методика генотипирования детально изложена ранее (Seeb et al., 2009; Хрусталева и др., 2013). Обозначения локусов приведены в сокращенном варианте: префикс *One_*, принятый для обозначения SNP-локусов нерки, опущен для краткости изложения.

Расчет частот аллелей в выборках, оценок ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности, коэффициентов инбридинга (F_{st} , F_{is}), а также вероятностные тесты на соответствие равновесию Харди-Вайнберга (по методу полного перебора), генную дифференциацию и проверку неравновесия по сцеплению (с применением цепей Маркова) осуществляли в программе GENEPOP 3.4 (Raymond, Rousset, 1995). Оценки аллельного разнообразия, скорректированные для единого минимального объема выборки, рассчитывали в программе FSTAT 2.9.3. (Goudet, 1995). Расчет парных оценок F_{st} выполняли в программе Arlequin 3.5 (Excoffier et al., 2005). Для обнаружения предполагаемой генетической подразделенности выборки из устья р. Камчатка использовали программу STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al., 2000), в которой методами численного моделирования (метод цепей Маркова — 1 млн итераций, burn-in период — 100 тыс. итераций) выявляли наличие устойчивых потенциальных компонент (кластеров) в анализируемой выборке («admixture model», допускающая гибридное происхождение особей, при условии независимости аллельных частот среди кластеров), определяли наиболее вероятный вариант разделения выборки на заданное число групп K ($K = 1-4$), затем выполняли байесовскую классификацию особей. Представление графической проекции выборок на основе многомерного шкалирования матрицы хордовых генетических дистанций Кавалли-Сфорца проводили в программе SPSS 10.0.

Результаты и их обсуждение

Изменчивость ОНП-локусов и внутривидовое разнообразие нерки рек Камчатка и Алука

Из 45 проанализированных локусов ОНП 4 (*p53-576*, *RAG1-103*, *RAG3-93* и *U404-229*) были охарактеризованы как мономорфные. Частота минорного аллеля остальных 41 ОНП-локусов составляла не менее 1 %.

Проверка неравновесия по сцеплению выявила корреляцию между генотипами митохондриальных локусов (*COI*, *Cytb_26* и *Cytb_17*) во всех выборках. Кроме того, тесты на независимое наследование были незначимы ($p < 0,00006$ после введения поправки Бонферрони) для двух пар локусов: *GPDH-GPDH2* и *GPH-414-MHC2_251v2* — в выборке из нижнего течения р. Камчатка (КК-04). В выборках из р. Алука и оз. Азабачьего (ККа) обнаружено сцепленное наследование локусов *MHC2_190v2* и *MHC2_251v2*, расположенных соответственно в экзоне и интроне гена главного комплекса гистосовместимости класса II (Major Histocompatibility Complex, class II, или МНСII). Таким образом, у нас имеются достаточные основания для объединения лишь трех митохондриальных ОНП-локусов в общий гаплотип *Cytb-COI*. С учетом выполненных объединений и после исключения мономорфных локусов далее будут рассмотрены 39 ОНП-локусов (38 ядерных и 1 митохондриальный).

Соответствие фактических и ожидаемых генотипических распределений наблюдалось в большинстве тестов на равновесие Харди-Вайнберга. Значимый дефицит гетерозигот обнаружен по следующим локусам в выборках из бассейна р. Камчатка: *STC-410* ($p = 0,006$, $F_{is} = 0,38$), *MHC2_190v2* ($p = 0,0003$, $F_{is} = 0,65$), *GPH-414* ($p = 0,006$, $F_{is} = 0,29$), *RF-295* ($p = 0,016$, $F_{is} = 0,37$), *MHC2_251v2* ($p = 0, F_{is} = 0,95$) и *Prl2* ($p = 0,013$, $F_{is} = 0,26$) в выборке КК-04, *MHC2_190v2* ($p = 0,002$, $F_{is} = 0,85$), *U508-533* ($p = 0,004$, $F_{is} = 1$) и *MHC2_251v2* ($p = 0,002$, $F_{is} = 0,85$) в выборке КК-05 и *U401-224* ($p = 0,018$, $F_{is} = 0,27$) в выборке ККа. После введения поправки на множественность тестов ($p < 0,0013$) статистически значимое несоответствие наблюдаемых и ожидаемых при равновесии Харди-Вайнберга частот генотипов отмечено лишь для нерки р. Камчатка в 2004 г. (КК-04) по экзонному и интронному локусам МНС2.

Средние оценки гетерозиготности существенно различались в выборках смежных лет из нижнего течения р. Камчатка, в то время как в р. Алука отмечено наибольшее аллельное разнообразие (табл. 2).

Таблица 2

Показатели генетического разнообразия в выборках нерки бассейна рек Камчатка и Алука. Обозначения как в табл. 1

Table 2

Genetic diversity indices for samples of sockeye salmon. Legend as for Table 1

Выборка	H_o (s.d.)	H_e (s.d.)	n_a (s.d.)	$n_{a\text{ корр.}}$
КА	0,258 (0,144)	0,267 (0,163)	1,92 (0,27)	1,85
КК-04	0,248 (0,166)	0,256 (0,184)	1,87 (0,34)	1,79
КК-05	0,311 (0,183)	0,282 (0,206)	1,74 (0,44)	1,74
ККа	0,298 (0,170)	0,261 (0,187)	1,85 (0,37)	1,78

Примечание. H_o — наблюдаемая гетерозиготность; H_e — ожидаемая гетерозиготность; s.d. — стандартное отклонение; n_a — среднее число аллелей на локус; $n_{a\text{ корр.}}$ — среднее число аллелей на локус, скорректированное на минимальный объем выборки (19 экз.).

Дифференциация нерки бассейна р. Камчатка

В низовьях р. Камчатка в 2004 г. пробы ткани собирали в течение нерестового хода предположительно поздней нерки. Судя по срокам сбора образцов в 2005 г., выборка этого года представлена ранней неркой р. Камчатка. Однако различий между данными выборками по сумме всех ОНП обнаружено не было ($p > 0,0012$ после введения поправки Бонферрони), что может объясняться существенной примесью ранней нерки в

выборке 2004 г. Фактически деление нерки бассейна р. Камчатка на позднюю и раннюю по срокам хода весьма условно, так как сроки хода обеих рас сильно перекрываются. По мнению В.Ф. Бугаева (2010), в первой декаде июля рыбы ранней расы довольно многочисленны в уловах, их доля составляет до 20–30 %.

Попытки разделения выборки поздней нерки р. Камчатка (КК-04) с использованием некоторых биологических характеристик и сведений о датах вылова производителей не дали удовлетворительных результатов. Между выборками, собранными в течение нерестового хода в 2004 г. (29–30 июня ($n = 20$), 1–2 июля ($n = 28$), 5–6 июля ($n = 31$) и 9 июля ($n = 19$)), суммарно по всем локусам гетерогенности аллельных и генотипических частот не установлено. Значимых различий ни по одному из проанализированных локусов не обнаружено и между выборками, сформированными из особей, имеющих типично озерный тип чешуи (два ярко выраженных годовых кольца в пресноводной зоне роста) и речной тип чешуи (проживших в реке один год) и, предположительно, представленными различными формами нерки: озерной и речной.

По итогам анализа данных в программе STRUCTURE 2.3.4 в смешанной выборке 2004 г. были выделены две группы особей (группы 1 и 2) (рис. 2, а). Результаты кластеризации выборки из русла р. Камчатка в программе STRUCTURE 2.3.4 хорошо коррелируют с топологией индивидуальной дендрограммы: в древе, построенном по индивидуальным дистанциям Неи, выделяются две крупные клады, соответствующие установленным ранее группам (рис. 2, б).

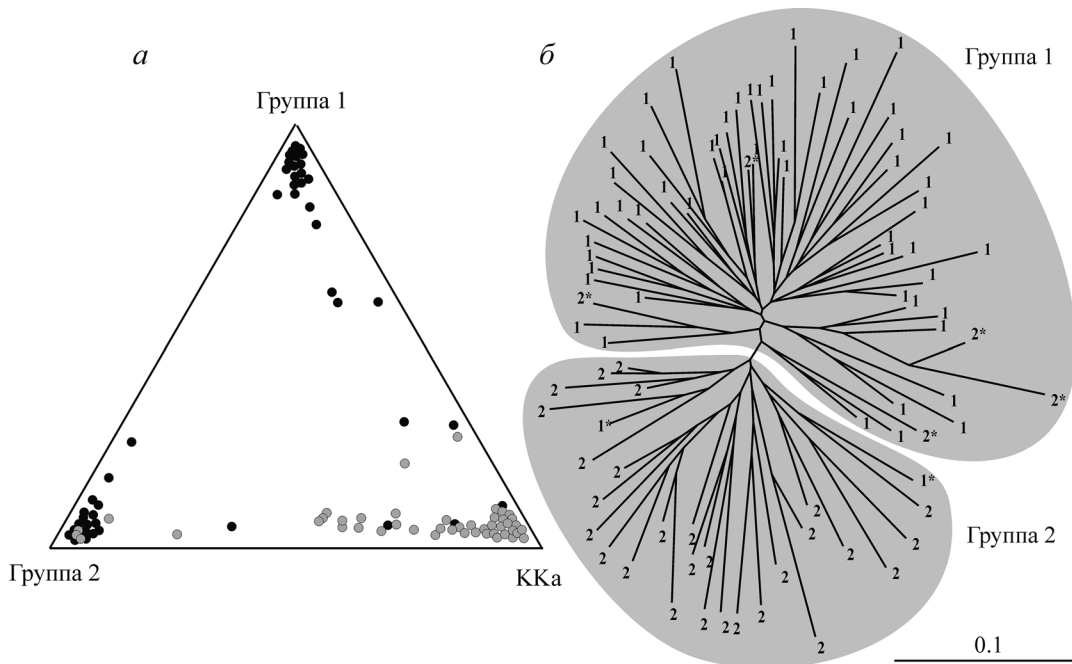


Рис. 2. Результаты кластеризации индивидуальных генотипов нерки, выловленной в 2004 г. в устье р. Камчатка (выборка КК-04): **а** — в программе STRUCTURE, выборка КК-04 (темные кружки), включена также выборка ККА из оз. Азабачьево 2004 г. (светлые кружки); **б** — индивидуальная NJ-дендрограмма, построенная по хордовым дистанциям Кавалли-Сфорца: 1 — особи, отнесенные к группе 1 по результатам анализа в STRUCTURE, 2 — особи, отнесенные к группе 2, звездочкой помечены ошибочно классифицированные генотипы

Fig. 2. Clustering of individual genotypes for sockeye salmon cached in 2004 in the Kamchatka River: **a** — results of processing by STRUCTURE software: solid circles — sample КК-04 from the Kamchatka River mouth, light circles — sample ККА from Lake Azabachye; **b** — individual NJ-dendrogram built by Cavalli-Sforza chord genetic distances: 1, 2 — groups defined by STRUCTURE software, * — misclassified genotypes

Анализ фенотипических признаков производителей нерки из обеих групп показал, что первая группа представлена главным образом быстрорастущими, раносозреваю-

щими и при этом более мелкими особями, их полный возраст в среднем был ниже, чем во второй группе, в основном за счет менее продолжительного периода морского нагула (2–3 года). Во второй группе рыбы были в среднем старше и крупнее, за счет значительной доли (45 %) производителей, проживших в море 4 года. Кроме того, доля самок в первой группе (43 %) была существенно ниже, чем во второй (73 %). Все эти признаки указывают, что первая группа может быть интерпретирована как выборка из первых партий нерестового хода, наиболее вероятно, поздней нерки, а вторая, напротив, охватывает конец хода ранней сезонной расы. Наши выводы подтверждаются данными об особенностях анадромной миграции нерки в реки восточной Камчатки. Так, в р. Апука крупные старшевозрастные особи преобладали в конце хода, а более мелкие и молодые — в его начале (Кловач, Ельников, 2013). Кроме того, хорошо известно, что в р. Камчатка самки ранней расы мигрируют именно в конце ее нерестового хода (Бугаев, 2011). Добавим также, что часть особей (6 шт.) из выборки КК-04 была классифицирована как ранняя азабачинская нерка, что может служить косвенным подтверждением присутствия в данной выборке ранней формы из р. Камчатка. Здесь же отметим, что с середины 1990-х гг. значительно возросла численность нерки, занимающей по датам нереста промежуточное положение между типичной ранней и типичной поздней формами, но больше тяготеющей к ранней и предпочитающей те же места для размножения, но нерестящейся «во вторую смену» (Бугаев, 2011). Особи этой группы идут на нерест и добываются промыслом частично с неркой позднего хода, т.е. в конце июня — первой декаде июля. В свою очередь контраргументом к этой гипотезе служит отсутствие значимых различий между выделенными группами по ГСИ и степени зрелости самок.

Другое возможное объяснение выявленной гетерогенности выборки 2004 г. — наличие в бассейне р. Камчатка двух форм поздней нерки, выделяемых ранее Л.С. Бергом (1948) в качестве подвидов: азабач — более крупная, нерестящаяся в протоках и ключах среднего течения реки, а также в озерах, и арабач — мелкая и низкотелая, размножающаяся в притоках верхнего течения реки. В обозначениях В.Ф. Бугаева (1995) к первой можно отнести группировку локальных стад «Е», молодь которой нагуливается в оз. Азабачьем, а также нерку озер Азабачье и Двухьюрточное — «А» и «Д», ко второй — группировку «В», молодь которой скатывается в море на первом году жизни и не заходит на нагул в озера. В.Н. Иванков (1985) выделял экологические типы в популяциях тихоокеанских лососей, определяющим фактором формирования которых считал условия их размножения. По его мнению, в мелких реках и ручьях формируется экологический тип лососей, характеризующийся небольшими размерами тела рыб, малым возрастом, замедленным темпом роста и низкой плодовитостью. Наоборот, экотипы крупных рек характеризуются наличием в популяциях крупных рыб более старшего возраста, с высоким темпом роста и высокоплодовитых. Ряд исследователей (Коновалов, 1980; Глубоковский, 1995) выделяют в популяциях нерки также морфотипы, различающиеся в зависимости от длительности периода морского нагула размерами тела, морфофизиологическими особенностями, экологией, а также этологией нереста.

Так как у нас пока нет достаточных оснований для отнесения выделенных групп к той или иной сезонной или экологической форме, морфотипу или внутривидовой группировке, то наиболее корректно, на наш взгляд, обозначить первую выборку как раносозревающая нерка р. Камчатка (выборка ККем-04, $n = 56$), а вторую — поздносозревающая (выборка ККлм-04, $n = 33$). В выборке поздносозревающей нерки выделяются несколько мелких самцов возраста 1.2 и 2.2 со зрелыми половыми продуктами. Поскольку по совокупности фенотипических признаков они явно отличаются от основной массы производителей обеих групп, то из последующего анализа они были исключены, а итоговый объем выборки ККлм-04 составил 30 экз.

В выделенных группах рано- и поздносозревающей нерки р. Камчатка были получены близкие оценки генетического разнообразия: ККем-04 — $H_e(s.d.) = 0,234 (0,19)$, $n_a(s.d.) = 1,82 (0,39)$ и ККлм-04 — $H_e(s.d.) = 0,237 (0,19)$, $n_a(s.d.) = 1,77 (0,43)$. Соответ-

ствии фактических и теоретических, ожидаемых при равновесии Харди-Вайнберга, распределений генотипов наблюдалось в обеих выборках по большинству локусов, но есть ряд исключений: дефицит гетерозигот отмечен по локусам *GPDH* ($p = 0,02$, $F_{is} = 339$) и *Prl2* ($p = 0,02$, $F_{is} = 0,319$) в выборке ККем-04 и *STC-410* ($p = 0,02$, $F_{is} = 0,532$) и *U301-92* ($p = 0,045$, $F_{is} = 0,517$) в ККлм-04. Все выявленные отклонения были незначимы после Бонферрони-коррекции. Проверка неравновесия по сцеплению в выборках раносозревающей и поздносозревающей нерки бассейна р. Камчатка не обнаружила корреляции между генотипами ни по одному из локусов.

Между всеми выборками из р. Камчатка, собранными как в нижнем течении реки — выборки ранней нерки 2005 г., а также раносозревающей и поздносозревающей нерки позднего хода 2004 г., так и в бассейне оз. Азабачьего, обнаружена высокозначимая гетерогенность аллельных и генотипических частот ($p \ll 0,008$ после введения поправки Бонферрони). Тесты на генную и генотипическую дифференциацию в группах рано- и поздносозревающей нерки в 2004 г. были значимы по локусам: *STC-410*, *HpaI-436*, *GPDH2*, *ALDOB-135*, *U508-533*, *GPH-414*, *KPNA-422*, *RF-295*, *MHC2_251v2*, *Cytb_COI*. Межвыборочное генетическое разнообразие для рано- и поздносозревающей нерки р. Камчатка, оцененное величиной F_{st} , составило 0,137 ($p = 0$), при этом наибольшая дифференциация между обеими группами наблюдалась по локусам *MHC2_251v2* ($F_{st} = 1$), альтернативные аллельные варианты которого оказались фиксированными в анализируемых выборках, а также *GPH-414* ($F_{st} = 0,315$) и *Cytb_COI* ($F_{st} = 0,216$). Общий уровень дифференциации среди всех 4 выборок (F_{st}) составил 0,116 ($p = 0$), парные F_{st} варьировали от 0,045 до 0,140 (табл. 3). При анализе матрицы оценок парных F_{st} хорошо заметен убывающий градиент значений в ряду сравнений раносозревающей и поздносозревающей нерки позднего хода 2004 г. и нерки раннего хода 2005 г. с ранней азабачинской неркой (0,132 (ККем-04–ККа), 0,116 (ККлм-04–ККа), 0,070 (КК-05–ККа)). Иерархический анализ молекулярной дисперсии в сгруппированных по принадлежности к сезонным расам выборках показал, что 10,6 % ее приходится на межвыборочную компоненту (в пределах сезонных рас) и лишь 1,2 % — на межгрупповую (между сезонными расами).

Таблица 3

Матрица парных коэффициентов F_{st} для 4 выборок нерки из бассейна р. Камчатка. Обозначения как в табл. 1. ККем-04 — раносозревающая нерка р. Камчатка, ККлм-04 — поздносозревающая нерка р. Камчатка

Table 3

Matrix of pairwise F_{st} values for 4 samples of sockeye salmon from the Kamchatka River basin. Legend as for Table 1. ККем-04 — early maturing group, ККлм-04 — late maturing group

	ККем-04	ККлм-04	КК-05	ККа
ККем-04	–			
ККлм-04	0,140	–		
КК-05	0,045	0,081	–	
ККа	0,135	0,116	0,070	–

Примечание. $p \ll 0,001$.

Столь высокие оценки дифференциации между выборками особей раннего и позднего хода и ранней нерки оз. Азабачьего могут свидетельствовать о локальных адаптациях в пространственно разобщенных субпопуляциях, приуроченных к разным, как озерным, так и речным, нерестилищам в бассейне р. Камчатка, а также о существенном ограничении потока генов между ними. Отметим, что наиболее весомый вклад в межпопуляционную компоненту генетической изменчивости нерки р. Камчатка внесли локусы из комплекса генов тканевой совместимости класса II (*MHC2_190v2* ($F_{st} = 0,665$) и *MHC2_251v2* ($F_{st} = 0,630$)) и *GPH-414* ($F_{st} = 0,461$), локализованные в интроне гена, кодирующего α -субъединицу гликопротеиновых гормонов гипофиза. Эти же локусы оказались кандидатами на действие дифференцирующего отбора в данной озерно-речной системе ($p < 0,01$). Хорошо известно, что белки главного комплекса тканевой

совместимости класса II участвуют в формировании иммунного ответа организма на воздействие различных экстрацеллюлярных патогенов. Временное или пространственное варьирование разнообразия паразитов и патогенов в водоемах воспроизводства тихоокеанских лососей, а также их суммарной нагрузки незамедлительно отражается на картине изменчивости по МНС-генам (Гордеева, 2012). В частности, паразитологические исследования в р. Камчатка выявили различия между локальностями бассейна данной озерно-речной системы по зараженности молоди нерки плероцеркоидами лентецов рода *Diphyllbothrium*, которые являются надежным маркером в разделении озерных и речных стад данной популяции (Коновалов, 1980; Бугаев, 1995). Различия в зараженности микоспоридиями и плероцеркоидами цестод молоди нерки с различными типами чешуи, по мнению С.М. Коновалова (1980), относящейся к разным трофическим группировкам, а по нашему предположению, вероятно, азабачинской и мигрирующей в озеро для нагула из среднего течения реки, отмечены в пелагиали оз. Азабачьего. В свою очередь, *GPH-414*, вероятно, сцеплен с адаптивно значимыми локусами, отвечающими за регуляцию процессов роста, полового созревания, формирование брачного наряда и устойчивость рыб к высокой температуре.

Ранее считалось, что формирование дискретно различающихся морфотипов в популяциях нерки главным образом обусловлено разновременным половым созреванием особей после одного, двух или трёх лет морского нагула в связи с действием различных биотических и абиотических факторов на разных этапах жизненного цикла особи (Burgner, 1987; Глубоковский, 1995). Нужно подчеркнуть, что с этой точки зрения решающее значение имеет обеспеченность пищей на последнем году жизни (Никольский, 1974). Однако наши данные свидетельствуют в пользу предположения о важной роли генетической составляющей в процессе роста и полового созревания у нерки. По мнению С.М. Коновалова (1980), возрастная структура каждой популяции адаптирована к особенностям ее экологии, а сложная регуляция продолжительности жизни и сроков полового созревания тихоокеанских лососей полностью находится под генным контролем.

Дифференциация нерки бассейна р. Апука

Анализ размерно-весовых характеристик производителей нерки р. Апука показал, что в данной выборке в зависимости от величины ГСИ самцов и самок можно выделить две четко дифференцированные группы особей. ГСИ самок в первой группе не превышал 10,0 % (в среднем 8,6 %), самцов — 3,0 % (в среднем 2,5 %), во второй — данный показатель был значительно выше и составлял не менее 13,0 % (в среднем 15,3 %) у самок и 3,3 % (в среднем 4,4 %) у самцов. Первая группа представлена в основном крупными старшевозрастными особями, вторая — более мелкими и молодыми за счет в среднем менее продолжительного периода морского нагула.

По современным представлениям, стадо нерки р. Апука представлено неркой раннего срока хода, нерстящейся в оз. Ватыг-Гытхын, которое расположено в нижней части бассейна, и особями позднего срока хода, нерстящимися в верховьях реки (Кловач, Рой, 2010). Нерка раннего срока хода появляется в реке с признаками нерестовых изменений и высоким значением гонадосоматического индекса. Нерка позднего срока хода мигрирует в реку без признаков нерестовых изменений и с относительно низким гонадосоматическим индексом.

Таким образом, выборка нерки р. Апука может быть разбита на две части: ранняя (группа КАе ($n = 21$)) и поздняя (группа КА1 ($n = 32$)).

В выделенных группах ранней и поздней нерки р. Апука оценки ожидаемой гетерозиготности (H_e) и среднего числа аллелей на локус (n_a) составили: КАе — $H_e(s.d.) = 0,269 (0,17)$, $n_a(s.d.) = 1,85 (0,37)$ и КА1 — $H_e(s.d.) = 0,254 (0,17)$, $n_a(s.d.) = 1,90 (0,31)$. В тестах на равновесность обеих выборок выявлено значимое соответствие наблюдаемых и теоретических распределений частот генотипов, за исключением локуса *hcs71-220*, по которому отмечен дефицит гетерозигот в выборке ранней нерки ($p = 0,034$), однако после Бонферрони-коррекции данное расхождение оказалось недостоверным. Кроме того, не обнаружено

значимого генотипического неравновесия по сцеплению ни в одной из выборок. Ранняя и поздняя нерка бассейна р. Апука значимо различалась по частотам аллелей и генотипов 8 ОНП-локусов: *STC-410*, *GPDH*, *RF-295*, *GIII-2461*, *LEI-87*, *Cytb_CO1*, *MHC2_190v2* и *MHC2_251v2*. По сумме локусов выборки также были достоверно гетерогенны. Общий уровень дифференциации между ними (F_{st}) составил 3,89 %.

Столь высокие показатели дифференциации, свойственные выделенным внутриволюляционным группировкам нерки в р. Апука и вполне сравнимые с межволюляционными, свидетельствуют о возможном ограничении потока генов между ними. Очевидно, данные «сезонные» формы являются не только симпатрическими, но и отдельными аллопатрическими единицами, так как их нерест происходит на весьма удаленных друг от друга нерестилищах. С другой стороны, различия обнаружены по локусам, большинство из которых, по данным многочисленных исследований изменчивости ОНП в популяциях азиатской и североамериканской нерки (Ackerman et al., 2011; Creelman et al., 2011; Gomez-Uchida et al., 2011; Хрусталева и др., 2013, 2014), предположительно подвержены действию той или иной формы отбора. Таким образом, можно допустить, что именно локальный отбор играет ведущую роль в накоплении генетических различий между ранней (озерной) и поздней (преимущественно речной) группировками нерки в бассейне данной реки. Статистические доказательства того, что в системе р. Апука некоторые локусы эволюционируют под действием дифференцирующего отбора, получены для *GIII-2461* ($p < 0,01$) и *LEI-87* ($p < 0,05$), расположенных в генах гормона роста (типа 2) и ингибитора лейкоцитарной эластазы, участвующей в иммунных процессах. По всей видимости, все же существенная миграция генов между локальностями нивелирует различия по большинству потенциально нейтральных локусов, единственным разнообразящим фактором для которых является дрейф генов, величина которого может быть весьма значительной в популяциях с относительно низкой эффективной численностью.

Таким образом, можно считать доказанным существование в бассейне р. Апука двух относительно изолированных субволюляций нерки, а предположения, касающиеся темпоральной и пространственной организации нерки р. Апука, основанные на данных об особенностях ее нерестового хода и биологических характеристиках производителей, в полной мере подтверждаются данными о ее генетической структуре.

Внутри- и межволюляционная дифференциация нерки северо-восточного побережья Камчатки

Для интерпретации и соотнесения оценок внутри- и межволюляционной дифференциации нерки из рек, впадающих в Олюторский залив, использовали выборку нерки из устья соседней с р. Апука реки — Пахача, собранную в период с 17 по 27 июня 2005 г. ($n = 59$).

По расположению точек, соответствующих проанализированным выборкам, на диаграмме многомерного шкалирования (рис. 3) прослеживается близость обеих выборок ранней нерки из бассейна р. Камчатка (КК-05 и ККа), а также выборки ранней нерки р. Апука, нерестящейся в оз. Ватыт-Гытхын (КАе), и выборки из р. Пахача (КРн). Факт сходства озерной нерки р. Апука и нерки, выловленной в нижнем течении р. Пахача, представляется весьма противоречивым в силу ряда особенностей пространственно-экологической структуры популяции последней. Отметим, что для нерки р. Пахача отсутствуют какие-либо литературные сведения о внутриволюляционных группировках, известно только предположение Ф.В. Крогиус (1983) о наличии весенней и летней нерки в этой реке. По опросным данным, ход нерки в р. Пахача начинается в мае и заканчивается в первых числах июля и подразделен на ранний и поздний. Нерка раннего хода нерестится преимущественно в бассейне оз. Потат-Гытхын, в то время как поздняя нерка более многочисленна и предпочитает для нереста притоки и протоки основного русла реки, а так как лов нерки в этой реке осуществляли во второй-третьей декаде июня, то, по большей части, выборка КРн представлена поздней речной формой. Возможно, это сходство объясняется стрейнгом реофильной нерки р. Пахача в

нижние участки бассейна соседней с ней реки. Однако очевидно, что для однозначного ответа на данный вопрос необходимо оперировать не эпизодическими выборками, а данными за ряд лет.

Рис. 3. Расположение точек, соответствующих выборкам нерки из бассейна р. Камчатка и рек, впадающих в Олюторский залив, в пространстве двух координат в соответствии с генетическими дистанциями Кавалли-Сфорца, многомерное шкалирование. Обозначения как в табл. 1 и 3: *KAe* — ранняя нерка р. Апука; *KAl* — поздняя нерка р. Апука; *KPh* — нерка р. Пахача

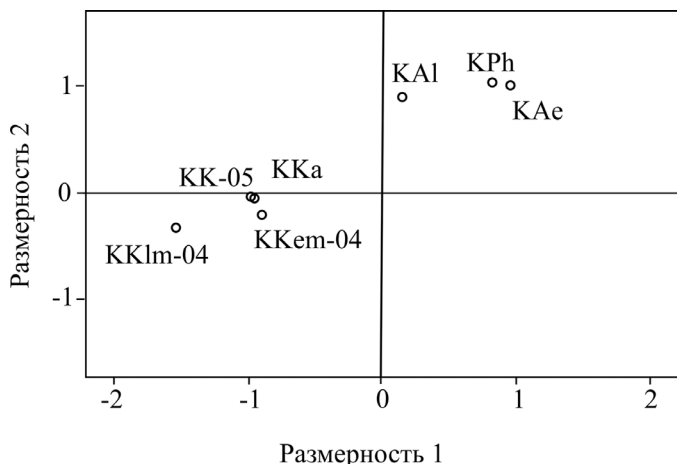


Fig. 3. Location of the points corresponding to samples of sockeye salmon from the Kamchatka

River basin and rivers of the Olutorsky Bay in the space of two first coordinates of multidimensional scaling for Cavalli-Sforza chord genetic distances. Legend as for Tables 1 and 3: *KAe* — Apuka River, early run; *KAl* — Apuka River, late run; *KPh* — Pakhacha River

Существенные различия обнаружены между выделенными нами группировками производителей поздней нерки р. Камчатка, а также ранней и поздней формами нерки бассейна р. Апука. Однако наиболее дистанцированными друг от друга оказались кластеры, представленные, с одной стороны, группировкой рек Олюторского залива, с другой — выборками из бассейна р. Камчатка.

Визуализация матрицы парных значений F_{st} между всеми проанализированными выборками дает возможность проследить некоторые закономерности внутри- и межпопуляционной дифференциации нерки из обследованных озерно-речных систем (рис. 4). Хорошо заметна близость популяций нерки Олюторского района. Кроме того, обнаруживается сходство речной апукинской нерки (*KAl*) и двух выборок из бассейна р. Камчатка: ранней нерки (*KK-05*) и мелкой раносозревающей нерки позднего хода (*KKem-04*). Отметим, что первые две выборки достаточно малочисленны, следовательно, оценки их генетического разнообразия и межвыборочных вариантов могут оказаться неустойчивыми. По матрице парных F_{st} четко прослеживается увеличение генетической изменчивости с увеличением расстояния между речными бассейнами.

Рис. 4. Матрица парных коэффициентов F_{st} для 7 выборок нерки из бассейна р. Камчатка и рек Олюторского района. Обозначения как в табл. 1 и 3 и на рис. 3

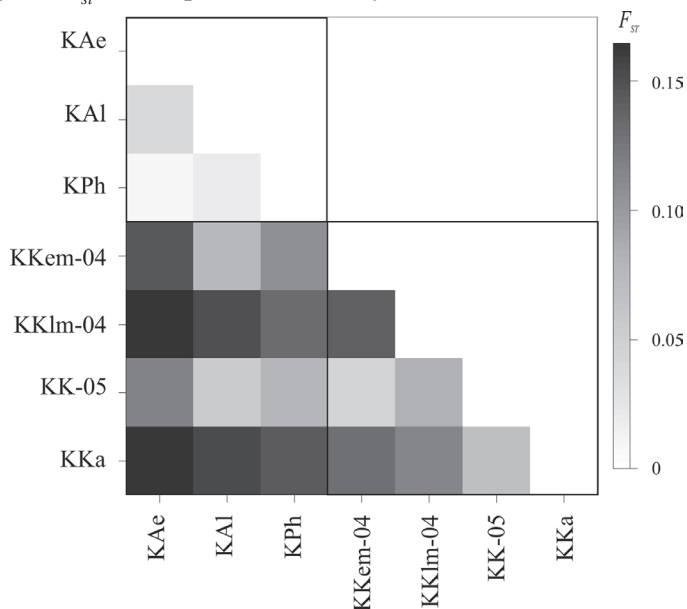


Fig. 4. Matrix of pairwise F_{st} values for 7 samples of sockeye salmon from the Kamchatka River basin and rivers of the Olutorsky Bay. Legend as for Tables 1, 3 and Fig. 3

Заключение

Анализ изменчивости локусов ОНП нерки двух крупных популяционных систем восточной Камчатки показал, что нерка позднего хода из нижнего течения р. Камчатка подразделяется на две генетически и морфологически дифференцированные группировки. Первая представлена мелкими быстрорастущими и раносозревающими особями, вторая — более крупными и поздносозревающими. Вероятно, данные группировки могут быть приурочены к различным нерестовым биотопам в бассейне данной озерно-речной системы. При этом различий между неркой раннего и позднего сроков хода в нижнем течении реки не обнаружено. Предположение о том, что стадо нерки р. Апука представлено особями раннего и позднего сроков хода, идущими на нерест одновременно, но генетически и экологически различающимися, также нашло экспериментальное подтверждение: выборки ранней и поздней нерки данной реки значимо различались по частотам аллелей и генотипов изученных локусов ОНП.

Оценки внутрипопуляционной дифференциации у данного вида сравнимы или же зачастую превышают межпопуляционные различия. Данный вывод актуален в полной мере для близкорасположенных или соседних рек и становится не столь очевидным, если сравниваются географически удаленные популяции.

Полученные результаты дают основания полагать, что внутрипопуляционная дифференциация нерки, выявляемая по частотам однонуклеотидных замен, во многом обусловлена различиями в направлении и силе отбора по некоторым локусам ОНП в различных локальностях обследованных речных бассейнов.

В заключение отметим, что рациональный промысел водных биологических ресурсов должен строиться на эксплуатации репродуктивно изолированных устойчивых внутрипопуляционных форм (рас, локальных популяций низшего ранга и т.д.), так как риску перелома чаще подвержены малочисленные группировки. Только в этом случае возможно управление запасами и сохранение воспроизводства на приемлемом уровне. Однако в действительности это трудно достижимо, поскольку на российском Дальнем Востоке лососей добывают главным образом ставными неводами в морском прибрежье, где облавливаются смешанные скопления. Кроме того, прогноз подходов различных внутрипопуляционных группировок представляется весьма проблематичным. По этой причине, на наш взгляд, существующая практика промысла тихоокеанских лососей с учетом сегодняшних реалий не требует пересмотра в связи с полученными нами результатами.

Авторы выражают свою искреннюю признательность д-ру Дж. Сибу (School of Aquatic & Fishery Sciences, University of Washington, Seattle) за всестороннюю помощь и поддержку, организацию и финансирование работ, предоставленные методики, реактивы и оборудование. Авторы глубоко благодарны всем сотрудникам лаборатории экологической геномики факультета гидробиологии и рыболовства Университета штата Вашингтон, канд. биол. наук М.В. Шитовой (ИОГЕН РАН) и канд. биол. наук П.К. Афанасьеву (ВНИРО) за помощь в лабораторной обработке материала, д-ру биол. наук В.Ф. Бугаеву (КамчатНИРО), канд. биол. наук Е.Д. Павлову (ИПЭЭ РАН), В.И. Рою (ВНИРО), принимавшим участие в сборе материала, а также канд. биол. наук Е.В. Ведищевой (ВНИРО) за помощь в определении возраста нерки р. Камчатка.

Список литературы

- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях : моногр. — М. : Наука, 1983. — 279 с.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб : моногр. — М. : Наука, 1997. — 288 с.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран : моногр. — М. : АН СССР, 1948. — Ч. 1. — 466 с.
- Брыков Вл.А., Полякова Н.Е., Подлесных А.В. Дивергенция митохондриальной ДНК в популяциях нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) озера Азабачьего (Камчатка) // Генетика. — 2003. — Т. 39, № 12. — С. 1687–1692.

Брыков В.А., Полякова Н.Е., Подлесных А.В. и др. Влияние биотопов размножения на генетическую дифференциацию популяций нерки (*Oncorhynchus nerka*) // Генетика. — 2005. — Т. 41, № 5. — С. 635–645.

Бугаев В.Ф. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности) : моногр. — М. : Колос, 1995. — 464 с.

Бугаев В.Ф. Азиатская нерка–2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX — начале XXI вв.) : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2011. — 380 с.

Бугаев В.Ф. Методика идентификации в уловах прибрежного и речного промысла особей основных локальных стад и группировок нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) бассейна р. Камчатка // Вопр. ихтиол. — 1986. — Т. 26, вып. 4. — С. 600–609.

Бугаев В.Ф. Нерка реки Камчатка (биология, численность, промысел) : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2010. — 232 с.

Варнаевская Н.В. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2006. — 488 с.

Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб : моногр. — М. : Наука, 1995. — 343 с.

Гордеева Н.В. Высокие оценки дифференциации популяций горбуши *Oncorhynchus gorbusha* по локусу главного комплекса гистосовместимости МНС-I A1 поддерживают гипотезу «локальных стад» // Вопр. ихтиол. — 2012. — Т. 52, № 1. — С. 72–81.

Иванков В.Н. Экоотипы лососевых рыб // Морфология и систематика лососевых рыб. — Л. : ЗИН АН СССР, 1985. — С. 47–54.

Ильина Л.В. Динамика численности и генетического состава популяций нерки озера Азабачьего / ИБМ ДВО РАН. — Владивосток, 1987. — 21 с. — Деп. в ВИНТИ, № 8060-B87.

Кловач Н.В., Ельников А.Н. Структура нерестового стада нерки (*Oncorhynchus nerka*) р. Алука (Северо-Восточная Камчатка) // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана : сб. науч. тр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2013. — Вып. 30. — С. 39–43.

Кловач Н.В., Рой В.И. Структура стада нерки *Oncorhynchus nerka* реки Алука (Северо-Восточная Камчатка) // Вопр. ихтиол. — 2010. — Т. 50, № 4. — С. 510–514.

Коновалов С.М. Популяционная биология тихоокеанских лососей : моногр. — М. : Наука, 1980. — 237 с.

Крогиус Ф.В. Сезонные расы красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) и ее нерестилища в водоемах Камчатки // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. — М. : Наука, 1983. — С. 18–31.

Крохин Е.М. Нерестилища красной *Oncorhynchus nerka* Walb. (очерк геоморфологии, температурного режима и гидрохимии) // Вопр. ихтиол. — 1960. — Т. 16. — С. 89–110.

Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Д. Молекулярное клонирование : моногр. — М. : Мир, 1984. — 480 с.

Никольский Г.В. Экология рыб : моногр. — М. : Высш. шк., 1974. — 367 с.

Новосельская А.Ю., Новосельский Ю.И., Алтухов Ю.П. Физико-химические характеристики нерестилищ и наследственная гетерогенность стада нерки, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), оз. Азабачьего // Генетика. — 1982. — Т. 43, № 6. — С. 1004–1011.

Пильганчук О.А. Генетическая структура нерки, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), полуострова Камчатка : дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2014. — 135 с.

Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю. Популяционно-генетическая дифференциация нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) восточного побережья Камчатки // Биол. моря. — 2013. — Т. 39, № 5. — С. 371–379.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. — М. : Пищ. пром-сть, 1966. — 373 с.

Пустовойт С.П. Внутрипопуляционная генетическая изменчивость и межпопуляционная дифференциация азиатской нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Генетика. — 1994. — Т. 30, № 1. — С. 101–106.

Пустовойт С.П. Генетическая гетерогенность нерестового стада нерки, *Oncorhynchus nerka* (Walb.), р. Камчатка // Генетика. — 1993. — Т. 29, № 5. — С. 808–819.

Пустовойт С.П. Генетическая изменчивость малочисленной популяции нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) р. Ола (северное побережье Охотского моря) // Генетика. — 2001. — Т. 37, № 12. — С. 1657–1662.

Пустовойт С.П., Макоедов А.Н. Генетическая и фенетическая изменчивость нерки, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), р. Камчатка // Генетика. — 1992. — Т. 28, № 6. — С. 141–149.

Хрусталева А.М., Волков А.А., Стоклицкая Д.С. и др. Сравнительный анализ изменчивости STR- и SNP-локусов в популяциях нерки (*Oncorhynchus nerka*) восточной и западной Камчатки // Генетика. — 2010. — Т. 46, № 11. — С. 1544–1555.

Хрусталева А.М., Гриценко О.Ф., Кловач Н.В. Полиморфизм по однонуклеотидным заменам (SNP) в популяциях нерки *Oncorhynchus nerka* п-ова Камчатка // Генетика. — 2013. — Т. 49, № 11. — С. 1322–1336.

Хрусталева А.М., Кловач Н.В., Гриценко О.Ф., Сиб Д.Е. Внутри- и межпопуляционная изменчивость нерки *Oncorhynchus nerka* юго-западного побережья Камчатки по данным однонуклеотидного полиморфизма // Генетика. — 2014. — Т. 50, № 7. — С. 840–852.

Шпигальская Н.Ю., Шапоров Р.А., Збоева Е.Н., Варнавская Н.В. Генетическая дифференциация по аллозимным локусам локальных популяций нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Камчатка (п-ов Камчатка) // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов : сб. науч. тр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2005. — Т. 1. — С. 104–119.

Ackerman M.W., Habicht C., Seeb L.W. Single-nucleotide polymorphisms (SNPs) under diversifying selection provide increased accuracy and precision in mixed-stock analyses of sockeye salmon from the Copper River, Alaska // Trans. Amer. Fish. Soc. — 2011. — Vol. 140(3). — P. 865–881.

Beacham T.D., McIntosh B., MacConnachie C. et al. Pacific Rim population structure of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) as determined from microsatellite analysis // Trans. Amer. Fish. Soc. — 2006a. — 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. — 2006b. — Vol. 135. — P. 97–109.

Burgner R.L. Factors influencing age and growth of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in lakes // Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population biology and future management. — Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. — 1987. — Vol. 96. — P. 129–142.

Creelman E.K., Hauser L., Simmons R.K. et al. Temporal and geographic genetic divergence: characterizing sockeye salmon populations in the Chignik Watershed, Alaska, using single-nucleotide polymorphisms // Trans. Amer. Fish. Soc. — 2011. — Vol. 140(3). — P. 749–762.

Elfstrom C.M., Smith C.T., Seeb J.E. Thirty-two single nucleotide polymorphism markers for high-throughput genotyping of sockeye salmon // Mol. Ecol. Notes. — 2006. — Vol. 6(4). — P. 1255–1259.

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

Gomez-Uchida D., Seeb J.E., Smith M.J. et al. Single nucleotide polymorphisms unravel hierarchical divergence and signatures of selection among Alaskan sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) populations : BMC Evolutionary Biology. — 2011. — Vol. 11. — 48 p. <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/11/48>.

Goudet J. FSTAT (vers. 1.2): a computer program to calculate F-statistics. // J. Heredity. — 1995. — Vol. 86. — P. 485–486.

Habicht C., Seeb L.W., Myers K.W. et al. Summer–Fall Distribution of Stocks of Immature Sockeye Salmon in the Bering Sea as Revealed by Single-Nucleotide Polymorphisms // Trans. Amer. Fish. Soc. — 2010. — Vol. 139(4). — P. 1171–1191.

Morin P.A., Luikart G., Wayne R.K. et al. SNPs in ecology, evolution and conversation // TRENDS in Ecology and Evolution. — 2004. — Vol. 19, № 4. — P. 208–216.

Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. — 2000. — Vol. 155, № 2. — P. 945–959.

Raymond M., Rousset F. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism // J. Heredity. — 1995. — Vol. 86. — P. 248–249.

Seeb J.E., Pascal C.E., Ramakrishnan R., Seeb L.W. SNP genotyping by the 5'-nuclease reaction: advances in high-throughput genotyping with nonmodel organisms // Methods Mol. Biol. — 2009. — № 578. — P. 277–292.

Smith C.T., Elfstrom C.M., Seeb J.E., Seeb L.W. Use of sequence data from rainbow trout and Atlantic salmon for SNP detection in Pacific salmon // Molecular Ecology. — 2005. — Vol. 14. — P. 4193–4203.

Varnavskaya N.V., Wood C.C., Everett R.J. Genetic variation in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) populations of Asia and North America // Can. J. Fish Aquat. Sci. — 1994a. — Vol. 51 (Suppl.). — P. 132–146.

Varnavskaya N.V., Wood C.C., Everett R.J. et al. Genetic differentiation of subpopulations of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) within lakes of Alaska. British Columbia and Kamchatka // Can. J. Fish Aquat. Sci. — 1994b. — Vol. 51 (Suppl.). — P. 147–157.

Wood C.C. Life history variation and population structure in sockeye salmon // Evolution and the aquatic ecosystem: defining unique units in population conservation : Am. Fish. Soc. Symp. — Bethesda, Maryland, 1995. — Vol. 17. — P. 195–216.

Поступила в редакцию 23.07.15 г.