

УДК 597.553.2.575.17

Реконструкция послеледникового расселения азиатской нерки *Oncorhynchus nerka*

А.М.Хрусталёва, А.А.Волков, С.М.Расторгуев, Т.Ю.Улова

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), г. Москва)
e-mail: mailfed@mail.ru

Проведён анализ полиморфизма контрольного региона мтДНК (Д-петли) нерки Дальнего Востока России на обширной части ареала от Чукотки до Курильских островов. В исследованных выборках нерки из 16 озёрно-речных систем азиатско-тихоокеанского побережья были выявлены два основных гаплотипа 13Т и 10Т, различающиеся в пяти нуклеотидных позициях и присутствующие в большинстве популяций. В популяциях Курильских островов (кроме о. Шумшу) обнаружен только 13Т гаплотип, в выборке с Командорских о-вов — только 10Т гаплотип. Все варианты нуклеотидной последовательности Д-петли распределились в две филогенетические группы, в одной из них центральным гаплотипом является 13Т, в другой — 10Т, что, вероятно, объясняется разделением в прошлом ареала этого вида и его генофонда на две генетические линии. Полученные нами данные позволяют рассматривать два альтернативных сценария формирования современного разнообразия гаплотипов мтДНК нерки, подразумевающих неоднократное проникновение данного вида в Азию в периоды трансгрессии моря после плейстоценовых оледенений. Согласно одному из них 13Т гаплотип на азиатской части ареала имеет более древнее происхождение, в то время как 10Т образовался позднее в центрально-камчатском рефугиуме.

Ключевые слова: нерка *Oncorhynchus nerka*, мтДНК, контрольный регион, Д-петля, дифференциация популяций, послеледниковое расселение

ВВЕДЕНИЕ

Нерка *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) — анадромный моноциклический вид с длительным пресноводным периодом жизни, представленный в пределах своего ареала множеством локальных популяций, дифференцированных на субпопуляции отдельных нерестилищ и многочисленные экологические формы (экоотипы, генеративные формы, сезонные расы и пр.) [Коновалов, 1980; Burgner, 1991; Бугаев, 1995]. Являясь важнейшим промысловым объектом в Северной Пацифике, данный вид привлекает

к себе внимание специалистов разных научных направлений от ихтиологов до популяционных генетиков уже на протяжении более 50 лет. Вследствие столь длительной истории исследований различных аспектов биологии данного вида его популяционная структура подробно изучена на большей части ареала, в том числе и с привлечением молекулярно-генетических методов [Алтухов, 1974; Кирпичников, Муске, 1981; Варнавская, 1984; Пустовойт, 1994; Varnavskaya et al., 1994; Брыков и др., 2005; Варнавская, 2006; Beacham et al., 2006

а, 2006 б; Пильганчук, Шпигальская, 2013; Пильганчук, 2014]. Однако до настоящего времени некоторые, в том числе и значимые в промысловом отношении, популяции нерки ряда регионов Азии остаются неисследованными или изученными в недостаточном объёме. В первую очередь к ним относятся локальные популяции Курильских островов, а также некоторые второстепенные стада Камчатки, Чукотки и северо-охотоморского побережья. Кроме того, ряд проблем, связанных с экологическим формообразованием и внутривидовой систематикой нерки, а также некоторые эволюционные аспекты, в частности вопросы, связанные с историей палеорасселения, формирования современного ареала и разнообразия популяционных комплексов данного вида, также остаются нерешёнными.

Как известно, для оценки популяционного разнообразия, а также для изучения путей расселения вида и реконструкции последовательности колонизации новых территорий в послеледниковый период наиболее подходящим методом является анализ изменчивости митохондриальной ДНК (мтДНК) [Артамонова, 2007]. МтДНК характеризуется цитоплазматическим клоальным типом наследования, т. е. является гаплоидной и наследуется только по материнской линии [Avisе, 1993; Park, Moran, 1994]. У позвоночных молекула мтДНК, помимо структурных генов, содержит также некодирующую контрольную область, участвующую в репликации и называемую Д-петлей. Достоинство митохондриальных маркеров состоит в том, что с помощью мтДНК хорошо различаются крупные региональные популяции или их совокупности, поскольку в них, благодаря высокой численности, в течение длительного периода надёжно сохраняются гаплотипы мтДНК, маркирующие их происхождение от ранее дивергировавших предшественников [Алтухов и др., 1997]. Скорость нуклеотидных замен в митохондриальном геноме по крайней мере в 5–10 раз выше, чем в кодирующих последовательностях ядерной ДНК [Beaumont, Hoare, 2003], в связи с чем степень дивергенции мтДНК, будучи обусловленной более интенсивным мутационным процессом и дрейфом, выше, чем у ядерных аллозимных генов [Алтухов, Салменкова, 2002].

Темп мутирования максимален в Д-петле (наиболее частыми являются точковые мутации), кроме того, для контрольной области мтДНК характерен высокий уровень полиморфизма числа tandemных повторов [Avisе, 1993]. Перечисленные особенности делают Д-петлю удобным маркером для изучения нейтральной генетической изменчивости данного вида.

Целью настоящей работы было дать предварительную оценку внутривидового разнообразия, популяционной структуры и исторической биогеографии нерки на обширной части ареала от Чукотки до Курильских островов с использованием данных по изменчивости контрольного региона мтДНК.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в период с 2003 по 2008 гг. в водоёмах Чукотки, Камчатки, северо-охотоморского побережья, а также Курильских и Командорских островов (рис. 1). Всего проанализировано 16 выборок нерки ($n = 8–31$), в среднем объём выборки составил 10 особей.

Тотальную ДНК выделяли из фиксированных спиртом тканей плавников стандартными методами [Маниатис и др., 1984]. Участок митохондриального генома, включающий в себя 702 нуклеотидные позиции (н. п.) (336–1037 н. п.) из контрольной области (Д-петли), прилегающий к tRNA1, амплифицировали с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием самостоятельно подобранных праймеров (последовательности праймеров: F: TG TAGTAAGAACCGACCAACGAT и R: ACTTTCTAGGGTCCGTCTTAACAGC). Реакцию проводили в объёме 15 мкл: 1X Taq буфер с крезол глицерином, Mg²⁺ — 2 мМ, Taq полимеразы 0,06 ед./мкл, концентрация праймеров — 0,4 пкМ/мкл, 1,5 мкл ДНК, остальной объём доводился деионизованной водой. Продукты амплификации после предварительной очистки подвергали циклическому секвенированию с помощью набора Big Dye Terminator (Applied Biosystems, США) при использовании тех же праймеров. Продукты секвенирования разделяли с помощью анализатора Abi Prizm 310 (Applied Biosystems, США). Abi-хроматограммы обрабатывали с помощью программы SeqMap Pro пакета



Рис. 1. Карта-схема района сбора материала.

Чукотка: Ch — Мейныпильгинская оз. — р. сист., оз. Ваамочка; Восточная Камчатка: KAr — р. Алука, KPh — р. Пахача, KКа — бассейн р. Камчатка, оз. Азабачье, KК — р. Камчатка; Командорские о-ва: BS — о. Беринга, оз. Саранное; материковое побережье Охотского моря: Okh — р. Охота; Западная Камчатка: KР — р. Палана, KV — р. Большая Воровская, KB — р. Большая, KOp — р. Опала, KO — р. Озерная; Северные Курильские о-ва: NKS — о. Шумшу, бассейн оз. Беттобу, р. Острожная, NKР — о. Парамушир, бассейн оз. Глухое, р. Шумная; Южные Курильские о-ва: SKU — о. Уруп, оз. Токотан, SKI — о. Итуруп, оз. Красивое

DNASTAR Lasergene. Множественное прогрессивное выравнивание нуклеотидных последовательностей осуществляли в программе MegAlign пакета DNASTAR Lasergene. Общее число нуклеотидных позиций после выравнивания в анализируемом фрагменте (3'-конец Д-петли с 541 по 1006 н. п.) составило около 466 н. п. При анализе гаплотипов учитывали только достоверные, однозначно трактуемые замены, хорошо читаемые на хроматограммах. Построение сети гаплотипов по принципу минимального количества нуклеотидных замен [Bandelt et al., 1999], а также расчёт оценок внутри- и межпопуляционной изменчивости

нерки проводили в программе PopArt (www.popart.otago.ac.nz).

РЕЗУЛЬТАТЫ

По результатам исследования variability контрольного региона мтДНК в 16 популяциях нерки обнаружено 9 гаплотипов, замены в которых представлены транзциями или инсерциями с делециями (инделями), кроме того, в одном случае отмечена трансверсия.

В анализируемых выборках выявлены два массовых гаплотипа, присутствующих в большинстве популяций. Основные различия наблюдаются в районе поли-Т (политимин)

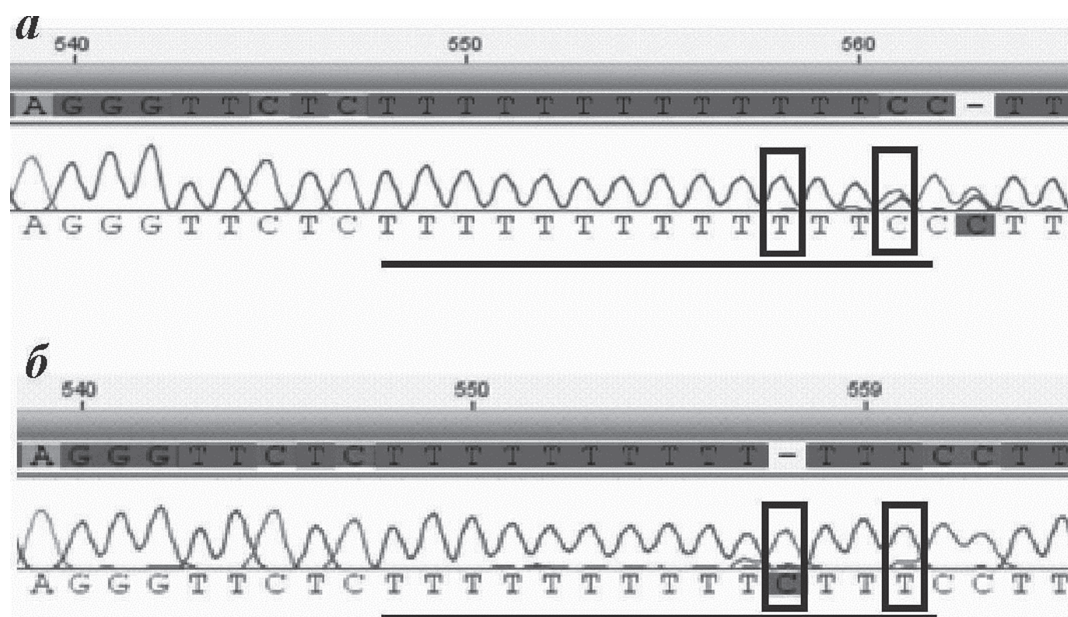


Рис. 2. Район поли-Т в D-петле мтДНК нерки:
а — 13Т гаплотип, б — 10Т гаплотип

участка, расположенного в районе 548–561 н. п. мтДНК, поэтому соответствующим гаплотипам было дано условное название 13Т гаплотип для него характерно 13 Т подряд (рис. 2 а), соответственно, для второго гаплотипа, названного 10Т гаплотип, характерно 10 Т подряд (рис. 2 б). Соответствующие различия по позициям в гаплотипах приведены в таблице 1. Гаплотипы различаются по 4 транзициям, а также в гаплотипе 10Т в одной из позиций отмечена делеция нуклеотида.

Таблица 1. Замены в различных позициях основных гаплотипов в популяциях нерки

Гаплотип	Позиция в D-петле				
	558	561	789	820	974
13Т гаплотип	Т	С	С	А	А
10Т гаплотип	С	Т	Т	–	Г
13Т-10Т гаплотип	Т	С	Т	–	Г

В популяциях рек Западной Камчатки встречаются оба гаплотипа, при этом в направлении с севера на юг наблюдается выраженный градиент в их процентном соотношении: доля 10Т гаплотипа снижается, а 13Т — увеличивается (рис. 3). Клиновое распределение гаплотипов наблюдается также и в реках

Восточной Камчатки, но с противоположным градиентом: доля 10Т гаплотипа снижается по мере продвижения в северном направлении от бассейна р. Камчатка, где отмечена его наибольшая частота среди всех континентальных популяций. 10Т гаплотип фиксирован в популяции оз. Саранное (Командорские о-ва). В выборке нерки северо-охотоморского побережья оба гаплотипа представлены с равной частотой.

Иная картина наблюдается в популяциях нерки Курильских островов (о. Уруп, о. Итуруп и о. Парамушир): в этих выборках встречается только 13Т гаплотип, кроме того, в выборке с о. Уруп выявлен промежуточный гаплотип между 13Т и 10Т (табл. 1). В выборке с о. Шумшу (Северные Курильские о-ва) с наибольшей частотой встречается 10Т гаплотип. Здесь же выявлено основное разнообразие вариантов 10Т гаплотипа, два из которых присутствуют только в этой популяции. Среди них обнаружено два гаплотипа 10Т с транзицией Т на С в позиции 722 и два гаплотипа с инсерцией Т в позиции 727. Разнообразие 10Т гаплотипов наблюдалось также в бассейне р. Камчатка (здесь отмечен гаплотип 10Т с трансверсией А→Т в позиции 576) и в р. Апука (10Т гаплотип с заменой А на С в позиции 725). Отметим, что увеличение выбор-

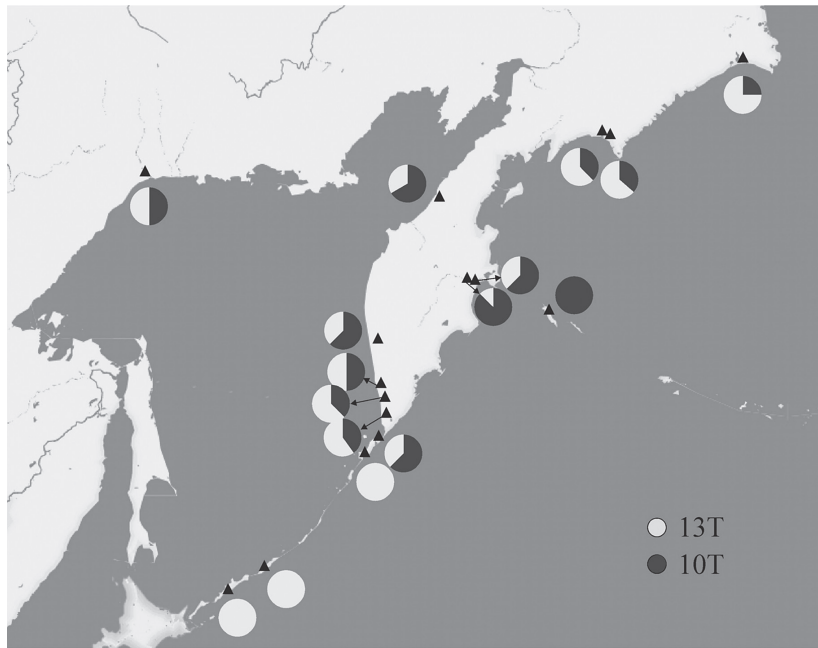


Рис. 3. Распределение частот гаплотипов 10Т и 13Т в популяциях нерки азиатско-тихоокеанского побережья

ки КАр с 11 до 31 экземпляра существенно не сказалось ни на оценках частот двух массовых гаплотипов ($13Т/10Т = 0,677/0,323$ против $0,63/0,37$ [Хрусталева и др., 2015]), ни на разнообразии гаплотипических вариантов (обнаружен лишь один новый гаплотип).

Кроме того, были выявлены ещё 2 редких гаплотипа, относящиеся к 13Т: с заменой С на Т в позиции 789 (1 особь в р. Пахача, Восточная Камчатка, и 1 особь на о. Уруп) и с inser-

цией С в позиции 850 (1 особь в р. Воровская, Западная Камчатка).

Генеалогия гаплотипов мтДНК для исследованных выборок нерки Азиатско-Тихоокеанского региона представлена в виде MST-дерева, построенного по методу минимальных расстояний (minimal spanning tree) без учёта инделей (рис. 4). По полученной сети гаплотипов видно, что варианты 3'-концевой последовательности Д-петли распределились в две

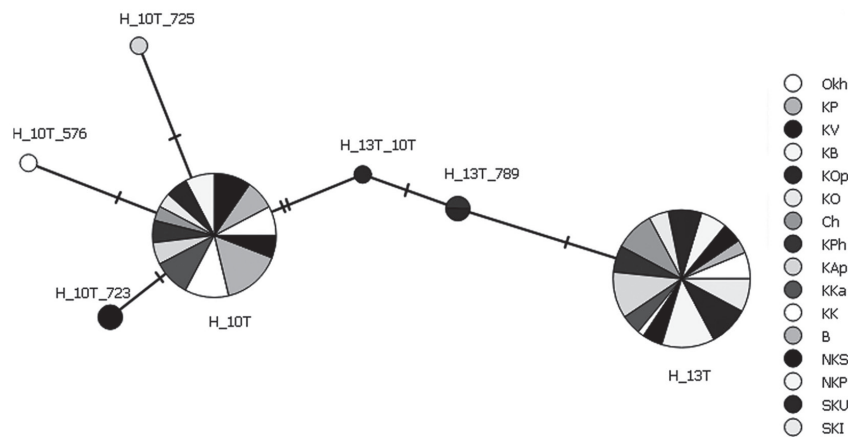


Рис. 4. Генеалогическая сеть гаплотипов нерки, построенная по принципу минимального числа нуклеотидных замен. Размер окружностей и площадь секторов пропорциональны частоте встречаемости гаплотипов в соответствующих выборках, число поперечных штрихов на ветвях обозначает число нуклеотидных замен.

H_10Т — 10Т гаплотип, H_13Т — 13Т гаплотип; обозначения выборок как на рис. 1

филогенетические группы: в одной из них центральным гаплотипом является 10Т, во второй — 13Т.

Межвыборочное генетическое разнообразие азиатской нерки, оценённое величиной Φ_{ST} , составило в среднем 0,2006 ($\rho = 0,01$), внутривидовое разнообразие, по оценкам нуклеотидного разнообразия (π), — 0,0178, гаплотипического разнообразия (H) — 0,571.

ОБСУЖДЕНИЕ

Межпопуляционная генетическая дифференциация у всех видов р. *Oncorhynchus* в значительной степени обусловлена историей происхождения и расселения современных популяций лососей, непосредственным образом связанной с ледниковыми периодами [Глубоковский, 1995; Алтухов и др., 2004]. В частности, в периоды плейстоценовых оледенений значительные участки ареала нерки были покрыты ледником. Лишь немногочисленные популяции выжили в свободных ото льда областях (рефугиумах). Вследствие изоляции у обитателей различных рефугиумов в ходе адаптивной и нейтральной эволюции формировались свои генетические особенности, шёл процесс внутривидовой генетической дивергенции [Алтухов и др., 2004]. Учитывая особенности наследования и мутационной изменчивости мтДНК, а также её высокую чувствительность к стохастическим процессам, становится очевидным, что в изолированных популяциях конфигурация распределения числа нуклеотидных замен в митохондриальном геноме определяется демографической историей вида на данном участке ареала [Rogers, 1995]. Объём выборок и размер отсекаемого фрагмента контрольного региона мтДНК, использованные в данной работе, недостаточны для полноценного анализа популяционной структуры азиатской нерки, однако географическое распределение частот массовых гаплотипов позволяет сделать некоторые общие заключения относительно её палеорасселения. К тому же выбранный нами фрагмент D-петли достаточно консервативен, и увеличение объёма выборок не сказывается решающим образом на выявляемом разнообразии гаплотипов.

Полученные нами данные дают возможность рассматривать два основных сценария

формирования современного разнообразия гаплотипов мтДНК нерки, подразумевающих неоднократное проникновение данного вида в Азию. По литературным данным возникновение видов р. *Oncorhynchus* связано с северо-американским континентом и имело место в раннем—среднем плейстоцене [Cavender, Mikker, 1972, цит. по: Глубоковский, Глубоковская, 1981]. По другим данным становление нерки как вида происходило в эпоху среднеплейстоценовых оледенений на территории богатой озёрами Британской Колумбии, где располагался южный рефугиум — Каскадия [Глубоковский, Глубоковская, 1981]. Здесь в условиях жёсткой конкуренции с другими пресноводными видами возникла её устойчивая связь с озёрными нерестилищами. Вероятно, первое проникновение данного вида в Азию совпало с послеледниковой трансгрессией моря уже в среднем плейстоцене (≈ 125 тыс. лет назад), когда происходило формирование нынешней ихтиофауны азиатско-тихоокеанского побережья [Черешнев, 1998; Пустовойт, 1995]. Учитывая данные о более древнем происхождении данного вида, нельзя исключать и более ранних попыток заселения азиатской части ареала, однако мощное среднеплейстоценовое (иллинойское) оледенение, распространяющееся на всю азиатскую часть ареала нерки, скорее всего, повлекло за собой вымирание всех вселенцев. Второе по счёту верхнечетвертичное оледенение (висконсинское, или вюрмское) на территории Камчатки имело горно-долинный, или же сетчатый, характер [Брайцева, 1966; Брайцева, Евтеева, 1968]. Ледники распространялись в основном на прибрежные и горные районы и не затрагивали центральную область полуострова — обширный палеобассейн в среднем и верхнем течении р. Камчатки, расположенный между покрытыми в то время льдами Средним и Восточным хребтами [Брайцева, 1966; Брайцева, Евтеева, 1968]. Кроме того, рефугиумы в Азии располагались в районе Анадырского залива и бассейна р. Анадырь, а также на отдельных участках северного побережья Охотского моря [Черешнев, 1998; Алтухов и др., 2004]. Позднеплейстоценовые оледенения охватывали Камчатку и побережье Охотского моря, в то время как реки Сахали-

на, Приморья и Итурупа практически не были подвержены воздействию ледников [Горшков, 1967; Черешнев, 1998]. Более того, рефугиумы, где могли сохраниться популяции нерки, существовали на северо-американском континенте, они примыкали к ледниковому щиту на севере и юге. Северный рефугиум, или Берингия, располагался на Аляске, занимая большую часть бассейна р. Юкон, на территории Берингова пролива и северной части Берингова моря, бывших в то время сушей из-за регрессии уровня моря (Берингийская суша, или Берингийский мост) [Бискэ, Баранова, 1976; Черешнев, 1998; Алтухов и др., 1997, 2004; Кожевников, Железнов-Чукотский, 2014]. В литературе высказывается мнение о том, что наиболее благоприятные условия дивергенции и видообразования тихоокеанских лососей складывались именно во время неоднократных плейстоценовых регрессий в условиях строгой изоляции в рефугиумах, каждый из которых отличался своими физико-географическими и фаунистическими особенностями [Глубоковский, 1995].

С наступлением послеледниковой трансгрессии происходило расселение сохранившихся популяций на освобождающиеся от ледников территории. Согласно биогеографической гипотезе, выдвинутой МакФейлом и Линдси [McPhail, Lindsey, 1970; Lindsey, McPhail, 1986, цит. по: Алтухов и др., 2004], современные популяции нерки Юкона, Анадыря и п-ва Камчатка произошли из общего Берингийского рефугиума, тогда как популяции более южных районов колонизировались вселенцами из южных рефугиумов [Алтухов и др., 2004].

Полученные нами данные по географическому распределению основных гаплотипов в популяциях азиатской нерки свидетельствуют в пользу предположения о существовании двух филогенетических линий (в первой центральным гаплотипом является 10Т, во второй — 13Т), имеющих разное происхождение. Об этом свидетельствует также структура сетки гаплотипов. Наши результаты полностью согласуются с данными, полученными ранее, по изменчивости мтДНК нерки Камчатки, Чукотки и северо-охотоморского побережья, а также некоторых северо-американских популяций [Churikov et al., 2001; Брыков, 2005;

Бачевская и др., 2014]. Наиболее вероятно, что 13Т гаплотип более древний, а 10Т образовался позднее. Первая волна расселения, предшествующая позднеплейстоценовому висконсинскому оледенению, привела к распространению 13Т гаплотипа вдоль всего азиатско-тихоокеанского побережья до северных островов Японского архипелага. В пользу данного предположения свидетельствует тот факт, что в выборках из водоёмов Южных и Северных Курил, за исключением о. Шумшу, встречается только 13Т гаплотип, вероятно, сохранившийся на Хоккайдо и прилегающих островах Курильской гряды, между которыми вплоть до голоцена не было проливов [Геология СССР, 1964; Горшков, 1967]. О существовании рефугиума в данном районе свидетельствует наличие на о. Итуруп пресноводной ихтиофауны [Гриценко и др., 2012]. Вероятно, вторая волна расселения не коснулась наиболее южных территорий, где сохранились реликтовые популяции этого вида, а граница распространения «северной» нерки проходила по самому северному из островов Курильской гряды — о. Шумшу, где отмечено наибольшее разнообразие 10Т гаплотипов. К аналогичным выводам пришли Л.А. Животовский с соавторами в исследованиях популяционной структуры кеты Южных Курильских о-вов и других регионов Дальнего Востока России [Животовский и др., 2010; Афанасьев и др., 2011]. Кроме того, интересна находка на о. Уруп переходного 13Т-10Т гаплотипа. Очевидно, он является предковым для 10Т и сохранился лишь в южно-курильских популяциях, имеющих более древнюю историю существования. На данном этапе исследований затруднительно дать какое-либо объяснение исключительно разнообразию 10Т гаплотипов в выборке с о. Шумшу. Вне всякого сомнения, для этого потребуется существенно увеличить глубину и охват исследований. Одной из наиболее вероятных причин высокого гаплотипического разнообразия в данной популяции может быть расположение о. Шумшу на пути миграционных потоков, огибающих Камчатский полуостров.

Гаплотип 10Т, скорее всего, образовался гораздо позднее в периоды позднеплейстоценовых регрессий в районе палеобассейна

р. Камчатка, т. к. именно в выборке особей из среднего и верхнего течения данной речной системы этот гаплотип доминировал по численности, здесь же отмечено его разнообразие (трансверсия). Интересно, что в оз. Азабачье, расположенном в низовье р. Камчатка, оба гаплотипа встречаются приблизительно в равном соотношении, как и в других речных бассейнах. Можно предположить, что нижние участки р. Камчатка заселялись особями из других рефугиумов при их массовом расселении после отступления ледника в позднечетвертичное время. Наши данные вполне соответствуют результатам, полученным ранее по нерке ряда озёрно-речных систем Камчатки и Чукотки [Брыков и др., 2005], свидетельствующим о разном происхождении популяций протяжённых рек, в частности р. Камчатка, и коротких рек, таких как р. Озерная и Мейныпильгинская система. Судя по всему в это время происходило чрезвычайно быстрое распространение данного вида по всему современному ареалу, причём заселение водоёмов осуществлялось одновременно особями из разных географических районов, как северных (район Беренгии), так и южных (Япония и Южные Курильские о-ва), параллельно с иррадиацией 10Т гаплотипа из центрально-камчатского рефугиума. Полученная картина распределений гаплотипов позволяет предположить, что проникновение 10Т гаплотипа на охотоморское континентальное побережье и побережье Западной Камчатки могло происходить как с юга, так и с севера при затоплении низменного Паропольского дола. Кроме того, во время трансгрессии моря реки разных побережий полуострова могли составлять общую систему [Пустовойт, 1995]. С этой точки зрения гаплотипическое единообразие Командорской популяции может объясняться эффектом основателя или же недавними сокращениями эффективной численности (бутылочное горлышко).

С другой стороны, нельзя исключать версию о северо-американском (или берингийском) происхождении 10Т гаплотипа, в таком случае проникновение его в Азию шло через Алеутско-Командорскую гряду. Аргументом в подтверждение этой гипотезы служит фиксация данного гаплотипа в выборке с о. Бе-

ринга. Однако, по результатам секвенирования фрагмента из 211 н. п., расположенного на 3-конце Д-петли (с 813 по 1023 н. п.), для 32 экземпляров нерки из оз. Окананган, а также из других водоёмов северо-американского и азиатского побережий, в т. ч. р. Колумбия, р. Фрейзер, озёр Аляски, северо-востока Британской Колумбии и о. Ванкувер, а также оз. Кроноцкое (Восточная Камчатка) выявлена высокая степень консерватизма данного региона мтДНК [Taylor et al., 1997]. Было обнаружено только три гаплотипа (1, 2 и 3), из которых лишь 1 был массовым, в то время как два других встречались единично (последовательности депонированы в Genbank под номерами U59926—U59928). Поскольку данный фрагмент частично совпадает с анализируемым нами участком Д-петли, то можно предположить, что, скорее всего, американская нерка в большинстве своём имеет гаплотип 13Т, т. к. в первых двух гаплотипах в позициях 820 и 974 стоит А, и лишь в гаплотипе 3, встречающемся только у одной особи из оз. Илиamna, в позиции 974 выявлена транзиция А на С. Наиболее вероятно, гаплотип 3 является переходным вариантом между 13Т и 10Т. Если наше предположение верно, то 13Т гаплотип, по крайней мере на восточном побережье Камчатки и на Чукотке, всё же имеет берингийское происхождение, а в Азию он попал в результате реколонизации освободившихся от ледника территорий в позднечетвертичный период. Не исключено, что более южные регионы, в т. ч. и бассейн р. Озерной, где воспроизводится крупнейшее в Азии стадо нерки, заселялись носителями 13Т гаплотипа из южных рефугиумов, приуроченных к островам Японского и Курильского архипелагов. Малой численностью исходных популяций объясняется, по-видимому, консерватизм 13Т гаплотипа на большей части азиатского ареала нерки. Кроме того, низкое разнообразие 13Т гаплотипа может быть артефактом, связанным с ошибками выборочности (недостаточный объём выборок).

Согласно второму сценарию гаплотип 10Т в связи с его высоким полиморфизмом имеет более древнее происхождение, однако для проверки данного утверждения необходимо оперировать существенно большими выборками.

Таким образом, для однозначного решения поставленной задачи необходимо расширить географию исследований с включением в анализ выборок северо-американской нерки, а также увеличить объём анализируемого материала.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам анализа полиморфизма контрольного региона мтДНК азиатской нерки в исследованных выборках из 16 озёрно-речных систем азиатско-тихоокеанского побережья выявлены два основных гаплотипа — 13Т и 10Т, различающиеся в пяти нуклеотидных позициях и присутствующие в большинстве популяций. В популяциях Курильских островов (кроме о. Шумшу) обнаружен только 13Т гаплотип, в выборке с Командорских о-вов — только 10Т гаплотип. Все варианты нуклеотидной последовательности Д-петли распределились в две филогенетические группы, в одной из них центральным гаплотипом является 13Т, в другой — 10Т, что, вероятно, объясняется разделением в прошлом ареала этого вида и его генофонда на две генетические линии.

ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю.П. 1974. Популяционная генетика рыб. М.: Пищ. пром-сть. 245 с.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А. 2002. Полиморфизм ДНК в популяционной генетике // Генетика. Т. 38. № 9. С. 1173–1195.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Курбатова О.Л., Политов Д.В., Евсюков А.Н., Жукова О.В., Захаров И.А., Моисеева И.Г., Столповский Ю.А., Пухальский В.А., Поморцев А.А., Упелник В.П., Калабушкин Б.А. 2004. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. М.: Наука. 620 с.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. 1997. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука. 288 с.
- Артамонова В.С. 2007. Генетические маркеры в популяционных исследованиях атлантического лосося (*Salmo salar* L.). II. Анализ последовательностей ДНК // Генетика. Т. 43. № 4. С. 437–450.
- Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Шитова М.В., Малинина Т.В., Ракицкая Т.А., Прохоровская В.Д., Шевляков Е.А., Заварина Л.О., Бачевская Л.Т., Черешнев И.А., Брыков В.А., Ковалёв М.Ю., Шевляков В.А., Сидорова С.В., Борзов С.И., Погодин В.П., Фёдорова Л.К., Животовский Л.А. 2011. Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* российского Дальнего Востока, выявленная по микросателлитным маркерам // Биология моря. Т. 37. № 1. С. 39–47.
- Бачевская Л.Т., Переверзева В.В., Иванова Г.Д. 2013. Изменчивость гена цитохрома b митохондриальной ДНК нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum из рек Камчатки и северного побережья Охотского моря // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Тезисы докл. XIV Междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 40–43.
- Бискэ С.Ф., Баранова Ю.П. 1976. Основные черты палеогеографии Берингии в дочетвертичном кайнозое // Берингия в кайнозое. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 121–128.
- Брайцева О.А., Евтеева И.С. 1968. Климатические колебания и плейстоценовые оледенения Камчатки // Геология и геофизика. № 5. С. 16–22.
- Брайцева О.А. 1966. Климатические колебания и четвертичные оледенения Камчатки. Автореф. дисс. ... канд. геогр. наук. Москва. 16 с.
- Брыков В.А., Полякова Н.Е., Подлесных А.В., Голубь Е.В., Голубь А.П., Жданова О.Л. 2005. Влияние биотопов размножения на генетическую дифференциацию популяций нерки (*Oncorhynchus nerka*) // Генетика. Т. 41. № 5. С. 635–645.
- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос. 464 с.
- Варнаевская Н.В. 1984. Распределение частот генов лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутазы в популяциях камчатской нерки, предпочитающих различные типы нерестилищ // Генетика. Т. 20. № 1. С. 100–107.
- Варнаевская Н.В. 2006. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. 488 с.
- Геология СССР. Т. 31. Камчатка, Курильские и Командорские острова. 1964. Ч. 1. Геологическое описание / Гл. ред. А.В.Сидоренко. М.: Недра. 734 с.
- Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука. 343 с.
- Глубоковский М.К., Глубоковская Е.В. 1981. Пути эволюции тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* Suckley // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 5–66.
- Горшков Г.С. 1967. Вулканизм Курильской островной дуги. М.: Наука. 280 с.
- Гриценко О.Ф., Савваитова К.А., Пичугин М.Ю., Груздева М.А., Сидоров Л.К., Кузищин К.В., Черешнев И.А., Ведищева Е.В., Каев А.Н., Иванков В.Н., Шедько С.В., Шубин А.О., Шубина Е.А., Жульков А.И., Чупахин В.М., Кова-

- ленко С.А., Борзов С.И., Пономарёва Е.В. 2012. Рыбы Курильских островов. М.: Изд-во ВНИРО. 384 с.
- Животовский Л.А., Рубцова Г.И., Шитова М.В., Шевляков Е.А., Фёдорова Л.К., Афанасьев К.И. 2010. База микросателлитных ДНК-данных по кете Дальнего Востока России. Реализация «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей» / Ред. В.П.Шунтов // Бюл. № 5. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центра. С. 53–63.
- Кирпичников В.С., Муске Г.А. 1981. Популяционная генетика камчатской нерки (*Oncorhynchus nerka* (Walbaum)) // Генетика и размножение морских животных. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 59–71.
- Кожевников Ю.П., Железнов-Чукотский Н.К. 2014. Палеобиогеография «Берингии» как она есть // Научный диалог. № 1 (25). Естественные науки. С. 30–83.
- Коновалов С.М. 1980. Популяционная биология тихоокеанских лососей. М.: Наука. 237 с.
- Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. 1984. Молекулярное клонирование. М.: Мир. 480 с.
- Пильганчук О.А. 2014. Генетическая структура нерки, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), полуострова Камчатка. Дисс. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский. 135 с.
- Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю. 2013. Популяционно-генетическая дифференциация нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) восточного побережья Камчатки // Биология моря. Т. 39. № 5. С. 371–379.
- Пустовойт С.П. 1994. Внутрипопуляционная генетическая изменчивость и межпопуляционная дифференциация азиатской нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Генетика. Т. 30. № 1. С. 101–106.
- Пустовойт С.П. 1995. Геногеографическое исследование нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Генетика. Т. 31. № 2. С. 239–244.
- Хрусталёва А.М., Волков А.А., Расторгуев С.М., Кловач Н.В. 2015. Вариабельность мтДНК в популяциях нерки *Oncorhynchus nerka* Дальнего Востока России // Вопросы сохранения биоразнообразия водных объектов. Мат-лы Международной научной конференции. Ростов-на-Дону: Изд-во АзНИИРХ. С. 354–359.
- Черешнев И.А. 1998. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука. 131 с.
- Avise J. 1993. Molecular markers, natural history and evolution. Chapman & Hall. ITP International Thomson Pub. Comp. USA. 511 p.
- Bandelt H., Forster P., Rohlf A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Molecular Biology and Evolution. V. 16 (1). P. 37–48.
- Beacham T.D., McIntosh B., MacConnachie C., Miller K.M., Withler R.E., Varnavskaya N.V. 2006 a. Pacific Rim population structure of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) as determined from microsatellite analysis // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 135. P. 174–187.
- Beacham T.D., Varnavskaya N.V., McIntosh B., MacConnachie C. 2006 b. Population structure of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) from Russia determined with microsatellite DNA variation // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 135. P. 97–109.
- Beaumont A.R., Hoare K. 2003. Biotechnology and genetics in fisheries and aquaculture. Blackwell Science. UK. 158 p.
- Burgner R.L. 1980. Some features of ocean migration and timing of Pacific salmon // Salmon in ecosystems of the North Pacific. Oregon State Univ. Press. P. 153–164.
- Churikov D., Matsuoka M., Luan X., Grayl A.K., Brykov V.L.A., Gharrett A.J. 2001. Assessment of concordance among genealogical reconstructions from various mtDNA segments in three species of Pacific salmon (genus *Oncorhynchus*) // Molecular Ecology. V. 10. P. 2329–2339.
- Park L.K., Moran P. 1994. Developments in molecular genetic techniques in fisheries // Rev. Fish. Biol. V. 4. P. 272–299.
- Rogers A.R. 1995. Genetic evidence for Pleistocene population explosion // Evolution. V. 49. P. 608–615.
- Taylor E.B., Harvey S., Pollard S., Volpe J. 1997. Postglacial genetic differentiation of reproductive ecotypes of kokanee *Oncorhynchus nerka* in Okanagan Lake, British Columbia // Mol. Ecol. V. 6. № 6. P. 503–517.
- Varnavskaya N.V., Wood C.C., Everett R. 1994. Genetic variation in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) populations of Asia and North America // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 51 (Suppl. 1). P. 132–146.

REFERENCES

- Altukhov Yu.P. 1974. Populyatsionnaya genetika ryb [Population genetics of fishes]. M.: Pishch. prom. 245 s.
- Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A. 2002. Polimorfizm DNK v populyatsionnoj genetike [DNA polymorphism in population genetics] // Genetika. T. 38. № 9. S. 1173–1195.
- Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A., Kurbatova O.L., Politov D.V., Evsyukov A.N., Zhukova O.V., Zakharov I.A., Moiseeva I.G., Stolpovskij Yu.A., Pukhalskij V.A., Pomortsev A.A., Upelnick V.P.,

- Kalabushkin B.A.* 2004. Dinamika populyatsionnykh genofondov pri antropogennykh vozdeystviyakh [Dynamics of population gene pools under anthropogenic pressures]. M.: Nauka. 620 s.
- Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A., Omelchenko V.T.* 1997. Populyatsionnaya genetika lososevyyh ryib [Salmonid fishes: population biology, genetics and management]. M.: Nauka. 288 s.
- Artamonova V.S.* 2007. Geneticheskie markery v populyatsionnykh issledovaniyakh atlanticheskogo lososya (*Salmo salar* L.). II. Analiz posledovatel'noy DNK [Genetic markers in population studies of Atlantic salmon *Salmo salar* L.: Analysis of DNA sequences] // Genetika. T. 43. № 4. S. 437–450.
- Afanas'ev K.I., Rubtsova G.A., Shitova M.V., Malinina T.V., Rakitskaya T.A., Prokhorovskaya V.D., Zhivotovsky L.A., Shevlyakov E.A., Zavarina L.O., Bachevskaya L.T., Chereshev I.A., Brykov V.A., Kovalev M.Y., Shevlyakov V.A., Sidorova S.V., Borzov S.I., Pogodin V.P., Fedorova L.K.* 2011. Populyatsionnaya struktura kety *Oncorhynchus keta* rossijskogo Dal'nego Vostoka, vyavlenennaya po mikrosatelitnym markeram [Population structure of chum salmon *Oncorhynchus keta* in the Russian Far East, as revealed by microsatellite markers] // Biologiya morya. T. 37. № 1. S. 39–47.
- Bachevskaya L.T., Pereverzeva V.V., Ivanova G.D.* 2013. Izmenchivost' gena tsitokhroma b mitokhondrial'noj DNK nerki *Oncorhynchus nerka* Walbaum iz rek Kamchatki i severnogo poberezh'ya Okhotskogo morya [The variability of mitochondrial DNA cytochrome b gene sequence of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* Walbaum from the rivers of Kamchatka and northern part of the Okhotsk Sea] // Sokhranenie bioraznobraziya Kamchatki i prilegayushchih morej. Tezisy dokl. XIV Mezhdunar. nauch. konf. Petropavlovsk-Kamchatskij: Kamchatpress. S. 40–43.
- Biske S.F., Baranova Yu.P.* 1976. Osnovnye cherty paleogeografii Beringii v dochetvertichnom kajnozoe [Main paleogeographic features of Beringia in the Pre-Quaternary Cenozoic] // Beringiya v kajnozoe. Vladivostok: DVNTs AN SSSR. S. 121–128.
- Brajtseva O.A., Evteeva I.S.* 1968. Klimaticheskie kolebaniya i plejstotsenovye oledneniya Kamchatki [Climatic oscillations and Pleistocene glaciations of Kamchatka] // Geologiya i geofizika. № 5. S. 16–22.
- Braytseva O.A.* 1966. Klimaticheskie kolebaniya i chetvertichnye oledneniya Kamchatki [Climatic oscillations and Quaternary glaciations of Kamchatka]. Avtoref. diss. ... kand. geogr. nauk. Moskva. 16 s.
- Brykov V.I., Polyakova N.E., Podlesnyh A.V., Golub E.V., Golub A.P., Zhdanova O.L.* 2005. Vliyanie biotopov razmnozheniya na geneticheskuyu differentsiatsiyu populyatsij nerki (*Oncorhynchus nerka*) [The effect of reproduction biotopes on the genetic differentiation of populations of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*] // Genetika. T. 41. № 5. S. 635.
- Bugaev V.F.* 1995. Aziatskaya nerka (presnovodnyj period zhizni, struktura lokal'nyh stad, dinamika chislennosti) [Asian sockeye salmon (freshwater period of life, biological structure, population dynamics)]. M.: Kolos. 464 s.
- Varnavskaya N.V.* 1984. Raspredelenie chastot genov laktatdehidrogenazy i fosfoglyukomutazy v populyatsiyah kamchatskoj nerki, predpochitayushchih razlichnye tipy nerestilishch [Distribution of lactic acid dehydrogenase and phosphoglucose mutase gene frequencies in populations of Kamchatka sockeye salmon preferring different types of spawning grounds] // Genetika. T. 20. № 1. S. 100–107.
- Varnavskaya N.V.* 2006. Geneticheskaya differentsiatsiya populyatsij tikhookeanskih lososej [Genetic differentiation of populations of the Pacific salmon]. Petropavlovsk-Kamchatskij: Izd-vo KamchatNIRO. 488 s.
- Geologiya SSSR. T. 31. Kamchatka, Kurilskie i Komandorskie ostrova. 1964. Ch. 1. Geologicheskoe opisanie [The Geology of the USSR. V. 31. Kamchatka, Kuril Islands, Commander Islands. Part 1. Geological description] // Gl. red. A.V. Sidorenko. M.: Nedra. 734 s.
- Glubokovskij M.K.* 1995. Evolyutsionnaya biologiya lososevyyh ryb [Evolutionary biology of salmonid fishes]. M.: Nauka. 343 s.
- Glubokovskij M.K., Glubokovskaya E.V.* 1981. Puti evolyutsii tikhookeanskih lososej roda *Oncorhynchus* Suckley [The paths of evolution of the Pacific salmon of the genus *Oncorhynchus* Suckley] // Ryby v ekosistemah lososevyyh rek Dal'nego Vostoka. Vladivostok: DVNTs AN SSSR. S. 5–66.
- Gorshkov G.S.* 1967. Vulkanizm Kurilskoj ostrovnogoj dugi [Volcanicity of the Kurile Island Arc]. M.: Nauka. 280 s.
- Gritsenko O.F., Savvaitova K.A., Pichugin M.Yu., Gruzdeva M.A., Sidorov L.K., Kuzishchin K.V., Chereshev I.A., Vedishcheva E.V., Kaev A.N., Ivankov V.N., Shed'ko S.V., Shubin A.O., Shubina E.A., Zhul'kov A.I., Chupakhin V.M., Kovalenko S.A., Borzov S.I., Ponomareva E.V.* 2012. Ryby Kurilskih ostrovov [Fishes of the Kuril Islands]. M.: Izd-vo VNIRO. 384 s.
- Zhivotovskij L.A., Rubtsova G.I., Shitova M.V., Shevlyakov E.A., Fedorova L.K., Afanas'ev K.I.* 2010. Baza mikrosatelitnykh DNK-dannykh po kete Dal'nego Vostoka Rossii. Realizatsiya "Kontseptsii dalnevostochnoj bassejnovoj programmy izucheniya

- tikhookeanskikh lososej” [Bulletin № 4 of realizations of “Concept of the Far Eastern basin research program of Pacific salmon study”] / Red. V.P.Shuntov. // Byul. № 5. Vladivostok: Izd-vo TINRO-Tsentra. S. 53–63.
- Kirpichnikov V.S., Muske G.A. 1981. Populjatsionnaya genetika kamchatskoj nerki (*Oncorhynchus nerka* (Walbaum)) [Population genetics of Kamchatka sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* (Walbaum))] // Genetika i razmnozhenie morskikh zhivotnyh. Vladivostok: DVNTs AN SSSR. S. 59–71.
- Kozhevnikov Yu.P., Zheleznov-Chukotskij N.K. 2014. Paleobiogeografiya «Beringii» kak ona est’ [Paleobiogeography of «Beringia» as it is] // Nauchnyj dialog. № 1 (25). Estestvennye nauki. S. 30–83.
- Konovalov S.M. 1980. Populyatsionnaya biologiya tikhookeanskikh lososej [Population biology of Pacific salmon]. M.: Nauka. 237 s.
- Maniatis T., Frich Je., Sjembruk Dzh. 1984. Molekulyarnoe klonirovanie [Molecular Cloning]. M.: Mir. 480 s.
- Pil’ganchuk O.A. 2014. Geneticheskaya struktura nerki, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), poluostrova Kamchatka [Genetic structure of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), of Kamchatka peninsula]. Diss. ... kand. biol. nauk. Petropavlovsk-Kamchatskij. 135 s.
- Pil’ganchuk O.A., Shpigal’skaya N.Yu. 2013. Populjatsionno-geneticheskaya differentsiatsiya nerki *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) vostochnogo poberezh’ya Kamchatki [Genetic differentiation of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) populations of Eastern Kamchatka] // Biologiya morya. T. 39. № 5. S. 371–379.
- Pustovoit S.P. 1994. Vnutripopulyatsionnyye geneticheskaya izmenchivost’ i mezhpopulyatsionnaya differentsiatsiya aziatskoj nerki *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) [Intrapopulation genetic variability and interpopulation differentiation of Asian sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum)] // Genetika. T. 30. № 1. S. 101–106.
- Pustovoit S.P. 1995. Genogeograficheskoe issledovanie nerki *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) [Genogeographic research of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum)] // Genetika. T. 31. № 2. S. 239–244.
- Khrustaleva A.M., Volkov A.A., Rastorguev S.M., Klovach N.V. 2015. Variabelnost’ mtDNK v populyatsiyah nerki *Oncorhynchus nerka* Dal’nego Vostoka Rossii [MtDNA variability in sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* populations from the Far East of Russia] // Voprosy sokhraneniya bioraznoobraziya vodnyh ob’ektov. Materialy Mezhdunarodnoj nauchnoj konferentsii. Rostov-na-Donu: Izd-vo AzNIIRKh. S. 354–359.
- Chereshnev I.A. 1998. Biogeografiya presnovodnyh ryb Dal’nego Vostoka Rossii [Biogeography of freshwater fishes of the Far East in Russia]. Vladivostok: Dal’nauka. 131 s.

Поступила в редакцию 14.12.15 г.
Принята после рецензии 16.12.15 г.

Postglacial colonization reconstruction of Asian sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*

A.M.Khrustaleva, A.A.Volkov, S.M.Rastorguev, T.Yu.Uglova

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

Analysis of the mtDNA control region (D-loop) polymorphism was conducted for sockeye salmon from the Russian Far East on a wide part of its range from Chukotka to the Kuril Islands. Two basic haplotypes (13T and 10T) were revealed in the samples from 16 lake-river systems of the Asia-Pacific coast. They differed in five nucleotide positions and were discovered in most populations. In the Kuril Islands populations (except Shumshu Island) there was observed 13T haplotype only, in the Commander Island sample only 10T was found out. All variants of D-loop nucleotide sequences were distributed among the two phylogenetic groups. In the first group the central haplotype was 13T, in the second — 10T. That probably can be explained by dividing the species range as well as gene pool into the two genetic lines in the past. The data obtained allow us to consider two scenarios of modern diversity of mtDNA haplotypes of Asian sockeye salmon. Both of them imply multiple expansions of the species in Asia during oceanic transgression periods after Pleistocene glaciation. According to one of them 13T haplotype had more ancient origin in the Asian part of the range, whereas 10T appeared later in the central Kamchatka refugia.

Key words: sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*, mtDNA, control region, D-loop, population differentiations, postglacial colonization.