

Научная статья / Original article

УДК 575.17:597.553.2

doi:10.15853/2072-8212.2022.66.68-78



ИССЛЕДОВАНИЕ МИКРОСАТЕЛЛИТНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ НЕРКИ *ONCORHYNCHUS NERKA* (WALBAUM, 1792) Р. БОЛЬШОЙ

Пильганчук Оксана Александровна¹, Муравская Ульяна Олеговна¹, Зеленина Дарья Александровна²

¹Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО), Петропавловск-Камчатский, Россия, pilganchuk.o.a@kamniro.ru, muravskaya.u.o@kamniro.ru

²Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), Москва, Россия, zelenina@vniro.ru

Аннотация. В работе представлены результаты исследования генетической изменчивости у нерки р. Большой по семи микросателлитным локусам. Показано, что в бассейне р. Большой обитает стадо со сложной иерархической организацией. На основании данных по микросателлитной изменчивости в изучаемой локальности у нерки выявлены различные темпоральные группировки (ранняя и поздняя расы в оз. Начикинском) и экологические формы (речная и озерная).

Ключевые слова: популяционно-генетическая структура, нерка (*Oncorhynchus nerka*), микросателлитные локусы, генетическая дифференциация

Благодарности: работа выполнена в рамках госзадания ФГБНУ «ВНИРО» и при поддержке гранта Минобрнауки РФ (соглашение № 075-15-2021-1084).

Для цитирования: Пильганчук О.А., Муравская У.О., Зеленина Д.А. Исследование микросателлитной изменчивости нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) р. Большой // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2022. № 66. С. 68–78.

STUDY OF SOCKEYE SALMON *ONCORHYNCHUS NERKA* (WALBAUM, 1792) MICROSATELLITE VARIABILITY IN BOLSHAYA RIVER

Oksana A. Pilganchuk¹, Uliana O. Muravskaya¹, Daria A. Zelenina²

¹Kamchatka Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO), Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, pilganchuk.o.a@kamniro.ru, muravskaya.u.o@kamniro.ru

²Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), Moscow, Russia zelenina@vniro.ru

Abstract. The paper presents results of the study of genetic variability in Bolshaya River sockeye salmon by 7 microsatellite loci. A complex hierarchical organization is shown for the stock in the Bolshaya River basin. Different temporal groupings (early and late races in Nachikinskoe Lake) and ecological forms (riverine and lakustrine) were identified in this locality based on the analysis of microsatellite variability data.

Keywords: population-genetic structure, sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*), microsatellite loci, genetic differentiation

Acknowledgments: this work was performed within the framework of the State Assignment of the FSBSI “VNIRO” and with the support of a grant from the Ministry of Education and Science of the RF (Agreement No 075-15-2021-1084).

For citation: Pilganchuk O.A., Muravskaya U.O., Zelenina D.A. Study of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) microsatellite variability in Bolshaya River // The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean. 2022. Vol. 66. P. 68–78. (In Russian)

Озерно-речная система р. Большой — одна из наиболее крупных и значимых в промысловом отношении на Камчатском полуострове. В бассейне реки нерестится многочисленное стадо нерки (*Oncorhynchus nerka*), уловы которой колеблются в разные годы от нескольких десятков до сотен тонн (Бугаев, 1995). Река включает в себя множество притоков, наиболее протяженными из которых являются реки Быстрая и

Плотникова; в бассейне последней расположено довольно крупное озеро — Начикинское.

Известно, что стадо нерки р. Большой представлено двумя сезонными расами — ранней (весенней) и поздней (летней), а также двумя экологическими формами — озерной (преимущественно из оз. Начикинского) и речной (Крохин, Крогиус, 1937; Бугаев и др., 2002; Запорожец, Запорожец, 2013). Весенняя нерка обычно

заходит в реку в мае–июне, а летняя — в июле–августе и нерестится до поздней осени (Запорожец, Запорожец, 2013). Первые генетические исследования в бассейне реки в оз. Начикинском, основанные на изучении полиморфизма белковых локусов, выявили сложную иерархически организованную структуру популяции озера, стабильную в ряду поколений (Варнавская и др., 1988). Позже с использованием белковых и различных типов ДНК-маркеров (RAPD, микросателлиты, SNP-локусы) были проанализированы отдельные выборки из бассейна реки Большой (Варнавская, 2006; Зеленина и др., 2006; Пильганчук и др., 2017; Хрусталева и др., 2010, 2017), однако ни в одной из этих работ не были затронуты вопросы популяционно-генетической структуры нерки данного региона. Таким образом, на сегодня данные по структуре нерки стада р. Большой носят фрагментарный характер, и вне всякого сомнения, этот вопрос требует детального изучения. Пред-

ставленная работа посвящена сравнительному анализу выборок нерки из различных локальностей бассейна, представляющих различные экологические формы и сезонные расы.

Целью настоящего исследования является характеристика генетической изменчивости и дифференциации нерки бассейна р. Большой по частотам аллелей микросателлитных локусов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для проведения исследования был собран в бассейне р. Большой (рис. 1, табл. 1). У свежевыловленных рыб отрезали фрагменты плавников и фиксировали в 96%-м этиловом спирте. Все выборки, за исключением таковой из р. Ключевки, собраны в период нерестового хода. На нерестилищах оз. Начикинского материал собирался в разные сроки нерестового хода (июль и сентябрь). Выборка из р. Ключевки представлена молодью заводского происхождения.

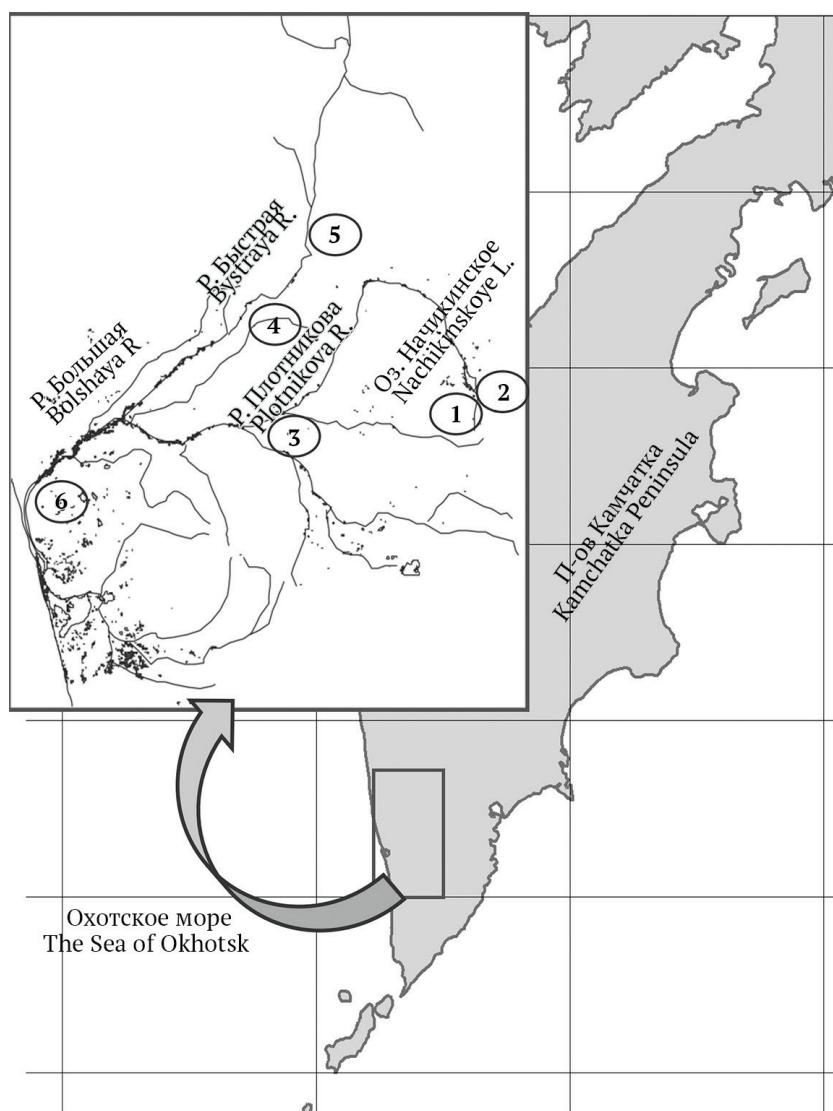


Рис. 1. Карта-схема сбора материала в бассейне р. Большой. 1 — NACH-L; 2 — NACH-E; 3 — PLOT; 4 — MALKI; 5 — BYSTR; 6 — BOLSH. Обозначения выборок приведены в табл. 1

Fig. 1. Schematic chart of data sampling in the Bolshaya River basin. 1 — NACH-L; 2 — NACH-E; 3 — PLOT; 4 — MALKI; 5 — BYSTR; 6 — BOLSH. Designations for the samples are given in Table 1

Для проведения популяционно-генетического анализа были выбраны семь микросателлитных локусов, разработанных для исследования лососевых рыб: *Oki1a*, *Oki1b*, *Oki6*, *Ots107*, *OtsG68*, *One104*, *One109* (табл. 2). Шесть из семи локусов характеризуются тетраплекотидными повторами, а *Oki6* является динуклеотидом. Два локуса, *Oki1a* и *Oki1b*, амплифицированные с использованием одной пары праймеров, различались размерами аллельных вариантов (108–120 п. н. и 144–160 п. н.) и демонстрировали независимую изменчивость.

Тотальную ДНК выделяли стандартным методом (Маниатис и др., 1984). Условия проведения ПЦР описаны в работе Афанасьева с соавторами (Афанасьев и др., 2006). В качестве маркера длин фрагментов использовали ДНК плазмиды pBR322, обработанную рестриктазой *HpaII*. Продукты амплификации разделяли в 6%-м неденатурирующем полиакриламидном геле в 0.5×TBE-буфере, pH 8.0 (Маниатис и др., 1984) при 300В, окрашивали бромистым этидием и фотографировали в УФ-свете.

В программном пакете GDA рассчитывали частоту аллелей, ожидаемую H_e и наблюдаемую H_o гетерозиготности, среднее число аллелей на локус, оценку межпопуляционной дифференциации θ_{st} (Вейр, 1995), бутстрэп-интервал для θ_{st} , индекс фиксации f (Вейр, 1995), соответ-

ствие распределению Харди–Вайнберга (Lewis, Zaykin, 2001). Оценки аллельного разнообразия, скорректированные для единого минимального объема выборки, рассчитывали в FSTAT 2.9.3 (Goudet, 1995). Уровень значимости для множественных тестов корректировали с помощью поправки Бенджамини–Хохберга (Benjamini, Hochberg, 1995).

В качестве меры количественной оценки различий между популяциями использовали генетические дистанции, рассчитанные по методу М. Нея (Nei, 1987). Для оценки информативности микросателлитных локусов вычисляли показатель уровня информационного полиморфизма (polymorphism information content, *PIC*) в программном приложении Cervus 3.0.7 (Botstein et al., 1980). Показатель генетической дифференциации F_{st} рассчитывали с помощью программы Arlequin ver. 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010). Иерархический анализ молекулярной дисперсии AMOVA для оценки внутри- и межпопуляционной изменчивости, а также уровня различий между группами популяций проводили в программе Arlequin ver. 3.5. Для выявления нуль-аллелей использовали программу Micro-Checker (Van Oosterhout et al., 2004). Анализ главных координат (PCoA) проводили в программе GenAlEx6 (Peakall, Smouse, 2006).

Таблица 1. Характеристика материала, отобранного для исследования популяционно-генетической изменчивости нерки бассейна р. Большой
Table 1. Characteristics of the data collected for the study of population-genetic variability of the Bolshaya River basin sockeye salmon

| Место сбора Location of sampling | Дата сбора Date of sampling | Условное обозначение Designation | Объем выборки (экз.) Sample size (ind.) |
|--------------------------------------|--------------------------------|-------------------------------------|--|
| Оз. Начикинское / Nachikinskoye L. | 21.09.2011 | NACH-L | 30 |
| Оз. Начикинское / Nachikinskoye L. | 08.07.2010 | NACH-E | 30 |
| Р. Плотникова / Plotnikova R. | 1–11.08.2005 | PLOT | 31 |
| Р. Ключевка / Kluchevka R. | Май / May 2018 | MALKI | 48 |
| Р. Быстрая / Bystraya R. | 11–20.08.2005 | BYSTR | 48 |
| Устье р. Большой / Bolshaya R. mouth | 28.07.2010 | BOLSH | 48 |
| Всего / Total | | | 235 |

Таблица 2. Характеристика микросателлитных локусов, использованных в работе
Table 2. Characteristics of the microsatellite loci used in the work

| Локус Locus | Т отжига, °C T annealing, °C | Последовательность праймеров Primer sequence | Источник информации Data source |
|----------------|---------------------------------|---|------------------------------------|
| <i>Ots107</i> | 51 | F – ACA-GAC-CAG-ACC-TCA-ACA R – ATA-GAG-ACC-TGA-ATC-GGTA | Nelson, Beacham, 1999 |
| <i>Oki1a</i> | 57,5 | F – AGG-ATG-GCA-GAG-CAC-CAC-T R – CAC-CAT-AAT-CAC-ATA-TTC-AGA | Smith et al., 1998 |
| <i>Oki1b</i> | 57,5 | F – AGG-ATG-GCA-GAG-CAC-CAC-T R – CAC-CAT-AAT-CAC-ATA-TTC-AGA | Smith et al., 1998 |
| <i>One104</i> | 53,5 | F – GCT-ACT-ACA-ATC-CTA-GTC-TGT-GAT-T R – CAT-CTT-CTT-CAG-TGG-CTG-TAG-AT | Olsen et al., 2000 |
| <i>Oki6</i> | 48 | F – TCA-ACA-GAT-AGA-CAG-GTG-ACA-CA R – AAC-AGA-CAG-CTA-ATG-CAG-AAC-G | Smith et al., 1998 |
| <i>One109</i> | 53,5 | F: AGG-GAG-AGA-AGA-GAG-GGA-GA R: CCT-CAG-AAG-TAG-CAT-CAG-CTC | Olsen et al., 2000 |
| <i>OtsG68</i> | 48 | F – TAT-GAA-CTG-CAG-CTT-GTT-ATG-TTA-GT R – GTT-TCA-TGT-CGG-CTG-CTC-AAT-GTA | Williamson et al., 2002 |

Определение количества генетических кластеров выполняли в программе Structure 2.3.4 (Pritchard et al., 2000) с использованием метода численного моделирования Монте-Карло по схеме Марковских цепей при заданном числе K (вероятное число самостоятельных групп) от 1 до 6, модель “admixture”. Для каждого предполагаемого числа кластеров K анализ повторяли 10 раз. Количество генераций Марковских цепей составило 500 000 итераций при предварительном выборе стартовой точки (burn in) в течение 100 000 итераций. Наиболее вероятному числу кластеров соответствовало наибольшее среднее значение логарифма правдоподобия $\text{LnPr}(X|K)$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных микросателлитных локусах число аллелей варьировало от 4 (*Oki1b*, *OtsG68*) до 21 (*One104*) (табл. 3). Общее число выявленных аллелей составило 62, среднее число аллелей на locus — 8,86. Аллельное разнообразие в выборках было рассчитано по минимальной выборке (оз. Начикинское) и изменялось от 2,77 до 15,69. Средняя наблюдаемая гетерозиготность заметно различалась между локусами, достигая наибольшего уровня в локусе *One104* (0,853) и наименьшего — в *Ots107* (0,188) (табл. 3). В некоторых локусах отмечен дефицит гетерозигот, наиболее выраженный в *Oki1b* (индекс фиксации — 0,236) (табл. 3). Значение индекса информационного полиморфизма (PIC) оказалось наименьшим для локуса *Ots107* (0,189), что свидетельствует о меньшей по сравнению с другими эффективности этого маркера при проведении популяционно-генетических исследований (табл. 3). В среднем по всем локусам показатель PIC составил 0,507, что указывает на высокую дискриминационную способность отобранных микросателлитных маркеров. Показатель межпопуляционной дифференциации

(θ_{st}) в среднем по семи локусам составил 4,28% (табл. 3) и оказался статистически значимым (95%-й бутстреп-интервал положительный, нижняя граница — 1,95, верхняя — 7,37). Максимальный вклад в дифференциацию нерки р. Большой внесли локусы *Oki1a*, *Oki1b* и *OtsG68*, все они характеризуются небольшим количеством аллелей — 4 или 5. Минимальный вклад внесли локусы *Ots107* и *One109*. Тем не менее мы не стали исключать эти локусы, так как они показали высокую эффективность при исследовании нерки восточного побережья Камчатки (Пильганчук и др., 2013) и будут использованы в дальнейших исследованиях.

Характеристики генетической изменчивости в выборках нерки бассейна р. Большой представлены в таблице 4. В большинстве случаев наблюдаемые распределения генотипов в изученных локусах не отличались от теоретических распределений Харди–Вайнберга. При введении поправки на множественные сравнения отклонения выявились только в трех выборках по локусам *Oki1b*, *One104* и *One109* (табл. 4). Неравновесие по сцеплению микросателлитных локусов не было обнаружено ни в одной из исследованных локальностей. Произведенные расчеты в программе Micro-Checker не выявили наличия «нуль-аллелей».

Значения попарных оценок генетической дифференциации F_{st} варьировали от 0 до 0,145 (табл. 5). Анализ попарной дифференциации выборок показал отсутствие различий между выборками с речных нерестилищ (реофильной формы), включая р. Ключевку, представленную молодью заводского разведения. Соответственно, для указанных пар величины дистанций Нея оказались наименьшими (табл. 5). Значимые различия наблюдались между выборками нерки озерной (оз. Начикинское) и речной форм нереста (все выборки реофильной формы

Таблица 3. Генетические характеристики микросателлитных локусов у нерки бассейна р. Большой
Table 3. Genetic characteristics of microsatellite loci in the Bolshaya River basin sockeye salmon

| Локус / Locus | A/A_r | H_e | H_o | f | PIC | θ_{st} |
|----------------|-----------|-------|-------|-------|-------|---------------|
| <i>Ots107</i> | 6/3,27 | 0,198 | 0,188 | 0,050 | 0,189 | 0,001 |
| <i>Oki1a</i> | 5/3,67 | 0,480 | 0,408 | 0,151 | 0,406 | 0,092 |
| <i>Oki1b</i> | 4/3,24 | 0,475 | 0,363 | 0,236 | 0,393 | 0,086 |
| <i>One109</i> | 15/10,60 | 0,875 | 0,847 | 0,032 | 0,861 | 0,006 |
| <i>OtsG68</i> | 4/2,77 | 0,519 | 0,504 | 0,027 | 0,401 | 0,073 |
| <i>Oki6</i> | 7/4,44 | 0,434 | 0,430 | 0,009 | 0,403 | 0,030 |
| <i>One104</i> | 21/15,69 | 0,902 | 0,853 | 0,054 | 0,894 | 0,025 |
| Среднее / Mean | 8,86/6,24 | 0,555 | 0,513 | 0,075 | 0,507 | 0,043 |

Примечание. A — число аллелей в локусе; A_r — число аллелей в локусе, скорректированное на минимальный размер выборки; H_e — средняя ожидаемая гетерозиготность; H_o — средняя наблюдаемая гетерозиготность; f — индекс фиксации, PIC (polymorphic information content) — величина информационного полиморфизма, θ_{st} — показатель дифференциации нерки

Note. A is a number of alleles at the locus; A_r is the number of alleles at the locus corrected for minimum sample size; H_e is mean expected heterozygosity; H_o is mean observed heterozygosity; f — fixation index, PIC (polymorphic information content) — value of information polymorphism, θ_{st} — differentiation index for sockeye salmon

из бассейна р. Большой). В оз. Начикинском различия подтверждены между представителями ранней (весенней) (08.07.2010) и поздней (летней) (21.09.2011) форм. Генетические расхождения Нея находились в пределах от 0,001 (между выборками из р. Быстрой и устьем

р. Большой) до 0,187 (между выборками оз. Начикинского разного времени нереста). Следует отметить, что значения различий между выборками разного времени хода превышают значения различий между экологическими формами.

Таблица 4. Генетическая изменчивость нерки бассейна р. Большой; выборки обозначены в соответствии с табл. 1
Table 4. Genetic variability of the Bolshaya River basin sockeye salmon; designation of the samples are given according to Table 1

| Выборка Sample | Показатель Index | Микросателлитные локусы / Microsatellite loci | | | | | | | Среднее по выборке Mean for sample |
|---------------------------------------|---------------------|---|----------|----------|------------|----------|----------|------------|--|
| | | Ots107 | Ok1a | Ok1b | One109 | OtsG68 | Ok16 | One104 | |
| NACH-L | A/A _r | 3/2,99 | 3/3,00 | 4/3,87 | 9/8,83 | 3/3,00 | 6/6,00 | 16/15,56 | 6 |
| | H _e | 0,169 | 0,321 | 0,578 | 0,814 | 0,324 | 0,517 | 0,922 | 0,521 |
| | H _o | 0,179 | 0,367 | 0,333 | 0,700 | 0,308 | 0,615 | 0,931 | 0,490 |
| | f | -0,055 | -0,143 | 0,427 | 0,142 | 0,050 | -0,196 | -0,010 | 0,059 |
| | p | 0,345 | 0,654 | 0,004* | 0,052 | 0,403 | 0,043 | 0,777 | |
| NACH-E | A/A _r | 4/3,85 | 4/3,98 | 3/2,87 | 10/9,97 | 3/3,00 | 3/2,98 | 12/11,87 | 6 |
| | H _e | 0,138 | 0,554 | 0,158 | 0,878 | 0,497 | 0,430 | 0,909 | 0,509 |
| | H _o | 0,143 | 0,533 | 0,133 | 0,900 | 0,500 | 0,467 | 0,862 | 0,505 |
| | f | -0,033 | 0,037 | 0,156 | -0,026 | -0,006 | -0,087 | 0,053 | 0,007 |
| | p | 0,220 | 0,604 | 0,209 | 0,988 | 0,923 | 0,752 | 0,478 | |
| PLOT | A/A _r | 4/3,84 | 4/3,82 | 4/3,82 | 11/10,61 | 2/2,00 | 5/4,81 | 14/13,88 | 6 |
| | H _e | 0,238 | 0,428 | 0,374 | 0,879 | 0,508 | 0,342 | 0,910 | 0,526 |
| | H _o | 0,226 | 0,323 | 0,290 | 0,677 | 0,484 | 0,355 | 0,935 | 0,470 |
| | f | 0,054 | 0,249 | 0,226 | 0,233 | 0,049 | -0,038 | -0,029 | 0,107 |
| | p | 0,328 | 0,071 | 0,089 | 0,003* | 0,548 | 0,833 | 0,894 | |
| MALKI | A/A _r | 4/3,48 | 3/2,79 | 3/2,54 | 14/11,98 | 3/2,91 | 3/2,93 | 17/14,46 | 7 |
| | H _e | 0,184 | 0,455 | 0,423 | 0,883 | 0,531 | 0,433 | 0,887 | 0,542 |
| | H _o | 0,174 | 0,458 | 0,417 | 0,917 | 0,542 | 0,444 | 0,813 | 0,538 |
| | f | 0,055 | -0,008 | 0,016 | -0,039 | -0,020 | -0,027 | 0,085 | 0,008 |
| | p | 0,310 | 0,906 | 0,702 | 0,527 | 0,999 | 0,981 | 0,106 | |
| BYSTR | A/A _r | 4/3,50 | 5/4,29 | 4/3,33 | 11/10,10 | 3/2,54 | 5/4,54 | 17/14,46 | 7 |
| | H _e | 0,294 | 0,431 | 0,527 | 0,877 | 0,500 | 0,423 | 0,845 | 0,557 |
| | H _o | 0,250 | 0,417 | 0,479 | 0,854 | 0,542 | 0,375 | 0,708 | 0,518 |
| | f | 0,150 | 0,034 | 0,091 | 0,026 | -0,085 | 0,116 | 0,163 | 0,070 |
| | p | 0,100 | 0,694 | 0,388 | 0,529 | 0,660 | 0,205 | 0,000* | |
| BOLSH | A/A _r | 3/2,53 | 3/2,56 | 4/3,71 | 11/10,70 | 4/3,11 | 4/3,89 | 14/12,65 | 6 |
| | H _e | 0,138 | 0,459 | 0,501 | 0,876 | 0,499 | 0,410 | 0,859 | 0,535 |
| | H _o | 0,146 | 0,348 | 0,404 | 0,938 | 0,553 | 0,396 | 0,936 | 0,532 |
| | f | -0,058 | 0,244 | 0,195 | -0,071 | -0,110 | 0,036 | -0,091 | 0,006 |
| | p | 0,412 | 0,074 | 0,125 | 0,204 | 0,521 | 0,564 | 0,083 | |
| Среднее по локусам Average by loci | A/A _r | 3,6/3,27 | 3,6/3,67 | 3,6/3,23 | 11,0/10,60 | 3,0/2,77 | 4,3/4,44 | 15,0/15,69 | 6,3 |
| | H _e | 0,194 | 0,441 | 0,427 | 0,868 | 0,476 | 0,426 | 0,889 | 0,531 |
| | H _o | 0,186 | 0,408 | 0,343 | 0,831 | 0,488 | 0,442 | 0,864 | 0,509 |
| | f | 0,019 | 0,069 | 0,185 | 0,044 | -0,021 | -0,033 | 0,028 | 0,043 |
| | p | | | | | | | | |

Примечание. A — число аллелей в локусе; A_r — число аллелей в локусе, скорректированное на минимальный размер выборки, H_e — ожидаемая гетерозиготность, H_o — наблюдаемая гетерозиготность, f — внутрипопуляционный коэффициент инбридинга, p — вероятность соответствия наблюдаемых генотипических распределений равновесию Харди-Вайнберга, * — статистически значимое отклонение от равновесия Харди-Вайнберга.

Note. A — number of alleles at the locus; A_r — number of alleles at the locus corrected for minimum sample size, H_e — expected heterozygosity, H_o — observed heterozygosity, f — intrapopulation inbreeding coefficient, p — probability of matching the observed genotypic distributions with Hardy-Weinberg equilibrium, * — statistically significant deviation from Hardy-Weinberg equilibrium.

Таблица 5. Значения попарных межвыборочных F_{st} (под диагональю) и дистанции Нея (над диагональю) при сравнении выборок нерки бассейна р. Большой
Table 5. Values of pairwise inter-sample F_{st} (below the diagonal) and Nei distance (above the diagonal) when comparing samples of sockeye salmon of the Bolshaya R.

| Выборка / Sample | NACH-L | NACH-E | PLOT | MALKI | BYSTR | BOLSH |
|------------------|--------------|--------------|-------|-------|-------|-------|
| NACH-L | | 0,187 | 0,081 | 0,093 | 0,080 | 0,103 |
| NACH-E | 0,145 | | 0,074 | 0,092 | 0,151 | 0,098 |
| PLOT | 0,062 | 0,061 | | 0,004 | 0,014 | 0,007 |
| MALKI | 0,067 | 0,071 | 0,003 | | 0,006 | 0,000 |
| BYSTR | 0,054 | 0,107 | 0,012 | 0,004 | | 0,001 |
| BOLSH | 0,075 | 0,077 | 0,006 | 0,000 | 0,001 | |

Примечание. Жирным шрифтом обозначены значения F_{st}, при которых различия между выборками оказались статистически значимы. Выборки обозначены в соответствии с табл. 1
Note. Bold font indicates F_{st} values at which the differences between the samples were statistically significant. Samples are marked according to Table 1.

Результаты анализа выборок в пространстве главных координат представлены на рисунке 2. На рисунке видно, что все выборки реофильной формы образуют отдельный кластер. Для нерки оз. Начикинского продемонстрированы значительные отличия как от выборок реофильной формы из бассейна р. Большой, так и между ранней и поздней формами нерки в озере.

Оценка генетической структуры нерки бассейна р. Большой была выполнена с помощью байесовского анализа в программе Structure (рис. 3). Максимальное значение вероятности, соответствующее минимальной оценке лог-правдоподобия $\text{LnPr}(X|K)$, было найдено для $K = 3$, что свидетельствует в пользу присутствия в исследованной совокупности трех генетически различающихся групп.

Простейшая модель кластеризации ($K = 2$) позволила выделить из всей совокупности особей группу экземпляров ранней литоральной формы нерки оз. Начикинского. Дальнейшая кластеризация ($K = 3$) привела к образованию

кластера, который составила группа особей поздней литоральной формы оз. Начикинского. Третий кластер представлен группой выборок реофильной формы. Таким образом, распределение особей на три кластера отражает подразделенность популяционного комплекса бассейна р. Большой, в котором выделяются ранняя и поздняя расы озерной формы нерки из оз. Начикинского и речная (реофильная) форма из притоков и русла реки.

Для количественной оценки величины генетических различий между различными сезонно-экологическими группами в бассейне р. Большой мы провели иерархический анализ молекулярной дисперсии (AMOVA), для чего разложили общую молекулярную дисперсию на три иерархических уровня (табл. 6). Как и ожидалось, наибольшая часть молекулярного разнообразия (92,26%) приходится на внутривнутрипопуляционную компоненту, доля межгрупповой компоненты составила 7,38%, что значительно превосходит дисперсию между выборками внутри групп (0,35%).

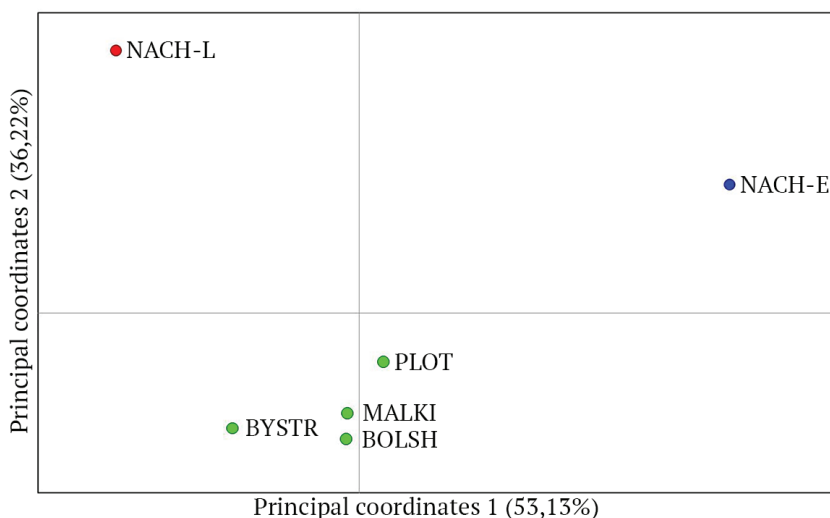


Рис. 2. Расположение выборок нерки бассейна р. Большой в пространстве главных координат по данным попарных сравнений F_{st} . Обозначения выборок приведены в табл. 1

Fig. 2. Location of sockeye salmon samples of the Bolshaya River basin in the space of principal coordinates according to the data of F_{st} pairwise comparisons. Designations of the samples are given in Table 1

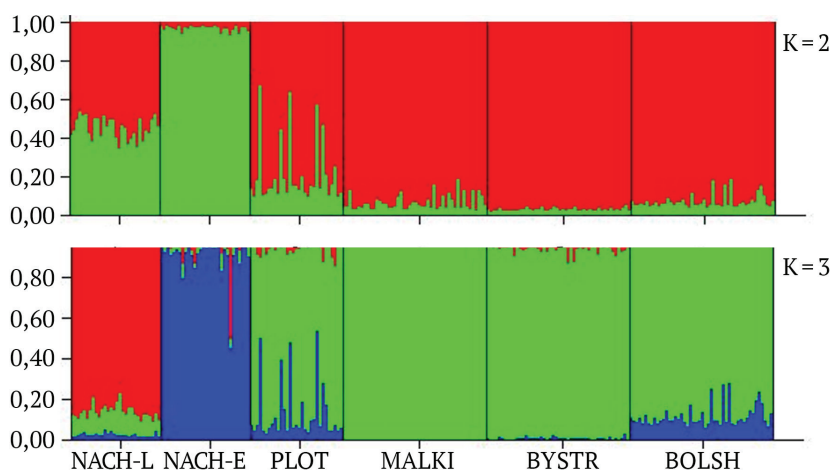


Рис. 3. Графическое представление результатов байесовского анализа шести выборок нерки из бассейна р. Большой, выполненного в программе Structure. K — предполагаемое количество генетических кластеров. Вероятности принадлежности образцов к каждому из кластеров отмечены на оси ординат. Обозначения выборок приведены в табл. 1

Fig. 3. Graphical representation of the results of Bayesian analysis of six samples of sockeye salmon from the Bolshaya River basin performed in the Structure program. K is the estimated number of genetic clusters. Probabilities of samples belonging to each cluster are marked on the ordinate axis. Designations of the sample are given in Table 1

Таблица 6. Результаты иерархического анализа AMOVA нерки бассейна р. Большой
 Table 6. Results of the AMOVA hierarchical analysis of the Bolshaya River basin sockeye salmon

| Уровень различий Level of differences | d. f. | Абсолютные оценки Absolute estimates | Доля дисперсии Dispersion fraction (%) | Индекс фиксации Fixation index |
|---|-------|--|--|-----------------------------------|
| Между группами / Between groups | 2 | 0,14572 | 7,38 | F_{ST} : 0,07385 |
| Между выборками внутри групп Between samples in groups | 3 | 0,00700 | 0,35 | F_{SC} : 0,00383 |
| Внутри выборок / Inside samples | 464 | 1,82055 | 92,26 | F_{ST} : 0,07739 |
| Всего / Total | 469 | 1,97326 | | |

Полученные нами данные о генетической дифференциации нерки в бассейне р. Большой согласуются с концепцией о сложной внутри-видовой организации нерки, а именно ее подразделенности на сезонные и экологические формы, отличающиеся сроками нереста и типом осваиваемых нерестилищ (Алтухов, 2003). Наличие ярко выраженной иерархической структуры нерки р. Большой подтверждается высоким значением параметра θ_{st} — 4,28%, значительно превышающим аналогичный показатель в бассейне р. Камчатки — 1,95% (Пильганчук и др., 2019). Мы смогли провести сравнительную оценку полученных данных, поскольку в обоих случаях анализ проводился по одним и тем же микросателлитным локусам. Наибольший вклад в размер показателя межвыборочной дифференциации θ_{st} в бассейне р. Большой внесли локусы *Oki1a* (θ_{st} = 9,22%) и *Oki1b* (θ_{st} = 8,66%), а в бассейне р. Камчатки — *OtsG68* (θ_{st} = 4,25%) и *Oki1b* (θ_{st} = 3,67%). Генетическое разнообразие в бассейне р. Большой (средние оценки гетерозиготности в выборках: H_e = 0,509–0,557, среднее число аллелей: A = 6,0–7,0) существенно меньше чем у нерки в бассейне р. Камчатки: H_e = 0,562–0,640, среднее число аллелей: A = 6,6–8,3 (Пильганчук и др., 2019). Меньшее генетическое разнообразие выборок, вероятнее всего, связано с невысокой численностью стада р. Большой, по сравнению со стадом р. Камчатки, а также гораздо меньшей протяженностью реки, небольшим количеством притоков и малым количеством озер.

Использование различных методов кластеризации позволило показать, что все речные реофильные выборки однозначно объединяются в одну группу, а особи ранней и поздней формы оз. Начикинского в значительной степени дифференцированы как от выделенной группы, так и друг от друга. Присутствие в бассейне р. Большой трех генетически различающихся групп подтверждается анализом мультилокусных генотипов в пространстве главных компонент и программе Structure. По результатам расчетов молекулярной дисперсии

(AMOVA), уровень межгрупповой дифференциации выделенных группировок в разы превосходит внутригрупповой, что также позволяет сделать вывод о наличии сложной иерархической популяционной структуры нерки р. Большой, состоящей из группировок разного времени хода, относящихся к различным экологическим формам.

Нерестовые водоемы нерки по гидрологическим и морфологическим свойствам разделяются на три типа: речные, ключевые и озерные (Крохин, Крогиус, 1937; Крохин, 1960). По результатам наших наблюдений в бассейне р. Большой максимальные различия (F_{st} = 0,145) наблюдались при сравнении двух озерных выборок (оз. Начикинское) разного времени нереста (рис 2, 3). Как было отмечено ранее, нерестилища нерки весенней и летней рас расположены в разных частях озера (Крохин, Крогиус, 1937). Производители ранней расы нерки созревают в озерной котловине и нерестятся с июля до конца августа в основном в притоках озера, немного в ключах и в очень малом количестве на озерной литорали (Запорожец, Запорожец, 2022). Для особей весенней расы характерны относительно небольшие размеры и хорошо выраженная прогонистость тела (Коновалов, Шевляков, 1980; Запорожец, Запорожец, 2013). Производители поздней расы созревают в озере (преимущественно на глубине) и нерестятся с августа по декабрь, по большей части в озерной литорали, а также в ключах и притоках (Запорожец, Запорожец, 2022). Таким образом, места нереста у разных форм и сроки у сезонных рас могут частично перекрываться.

Длительное время в популяции оз. Начикинского численность весенней расы более чем в 10 раз превышала количество летней (Варнавальская и др., 1988). В последнее десятилетие доля производителей поздней расы в озере существенно возросла (Запорожец и др., 2020a). Есть предположение, что это связано с большей устойчивостью запасов поздней нерки по сравнению с ранней расой в связи с более высоким биологическим разнообразием ее по-

пуляционных группировок (Запорожец и др., 2020а). В нашем исследовании оценки внутрипуляционного генетического разнообразия ранней и поздней нерки в среднем были довольно близки. Заметные отличия наблюдались только по двум локусам (*Oki6*, *One104*); интересно отметить, что аллельное разнообразие в выборке поздней расы было ниже. В то же время наиболее критические различия между выборками заключались в разнице в частотах аллелей локусов *Oki1a*, *Oki1b*, *One109* и *Ots107*. Заметная дивергенция, вероятнее всего, может объясняться наличием значительного временного интервала между сроками подхода различных сезонных группировок к местам нереста (Запорожец и др., 2020б). С другой стороны, выраженные генетические отличия ранней и поздней нерки оз. Начикинского гипотетически могут быть обусловлены их разным происхождением, связанным с историей колонизации данного водоема в периоды палеоклиматических осцилляций в Северном полушарии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ изменчивости семи микросателлитных локусов у нерки в бас. р. Большой выявил высокий уровень дифференциации включенных в анализ выборок (среднее значение θ_{st} составило 4,28). Полученные результаты показали, что генетическая структура стада реки представлена двумя основными уровнями дифференциации: на уровне 1) экологических форм и 2) темпоральных группировок. Первый уровень представлен речными (реофильными) выборками бас. р. Большой и оз. Начикинского (литоральными). Второй уровень представлен выборками оз. Начикинского раннего времени хода (весенней) и позднего (летней). Анализ молекулярной варимансы (AMOVA) подтверждает наличие данной иерархической структуры: различия между группами особей из различных сезонно-экологических форм в разы превосходят различия между выборками внутри групп.

Представленная работа выявила наличие сложной популяционно-генетической структуры у нерки бассейна р. Большой, и, вне всякого сомнения, эта проблема заслуживает углубленного изучения. Мы планируем расширить количество исследованных выборок и спектр используемых генетических маркеров, что позволит нам детально проанализировать различные характеристики этой важной в промысловом отношении группировки.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

- Алтухов Ю.П. 2003. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ «Академкнига». 431 с.
- Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Малинина Т.В., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Животовский Л.А. 2006. Микросателлитная изменчивость и дифференциация популяций кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum), воспроизводимых сахалинскими рыбобreedными заводами // Генетика. Т. 42. № 12. С. 1694–1702.
- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос. 464 с.
- Бугаев В.Ф., Остроумов А.Г., Непомнящий К.Ю., Маслов А.В. 2002. Некоторые особенности биологии нерки *Oncorhynchus nerka* р. Большой (Западная Камчатка) и факторы, влияющие на ее биологические показатели // Изв. ТИНРО. Т. 130-2. С. 758–776.
- Варнавская Н.В. 2006. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 488 с.
- Варнавская Н.В., Варнавский В.С., Вецлер И.И., Непомнящий К.Ю. 1988. Особенности пространственной генетической дифференциации популяций нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) Начикинского, Двухюрточного, Дальнего и Ближнего озер (Камчатка) // Генетика. Т. 24. № 4. С. 723–731.
- Вейр Б. 1995. Анализ генетических данных. М.: Мир, 400 с.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В. 2013. Структура запасов нерки бассейна р. Большой (Западная Камчатка) в период 1986–2012 гг. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: доклады XII–XIII Междунар. науч. конф. (Петропавловск-Камчатский, 14 декабря 2011 г., 15 ноября 2012 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 107–116.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В. 2022. Производители нерки в бассейне Начикинского озера (Юго-Западная Камчатка): биология и численность // Изв. ТИНРО. Т. 202. № 2. С. 351–368.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Фельдман М.Г. 2020а. Оценка численности производителей нерки и их распределение по нерестовым станциям в бассейне Начикинского озера (Камчатка) в 2019 // Изв. ТИНРО. Т. 200, № 3. С. 618–634.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Фельдман М.Г. 2020б. Исследования нереста нерки в бассейне Начикинского озера (Юго-Западная Камчатка) с помощью квадрокоптера в 2018 г. / Исслед. водн.

- биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 56. С. 35–62.
- Зеленина Д.А., Хрусталева А.М., Волков А.А. 2006. Сравнительное исследование популяционной структуры и определение популяционной принадлежности нерки (*Oncorhynchus nerka*) Западной Камчатки с помощью RAPD-PCR и анализа полиморфизма микросателлитных локусов // Генетика. Т. 42, № 5. С. 693–704.
- Коновалов С.М., Шевляков А.Г. 1980. Наследование размеров, формы и массы тела у тихоокеанских лососей // Популяционная биология и систематика лососевых. Владивосток: ИБМ ДВНЦ АН СССР. С. 30–50.
- Крохин Е.М. 1960. Нерестилища красной *Oncorhynchus nerka* Walb. (очерк геоморфологии, температурного режима и гидрохимии) // Вопр. ихтиологии. Т. 16. С. 89–110.
- Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. 1937. Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых, расположенных в нем // Изв. ТИНРО. Т. 9. 157 с.
- Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. 1984. Молекулярное клонирование. М.: Мир. 479 с.
- Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю., Денисенко А.Д. 2017. Изменчивость микросателлитных локусов нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) западного побережья Камчатки, материкового побережья Охотского моря и Курильских островов / Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление: Матер. Всерос. науч. конф. (Петропавловск-Камчатский, 03–06 октября 2017 г.). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 190–194.
- Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю., Денисенко А.Д., Савенков В.В. 2019. Генетическая дифференциация нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) бассейна р. Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 53. С. 41–56.
- Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю., Савенков В.В., Сараванский О.Н., Базаркин Г.В., Ельников А.Н. 2013. Изменчивость микросателлитных локусов нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) восточного побережья Камчатки // Биология моря. Т. 39, № 4. С. 272–280.
- Хрусталева А.М. 2010. Вариабельность размерно-возрастных показателей и генетическая изменчивость нерки *Oncorhynchus nerka* западного побережья Камчатки: сравнительный анализ методов дифференциации локальных популяций // Вопр. ихтиологии. Т. 50, № 3. С. 305–317.
- Хрусталева А.М., Волков А.А., Стоклицкая Д.С., Мюге Н.С., Зеленина Д.А. 2010. Сравнительный анализ изменчивости STR- и SNP-локусов в популяциях нерки (*Oncorhynchus nerka*) Восточной и Западной Камчатки // Генетика. Т. 46, № 11. С. 1544–1555.
- Хрусталева А.М., Пономарева Е.В., Пономарева М.В., Кловач Н.В. 2017. Исследование однонуклеотидного полиморфизма ДНК в популяциях нерки Камчатки, северо-западного побережья Охотского моря и Чукотки // Изв. ТИНРО. Т. 190. С. 18–32.
- Benjamini Y., Hochberg Y. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing // Journal of the Royal Statistical Society B. Vol. 57 (1). P. 289–300.
- Botstein D., White R.L., Skolnick M.H., Davis R.W. 1980. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms // Am. J. Hum. Genet. Vol. 32. P. 314–331.
- Excoffier L., Lischer H.E.L. 2010. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Mol. Ecol. Res. Vol. 10. P. 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- Goudet J. 1995. FSTAT (version 1.2): a computer program to calculate F-statistics // J. Heredity. Vol. 86. P. 485–486.
- Lewis P.O., Zaykin D. 2001. Genetic data analysis: computer program for the analysis of allelic data. Version 1.0 (d16c). Free program distributed by the authors over the internet from <http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/software.html>.
- Nei M. 1987. Molecular evolutionary genetics. N.Y.: Columbia Univ. press. 512 p.
- Nelson R.J., Beacham T.D. 1999. Isolation cross species amplification of microsatellite loci useful for study of Pacific salmon // Animal Genetics. Vol. 30. P. 228–229.
- Olsen J.B., Wilson S.L., Kretschmer E.J., Jones K.C., Seeb J.E. 2000. Characterization of 14 tetranucleotide microsatellite loci derived from sockeye salmon // Mol. Ecol. Vol. 9. P. 2185–2187.
- Peakall R., Smouse P.E. 2006. GENALEX 6: Genetic analysis in excel. population genetic software for teaching and research // Mol. Ecol. Vol. 6. P. 288–295.
- Pritchard J.K., Stefens M., Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. Vol. 155. P. 945–959.
- Smith C.T., Koop B.F., Nelson R.J. 1998. Isolation and characterization of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) microsatellites and their use in other salmonids // Mol. Ecol. Vol. 7. P. 1613–1621.
- Van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P.M., Shipley P. 2004. Micro-checker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // Mol. Ecol. Notes. Vol. 4. № 3. P. 535–538.

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

REFERENCES

Altukhov Yu.P. *Geneticheskie protsessy v populyatsiyakh* [Genetic processes in populations]. Moscow: Akademkniga, 2003, 431 p.

Afanasyev K.I., Rubtsova G.A., Malinina T.V., Salmenkova E.A., Omelchenko V.T., Zhivotovsky L.A. Microsatellite variability and differentiation in populations of chum salmon (*Oncorhynchus keta* Walbaum) reproduced by Sakhalin salmon hatcheries. *Genetics*, 2006, vol. 42, № 12, pp. 1694–1702. (In Russian)

Bugaev V.F. *Aziatskaya nerka (presnovodnyi period zhizni, struktura lokalnykh stad, dinamika chislennosti)* [Asian sockeye salmon (freshwater period of life, structure of local stocks, abundance dynamics)]. Moscow: Kolos, 1995, 464 p.

Bugaev V.A., Ostroumov A.G., Nepomnyaschiy K.Yu., Maslov A.V. Some features of *Oncorhynchus nerka* biology in the Bolshaya River (Western Kamchatka) and factors influencing its biological characteristics. *Izvestiya TINRO*, 2002, vol. 130-2, pp. 758–776. (In Russian)

Varnavskaya N.V. *Geneticheskaya differentsiatsiya populyatsiy tokhookeanskikh lososey* [Genetic differentiation of Pacific salmon populations]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2006, 488 p.

Varnavskaya N.V., Varnavsky V.S., Vetsler I.I., Nepomnyaschiy K.Yu. Features of spatial genetic differentiation of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) populations of Nachikinskoye, Dvukhyurchinoe, Dalneye and Blizhneye Lakes (Kamchatka). *Genetics*, 1988, vol. 24, № 4, pp. 723–731. (In Russian)

Weir B. *Analiz geneticheskikh dannykh* [Analysis of Genetic Data.]. Moscow: Mir, 1995, 400 p. (In Russian)

Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V. Structure of sockeye salmon stock in the Bolshaya River basin (Western Kamchatka) for the period 1986–2012. *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters: abstracts of the XII–XIII international scientific conferences, Petropavlovsk-Kamchatsky, December 14, 2011 and November 15, 2012*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2013, pp. 107–116. (In Russian)

Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V. Sockeye salmon spawners in the Nachikinskoye Lake basin (Southwestern Kamchatka): biology and abundance. *Izvestiya TINRO*, 2022, vol. 202, № 2, pp. 351–368. (In Russian)

Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V., Feldman M.G. Quadcopter survey of sockeye salmon spawning in the Nachikinskoye Lake basin (Southwestern Kamchatka) in 2018. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2020, № 56, pp. 35–62. (In Russian)

Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V., Feldman M.G. An assessment of sockeye salmon spawning abundance and distribution on spawning sites in the Nachikinskoye Lake basin (Kamchatka) in 2019. *Izvestiya TINRO*, 2020, vol. 200, № 3, pp. 618–634. (In Russian)

Zelenina D.A., Khrustaleva A.M., Volkov A.A. Comparative study of the population structure and population identity identification of West Kamchatka sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) using RAPD-PCR and polymorphism analysis of microsatellite loci. *Genetics*, 2006, vol. 42, № 5, pp. 693–704. (In Russian)

Konovalov S.M., Shevlyakov A.G. *Nasledovanie razmerov, formy i massy tela u tikhookeanskikh lososey* [Inheritance of size, shape and body weight in Pacific salmon]. *Populyatsionnaya biologiya i sistematika lososevykh* [Population biology and systematics of salmonids]. Vladivostok: A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology FEB USSR Academy of sciences, 1980, pp. 30–50.

Krokhin E.M. Spawning grounds of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* Walb. (an essay on geomorphology, temperature regime, and hydrochemistry). *Problems of Ichthyology*, 1960, vol. 16, pp. 89–110. (In Russian)

Krokhin E.M., Krogus F.V. Essay on the Bolshaya River basin and salmonid spawning grounds located in it. Vladivostok: *Izvestiya TINRO*, 1937, vol. 9, 157 p. (In Russian)

Maniatis T., Fritsch E.F., Sambrook J. *Molekulyarnoe klonirovanie* [Molecular Cloning.]. Moscow: Mir, 1984, 479 p.

Pilganchuk O.A., Shpigalskaya N.Yu., Denisenko A.D. Variability in microsatellite loci of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) from the western coast of Kamchatka, the continental coast of the Sea of Okhotsk, and the Kuril Islands. *Vodnyye biologicheskiye resursy Rossii: sostoyaniye, monitoring, upravleniye. Sb. mater. Vseros. nauch. konf. (3–6 oktyabrya 2017 g., Petropavlovsk-Kamchatsky)*. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2017, pp. 190–194. (In Russian)

Pilganchuk O.A., Shpigalskaya N.Yu., Savenkov V.V., Saravansky O.N., Bazarkin H.V., Yelnikov A.N. Variability in microsatellite loci of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) of the eastern

- coast of Kamchatka. *Biologiya Morya*, 2013, vol. 39, № 4, pp. 272–280. (In Russian)
- Khrustaleva A.M. Size-age and genetic variability in sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* of the western coast of Kamchatka: comparative analysis of methods for differentiation of local populations. *Problems of Ichthyology*, 2010, vol. 50, № 3, pp. 305–317. (In Russian)
- Khrustaleva A.M., Volkov A.A., Stoklitskaya D.S., Muge N.S., Zelenina D.A. Comparative analysis of STR- and SNP-loci variability in Eastern and Western Kamchatka sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) populations. *Genetics*, 2010, vol. 46, № 11, pp. 1544–1555. (In Russian)
- Khrustaleva A.M., Ponomareva E.V., Ponomareva M.V., Klovach N.V. Examining single nucleotide DNA polymorphism in the populations of sockeye salmon of Kamchatka, the northwestern coast of the Sea of Okhotsk, and Chukotka. *Izvestiya TINRO*, 2017, vol. 190, pp. 18–32. (In Russian)
- Benjamini Y., Hochberg Y. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society*, 1995, vol. 57 (1), pp. 289–300.
- Botstein D., White R.L., Skolnick M.H., Davis R.W. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *Am. J. Hum. Genet.*, 1980, vol. 32, pp. 314–331.
- Excoffier L., Lischer H.E.L. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Res.*, 2010, vol. 10, pp. 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- Goudet J. FSTAT (version 1.2): a computer program to calculate F-statistics // *J. Heredity*, 1995, vol. 86, pp. 485–486.
- Lewis P.O., Zaykin D. Genetic data analysis: computer program for the analysis of allelic data. Version 1.0 (d16c). Free program distributed by the authors over the internet from <http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/software.html>, 2001.
- Nei M. Molecular evolutionary genetics. N.Y.: Columbia Univ. press. 512 p.
- Nelson R.J., Beacham T.D. 1999. Isolation cross species amplification of microsatellite loci useful for study of Pacific salmon. *Animal Genetics*, 1987, vol. 30, pp. 228–229.
- Olsen J.B., Wilson S.L., Kretschmer E.J., Jones K.C., Seeb J.E. Characterization of 14 tetranucleotide microsatellite loci derived from sockeye salmon. *Mol. Ecol.*, 2000, vol. 9, pp. 2185–2187.
- Peakall R., Smouse P.E. GENALEX 6: Genetic analysis in excel. population genetic software for teaching and research. *Mol. Ecol.*, 2006, vol. 6, pp. 288–295.
- Pritchard J.K., Stefens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 2000, vol. 155, pp. 945–959.
- Smith C.T., Koop B.F., Nelson R.J. Isolation and characterization of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) microsatellites and their use in other salmonids. *Mol. Ecol.*, 1998, vol. 7, pp. 1613–1621.
- Van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P.M., Shipley P. Micro-checker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // *Mol. Ecol. Notes*, 2004. Vol. 4. № 3. P. 535–538.
- Williamson K.S., Cordes J.F., May B. Characterization of microsatellite loci in Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) and cross-species amplification in other salmonids. *Mol. Ecol. Notes*, 2002, vol. 2, pp. 17–19.

Информация об авторах

О.А. Пильганчук — канд. биол. наук, зав. лаб. Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)
 У.О. Муравская — специалист Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)
 Д.А. Зеленина — канд. биол. наук, вед. н. с. ВНИРО

Information about the authors

Oksana A. Pilganchuk – Ph. D. (Biology), Head of Laboratory (KamchatNIRO)
 Ulyana O. Muravskaya – Specialist (KamchatNIRO)
 Darya A. Zelenina – Ph. D. (Biology), Leading Scientist (VNIRO)

Статья поступила в редакцию: 01.12.2022

Одобрена после рецензирования: 07.12.2022

Статья принята к публикации: 07.12.2022