

Научная статья / Original article

УДК 597.552.511:575.174

doi:10.15853/2072-8212.2023.71.34-46



ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕРКИ *ONCORHYNCHUS NERKA* (WALBAUM, 1792) ОСТРОВНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РОССИЙСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

Пильганчук Оксана Александровна^{1✉}, Крупенёва Мария Валерьевна¹, Муравская Ульяна Олеговна¹, Савенков Владимир Владимирович¹, Денисенко Анастасия Дмитриевна¹, Зеленина Дарья Александровна²

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

²Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва, Россия

Аннотация. Исследовано генетическое разнообразие нерки Курильских (о-ва Итуруп, Уруп, Парамушир, Шумшу) и Командорских островов (о. Беринга) по семи микросателлитным локусам. Средние оценки наблюдаемой гетерозиготности по разным локусам варьировали от 0,300 до 0,858. Общая оценка генетической дифференциации θ_{st} составила 15%, с 95%-м доверительным бутстреп-интервалом [10,40–21,18%]. Результаты, полученные в программе BOTTLENECK 1.2.02, позволили выявить прохождение всеми островными популяциями «бутылочного горлышка». Показано, что все пять исследованных популяций значительно различаются друг от друга, и каждой из них присущи свои уникальные свойства. Уровень внутривидового разнообразия, выявленный у нерки Курил и Командор, является существенно ниже такового в материковых водоемах, что в целом характерно для популяций, обитающих на окраинах ареала.

Ключевые слова: генетическая структура, популяционная генетика, нерка (*Oncorhynchus nerka*), микросателлитные локусы

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

Для цитирования: Пильганчук О.А., Крупенёва М.В., Муравская У.О., Савенков В.В., Денисенко А.Д., Зеленина Д.А. Генетические особенности нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) островных популяций российской части ареала // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2023. Вып. 71. С. 34–46.

GENETIC FEATURES OF THE ISLAND POPULATIONS OF SOCKEYE SALMON *ONCORHYNCHUS NERKA* (WALBAUM, 1792) IN RUSSIAN PART OF THE SPECIES RANGE

Oksana A. Pilganchuk^{1✉}, Mariya V. Krupeneva¹, Ulyana O. Muravskaya¹, Vladimir V. Savenkov¹, Anastasiya D. Denisenko¹, Darya A. Zelenina²

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

²Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), Moscow, Russia

Abstract. Sockeye salmon genetic diversity in the Kuril Islands (Iturup, Urup, Paramushir, Shumshu) and the Commander Islands (Bering Island) was examined on 7 microsatellite loci. Average estimates of the heterozygosity observed on different loci vary from 0.300 to 0.858. General estimate of genetic differentiation θ_{st} is 15%, with a 95% confidence bootstrap interval [10.40–21.18%]. The results obtained in the program BOTTLENECK 1.2.02 made it possible to identify the passage of the “bottle neck” by all island populations. Unique properties and significant differences from each other are shown for all five populations examined. The level of sockeye salmon intrapopulation diversity found in the Kuril and Commander Islands is significantly lower compared to that in the continental water bodies, what is generally typical for marginal populations of the species range.

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

Acknowledgments: the work was carried out under the state assignment of FSBSI VNIRO and supported by a grant from the Ministry of Education and Science of the Russian Federation (Agreement No. 075-15-2021-1084).

For citation: Pilganchuk O.A., Krupeneva M.V., Muravskaya U.O., Savenkov V.V., Denisenko A.D., Zelenina D.A. Genetic features of the island populations of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) in Russian part of the species range // The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. 2023. Vol. 71. P. 34–46.

Ареал нерки очень обширен. На азиатском побережье она населяет множество рек, впадающих в Тихий океан, и встречается от севера о. Хоккайдо и Курильских островов до северной части Берингова моря и северной части Охотского моря (Бугаев, 1995, 2011; Черешнев и др., 2002). На североамериканском побережье нерка распространена шире и наблюдается от арктического побережья Аляски до р. Кламат в Южной Калифорнии (Бугаев, 1995, 2011; Burgner, 1991). Наиболее многочисленные стада нерки встречаются в центральных частях ареала на каждом континенте между 49° и 60° с. ш. (Коновалов, 1980). Островные популяции нерки российского Дальнего Востока нерестятся в водоемах Курильских и Командорских островов. Они сформировались на краю ареала вида под воздействием географической изоляции и, таким образом, имеют ряд особенностей. Как показывают исследования, выполненные на других видах, окраинные популяции могут в значительной степени отличаться от других популяций и даже становиться родоначальниками новых форм (Ивантер, 2012). У исследователей существуют разные мнения о величине популяционно-генетического разнообразия на периферии ареалов вида. По мнению первых, степень генетического полиморфизма чаще всего убывает по мере приближения к границе видового ареала, и часто такие популяции по ряду генетических маркеров становятся мономорфными (Майр, 1968; Dobzhansky, 1951). К снижению генетического разнообразия могут приводить «эффект основателя» (происхождение популяции от ограниченного числа особей) и «эффект бутылочного горлышка» (резкое случайное снижение численности особей в популяции). С появлением метода электрофореза белков появилась новая точка зрения — о высоком уровне полиморфизма в популяциях на краю ареала, связанном с нестабильностью условий существования (Левонтин, 1978).

Цель настоящей работы — охарактеризовать островные популяции нерки российского Дальнего Востока по частотам микросателлитных локусов ядерной ДНК.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для проведения исследований послужили пробы нерки с Курильских (о-ва Итуруп, Уруп, Парамушир, Шумшу) и Командорских (о. Беринга) островов (рис. 1, табл. 1). У свежельвовленных рыб отрезали фрагменты плавников и фиксировали в 96%-м этиловом спирте.

Все выборки собраны в период нерестового хода.

Оценка генетической изменчивости выполнялась на основе семи микросателлитных локусов, разработанных для исследования лососевых рыб — *Oki1a*, *Oki1b*, *Oki6*, *Ots107*, *OtsG68*, *One104*, *One109* (табл. 2). Тотальную ДНК выделяли стандартным методом (Маниатис и др., 1984). Условия проведения полимеразной цепной реакции 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 дифферен-



Рис. 1. Карта-схема сбора материала. 1 — SARAN; 2 — SHUMSH; 3 — PARAM; 4 — URUP; 5 — ITURUP. Обозначения выборок приведены в табл. 1
Fig. 1. Schematic map of sampling sites. 1 — SARAN; 2 — SHUMSH; 3 — PARAM; 4 — URUP; 5 — ITURUP. Sample identification is given in Table 1

циации θ_{st} (Вейр, 1995), бутстреп-интервал для θ_{st} , индекс фиксации f (Вейр, 1995), соответствие распределению Харди–Вайнберга (Lewis, Zaykin, 2001). Анализ главных координат (PCoA) и оценку аллельного разнообразия проводили в программе GenAlEx 6 (Peakall, Smouse, 2006). Значения аллельного разнообразия, скорректированные для единого минимального объема выборки, рассчитывали в FSTAT 2.9.3 (Goudet, 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). Программу Cervus 3.0.7 также использовали для выявления нуль-аллелей.

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. Определение количества генетических кластеров выполняли в про-

грамме 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 $\ln Pr(X|K)$.

Тестирование стадии “бутылочное горлышко” в популяциях проводилось с использованием программного обеспечения BOTTLENECK V. 1.2.02 (Cornuet, Luikart, 1996; Piry et al., 1999) для трех различных моделей эволюционных изменений микросателлитных локусов: модели бесконечных аллелей (IAM), двухступенчатой модели (TPM) и пошаговой модели мутации (SMM). Считается, что модель TPM лучше других характеризует эволюцию микросателлитов (Di Rienzo et al., 1994). Анализ выполнен с применением теста знаков и двустороннего теста Уилкоксона. Первый тест основывается на подсчете ожидаемого (H_{ee}) и наблюдаемого (H_e) числа локусов с избытком гетерозиготности, а

Таблица 1. Характеристика материала, использованного для исследования изменчивости нерки островных популяций
Table 1. Characteristics of the material used for analysis of sockeye salmon variability in the island populations

Место сбора Sampling site	Дата сбора Date of sampling	Условное обозначение Identification	Объем выборки (экз.) Sample size (specimens)
Оз. Красивое (о. Итуруп) Krasivoe Lake (Iturup Island)	Октябрь (October) 2006	ITURUP	48
Оз. Токотан (о. Уруп) Tokotan Lake (Urup Island)	Июль, август (July, August) 2007	URUP	36
Оз. Глухое (о. Парамушир) Glukhoe Lake (Paramushir Island)	Июль (July) 2008	PARAM	47
Оз. Беттобу (о. Шумшу) Bettobu Lake (Shumshu Island)	Август (August) 2004	SHUMSH	46
Оз. Саранное (о. Беринга) Sarannoe Lake (Bering Island)	14.06.2011	SARAN	50
Всего / In total			227

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

Локус Locus	Т отжига, °C Annealing temperature, °C	Последовательность праймеров Sequence of primers	Источник информации Information resource
Ots107	51	F: ACA-GAC-CAG-ACC-TCA-ACA R: ATA-GAG-ACC-TGA-ATC-GGTA	Nelson, Beacham, 1999
Oki1a	57,5	F: AGG-ATG-GCA-GAG-CAC-CAC-T R: CAC-CAT-AAT-CAC-ATA-TTC-AGA	Smith et al., 1998
Oki1b	57,5	F: AGG-ATG-GCA-GAG-CAC-CAC-T R: CAC-CAT-AAT-CAC-ATA-TTC-AGA	Smith et al., 1998
One104	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
Oki6	48	F: TCA-ACA-GAT-AGA-CAG-GTG-ACA-CA R: AAC-AGA-CAG-CTA-ATG-CAG-AAC-G	Smith et al., 1998
One109	53,5	F: AGG-GAG-AGA-AGA-GAG-GGA-GA R: CCT-CAG-AAG-TAG-CAT-CAG-CTC	Olsen et al., 2000
OtsG68	48	F: TAT-GAA-CTG-CAG-CTT-GTT-ATG-TTA-GT R: GTT-TCA-TGT-CGG-CTG-CTC-AAT-GTA	Williamson et al., 2002

второй — на вычислении вероятности избытка гетерозиготности (Cornuet, Luikart, 1996). Также был проведен анализ смещения распределения частот аллелей микросателлитных локусов методом shift-mode (Luikart, Cornuet, 1998). Он основан на разделении микросателлитных аллелей на 10 классов частот. Показателем прохождения стадии “бутылочного горлышка” является сокращение числа аллелей с низкой частотой встречаемости (Luikart, Cornuet, 1998).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате изучения генетического разнообразия нерки пяти островных популяций (озера Красивое, Токотан, Глухое, Беттобу, Саранное) по семи микросателлитным локусам суммарно было обнаружено 58 аллелей. Произведенные расчеты в программе Cervus 3.0.7 указывают на возможность присутствия «нуль-аллелей» в локусах *One109* и *OtsG68*. Самым высокополиморфным был локус *One104* с 21 аллелем; минимальное число аллелей, равное трем, зафиксировано в локусе *OtsG68* (табл. 3). Среднее число аллелей на локус составило 8,29. Аллельное разнообразие было рассчитано по минимальной выборке (оз. Токотан) и изменялось от 2,56 до 16,01. Средняя наблюдаемая гетерозиготность заметно различалась между локусами, достигая наибольшего уровня в локусе *One109* (0,858) и наименьшего — в *Oki1a* и *Oki1b* (0,3 и 0,309 соответственно) (табл. 3). Заметный дефицит гетерози-

гот отмечен в шести локусах и наиболее выражен в *Oki1b* (индекс фиксации 0,265) (табл. 3). Значение индекса информационного полиморфизма (*PIC*) было наименьшим для локуса *Ots107* и наибольшим для *One104* (табл. 3). В среднем по всем локусам показатель *PIC* составил 0,512, что указывает на высокую дискриминирующую способность отобранных микросателлитных маркеров. Показатель межпопуляционной дифференциации (θ_{st}) в среднем по семи локусам составил 15% (табл. 3) и оказался статистически значимым (95%-й бутстреп-интервал положительный, нижняя граница — 10,4, верхняя — 21,8). Таким образом, средняя генетическая дифференциация островных популяций более чем в пять раз превышает данный показатель (2,93%) для нерки восточного побережья Камчатки (Пильганчук и др., 2013) и юго-западного побережья Камчатки (2,85%) (Пильганчук и др., 2022). Максимальный вклад в дифференциацию выборки вносят локусы *Oki1a* и *Oki1b*.

Аллельное и генетическое разнообразие исследуемых выборок представлено в таблице 4. Исследуемые выборки характеризуются относительно низким средним количеством аллелей на локус. Их число варьировало от 4,0 до 7,4, а число эффективных аллелей — от 2,0 до 3,9, что указывает на наличие аллелей с низкой частотой. Самое низкое значение эффективного числа аллелей наблюдалось в выборках с о-вов Шумшу и Уруп.

Таблица 3. Генетические характеристики микросателлитных локусов у нерки островных популяций
Table 3. Genetic characteristics of microsatellite loci of sockeye salmon from island populations

Локус / Locus	A/A_c	H_e	H_o	f	PIC	θ_{st}
<i>Ots107</i>	5/3,53	0,359	0,317	0,117	0,323	19,7
<i>Oki1a</i>	5/2,96	0,402	0,300	0,254	0,333	26,6
<i>Oki1b</i>	4/2,56	0,421	0,309	0,265	0,339	23,3
<i>One109</i>	14/11,49	0,861	0,858	0,003	0,844	5,7
<i>OtsG68</i>	3/3,00	0,590	0,564	0,043	0,506	13,5
<i>Oki6</i>	6/3,85	0,444	0,400	0,100	0,378	22,1
<i>One104</i>	21/16,01	0,871	0,780	0,105	0,861	10,1
Среднее /Average	8,29/6,20	0,564	0,504	0,106	0,512	15,0

Примечание. A — число аллелей в локусе; A_c — 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 в %.
Note. A — number of alleles in the locus; A_c — number of alleles in the locus adjusted for minimum sample size; H_e — average expected heterozygosity; H_o — average observed heterozygosity; f — fixation index, PIC (polymorphic information content) — information polymorphism value, θ_{st} — sockeye salmon differentiation index in %

Таблица 4. Оценка аллельного разнообразия в популяциях нерки островных популяций
Table 4. Assessment of allelic diversity in sockeye salmon populations from island populations

Выборка / Sample	N	N_a	N_e	I	H_o	H_e	F
ITURUP	47,714	4,000	3,017	1,027	0,617	0,567	-0,076
URUP	35,571	4,000	2,258	0,747	0,393	0,384	-0,044
PARAM	46,429	5,857	3,413	1,135	0,542	0,556	0,027
SHUMSH	45,286	4,143	2,000	0,724	0,342	0,376	0,165
SARAN	49,000	7,429	3,926	1,188	0,591	0,550	-0,093

Примечания: N — количество исследованных особей по микросателлитным маркерам; N_a — число различных аллелей; N_e — эффективное количество аллелей; I — индекс Шеннона; H_o — наблюдаемая гетерозиготность; H_e — ожидаемая гетерозиготность; F — коэффициент инбридинга.
Notes: N — number of individuals examined on microsatellite markers; N_a — number of alleles; N_e — effective number of alleles; I — Shannon index; H_o — observed heterozygosity; H_e — expected heterozygosity; F — inbreeding coefficient.

Информационный индекс разнообразия Шеннона (табл. 4) показал достаточно низкие значения генетического разнообразия для нерки с о-вов Шумшу и Уруп — 0,724 и 0,747 соответственно. Наиболее «неоднородной» была выборка с о. Беринга (1,188). Некоторые исследователи отмечают, что значения индекса Шеннона для микросателлитных маркеров считаются высокими, если они составляют не менее 1,5 (Галинская и др., 2019). Для нерки восточного побережья Камчатки наблюдались значения данного показателя в диапазоне от 1,329 (р. Апука, север Камчатки) до 1,535 (р. Киревна, бассейн р. Камчатки) (Пильганчук, Шпигальская, 2013). Средние значения наблюдаемой гетерозиготности в выборках с островов также имели значения ниже, чем на восточном побережье Камчатки (0,631) (Пильганчук и др., 2013). Самыми низкими данные показатели были в выборках о-вов Шумшу и Уруп. В выборке о. Шумшу наряду с низкой наблюдаемой гетерозиготностью отмечено высокое положительное значение индекса фиксации F (дефицит гетерозигот). Наибольшие показатели наблю-

даемой гетерозиготности и одновременно избыток гетерозигот наблюдаются в выборках с о-вов Итуруп и Беринга.

Характеристики генетической изменчивости отдельно для каждой выборки по каждому локусу представлены в таблице 5. Наибольшее количество аллелей (52) встречалось в популяции о. Беринга, наименьшее (28) — у нерки Южных Курильских островов (Итуруп и Уруп) и о. Шумшу (29). Только восемнадцать аллелей были общими для всех выборок. Двенадцать аллелей (в шести локусах) встречались только в оз. Саранном, два — в выборке оз. Глухое (в двух локусах), и один уникальный аллель присутствовал в выборке оз. Токотан.

В большинстве случаев наблюдаемые распределения генотипов в изученных локусах не отличались от теоретических распределений Харди–Вайнберга. Неравновесия по сцеплению микросателлитных локусов не было обнаружено ни в одной из исследованных локальностей.

Распределения частот аллельных вариантов представлены на рисунке 2. В высокополиморфных локусах *One104* и *One109* (21 и 14 аллелей

Таблица 5. Генетическая изменчивость нерки островных популяций
Table 5. Genetic variability of sockeye salmon in island populations

Выборка Sample	Показатель Indicator	Микросателлитные локусы / Microsatellite loci							Среднее по выборке Sample average
		<i>Ots107</i>	<i>Oki1a</i>	<i>Oki1b</i>	<i>One109</i>	<i>OtsG68</i>	<i>Oki6</i>	<i>One104</i>	
ITURUP	A/A_i	2/2	2/2	2/2	9/8,7	3/3	3/2,9	7/6,92	4,0/3,9
	H_e	0,500	0,468	0,189	0,868	0,648	0,535	0,761	0,567
	H_o	0,563	0,438	0,167	0,958	0,771	0,630	0,792	0,617
	f	-0,127	0,066	0,117	-0,106	-0,192	-0,181	-0,040	-0,089
	p	0,557	0,436	0,124	0,067	0,056	0,310	0,641	
URUP	A/A_i	3/3	2/1,9	1/1	8/7,9	2/2	4/2	8/4	4,0/3,9
	H_e	0,161	0,028	0,000	0,761	0,437	0,492	0,806	0,384
	H_o	0,171	0,028	0,000	0,750	0,457	0,514	0,833	0,393
	f	-0,065	0,000	0,000	0,015	-0,046	-0,047	-0,034	-0,026
	p	0,392	0,000*	0,000*	0,821	0,850	0,974	0,678	
PARAM	A/A_i	3/3	3/2,9	3/2,4	11/10,4	3/3	3/2,9	15/14,2	5,9/5,6
	H_e	0,540	0,292	0,526	0,837	0,560	0,243	0,897	0,556
	H_o	0,574	0,234	0,489	0,936	0,500	0,250	0,809	0,542
	f	-0,065	0,200	0,070	-0,120	0,109	-0,027	0,100	0,027
	p	0,714	0,098	0,499	0,063	0,243	0,919	0,055	
SHUMSH	A/A_i	2/1,9	2/2	3/2,8	7/6,3	3/3	1/1	11/10,4	4,1/3,9
	H_e	0,067	0,164	0,390	0,731	0,669	0,000	0,613	0,376
	H_o	0,023	0,178	0,244	0,689	0,717	0,000	0,543	0,342
	f	0,661	-0,086	0,376	0,059	-0,073	0,000	0,115	0,092
	p	0,000*	0,566	0,008	0,348	0,592	0,000	0,070	
SARAN	A/A_i	4/3,6	5/4,5	3/2,7	14/12,9	3/2,7	5/4,4	18/16,2	7,4/6,7
	H_e	0,186	0,531	0,513	0,887	0,302	0,555	0,912	0,555
	H_o	0,200	0,553	0,574	0,920	0,360	0,612	0,920	0,591
	f	-0,073	-0,042	-0,121	-0,038	-0,196	-0,103	-0,009	-0,066
	p	0,753	0,931	0,293	0,607	0,308	0,508	0,911	
Среднее по локусам Average across loci	A/A_i	2,8/2,8	2,8/2,7	2,4/2,3	9,8/9,6	2,8/2,7	3,2/3,2	11,8/11,9	5,1/5,1
	H_e	0,291	0,297	0,324	0,817	0,523	0,365	0,798	0,488
	H_o	0,306	0,286	0,295	0,851	0,561	0,401	0,779	0,497
	f	-0,054	0,036	0,089	-0,042	-0,073	-0,101	0,024	-0,020

Примечание. A — число аллелей в локусе; A_i — число аллелей в локусе, скорректированное на минимальный размер выборки, H_e — ожидаемая гетерозиготность, H_o — наблюдаемая гетерозиготность, f — индекс фиксации, 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_i — number of alleles at the locus adjusted for the minimum sample size, H_e — expected heterozygosity, H_o — observed heterozygosity, f — fixation index, p — probability of the observed genotypic distributions conforming to the Hardy-Weinberg equilibrium, * — statistically significant deviation from the Hardy-Weinberg equilibrium.

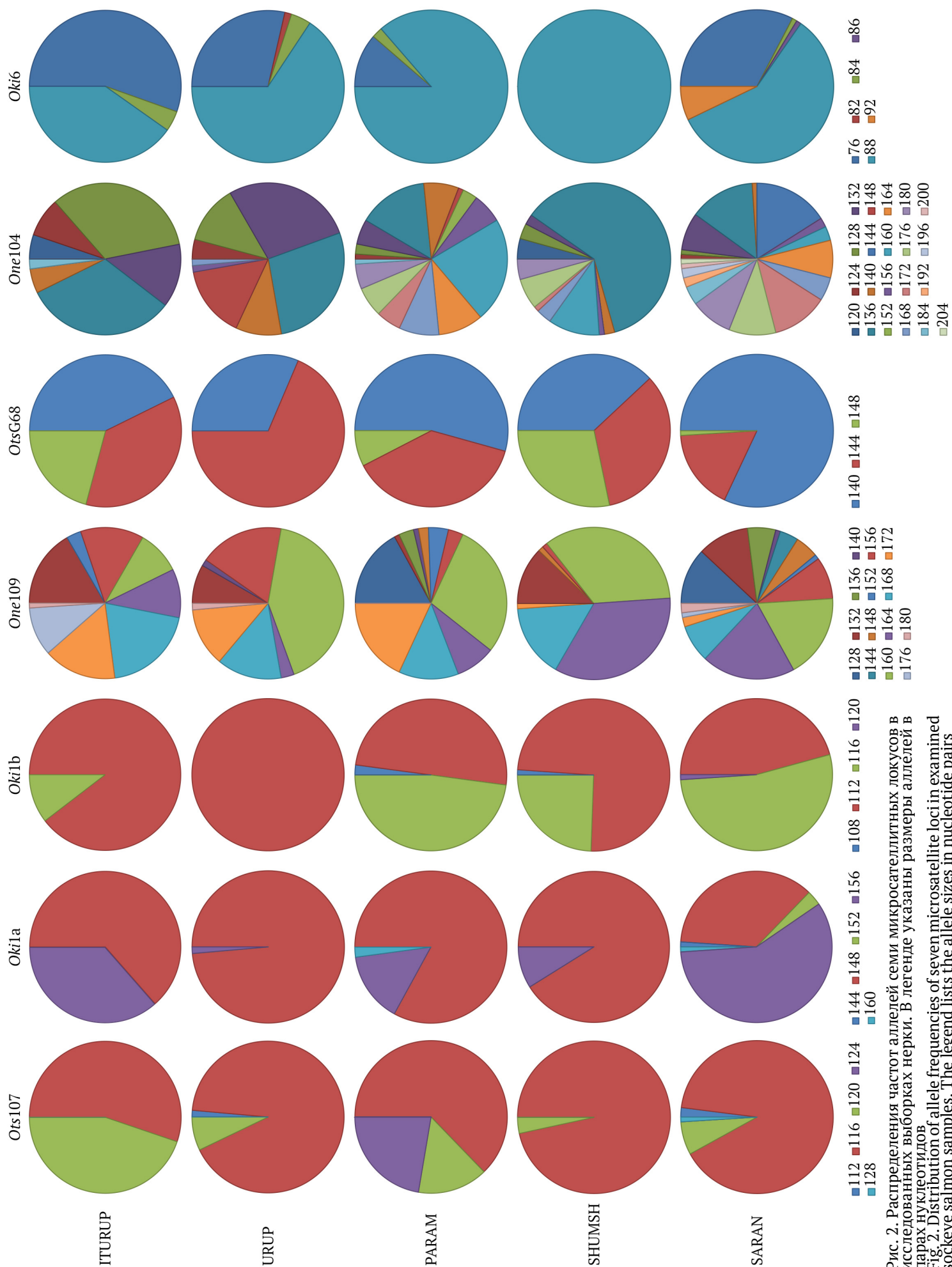


Рис. 2. Распределение частот аллелей семи микросателлитных локусов в исследованных выборках нерки. В легенде указаны размеры аллелей в парах нуклеотидов.
Fig. 2. Distribution of allele frequencies of seven microsatellite loci in examined sockeye salmon samples. The legend lists the allele sizes in nucleotide pairs

соответственно) в большинстве выборок не было отмечено выраженного доминирующего аллеля; исключения составили выборки с о-вов Шумшу (локус *One104*) и Уруп (локус *One109*). В локусе *Ots107* было обнаружено всего пять аллелей; во всех выборках доминировал аллель в 116 п. н., достигая в популяции о. Шумшу 97%. У локуса *Oki1a* наблюдается смена доминирующего аллеля. Так, в выборках с Курильских островов преобладает аллель в 148 п. н. (с частотой 0,64–0,91), а в выборке с Командорских островов преобладает аллель с длиной 156 п. н. (частота 0,585). Аллель с длиной 112 п. н. локуса *Oki1b* доминировал в трех выборках с Курильских островов, а на о. Уруп даже наблюдалась его мономорфность. На о. Парамушир встречалось практически равное количество особей с аллелями 116 и 112 п. н. (частота 0,48 и 0,50 соответственно). На Командорских островах в локусе *Oki1b* доминировал аллель в 116 п. н. (частота 0,532). Заметные различия наблюдаются между выборками в распределении частот аллеля *OtsG68*. У экземпляров, отобранных на о. Уруп, массово встречается аллель с длиной 144 п. н., в то время как в выборке о. Беринга он

составляет всего 17%. На о-вах Беринга и Парамушир доминирует аллель в 140 п. н., достигая значений в 82% и 54% соответственно. В локусе *Oki6* наблюдается наличие двух основных аллелей (88 п. н. и 76 п. н.). На о. Итуруп доминирует аллель 76 п. н., в остальных популяциях — аллель в 88 п. н. Выборка о. Шумшу мономорфна по аллелю в 88 п. н.

Рассчитанные для всех выборок значения попарных оценок генетической дифференциации F_{st} варьировали от 0,098 до 0,236 (табл. 6). Анализ попарной дифференциации показал, что различия достоверны между всеми выборками. Генетические расстояния Нея находились в пределах от 0,088 (между выборками из о-вов Парамушир и Шумшу) до 0,311 (между выборками с о-вов Беринга и Уруп).

Результаты анализа главных координат на основании генетических дистанций Нея, выполненного для пяти островных популяций (озер Красивое, Токотан, Глухое, Беттобу, Саранное), представлены на рисунке 3: прослеживается явная корреляция между локализацией выборок в пространстве главных координат и их реальным взаимным расположением.

Таблица 6. Значения попарных межвыборочных F_{st} (под диагональю) и дистанции Нея (над диагональю) при сравнении выборок нерки островных популяций
Table 6. Values of pairwise inter-sample F_{st} (under the diagonal) and Ney distance (over the diagonal) when comparing samples of sockeye salmon from island populations

Выборка / Sample	ITURUP	URUP	PARAM	SHUMSH	SARAN
ITURUP	0,000	0,129	0,223	0,215	0,240
URUP	0,124	0,000	0,142	0,105	0,311
PARAM	0,132	0,134	0,000	0,088	0,152
SHUMSH	0,184	0,143	0,098	0,000	0,226
SARAN	0,145	0,236	0,100	0,196	0,000

Примечание. Выборки обозначены в соответствии с табл. 1 / Note. Samples identified as in Table 1

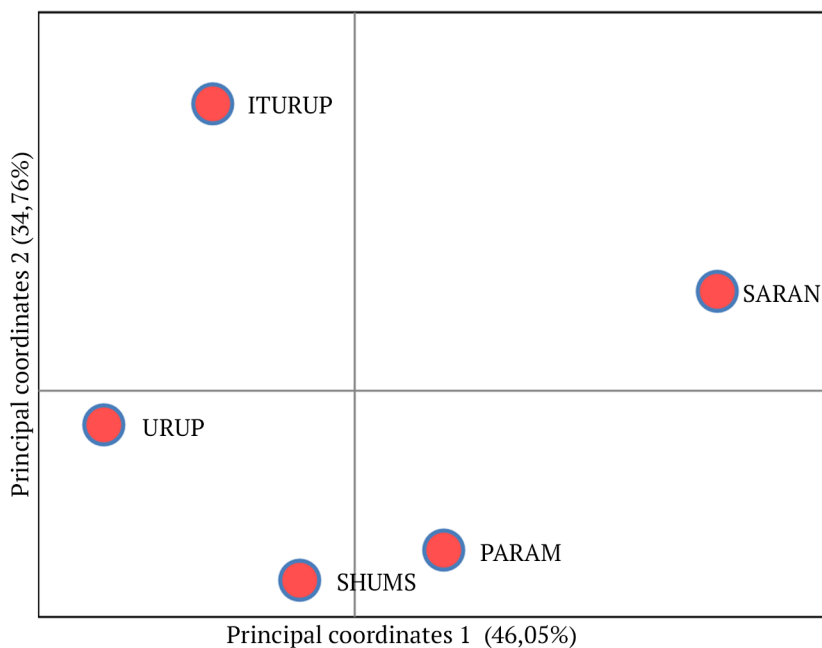


Рис. 3. Расположение выборок нерки пяти островных популяций в пространстве главных координат на основании генетических дистанций Нея. Обозначения выборок приведены в табл. 1
Fig. 3. Position of five sockeye salmon samples from the island populations in the field of principal coordinates based on Ney's genetic distances. Sample identification is given in Table 1

Оценка генетической структуры нерки пяти островных выборок была выполнена с помощью байесовского анализа в программе Structure (рис. 4). При увеличении значений K вплоть до пяти количество выявленных популяционных кластеров возрастало. При дальнейшем увеличении числа K (шесть и выше) рост количества кластеров не наблюдался и большинство особей по-прежнему относились к пяти группам. При простейшей модели кластеризации ($K = 2$) выборки подразделяются на две основных части: Южные Курильские острова с о. Шумшу (большая часть экземпляров) с одной стороны и о-ва Парамушир и Беринга с другой. При увеличении числа кластеров до $K = 3$ выборка о. Шумшу об-

разует отдельный кластер. В результате кластеризации выборок при $K = 4$ каждый из островов, за исключением южнокурильских, формирует самостоятельный кластер. При $K = 5$ популяция каждого из пяти островов формирует свой кластер, что указывает на высокое генетическое своеобразие каждой популяции. Принадлежность нескольких особей, выловленных на о. Шумшу, к кластеру Парамушира можно объяснить стрейнгом, тем более что оба острова относятся к северокурильской группе.

Для количественной оценки величины генетических различий между пятью островными популяциями мы провели иерархический анализ молекулярной дисперсии (AMOVA) (табл. 7).

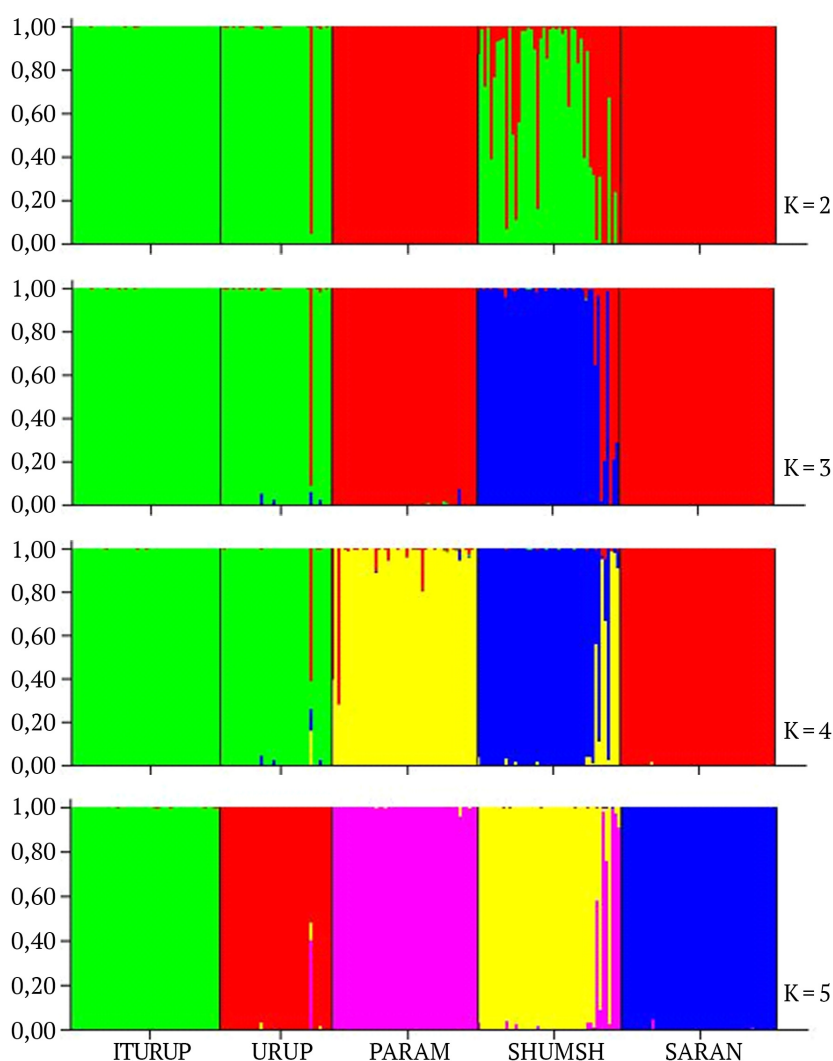


Рис. 4. Графическое представление результатов байесовского анализа пяти выборок островных популяций нерки, выполненного в программе Structure. K — предполагаемое количество генетических кластеров. Вероятности принадлежности образцов к каждому из кластеров отмечены на оси ординат. Обозначения выборок приведены в таблице 1

Fig. 4. Graphical representation of the results of Bayesian analysis of five samples of sockeye salmon island populations 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. Sample identification is given in Table 1

Таблица 7. Результаты иерархического анализа AMOVA нерки островных популяций
Table 7. Results of hierarchical analysis AMOVA for sockeye salmon from island populations

Уровень различий Variance level	df	Абсолютные оценки Absolute estimates	Доля дисперсии (%) Dispersion percentage	Индекс фиксации Fixation index
Между выборками Between samples	4	0,29846	14,98	F_{st} : 0,14981
Внутри выборок Within samples	469	1,69384	85,02	
Всего / In total	453	1,97326		

Результаты анализа показали, что наибольшая часть молекулярного разнообразия (85,02%) приходится на внутривидовую компоненту, при этом доля межпопуляционной компоненты достаточно высока и составляет 14,98%.

Генетические особенности популяций нерки Курильских и Командорских островов в значительной степени определены историей происхождения и расселения вида, тесно связанной с ледниковыми периодами (Глубоковский, 1995; Алтухов и др., 2004; Варнавская, 2006). Известно, что во время плейстоценовых оледенений большая часть ареала нерки находилась подо льдом и только небольшому количеству популяций удалось пережить неблагоприятный период в рефугиумах (Варнавская, 2006). Небольшие панмиктические популяции, к которым можно отнести островные популяции нерки Курильских и Командорских островов, уязвимы вследствие инбридинга, генетического дрейфа, демографической стохастичности и, следовательно, снижения эволюционного потенциала и повышения вероятности вымирания (Luikart, Cornuet, 1998). Уменьшенное аллельное разнообразие, которое наблюдалось в пяти островных популяциях нерки, в сравне-

нии с центральными популяциями ареала (восточное побережье Камчатки) позволило предположить прохождение данными популяциями «бутылочного горлышка».

Анализ прохождения популяциями фазы редукции численности («бутылочного горлышка») выполнен в программе BOTTLENECK. Расчеты проводили на основе теста Уилкоксона и теста знаков для трех мутационных моделей: IAM (модель бесконечных аллелей), TPM (двухступенчатая модель) и SMM (модель пошаговой мутации) (табл. 8). В результате тестирования выборок было показано наличие «бутылочного горлышка» во всех исследованных локальностях. По тесту знаков прохождение популяциями «бутылочного горлышка» было показано для выборки о. Итуруп (исходя из модели IAM), для о. Шумшу (исходя из двух моделей — SMM и TPM), для Командорских островов (на основе модели SMM). Значения теста Уилкоксона были значимы для о. Итуруп (по моделям IAM и TPM); для о-вов Уруп, Шумшу и Беринга тесты показали последствия «бутылочного горлышка», исходя из модели SMM. Значимые результаты были получены для выборок о. Парамушир с использованием модели IAM.

Таблица 8. Результаты тестирования прохождения выборками островных популяций «бутылочного горлышка» с помощью тестов программы BOTTLENECK
Table 8. Results of testing the passage of samples of island populations through the “bottle neck” using tests of the BOTTLENECK program

Выборка Sample	Тест, мутационная модель, вероятность / Test, mutation model, probability					
	Знаков / Signs			Уилкоксона / Wilcoxon		
	IAM	TPM	SMM	IAM	TPM	SMM
ITURUP	0,00591*	0,08035	0,58800	0,00781*	0,02344*	0,10938
URUP	0,56464	0,21501	0,05608	1	0,07813	0,03125*
PARAM	0,32735	0,59924	0,10649	0,03906*	0,81250	0,29688
SHUMSH	0,26018	0,04386*	0,04140*	0,68750	0,07813	0,04880*
SARAN	0,34999	0,10873	0,00203*	0,57813	0,05469	0,00781*

Примечание/Note. *P<0.05.

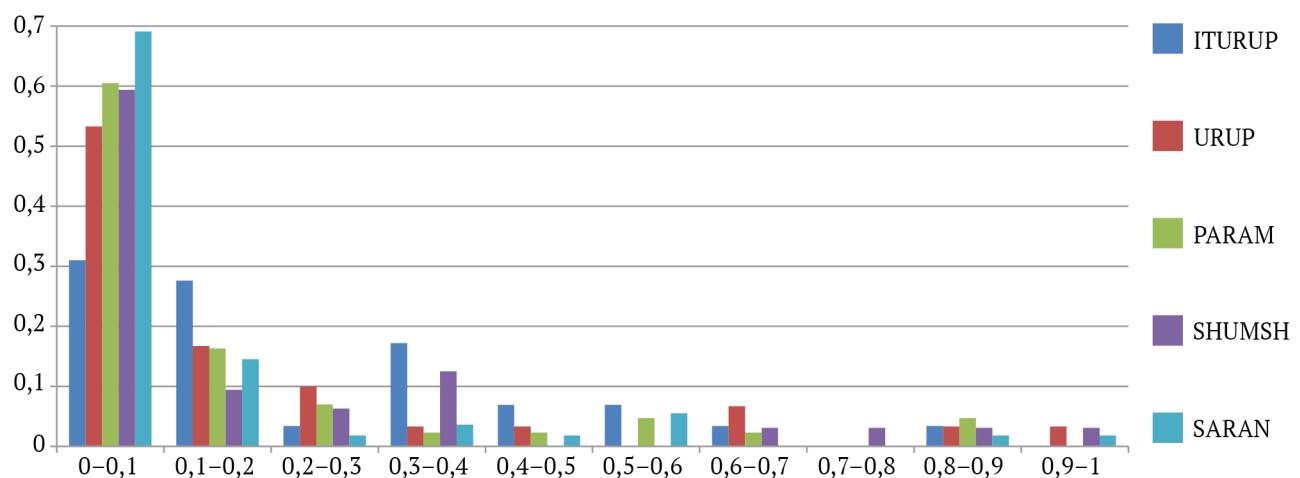


Рис. 5. Распределение частот аллелей микросателлитных локусов в исследованных выборках нерки, рассчитанное в программе BOTTLENECK. По оси ординат — пропорции аллелей, по оси абсцисс — частота аллелей
Fig. 5. Distribution of allele frequencies of microsatellite loci in examined sockeye salmon samples evaluated in the program BOTTLENECK. On the ordinate axis – allele proportions, on the abscissa axis – allele frequencies

Оценка смещения распределения частот аллелей семи микросателлитных локусов на основе графического метода выявила «бутылочное горлышко» в выборках о-вов Итуруп и Шумшу (рис. 5). В этих выборках нормальное L-образное распределение было нарушено. В популяциях о-вов Уруп и Парамушир не наблюдалось сдвига моды в распределении частот аллелей, но было заметно меньше редких аллелей, чем в популяции о. Беринга (рис. 5). Избыток гетерозиготности среди рыб о. Беринга был больше, чем во всех других обследованных популяциях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Статистический анализ данных показал, что использованные в работе микросателлитные локусы (*Oki1a*, *Oki1b*, *Oki6*, *Ots107*, *OtsG68*, *One104*, *One109*) эффективны для проведения популяционно-генетических исследований нерки Курильских и Командорских островов. Среднее значение показателя уровня полиморфизма (*PIC*) составило 0,512, что свидетельствует о достаточной информативности маркеров, отобранных для проведения исследования.

Отмечено довольно низкое генетическое разнообразие островных популяций по сравнению с популяциями из центральной части азиатского ареала нерки. В двух выборках наблюдалось отсутствие полиморфизма по одному из локусов: в выборке о. Уруп (*Oki1b*) все экземпляры были мономорфны по аллелю 112 п. н., в выборке о. Шумшу (*Oki6*) — по аллелю 88 п. н. Невысокие показатели генетического разнообразия могут быть обусловлены относительно низкой численностью островных популяций нерки и их изолированностью.

Для представителей трех популяций (о-вов Итуруп, Парамушир и Беринга) характерны более высокие оценки уровня полиморфизма по сравнению с рыбами о-вов Уруп и Шумшу. Информационный индекс разнообразия Шеннона в выборках о-вов Уруп и Шумшу также имел более низкие значения.

Результаты, полученные в программе BOTTLENECK 1.2.02, позволили выявить прохождение всеми островными популяциями «бутылочного горлышка». Для популяции о. Парамушир тесты показали «бутылочное горлышко», исходя из мутационной модели IAM, для популяций о-вов Уруп и Беринга — исходя из SMM, для о. Шумшу — по двум моделям, SMM и TPM, и также по двум, IAM и TPM, — для о. Итуруп. Графический метод выявил «бу-

тылочное горлышко» в выборках о-вов Итуруп и Шумшу.

Анализ изменчивости семи микросателлитных локусов нерки Курильских (о-ва Итуруп, Уруп, Парамушир, Шумшу) и Командорских островов (о. Беринга) показал генетическое своеобразие каждой из исследованных популяций. Величины генетических различий между анализируемыми выборками в единицах F_{st} были значимы во всех вариантах попарных сравнений. Результаты иерархического анализа молекулярной вариации (AMOVA) показали, что наибольшая часть молекулярного разнообразия (85,02%) приходится на внутривидовую компоненту, доля межгрупповой компоненты составила 14,98%.

Все островные популяции уникальны и адаптированы к суровым климатическим условиям окружающей среды, обладают рядом генетических особенностей и являются важной составляющей внутривидового разнообразия. Выявленные генетические особенности исследуемых популяций сыграют значимую роль в изучении закономерностей формирования внутривидовой структуры тихоокеанских лососей, а также будут учитываться при организации промысла нерки и разработке мер по ее сохранению.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ / COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS

Авторы заявляют, что данный обзор не содержит собственных экспериментальных данных, полученных с использованием животных или с участием людей. Библиографические ссылки на все использованные в обзоре данные оформлены в соответствии с ГОСТом. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

The authors declare that this review does not contain their own experimental data obtained using animals or involving humans. Bibliographic references to all data used in the review are formatted in accordance with the state standards (GOST). The authors declare that they have no conflict of interest.

ИНФОРМАЦИЯ О ВКЛАДЕ АВТОРОВ AUTHOR CONTRIBUTION

Авторы в равной мере участвовали в сборе и обработке данных, обсуждении полученных результатов и написании статьи.

The authors jointly collected, processed and analyzed the data, discussed the results and wrote the text of article, with equal contribution.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

- 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., Уелниек В.П., Калябушкин Б.А. 2004. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. М.: Наука. 620 с.
- Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Малинина Т.В., Салменкова Е.А., Омелченко В.Т., Животовский Л.А. 2006. Микросателлитная изменчивость и дифференциация популяций кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum), воспроизводимых сахалинскими рыболовными 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. 2011. Азиатская нерка-2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX – начале XXI вв.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 380 с.
- Варнавская Н.В. 2006. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 488 с.
- Вейр Б. 1995. Анализ генетических данных. М.: Мир. 400 с.
- Галинская Т.В., Щепетов Д.М., Лысенков С.Н. 2019. Предубеждения о микросателлитных исследованиях и как им противостоять // Генетика. Т. 55. № 6. С. 1–16. doi: <https://doi.org/10.1134/S0016675819060043>
- Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука. 343 с.
- Ивантер Э.В. 2012. Основы зоогеографии. Петропавловск: ПетрГУ. 500 с.
- Коновалов С.М. 1980. Популяционная биология тихоокеанских лососей. М.: Наука. 238 с.
- Левонтин Р.С. 1978. Генетические основы эволюции. М.: Мир. 351 с.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция: Пер. с англ. М.: Мир. 597 с.
- Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. 1984. Молекулярное клонирование. М.: Мир. 479 с.
- Пильганчук О.А., Савенков В.В., Денисенко А.Д., Муравская У.О. 2022. Генетическая дифференциация нерки (*Oncorhynchus nerka*) юго-западного побережья Камчатки / Генетические процессы в популяциях: Матер. науч. конф. с междунар. участием (11–14 октября 2022 г.). М.: Ваш формат. 150 с.
- Пильганчук О.А., Шнигальская Н.Ю. 2013. Популяционно-генетическая дифференциация нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) восточного побережья Камчатки // Биология моря. Т. 39, № 5. С. 371–379.
- Пильганчук О.А., Шнигальская 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.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 496 с.
- 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.
- Burgner R.L. 1991. Life History of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) / Groot C., Margolis L. [eds.] Pacific Salmon Life Histories. University of British Columbia. Vancouver: UBC Press. P. 1–118.
- Cornuet J.M., Luikart G. 1996. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data // Genetics. Vol. 144. P. 2001–2014.
- Di Rienzo A., Peterson A.C., Garza J.C., Valdes A.M., Slatkin M., Freimer N.B. 1994. Mutational process of simple-sequence repeat loci in human populations // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 91. P. 3166–3170.
- Dobzhansky Th. 1951. Genetics and the origin of species. 3rd ed., rev. Columbia. N.Y. 353 p.
- 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>.
- Luikart G., Cornuet J.M. 1998. Empirical evaluation of a test for identifying recently bottlenecked populations from allele frequency data // Conserv. Biol. Vol. 12. P. 223–237.
- 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.

Piry S., Luikart G., Cornuet J.M. 1999. Bottleneck: a computer program for detecting recent reductions in the effective population size using allele frequency data // J. Heredity. Vol. 90. P. 502–503.

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.

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., Salmenkova E.A., Kurbatova O.L., Politov D.V., Evsyukov A.N., Zhukova O.V., Zakharov I.A., Moiseeva I.G., Stolpovsky Yu.A., Pukhalsky V.A., Pomortsev A.A. *Dinamika populyatsionnykh genofondov pri antropogennykh vozdeystviyakh* [Dynamics of population gene pools under anthropogenic pressures]. Moscow: Nauka, 2004, 620 p.
Afanasyev K.I., Rubtsova G.A., Malinina T.V., Salmenkova E.A., Omelchenko V.T., Zhivotovski L.A. Microsatellite variability and differentiation of hatchery stocks of chum salmon *Oncorhynchus keta* Walbaum in Sakhalin. *Genetics*, 2006, vol. 42 (12), pp. 1694–1702.

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

Bugaev V.F. *Aziatskaya nerka-2 (biologicheskaya structura i dinamika chislennosti lokal'nykh stad v kontse XX – nachale XXI vv.)* [Asian sockeye salmon-2 (biological structure and abundance dynamics of local stocks in the late XX – early XXI century)]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2011, 380 p.

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

Weir B.S. *Analiz geneticheskikh dannykh: diskretnye geneticheskie priznaki* [Genetic data analysis: Meth-

od for discrete population genetic data]. Moscow: Mir Publ., 1995, 400 p.

Galinskaya T.V., Schepetov D.M., Lysenkov S.N. Prejudices against microsatellite studies and how to resist them. *Russian journal of Genetics*, 2019, vol. 55 (6), pp. 1–16. DOI: <https://doi.org/10.1134/S0016675819060043>

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

Ivanter E.V. *Osnovy zoogeografii* [Fundamentals of zoogeography]. Petrozavodsk: Petrozavodsk Gos. Univ., 2012, 500 p.

Konovalov S.M. *Populyacionnaya biologiya tihookeanskikh lososey* [Population biology of Pacific salmon]. Moscow: Nauka, 1980, 238 p.

Lewontin R.S. *Geneticheskie osnovy evolucii* [The genetic basis of evolutionary change]. Moscow: Mir, 1978, 351 p.

Mayr E. *Zoologicheskii vid i evolyutsiya* [Animal Species and Evolution]. Moscow: Mir, 1968, 597 p.

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

Pilganchuk O.A., Savenkov V.V., Denisenko A.D., Muravskaya U.O. Genetic differentiation of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) of the south-west coast of Kamchatka. *Genetic Processes in Populations: Proceedings of International Scientific Conference*, dedicated to the 50th Anniversary of the Laboratory of Population Genetics named after Academician Yuri P. Altukhov, and the 85th anniversary of the outstanding population geneticist Academician Yu.P. Altukhov (11–14 October, 2022), Moscow: Vash format, 2022, 150 p.

Pilganchuk O.A., Shpigalskaya N.Yu. Genetic differentiation of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) populations of Eastern Kamchatka. *Russian journal of Marine Biology*, 2013, vol. 39 (5), pp. 371–379.

Pilganchuk O.A., Shpigalskaya N.Yu., Savenkov V.V., Saravansky O.N., Bazarkin G.V., Elnikov A.N. Microsatellite DNA variation in sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) populations of Eastern Kamchatka. *Russian journal of Marine Biology*, 2013, vol. 39 (4), pp. 265–275.

Chereshnev I.A., Volobuev V.V., Shestakov A.V., Frolov S.V. *Lososevidnye rybi Severo-Vostoka Rossii* [Salmonoid fishes in Russian North-East]. Vladivostok: Dalnauka, 2002, 496 p.

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.

Burgner R.L. Life History of Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). Groot C., Margolis L. [eds.] Pacific Salmon Life Histories. University of British Columbia. Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 1–118.

Cornuet J.M., Luikart G. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics*, 1996, vol. 144, pp. 2001–2014.

Di Rienzo A., Peterson A.C., Garza J.C., Valdes A.M., Slatkin M., Freimer N.B. Mutational process of simple-sequence repeat loci in human populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1994, vol. 91, pp. 3166–3170.

Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. 3rd ed., rev. Columbia. N.Y., 1951, 353 p.

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). 2001. Free program distributed by the authors over the internet from <http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/software.html>.

Luikart G., Cornuet J.M. Empirical evaluation of a test for identifying recently bottlenecked populations from allele frequency data. *Conservat. Biol.*, 1998, vol. 12, pp. 223–237.

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

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

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

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.

Piry S., Luikart G., Cornuet J.M. Bottleneck: a computer program for detecting recent reductions in the effective population size using allele frequency data. *J. Heredity*, 1999, vol. 90, pp. 502–503.

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.

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), pilganchuk.o.a@kamniro.ru

М.В. Крупенёва — специалист Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО), krupeneva.m.v@kamniro.ru

У.О. Муравская — вед. специалист Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО), muravskay.u.o@kamniro.ru

В.В. Савенков — вед. специалист Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО), savenkov.v.v@kamniro.ru

А.Д. Денисенко — вед. специалист Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО), denisenko.a.d@kamniro.ru

Д.А. Зеленина — канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник департамента молекулярной генетики ВНИРО, d.zelenina@gmail.com

Information about the authors

Oksana A. Pilganchuk – Ph. D. (Biology), Head of Lab. in Kamchatka Branch of VNIRO (KamchatNIRO), pilganchuk.o.a@kamniro.ru

Mariya V. Krupeneva – Specialist, Kamchatka Branch of VNIRO (KamchatNIRO), krupeneva.m.v@kamniro.ru

Ulyana O. Muravskaya – Leading Specialist, Kamchatka Branch of VNIRO (KamchatNIRO), muravskay.u.o@kamniro.ru

Vladimir V. Savenkov – Leading Specialist, Kamchatka Branch of VNIRO (KamchatNIRO), savenkov.v.v@kamniro.ru

Anastasiya D. Denisenko – Leading Specialist, Kamchatka Branch of VNIRO (KamchatNIRO), denisenko.a.d@kamniro.ru

Darya A. Zelenina – Ph. D. (Biology), Leading Researcher VNIRO, d.zelenina@gmail.com

Статья поступила в редакцию: 08.12.2023

Одобрена после рецензирования: 14.12.2023

Статья принята к публикации: 15.12.2023