

Научная статья / Original article
УДК 597.552.511:575.174(282.257.166)
doi:10.15853/2072-8212.2025.76.41-56
EDN: CSEBYO



К ВОПРОСУ О ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ НЕРКИ (*ONCORHYNCHUS NERKA*) ОЗ. КУРИЛЬСКОГО

Пильганчук Оксана Александровна^{1✉}, Крыженовская Валентина Васильевна²,
Денисенко Анастасия Дмитриевна¹, Савенков Владимир Владимирович¹,
Муравская Ульяна Олеговна¹

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

²Камчатский государственный университет имени Витуса Беринга, Петропавловск-Камчатский, Россия

Аннотация. Исследована популяционно-генетическая структура нерки оз. Курильского по 9 микросателлитным локусам. Средние оценки наблюдаемой гетерозиготности по разным локусам варьировали от 0,260 до 0,906. Анализ попарной дифференциации (F_{st}) показал, что различия наблюдаются только между выборками разных сезонных форм. Результаты исследования на основе байесовской кластеризации выборок в программном пакете Structure позволили выявить два кластера, образованных образцами разного времени нереста. Анализ полученных материалов позволил выявить прохождение всеми выборками раннего хода «горлышка бутылки». Обнаруженное сокращение численности произошло вероятнее всего в относительно недавний период времени.

Ключевые слова: генетическая структура, популяционная генетика, нерка, микросателлитные локусы, дифференциация, популяционно-генетическая структура.

Благодарности: за помощь в сборе материала — сотрудникам Камчатского филиала ВНИРО В.А. Дубынину и С.А. Травину.

Финансирование. Исследование не имело спонсорской поддержки.

Для цитирования: Пильганчук О.А., Крыженовская В.В., Денисенко А.Д., Савенков В.В., Муравская У.О. К вопросу о популяционно-генетической структуре нерки (*Oncorhynchus nerka*) оз. Курильского // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2024. Вып. 76. С. 41–56. EDN: CSEBYO. doi:10.15853/2072-8212.2025.76.41-56

ON THE POPULATION GENETIC STRUCTURE OF SOCKEYE SALMON (*ONCORHYNCHUS NERKA*) IN THE KURILE LAKE

Oksana A. Pilganchuk^{1✉}, Valentina V. Kryzhenovskaya², Anastasiya D. Denisenko¹,
Vladimir V. Savenkov¹, Ulyana O. Muravskaya¹

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

²Vitus Bering Kamchatka State University, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia

Abstract. Genetic structure of sockeye salmon population in the Kurile Lake was examined for 9 microsatellite loci. Average estimates of heterozygosity for different loci ranged from 0.260 to 0.906. Pairwise differentiation (F_{st}) analysis showed differences between samples of different seasonal forms only. The results of the study based on Bayesian clustering of samples in the software package “Structure” allowed us to identify two clearly separating clusters coinciding with the separation of samples by spawning time. The results revealed that all samples of the early run had passed the bottle-neck stage. The observed decline in stock abundance is most likely relatively recent.

Keywords: genetic structure, population genetics, sockeye salmon, microsatellite loci, differentiation, population genetic structure.

Acknowledgements: Special thanks to Vladimir A. Dubynin and Sergey A. Travin (Kamchatka Branch of the VNIRO) for their help in sampling the data.

Funding. The study was not sponsored.

For citation: Pilganchuk O.A., Kryzhenovskaya V.V., Denisenko A.D., Savenkov V.V., Muravskaya U.O. On the population genetic structure of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the Kurile Lake // The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. 2025. Vol. 76. P. 41–56. (In Russ.) EDN: CSEBYO. doi:10.15853/2072-8212.2025.76.41-56

Нерка (*Oncorhynchus nerka*) — один из наиболее важных промысловых объектов северной части Тихого океана. Вид характеризуется сложной популяционно-генетической структурой, моноциклическостью (рыбы погибают после нереста) и хомингом (способностью возвращаться после миграций в родной водоем). На азиатской части ареала самая большая популяция нерки нерестится в оз. Курильском. Озеро расположено на юге Камчатского полуострова и относится к бассейну р. Озерной. В озере встречаются три типа нерестилищ: озерные, расположенные на литорали озера; речные, расположенные в реках, впадающих в озеро; нерестилища в ключах (Крохин, Крогиус, 1937; Остроумов, 1970). На одних и тех же нерестилищах нерка может нереститься несколько раз за сезон. Нерестовой ход нерки в р. Озерной сильно растянут и обычно начинается в конце мая и завершается в начале ноября (Егорова, 1968). Четкого деления на сезонные периоды в нерестовом ходе нет, и в связи с этим у исследователей сложились различные взгляды на популяционную структуру озерновской нерки. Долгое время считалось, что стадо однородно и имеет лишь одну сезонную расу — позднюю (Егорова, 1970; Крогиус, 1983). По мнению С.М. Коновалова (Коновалов, 1980), стадо озерновской нерки сформировано большим числом субизолятов (субпопуляций) летней расы.

Стадо нерки оз. Курильского хорошо изучено. Первые экспедиционные данные о его биологии и экологии были получены еще в 1932–1933 гг. (Крохин, Крогиус, 1937). Для учета проходящей на нерест нерки в 1940 г. примерно в 9–12 км от истока р. Озерной было построено временное рыбоучетное заграждение (РУЗ), а чуть позже, в 1941 г., выше по течению реки, в районе Кутхиных Батов, был организован стационарный наблюдательный пункт Камчатской станции ВНИРО (в настоящее время — Камчатского филиала ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО») (Лепская, 2021). В 1967 г. РУЗ перенесли в район истока р. Озерной, где оно находится и сейчас.

Ежегодно сотрудники института выполняют комплекс различных научных исследований для оценки состояния стада нерки р. Озерной и разработки рекомендаций, направленных на поддержание высокой численности. Ключевое направление в изучении озерновской нерки занимают работы по исследованию популяционной структуры. Особое внимание уделяется исследованиям подразделенности нерки на разобщенные в пространстве и по времени раз-

множения субпопуляции, поскольку известно, что сложная структура популяций значительно повышает устойчивость к воздействию внешних условий, в частности промысла (Алтухов, 1974).

В последние десятилетия исследования по изучению популяционной структуры нерки в бассейне оз. Курильского проводятся с использованием генетических методов. Так, в 1980-е годы сотрудниками КамчатНИРО и ТИНРО выполнялись работы на основе анализа аллозимных генов. Они позволили выделить генетические различия между рыбами раннего и позднего времени нереста и с нерестилищ различных типов (Мацак, 1983; Варнавская, 1988). В начале 2000-х годов в КамчатНИРО был проведен микросателлитный анализ выборок, собранных в бассейне озера на нерестилищах нескольких типов, в результате чего также были показаны различия между выборками нерки, принадлежащей к разным сезонно-экологическим формам (Варнавская, 2006; Пильганчук и др., 2010). Идентификация смешанных выборок нерки из уловов промышленных неводов в нижнем течении р. Озерной, выполненная с использованием частот микросателлитных локусов, позволила определить соотношение особей ранней и поздней сезонных форм в различные периоды нерестового хода (Пильганчук и др., 2012, 2014). Было показано, что особи, анадромная миграция которых проходит до середины июля, вероятнее всего, относятся к ранней форме.

Сведения о структуре стада оз. Курильского используются при подготовке ежегодной стратегии промысла тихоокеанских лососей в Камчатском крае. В соответствии с полученной информацией, промысловую нагрузку на нерку ранней и поздней формы распределяют равномерно, с учетом естественной популяционно-генетической структуры: регулируются даты открытия и закрытия промысла, устанавливаются проходные дни, при необходимости вводятся дополнительные ограничительные меры. Эффективность используемой модели управления промыслом подтверждается высокой численностью озерновской нерки в современный период. В 2001–2020 гг. береговые уловы лососей в среднем за год составляли 19,6 тыс. т (Дубынин, 2023).

Следует отметить, что численность популяции оз. Курильского не всегда была на таком высоком уровне. Так, в конце 1960-х – начале 1970-х годов количество возвращавшейся к устью р. Озерной нерки не превышало 1,5 млн

особей. Причиной низкой численности стада нерки р. Озерной в данный период, по оценкам специалистов (Егорова и др., 1961; Крогиус, 1961; Селифонов, 1975; Вронский, 1978), был японский нерегулируемый дрефтерный промысел лососей в море. К снижению численности стада могут привести различные причины: например, изменения структуры нерестовых популяций, нерациональное ведение и селективность промысла, влияние климатических факторов, обеспеченность пищей, ухудшение условий нагула молоди и многие другие. Недостаточная информация о популяционной организации и эколого-темпоральной дифференциации популяций лососей, приходящих в реки на нерест, также может способствовать снижению численности стада (Иванков, Иванкова, 2015). В представленной работе мы рассматриваем популяционно-генетическую

структуру нерки оз. Курильского на основе аллельной изменчивости микросателлитных локусов ядерной ДНК с учетом новых данных, собранных в 2015 г.

Цель настоящего исследования — расширить представление о популяционно-генетической структуре нерки оз. Курильского.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В 2015 г. сбор материала осуществлялся в бассейне оз. Курильского на нерестилищах рек Выченкия, Хакыцин, Оладочная и Этамынк (рис. 1, табл. 1). Генетические пробы производителей нерки на каждом нерестилище отбирались в июле (24.07.2015) и сентябре (15.09.2015). В 2015 г. по техническим причинам взять пробы на речных нерестилищах не удалось, и пробы были отобраны в устьевой зоне нерестовых рек (рис. 1). Для проведения

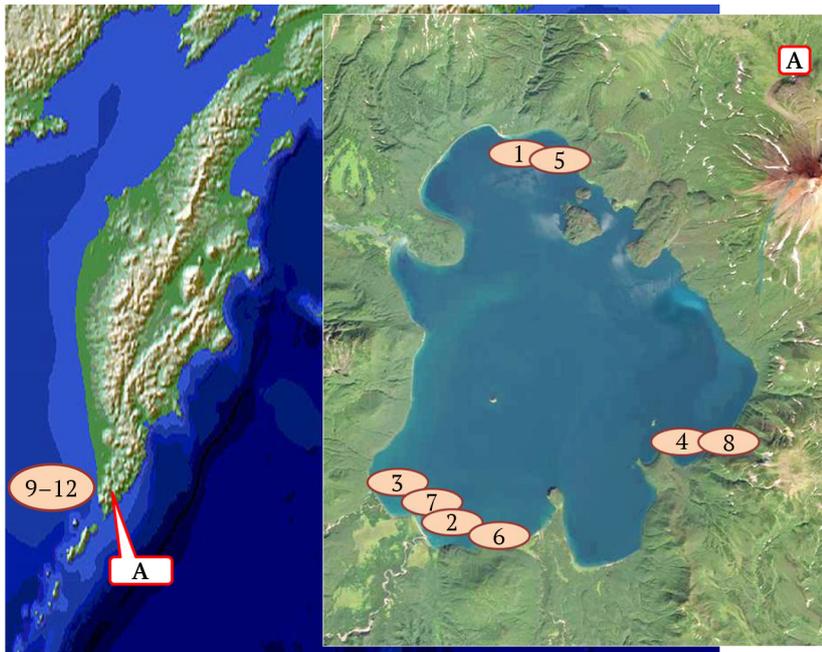


Рис. 1. Карта-схема сбора материала. 1 – VYCH1; 2 – KHAK1; 3 – ETAM1; 4 – OLAD1; 5 – VYCH2; 6 – KHAK2; 7 – ETAM2; 8 – OLAD2; 9 – OZER1; 10 – OZER2; 11 – OZER3; 12 – OZER4. Обозначения выборок приведены в табл. 1
 Fig. 1. Schematic map of material collection. 1 – VYCH1; 2 – KHAK1; 3 – ETAM1; 4 – OLAD1; 5 – VYCH2; 6 – KHAK2; 7 – ETAM2; 8 – OLAD2; 9 – OZER1; 10 – OZER2; 11 – OZER3; 12 – OZER4. The sample designations are given in Table 1

Таблица 1. Характеристика материала, использованного для исследования изменчивости нерки бассейна оз. Курильского

Table 1. Characteristics of the data used for to study sockeye salmon variability of the Kurile Lake basin

№	Место сбора Sampling site	Дата сбора Sampling date	Условное обозначение Legend	Объем выборки, экз. Sample size, pcs
1	Устье р. Выченкия / Vychenkiya R. mouth	24.07.2015	VYCH1	48
2	Устье р. Хакыцин / Khakytsyn R. mouth	24.07.2015	KHAK1	48
3	Устье р. Этамынк / Etamynk R. mouth	24.07.2015	ETAM1	48
4	Устье р. Оладочная / Oladochnaya R. mouth	24.07.2015	OLAD1	48
5	Устье р. Выченкия / Vychenkiya R. mouth	15.09.2015	VYCH2	48
6	Устье р. Хакыцин / Khakytsyn R. mouth	15.09.2015	KHAK2	48
7	Устье р. Этамынк / Etamynk R. mouth	15.09.2015	ETAM2	48
8	Устье р. Оладочной / Oladochnaya R. mouth	15.09.2015	OLAD2	48
9	Р. Озерная, нижнее течение Ozernaya R., low part	13.07.2011	OZER1	50
10	Устье р. Озерной / Ozernaya R. mouth	22.07.2011	OZER2	50
11	Р. Озерная, нижнее течение Ozernaya R., low part	02.08.2011	OZER3	50
12	Р. Озерная, нижнее течение Ozernaya R., low part	16.08.2011	OZER4	50

сравнительного анализа были использованы данные 2011 г., опубликованные ранее (Пильганчук и др., 2012). Пробы брали из уловов промышленных неводов ОАО «Озерновский РКЗ № 55» в нижнем течении р. Озерной и морского ставного невода (рис. 1, табл. 1). Выборки были отобраны с приблизительно равными временными интервалами (13.07.2011, 22.07.2011, 02.08.2011 и 16.08.2011). Особи, пойманные 13.07, условно отнесены в настоящем исследовании к «ранним», а выборка от 16.08, отобранная более чем с месячным интервалом, считалась «поздней».

Всего проанализировано 12 выборок нерки, в количестве 584 экз. Для выполнения популяционно-генетических исследований были отобраны девять микросателлитных локусов — *Oki1a*, *Oki1b*, *Oki6* (Smith et al., 1998), *Ots107* (Nelson, Beacham, 1999), *OtsG68* (Williamson et al., 2002), *One104*, *One109* (Olsen et al., 2000), *Omm1037G* (Rexroad et al., 2002), *Omy301* (Jackson et al., 1998). Для локуса *Omm1037* использован модифицированный праймер (Рубцова и др., 2016); соответственно, локус обозначен как *Omm1037G*.

Тотальную ДНК выделяли стандартным методом с рядом модификаций (Маниатис и др., 1984). Условия проведения ПЦР (полимеразная цепная реакция) описаны ранее (Пильганчук, 2015). В качестве маркера длин фрагментов использовали ДНК плазмиды *rBR322*, обработанную рестриктазой *HpaII*. Продукты амплификации разделяли в 6%-м неденатурирующем полиакриламидном геле в $0,5 \times TBE$ -буфере, pH 8,0 (Маниатис и др., 1984) при 300В, окрашивали бромистым этидием и фотографировали в УФ-свете.

Частоты аллелей, ожидаемую H_e и наблюдаемую H_o гетерозиготности, параметры F -статистики (F_{is} , F_{it} и F_{st}), генетическое разнообразие локусов в популяциях, соответствие распределению Харди–Вайнберга рассчитывали в программном пакете GenAlEx6 (Peakall, Smouse, 2006). Анализ главных координат (PCoA), аллельного разнообразия, расчет количества аллелей (N_a), количества эффективных аллелей (N_e) также проводили в программе GenAlEx6 (Peakall, Smouse, 2006). Оценки аллельного разнообразия, скорректированные для единого минимального объема выборки, выполняли в Fstat 2.9.3 (Goudet, 1995).

В качестве меры количественной оценки различий между популяциями использовали генетические дистанции, рассчитанные по ме-

тоду 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).

Для изучения генетической дифференциации F_{st} выполняли вычисления с помощью программы Arlequin ver. 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010). Иерархический анализ молекулярной дисперсии AMOVA также проводили в программе Arlequin ver. 3.5. Определение количества генетических кластеров выполняли в программе Structure 2.3.4. с использованием метода численного моделирования Монте-Карло по схеме Марковских цепей при заданном числе K (вероятное число самостоятельных групп) от 1 до 12, модель “admixture” (Pritchard et al., 2000). 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 $\ln Pr(X/K)$. Количество генетических кластеров определяли в программе StructureSelector (Li, Liu, 2018) на основе метода Пюхмайля (Puechmaile, 2016) и по методу Эванно (Evanno et al., 2005).

Анализ прохождения стадии «бутылочное горлышко» выполняли 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). Как принято считать (Di Rienzo et al., 1994), модель TPM лучше других характеризует эволюцию микросателлитов. Для TPM предполагался 90%-й вклад SMM-мутаций. Также был проведен анализ смещения распределения частот аллелей микросателлитных локусов методом shift-mode (Luikart, Cornuet, 1998).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате изучения генетической изменчивости нерки в бассейне оз. Курильского по 9 микросателлитным локусам суммарно было обнаружено 72 аллеля (табл. 2). Самым высокополиморфным был локус *One104* (21 аллель), минимальное число аллелей (3) отмечено в локусе *Omy301*. Среднее число аллелей на локус

составило 8. Аллельное разнообразие изменялось от 2,94 до 16,55. Средняя наблюдаемая гетерозиготность принимала наибольшее значение в локусе *One104* (0,906), наименьшее — в *Omy301* (0,138) (табл. 2). Небольшой дефицит гетерозигот наблюдался в локусах *Oki6* и *Omy301* (индивидуальный индекс фиксации F_{is} — 0,085 и 0,094 соответственно). Популяционный индекс фиксации F_{it} принимал значения от минус 0,076 (локус *Omm1037G*) до 0,101 и 0,102 в локусах *Oki6* и *Omy301*. Субпопуляционный индекс фиксации F_{st} во всех локусах принимал низкие значения (<0,05), что свидетельствует о слабой дивергенции выборок в бассейне озера. Значение индекса информационного полиморфизма (PIC) было наименьшим для локуса *Omy301* (0,147) и наибольшим — для *One104* (0,898). В среднем по всем локусам показатель PIC составил 0,475, что указывает на достаточную информативность отобранных микросателлитных маркеров.

Генетические характеристики микросателлитных локусов нерки из уловов промышленных неводов в нижнем течении р. Озерной представлены в таблице 3. Суммарно в смешанных выборках было обнаружено меньше аллелей (63), чем на нерестилищах озера (таблица 3). Наиболее полиморфным (как и в оз. Курильском) был локус *One104* (18 аллелей), минимальное число аллелей (3) отмечено в локусе *Omy301*. Среднее число аллелей на локус (6,9) и среднее число эффективных аллелей (3,134) было меньше в выборках из нижнего течения р. Озерной.

Анализируемые выборки озерновской нерки характеризуются небольшим количеством среднего числа аллелей на выборку (от 5,3 до 6,5), число эффективных аллелей варьировало от 2,946 до 3,473 (табл. 4). Средние значения наблюдаемой гетерозиготности в выборках нерки были невысокими и варьировали от 0,469 до 0,566. Небольшой дефицит гетерозигот отмечен в выборке р. Озерной (22.07.2011).

Таблица 2. Генетические характеристики микросателлитных локусов нерки с нерестилищ оз. Курильского
Table 2. Genetic characteristics of microsatellite loci of sockeye salmon from the Kurile Lake spawning grounds

Локус Locus	Размер фрагмента, п. н. Fragment size, NP	A/A_r	N_e	H_e	H_o	F_{is}	F_{it}	F_{st}	PIC
<i>Ots107</i>	88–132	8/4,98	1,361	0,263	0,260	0,011	0,019	0,008	0,255
<i>Oki1a</i>	144–160	5/3,55	1,990	0,494	0,517	-0,047	-0,022	0,024	0,405
<i>Oki1b</i>	104–120	5/3,96	1,757	0,428	0,435	-0,015	-0,008	0,007	0,367
<i>One109</i>	124–184	15/12,51	7,315	0,860	0,861	-0,001	0,008	0,009	0,856
<i>OtsG68</i>	140–152	4/3,12	2,173	0,539	0,548	-0,017	-0,004	0,012	0,442
<i>Oki6</i>	76–92	6/4,43	1,773	0,430	0,393	0,085	0,102	0,018	0,389
<i>One104</i>	116–204	21/16,55	9,498	0,893	0,906	-0,015	-0,003	0,012	0,898
<i>Omm1037G</i>	197–217	5/4,09	2,437	0,589	0,641	-0,088	-0,076	0,011	0,519
<i>Omy301</i>	66–70	3/2,94	1,181	0,152	0,138	0,094	0,101	0,008	0,147
Среднее / Mean		8/6,24	3,276	0,524	0,523	0,001	0,013	0,012	0,475

Примечание. A — число аллелей в локусе; A_r — число аллелей в локусе, скорректированное на минимальный размер выборки; N_e — среднее число эффективных аллелей по всем выборкам; H_e — средняя ожидаемая гетерозиготность; H_o — средняя наблюдаемая гетерозиготность; F_{is} , F_{it} и F_{st} — индексы фиксации; PIC — величина информационного полиморфизма.

Note. A — number of alleles at the locus; A_r — number of alleles at the locus corrected for minimum sample size; N_e — average number of effective alleles across all samples; H_e — average expected heterozygosity; H_o — average observed heterozygosity; F_{is} , F_{it} and F_{st} — fixation indices; PIC — polymorphic information content.

Таблица 3. Генетические характеристики микросателлитных локусов нерки из промышленных уловов в устьевой зоне и нижнем течении р. Озерной
Table 3. Genetic characteristics of microsatellite loci of sockeye salmon from commercial catches in the low part and mouth of Ozernaya River

Локус Locus	Размер фрагмента, п. н. Fragment size, NP	A/A_r	N_e	H_e	H_o	F_{is}	F_{it}	F_{st}	PIC
<i>Ots107</i>	88–128	5/4,16	1,373	0,271	0,267	0,002	0,013	0,011	0,261
<i>Oki1a</i>	144–160	5/3,09	1,895	0,457	0,469	-0,024	0,000	0,024	0,378
<i>Oki1b</i>	108–120	4/3,67	1,940	0,508	0,482	-0,029	-0,015	0,014	0,399
<i>One109</i>	124–180	14/12,89	7,424	0,845	0,864	0,006	0,019	0,013	0,867
<i>OtsG68</i>	136–152	5/3,46	2,230	0,558	0,551	-0,015	-0,002	0,012	0,460
<i>Oki6</i>	76–92	4/3,97	1,861	0,457	0,445	0,047	0,067	0,020	0,406
<i>One104</i>	120–200	18/14,81	8,141	0,886	0,877	-0,013	-0,001	0,012	0,874
<i>Omm1037G</i>	197–217	5/3,93	2,185	0,505	0,537	-0,042	-0,027	0,014	0,470
<i>Omy301</i>	66–70	3/2,94	1,156	0,135	0,131	0,056	0,067	0,011	0,128
Среднее / Mean		6,9/5,88	3,134	0,513	0,514	-0,001	0,013	0,015	0,471

Примечание. A — число аллелей в локусе; A_r — число аллелей в локусе, скорректированное на минимальный размер выборки; N_e — среднее число эффективных аллелей по всем выборкам; H_e — средняя ожидаемая гетерозиготность; H_o — средняя наблюдаемая гетерозиготность; F_{is} , F_{it} и F_{st} — индексы фиксации; PIC — величина информационного полиморфизма.

Note. A — number of alleles at the locus; A_r — number of alleles at the locus corrected for minimum sample size; N_e — average number of effective alleles across all samples; H_e — average expected heterozygosity; H_o — average observed heterozygosity; F_{is} , F_{it} and F_{st} — fixation indices; PIC — polymorphic information content.

В целом генетическое разнообразие нерки стада оз. Курильского оказалось несколько меньше, чем в Азабачьем — другом крупном нерестовом озере, расположенном на восточном побережье Камчатки (Пильганчук и др., 2024). По восьми локусам, которые были общими в проведенных исследованиях, число аллелей в локу-

сах в оз. Азабачье в среднем составило 9,11, а средней ожидаемой гетерозиготности — 0,635.

Характеристики генетической изменчивости отдельно для каждой выборки по каждому локусу представлены в таблице 5. Наибольшее количество аллелей (59) встречалось в выборке р. Выченкия (24.07.15), наименьшее (48) — в вы-

Таблица 4. Оценка аллельного разнообразия в выборках нерки стада р. Озерной
Table 4. Results of allelic diversity estimation in samples of the Ozernaya River sockeye salmon stock

Выборка Sample	N	N_a	N_e	H_o	H_e	f
VYCH1	48,000	6,556	3,473	0,556	0,513	-0,027
КНАК1	47,889	5,889	3,042	0,469	0,482	0,053
ETAM1	48,000	6,000	3,390	0,532	0,528	-0,004
OLAD1	48,000	5,778	2,946	0,528	0,518	0,026
VYCH2	48,000	5,889	3,419	0,519	0,530	0,016
КНАК2	47,889	5,889	3,529	0,552	0,529	-0,041
ETAM2	48,000	6,444	3,323	0,495	0,517	0,024
OLAD2	47,889	5,667	3,086	0,527	0,516	-0,034
OZER1	48,333	6,111	2,985	0,491	0,472	-0,042
OZER2	49,222	6,333	3,103	0,477	0,510	0,076
OZER3	49,222	5,889	3,062	0,520	0,520	-0,002
OZER4	48,667	5,333	3,386	0,566	0,553	-0,027

Примечание. N — среднее количество исследованных особей; N_a — среднее количество аллелей по всем выборкам; N_e — среднее количество эффективных аллелей по всем выборкам; H_o — средняя наблюдаемая гетерозиготность; H_e — средняя ожидаемая гетерозиготность; f — коэффициент инбридинга.
Note. N — average number of individuals studied; N_a — average number of alleles across all samples; N_e — average number of effective alleles across all samples; H_o — average observed heterozygosity; H_e — average expected heterozygosity; f — inbreeding coefficient.

Таблица 5 (начало). Генетическая изменчивость нерки стада р. Озерной; выборки обозначены как в табл. 1
Table 5. Genetic variability of the Ozernaya River sockeye salmon stock; legend for the samples as in Table 1

Выборка Sample	Показатель Index	Микросателлитные локусы / Microsatellite loci								
		Ots107	Oki1a	Oki1b	One109	OtsG68	Oki6	One104	Omm1037G	Omy301
VYCH1	N_a	6	3	5	13	4	4	17	4	3
	N_e	1,300	1,947	1,843	7,089	2,204	1,639	11,695	2,357	1,182
	H_o	0,229	0,646	0,438	0,896	0,667	0,417	0,979	0,667	0,063
	H_e	0,231	0,486	0,457	0,859	0,546	0,390	0,914	0,576	0,154
	F	0,007	-0,328	0,044	-0,043	-0,221	-0,068	-0,071	-0,158	0,595
	HWE	0,073	0,063	0,957	0,738	0,480	0,377	0,477	0,754	0,000***
КНАК1	N_a	5	3	4	12	3	4	15	4	3
	N_e	1,415	1,613	1,625	6,321	2,172	1,444	9,366	2,245	1,159
	H_o	0,333	0,354	0,375	0,833	0,511	0,167	0,938	0,604	0,125
	H_e	0,293	0,380	0,385	0,842	0,540	0,308	0,893	0,554	0,137
	F	-0,137	0,068	0,025	0,010	0,054	0,458	-0,050	-0,090	0,090
	HWE	0,997	0,345	0,474	0,707	0,960	0,000***	0,775	0,388	0,039*
ETAM1	N_a	4	4	3	11	3	5	16	5	3
	N_e	1,447	2,063	1,613	9,328	2,249	1,767	8,348	2,491	1,235
	H_o	0,333	0,583	0,375	0,875	0,500	0,417	0,833	0,688	0,167
	H_e	0,309	0,515	0,380	0,893	0,555	0,434	0,880	0,599	0,190
	F	-0,079	-0,132	0,013	0,020	0,100	0,040	0,053	-0,149	0,123
	HWE	0,954	0,725	0,950	0,046*	0,558	0,845	0,771	0,866	0,628
OLAD1	N_a	5	3	5	12	3	3	14	4	3
	N_e	1,417	2,024	1,963	5,848	2,299	1,737	7,784	2,326	1,134
	H_o	0,229	0,542	0,542	0,896	0,500	0,417	0,896	0,667	0,083
	H_e	0,294	0,506	0,490	0,829	0,565	0,424	0,872	0,570	0,118
	F	0,222	-0,071	-0,104	-0,081	0,115	0,018	-0,028	-0,169	0,295
	HWE	0,266	0,951	0,000***	0,984	0,008**	0,917	0,947	0,697	0,090
VYCH2	N_a	4	4	4	13	3	3	16	4	2
	N_e	1,325	2,168	1,838	7,986	2,126	1,900	9,640	2,489	1,180
	H_o	0,229	0,500	0,375	0,854	0,500	0,563	0,917	0,583	0,167
	H_e	0,245	0,539	0,456	0,875	0,530	0,474	0,896	0,598	0,153
	F	0,066	0,072	0,178	0,024	0,056	-0,187	-0,023	0,025	-0,091
	HWE	0,592	0,934	0,835	0,797	0,287	0,442	0,073	0,601	0,529
КНАК2	N_a	4	4	3	13	3	3	16	4	3
	N_e	1,386	1,910	1,738	8,486	2,200	1,854	10,240	2,599	1,211
	H_o	0,271	0,511	0,458	0,875	0,521	0,417	0,958	0,771	0,188
	H_e	0,278	0,476	0,424	0,882	0,545	0,461	0,902	0,615	0,174
	F	0,027	-0,072	-0,080	0,008	0,045	0,096	-0,062	-0,253	-0,076
	HWE	0,873	0,628	0,786	0,995	0,938	0,011*	0,051	0,094	0,916

борке р. Озерной (16.08.2011). Только 18 аллелей были общими для всех выборок. Всего выявлено 7 уникальных аллелей. В большинстве случаев наблюдаемые распределения генотипов в изученных локусах не отличались от теоретических распределений Харди–Вайнберга. Неравновесие по сцеплению микросателлитных

локусов не было обнаружено ни в одной из исследованных локальностей.

Анализ попарной дифференциации (F_{st}), выполненный для восьми выборок с нерестилищ озера, показал, что различия наблюдаются только между выборками разного времени нереста (табл. 6). Генетические расстояния Нея

Таблица 5. Окончание. Начало на с. 46
Table 5. Ending. Start on page 46

Выборка Sample	Показатель Index	Микросателлитные локусы / Microsatellite loci								
		Ots107	Oki1a	Oki1b	One109	OtsG68	Oki6	One104	Omm1037G	Omy301
ETAM2	N_a	5	3	4	14	3	5	17	4	3
	N_e	1,241	2,061	1,751	6,717	2,031	2,234	10,286	2,564	1,135
	H_o	0,208	0,458	0,458	0,896	0,646	0,333	0,813	0,542	0,125
	H_e	0,194	0,515	0,429	0,851	0,508	0,552	0,903	0,610	0,119
	F	-0,073	0,110	-0,068	-0,053	-0,272	0,396	0,100	0,112	-0,049
	HWE	1,000	0,360	0,994	0,602	0,201	0,000***	0,450	0,800	0,975
OLAD2	N_a	5	3	3	11	3	5	15	4	3
	N_e	1,355	2,133	1,682	6,745	2,106	1,745	8,393	2,406	1,209
	H_o	0,250	0,542	0,458	0,766	0,542	0,438	0,917	0,625	0,188
	H_e	0,262	0,531	0,405	0,852	0,525	0,427	0,881	0,584	0,173
	F	0,046	-0,020	-0,131	0,101	-0,031	-0,025	-0,041	-0,069	-0,084
	HWE	0,974	0,980	0,682	0,971	0,964	0,864	0,261	0,717	0,916
OZER1	N_a	4	4	4	13	4	3	16	4	3
	N_e	1,199	1,639	1,872	6,841	2,280	1,405	8,136	2,428	1,062
	H_o	0,178	0,469	0,510	0,844	0,580	0,260	0,915	0,600	0,060
	H_e	0,166	0,390	0,466	0,854	0,561	0,288	0,877	0,588	0,059
	F	-0,070	-0,204	-0,095	0,011	-0,033	0,098	-0,043	-0,020	-0,024
	HWE	0,999	0,836	0,448	0,273	0,973	0,742	0,694	0,628	0,997
OZER2	N_a	5	3	4	14	4	4	16	4	3
	N_e	1,396	1,982	1,925	7,719	2,239	2,007	7,745	1,829	1,084
	H_o	0,300	0,400	0,440	0,833	0,571	0,520	0,792	0,375	0,060
	H_e	0,284	0,495	0,480	0,870	0,553	0,502	0,871	0,453	0,078
	F	-0,058	0,193	0,084	0,043	-0,033	-0,036	0,091	0,172	0,227
	HWE	0,999	0,430	0,833	0,564	0,393	0,654	0,165	0,245	0,000***
OZER3	N_a	4,000	4,000	4,000	12,000	3,000	4,000	15,000	4,000	3,000
	N_e	1,409	1,964	1,775	6,518	2,243	1,756	8,363	2,305	1,226
	H_o	0,286	0,440	0,380	0,813	0,580	0,460	0,917	0,604	0,200
	H_e	0,291	0,491	0,437	0,847	0,554	0,431	0,880	0,566	0,184
	F	0,016	0,104	0,130	0,040	-0,047	-0,068	-0,041	-0,067	-0,086
	HWE	0,251	0,820	0,602	0,851	0,794	0,512	0,038*	0,001***	0,892
OZER4	N_a	4,000	3,000	4,000	10,000	3,000	4,000	13,000	4,000	3,000
	N_e	1,486	1,994	2,190	8,619	2,159	2,274	8,319	2,179	1,253
	H_o	0,320	0,520	0,700	0,891	0,500	0,587	0,920	0,440	0,220
	H_e	0,327	0,499	0,543	0,884	0,537	0,560	0,880	0,541	0,202
	F	0,021	-0,043	-0,288	-0,008	0,069	-0,048	-0,046	0,187	-0,090
	HWE	0,961	0,682	0,124	0,503	0,757	0,660	0,545	0,379	0,858

Примечание. N_a – количество аллелей; N_e – количество эффективных аллелей; H_o – наблюдаемая гетерозиготность; H_e – ожидаемая гетерозиготность; f – коэффициент инбридинга; HWE – соответствие равновесию Харди–Вайнберга (* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$).
Note. N_a – number of alleles; N_e – number of effective alleles; H_o – observed heterozygosity; H_e – expected heterozygosity; f – inbreeding coefficient; HWE – compliance with Hardy-Weinberg equilibrium (* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$).

Таблица 6. Значения попарных межвыборочных F_{st} (над диагональю) и дистанции Нея (под диагональю) при сравнении выборок нерки в бассейне оз. Курильского
Table 6. Values of pairwise inter-sample F_{st} (above the diagonal) and Nei's distance values (below the diagonal) when comparing samples of sockeye salmon in the Kurilsky Lake basin

Выборка Sample	VYCH1	KHAK1	ETAM1	OLAD1	VYCH2	KHAK2	ETAM2	OLAD2
VYCH1	0,000	0,001	0,002	-0,002	0,003	-0,001	0,004	0,000
KHAK1	0,011	0,000	0,006	0,005	0,021	0,006	0,017	0,007
ETAM1	0,014	0,016	0,000	0,004	0,007	-0,004	0,012	0,008
OLAD1	0,009	0,014	0,016	0,000	0,003	0,002	0,006	-0,001
VYCH2	0,014	0,031	0,018	0,014	0,000	0,004	0,001	0,001
KHAK2	0,010	0,015	0,008	0,014	0,016	0,000	0,003	0,004
ETAM2	0,014	0,026	0,024	0,018	0,012	0,014	0,000	0,001
OLAD2	0,011	0,018	0,020	0,011	0,013	0,016	0,010	0,000

Примечание. Выборки обозначены в соответствии с табл. 1. Жирным шрифтом выделены значения F_{st} и дистанции Нея, при которых различия между выборками статистически значимы.
Note. Samples are marked as in Table 1. F_{st} and Nei's distance values at which differences between samples are statistically significant are shown in bold.

между всеми парами выборок были небольшими и находились в пределах от 0,009 (между выборками раннего хода рек Выченкия и Оладочная) до 0,031 (между выборками рек Хакыцин (ранняя) и Выченкия (поздняя)).

При выполнении анализа генетической дифференциации нерки на нерестилищах оз. Курильского с помощью байесовского анализа в программном пакете Structure мы рассмотрели варианты моделей кластеризации при K (вероятное число самостоятельных групп) от 1 до 8. Простейшая модель кластеризации ($K = 2$) позволяет выделить в популяции озера две крупные группы производителей, первая из которых образована выборками, отобранными в июле, а вторая состоит из выборок, отобранных в сентябре (рис. 2). При дальнейшем увеличении K рост числа популяционных кластеров не наблюдался.

Для определения наиболее вероятного количества кластеров был использован метод Пюхмайля (Puechmaile, 2016). На основе данного метода наиболее вероятное значение K было определено равным 2 (рис. 3). На основе данных кластеризации с помощью метода Эванно (Evanno et al., 2005) оптимальное число кластеров на основе ΔK также наблюдалось при $K = 2$ (рис. 4). Таким образом, результаты проведенного исследования позволяют предположить разделение всех проанализированных выборок на две группы, отличающиеся временем нерестовой миграции и нереста.

Время захода в озеро производителей и динамика хода в разные годы варьируют. Совместный анализ выборок из уловов промышленных неводов в р. Озерной (2011 г.) и с нерестилищ оз. Курильского (2015 г.), выполненный на основе байесовской кластеризации, при $K = 2$ показал общую тенденцию и определил два кластера, соответствующих группам раз-

ного времени хода и нереста (рис. 5). Выборки ранней формы (VYCH1, ETAM1, OLAD1, KNAK1, OZER1) заметно отличаются от поздних (VYCH2, ETAM2, OLAD2, KNAK2, OZER2, OZER3, OZER4). Для четырех выборок из уловов промышленных неводов в р. Озерной прослеживается клинальная изменчивость. В трех выборках (22.07.2011, 02.08.2011, 16.08.2011) преобладает генетический состав поздней формы. В выборке от 16.08.2011 он превышает 95%.

По результатам анализа главных координат на основании генетических дистанций Нея между выборками (рис. 6) можно отметить, что по первой главной координате (34,15% от общей изменчивости) все выборки раннего времени хода группируются в правой части рисунка, а позднего времени хода — в левой. Однако при данном типе анализа двух четко выраженных кластеров не наблюдается.

Полученные данные вполне согласуются с результатами исследований выборок с нерестилищ озера (1989 г. и 2000 г.), проведенных в нашей лаборатории под руководством Н.В. Варнавской (Варнавская, 2006; Пильганчук, 2015). Ранее был выполнен разносторонний анализ частот микросателлитных локусов и показана четкая дифференциация нерки раннего времени нереста от нерки позднего. Также была выявлена значительная гетерогенность между выборками рыб из различных экологических группировок (речной и литоральной). К сожалению, расширить информацию об отличиях нерки из различных экотипов новыми данными не удалось. Пробы ранней нерки из-за отсутствия технических возможностей в 2015 г. удалось взять только в приустьевой зоне и русле рек, впадающих в оз. Курильское. Подняться выше по течению к речным нерестилищам мешали большое ко-

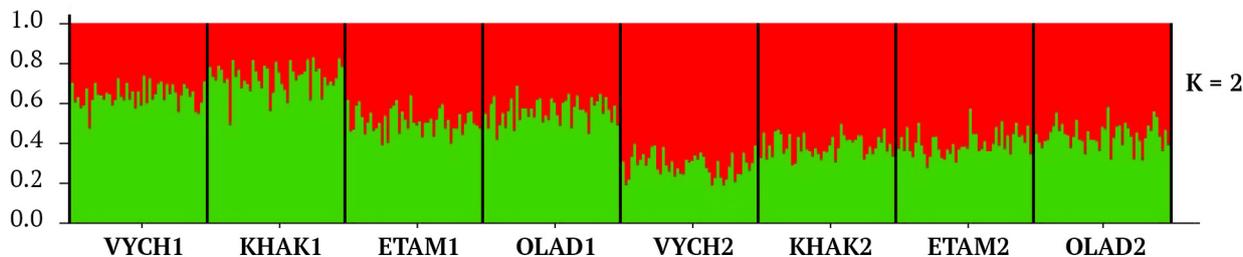


Рис. 2. Графическое представление результатов байесовского анализа выборок нерки с нерестилищ оз. Курильского, выполненного в программе Structure. K — предполагаемое количество генетических кластеров. Вероятности принадлежности образцов к каждому из кластеров отмечены на оси ординат. Обозначения выборок приведены в табл. 1

Fig. 2. Graphical representation of the results of Bayesian analysis of sockeye salmon samples from the spawning grounds of the Kurile Lake, 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. The sample designations are given in Table 1

личество медведей и особенности конструкции лодки. Таким образом, в собранных пробах могли быть особи как речной, так и литоральной формы.

В результате тестирования на проходимость выборок через «горлышко бутылки» в программе Bottleneck было показано его наличие во всех исследованных локальностях ранней фор-

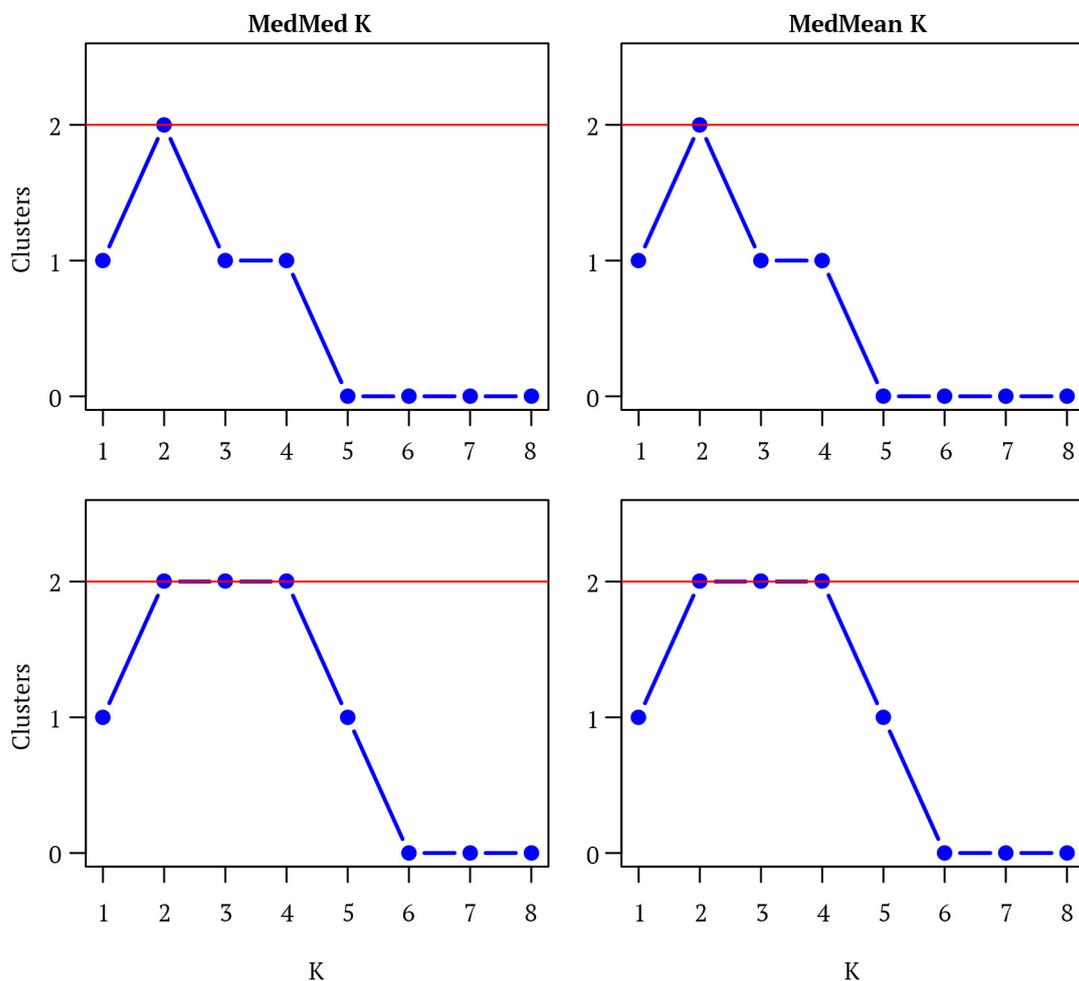


Рис. 3. Оценки количества генетически различающихся групп нерки в оз. Курильском на основании ΔK по методу Пюхмайля (Puechmaile, 2016)
 Fig. 3. Estimates of the number of genetically distinct groups of sockeye salmon in the Kurile Lake based on ΔK according to the Puechmaile method (Puechmaile, 2016)

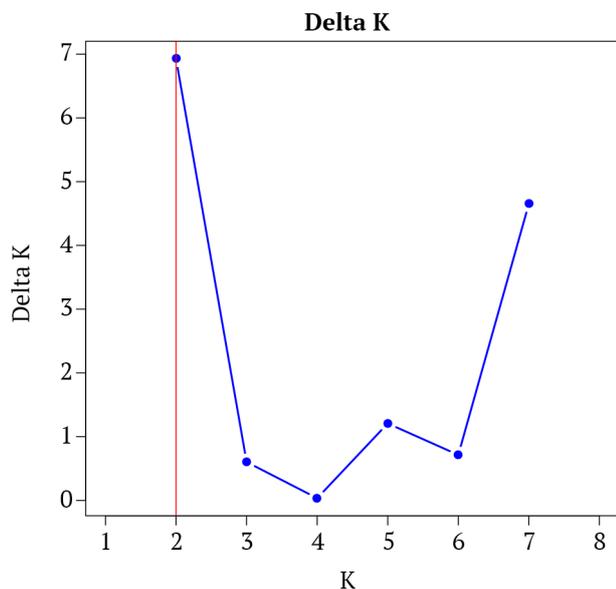


Рис. 4. Оценки количества генетически различающихся групп нерки в оз. Курильском на основании ΔK по методу Эванно (Evanno et al., 2005)
 Fig. 4. Estimates of the number of genetically distinct groups of sockeye salmon in the Kurile Lake based on ΔK according to the Evanno method (Evanno et al., 2005)

мы нереста (табл. 7). По тесту «знаков» прохождение популяциями «горлышка бутылки» было отмечено для выборок VYCH1, ETAM1, OLAD1, KNAK1 (исходя из модели SMM), и для ETAM1 (на основе модели TPM). Значения теста Уилкоксона были значимы для KNAK1 (по моделям SMM и TPM); для VYCH1, OLAD1 тесты показали «горлышко бутылки», исходя из модели SMM. Значимые результаты были получены

только для одной выборки поздней формы нереста VYCH2 с использованием модели IAM (тест Уилкоксона). Полученные результаты можно пояснить тем, что количество нерки ранней формы нереста в бассейне оз. Курильского значительно ниже, чем поздней (Бугаев, 1995), и, таким образом, она более подвержена резким снижениям численности при возникновении неблагоприятных условий. Также од-

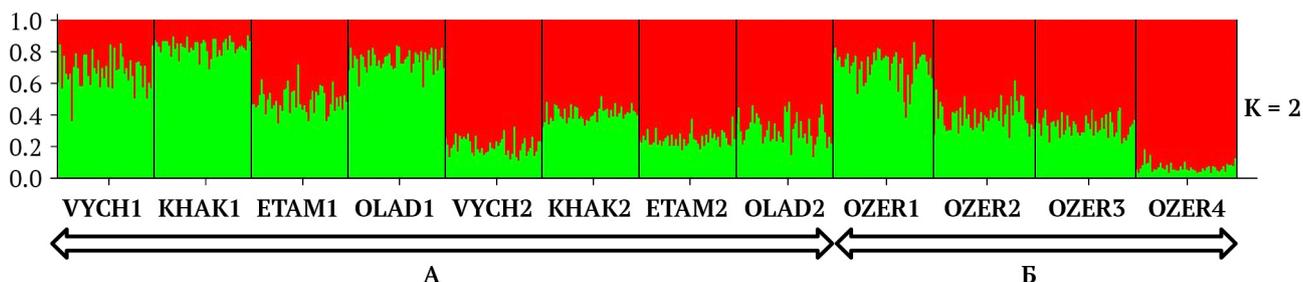


Рис. 5. Графическое представление результатов байесовского анализа выборок нерки с нерестилищ оз. Курильского (А) и из уловов промышленных неводов в р. Озерной (Б), выполненного в программе Structure. К — предполагаемое количество генетических кластеров. Вероятности принадлежности образцов к каждому из кластеров отмечены на оси ординат. Обозначения выборок приведены в табл. 1
 Fig. 5. Graphical representation of the results of Bayesian analysis of sockeye salmon samples from spawning grounds of the Kurile Lake (A) and from commercial fixed net catches in the Ozernaya River (B), 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. The sample designations are given in Table 1

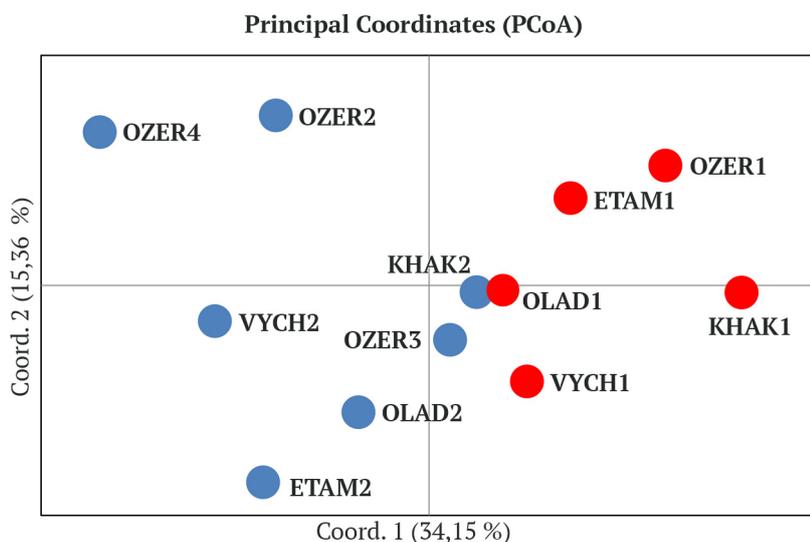


Рис. 6. Расположение выборок нерки бассейна р. Озерной в пространстве главных координат на основании генетических дистанций Нея. Обозначения выборок приведены в табл. 1
 Fig. 6. Location of the Ozernaya River basin sockeye salmon samples in the space of main coordinates based on Nei's genetic distances. The sample designations are given in Table 1

Таблица 7. Результаты тестирования прохождения выборками «горлышка бутылки» с помощью тестов программы Bottleneck
 Table 7. Bottle-neck passage test results for samples using the Bottleneck program tests

Выборка Sample	Тест, мутационная модель, вероятность / Test, mutation model, probability					
	Знаков / Score			Уилкоксона (двусторонний) Wilcoxon test (two-sided)		
	IAM	TPM	SMM	IAM	TPM	SMM
VYCH1	0,608	0,288	0,029*	0,734	0,301	0,027*
KNAK1	0,603	0,120	0,004*	0,820	0,049*	0,004*
ETAM1	0,379	0,029*	0,027*	0,359	0,250	0,129
OLAD1	0,371	0,285	0,027*	0,496	0,359	0,049*
VYCH2	0,129	0,578	0,129	0,049*	0,910	0,359
KNAK2	0,342	0,545	0,534	0,164	0,820	0,652
ETAM2	0,362	0,291	0,116	0,496	0,164	0,129
OLAD2	0,370	0,295	0,104	0,301	0,652	0,164

Примечание (Note). *P < 0,05.

ним из возможных объяснений прохождения ранней формы нерки оз. Курильского «бутылочного горлышка» может быть японский нерегулируемый дрефтерный промысел лососей в море с конца 1960-х до начала 1970-х годов. В этот период сократилась численность всего озерного стада, и в большей степени его ранней формы, поскольку японские рыбаки старались выловить как можно больше рыбы в начале промысла, когда стоимость нерки была наиболее высокой.

Рассчитано смещение распределения частот аллелей микросателлитных локусов (рис. 7), все графики имели нормальное L-образное распределение, характерное для относительно стабильных популяций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Статистический анализ данных показал, что использованные в работе микросателлитные локусы (*Ok1a*, *Ok1b*, *Ok1c*, *Ots107*, *OtsG68*, *One104*, *One109*, *Omm1037G*, *Omy301*) достаточно информативны для проведения популяционно-генетических исследований нерки в бассейне р. Озерной. Среднее значение показателя уровня полиморфизма (*PI*) составило 0,475. Субпопуляционный индекс фиксации F_{st} во всех локусах принимал низкие значения, подтверждая слабую дивергенцию выборок в бассейне озера. Генетическое разнообразие нерки стада р. Озерной было невысоко. В большинстве случаев наблюдаемые распределения генотипов в изученных локусах не отличались от теоретических распределений Харди–Вайнберга.

Анализ попарной дифференциации (F_{st}) показал, что различия наблюдаются только между выборками разного времени нереста.

Анализ главных координат на основании генетических дистанций Нея показал, что выборки формировали на диаграммах две груп-

пы, соответствующие времени нереста рыб. При этом 95%-е доверительные интервалы групп незначительно перекрывались.

Результаты исследования на основе байесовской кластеризации выборок в программном пакете Structure позволили выявить два четко разделяющихся кластера, отражающих разделение нерки в озере на две группы. Использование методов Пюхмайля и Эванно установило оптимальное число кластеров $K = 2$ и подтвердило дифференциацию популяции нерки Курильского озера по времени нереста.

Результаты, полученные в программе Bottleneck, позволили выявить прохождение всеми выборками раннего хода «горлышка бутылки».

В настоящее время возникает необходимость в проведении новых работ по изучению популяционно-генетической структуры стада нерки р. Озерной. Они позволят расширить ряд исследований, выполненных в Камчатском филиале ВНИРО с конца 80-х годов XX века. Продолжающийся популяционно-генетический мониторинг позволит вовремя выявить возможные изменения не только численности и биологических показателей, но и структуры популяции. Полученная информация даст возможность оперативно отреагировать и максимально рационально подойти к промыслу.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

- Алтухов Ю.П. 1974. Популяционная генетика рыб. М.: Пищ. пром-сть. 245 с.
 Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос. 464 с. EDN: XZHUWD.
 Варнавская Н.В. 1988. Пространственная и темпоральная генетическая структура в популяционной системе нерки оз. Курильского (Камчат-

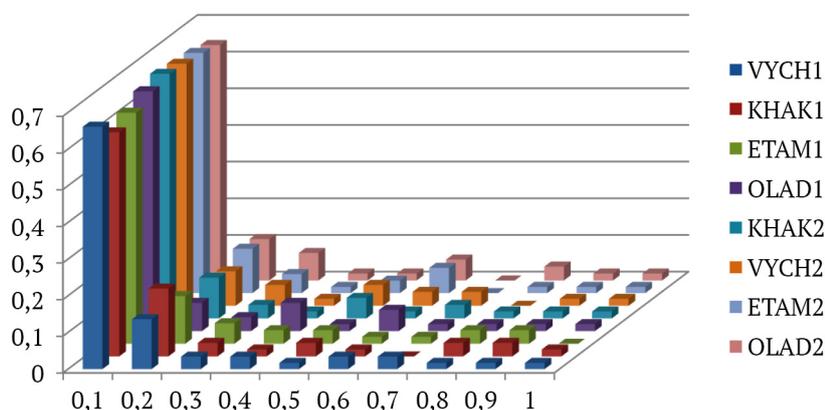


Рис. 7. Распределение частот аллелей микросателлитных локусов в исследованных выборках нерки оз. Курильского, рассчитанное в программе Bottleneck. По оси ординат — пропорции аллелей, по оси абсцисс — частота аллелей. Обозначения выборок приведены в табл. 1
 Fig. 7. Distribution of the allele frequencies of the microsatellite loci in the studied salmon samples of the Kurile Lake sockeye salmon calculated in the Bottleneck program. Allele proportions are on the ordinate axis, allele frequencies — on the abscissa axis. The sample designations are given in Table 1

- ка) / Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти: ИЭВБ. С. 49–51.
- Варнавская Н.В. 2006. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 488 с. EDN: QKOYTL.
- Вронский Б.Б. 1978. Состояние запасов дальневосточных лососей / Биология лососевых: Тез. докл. Междунар. четырехсторон. совещ. (СССР, США, Канада, Япония) (Южно-Сахалинск, октябрь 1978 г.). Владивосток: ТИНРО. С. 3–5.
- Дубынин В.А. 2023. Изменчивость биологических показателей и динамика численности нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) стада р. Озерной в современный период (1971–2020 гг.) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 71. С. 60–79. EDN: TXGEJJ. doi:10.15853/2072-8212.2023.71.60-79
- Егорова Т.В. 1968. Основные закономерности, определяющие динамику численности красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Озерной : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО. 22 с.
- Егорова Т.В. 1970. Об отсутствии сезонных группировок красной бассейна реки Озерной // Изв. ТИНРО. Т. 78. С. 43–47.
- Егорова Т.В., Крогиус Ф.В., Куренков И.И., Семко Р.С. 1961. Причины колебаний численности красной р. Озерной // Вопр. ихтиологии. Т. 1, вып. 3 (20). С. 439–447
- Иванков В.Н., Иванкова Е.В. 2015. Антропогенное воздействие на внутривидовую эколого-темпоральную дифференциацию и структуру популяций тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. Т. 181. С. 23–34. EDN: TVWUNT. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2015-181-23-34>
- Коновалов С.М. 1980. Популяционная биология тихоокеанских лососей. М.: Наука. 238 с.
- Крогиус Ф.В. 1961. Японский лососевый промысел в открытом море и его влияние на запасы красной // Рыбное хозяйство. № 2. С. 33–36.
- Крогиус Ф.В. 1983. Сезонные расы красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) и ее нерестилища в водоемах Камчатки / Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука. С. 18–31.
- Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. 1937. Очерк Курильского озера и биологии красной в его бассейне // Тр. Тихоокеанского Комитета. М.: АН СССР. 187 с.
- Лепская Е.В. 2021. 80-летию Озерновского наблюдательного пункта КамчатНИРО на Курильском озере // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 63. С. 5–8. EDN: YKTDNH.
- Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. 1984. Молекулярное клонирование. М.: Мир. 479 с.
- Мацак Е.А. 1983. Генетическая неоднородность нерки (*Oncorhynchus nerka*) оз. Курильского во время нерестового хода : Тез. X Всесоюз. симп. Ч. 2. «Биологические проблемы Севера». Магадан. С. 194–195.
- Остроумов А.Г. 1970. Результаты аэровизуального учета и аэрофотосъемки красной и ее нерестилищ в бассейне оз. Курильского // Изв. ТИНРО. Т. 78. С. 17–32.
- Пильганчук О.А., Муравская У.О., Савенков В.В., Денисенко А.Д., Зикунцова О.В., Фадеев Е.С. 2024. Генетическая дифференциация нерки (*Oncorhynchus nerka*) в оз. Азабачье по результатам исследования микросателлитной ДНК / Рыбохозяйственная наука. История, современность, перспективы : Матер. Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 110-летию создания ГосНИОРХ им. Л.С. Берга (Санкт-Петербург, 23–24 октября 2024 г.). М.: ВНИРО. С. 460–464. EDN: EBKEJZ.
- Пильганчук О.А. 2015. Генетическая структура нерки, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), полуострова Камчатка : Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 135 с. EDN: CTGRFK.
- Пильганчук О.А., Варнавская Н.В., Бичем Т.Д. 2010. Характеристика внутривидовой структуры нерки оз. Курильское и р. Камчатка по изменчивости микросателлитной ядерной ДНК // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 18. С. 28–37. EDN: MWGAUJ.
- Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю., Дубынин В.А., Сараванский О.Н., Муравская У.О., Варнавская Н.В. 2014. Идентификация ранней речной формы нерки в бассейне р. Озерной по микросателлитным локусам // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 34. С. 62–71. EDN: YPVDYO.
- Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю., Дубынин В.А., Шевляков Е.А., Нигматулина Е.А., Косицына А.И., Сараванский О.Н. 2012. Предварительные результаты оценки генетической гетерогенности нерестового хода нерки р. Озерная / Водные биол. ресурсы северной части Тихого океана: состояние, мониторинг, управление : Матер. Всерос. науч. конф. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 431–438.
- Рубцова Г.А., Пономарева Е.В., Афанасьев К.И., Шайхаев Е.Г., Холодова М.В., Павлов С.Д., Животовский Л.А. 2016. Выявление аллельных вариантов микросателлитных маркеров методами капиллярного и традиционного электрофореза // Генетика. Т. 52. № 4. С. 482. EDN: VVGOPH. doi:10.7868/S0016675816040081

- Селифонов М.М. 1975. Промысел и воспроизводство красной бассейна р. Озерной : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО. 23 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.
- 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. doi:10.1093/genetics/144.4.2001
- Di Rienzo A., Peterson A.C., Garza J.C., Valdes A.M., Slatkin M., Freimer N.B. 1994. Mutational processes of simple-sequence repeat loci in human populations // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 91. P. 3166–3170.
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study // *Mol. Ecol.* Vol. 14. P. 2611–2620. EDN: MEKJRR. doi:10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x
- 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. EDN: IRTQRR. doi:10.1093/oxfordjournals.jhered.a111627
- Jackson T.R., Ferguson M.M., Danzmann R.G., Fishback A.G., Ihssen P.E., O'Connell M., Crease T.J. 1998. Identification of two QTL-influencing upper temperature tolerance in three rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) half-sib families // *J. Heredity*. Vol. 80. P. 143–151. doi:10.1046/j.1365-2540.1998.00289.x
- Li Y.L., Liu J.X. 2018. StructureSelector: a web based software to select and visualize the optimal number of clusters using multiple methods // *Mol. Ecol. Res.* Vol. 18. P. 176–177. doi:10.1111/1755-0998.12719
- Luikart G., Cornuet J.M. 1998. Empirical evaluation of a test for identifying recently bottlenecked populations from allele frequency data // *Conservat. Biol.* Vol. 12. P. 1523–1739. doi:10.1111/j.1523-1739.1998.96388.x
- Nei M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. N.Y.: Columbia Univ. Press. 512 p. doi:10.7312/nei-92038
- 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. doi:10.1046/j.1365-2052.1999.00404-4.x
- 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. EDN: BFAZRV. doi:10.1046/j.1365-294X.2000.105317.x
- 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. doi:10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x
- 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. EDN: IROWET. doi:10.1093/jhered/90.4.502
- Pritchard J.K., Stefens M., Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics*. Vol. 155. P. 945–959. doi:10.1093/genetics/155.2.945
- Puechmaille S.J. 2016. The program structure does not reliably recover the correct population structure when sampling is uneven: subsampling and new estimators alleviate the problem. *Mol. Ecol. Res.*, 16 (3), 608–627. doi:10.1111/1755-0998.12512
- Rexroad C.E., Coleman R.L., Gustafson A.L., Hershberger W.K., Killefer J. 2002. Development of rainbow trout microsatellite markers from repeat enriched libraries // *Mar. Biotechnol.* Vol. 4 (1). P. 12–16. doi:10.1007/s10126-001-0058-6
- 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. EDN: BAPUOT. doi:10.1046/j.1471-8278.2001.00129.x

REFERENCES

- Altukhov Yu.P. *Populyatsionnaya genetika ryb* [Population genetics of fish] Moscow: Food industry, 1974, 245 p.
- Bugaev V.F. *Aziatskaya nerka (presnovodnyi period zhizni, structura localnykh stad, dinamika chislenosti)* [Asian sockeye salmon (freshwater period of life, structure of local stocks, abundance dynamics)]. Moscow: Kolos, 1995, 464 p.
- Varnavskaya N.V. Spatial and temporal genetic structure in the population system of sockeye salmon of Lake Kuril'skoye (Kamchatka). *Abstract of the III All-Union Conference on Salmon-like Fishes*, 1988, Tolyatti: IEVB, pp. 49–51. (In Russ.)

- Varnavskaya N.V. *Geneticheskaya differentsiatsiya populatsiy tokhookeanskikh lososey* [Genetic differentiation of Pacific salmon populations]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2006, 488 p. EDN: QKOYTL.
- Vronskiy B.B. Status of Far Eastern salmon stocks. *Biology of salmonids: Abstract of the report of the Int. quadripartite conference* (USSR, USA, Canada, Japan) (Yuzhno-Sakhalinsk, October 1978). Vladivostok: TINRO, 1978, pp. 3–5. (In Russ.)
- Dubynin V.A. Variability of biological indices and abundance dynamics of the Ozernaya River sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) stock in the modern period (1971–2020). *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2023, vol. 71, pp. 60–79. (In Russ.) EDN: TXGEJJ. doi:10.15853/2072-8212.2023.71.60-79
- Yegorova T.V. The main patterns determining the dynamics of the red *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) population in the Ozernaya River basin: *Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*. Vladivostok: TINRO, 1968, 22 p. (In Russ.)
- Yegorova T.V. On the absence of seasonal groups of the red fish in the Ozernaya River basin. *Izvestiya TINRO*, 1970, vol. 78, pp. 43–47. (In Russ.)
- Yegorova T.V., Krogius F.V., Kurenkov I.I., Semko R.S. Causes of fluctuations in the number of the red river Ozernoy. *Journal of Ichthyology*, 1961, vol. 1, no. 3 (20), pp. 439–447. (In Russ.)
- Ivankov V.N., Ivankova E.V. Anthropogenic impact on intraspecific ecological-temporal differentiation and structure of populations of pacific salmons. *Izvestiya TINRO*, 2015, vol. 181, pp. 23–34. (In Russ.) EDN: TVWUNT. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2015-181-23-34>
- Konovalov S.M. *Populyatsionnaya biologiya tikhookeanskikh lososey* [Population biology of Pacific salmon]. Moscow: Nauka, 1980, 238 p.
- Krogius F.V. Japanese open-sea salmon fishery and its impact on red salmon stocks. *Rybnoye khozyaistvo*, 1961, no. 2, pp. 33–36. (In Russ.)
- Krogius F.V. Seasonal races of the red *Oncorhynchus nerka* (Walb.) and its spawning grounds in the water bodies of Kamchatka. *Biological foundations of the development of salmon farming in the water bodies of the USSR*. Moscow: Nauka, 1983, pp. 18–31. (In Russ.)
- Krokhin Ye.M., Krogius F.V. Outline of the Kurile Lake and the biology of the red *Oncorhynchus nerka* (Walb.) in its basin. *Tr. Tikhookeanskogo Komiteta*, vol. IV, Kurilskoye ozero. M.-L.: AN SSSR, 1937, 187 p. (In Russ.)
- Lepskaya E.V. To the 80th anniversary of the Ozernovsky observation station of KamchatNIRO on the Kurile Lake. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2021, vol. 63, pp. 5–8.
- Maniatis T., Fritsch E.F., Sambrook J. *Molekulyarnoe klonirovanie* [Molecular Cloning.] Moscow: Mir, 1984, 479 p.
- Matsak E.A. Genetic heterogeneity of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) from Kurilskoye Lake during the spawning run. *Abstract of the 10th All-Union Symposium. Part 2: Biological Problems of the North*. Magadan, 1983, pp. 194–195. (In Russ.)
- Ostroumov A.G. Results of aerial visualization and aerial photography of red and its spawning grounds in the basin of Lake Kurilsky. *Izvestiya TINRO*, 1970, vol. 78, pp. 17–31. (In Russ.)
- Pilganchuk O.A., Muravskaya U.O., Savenkov V.V., Denisenko A.D., Zikunova O.V., Fadeev E.S. Genetic differentiation of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in Lake Azabachye based on the results of microsatellite DNA study. *Fishery Science. History, Modernity, Prospects: Proc. of the Int. scientific-practical. conf.* (St. Petersburg, October 23–24, 2024). Moscow: VNIRO, 2024, pp. 460–464. EDN: EBKEJZ. (In Russ.)
- Pilganchuk O.A. Genetic structure of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), of the Kamchatka Peninsula: *Diss. ... Cand. Biol. Sci.* Vladivostok, 2015, 135 p. EDN: CTGRFK. (In Russ.)
- Pilganchuk O.A., Varnavskaya N.V., Bichem T.D. Characterization of population structure on the nuclear microsatellite DNA variations for sockeye salmon from Kurilskoye Lake and Kamchatka River. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2010, vol. 18, pp. 28–37. (In Russ.) EDN: MWGAUJ.
- Pilganchuk O.A., Shpigalskaya N.Yu., Dubynin V.A., Saravanskiy O.N., Muravskaya U.O., Varnavskaya N.V. Identification of early river form of sockeye salmon in the Ozernaya River basin with microsatellite loci. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2014, vol. 34, pp. 62–71. (In Russ.) EDN: YPVDYO.
- Pilganchuk O.A., Shpigalskaya N.Yu., Dubynin V.A., Shevlyakov E.A., Nigmatulina E.A., Kositsyna A.I., Saravanskiy O.N. Preliminary results of the assessment of genetic heterogeneity of the spawning run of sockeye salmon of the Ozernaya River. *Aquatic biol. resources of the northern part of the Pacific Ocean: status, monitoring, management: Proc. All-Russian scientific conf.* Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2012, pp. 431–438. (In Russ.)

- Rubtsova G.A., Ponomarevac E.V., Afanasieva K.I., Shaikhaev E.G., Kholodova M.V., Pavlov S.D., Zhivotovsky L.A. A Detection of allelic variants at microsatellite markers by using capillary and traditional electrophoresis. *Genetika*, 2016, vol. 52, no. 4, pp. 482. (In Russ.) EDN: VVGOPH. doi:10.7868/S0016675816040081
- Selifonov M.M. Fishing and reproduction of the red salmon in the Ozernaya River basin: *Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*. Vladivostok: TINRO, 1975, 23 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.
- 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. doi:10.1093/genetics/144.4.2001
- Di Rienzo A., Peterson A.C., Garza J.C., Valdes A.M., Slatkin M., Freimer N.B. 1994. Mutational processes of simple-sequence repeat loci in human populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1994, vol. 91, pp. 3166–3170.
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Mol. Ecol.*, 2005, vol. 14, pp. 2611–2620. EDN: MEKJRR. doi:10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x
- 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. EDN: IRTQRR. doi:10.1093/oxfordjournals.jhered.a111627
- Jackson T.R., Ferguson M.M., Danzmann R.G., Fishback A.G., Ihssen P.E., O'Connell M., Crease T.J. Identification of two QTL-influencing upper temperature tolerance in three rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) half-sib families. *J. Heredity*, 1998, vol. 80, pp. 143–151. doi:10.1046/j.1365-2540.1998.00289.x
- Li Y.L., Liu J.X. StructureSelector: a web based software to select and visualize the optimal number of clusters using multiple methods. *Mol. Ecol. Res.*, 2018, vol. 18, pp. 176–177. doi:10.1111/1755-0998.12719
- 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. 1523–1739. doi:10.1111/j.1523-1739.1998.96388.x
- Nei M. *Molecular evolutionary genetics*. N.Y.: Columbia Univ. Press., 1987, 512 p. doi:10.7312/nei-92038
- 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. doi:10.1046/j.1365-2052.1999.00404-4.x
- 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. EDN: BFAZRV. doi:10.1046/j.1365-294X.2000.105317.x
- Peakall R., Smouse P.E. GenA1Ex 6: Genetic analysis in excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol. Ecol.*, 2006. Vol. 6, pp. 288–295. doi:10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x
- 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. EDN: IROWET. doi:10.1093/jhered/90.4.502
- Pritchard J.K., Stefens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 2000, vol. 155, pp. 945–959. doi:10.1093/genetics/155.2.945
- Puechmaile S.J. The program structure does not reliably recover the correct population structure when sampling is uneven: subsampling and new estimators alleviate the problem. *Molecular Ecology Resources*, 2016, 16 (3), pp. 608–627. doi:10.1111/1755-0998.12512
- Rexroad C.E., Coleman R.L., Gustafson A.L., Hershberger W.K., Killefer J. Development of rainbow trout microsatellite markers from repeat enriched libraries. *Mar. Biotechnol.*, 2002, vol. 4 (1), pp. 12–16. doi:10.1007/s10126-001-0058-6
- 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. EDN: BAPUOT. doi:10.1046/j.1471-8278.2001.00129.x

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 GOST (the Russian State Standard). 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.

Информация об авторах

О.А. Пильганчук — канд. биол. наук, зав. лабораторией молекулярной генетики, Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО), o.pilganchuk@kamniro.vniro.ru

В.В. Крыженовская — студент магистратуры, Камчатский государственный университет имени Витуса Беринга

А.Д. Денисенко — вед. специалист, Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО), a.denisenko@kamniro.vniro.ru

ORCID: 0009-0006-9822-6674

В.В. Савенков — вед. специалист, Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО), v.savenkov@kamniro.vniro.ru

ORCID: 0009-0002-1555-1713

У.О. Муравская – вед. специалист Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО), u.muravskaya@kamniro.vniro.ru

ORCID: 0009-0002-7269-4091

Information about the authors

Oksana A. Pilganchuk – Ph. D. (Biology), Head of Lab. (KamchatNIRO)

Valentina V. Kryzhenovskaya – Master’s degree student, Vitus Bering Kamchatka State University

Anastasiya D. Denisenko – Leading Specialist (KamchatNIRO). ORCID: 0009-0006-9822-6674

Vladimir V. Savenkov – Leading Specialist (KamchatNIRO). ORCID: 0009-0002-1555-1713

Ulyana O. Muravskaya – Leading Specialist (KamchatNIRO). ORCID: 0009-0002-7269-4091

Статья поступила в редакцию / Received:
03.03.2025

Одобрена после рецензирования / Revised:
27.04.2025

Статья принята к публикации / Accepted:
29.04.2025