

УДК 597.553.2.575.17

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ НЕРКИ *ONCORHYNCHUS NERKA* (SALMONIDAE) ЗАПАДНОЙ КАМЧАТКИ

© 2023 г. А. М. Хрусталева*

Институт биологии гена РАН – ИБГ РАН, Москва, Россия

*E-mail: mailfed@mail.ru

Поступила в редакцию 27.01.2022 г.

После доработки 01.03.2022 г.

Принята к публикации 04.03.2022 г.

Пересмотрены итоги предыдущих исследований популяционной структуры нерки *Oncorhynchus nerka* Западной Камчатки на основе анализа изменчивости 45 локусов однонуклеотидного полиморфизма с привлечением как собственных (семь выборок из водоёмов западного побережья п-ова Камчатка), так и полученных другими исследователями (семь выборок из бассейна оз. Курильское и одна из бассейна р. Большая – р. Быстрая) данных. Все материалы заново проанализированы для уточнения сложившихся представлений о происхождении и формировании популяций нерки западнокамчатского комплекса, а также реконструкции исторических и современных демографических и генетических процессов, в них протекающих. По результатам тестов на генетическую дифференциацию, анализа главных компонент и дискриминантного анализа главных компонент выборки озёрной нерки из рек Озерная (воспроизводство в бассейне оз. Курильское) и Плотникова (преимущественно покатики из оз. Начикинское) в наибольшей степени отличались от остальных выборок, представленных в основном речной неркой. Результаты анализа главных компонент и топология филогенетической сети для выборок из бассейна оз. Курильское выявили их подразделённость в соответствии со сроками заполнения нерестилищ и с географической изменчивостью сроков нереста нерки в бассейне озера.

Ключевые слова: нерка *Oncorhynchus nerka*, популяционная структура, однонуклеотидный полиморфизм, генетическая дифференциация, Западная Камчатка.

DOI: 10.31857/S0042875223010083, **EDN:** CZBVGX

Нерка *Oncorhynchus nerka* среди других представителей тихоокеанских лососей отличается наиболее высокой экологической пластичностью и широко адаптивным полиморфизмом. Эти черты во многом способствуют успешному освоению ею обширного спектра экологических ниш в пресноводных нагульно-выростных водоёмах (проходная, остаточная и жилая формы; формы, использующие речные, ручьевые, ключевые, озёрные нерестилища и нагуливающиеся как в реке, так и в озере; а также озёрные формы, молодь которых различается по спектру питания). Помимо этого нерка характеризуется исключительно сильным в ряду родственных видов хомингом (инстинктом возврата к местам рождения) и, соответственно, временной устойчивостью локальных стад. Эти биологические особенности в значительной мере препятствуют потоку генов между популяциями и способствуют поддержанию чрезвычайно сложной популяционной организации, которая у этого вида имеет свойства древовидной иерархически организованной системы. Изолированные

географические популяции отдельных рек (популяционные системы, или метапопуляции) чаще всего подразделены на сезонные расы, которые в свою очередь – на субпопуляции и/или группы субпопуляций разных участков бассейна. Структура ветвится вплоть до малых панмиктических группировок, воспроизводящихся на отдельных нерестилищах (элементарные популяции). Кроме темпоральных и географических внутривидовых единиц, у нерки выделяют экологические группы: экологические (генеративные) формы и экотипы (Смирнов, 1975; Иванков, 1985; Иванков, Иванкова, 2013). Первые в зависимости от степени привязанности нереста и пресноводного нагула молоди к бассейнам озёр подразделяются на озёрную (лимнофильную) и речную (реофильную) формы, которые в свою очередь вследствие биотопической специализации делятся на экотипы. Речная форма может размножаться как на ключевых нерестилищах (ключи, “чаши”, лимнокрены), так и на русловых – ручьевой и речной экотипы. Озёрная нерка, как правило, представлена

двумя экотипами — озёрным (нерестится на литорали) и ручьевым (ключевые нерестилища в ручьях, впадающих в озеро). В водоёмах, где сезонные расы у нерки хорошо выражены, они различаются не только сроками хода, но и местами нереста (эколого-темпоральные расы: ранняя нерка нерестится, как правило, в реках и ручьях, поздняя — на литорали озёр).

Юго-Западная Камчатка является одним из важнейших районов воспроизводства нерки в Азии. Наиболее многочисленная популяция данного вида воспроизводится в оз. Курильское (бассейн р. Озерная). В 2009–2018 гг. (период современной высокой численности) стадо р. Озерная обеспечивало в среднем 86.7% всего вылова нерки по западному побережью Камчатки ежегодно. Средняя же доля нерки стада р. Озерная в уловах вида по Камчатке в целом в эти годы равнялась 70.6% (Дубынин, Травин, 2020). Наряду с озерновской популяцией существенную долю в общем запасе этого вида в регионе составляют так называемые второстепенные стада со средней численностью поколений, среди них наибольшее значение имеют популяции, населяющие достаточно крупные речные бассейны, расположенные к северу от р. Озерная — реки Опа-ла, Большая, Большая Воровская (Погодаев, 2013).

Не все из перечисленных популяций в равной мере хорошо изучены не только в контексте выявления их генетического своеобразия и структуры локальных стад, но и с точки зрения общих представлений об их экологических и биологических особенностях. Более или менее подробные сведения в литературе имеются о нерке двух крупнейших стад региона — оз. Курильское и бассейна р. Большая. Нерка р. Озерная имеет две сезонные расы, но численность ранней, как и в других водоёмах Западной Камчатки, относительно низка (по сравнению с поздней) (Бугаев, 1995). Весенняя нерка воспроизводится преимущественно на речных нерестилищах, расположенных в системах небольших рек и ручьёв, впадающих в нагульный водоём (оз. Курильское), летняя — на литорали озера, однако жёстких различий по местам размножения у нерки обеих рас нет (Крохин, 1960; Коновалов, 1980; Бугаев, 1995). По срокам нереста в бассейне оз. Курильское предложено выделять ранний (июль—середина августа), средний (середина августа—конец сентября) и поздний (начало октября и позже) периоды (Селифонова, 1978). При таком делении нерест в реках северной части озера принято считать ранним, в реках восточной части озера — ранним и средним, а на нерестилищах южной и западной частей — средним по срокам. Самый поздний нерест (с конца сентября по февраль) отмечается в небольших ключах в бассейне р. Средний Хахыцин, впадающей в оз. Курильское с юга, и оз. Этамьнк (Егорова, 1970). Позднее в оз. Курильское на основе различий генетических и биологических показателей были выде-

лены три сезонно-экологические формы нерки: ранняя речная, поздняя речная и поздняя литоральная (Варнавская, 1988; Бугаев, 1995). По результатам анализа полиморфизма микросателлитных локусов ДНК выявлено генетическое своеобразие ранней речной формы, воспроизводящейся в крупных притоках оз. Курильское (реки Кирушутк, Выченкия, Этамьнк и Гаврюшка) (Пильганчук, Варнавская, 2010; Пильганчук и др., 2012; Пильганчук и др., 2014).

Стадо нерки р. Большая представлено двумя сезонными расами (ранней и поздней), поздняя в свою очередь — двумя экологическими формами: озёрной (главным образом, популяциями оз. Начикинское и в значительно меньшей степени оз. Сокоц; оба озера расположены в верхнем течении р. Плотникова) и речной, отдельные субпопуляции которой воспроизводятся в крупных притоках — в реках Быстрая, Плотникова, Карымчина, Банная и других (Крохин, Крогиус, 1937; Семко, 1954; Бугаев и др., 2002б; Остроумов, 2007; Запорожец и др., 2013). Вся ранняя нерка р. Большая — озёрная и её воспроизводство практически полностью сосредоточено в акватории оз. Начикинское (Запорожец и др., 2020).

В целом для Западной Камчатки характерно, что многие речные бассейны не имеют в водосборе достаточно крупных глубоких озёр, подходящих для воспроизводства лимнофильной нерки, и заселены преимущественно речной формой. В литературе имеются весьма обрывочные сведения о сезонно-экологической и популяционной подразделённости второстепенных стад нерки этого района. Согласно наблюдениям, проведённым сотрудниками КамчатНИРО в 1970-х гг., сообщается о нересте поздней нерки в небольшом оз. Опалинское в бассейне руч. Озёрный (приток р. Опа-ла), а также о локализации нерестилищ нерки на литорали и в притоках озёр Воровское, Безымянное (верховье р. Левая Воровская) и Каповое (верховье р. Средняя Воровская) в бассейне р. Большая Воровская (Остроумов, 2007). В р. Большая Воровская на раннюю сезонную форму приходится в среднем 13.3% нерки, на позднюю — 86.7% (Бугаев, 1995), при этом, судя по возрастному составу нерки обеих рас бассейна этой реки (на долю рыб, нагуливающихся в пресной воде в течение первых двух лет жизни приходится ~ 27%, в то время как доля рыб, задерживающихся в реке лишь на год, составляет до 67%), воспроизводство и/или нагул значительной части популяции р. Большая Воровская так или иначе связаны с озёрными экотопами (Бугаев и др., 2002а).

В последние годы появилась информация об изменении численности, сроков хода и заполнения нерестилищ, пространственного распределения и характера преднерестовой миграционной активности отдельных локальных субпопуляций и экологи-

темпоральных группировок в бассейне оз. Курильское, наиболее вероятно, под влиянием нерационального ведения и селективности промысла (<https://kronoki.ru/ru/news/newswire/426.html>, <https://kronoki.ru/ru/news/newswire/428.html>, <https://kronoki.ru/ru/news/newswire/2895.html>). В этом ключе мы считаем важным рассмотреть не только уже имеющиеся данные по однонуклеотидному полиморфизму (SNP) в популяциях нерки Западной Камчатки, но и дополнить их открытыми данными по идентичному набору локусов для ряда выборок из бассейна оз. Курильское (Habicht et al., 2010). Несмотря на то что ранее мы уже предпринимали попытку охарактеризовать генетическую дифференциацию западнокамчатской нерки (Хрусталева и др., 2014), в настоящей работе мы попытались переосмыслить полученные ранее результаты, чтобы внести некоторую ясность в вопросы происхождения, формирования, оценки вклада исторических и современных демографических и генетических процессов в структуру как отдельных популяций данного региона, так и всего биокомплекса в целом.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Собственный материал собран в 2003–2008 гг. в реках Западной Камчатки (табл. 1, рис. 1). Отлов производителей нерки проводили речным закидным неводом на расстоянии 3–15 км от устья во время пика хода поздней (летней) нерки. Молодь отлавливали в верховье р. Плотникова, в 10 км от оз. Начикинское, мальковым неводом в период массового ската, а также в нижнем течении р. Быстрая в месте её впадения в основное русло р. Большая, в 10 км от пос. Карымай.

В работе проанализированы собственные данные (Хрусталева и др., 2014) по полиморфизму 45 локусов SNP, три из которых (*One_COI*, *One_Cytb_17*, *One_Cytb_26*) локализованы в митохондриальном геноме, остальные — преимущественно в ядерных генах, диспергированных повторах и EST-последовательностях (Smith et al., 2005; Elfstrom et al., 2006; Habicht et al., 2010). Лишь 42 локуса из 45 были полиморфны во всех выборках. Локусы *MHC2_190v2* и *MHC2_251v2* были объединены в один *MHC2* с четырьмя аллельными вариантами — гаплотипами. Митохондриальные SNP также объединили в один локус *mtDNA*, причём из возможных восьми гаплотипических вариантов в проанализированных выборках обнаружено лишь три — CGG, TGA и CAG, первые два из которых были массовыми, а третий — минорный, обнаруженный в выборках из рек Большая и Озерная.

В работе также использованы открытые данные Хабичта с соавторами (Habicht et al., 2010; <http://www.tandfonline.com/doi/suppl/10.1577/T09-149.1?scroll=top>) по частотам аллелей тех же локу-

сов SNP в выборках нерки Юго-Западной Камчатки (таблица).

Вероятностные тесты на генную и генотипическую дифференциацию и парные сравнения выборок по частотам аллелей/генотипов осуществляли в программе GENEPOP 3.4 (Raymond, Rousset, 1995). Вычисление хордовых генетических дистанций Кавалли–Сфорца и построение деревьев методом Neighbors Joining (NJ) осуществляли в программах Populations 1.2.30 и Phylip 3.695, а также в R-пакете Rphylip (Felsenstein, 2013). По полученным бутстреп-оценкам (1000 итераций) и матрице дистанций строили филогенетическую сеть с помощью алгоритма Neighbor-Net (NN) в R пакете phangorn (Schliep, 2011). Анализ главных компонент (PCA) проводили с помощью R-библиотек factextra (<https://rpkgs.datanovia.com/factextra/index.html>) и FactoMineR (Lê et al., 2008), дискриминантный анализ главных компонент (DAPC) выполняли с использованием R-пакета adegenet 1.3-1 (Jombart, Ahmed, 2011). Структуру популяции оценивали *de novo*, предварительно определив количество кластеров в объединённом массиве данных с помощью итеративного анализа *k*-средних. Оптимальное число кластеров (*K*), или генетических групп, зачастую определяется как число *K* с наименьшими значениями байесовского критерия (BIC) среди найденных кластеров, однако мы руководствовались правилом “каменистой осыпи” (выбирали на кривой зависимости BIC от числа *K* точку, после прохождения которой заметно снижается средняя скорость изменения функции). Для наших данных число кластеров было принято равным двум для полного набора локусов и трём после исключения локуса *mtDNA*. Затем в процедуре DAPC использовали оптимальное количество групп, определённое вышеописанным способом, и 30 первых выделенных главных компонент. Далее графически визуализировали вероятности отнесения каждого генотипа к тому или иному кластеру.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Между выборками нерки из водоёмов юго-западного побережья Камчатки прослеживалась значимая гетерогенность аллельных и генотипических частот, определённая суммарно по всем локусам и по 14 SNP из 40 проанализированных в работе ($p < 0.0013$ после введения поправки на множественные сравнения), в то время как по остальным 26 SNP тесты на гетерогенность не были значимы. При парных сравнениях не обнаружено гетерогенности по частотам аллелей и генотипов между выборками производителей из устьев рек Большая, Большая Воровская и Опала. В популяции нерки бассейна р. Большая достоверных различий не выявлено между производителями, выловленными в устье реки в 2003 и 2004 гг., а

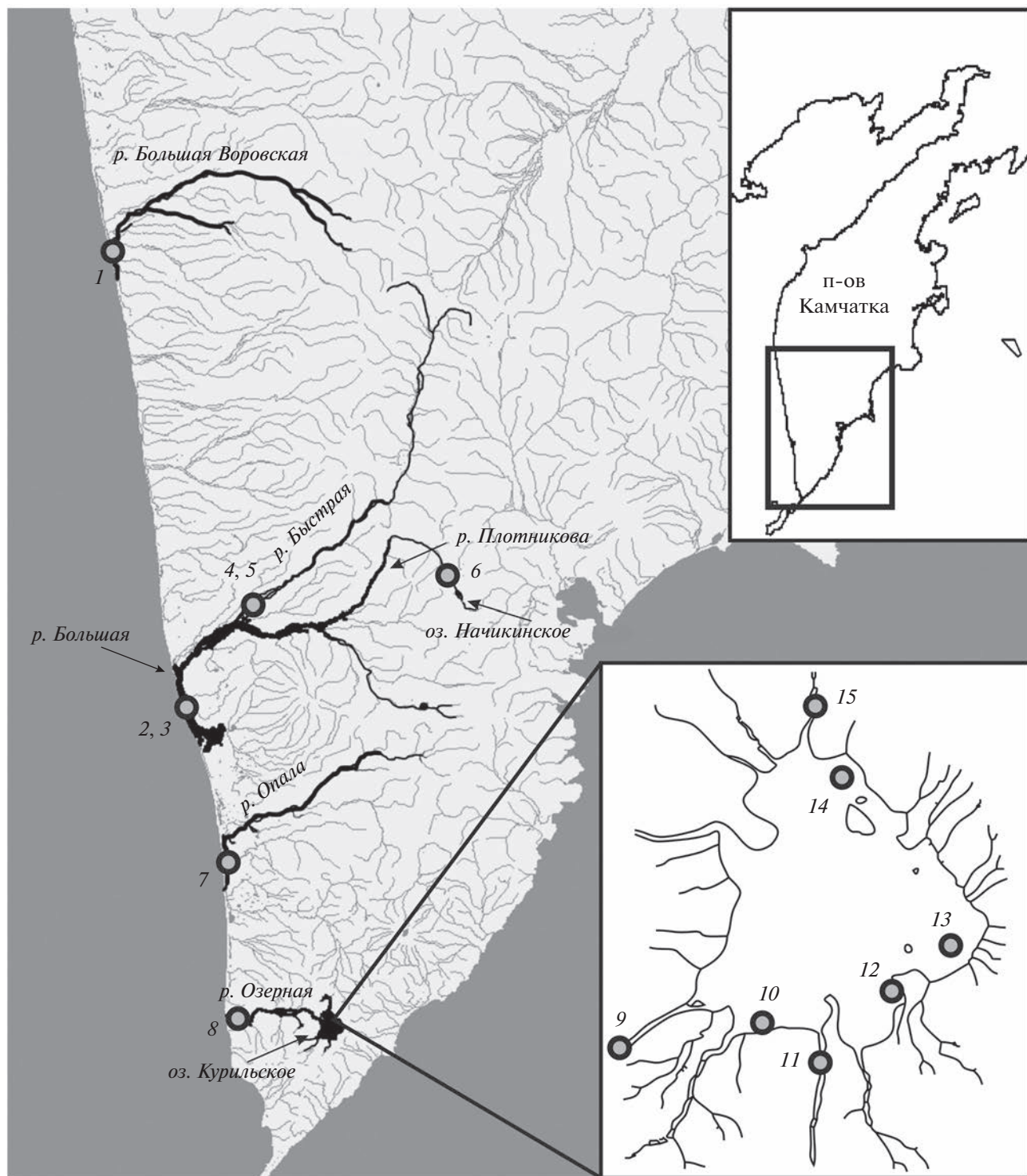


Рис. 1. Карта-схема района сбора материала. Выборки нерки *Oncorhynchus nerka* (●): 1 – р. Большая Воровская (устье); 2, 3 – р. Большая (устье); 4 – р. Быстрая (точное место отлова неизвестно); 5 – р. Быстрая, нижнее течение, 10 км от пос. Карымай; 6 – р. Плотникова, верхнее течение, 10 км от оз. Начикинское; 7 – р. Опала (устье), 8 – р. Озерная (устье), 9 – р. Этамынк, 10 – бух. Хагыцин, 11 – р. Кирушутк, 12 – бух. Гаврюшка, 13 – бух. Оладочная, 14 – бух. Северная Дальняя, 15 – р. Выченкия.

Таблица 1. Характеристика исследованных выборок нерки *Oncorhynchus nerka* Западной Камчатки

№	Место вылова	Обозначение выборки	Число рыб, экз.	Дата вылова	Описание выборки	Источник информации
Бассейн р. Большая Воровская						
1	Р. Большая Воровская (устье)	KV	51	17–27.07.2007	Смешанная выборка из устья реки	Хрусталева и др., 2014
Бассейн р. Большая						
2	Р. Большая (устье)	KB-03	91	23–30.07.2003	Смешанная выборка из устья реки (поздняя нерка)	То же
3	Там же	KB-04	90	11.08.2004, 20.08.2004	То же	»
4	Р. Быстрая	KBb-98	56	16.08.1998	Нет данных	Habicht et al., 2010
5	Р. Быстрая, нижнее течение, 10 км от пос. Карымай	KBb-04 (KBb)	33	20.07.2004, 12.08.2004	Покатная молодь	Хрусталева и др., 2014
6	Р. Плотникова, верх- нее течение, 10 км от оз. Начикинское	KBp	39	09.08.2004, 12.08.2004	То же	То же
р. Опала						
7	Р. Опала (устье)	KOp	50	17–30.07.2008	Смешанная выборка из устья реки	»
Бассейн оз. Курильское (р. Озерная)						
8	Р. Озерная (устье)	KO	90	04.08.2003, 05.08.2003, 07.08.2003	Смешанная выборка из устья реки (рунный ход)	Хрусталева и др., 2014
9	Р. Этамынк	KOet	127	12.08.2002, 21.08.1990, 28.09.1990	Смешанная выборка: речные среднего и лито- ральные позднего хода	Habicht et al., 2010
10	Бух. Хахыцин	KOhak	50	31.08.2002	Литоральные средних сроков нереста	То же
11	Р. Кирушутк	KOkir	49	31.07.2000	Речные раннего хода	»
12	Бух. Гаврюшка	KOgav	50	25.08.2002	Литоральные средних сроков нереста	»
13	Бух. Оладочная	KOol	50	08.10.2000	Литоральные, позднене- рестующие	»
14	Бух. Северная Дальняя	KOsev	50	26.08.2002	Литоральные средних сроков нереста	»
15	Р. Выченкия	KOvych	96	28.07.2000	Речные раннего хода	»

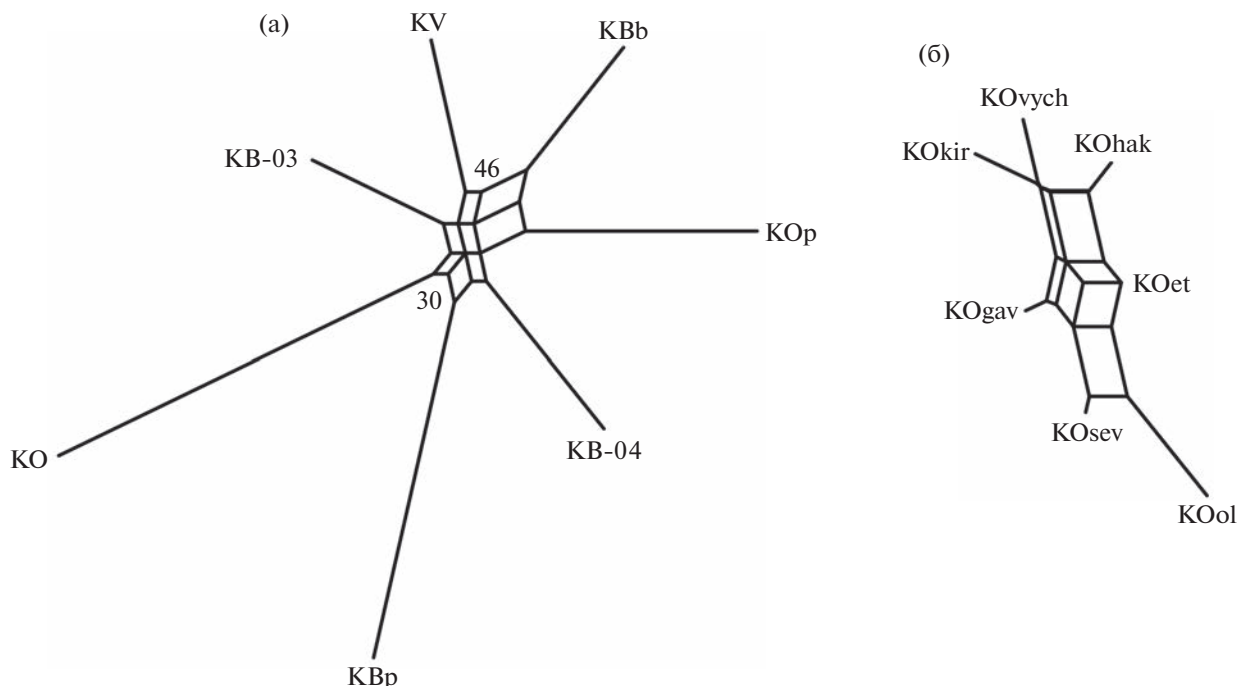


Рис. 2. Филогенетические сети, построенные по хордовым дистанциям методом Neighbor-Net для выборок нерки *Oncorhynchus nerka* из разных водоёмов Западной Камчатки (а) и с различных нерестилищ бассейна оз. Курильское (б). Численные значения в узлах — индексы бутстрепа (приведены значения ≥ 30). Выборки: KV — р. Большая Воровская (устье); KB-03, KB-04 — р. Большая (устье); KBb — р. Быстрая, нижнее течение, 10 км от пос. Карымай; KBp — р. Плотникова, верхнее течение, 10 км от оз. Начикинское; KOp — р. Опала (устье), KO — р. Озерная (устье), KOet — р. Этамынк, KOhak — бух. Хакицын, KOkir — р. Кирушутк, KOgav — бух. Гаврюшка, KOol — бух. Оладочная, KOsev — бух. Северная Дальняя, KOvych — р. Выченкия.

также между ними и молодью из нижнего течения р. Быстрая. Значимо отличались от остальных выборки производителей р. Озерная и молоди из верховья р. Плотникова.

Расщеплённая филогенетическая сеть (рис. 2) для западнокамчатских популяций нерки отражает заметную дифференциацию выборок из устья р. Озерная и молоди из р. Плотникова (бассейн р. Большая). Наибольший вес имеет расщепление между парой выборок преимущественно реофильной нерки из рек Быстрая и Опала и остальными выборками (рис. 2а).

По результатам ординации выборок в пространстве первых двух главных компонент (рис. 3а), выборки речной нерки из рек Большая, Опала, Большая Воровская и Быстрая сформировали общий кластер, от которого равноудалены выборки озёрной нерки из оз. Курильское (бассейн р. Озерная) и молоди из верховья р. Плотникова (преимущественно представленной покатниками из оз. Начикинское). При добавлении выборок из бассейна оз. Курильское (Nabicht et al., 2010) общая картина кластеризации принципиально не меняется, а выборки нерки оз. Курильское обособляются в две лежащих рядом группы: в центре первой сгруппированы выборки из притоков (р. Этамынк, р. Ки-

рушутк, р. Выченкия), их окружают литоральные выборки из южной части озера (бух. Гаврюшка и бух. Хакицын); вторая сформирована двумя литоральными выборками из северной и восточной частей озера (бух. Северная Дальняя и бух. Оладочная) и смешанной выборкой из устья р. Озерная (рис. 3б). Взаиморасположение выборок из разных частей бассейна оз. Курильское на расщеплённой сети также свидетельствует о близости двух речных выборок нерки раннего нереста из рек Кирушутк и Выченкия (рис. 2б). В общую с ними кладу попала выборка средних сроков нереста из группировки, воспроизводящейся в бух. Хакицын на литоральном нерестилище, расположенном относительно недалеко (на расстоянии 1.4 км) от устья р. Кирушутк. Нерка наиболее поздних сроков нереста (9 октября) из бух. Оладочная в наибольшей степени дистанцирована от остальных. Если ограничиться рассмотрением только расположения выборок из бассейна оз. Курильское на плоскости двух первых главных компонент (рис. 4), то можно заметить, что вдоль первой оси, определяющей около трети генетической изменчивости данных, выборки расположились в порядке изменения сроков нереста: от группировок, нерестящихся позже всех (в октябре) на литорали бух. Оладочная, до речных ранненерестя-

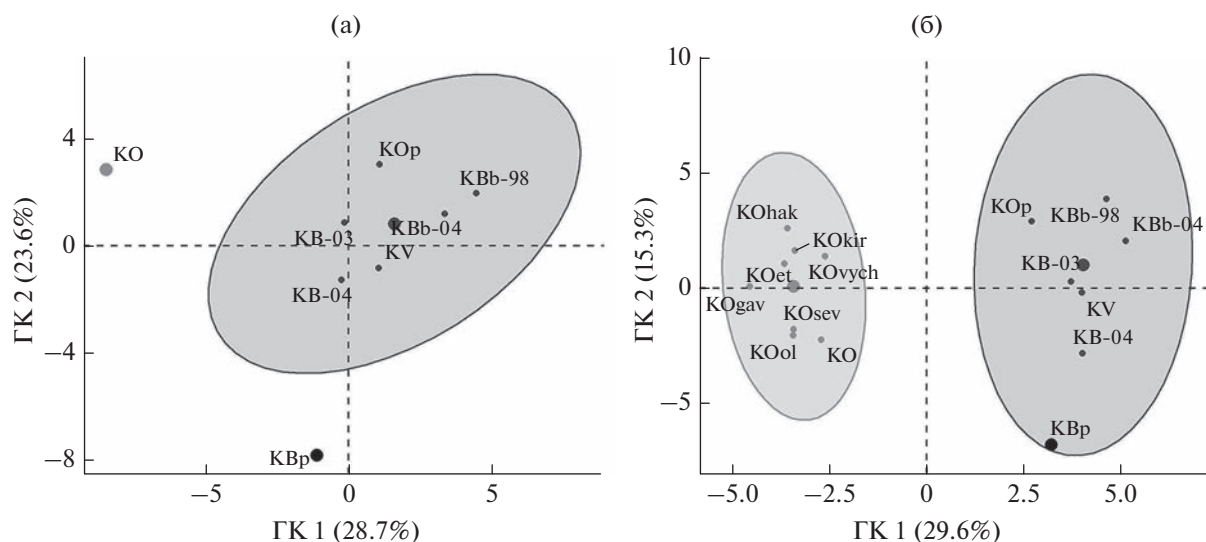


Рис. 3. Ординация выборок нерки *Oncorhynchus nerka* из разных водоёмов Западной Камчатки (а) и с различных нерестилищ бассейна оз. Курильское (б) в пространстве двух первых главных компонент (ГК). Выборки (●): KBb-98 – р. Быстрая (точное место отлова неизвестно); KBb-04 – р. Быстрая, нижнее течение, 10 км от пос. Карымай, остальные см. на рис. 2. (●) – центры групп; эллипсы – 95%-е доверительные интервалы для групп.

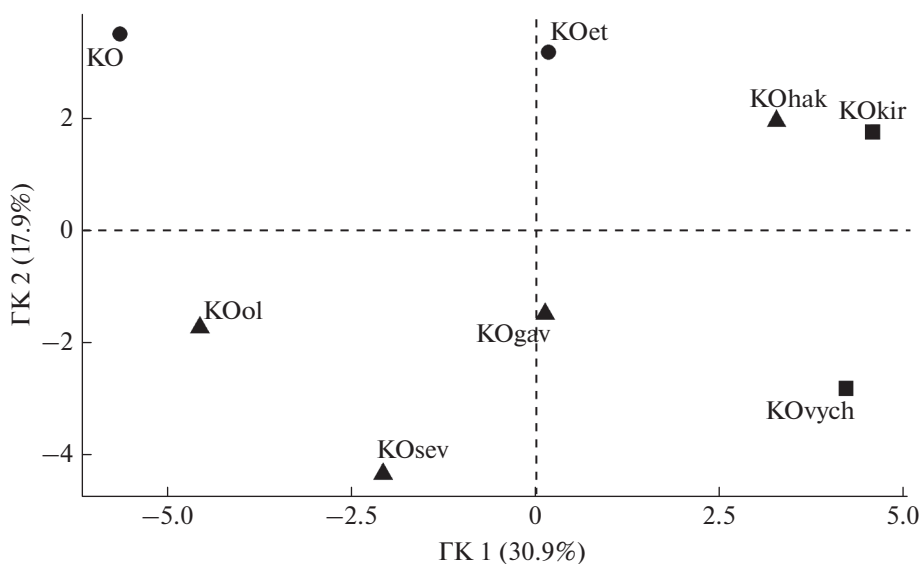


Рис. 4. Расположение выборок нерки *Oncorhynchus nerka* бассейна оз. Курильское в пространстве двух первых главных компонент (ГК). Тип выборки: (●) – с озёрного нерестилища, (▲) – с речного нерестилища, (■) – смешанная; обозначения выборок см. на рис. 2.

щихся (в июле) популяций из притоков озера, среднее положение занимают группировки с промежуточными сроками нереста. В то же время по второй компоненте прослеживается связь с географическим делением популяций на две группы: рыб, воспроизводство которых сосредоточено на нерестилищах, локализованных вдоль северного и восточного побережий, и юго-западную группировку.

Для классификации особей и выявления генетической подразделённости нерки юго-западного

побережья Камчатки был проведён анализ DAPC (рис. 5). При включении в анализ всех полиморфных локусов оптимальное число кластеров определено как $K = 2$ (рис. 5а, 5в). Однако единственным локусом, вклад которого был значим при таком делении на кластеры, оказался *mtDNA*. Подразделённость особей на две группы происходит главным образом вследствие существования двух филогенетических линий митохондриальной ДНК (мтДНК) нерки на азиатской части

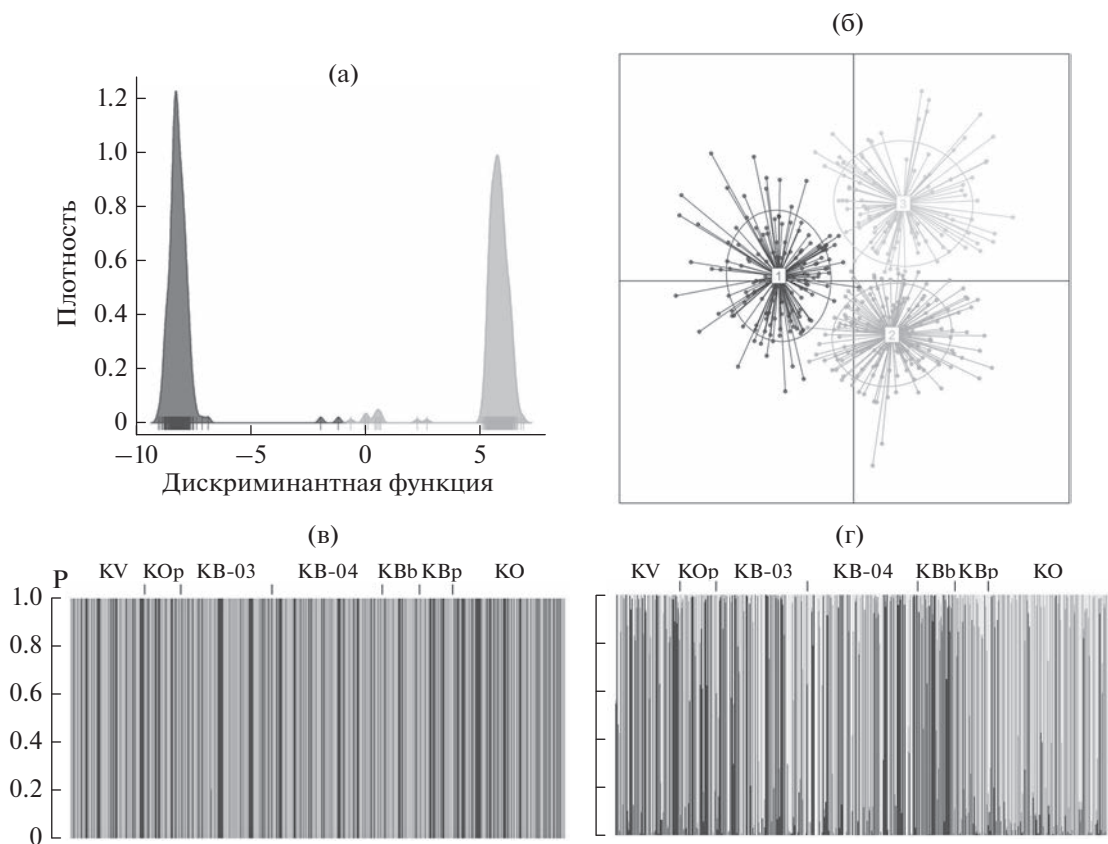


Рис. 5. Разделение групп особей нерки *Oncorhynchus nerka* в пространстве первой дискриминантной функции по всем 39 локусам (а) и ординация кластеров, выделенных методом k -средних, в пространстве двух первых дискриминантных функций (б) по 38 локусам (за исключением *mtDNA*) с применением дискриминантного анализа главных компонент DAPC; в, г — гистограммы, отражающие вероятности отнесения особей к выделенным кластерам (P): (■) — 1, (■) — 2, (■) — 3. Обозначения выборок см. на рис. 2.

ареала в связи с особенностями её палеорасселения и формирования здесь зоны вторичного контакта. Причём на Западной Камчатке центральные гаплотипы обеих линий более или менее равномерно распределены во всех популяциях (Khrustaleva, 2016). После исключения локуса *mtDNA* было выделено три кластера (рис. 5б), при этом все речные выборки оказались смешанными, а лимнофильная нерка из озёр Курильское и Начикинское была представлена преимущественно вторым и третьим кластерами (рис. 5г).

ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам анализа полиморфизма 45 локусов SNP в выборках, собранных на речных и литоральных нерестилищах оз. Курильское, можно заключить, что нерка этого стада подразделяется на две более или менее обособленные группировки — юго-западную и северо-восточную. Структура кластеров на диаграммах PCA и топология филогенетической сети коррелируют с дан-

ными по времени заполнения нерестилищ и географической изменчивостью сроков нереста в бассейне озера. Так, первые производители начинают строить гнёзда в северной части озера и в р. Выченкия (нерест в этих районах проходит с конца июля по конец ноября), несколько позже, в середине августа, начинается нерест в южной части озера и в р. Этамынк (и продолжается здесь до конца января) (Егорова, 1968). Таким образом, нерку, нерестящуюся на литорали озера, также условно можно разделить на более раннюю и более позднюю — первая приступает к нересту в конце июля, вторая почти на три недели позже (Егорова, 1968; Пильганчук, Варнавская, 2010; Пильганчук и др., 2010). По другим данным (Селифонова, 1978), нерка начала хода распределяется по всем нерестилищам. Производители середины хода заполняют нерестилища южной и западной частей озера — все озёрные, а также исток р. Озерная. Рыбы конца хода нерестятся в реках южной и западной частей озера и на восточных и южных участках озёрной литорали. При этом на

одних и тех же нерестилищах может нереститься нерка разных периодов хода, равно как производители одного периода хода могут распределяться по нерестилищам разных типов, массовый нерест на которых начинается не одновременно и длительность его различна.

Первая главная компонента в факторном анализе оказалась удовлетворительно ассоциирована со сроками нереста нерки в бассейне оз. Курильское и имела наибольшую нагрузку по локусам *U503-170*, *U504-141*, *MHC*, *Pr12*, *GPH-414*. Необходимо отметить, что большинство из перечисленных локусов были кандидатами на действие направленного отбора в популяциях нерки как азиатского, так и североамериканского побережий Тихого океана (Ackerman et al., 2011; Gomez-Uchida et al., 2011; Хрусталева и др., 2017). Таким образом, вероятно, различия по срокам нереста в основном обусловлены селективными процессами, в то время как географическая подразделённость нерки в бассейне оз. Курильское объясняется факторами, связанными с ограничением потока генов между группировками, так как основной вклад во вторую компоненту внесли потенциально селективно нейтральные локусы или находящиеся под балансирующим отбором в ряде локусов — *VIM-569*, *zP3b*, *MARCKS-241* (Хрусталева и др., 2014).

По полученным нами данным можно сделать предварительный вывод о том, что различные сроки нереста нерки на отдельных северных и южных литоральных нерестилищах, а также в притоках озера связаны с подразделённостью данного стада на более или менее крупные темпоральные, экологические и/или географические группировки. Очевидно, что этот вопрос требует дальнейшей более детальной проработки.

По результатам генетической кластеризации с помощью анализа DAPC можно предположить, что выборки, которые собраны в нижнем течении рек Западной Камчатки, расположенных севернее р. Озерная, представлены смесью особей, отнесённых к разным кластерам или, вероятно, разным симпатрически или аллопатрически изолированным популяциям. В то же время генотипы особей озёрной формы (из оз. Курильское и оз. Начикинское), по-видимому, произошли в результате смешения двух предковых (или, что менее вероятно, ныне живущих) популяций, идентифицированных нами как кластеры 2 и 3 (рис. 5). Среди проанализированных выделяется также выборка молоди из р. Быстрая, которая практически полностью состоит из особей, отнесённых к первому кластеру. Так как в бассейне р. Быстрая нет крупных озёр, подходящих для воспроизводства и нагула молоди этого вида, всю нерку реки Быстрая можно отнести к реофильной форме (в бассейне р. Дукук, притоке р. Быстрая, есть неболь-

шое ледниковое оз. Крохтин, однако вся нерка данного водоёма нерестится исключительно в притоках, на литорали озера подходящих для неё нерестилищ нет). Вполне вероятно, что такое деление на кластеры соответствует двум жизненным стратегиям нерки: экологической диверсификации на две генеративные формы — лимнофильную и реофильную, различающиеся, в частности, не только типами нерестовых биотопов, но и плодовитостью, продолжительностью пресноводного периода жизни и спектром питания молоди (Смирнов, 1975).

Выявленный как в настоящей работе, так и в предыдущих наших исследованиях (Хрусталева и др., 2014, 2017) низкий уровень дифференциации западнокамчатских популяций нерки наиболее вероятно объясняется общностью их происхождения. Согласно распространённым представлениям, большинство популяций азиатской нерки по историческим меркам относительно молодые, и их возраст не превышает 10–12 тыс. лет (Черешнев, 1998; Брыков и др., 2005), так как её современный ареал в значительной степени совпадает с предполагаемой областью последнего Висконсинского оледенения (максимум ~26.5–19.0 тыс. лет назад, дегляциация ~ 16.90–12.68 тыс. лет назад) в Северной Пацифике (Брайцева, Евтеева, 1968; Брайцева и др., 1968; Величко, Фаустова, 1989). Ранее по результатам анализа изменчивости контрольного региона мтДНК мы установили, что вся азиатская часть ареала нерки является зоной вторичного контакта, возникшей в результате взрывной экспансии данного вида в период Голоценовой трансгрессии и колонизации большинства водоёмов п-ова Камчатка двумя генетическими линиями нерки, имевшими разное происхождение (т.е. выходцами из разных рефугиумов, существовавших, вероятно, в районе Берингии и/или на Американском или Евразийском континенте) (Khrustaleva et al., 2020). По мнению Варнавской (2006), крупные региональные комплексы нерки совпадают с центрами расселения вида, а в районах высокой численности могут располагаться так называемые популяционные ядра — предковые популяции, давшие начало всем остальным популяциям в регионе. Автор предполагала наличие таких центров в бассейнах рек Большая и Озерная. Действительно, в течение верхнечетвертичных ледниковых максимумов значительная часть Западнокамчатской низменности была занята льдом (Брайцева, Евтеева, 1968; Гросвальд, 2009), не покрывались ледниками лишь верхние участки некоторых рек Центрально-Камчатской депрессии (р. Быстрая, бассейн р. Большая) и южной части Западно-Камчатской низменности (р. Плотнокова, бассейн р. Большая) (Брайцева, Евтеева, 1968), где могли сохраниться “реликтовые” популяции нерки, существовавшие на этой территории с доледниковой эпохи. Такие популяции при достаточной численности и тенденции к стрейнгу потен-

циально могли стать центрами расселения вида в Голоцене. Так, отличия ранней нерки из оз. Начикинское (верховье р. Плотникова, бассейн р. Большая) от речных и нерестящихся позднее литоральных популяций данной озёрно-речной системы были выявлены по результатам анализа полиморфизма аллозимных локусов, в связи с чем сформулирована гипотеза о её более древнем происхождении, связанном с горными рефугиумами на территории Камчатки (Varnavskaya et al., 1994). Ранняя нерка оз. Начикинское также значимо отличалась по частотам семи микросателлитных локусов от поздней нерки, воспроизводящейся в том же озере и от речных популяций р. Большая (личное сообщение О.А. Пильганчук, КамчатНИРО). Основываясь на этих данных, можно высказать предположение о её особом статусе. Однако весьма маловероятно, что эта форма могла внести ощутимый вклад в формирование популяционного комплекса Юго-Западной Камчатки, так как существенно отличалась не только от других современных популяций бассейна р. Большая, но и от нерки оз. Курильское (р. Озерная) по частотам тех же локусов (Пильганчук и др., 2016). Наша выборка покатики из оз. Начикинское (КВр) также может содержать долю представителей ранней сезонной расы, воспроизводящейся в этом озере, так как скат молоди обеих рас проходит одновременно, в связи с этим, вероятно, выявляются её генетическое своеобразие и отличия от остальных выборок из бассейна р. Большая и из оз. Курильское.

Оз. Курильское в бассейне р. Озерная, где воспроизводится крупнейшее в Азии стадо нерки, геологически более молодое; образование озёрной котловины и формирование его современного рельефа шло в позднелейстоценовую эпоху в результате активной тектонической деятельности — вулканического взрыва и опускания части озёрной впадины (Бугаев и др., 2009). Таким образом, наиболее вероятным сценарием послеледникового расселения вида на этой территории могла быть колонизация озёрно-речных систем юго-запада полуострова адвентивными популяциями и последующее формирование высокочисленного стада р. Озерная вследствие сложившихся благоприятных условий для размножения и нагула молоди в бассейне оз. Курильское. Это подтверждается результатами анализа DAPC, согласно которым все популяции данного комплекса, наиболее вероятно, имели “гибридное” происхождение, т.е. сформировались в результате генетического смешения как минимум двух предковых генофондов.

Кроме того, генетическое единообразие нерки Юго-Западной Камчатки может объясняться умеренным потоком генов между соседними речными бассейнами. В пользу данного предположения выступает тот факт, что все расположенные севернее устья р. Озерная речные бассейны не име-

ют в системе притоков крупных озёр, подходящих для размножения, и населены преимущественно реофильной неркой. Последняя характеризуется более высоким генетическим разнообразием, которое, вероятно, поддерживается за счёт её большей миграционной активности и более низкого хоминга (Beacham et al., 2006).

Обращает на себя внимание относительно более высокая степень дивергенции между неркой р. Озерная и другими воспроизводящимися в данном районе, в том числе и в непосредственном соседстве с ней, речными популяциями. Всю нерку этой озёрно-речной системы можно отнести к озёрной форме, а экотипическое многообразие и экологические особенности данной популяции, связанные с длительным пресноводным нагулом молоди в озере и особенностями миграции в море и эстуарного периода, с высокой долей вероятности дают почву для возникновения специфических локальных адаптаций и, соответственно, генетических отличий нерки р. Озерная от нерки других рек Западной и Юго-Западной Камчатки. Вероятно, данная популяция сохраняет свои генетические особенности благодаря высокой численности, так как при высокой эффективной численности дрейфом и потоков генов из соседних речных бассейнов можно практически пренебречь, при этом основные миграционные потоки направлены из р. Озерная в соседние речные бассейны, а не наоборот, что в свою очередь приводит к выравниванию генных частот в данных популяциях. Таким образом, общность происхождения, наличие хоть и незначительного, но устойчивого потока генов, географическая близость, сходство абиотических условий раннеморского нагула и климатических факторов в пресноводном периоде и прочее дают нам все основания приобщить популяции нерки юго-запада Камчатки к одному региональному комплексу (биокомплексу), способному реагировать как единая буферная система на внешние воздействия. Разнообразие жизненных стратегий, экотипическое многообразие и широкий спектр локальных адаптаций в популяциях отдельных озёрно-речных систем обеспечивают его долгосрочную стабильность. Тем не менее рациональный промысел должен быть нацелен на устойчивую эксплуатацию таких систем, в том числе на сохранение разнообразия и поддержание численности каждого структурного компонента биокомплекса, так как снижение эффективной численности отдельных популяций, сезонно-экологических рас, форм или отдельных экотипов может привести к тому, что эффекты генетического дрейфа смогут перевесить эффекты отбора, что приведёт к элиминации отдельных компонентов, снижению разнообразия и неустойчивости системы в целом.

В качестве заключения хотелось бы кратко остановиться на принципиально новых выводах, сфор-

мулированных в настоящей статье по сравнению с уже опубликованными ранее данными по изменчивости тех же локусов SNP в популяциях Западной Камчатки (Хрусталева и др., 2014). Имеющиеся на текущий момент сведения из источников литературы, открытые данные других исследователей, а также полученные нами ранее результаты анализа вариабельности мтДНК и однонуклеотидного полиморфизма ядерной ДНК позволили нам обосновать ряд гипотез о происхождении популяций западнокамчатского комплекса из общих предковых генофондов в процессе колонизации неркой восточноохотоморского побережья Камчатки после отступления ледника и отсутствия крупных центров расселения вида в данном регионе; выдвинуть предположение о возможных причинах отличий ранней нерки оз. Начикинское от остальных популяций бассейна р. Большая и соседних с ним озёрно-речных систем; рассмотреть особенности нейтральных демографических и селективных процессов, потенциально возможных в современном биокмплексе Юго-Западной Камчатки; продемонстрировать подразделённость выборок с разных нерестилищ оз. Курильское в соответствии с географической и сезонной изменчивостью сроков нереста нерки в бассейне озера; и, наконец, выявить локусы SNP, ответственные за дифференциацию нерестовых группировок нерки оз. Курильское.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность Центру высокоточного редактирования и генетических технологий для биомедицины ИБГ РАН за предоставление вычислительных мощностей для биоинформатического анализа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брайцева О.А., Евтеева И.С. 1968. Климатические колебания и плейстоценовые оледенения Камчатки // Геология и геофизика. № 5. С. 16–22.
- Брайцева О.А., Мелекесцев И.В., Евтеева И.С., Лупкина Е.Г. 1968. Стратиграфия четвертичных отложений и оледенения Камчатки. М.: Наука, 245 с.
- Брыков В.А., Полякова Н.Е., Подлесных А.В. и др. 2005. Влияние биотопов размножения на генетическую дифференциацию популяций нерки (*Oncorhynchus nerka*) // Генетика. Т. 41. № 5. С. 635–645.
- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос, 464 с.
- Бугаев В.Ф., Дубынин В.А., Бугаев А.В. и др. 2002а. К вопросу о биологии некоторых стад нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum (Salmonidae) рек Западной Камчатки // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 6. С. 182–191.
- Бугаев В.Ф., Остроумов А.Г., Непомнящий К.Ю., Маслов А.В. 2002б. Некоторые особенности биологии нерки *Oncorhynchus nerka* р. Большой (западная Камчатка) и факторы, влияющие на ее биологические показатели // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 758–776.
- Бугаев В.Ф., Дубынин В.А., Маслов А.В. 2009. Озерновская нерка (численность, промысел, проблемы). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 156 с.
- Варнаевская Н.В. 1988. Пространственная и темпоральная генетическая структура в популяционной системе нерки оз. Курильского (Камчатка) // Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевидным рыбам. Тольятти. С. 49–51.
- Варнаевская Н.В. 2006. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 488 с.
- Величко А.А., Фаустова М.А. 1989. Реконструкция последнего позднеплейстоценового оледенения северного полушария (18–20 тыс. лет назад) // Докл. АН СССР. Т. 309. № 6. С. 1465–1468.
- Гросвальд М.Г. 2009. Оледенение Русского Севера и Северо-Востока в эпоху последнего великого похолодания // Материалы гляциологических исследований. Вып. 106. М.: Наука, 152 с.
- Дубынин В.А., Травин С.А. 2020. Количественный учет смолтов и использование данных учета при перспективном прогнозировании подходов половозрелой нерки (*Oncorhynchus nerka*) стада р. Озерной (западная Камчатка) в 2004–2018 гг. // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 58. С. 22–41. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2020.57.22-41>
- Егорова Т.В. 1968. Основные закономерности, определяющие динамику численности красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Озерной: Автореф. дис. ... канд. биол. Владивосток: ТИНРО, 22 с.
- Егорова Т.В. 1970. Об отсутствии сезонных группировок красной бассейна реки Озерной // Изв. ТИНРО. Т. 78. С. 43–47.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Зорбиди Ж.Х. 2013. Динамика численности и биологические характеристики тихоокеанских лососей реки Большой (западная Камчатка) // Изв. ТИНРО. Т. 174. С. 38–68.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Фельдман М.Г. 2020. Исследования нереста нерки в бассейне Начикинского озера (Юго-Западная Камчатка) с помощью квадрокоптера в 2018 г. // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 1 (56). С. 35–62. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2020.56.35-62>
- Иванков В.Н. 1985. Экотипы лососевых рыб // Морфология и систематика лососевых рыб. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 47–54.
- Иванков В.Н., Иванкова Е.В. 2013. Внутривидовые репродуктивные стратегии у тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* (фундаментальные сходства и видовые различия) // Изв. ТИНРО. Т. 173. С. 103–118.
- Коновалов С.М. 1980. Популяционная биология тихоокеанских лососей. М.: Наука, 237 с.
- Крохин Е.М. 1960. Нерестилища красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Вопр. ихтиологии. Т. 16. № 1. С. 90–110.
- Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. 1937. Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых, расположенных в нем // Изв. ТИНРО. Т. 9. С. 3–156.
- Семко Р.С. 1954. Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое значение // Изв. ТИНРО. Т. 41. С. 3–109.

- Остроумов А.Г. 2007. Озера Камчатки и Корякского нагорья — места нереста тихоокеанских лососей // Вопр. рыболовства. Т. 8. № 3 (31). С. 387–575.
- Пильганчук О.А., Варнавская Н.В. 2010. Изменчивость микросателлитных локусов нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) оз. Курильское // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 17. С. 92–96.
- Пильганчук О.А., Варнавская И.В., Бишем Т.Д. 2010. Характеристика внутривидовой структуры нерки оз. Курильское и р. Камчатка по изменчивости микросателлитной ядерной ДНК // Там же. № 18. С. 28–37.
- Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю., Дубынин В.А. и др. 2012. Предварительные результаты оценки генетической гетерогенности нерестового хода нерки р. Озерная // Матер. Всерос. науч. конф. “Водные биологические ресурсы северной части Тихого океана: состояние, мониторинг, управление”. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. С. 431–438.
- Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю., Дубынин В.А. и др. 2014. Идентификация ранней речной формы нерки в бассейне р. Озерной по микросателлитным локусам // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 34. С. 62–71.
- Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю., Денисенко А.Д. 2016. Генетические особенности нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) некоторых нагульно-нерестовых озер азиатской части ареала // Матер. XVII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 103–106.
- Погодаев Е.Г. 2013. Пространственное распределение и динамика численности локальных стад нерки северных рыбопромысловых районов Камчатского края // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 30. С. 28–38.
- Селифонова М.Ф. 1978. Распределение красной по нерестилищам бассейна реки Озерной // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 129–133.
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 335 с.
- Хрусталева А.М., Кловач Н.В., Гриценко О.Ф., Сиб Дж.Е. 2014. Внутри- и межпопуляционная изменчивость нерки *Oncorhynchus nerka* юго-западного побережья Камчатки на основе анализа локусов однонуклеотидного полиморфизма // Генетика. Т. 50. № 7. С. 840–853. <https://doi.org/10.7868/S0016675814070091>
- Хрусталева А.М., Кловач Н.В., Сиб Дж.Е. 2017. Генетическое разнообразие и популяционная структура нерки азиатского побережья Тихого океана // Генетика. Т. 53. № 10. С. 1196–1207. <https://doi.org/10.7868/S0016675817100058>
- Черешнев И.А. 1998. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 130 с.
- Ackerman M.W., Habicht C., Seeb L.W. 2011. Single-nucleotide polymorphisms (SNPs) under diversifying selection provide increased accuracy and precision in mixed-stock analyses of sockeye salmon from the Copper River, Alaska // Trans. Am. Fish. Soc. V. 140. № 3. P. 865–881. <https://doi.org/10.1080/00028487.2011.588137>
- Beacham T.D., McIntosh B., MacConnachie C. et al. 2006. Pacific Rim population structure of sockeye salmon as determined from microsatellite analysis // Ibid. V. 135. № 1. P. 174–187. <https://doi.org/10.1577/T05-149.1>
- Elfstrom C.M., Smith C.T., Seeb J.E. 2006. Thirty-two single nucleotide polymorphism markers for high-throughput genotyping of sockeye salmon // Mol. Ecol. Notes. V. 6. № 4. P. 1255–1259. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01507.x>
- Felsenstein J. 2013. PHYLIP (Phylogeny Inference Package). Version 3.695 (<https://evolution.genetics.washington.edu/phylip/doc/main.html>. Version 03/2022).
- Gomez-Uchida D., Seeb J.E., Smith M.J. et al. 2011. Single nucleotide polymorphisms unravel hierarchical divergence and signatures of selection among Alaskan sockeye salmon populations // BMC Evol. Biol. V. 11. Article 48. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-48>
- Habicht C., Seeb L.W., Myers K.W. et al. 2010. Summer–fall distribution of stocks of immature sockeye salmon in the Bering Sea as revealed by single-nucleotide polymorphisms // Trans. Am. Fish. Soc. V. 139. № 4. P. 1171–1191. <https://doi.org/10.1577/T09-149.1>
- Jombart T., Ahmed I. 2011. ADEGENET 1.3-1: new tools for the analysis of genome-wide SNP data // Bioinformatics. V. 27. № 21. P. 3070–3071. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btr521>
- Khrustaleva A.M. 2016. The Phylogeography of the Asian sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*, inferred from the data on the variability of mitochondrial SNP loci: analysis of scenarios for post-glacial expansion of the species over the Asian coast of the Pacific Ocean // Russ. J. Mar. Biol. V. 42. № 7. P. 517–526. <https://doi.org/10.1134/S1063074016070051>
- Khrustaleva A.M., Ponomareva E.V., Ponomareva M.V. et al. 2020. Phylogeography of Asian sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) based on analysis of mtDNA control region polymorphism // J. Appl. Ichthyol. V. 36. № 5. P. 643–654. <https://doi.org/10.1111/jai.14072>
- Lê S., Josse J., Husson F. 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis // J. Stat. Softw. V. 25. № 1. P. 1–18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Raymond M., Rousset F. 1995. GENETPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism // J. Heredity. V. 86. № 3. P. 248–249. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a111573>
- Schliep K.P. 2011. Phangorn: phylogenetic analysis in R // Bioinformatics. V. 27. № 4. P. 592–593. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq706>
- Smith C.T., Elfstrom C.M., Seeb J.E., Seeb L.W. 2005. Use of sequence data from rainbow trout and Atlantic salmon for SNP detection in Pacific salmon // Mol. Ecol. V. 14. № 13. P. 4193–4203. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02731.x>
- Varnavskaya N.V., Wood C.C., Everett R. 1994. Genetic variation in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) populations of Asia and North America // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 51. Suppl. 1. P. 132–146. <https://doi.org/10.1139/f94-300>