

УДК 597.553.2.575.17

РЕГИОНАЛЬНЫЕ КОМПЛЕКСЫ НЕРКИ *ONCORHYNCHUS NERKA* (SALMONIDAE) ВОСТОЧНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КАМЧАТКИ И ЧУКОТКИ: РАЗГРАНИЧЕНИЕ, ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ, ПРОИСХОЖДЕНИЕ, АДАПТИВНЫЕ И ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ

© 2024 г. А. М. Хрусталева^{1, *}

¹Институт биологии гена РАН – ИБГ РАН, Москва, Россия

*E-mail: mailfed@mail.ru

Поступила в редакцию 21.10.2023 г.

После доработки 09.11.2023 г.

Принята к публикации 13.11.2023 г.

С использованием метаанализа данных обобщены результаты ранее выполненных исследований изменчивости 45 локусов однонуклеотидного полиморфизма и 13 микросателлитных локусов азиатской нерки *Oncorhynchus nerka* популяций восточного побережья Камчатки и Чукотки. Аллельные частоты обоих типов маркеров проанализированы с использованием общих статистических подходов в 53 выборках из 13 водоёмов воспроизводства нерки на побережье Берингова моря и западной части Тихого океана. Определена пространственная структура вида на данной части ареала, выделены четыре крупных региональных комплекса популяций: Корякского нагорья и Чукотки, Карагинского залива, бассейна р. Камчатка и юго-востока Камчатки. Формирование пространственно-географической структуры нерки на Азиатском побережье Тихого океана связано с историей колонизации региона видом и его адаптацией к условиям воспроизводства в речных и озёрно-речных системах Восточной Камчатки и Чукотки.

Ключевые слова: нерка *Oncorhynchus nerka*, популяционная структура, региональные комплексы, однонуклеотидный полиморфизм, микросателлиты, метаанализ, Восточная Камчатка, Чукотка.

DOI: 10.31857/S0042875224050052 EDN: QYSLUL

Стада тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* отдельных речных бассейнов имеют свойства метапопуляций, т.е. представляют собой систему относительно изолированных популяций, связанных незначительными миграциями особей, которые способны к экстинкции и реколонизации за счёт других популяций той же системы, что придаёт последней в целом устойчивость в длительной череде поколений (Schtickzelle, Quinn, 2007; Салменкова, 2018). Кроме того, у нерки *O. nerka* существуют более высокие уровни организации популяционных систем, такие как крупные региональные комплексы популяций (Варнавская, 2006), обладающие своими экологическими, демографическими и генетическими особенностями и определённым спектром локальных адаптаций к разнообразию условий среды обитания, что позволяет всей системе выживать при значительных изменениях окружающей среды и ан-

тропогенной нагрузке (Hilborn et al., 2003; Салменкова, 2018). Формируются такие крупные популяционные комплексы за счёт действия различных эволюционных факторов: общности происхождения, генной миграции, схожих адаптаций вследствие единообразия экологических и географических характеристик района обитания, с одной стороны, и экологической диверсификации – с другой. Устойчивость популяционных систем (метапопуляций, региональных комплексов) нерки обеспечивается за счёт сложности их “инфраструктуры” и свойственного данному виду разнообразия жизненных стратегий. Так, в большинстве азиатских популяций выявляются две сезонные расы: ранняя или весенняя (заходит на нерест в конце мая–в июне) и поздняя или летняя (в июле–августе) (Бугаев, 1995). В зависимости от степени привязанности нереста и/или пресноводного нагула молоди к бассейнам озёр в большинстве популяций ана-

дромной нерки выделяют озёрную (жизненный цикл связан с бассейнами озёр) и речную (воспроизводство и нагул в реке) формы, а также лимнофильную (нерестится на литорали озёр) и реофильную (предпочитает русловые нерестилища) генеративные формы, различающиеся, в частности, не только типами нерестовых биотопов, но и плодовитостью, продолжительностью пресноводного периода жизни и спектром питания молоди, фенотипически (Смирнов, 1975). В озёрах молодь лимнофильной нерки проводит преимущественно два года, реже один год (Бугаев, 1995, 2011). В речных бассейнах, где нет глубоких озёр, которые наиболее благоприятны для продолжительного нагула молоди (Куренков, 2005), нерка скатывается в возрасте одного года, нередко сеголетками.

Восточное побережье Камчатки — один из основных районов воспроизводства данного вида в Азии после юго-западной части полуострова (бассейн оз. Курильское), наиболее высокочисленные стада нерки населяют бассейн р. Камчатка и водоёмы Олюторского и Карагинского районов Камчатского края. В научной литературе до недавнего времени можно было найти только сводки по многолетним данным о размерно-весовых показателях, возрастной структуре популяций нерки Восточной Камчатки и более или менее подробные сведения о биологии ряда стад этого региона, а также некоторые данные об условиях их воспроизводства (Бугаев, 1995, 2011; Бугаев и др., 2007, 2015; Бугаев, Кириченко, 2008). Несмотря на опубликованное ранее детальное исследование генетической структуры нерки Восточной Камчатки (Пильганчук, Шпигальская, 2013), о биологии нерки северо-востока полуострова было крайне мало информации, и в предыдущей работе (Хрусталева и др., 2015) приходилось опираться на личные сообщения или опросные данные. Лишь недавно были опубликованы результаты обстоятельного изучения популяционной структуры стад Северо-Восточной Камчатки и динамики их запаса (Шубкин, Бугаев, 2021, 2022). Благодаря этим и другим имеющимся в литературе на текущий момент сведениям, открытым данным других исследователей, а также полученным ранее результатам анализа вариативности митохондриальной ДНК (мтДНК) и однонуклеотидного полиморфизма (SNP) ядерной ДНК появилась возможность обобщить и проанализировать в общем ключе всю имеющуюся информацию о популяционной структуре нерки этой части ареала. Настоящая работа является продолжением не-

давно начатых исследований (Хрусталева, 2023), посвящённых изучению генетической дифференциации нерки на региональном уровне и выявлению крупных популяционных комплексов на Азиатском побережье, в ней предполагается рассмотреть структуру стад нерки, воспроизводящихся в реках восточного побережья полуострова.

Многочисленные популяционно-генетические работы по нерке (как азиатского, так и американского происхождения) за редкими исключениями (Beacham et al., 2006a, 2006b; Larson et al., 2014) до сих пор в основном опираются лишь на данные о полиморфизме одного типа маркеров и не рассматривают различные аспекты генетической изменчивости в применении к анализу популяционной структуры вида. В связи с этим интегральный подход к изучению пространственной организации нерки с применением нескольких панелей разных по природе генетических маркеров позволит проследить демографические и адаптивные процессы, обуславливающие дивергенцию популяций и популяционных систем нерки, и выявить макроструктуру вида на исследуемой части ареала.

Цель настоящей работы — изучить пространственную структуру нерки восточного побережья Камчатки и Чукотки, выделить и разграничить региональные комплексы популяций на данной части ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Проведён метаанализ ранее опубликованных данных по полиморфизму 45 локусов SNP (Habicht et al., 2010; Хрусталева и др., 2015) и 13 микросателлитных локусов (Варнавская, 2006) нерки восточного побережья Камчатки и Чукотки. Итоговый массив данных по аллельным частотам SNP-локусов включал 20 выборок нерки (табл. 1) из семи озёрно-речных систем региона. Общая панель локусов насчитывала 45 SNP, три из которых (*One_CO1*, *One_Cytb_17* и *One_Cytb_26*), локализованные в митохондриальном геноме, были объединены в один локус *mtDNA* с четырьмя гаплотипами. Локусы *MHC2_190v2* и *MHC2_251v2* также были объединены в один — *MHC2*, с девятью возможными вариантами объединённых генотипов. В работе также использованы открытые данные Варнавской (2006) по частотам 13 микросателлитных локусов в 33 выборках нерки из водоёмов Восточной Камчатки и Чукотки (табл. 2). Суммарно проанализировано 53 выборки нерки из

Таблица 1. Характеристика выборок нерки *Oncorhynchus nerka* Восточной Камчатки и Чукотки, а также оценки внутрипопуляционного разнообразия и результаты тестов на “бутылочное горлышко”, рассчитанные по аллельным частотам 40 локусов однонуклеотидного полиморфизма

Регион	Nº	Nº'	Место вылова (состав выборки)	Дата вылова	Обозначение	n	He(SD)	n _a (SD)	p _{sign}	p _{adv}	p _H
Чукотка, Наваринский р-н		1'	Мейнпильгынская озёрно- речная система, оз. Ваамочка	28.07.2004	Ch	50	0.240(0.187)	1.789(0.413)	0.0039	0.0002	0.0010
	1		Оз. Лагуна Северная	26.06.2002	KSL	80	0.233(0.182)	1.921(0.273)	0.0335	0.0199	0.0630
	2		Оз. Лагуна Анана	24.06.2002	KAL	98	0.235(0.179)	1.816(0.393)	0.0089	0.0026	0.0351
Северо-Восточная Камчатка, Нава- ринский и Олю- торский р-ны	2'		Р. Алука (ранняя нерка)	24–25.06.2008	KAerl	21	0.238(0.171)	1.789(0.413)	0.0001	0.0030	0.0039
	3'		Р. Алука (поздняя нерка)	24.06.2008, 25.06.2009	KAlt	32	0.228(0.171)	1.842(0.370)	0.1794	0.1569	0.3810
	3		Р. Алука, оз. Ватыг-Гытхын	07.08.2002	KAvat	51	0.243(0.177)	1.816(0.393)	0.0021	0.0064	0.0275
		4'	Р. Пахача (ранняя нерка)	17–27.06.2005	KPh	59	0.255(0.179)	1.947(0.226)	0.0079	0.0168	0.0946
	4		Р. Пахача, оз. Потат-Гытхын	29.07.2001	KPhpot	50	0.235(0.189)	1.789(0.413)	0.0117	0.0434	0.0958
	5'		Р. Камчатка (нерка позднего хода)	29.06–09.07.2004	KK-04	100	0.238(0.189)	1.816(0.393)	0.0013	0.0003	0.0048
Восточная Кам- чатка, бассейн р. Камчатка	6'		Р. Камчатка (нерка раннего хода)	14.06.2005	KK-05	20	0.246(0.205)	1.684(0.471)	0.0009	0.0005	0.0017
	5		Р. Камчатка (устье)	01.06.1998	KKerl-98	78	0.214(0.181)	1.763(0.431)	0.0478	0.0100	0.0400
	6		Р. Камчатка (р-н п. Ключи)	21.07.1998	KKlt-98	100	0.223(0.188)	1.842(0.370)	0.0077	0.0024	0.0239
7'			Оз. Азабачье, р. Бушуйка (ранняя реофильная нерка)	03.07.2004, 13.07.2004	KKa	81	0.235(0.191)	1.816(0.393)	0.0001	0.0001	0.0016
7			Р. Хапица	17.07.1998, 02.09.1998	KKhap	146	0.233(0.187)	1.816(0.393)	0.0006	0	0.0020
8			Р. Еловка	1994, 1995	KKel	109	0.264(0.194)	1.816(0.393)	0	0	0.0005
9			Р. Двурогочная	1994, 1995	KKdv	88	0.260(0.195)	1.842(0.370)	0.0002	0	0.0005
10			Р. Белая	1994, 1995	KKbel	81	0.248(0.187)	1.868(0.343)	0.0007	0.0017	0.0196
11			Р. Козыревка	1994	KKkoz	40	0.221(0.179)	1.789(0.413)	0.0084	0.0029	0.0064
12			Р. Китильгина	29.06.1998	KKkit	28	0.211(0.184)	1.816(0.393)	0.2336	0.0862	0.3377
Юго-Восточная Камчатка	13		Р. Авача	2002	KAv	60	0.229(0.18)	1.895(0.311)	0.1016	0.0443	0.1515

Примечание. Порядковые номера собственных выборок помечены апострофом, без апострофа – данные Хабичта с соавторами (Habicht et al., 2010). Уровни значи-
мости в тестах на “бутылочное горлышко” с применением критериев: p_{sign} – знаков, p_{adv} – стандартизированных различий, p_H – Уилкоксона. Полу жирным шрифтом
выделены уровни значимости, указывающие на достоверность результатов. Здесь и в табл. 2: n – число рыб в выборке, экз; n_a – средняя ожидаемая гетерозигот-
ность, n_e – среднее число аллелей на локус, SD – среднеквадратичное отклонение.

13 локальностей берингоморского побережья и западной части Тихого океана (рис. 1).

Статистический анализ проведён в общем ключе для обоих типов маркеров: оценивали ожидаемую гетерозиготность и аллельное разнообразие в выборках, применительно к обоим типам маркеров универсально использовали различные статистические подходы кластеризации и классификации. Хордовые генетические дистанции Кавалли–Сфорца вычисляли в R-пакете Rphylip (Felsenstein, 1989), филогенетическую сеть строили с помощью алгоритма Neighbor-Net в R-библиотеке phangorn (Schliep, 2011). Детекцию SNP-аутлаеров, предположительно подверженных воздействию различных форм отбора, выполняли в программе Arlequin 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010). Мантиль-тест для микросателлитных локусов и для 27 предположительно нейтральных SNP рассчитывали с использованием R-пакета ade4 (Dray, Dufour, 2007). Вероятности событий, связанных с прохождением популяциями “бутылочного горлышка”, были оценены для 27 нейтральных локусов в Bottleneck 1.2.02 (Cristescu et al., 2010) с использованием трёх тестов: критерия знаков, теста стандартизованных различий и критерия Уилкоксона для модели бесконечного числа аллелей. “Бутылочное

горлышко” считали вероятным, если результаты всех трёх тестов были значимыми. Для проверки “бутылочного горлышка” по микросателлитным данным прохождения для каждого локуса рассчитывали M -отношение по формуле: $M = k/r$, где k – число аллелей на локус; r – размах варьирования размеров аллелей, выраженный в числе повторов (Garza, Williamson, 2001). Указанные авторы ранее установили, что средние M -коэффициенты для модельных и природных популяций, о которых известно, что их эффективная численность претерпевала значительные сокращения в прошлом, не должны превышать 0.68. Анализ главных компонент (PCA) проводили с помощью R-библиотек factextra (Kassambara, Mundt, 2020) и FactoMineR (Lê et al., 2008), дискриминантный анализ главных компонент (DAPC) выполняли с использованием R-пакета adegenet 1.3-1 (Jombart, Ahmed, 2011). Структуру популяций оценивали как с использованием предварительно заданных групп (по числу выборок), так и *de novo*, сначала определив количество кластеров во всем массиве данных с помощью итеративного анализа k -средних. Оптимальное число кластеров (K), или генетических групп, было определено по правилу “каменистой осыпи”: выбирали на кривой зависимости BIC от числа K точку, после прохождения которой за-

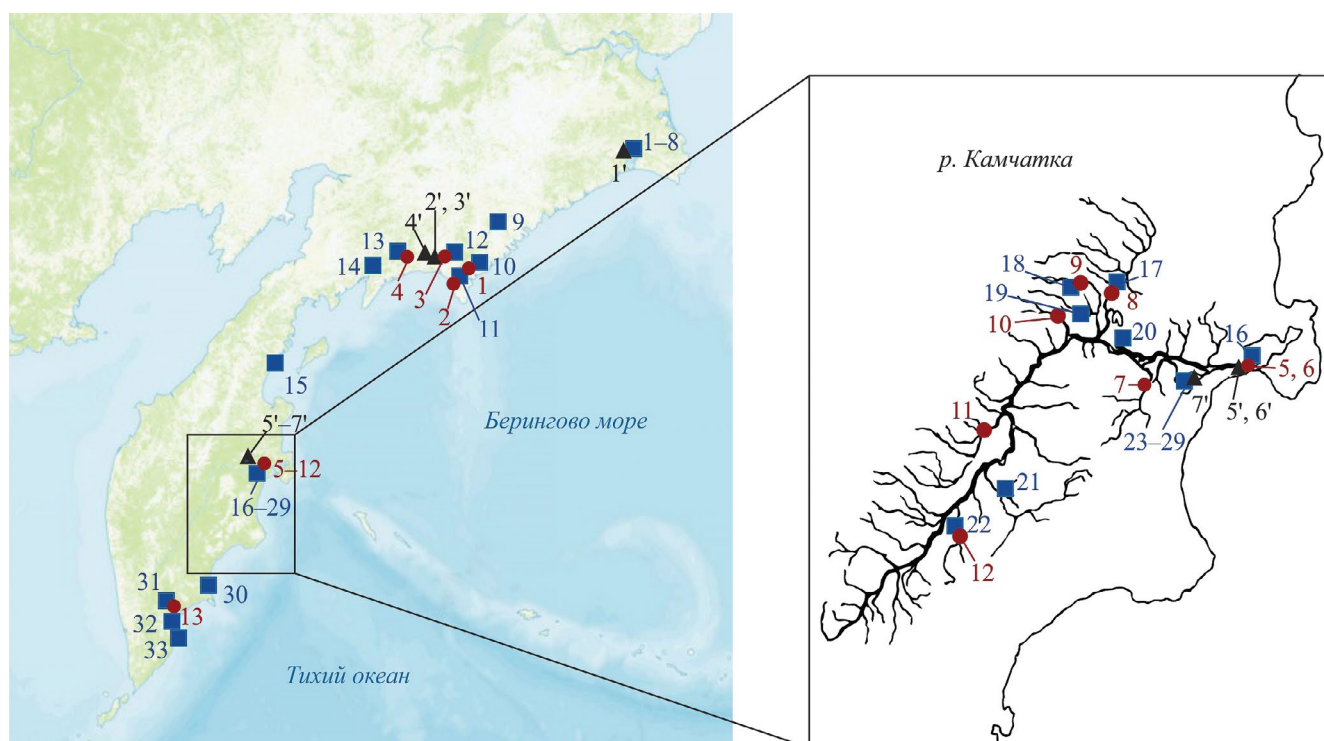


Рис. 1. Карта-схема района сбора материала. Данные по полиморфизму SNP-локусов: (▲) – собственные, (●) – по: Habicht et al., 2010; микросателлитных локусов: (■) – по: Варнавская, 2006. Числовые обозначения выборок см. в табл. 1, 2.

Таблица 2. Характеристика выборок *Oncorhynchus nerka* и их генетические показатели, рассчитанные по результатам анализа полиморфизма 13 микросателлитных локусов

Регион	№	Место вылова	Дата вылова	Обозначение	<i>n</i>	<i>He(SD)</i>	<i>n_a(SD)</i>	<i>M</i> -отношение
Чукотка, Наваринский р-н	1	Р. Крутая	08.2001	ChKr	25	0.640(0.219)	6.8(3.7)	0.629
	2	Р. Каутаям		ChKau	24	0.620(0.235)	7.5(5.6)	0.566
	3	Оз. Мангискон		ChML	25	0.586(0.208)	6.1(4.1)	0.595
	4	Оз. Подарок		ChPL	25	0.608(0.236)	5.9(3.7)	0.589
	5	Зал. Какангут		ChKak	20	0.631(0.201)	7.2(5.6)	0.557
	6	Р. Какангут		ChKakR	25	0.624(0.234)	7.6(5.5)	0.569
	7	Оз. Ваамочка		ChL	30	0.622(0.264)	8.5(6.2)	0.706
	8	Р. Ваамочка		ChR	24	0.602(0.223)	7.2(4.3)	0.659
Камчатка, Наваринский р-н	9	Р. Таманваям, оз. Анана	26.07.2001	KAna	50	0.674(0.223)	9.4(5.5)	0.727
	10	Оз. Лагуна Северная	23.06.2002, 27–30.06.2002	KSL	100	0.664(0.206)	10.8(6.5)	0.759
	11	Оз. Лагуна Анана	24.06– 17.07.2002	KAL	180	0.687(0.194)	11.6(7.7)	0.703
Олюторский зал.	12	Р. Апука, оз. Ватыт-Гытхын	23.07.2001, 23.07.2002	KAvat	102	0.612(0.223)	10.2(8.8)	0.693
	13	Р. Пахача, оз. Потат-Гытхын	31.07.2001	KPhpot	54	0.626(0.184)	7.8(5.3)	0.579
Корфский зал.	14	Р. Култушная (Илирваям), оз. Илир-Гытхын	31.07.2001, 07–10.08.2002	KIliL	140	0.660(0.228)	12.1(9.1)	0.713
Карагинский зал.	15	Р. Ивашка	01.08.2003	KIv	98	0.633(0.252)	11.7(8.9)	0.728
Бассейн р. Камчатка	16	Р. Камчатка	22.06.1998, 2001, 04–05.07.2003	KK	190	0.654(0.202)	15.2(12.7)	0.753
	17	Р. Еловка	2002, 01–02.08.2003	KKel	175	0.674(0.194)	13.8(11.8)	0.738
	18	Р. Двуюрточная	13–27.07.2001, 13–16.07.2003	KKdv	156	0.651(0.207)	12.4(10.8)	0.735
	19	Р. Киревна	18–20.07.2003	KKkir	104	0.664(0.196)	11.7(10.4)	0.782
	20	Оз. Куражечное	12–14.07.2003	KKkur	115	0.623(0.232)	12.8(11.5)	0.720
	21	Р. Щапина	29.06.1998	KKsch	32	0.667(0.199)	9.9(6.4)	0.638
	22	Р. Китильгина	29.06.1998	KKkit	45	0.707(0.154)	8.8(5.1)	0.567

Таблица 2. Окончание

Регион	№	Место вылова	Дата вылова	Обозначение	<i>n</i>	<i>He</i> (<i>SD</i>)	<i>n_a</i> (<i>SD</i>)	<i>M</i> - отношение
Оз. Азабачье	23	Р. Лотная	07.1996	KKalot	20	0.634(0.213)	8.1(5.6)	0.629
	24	Ключ Атхл		KKaath	20	0.609(0.232)	7.8(5.5)	0.605
	25	Ключ Рыбоводный		KKaryb	20	0.633(0.193)	6.8(3.7)	0.577
	26	Р. Култучная (бухта)	10.09.1998	KKakul	31	0.648(0.223)	9.4(7.0)	0.577
	27	Р. Бушуйка	15.09.1998, 08.09.2001, 23.07.2004	KKa	73	0.660(0.179)	7.6(5.8)	0.620
	28	Бух. Аришкина	07.09.2003	KKaor	30	0.628(0.220)	8.2(5.8)	0.621
	29	Бух. Снови- довская	05.09.2003	KKasno	30	0.636(0.216)	8.3(5.9)	0.618
Юго- Восточная Камчатка	30	Р. Жупанова	08.2003	KZup	50	0.689(0.207)	8.6(6.5)	0.674
	31	Зал. Авачинский	10–25.07.2002	KAv	70	0.628(0.210)	10.5(9.9)	0.686
	32	Р. Большая Саранная	09.07.1998	KSar	50	0.649(0.233)	7.4(3.3)	0.600
	33	Р. Лиственичная	02.08.1998	KList	38	0.671(0.177)	7.2(3.6)	0.577

Примечание. *M*-отношение — *M*-ratio по: Garza, Williamson, 2001; полужирным шрифтом выделены оценки *M*-отношения, указывающие на вероятное “бутылочное горлышко” в популяции.

метно снижается средняя скорость изменения функции. Затем в процедуре DAPC использовали оптимальное число групп, определённое вышеописанным способом, и 30 первых выделенных главных компонент. Далее графически визуализировали вероятности отнесения каждого генотипа к тому или иному кластеру.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Из 45 проанализированных SNP два локуса, *p53-576* и *RAG1-103*, оказались мономорфными в полном наборе данных по выборкам восточно-камчатской нерки. После объединения сцепленных и исключения мономорфных локусов итоговая SNP-панель насчитывала 40 полиморфных SNP. Среди микросателлитных локусов наибольшим полиморфизмом характеризовался *Oki10* (максимум 51 аллель, в среднем 25.8), наименее полиморфны — локусы *Oki1a* и *Oki1b* (максимум соответственно 6 и 5, в среднем 3.12 и 3.24 аллеля на локус).

По результатам ординации выборочных аллельных частот 40 локусов SNP на плоскости

главных компонент методом PCA на территории восточно-камчатского побережья Тихого океана и беринговоморского побережья обособляются региональные комплексы популяций: северо-восточный (включает речные системы Олюторского залива и Наваринского района), комплекс бассейна р. Камчатка и, вероятно, водоёмов юго-востока Камчатки, представленный всего одной выборкой из р. Авача (рис. 2а, 2б). Суммарно было выделено четыре фактора, объясняющих в сумме более 57% изменчивости генетических признаков. Первая компонента отвечала главным образом за дифференциацию нерки бассейна р. Камчатка и озёрно-речных систем беринговоморского побережья и объясняла изменчивость как минимум семи локусов: *STC-410*, *HpaI-436*, *hcs71-220*, *GHI-2461*, *ZNF-61*, *GPH-414*, *ACBP-79*; вторая — преимущественно *GPDH2*; третья — *U504-141* и *U503-170*; четвёртая — *Ots213-181*. Отметим, что по третьей и четвёртой компоненте обособилась выборка из р. Авача, расположенной на юго-восточном побережье полуострова. При этом выборка чукотской нерки вне зависимости от выбранных

проанализированных выборках претендентами на воздействие дифференцирующего отбора были локусы *MHC2_190v2*, *MHC2_251v2*, *GPH-414*, *serpin*, *HGFA* ($p < 0.01$) и *GHI-2165*, *HpaI-99*, *U401-224*, *STC-410*, *ALDOB-135*, *GPDH* ($p < 0.05$); балансирующего — анонимный локус *U504-141* и *LEI-87* ($p < 0.01$). Все перечисленные выше локусы, а также три митохондриальные SNP, объединённые в локус *mtDNA*, исключили из анализа. По построенной по данным об изменчивости 27 предположительно нейтральных локусов SNP сети также хорошо прослеживается дивергенция между неркой бассейна р. Камчатка и северо-восточных популяций, при этом авачинская популяция обособляется в отдельную линию (рис. 2г). Вместе с тем после исключения потенциально селективных локусов количество неопределённости в топологии сети существенным образом сократилось.

В контексте общей схемы анализа данных частоты 13 микросателлитных локусов были спроецированы на плоскость первых двух главных компонент (рис. 3а). Привлечение гораздо более подробного материала по всему северо-западному тихоокеанскому побережью даёт возможность выделить в этом регионе четыре комплекса популяций нерки: 1) Мейныпильгынской озёрно-речной системы, 2) группиров-

ки рек Корякского нагорья (водоёмы побережья Олюторского района), 3) бассейна р. Камчатка и 4) юго-востока Камчатки. Отметим, что выделенные кластеры не пересекаются, однако единственная выборка из водоёма Карагинского залива — р. Ивашка — попадает в кластер юго-восточных популяций. В расщеплённой сети, построенной для микросателлитных локусов (рис. 3б), также можно выделить четыре клады, формирующиеся преимущественно по географическому принципу. При этом выборка из р. Ивашка отчётливо отделяется от других клад в филогенетической сети двумя расщеплениями с высокими весами.

Для выявления значимости фактора потока генов в формировании территориальных популяционных комплексов нерки провели проверку гипотезы изоляции расстоянием для обоих типов маркеров. Для оценки значимости корреляции между матрицами генетических и географических дистанций как на всём восточно-камчатском побережье, так и отдельно по регионам использовали Мантель-тест. Корреляция генетических и географических дистанций между популяциями на всём побережье была значима как для микросателлитных ($p = 0.0057$), так и для 27 нейтральных SNP-локусов ($p = 0.0005$). При этом в пределах комплексов результаты тестов

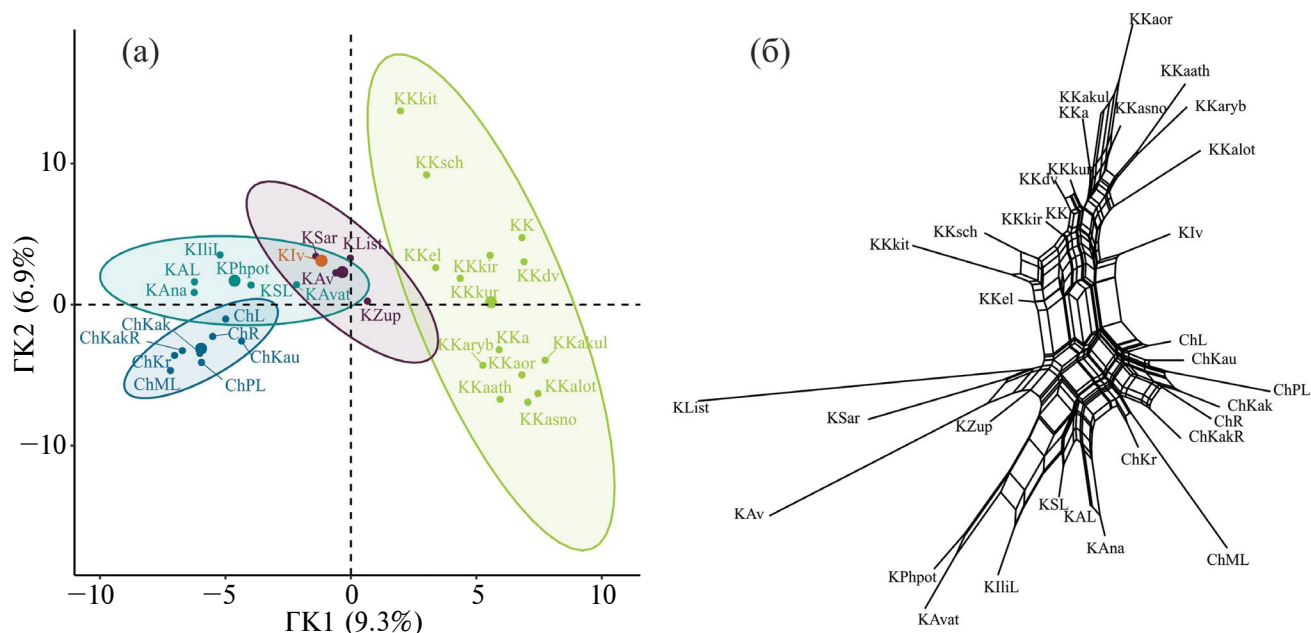


Рис. 3. Ординация выборок нерки *Oncorhynchus nerka* из водоёмов Восточной Камчатки в пространстве двух первых главных компонент (ГК), объясняющих в сумме более 16% дисперсии аллельных частот 13 микросателлитных локусов (а), и филогенетическая сеть Neighbor-Net, построенная по хордовым дистанциям, которые рассчитаны по аллельным частотам микросателлитных локусов (б). Обозначения выборок см. в табл. 2; ост. обозначения см. на рис. 2.

были незначимы как для микросателлитных данных (популяции Корякского нагорья и Чукотки, $p = 0.0736$; бассейн р. Камчатка, $p = 0.0877$; юго-восток Камчатки, $p = 0.7966$), так и для SNP (популяции Корякского нагорья и Чукотки, $p = 0.3471$; бассейн р. Камчатка, $p = 0.0834$). Эти результаты свидетельствуют о высокой связности популяций в пределах комплексов за счёт миграции генов и более выраженной изоляции между удалёнными регионами.

Структура популяционной системы нерки р. Камчатка изучена более детально с привлечением данных по обоим типам маркеров. Картина дифференциации выборок, полученная с помощью PCA-анализа частот микросателлитных локусов (рис. 4), не соответствует структуре популяций, определённой по результатам анализа полиморфизма локусов SNP. По микросателлитным данным, в бассейне р. Камчатка дифференцируются группировки популяций притоков верхнего течения реки, среднего течения и оз. Азабачье (в пределах которого выделяются группы ранней и поздней нерки), нерестящихся соответственно в ключах, притоках и на литоральных нерестилищах (рис. 4а). По результатам PCA-анализа SNP-данных можно заключить, что разбиение на кластеры в некотором приближении определяется удалённостью места взятия проб от устья реки (корреляция с расстоянием частично прослеживается по второй компоненте), а наибольшие оценки дивергенции были свойственны выборкам из рек Еловка и Двухюрточная. Причём некоторые локусы, отвечающие за эту дивергенцию (в основном вовлечённые в иммунные процессы – отдельные генотипы локуса *MHC2* и *LEI-87*, а также замена в гене гормона роста *GHI-2165*), числились в списке локусов-кандидатов на действие отбора в азиатских популяциях нерки.

Для выявления внутривидовой структуры нерки Восточной Камчатки и Чукотки проведён DAPC-анализ собственных данных по однонуклеотидному полиморфизму. Кластеризация индивидуальных генотипов с помощью DAPC-анализа с предварительно заданными группами (семь выборок, $K = 7$) позволила в первом приближении разграничить четыре кластера точек на плоскости двух первых дискриминантных функций (рис. 5а). Как видно по минимальному остоному дереву, построенному по квадратичным Евклидовым расстояниям, центроиды выборок из озёр Азабачье и Ваамочка,

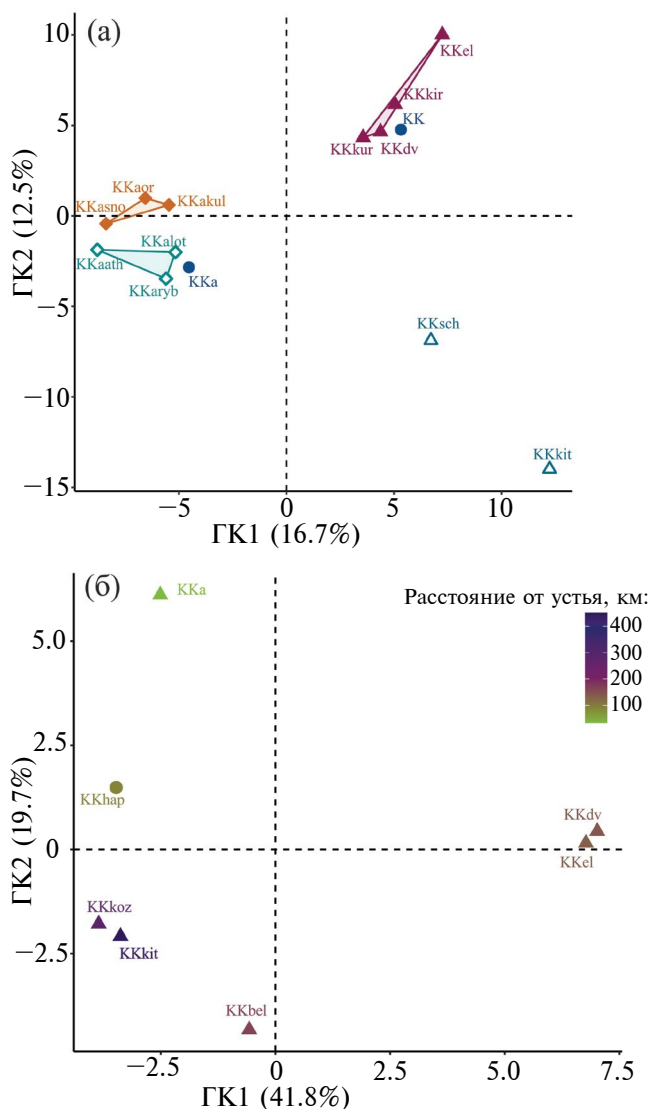


Рис. 4. Расположение выборок нерки *Oncorhynchus nerka* бассейна р. Камчатка в пространстве двух первых главных компонент (ГК) по результатам анализа полиморфизма 13 микросателлитных локусов (а) и 40 SNP-локусов (б). Тип выборки: а: (●) – смешанная, (▲) – поздние речные рыбы, (△) – ранние речные, (◆) – поздние озерные, (◇) – ранние озерные; б: (●) – смешанная, (▲) – ранние рыбы. Часть символов, соответствующих выборкам рыб из одного нерестового биотопа и сходных по срокам нереста, объединены в полигоны. Расстояние от устья до места сбора проб обозначено градиентной заливкой. Обозначения выборок см. в табл. 1, 2; ост. обозначения см. на рис. 2.

а также двух выборок из устья р. Камчатка наиболее дистанцированы друг от друга, в то время как кластеры рек Корякского нагорья в значительной степени перекрываются. Повторный анализ DAPC при определении кластеров *de novo* ($K = 4$) (рис. 5б) позволил выделить три группы популяций нерки северо-западного побере-

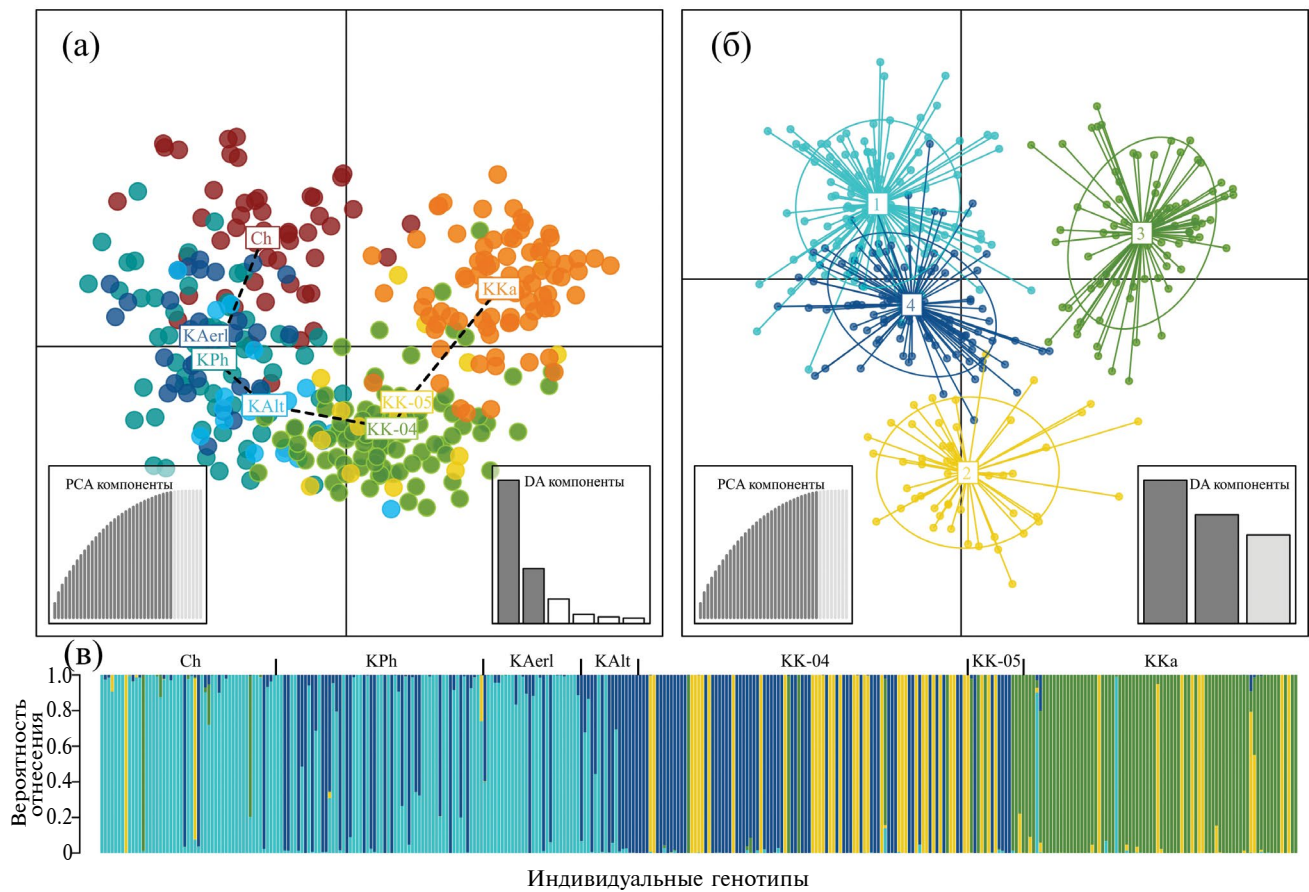


Рис. 5. Разделение групп особей нерки *Oncorhynchus nerka* в пространстве двух первых дискриминантных функций (DA-компоненты): а – с использованием предварительно заданных групп (по числу выборок), на скаттер-диаграмму спроецировано минимальное остовное дерево, построенное по Евклидовым дистанциям, которые рассчитаны по аллельным частотам 40 SNP-локусов; б – группы определены *de novo*, выделено четыре кластера; в – гистограмма, отражающая вероятности отнесения индивидуальных генотипов к выделенным кластерам: (■) – 1, (■) – 2, (■) – 3, (■) – 4. Обозначения выборок см. в табл. 1.

жья Тихого океана: 1) популяции р. Камчатка, 2) оз. Азабачье и 3) группировку стад Корякского нагорья и Чукотки (рис. 5в). Как видно из диаграммы индивидуальных вероятностей принадлежности к выделенным кластерам, выборки из р. Камчатка неоднородны и представлены тремя кластерами – вторым, третьим и четвёртым, также “гибридное” происхождение, по всей видимости, имеют выборки рек Пахача и Апука.

ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам анализа полиморфизма нейтральных микросателлитных локусов и однонуклеотидных замен в ДНК азиатской нерки восточного побережья Камчатки и Чукотки выделены региональные комплексы популяций: 1) северо-восточный (включает речные системы Олюторского залива и Наваринского района),

2) бассейна р. Камчатка, 3) юго-востока Камчатки и 4) по всей видимости, Карагинского залива, представленный всего одной выборкой из р. Ивашка.

Популяции нерки Олюторского и Наваринского районов формируют единый комплекс, вероятно, в связи с географической близостью и сходством условий воспроизводства данного вида в озёрно-речных системах Корякского нагорья. В связи с обилием озёр в бассейнах рек здесь доминирует по численности озёрная форма нерки. Высокоширотное расположение этих озёрно-речных систем (климат приближается к субарктическому) сказывается на их гидрологическом и гидрохимическом режимах и, как следствие, на условиях пресноводного периода жизни молоди исследуемого вида. Однако, несмотря на определённое сходство в экологии нереста и пресноводного нагула, озёрная нерка

обследованных водоёмов данного региона в зависимости от удалённости озера относительно устья реки, его геоморфологии, а также гидро-биологических и климатических условий в нём, различается протяжённостью и продолжительностью анадромной миграции, сроками нереста и эмбрионального развития, длительностью пресноводного нагула, рядом фенотипических характеристик. Так, для популяции Мейныпильгынской озёрно-речной системы свойствен ряд биологических особенностей: почти вся нерка данной системы реофильная и нерестится в реках и ручьях, впадающих в крупные прибрежные лиманно-фиордовые озёра, в которых вся молодь до откочёвки в океан проводит 1–2 года, кроме того почти всю нерку этого водоёма можно отнести к ранней сезонной форме (поздняя встречается единично) (Голубь, 2003). Морфологически к Мейныпильгынской озёрно-речной системе близки бассейны озёр Лагуна Анана и Лагуна Северная (оба водоёма – прибрежные озёра лагунного типа, в которых нерка нерестится как на литорали (частично), так и в их притоках (преимущественно)), что, видимо, сказалось на расположении выборки в пространстве первых главных компонент (выборки сгруппировались вместе с выборкой из оз. Ваамочка). В отличие от чукотской нерки популяции, воспроизводящиеся в реках Апука и Пахача, подразделены на сезонные расы; ранняя нерестится в озёрах, поздняя – в реке и её притоках, причём поздняя форма доминирует по численности (Шубкин, Бугаев, 2022). Озеро Ватыт-Гытхын расположено в нижнем течении р. Апука (40 км от устья), сюда заходит более мелкая ранняя нерка (Кловач, Рой, 2010). Нерест нерки в озере наблюдается как на литорали, так и в его притоках (Остроумов, 2007). В верховьях (на расстоянии 250 км от устья) и в притоках относительно небольших озёр среднего и верхнего течения реки воспроизводится более крупная нерка реофильной поздней расы (Кловач, Ельников, 2013). По опросным данным, в бассейне р. Пахача нерка более раннего срока хода поднимается в оз. Потат-Гытхын, расположенное в верховье р. Пылговаям (правый приток Пахачи) – в межгорной тектонической депрессии на расстоянии 224 км от устья (Бугаев, Кириченко, 2008), поздняя – нерестится в притоках основного русла. Нерест в бассейне озера проходит как на литорали, так и в его притоках (Остроумов, 2007). Ихтиофауна этого водоёма весьма своеобразна, в нём отмечены виды-представители арктической фауны,

не встречающиеся в других озёрах Камчатского края – сиги (валёк *Prosopium cylindraceum*, жилая сибирская ряпушка *Coregonus sardinella*), хариус *Thymallus arcticus mertensii*, тонкохвостый налим *Lota lota leptura* и подкаменщик *Cottus* cf. *poecilopus*. Кроме того, на литорали озера обитает пресноводная полихета *Manayunkia* sp., этот род в водоёмах Дальнего Востока России описан только в оз. Азабачье (р. Камчатка), имеющем морское происхождение (Бугаев, Кириченко, 2008). В силу того, что в оз. Потат-Гытхын сохранилась реликтовая морская и пресноводная фауна, этот водоём, вероятно, каким-то образом имел сообщение с реками арктического стока, не покрывался льдом во время последнего плейстоценового максимума и мог послужить рефугиумом и для озёрных популяций нерки. Однако пока нет оснований считать, что современная популяция нерки этого озера имеет иное происхождение, нежели речные стада данного и соседних с ним бассейнов, так как по результатам ординации выборки в пространстве первых главных компонент ни одна из них не показала особенно высокого уровня дифференциации, наоборот, выборки кластеризовались согласно принадлежности к своему речному бассейну (причём выборки озёрной нерки обеих рек группировались вместе, тогда как поздняя речная нерка р. Апука отделилась). Кроме того, аллельное разнообразие микросателлитных локусов и гаплотипическое разнообразие последовательностей контрольного региона мтДНК в реках Северо-Восточной Камчатки и Чукотки не превышало средних оценок генетического разнообразия в большинстве камчатских популяций нерки, в том числе отнесённых ранее к западно-камчатскому комплексу (Варнавская, 2006; Khrustaleva et al., 2020). По результатам анализа генетического смешения в программе STRUCTURE 2.3.4 (Хрусталева и др., 2017) выборки Северо-Восточной Камчатки и Чукотки формировали единый кластер гибридного происхождения. Интересно, что в выборке р. Пахача обнаружена замена SNP (локус *RAG1-103*), не встречающаяся более нигде на территории азиатского побережья, но с высокой частотой отмечалась в популяциях американской нерки залива Аляска (Habicht et al., 2010). По результатам анализа полиморфизма 14 микросателлитных локусов нерки Азии и Северо-Американского континента, популяции Олюторского залива (в том числе озёр Потат-Гытхын и Ватыт-Гытхын) были ближе к нерке Бристольско-

го залива и Аляски, нежели к другим камчатским стадам (Варнавская, 2006), или попадали в общую с ними кладу (Beacham et al., 2006a). По частотам аллелей аллозимных генов данная популяция также была схожа с американскими (Пустовойт, 1995). Можно предположить, что в формирование современного разнообразия популяций северо-западного побережья Берингова моря основной вклад внесли предковые популяции, наиболее вероятно, североамериканского происхождения, заселившие освободившиеся ото льда азиатские водотоки во время последней голоценовой трансгрессии (в течение всего позднего Плейстоцена вся территория Корякского нагорья была покрыта ледниковым щитом (Batchelor et al., 2019)). Гипотеза об американском происхождении большинства российских популяций нерки выдвигалась ранее (Varnavskaya et al., 1994), согласно выводам, сделанным авторами, немногочисленные популяции небольших локальных рефугиумов на азиатском побережье внесли весьма ограниченный вклад в генетический профиль современных популяций Азии. Судя по имеющимся данным, несмотря на то что оз. Потат-Гытхын, возможно, не покрывалось ледником в течение позднеплейстоценовых климатических осцилляций, маловероятно, что в нём сохранялась достаточно крупная популяция жилой нерки для широкомасштабной экспансии в водоёмы азиатской части ареала, так как её следов, по-видимому, не сохранилось. Наиболее вероятно, что инвазия американской нерки в Азию в то время воспрепятствовала расселению относительно малочисленных сохранившихся в локальных рефугиумах аборигенных популяций.

Несмотря на то что популяции рек Карагинского залива в настоящей работе представлены лишь одной выборкой из р. Ивашка, можно предположить, что нерка данного района будет отличаться от нерки других регионов восточного побережья Камчатки и Чукотки в силу особенностей географии, климата, гидрологии и морфологии речной сети данного региона. Это продемонстрировано в работе Пильганчук и Шпигальской (2013) на более представительных данных из водоёмов Карагинского залива и зал. Корфа. По данным Шубкина и Бугаева (2021, 2022), на Карагинском побережье преобладают относительно небольшие водотоки с быстрым течением, в системе которых отсутствуют крупные нагульно-нерестовые озёра, соответственно, здесь доминирует по численности речная нерка, тогда как в крупных озёрно-речных си-

стемах Олюторского района — озёрная. Кроме того, если в Олюторском районе преобладает поздняя раса, то в Карагинском соотношение численностей рас близко к 1 : 1. Для этих районов также наблюдается расхождение в сроках подхода нерки к рекам: нерка заходит в реки Олюторского района в более ранние сроки, чем в водоёмы Карагинского залива. Авторы отмечают, что выявленная ранее Пильганчук и Шпигальской (2013) пространственная структура вида на уровне генетических отличий хорошо соответствует административному районированию, используемому для описания биологической структуры промысловых запасов нерки Северо-Восточной Камчатки (Шубкин, Бугаев, 2022).

Выборки из водоёмов юго-восточного побережья Камчатки также объединяются в отдельную группу, это может объясняться их территориальной близостью и сходными условиями воспроизводства нерки этих популяций — почти вся молодь нагуливается в озёрах (в р. Лиственничная — оз. Лиственничное, в р. Большая Саранная — оз. Большое Саранное, в Авачинском заливе в р. Паратунка — озёра Ближнее и Дальнее, в р. Авача — озёра Верхне-Авачинское и Медвежье) и проводит в них 2–3 года и более (Бугаев, 2011). Немного дистанцирована от них выборка из р. Жупанова, в бассейне которой отсутствуют озёра, подходящие для нереста производителей и нагула молоди, соответственно, основу стада составляет речная нерка, молодь которой скатывается преимущественно в возрасте 1 года (Бугаев, Тиллер, 2018).

Таким образом, на основе анализа данных по изменчивости двух типов генетических маркеров на побережье Восточной Камчатки и Чукотки можно выделить группы популяций нерки, или популяционные комплексы, характеризующиеся сходными условиями воспроизводства, сходными биологическими характеристиками, формирующимися в зависимости от преобладающих на данной территории типов пресноводных водоёмов, которые объединяют их генными потоками и общим происхождением, относительно изолированные от других подобных комплексов и соответствующие общепринятым в прогнозировании единицам запаса или эколого-географическим единицам в терминах Животовского (Zhivotovsky et al., 2015; Животовский, 2016). В настоящей работе используется более общее понятие — региональные комплексы, так как формирование таких комплексов не

в последнюю очередь идёт в соответствии с паттернами колонизации видом региона в относительно недавнем прошлом (в течение голоценовой трансгрессии океана ~ 10–12 тыс. лет назад), но в то же время в тесной взаимообусловленности с экологическими характеристиками заселяемых водоёмов и адекватным им набором жизненных стратегий.

Более детальный анализ генетической изменчивости нерки бассейна р. Камчатка свидетельствует о несоответствии нейтральной структуры данной популяции и структуры, определённой по результатам анализа полиморфизма локусов SNP (рис. 4). Это, вероятно, связано с тем, что дивергенция по микросателлитным локусам обусловлена главным образом дрейфом генов и мутациями, поэтому различия между выборками отражают лишь длительность и степень изоляции между популяциями, тогда как SNP, в том числе локализованные в кодирующих областях генома, могут характеризовать как демографические (дрейф генов, “бутылочное горлышко”) и исторические (последнее расселение, вторичный контакт, эффект основателя), так и адаптивные процессы в популяциях. Высокая степень дифференциации между группировками популяций притоков верхнего течения реки, среднего течения и оз. Азабачье, выявляемая по частотам микросателлитных локусов, свидетельствует о существенных ограничениях потока генов между ними. Эти данные в целом хорошо соотносятся с результатами исследования той же популяционной системы с привлечением частично других локусов (четыре новых и шесть, использованных в настоящей работе) и более современных выборок (Пильганчук и др., 2019). Однако это касается в первую очередь более высокоуровневых группировок: деление на группы популяций верхних, средних и нижних участков бассейна. При этом более низкоуровневая организация частично отличается — среди популяций среднего течения дифференцируются несколько выборок из рек Еловка и Двухюрточная (также из оз. Куражечное, расположенного в пойме р. Камчатка, 15 км ниже устья р. Еловка) (Пильганчук и др., 2019), что ближе к структуре, полученной в настоящем исследовании с использованием панели из 40 локусов SNP.

Различные авторы (Варнаевская, 2006; Beacham et al., 2006a; Бугаев, Кириченко, 2008; Khrustaleva et al., 2020) неоднократно высказывали предположения, о том что в течение верх-

неплейстоценовых изменений климата один из крупных рефугиумов на территории азиатской части ареала нерки располагался в палеобассейне р. Камчатка. Предположительно генетические особенности, свойственные данной популяционной системе, сформировались в результате длительной изоляции её части в течение последнего ледникового максимума в огромном озере, занимавшем всю территорию Паракамской низменности (Бугаев, Кириченко, 2008), стремительной экспансии в период голоценовой трансгрессии в освободившиеся ото льда водоёмы, а также вторичного контакта с адвентивными популяциями, колонизировавшими преимущественно нижние участки бассейна р. Камчатка после отступления ледника (Брыков и др., 2005; Khrustaleva et al., 2020). Согласно результатам SNP-анализа, полученным в настоящей работе, в общем пуле выборок из бассейна р. Камчатка обособляются выборки рек Еловка и Двухюрточная (приток р. Еловка). Ранее в выборке из р. Двухюрточная (а также р. Жупанка, верхнее течение р. Камчатка) были выявлены наиболее высокие оценки гаплотипического разнообразия мтДНК среди всех азиатских популяций нерки (Khrustaleva et al., 2020; Хрусталева, 2021). По данным настоящего исследования, в реках Еловка и Двухюрточная по обоим типам маркеров также наблюдались наиболее высокие оценки внутривидового разнообразия (табл. 1, 2), а по микросателлитным данным в выборках из притоков верхнего течения выявлены экстремально высокие значения ожидаемой гетерозиготности. Можно предположить, что палеобассейн в среднем и верхнем течении р. Камчатка был крупным рефугиумом (Брайцева и др., 1968), в котором, вероятно, со времён сангамонского (эемского) межледникового (130–115 тыс. лет назад) и в течение всего последнего оледенения (максимум ~ 265.0–19.0 тыс. лет назад, дегляциация ~ 16900–12680 лет назад) существовала (и существует до настоящего времени) многочисленная популяция. По мнению Бугаева и Кириченко (2008), вся современная Камаковская низменность являлась ложем большого холодноводного озера, и вполне вероятно, что в реках, в него впадающих, во время последнего ледникового максимума воспроизводились популяции нерки, дожившие до наших дней. Можно выдвинуть предположение о том, что, несмотря на то что речная сеть претерпела изменения в ходе осушения озера, перестройки русла из-за таяния ледников и геологических, тектонических

и вулканических процессов, протекавших в то время в данном регионе, реки Двухюрточная и Жупанка являются реликтовыми водотоками, некогда соединявшимися с Паракамским озером, в которых сохранились аборигенные популяции, пережившие последнее оледенение. Для популяций нерки среднего течения р. Камчатка (группировка Е — по: Бугаев, 1995) привязанность к Паракамскому палеобассейну трансформировалась в жизненные стратегии, связанные с миграцией сеголеток с нерестилищ для нагула в течение года в глубоком оз. Азабачье (современные озера Камаковской низменности относительно невелики, мелководны, в них непродолжительное время нагуливается молодь в основном из притоков верхнего течения р. Камчатка). Остальные участки русловой сети данной озёрно-речной системы, по всей видимости, заселялись по мере их формирования после её перестройки как аборигенными, так и адвентивными популяциями, произошедшими в результате вторичного контакта азиатских и американских (берингийских) популяций данного вида. Таким образом, раннюю нерку р. Двухюрточная или, что наиболее вероятно, оз. Двухюрточное в её истоке, (равно как и популяцию р. Жупанка) можно причислить к ледниковым реликтам. Результаты изучения полиморфизма локусов SNP, полученные в настоящей работе, свидетельствуют в пользу этой гипотезы. Аналогичные предположения уже высказывались ранее (Varnavskaya et al., 1994) по результатам анализа аллозимной изменчивости нерки Азии и Северной Америки, однако по микросателлитным данным подтвердить их не удалось (на диаграмме РСА и филогенетической сети выборки рек Двухюрточная и Еловка группировались вместе с остальными выборками из среднего течения реки), вероятно, вследствие конвергентного сходства аллелей (гомоплазии) этих быстро эволюционирующих участков генома.

Опираясь на результаты анализа изменчивости двух типов маркеров, можно утверждать, что нерка оз. Азабачье генетически существенно отличается от нерки, воспроизводящейся на других озёрных и речных нерестилищах бассейна р. Камчатка. Генетическая дивергенция азабачинской и речной нерки в бассейне р. Камчатка неоднократно демонстрировалась в работах по изучению полиморфизма микросателлитных локусов и последовательностей мтДНК (Брыков и др., 2005; Варнавальская, 2006; Пильганчук и др., 2010, 2019; Пильганчук,

Шпигальская, 2013; Khrustaleva et al., 2020), и, согласно предположению Брыкова (2005), обусловлена различным происхождением нерки верхних и нижних участков речного бассейна. Недавние исследования микросателлитной изменчивости нерки данной озёрно-речной системы также позволили выделить в бассейне реки три группировки: популяции верхнего течения, средней части бассейна и оз. Азабачье (Пильганчук, 2019). В настоящей работе по 45 SNP генотипирована наиболее многочисленная популяция ранней нерки оз. Азабачье, воспроизводящаяся на ручьевых нерестилищах небольшой р. Бушуйка, впадающей в озеро. По-видимому, отличия азабачинской нерки обусловлены помимо её происхождения ещё и её демографической историей. Относительно небольшие популяции могли испытывать в недавнем прошлом колебания численности, о чём свидетельствуют тесты на прохождение “бутылочного горлышка” (табл. 1, 2). Репродуктивная изоляция и небольшой эффективный размер популяции могут приводить к смещению аллельных частот вследствие дрейфа генов и/или инбридинга. Однако эффект последнего незначителен, так как оценки коэффициента инбридинга для микросателлитных локусов во всех выборках из притоков и литоральных нерестилищ озера были близки к нулю (Пильганчук и др., 2013; Пильганчук, 2019), а для локусов SNP коэффициент инбридинга в выборке из р. Бушуйка (ККа) также в среднем не превышал 0.03.

Анализ генетического смешения с помощью DAPC позволил выделить четыре группы генотипов нерки в популяциях Корякского нагорья и р. Камчатка. Судя по характеру их распределения в выборках, они могут быть представлены некими внутривидовыми группировками. Так, выборку из устья р. Камчатка (КК-04) собирали в течение первой половины — середины массового хода поздней нерки, а из приведённой диаграммы (рис. 5в) следует, что представители четвёртого кластера доминировали по численности в первых партиях хода, тогда как второго — ближе к его середине. Эти результаты полностью воспроизводят результаты байесовской кластеризации выборки из устья р. Камчатка, полученные ранее (Хрусталева и др., 2015; Хрусталева, Кловач, 2019). Данные группировки были интерпретированы как популяции поздней нерки, воспроизводящиеся в притоках верхнего течения и мигрирующие на нерестилища в начале массового хода (морской

экотип — по: Wood, 1995), и группа популяций притоков среднего течения, заходящих в реку на нерест несколько позднее, молодь которых нагуливается в оз. Азабачье до ската в море. Группы различались фенотипически: мигрирующие раньше особи из верховий реки были более мелкими и преимущественно имели речной возраст 1+, тогда как среди мигрирующих позднее представителей группировки среднего течения доля особей, нагуливающихся в пресной воде 2 года, была существенно выше. В этом контексте вполне закономерно, что часть особей из рек Корякского нагорья были отнесены к кластеру 4, так как в этих реках так же существует типичная реофильная нерка (экотип река/море — по: Wood, 1995), нерестящаяся в ручьях и притоках верхнего течения. Так, в выборке р. Апука, где ранее в нерестовом стаде удалось выделить раннюю озёрную (из оз. Ватыт-Гытхын) и позднюю речную, нерестящуюся в верховьях реки, формы (Кловач, Рой, 2010), последняя (выборка KAlt) также представлена преимущественно четвёртым кластером. В р. Пахача (смешанная выборка из устья преимущественно нерки раннего хода) на долю таких особей приходится ~ 30–40%, а в Мейныпильгинской озёрно-речной системе они встречаются лишь единично, так как реки данной озёрно-речной системы короткие, нерестилища расположены в их нижних и средних участках, а молодь нагуливается в крупных прибрежных озёрах Ваамочка и Пикульнейское (Голубь, 2003), т.е. всю нерку их бассейнов можно отнести к озёрной форме. Таким образом, SNP дают возможность не только выявлять высокоуровневую структуру (дифференцировать локальные популяции, метапопуляции и региональные комплексы нерки), но и выделять в смешанных выборках экологические формы и экотипы в силу высокой разрешающей способности адаптивно значимых замен. Более того, вследствие относительно низкого темпа накопления мутаций SNP-локусы сохраняют следы исторических перестроек в крупных популяциях, связанных с плейстоценовыми климатическими циклами, в течение длительного времени. Выявленные в настоящем исследовании с использованием микросателлитных данных низкоуровневая внутривидовая структура и выраженные различия между сезонными расами и экологическими формами нерки озёрно-речных систем Камчатки и Чукотки свидетельствуют о том, что нейтральные маркеры способны обнаруживать не только аллопатрическую или симпатриче-

скую изоляцию между внутривидовыми группировками нерки, но и изоляцию посредством адаптации на уровне типов нерестилищ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Посредством метаанализа и синтеза данных, полученных с использованием разных молекулярных подходов, решена задача выявления пространственной генетической структуры нерки на рассматриваемой части ареала как по нейтральным микросателлитным маркерам, так и по однонуклеотидным заменам, некоторые из которых предположительно несут адаптивную нагрузку. Если на крупномасштабной географической шкале характер дивергенции популяций и их комплексов по обоим типам маркеров был сходным, то на локальной шкале (в пределах одной крупной озёрно-речной системы р. Камчатка) нейтральная генетическая структура не соответствовала уровням дифференциации, определённым по аллельным частотам локусов SNP. В целом генетическая структура нерки Восточной Камчатки и Чукотки хорошо соответствует эколого-географическому районированию побережья и вполне согласуется с территориальным делением на административные единицы Камчатского края и схемой промыслового районирования восточно-камчатского побережья, традиционно используемой для прогнозирования запаса. Здесь выделяются четыре крупных региональных комплекса популяций: Корякского нагорья (северо-восток Камчатки и Южная Чукотка), Карагинского залива, бассейна р. Камчатка и юго-востока Камчатки. Становление таких крупных комплексов на Азиатском побережье Тихого океана связано с историей колонизации видом региона и его адаптацией к условиям воспроизводства в речных и озёрно-речных системах Восточной Камчатки и Чукотки.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 23-24-00307 (<https://rscf.ru/project/23-24-00307/>).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брайцева О.А., Мелекесцев И.В., Евтеева И.С., Луникива Е.Г. 1968. Стратиграфия четвертичных отложений и оледенения Камчатки. М.: Наука, 245 с.
- Брыков Вл.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 А.В., Бугаев В.Ф., Погодаев Е.Г. 2015. Возрастная и размерно-массовая структура локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* некоторых нагульно-нерестовых озёр Камчатского края // Изв. ТИНРО. № 180. С. 3–38.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2015-180-3-38>
- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос, 464 с.
- Бугаев В.Ф. 2011. Азиатская нерка—2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX—начале XXI вв.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 380 с.
- Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е. 2008. Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки (включая некоторые другие водоемы ареала). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 280 с.
- Бугаев В.Ф., Тиллер И.В. 2018. О биологии нерки *Oncorhynchus nerka* р. Жупанова (Восточная Камчатка) // Изв. ТИНРО. № 193. С. 78–87.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-193-78-87>
- Бугаев В.Ф., Бугаев А.В., Дубынин В.А. 2007. Биологические показатели стад нерки *Oncorhynchus nerka* Восточной Камчатки, Корякского нагорья и некоторых других территорий // Докл. VII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 15–40.
- Варнавская Н.В. 2006. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 488 с.
- Голубь Е.В. 2003. Характеристика нерестовых водоемов и распределение производителей нерки (*Oncorhynchus nerka*) на нерестилищах мейныпильгинской озёрно-речной системы (Чукотка) // Изв. ТИНРО. Т. 135. С. 59–71.
- Животовский Л.А. 2016. Популяционная структура вида: эко-географические единицы и генетическая дифференциация популяций // Биология моря. Т. 42. № 5. С. 323–333.
<https://doi.org/10.1134/S1063074016050114>
- Кловач Н.В., Ельников А.Н. 2013. Структура нерестового стада нерки (*Oncorhynchus nerka*) р. Апука (Северо-Восточная Камчатка) // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 30. С. 39–43.
- Кловач Н.В., Рой В.И. 2010. Структура стада нерки *Oncorhynchus nerka* реки Апука (Северо-Восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 4. С. 510–514.
- Куренков И.И. 2005. Зоопланктон озёр Камчатки. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 178 с.
- Остроумов А.Г. 2007. Озера Камчатки и Корякского нагорья — места нереста тихоокеанских лососей // Вопр. рыболовства. Т. 8. № 3 (31). С. 387–393.
- Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю. 2013. Популяционно-генетическая дифференциация нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) восточного побережья Камчатки // Биология моря. Т. 39. № 5. С. 371–379.
- Пильганчук О.А., Варнавская Н.В., Бишем Т.Д. 2010. Характеристика внутривидовой структуры нерки оз. Курильское и р. Камчатка по изменчивости микросателлитной ядерной ДНК // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 18. С. 28–37.
- Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю., Денисенко А.Д., Савенков В.В. 2019. Генетическая дифференциация нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) бассейна р. Камчатки // Там же. № 53. С. 41–56.
<https://doi.org/10.15853/2072-8212.2019.53.41-56>
- Пустовойт С.П. 1995. Геногеографическое исследование нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Генетика. Т. 31. № 2. С. 239–244.
- Салменкова Е.А. 2018. Популяционные системы, метапопуляции, биокомплексность // Успехи соврем. биологии. Т. 138. № 1. С. 3–11.
<https://doi.org/10.7868/S0042132418010015>
- Смирнов А.И. 1975. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 335 с.
- Хрусталева А.М. 2021. Филогеография нерки *Oncorhynchus nerka* реки Камчатки по данным об изменчивости мтSNP и последовательности контрольного региона мтДНК // Матер. XXII Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 76–80.
https://doi.org/10.53657/9785961004038_76
- Хрусталева А.М., Кловач Н.В. 2019. О морфологической и генетической гетерогенности нерки *Oncorhynchus nerka* (Salmonidae) крупных озёрно-речных систем восточной и западной Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 6. С. 640–650.
<https://doi.org/10.1134/S0042875219060055>
- Хрусталева А.М., Кловач Н.В., Ведищева Е.В., Сиб Дж.Е. 2015. Генетическая дифференциация нерки *Oncorhynchus nerka* бассейна р. Камчатка и озёрно-речных систем западного побережья Берингова моря по данным анализа локусов однонуклеотидного полиморфизма // Генетика. Т. 51. № 10. С. 1141–1153.
<https://doi.org/10.7868/S0016675815090052>
- Хрусталева А.М., Кловач Н.В., Сиб Дж.Е. 2017. Генетическое разнообразие и популяционная структура нерки азиатского побережья Тихого океана // Там же. Т. 53. № 10. С. 1196–1207.
<https://doi.org/10.7868/S0016675817100058>

- Шубкин С.В., Бугаев А.В. 2021. Динамика запасов нерки *Oncorhynchus nerka* Северо-Восточной Камчатки в XX и начале XXI века // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. № 62. С. 5–25. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2021.62.5-25>
- Шубкин С.В., Бугаев А.В. 2022. Биологическая структура популяций нерки *Oncorhynchus nerka* Северо-Восточной Камчатки // Там же. № 67. С. 5–22. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2022.67.5-22>
- Batchelor C.L., Margold M., Krapp M. et al. 2019. The configuration of Northern Hemisphere ice sheets through the Quaternary // Nat. Commun. V. 10. Article 3713. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11601-2>
- Beacham T.D., McIntosh B., MacConnachie C. et al. 2006a. Pacific Rim population structure of sockeye salmon as determined from microsatellite analysis // Trans. Am. Fish. Soc. V. 135. № 1. P. 174–187. <https://doi.org/10.1577/t05-149.1>
- Beacham T.D., Varnavskaya N.V., McIntosh B., MacConnachie C. 2006b. Population structure of sockeye salmon from Russia determined with microsatellite DNA variation // Ibid. V. 135. № 1. P. 97–109. <https://doi.org/10.1577/t05-118.1>
- Cristescu R., Sherwin W.B., Handasyde K. et al. 2010. Detecting bottlenecks using BOTTLENECK 1.2.02 in wild populations: the importance of the microsatellite structure // Conserv. Genet. V. 11. № 3. P. 1043–1049. <https://doi.org/10.1007/s10592-009-9949-2>
- Dray S., Dufour A.-B. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists // J. Stat. Softw. V. 22. № 4. P. 1–20. <https://doi.org/10.18637/jss.v022.i04>
- 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. V. 10. № 3. P. 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- Excoffier L., Hofer T., Foll M. 2009. Detecting loci under selection in a hierarchically structured population // Heredity. V. 103. № 4. P. 285–298. <https://doi.org/10.1038/hdy.2009.74>
- Felsenstein J. 1989. PHYLIP – Phylogeny inference package (Version 3.2) // Cladistics. V. 5. P. 164–166.
- Garza J.C., Williamson E.G. 2001. Detecting of reduction in population size using data from microsatellite loci // Mol. Ecol. V. 10. № 2. P. 305–318. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01190.x>
- 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>
- Hilborn R., Quinn T.P., Schindler D.E., Rogers D.E. 2003. Biocomplexity and fisheries sustainability // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 100. № 11. P. 6564–6568. <https://doi.org/10.1073/pnas.1037274100>
- 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>
- Kassambara A., Mundt F. 2020. Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. R Package Version 1.0.7 (<https://cran.r-project.org/package=factoextra>. Version 10/2023).
- 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>
- Larson W.A., Seeb J.E., Dann T.H. et al. 2014. Signals of heterogeneous selection at an MHC locus in geographically proximate ecotypes of sockeye salmon // Mol. Ecol. V. 23. № 22. P. 5448–5461. <https://doi.org/10.1111/mec.12949>
- 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>
- Schliep K.P. 2011. phangorn: phylogenetic analysis in R // Bioinformatics. V. 27. № 4. P. 592–593. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq706>
- Schtickzelle N., Quinn T.P. 2007. A metapopulation perspective for salmon and other anadromous fish // Fish Fish. V. 8. № 4. P. 297–314. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2007.00256.x>
- Varnavskaya N.V., Wood C.C., Everett R.J. et al. 1994. Genetic differentiation of subpopulations of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) within lakes of Alaska, British Columbia, and Kamchatka, Russia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 51. № S1. P. 147–157. <https://doi.org/10.1139/f94-301>
- Wood C.C. 1995. Life history variation and population structure in sockeye salmon // Evolution and the aquatic ecosystem: defining unique units in population conservation. Bethesda: Am. Fish. Soc. P. 195–216.
- Zhivotovsky L.A., Yurchenko A.A., Nikitin V.D. et al. 2015. Eco-geographic units, population hierarchy, and a two-level conservation strategy with reference to a critically endangered salmonid, Sakhalintaimen *Parahucho perryi* // Conserv. Genet. V. 16. № 2. P. 431–441. <https://doi.org/10.1007/S10592-014-0670-4>

REGIONAL COMPLEXES OF *ONCORHYNCHUS NERKA* (SALMONIDAE) FROM THE EASTERN COAST OF KAMCHATKA AND CHUKOTKA: DELINEATION, GENETIC DIVERSITY, ORIGIN, ADAPTIVE AND DEMOGRAPHIC PROCESSES

A. M. Khrustaleva^{1,*}

¹*Institute of Gene Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

^{*}*E-mail: mailfed@mail.ru*

The meta-analysis was used to summarize the results of previously performed studies on variability of 45 single-nucleotide polymorphism loci and 13 microsatellite loci in Asian sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* populations from the eastern coast of Kamchatka and Chukotka. Allelic frequencies of both types of markers were analyzed using congruent statistical approaches in 53 sample sets from 13 sockeye salmon reproduction watersheds on the west coast of the Bering Sea and the western Pacific Ocean. The spatial structure of the species in considered part of its distribution range was assessed and four major regional population complexes were identified: the Koryak Plateau and Chukotka, the Karaginsky Gulf, the Kamchatka River Basin, and southeastern Kamchatka. The formation of the geographic structure of the sockeye salmon on the Asian Pacific coast is associated with the history of colonization of the region by the species and its adaptation to reproductive conditions in the river and lake-river systems of eastern Kamchatka and Chukotka.

Keywords: *Oncorhynchus nerka*, population structure, regional complexes, SNP, microsatellites, meta-analysis, Eastern Kamchatka, Chukotka.