

УДК 597.552.51–115

А.М. Хрусталева¹, Е.В. Пономарева², М.В. Пономарева², Н.В. Кловач^{1*}¹ Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии,

107140, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17;

² Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
119991, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12

ИССЛЕДОВАНИЕ ОДНОНУКЛЕОТИДНОГО ПОЛИМОРФИЗМА ДНК В ПОПУЛЯЦИЯХ НЕРКИ КАМЧАТКИ, СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ И ЧУКОТКИ

Исследована популяционная структура нерки из 10 крупнейших водоемов ее воспроизводства на Камчатке, северо-западном побережье Охотского моря и Чукотке по данным анализа 45 локусов однонуклеотидного полиморфизма (ОНП, или SNP). Общая картина генетической неоднородности нерки на рассматриваемой части ареала хорошо согласуется с пространственно-географической структурой данного вида: в частности, выборки формируют северную и южную группы. С помощью кластеризации в программе Structure 2.3.4 были идентифицированы 5 групп популяций, среди которых самостоятельно дифференцируются выборки из рек Палана и Охота, а также группы популяций юго-западной Камчатки, северо-восточной Камчатки и Чукотки и бассейна р. Камчатка. Характер кластеризации выборок хорошо коррелирует с результатами иерархического анализа молекулярной изменчивости и оценками генетических дистанций.

Ключевые слова: нерка *Oncorhynchus nerka*, ОНП, SNP, дифференциация популяций, популяционная структура, адаптивная генетическая изменчивость.

DOI: 10.26428/1606-9919-2017-190-18-32.

Khrustaleva A.M., Ponomareva E.V., Ponomareva M.V., Klovach N.V. Study of single nucleotide polymorphism DNA in populations of sockeye salmon at Kamchatka, northwestern coast of the Okhotsk Sea, and Chukotka // *Izv. TINRO*. — 2017. — Vol. 190. — P. 18–32.

Population structure of Asian sockeye salmon is considered by variability of 45 loci of single nucleotide polymorphism DNA (SNP) in 17 samples from its 10 major spawning grounds at Chukotka, Kamchatka, and northwestern coast of the Okhotsk Sea. General pattern of genetic heterogeneity of sockeye salmon is well corresponded with spatial-geographic structure of the species. Five groups of populations are determined by cluster analysis and AMOVA: the so called nuclear populations at Kamchatka, as the population complexes of the Ozernaja River

* Хрусталева Анастасия Михайловна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: mailfed@mail.ru; Пономарева Екатерина Валериановна, кандидат биологических наук, научный сотрудник, e-mail: kponom@mail.ru; Пономарева Мария Валериановна, научный сотрудник, e-mail: romomasha@mail.ru; Кловач Наталья Владимировна, доктор биологических наук, заведующая лабораторией, e-mail: klovach@yniro.ru.

Khrustaleva Anastasia M., Ph.D., leading researcher, e-mail: mailfed@mail.ru; Ponomareva Ekaterina V., Ph.D., researcher, e-mail: kponom@mail.ru; Ponomareva Maria V., researcher, e-mail: romomasha@mail.ru; Klovach Natalia V., D.Sc., head of laboratory, e-mail: klovach@yniro.ru.

and Kamchatka River, the group of secondary stocks of the lake-river systems at Koryak coast, and two subperipheral populations of Chukotka and the Okhota and Palana Rivers. The groups split to the south and north complexes. Possible mechanisms of such differentiation with close similarity among populations of South-East Kamchatka and strongly separate population of the Palana and Okhota Rivers are discussed taking into account other markers (microsatellite loci, mtDNA). There is supposed that high differentiation of the Palana and Okhota River sockeye is caused by mutual impact of adaptive (local selection) and demographic (gene drift, effective number decrease) processes in this population.

Key words: sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, single nucleotide polymorphism, SNP, population differentiation, population structure, adaptive genetic variability.

Введение

С середины 1990-х гг. число экспериментальных работ, посвященных исследованиям нейтральной молекулярно-генетической изменчивости в популяциях азиатской и североамериканской нерки, неуклонно растет (Bickham et al., 1995; Брыков и др., 2003, 2005; Варнавская, 2006; Beacham et al., 2006a, b; Хрусталева, 2007; Пильганчук, Шпигальская, 2013; Бачевская и др., 2015; Павлов и др., 2016; и др.). Столь высокий интерес к селективно нейтральным маркерам связан в первую очередь с широкими возможностями их применения для изучения филогении и филогеографии вида, выявления популяционной структуры и закономерностей внутривидового формообразования, анализа нейтральных эволюционных процессов в популяциях, а также оценки ряда демографических параметров, таких как эффективная численность, коэффициент миграции, время дивергенции и пр. Увлечение новыми перспективными маркерами привело к практически полному прекращению исследований функционально значимой биохимической изменчивости в популяционных комплексах нерки Азии и Северной Америки. В частности, последние отечественные работы, посвященные изучению вариабельности полиморфных белковых локусов нерки, датируются 2005 г. (Шпигальская и др., 2005), зарубежные — 1994 г. (Varnavskaya et al., 1994a, b). Однако в связи с недавними достижениями в развитии технологии сиквенирования и создания обширных банков данных маркеров транскриптома, т.е. части генома, кодирующей белки, для ряда немодельных видов, и в том числе многих видов рыб, в последнее время наметился интерес к изучению адаптивно значимой молекулярно-генетической изменчивости лососевых родов *Salmo* и *Oncorhynchus*, и нерки в том числе (Giger et al., 2008; Fraser et al., 2011; Miller et al., 2011; Pavey et al., 2011; Гордеева, 2012; McClelland et al., 2013; и др.).

Для выявления адаптивной молекулярно-генетической изменчивости хорошо подходят репрезентативные панели маркеров однонуклеотидного полиморфизма (ОНП), насчитывающие несколько десятков локусов, прогенотипированных на достаточно представительном наборе выборок (Nielsen et al., 2009). Обнаружение локусов-аутсайдеров обычно осуществляется с помощью теста на нейтральность, а выводы о селективной нагрузке того или иного ОНП зачастую базируются на представлениях о явлении так называемого «генетического попутчика», при котором сдвиги под давлением отбора в частоте некоего полиморфного локуса ДНК одновременно затрагивают и нейтральный фланкирующий полиморфизм (Nielsen et al., 2009; Салменкова, 2013).

Следует помнить, что результаты анализа вариабельности селективных и нейтральных маркеров могут существенно различаться, так как адаптивная генетическая изменчивость вскрывает популяционную структуру вида, сформированную под действием отбора, в то время как нейтральная структура обусловлена мутационным процессом и демографическими факторами. Тем не менее оба подхода успешно дополняют друг друга в зависимости от решаемых задач.

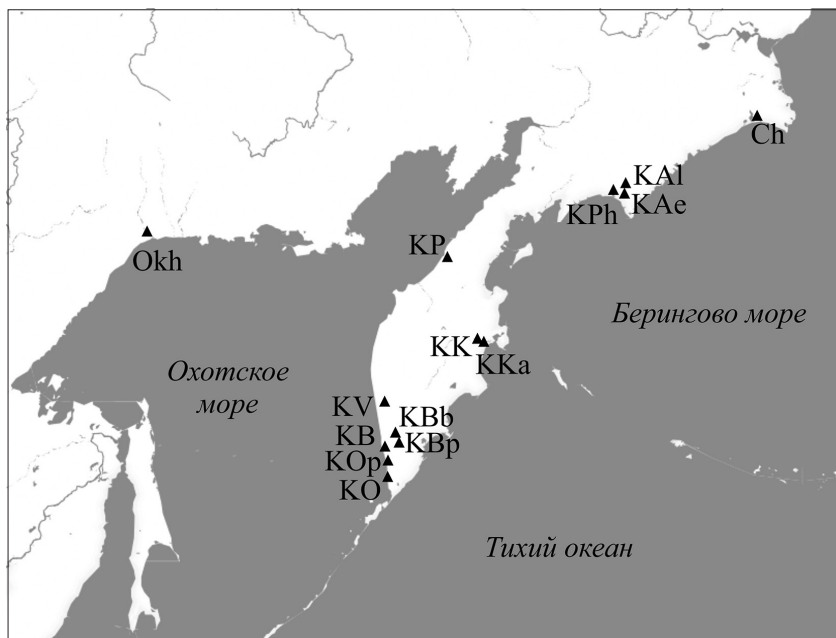
Нерка как вид, обладающий наиболее сложной популяционной организацией среди всех тихоокеанских лососей, представляется перспективным объектом для изучения ее адаптивной изменчивости в силу обилия и доступности литературных сведений о пространственно-генетической структуре большинства крупных азиатских и североамериканских стад, полученных ранее с привлечением биохимических и нейтральных

молекулярных маркеров. Очевидно, что эффективное управление запасами и рациональная эксплуатация ресурсов данного вида невозможны без понимания закономерностей распределения генных частот на азиатской части его ареала и структуры региональных комплексов нерки, являющихся объектами промысла в Дальневосточном бассейне.

Цель данной работы — геногеографическое исследование популяций нерки Камчатки, материкового побережья Охотского моря и Чукотки на основе анализа изменчивости 45 локусов ОНП, многие из которых являются анонимными, т.е. их локализация в геноме и функциональный эффект неизвестны.

Материалы и методы

В работе представлены оригинальные и опубликованные ранее собственные экспериментальные данные по изменчивости локусов ОНП нерки северо-западного побережья Охотского моря, западной Камчатки (Хрусталева и др., 2013, 2014), вос-



точной Камчатки и Чукотки (Хрусталева и др., 2015) (рис. 1, табл. 1).

Рис. 1. Карта-схема района сбора материала. Обозначения как в табл. 1
Fig. 1. Scheme of sampling. Legend as in Table 1

Методом TaqMan-ПЦР исследован полиморфизм 45 описанных ранее локусов ОНП (Хрусталева и др., 2013), три из которых (*One_CO1*, *One_Cytb_17*, *One_Cytb_26*) локализованы в митохондриальном геноме, остальные — преимущественно в интронах и экзонах ядерных генов, а также диспергированных повторах и EST-последовательностях (Smith et al., 2005; Elfstrom et al., 2006; Habicht et al., 2010). Молекулярно-генетический анализ проводили в лаборатории экологической геномики факультета гидробиологии и рыболовства Университета штата Вашингтон. Методика генотипирования детально изложена ранее (Seeb et al., 2009; Хрусталева и др., 2013). Обозначения локусов приведены в сокращенном варианте: префикс *One_*, принятый для обозначения SNP-локусов нерки, опущен для краткости изложения.

Расчет частот аллелей в выборках, оценок ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности, коэффициентов инбридинга (F_{ST} , F_{IS}), а также вероятностные тесты на соответствие равновесию по Харди-Вайнбергу (по методу полного перебора), генную дифференциацию и проверку неравновесия по сцеплению (с применением цепей Маркова) осуществляли в программе Генерор 3.4 (Raymond, Rousset, 1995). Оценки аллельного разнообразия, скорректированные для единого минимального объема выборки, рас-

Таблица 1

Характеристика исследованных выборок нерки

Table 1

Data description

Район	Место вылова (состав выборки)	Обозначение	Дата вылова	Объем выборки, экз.
Чукотка, наваринский район	Мейныпильгынская оз.-р. сист., оз. Ваамочка	Ch	28.07.2004	50
Северо-восточная Камчатка, побережье Олюторского залива	Р. Апука (ранняя нерка)	KAe	24 и	21
	Р. Апука (поздняя нерка)	KAl	25.06.2008	32
	Р. Пахача	KPh	17–27.06.2005	59
Восточная Камчатка, бассейн р. Камчатка	Р. Камчатка (нерка позднего хода)	KK-04	29.06.2004–09.07.2004	100
	Р. Камчатка (нерка раннего хода)	KK-05	14.06.2005	20
	Оз. Азабачье, р. Бушуйка (ранняя реофильная нерка)	KKa	03 и 13.07.2004	81
Материковое побережье Охотского моря	Р. Охота	Okh	22.07.2004	80
Северо-западная Камчатка	Р. Палана	KP	10–21.07.2003	100
Западная Камчатка	Р. Большая Воровская	KV	17–27.07.2007	51
Юго-западная Камчатка	Р. Большая (производители)	KB-03	23–30.07.2003	91
		KB-04	11 и 20.08.2004	90
	Бассейн р. Большой, р. Быстрая (молодь)	KBb	20.07.2004 и 12.08.2004	33
	Бассейн р. Большой, р. Плотникова (молодь)	KBp	09 и 12.08.2004	39
	Р. Опала	KOp-07	14.07.2007	50
		KOp-08	17–30.07.2008	31
	Р. Озерная	KO	04–07.08.2003	95

считывали в программе Fstat 2.9.3 (Goudet, 1995). Детекцию локусов под влиянием отбора, дисперсионный анализ по каждому из локусов (Locus-by-locus AMOVA), расчет парных оценок F_{ST} выполняли в программе Arlequin 3.5 (Excoffier et al., 2005). Для проверки гипотезы о сокращении эффективной численности популяций использовали программу Bottleneck 1.2.02 (Cornuet, Luikart, 1996). Вычисление хордовых генетических дистанций Кавалли-Сфорца осуществляли с помощью программы Populations 1.2.30*. Представление графической проекции выборок на основе многомерного шкалирования матрицы хордовых генетических дистанций проводили в программе SPSS 10.0. Чтобы определить кластерные группы выборок, мультилокусные ОНП-генотипы были проанализированы в программе Structure 2.3.4 (Pritchard et al., 2000), в которой методами численного моделирования (метод цепей Маркова — 1 млн итераций, burn-in период — 500 тыс. итераций) выявляли наличие устойчивых потенциальных компонент (кластеров) в анализируемой совокупности данных («admixture model», допускающая гибридное происхождение особей, при условии независимости аллельных частот среди кластеров), определяли наиболее вероятный вариант разделения выборки на заданное число групп K ($K = 1–17$), затем выполняли байесовскую классификацию особей. Анализ числа кластеров проводили в онлайн-программе Structure Harvester: оценивали максимальное значение параметра ΔK (Earl, Von Holdt, 2012).

* Langella O. POPULATIONS 1.2.30. Population genetic software (individuals or populations distances, phylogenetic trees). 2007.

Результаты и их обсуждение

43 из 45 проанализированных нами локусов ОНП были полиморфны. Исключение составили локусы *p53-576* и *RAG1-103*, первый из которых был фиксирован по одному из аллельных вариантов во всех выборках, а для второго в выборке из р. Пахача обнаружен мутантный аллель, частота которого не превышала порогового значения, принятого для ОНП (1 %). Проверка неравновесия по сцеплению выявила корреляцию между генотипами митохондриальных локусов (мтОНП) во всех выборках. По итогам проверки их аллельные варианты были объединены в 4 гаплотипа (локус *Cytb_CO*) (Хрусталева, 2016). Таким образом, после исключения мономорфных локусов и объединения митохондриальных ОНП число анализируемых локусов сократилось до 41.

Доля значимых тестов на генотипическое неравновесие по сцеплению ($p < 0,05$) в 17 выборках нерки составила 3,3 % от общего числа тестов (461 тест из 13940), что не превышает порога вероятности их случайного появления. После введения поправки Бонферрони для множественных сравнений тесты на независимое наследование суммарно по всем выборкам были незначимы ($p < 0,00006$) лишь для двух пар локусов, *MHC2_190v2-MHC2_251* и *GPDH-GPDH2*. Первые два локуса оказались сцеплены в 5 выборках из 17 (KPh, KKa, KV, KB-03 и Okh), вторые — в выборке KK-04. Кроме того, неравновесие по сцеплению обнаружено в выборках KB-03 по локусам *zP3b* и *MARCKS-2* и KK-04 по *GPH-414* и *MHC2_251*.

Оценки внутрипопуляционного генетического разнообразия в 17 выборках нерки приведены в табл. 2. Наименьшим аллельным разнообразием характеризуется выборка р. Охота (в ней также отмечено низкое значение ожидаемой гетерозиготности), наиболее низкие оценки гетерозиготности были обнаружены в выборке из р. Опала за 2007 г.

Таблица 2

Показатели генетического разнообразия в выборках нерки Чукотки, Камчатки и материкового побережья Охотского моря. Обозначения выборок как в табл. 1

Table 2

Indices of genetic diversity for the samples of sockeye salmon from Chukotka, Kamchatka and northwestern coast of the Okhotsk Sea. Legend as in Table 1

Выборка	H_o (s.d.)	H_e (s.d.)	n_a (s.d.)	$n_{a \text{ кор.}}$ (s.d.)
Ch	0,247(0,171)	0,252(0,189)	1,80(0,41)	1,73(0,41)
KPh	0,248(0,173)	0,266(0,180)	1,95(0,22)	1,81(0,31)
KAe	0,243(0,156)	0,252(0,176)	1,8(0,41)	1,77(0,40)
KAl	0,226(0,165)	0,235(0,172)	1,85(0,36)	1,82(0,36)
KK-04	0,211(0,166)	0,242(0,190)	1,83(0,39)	1,75(0,38)
KK-05	0,225(0,183)	0,263(0,211)	1,7(0,46)	1,7(0,46)
KKa	0,246(0,175)	0,243(0,189)	1,83(0,39)	1,74(0,40)
Okh	0,209(0,173)	0,228(0,204)	1,80(0,41)	1,66(0,43)
KP	0,226(0,155)	0,236(0,187)	1,78(0,42)	1,71(0,42)
KV	0,235(0,185)	0,232(0,187)	1,85(0,36)	1,75(0,37)
KB-03	0,225(0,155)	0,248(0,182)	1,88(0,34)	1,77(0,36)
KB-04	0,242(0,179)	0,257(0,189)	1,93(0,27)	1,77(0,34)
KBb	0,248(0,196)	0,243(0,196)	1,83(0,39)	1,74(0,39)
KBp	0,221(0,166)	0,250(0,201)	1,80(0,41)	1,74(0,40)
KOp-07	0,208(0,179)	0,222(0,186)	1,85(0,36)	1,74(0,37)
KOp-08	0,246(0,176)	0,247(0,189)	1,85(0,36)	1,78(0,36)
KO	0,247(0,188)	0,246(0,186)	1,90(0,3)	1,77(0,35)

Примечание. H_o — наблюдаемая гетерозиготность, H_e — ожидаемая гетерозиготность, s.d. — стандартное отклонение, n_a — среднее число аллелей на локус; $n_{a \text{ кор.}}$ — среднее число аллелей на локус, скорректированное на минимальный объем выборки (20 экз.).

Соответствие фактических и ожидаемых генотипических распределений наблюдалось в большинстве тестов на равновесие Харди-Вайнберга, в 34 тестах из 680 выявлен значимый дефицит гетерозигот, в одном случае — их избыток (суммарно доля положительных ($p < 0,05$) тестов составила 5,1 %). После последовательной Бонфер-

рони-коррекции значимое несоответствие наблюдаемых и ожидаемых при равновесии Харди-Вайнберга частот генотипов отмечено для нерки р. Камчатка в 2004 г. (КК-04) по локусам *MHC2_190v2* ($p = 0,0003$, $F_{IS} = 0,65$) и *MHC2_251v2* ($p = 0$, $F_{IS} = 0,95$), для нерки бассейна р. Большой: выловленной в устье реки в 2003 г. (КВ-03) (*ZNF-61* ($p = 0,0004$, $F_{IS} = 0,39$)) и 2004 г. (КВ-04) (*ZNF-61* ($p = 0,0002$, $F_{IS} = 0,40$), *Tf_ex3-182* ($p = 0,0001$, $F_{IS} = 0,49$)) и в верховьях р. Плотникова (КВр) (*MHC2_251v2* ($p = 0,0003$, $F_{IS} = 0,60$)), а также для охотской нерки (Окх) по локусам *GPDH2* ($p = 0,0001$, $F_{IS} = 0,49$) и *GPH-414* ($p = 0,0001$, $F_{IS} = 0,42$).

Между выборками нерки из обследованных нами крупнейших водоемов воспроизводства данного вида в Азии обнаружена значимая гетерогенность аллельных и генотипических частот локусов ОНП. Различия были незначимы (после последовательной Бонферрони-коррекции) лишь для трех пар выборок из водоемов восточной Камчатки (р. Пахача (КPh) — р. Апука (КАе, КАИ)) и между выборками смежных лет из устья р. Камчатка (КК-04 — КК-05), а также для следующих выборок западнокамчатской нерки: р. Большая Воровская (КВ) — р. Большая (КВ-03, КВ-04, КВb), р. Большая Воровская (КВ) — р. Опала (КОр-08), р. Большая (КВ-03, КВ-04, КВb, КВр) — р. Опала (КОр-08). В пределах бассейна р. Большой не обнаружено различий по частотам аллелей и генотипов между выборками смежных лет из устья реки (КВ-03 — КВ-04), а также между ними и выборкой из р. Быстрой (КВb).

Межвыборочное генетическое разнообразие, оцененное величиной F_{ST} , составило в среднем 0,0904 ($p = 0$). Значения F_{ST} по отдельным локусам варьировали в пределах 0,00098 ($p = 0,309$) (локус *MARCKS-241*) — 0,284 ($p = 0$) и 0,241 ($p = 0$) (соответственно локусы *GPH-414* и *MHC2_190v2*). По оценкам парных F_{ST} нерка р. Палана (выборка КР) в наибольшей степени отличалась от всех остальных выборок (рис. 2). Кроме того, существенные различия обнаруживаются между неркой р. Охота (Окх) и выборками из рек западной Камчатки, а также азабачинской неркой (ККа) и выборками из водоемов Корякского нагорья и североохотоморского побережья. Наиболее гомогенный кластер формируют выборки юго-западной Камчатки.

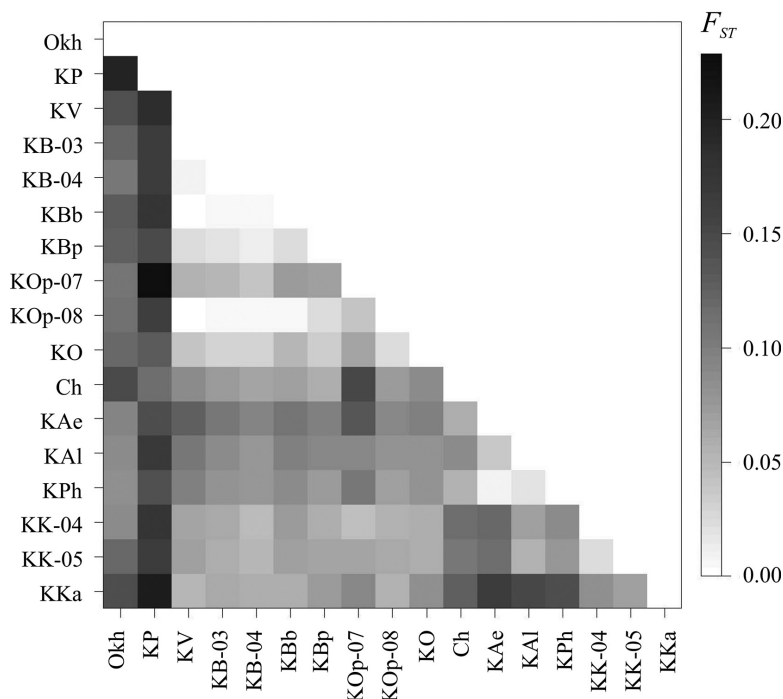


Рис. 2. Матрица парных коэффициентов F_{ST} для выборок нерки Чукотки, Камчатки и материкового побережья Охотского моря. Обозначения как в табл. 1

Fig. 2. Matrix of pairwise F_{ST} values for the sockeye salmon samples from Chukotka, Kamchatka and northwestern coast of the Okhotsk Sea. Legend as in Table 1

По результатам детекции селективно нагруженных ОНП претендентами на воздействие дифференцирующего отбора были локусы главного комплекса гистосовместимости (*MHC2_190v2* и *MHC2_251v2*) ($p < 0,01$) и *GPH-414* ($p < 0,01$), балансирующего — *U504-141* ($p < 0,01$). При повторной детекции в различных комбинациях выборок из водоемов побережья Охотского моря (западная Камчатка и р. Охота) и отдельно берингоморско-тихоокеанского побережья (восточная Камчатка и Чукотка) обнаружено, что в выборках из рек западной Камчатки и охотского района вероятными локусами-кандидатами на воздействие дифференцирующего отбора были *MHC2_251v2* и *GPH-414* ($p < 0,01$), в то время как в озерно-речных системах восточной Камчатки и Чукотки — *MHC2_190v2* и *GPH-414* ($p < 0,01$), а также *GHI-2461* и *HpaI-436* ($p < 0,05$).

По результатам анализа выборок в Structure 2.3.4 наибольшее значение ΔK соответствовало 5 кластерам. После первого раунда кластеризации ($K = 2$) отделилась выборка из р. Палана, дальнейшая кластеризация привела к выделению в отдельные кластеры нерки р. Охота и группы выборок западноберингоморского побережья ($K = 3$) (рис. 3). В целом распределение выборок по 5 кластерам отражает подразделенность нерки данного региона на 5 групп: группа популяций северо-восточной Камчатки и Чукотки; популяционный комплекс р. Камчатка, в котором выделяется нерка из оз. Азабачьего (при исключении локусов группы МНС данная выборка не обособлялась); популяция р. Палана; низкодифференцированные западнокамчатские популяции и нерка бассейна р. Охота.

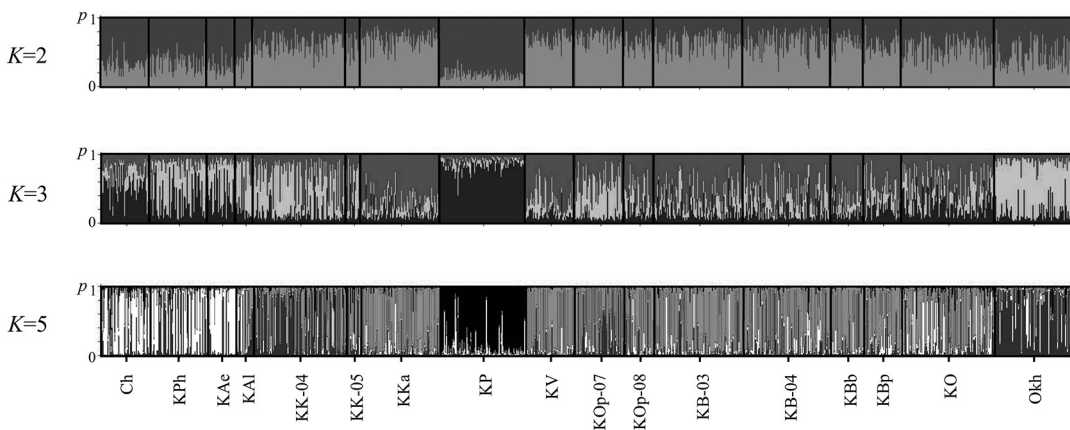


Рис. 3. Кластеризация выборок нерки на основе алгоритма программы Structure 2.3.4. Разные оттенки серого соответствуют двум ($K = 2$), трем ($K = 3$) и пяти ($K = 5$) кластерам и отображают вероятность (p) принадлежности к ним особей

Fig. 3. Clustering of the sockeye salmon samples by Structure 2.3.4 software. Gradation of grey color corresponds to two ($K = 2$), three ($K = 3$), and five ($K = 5$) clusters and represents probability (p) of individual belonging to the clusters

Иерархический анализ молекулярной вариации (AMOVA) в сгруппированных выборках показал, что пространственная организация нерки материкового побережья Охотского моря, Камчатки и Чукотки наиболее удовлетворительно описывается двух-уровневой структурой с делением на регионы происхождения и отдельные популяции, выявленной с помощью кластеризации выборок в Structure 2.3.4 (табл. 3).

Популяционная структура нерки материкового побережья Охотского моря, Камчатки и Чукотки отображена на диаграммах многомерного шкалирования (рис. 4), построенных отдельно по всем локусам и по нейтральным ОНП (после исключения локусов, предположительно подверженных действию дифференцирующего отбора, выявленных в различных наборах данных (*MHC2_190v2*, *MHC2_251v2*, *GPH-414*, *GHI-2461* и *HpaI-436*), и *U504-141* — кандидата на действие балансирующего отбора во всей совокупности выборок). По вертикальной оси первой диаграммы хорошо прослеживается деление нерки данной части ареала на два крупных кластера, представленных более южными и более северными популяциями. После исключения

Таблица 3

Иерархический анализ молекулярной вариации (AMOVA) в выборках нерки материкового побережья Охотского моря, Камчатки и Чукотки

Table 3

Hierarchical analysis of molecular variance (AMOVA) in the samples of sockeye salmon from Chukotka, Kamchatka and northwestern coast of the Okhotsk Sea

Уровень иерархии	Доля дисперсии, %
<i>Выборки сгруппированы согласно принадлежности к речным бассейнам</i>	
Между популяциями различных речных бассейнов	6,00
Между популяциями в пределах речных бассейнов	3,45
В пределах популяций	90,55
F_{ST}	9,45
<i>Выборки сгруппированы согласно принадлежности к бассейнам Охотского моря (западная Камчатка и р. Охота) и Тихого океана (восточная Камчатка и Чукотка)</i>	
Между группами	1,58
Между популяциями в группах	8,05
В пределах популяций	90,37
F_{ST}	9,63
<i>Выборки сгруппированы согласно принадлежности к 5 группам, выделенным в Structure 2.3.4</i>	
Между группами	7,00
Между популяциями в группах	3,67
В пределах популяций	89,33
F_{ST}	10,67

предположительно селективно нагруженных локусов в древе более четко обособились кластеры, соответствующие выделенным ранее группам в программе Structure 2.3.4.

Следы недавнего сокращения эффективной численности популяции (бутылочное горлышко) по результатам соответствующих тестов (критерий знаков, критерий стандартизированной разности и критерий Вилкоксона) были выявлены во всех выборках по нейтральным локусам ОНП ($p < 0,05$). Однако смещение распределений частот аллелей, свидетельствующее о прохождении через бутылочное горлышко, наблюдалось в популяциях из озерно-речных систем восточной Камчатки и Чукотки, а также из р. Палана и не обнаруживалось в р. Охота и ни в одной из выборок из водоёмов юго-западной Камчатки.

Генетическая дифференциация нерки на рассматриваемой части ареала хорошо согласуется с пространственно-географической структурой данного вида. По обоим диаграммам многомерного шкалирования (рис. 4) популяции, приуроченные к водоёмам, расположенным на границе ареала (Чукотка, охотский район), а также нерка р. Палана значительно дифференцированы от так называемых популяционных ядер данного вида — крупнейших популяционных комплексов азиатского побережья, рек Озерная и Камчатка, и группировки многочисленных второстепенных стад озерно-речных систем Корякского нагорья. По первой диаграмме (рис. 4, а), построенной с использованием как нейтральных, так и селективных ОНП, отчетливо заметно деление на северный и южный кластеры. С помощью классификации выборок в программе Structure 2.3.4 были идентифицированы 5 групп популяций, среди которых самостоятельно дифференцируются выборки из рек Палана и Охота, а также группы популяций юго-западной Камчатки, северо-восточной Камчатки и Чукотки и бассейна р. Камчатка. Результаты кластеризации в Structure 2.3.4 хорошо коррелируют со структурой скаттер-диаграмм и с оценками, полученными с помощью иерархического анализа молекулярной изменчивости.

Привлекает внимание высокая степень дивергенции популяций рек Палана и Охота. По результатам дисперсионного анализа по каждому из локусов (Locus-by-locus AMOVA) удалось установить, что за дифференциацию нерки р. Палана от других западнокамчатских популяций отвечают 24 локуса, среди которых 12 с максимальными значениями F_{ST} ($> 10\%$), от остальных локальностей р. Палана отличается по

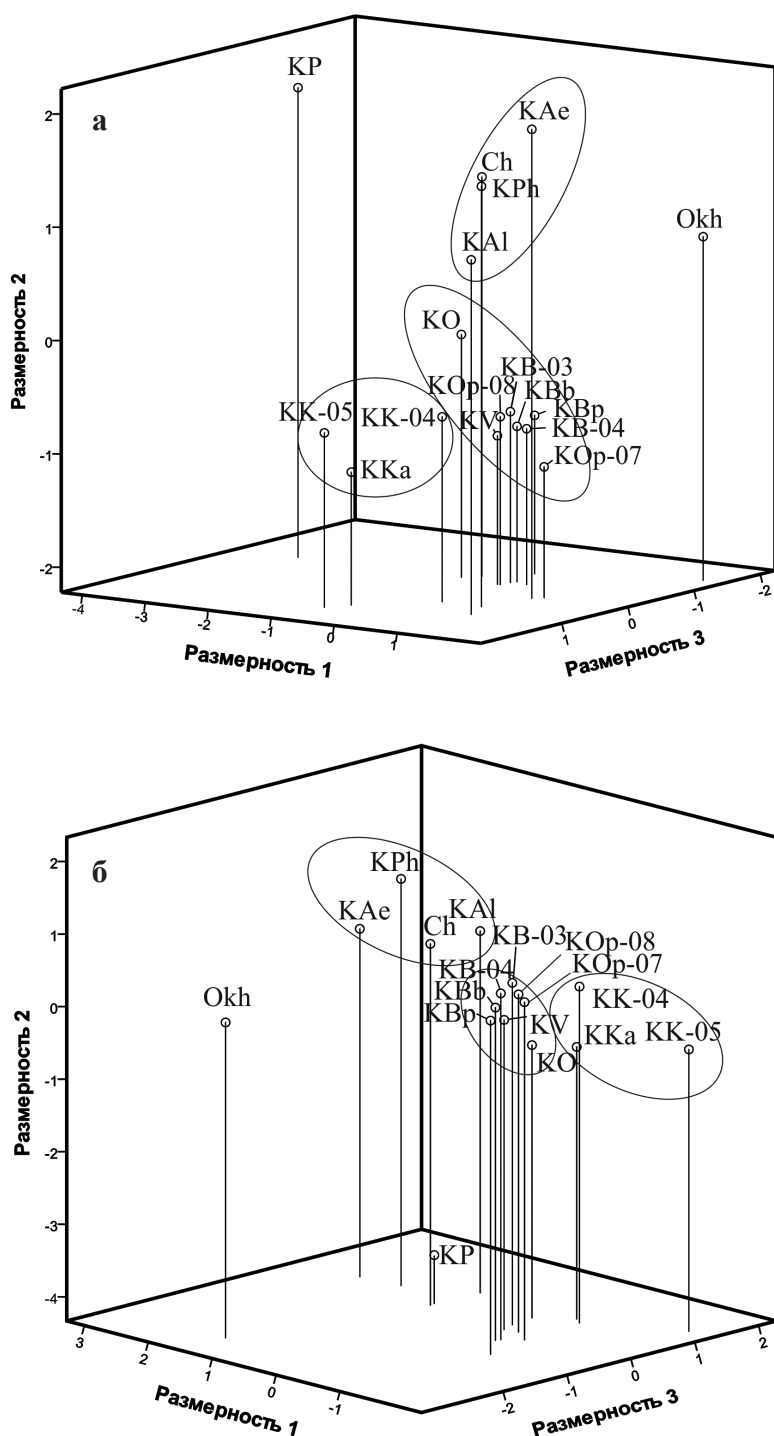


Рис. 4. Диаграммы многомерного шкалирования, построенные по матрицам хордовых дистанций Кавалли-Сфорца: **а** — по результатам анализа изменчивости 41 ОНП; **б** — по результатам анализа изменчивости 35 нейтральных ОНП. Обозначения как в табл. 1

Fig. 4. Multidimensional scaling diagrams based on Cavalli-Sforza chord genetic distances: **а** — on the analysis of 41 SNP loci; **б** — on the analysis of 35 neutral SNP loci. Legend as in Table 1

17 локусам, из которых 13 имели оценки $F_{CT} > 10\%$. Действие направленного отбора по локусам *MHC2_251v2* и *GPH-414* в популяции р. Палана выявлено по результатам детекции локусов-кандидатов в различных комбинациях выборок ($p < 0,01$). Тесты

на нейтральность в выборке из р. Охота, напротив, не выявили действия отбора ни по одному из локусов ОНП. Однако среди локусов, отделяющих данную выборку от остальных (суммарно 9 локусов, из них 5 с $F_{ST} > 10\%$), по результатам Locus-by-locus AMOVA был потенциально селективный в ряде локальностей *STC-410* (Gomez-Uchida et al., 2011; Хрусталева и др., 2014). Общим для обеих популяций является тот факт, что паланская и охотская нерка представлены преимущественно поздней сезонной расой, нерестящейся на литорали озер (лимнофильная генеративная форма) (Никулин, 1975; Бугаев и др., 2002). Ранний пресноводный нагул нерки данных стад также приурочен к акватории нерестовых озер (оз. Паланского в бассейне р. Палана и Уегинских озер, озерной системы Кучи и др. в бассейне р. Охота), биотические и абиотические условия в которых весьма различны. К тому же оба водоема расположены на периферии ареала азиатской нерки, при этом молодь вынуждена совершать протяженную миграцию для выхода в Тихий океан, а часть ее раннеморского периода проходит в Охотском море, где она вынуждена конкурировать за пищу с многочисленными стадами западнокамчатской горбуши, что также может быть причиной генетического своеобразия данных популяций. Перечисленные экологические особенности обеих популяций с высокой долей вероятности дают почву для возникновения локальных адаптаций к условиям конкретного водоема воспроизводства, а некоторые из анализируемых локусов ОНП, большинство из которых локализовано в функциональных генах, гипотетически могут участвовать (непосредственно или в результате фонового отбора или эффекта генетического попутчика) в их формировании. Однако на данном этапе трудно предположить, какие именно локусы и какие механизмы вовлечены в адаптивные процессы, протекающие в этих популяциях.

В выборке р. Охота наблюдается существенное снижение генетического разнообразия, что может свидетельствовать о недавнем сокращении численности. Вероятность бутылочного горлышка в популяции нерки р. Охота подтверждается тестами на неравновесие между дрейфом и мутациями по исследуемым локусам ОНП, однако не выявляется по распределениям генотипов большинства из них. Численность охотской нерки подвержена довольно резким колебаниям, связанным с условиями ее естественного воспроизводства (Никулин, 1975): труднопреодолимые пересыхающие протоки и перепады высот — основная причина высокой смертности производителей на подходе к озерным нерестилищам. Так, в 1968 г. в Уегинские озера в бассейне р. Охота на нерест смогли пройти лишь 300 экз. нерки, при средней численности в остальные годы от 5–6 тыс. до 1,5 млн экз. (Никулин, 1975). Численность современной популяции нерки р. Охота также весьма невысока, что, в свою очередь, может сказываться на показателях ее генетического разнообразия.

Таким образом, высокая степень дивергенции популяций рек Палана и Охота, расположенных на периферии ареала нерки, может быть обусловлена обоюдным вкладом адаптивных (локальный отбор) и демографических (дрейф генов, снижение эффективной численности) процессов, имеющих в данных популяциях.

Наши результаты хорошо согласуются с имеющимися в литературе сведениями об изменчивости тех же локусов ОНП практически на всем ареале данного вида (Habicht et al., 2010). Ранее в работе Хабичта с соавторами (Habicht et al., 2010) реконструирована полностью аналогичная пространственно-генетическая организация нерки 10 крупнейших озерно-речных систем Камчатки. Так, западнокамчатские популяции, включая выборку из р. Тигиль (северо-западное побережье Камчатки), формировали общую кладу, в то время как восточнокамчатские популяции разделились на два кластера, первый из которых представлен популяциями из бассейна р. Камчатка, второй — группой выборок из рек, впадающих в Олюторский залив. Нерка р. Палана, как и по нашим данным, была в наибольшей степени дистанцирована от остальных камчатских популяций и попала в общую кладу с неркой западного побережья зал. Аляска (Habicht et al., 2010). Несколько иная картина подразделенности исследованных популяций нерки на обследованной части ареала была получена ранее по оценкам изменчивости 6 микросателлитных локусов ДНК (Хрусталева, 2007): нерка р. Палана объединялась

в общий кластер с другими западнокамчатскими популяциями. По данным анализа полиморфизма контрольного региона мтДНК паланская нерка также не отличалась от других камчатских популяций по частотам двух массовых гаплотипов, которые были распределены более или менее равномерно во всех выборках западного и восточного побережий полуострова за исключением выборок из бассейна р. Камчатка (Хрусталева, 2016). Очевидно, что селективно нейтральные маркеры выявляют нейтральную популяционную структуру вида, обусловленную в первую очередь историческими процессами преобразования его ареала и демографическими факторами, а также мутационным процессом, чьи эффекты могут ощутимо проявляться в случае высоко полиморфных микросателлитных локусов. Таким образом, по оценкам нейтральной изменчивости ядерной и митохондриальной ДНК нерке р. Палана свойственен умеренный уровень дифференциации в сравнении с другими камчатскими популяциями, кроме того, ее с уверенностью можно отнести к западнокамчатскому комплексу. По данным анализа вариативности 14 микросателлитных локусов в популяциях нерки Камчатки и Чукотки (Beacham et al., 2006a, b) нерка р. Палана также была удалена от основной группы выборок западной Камчатки и входила вместе с неркой р. Тигиль в группу популяций юго-восточного побережья полуострова. Сходство популяций из отдаленных частей ареала, которое прослеживается по нейтральным маркерам, свидетельствует скорее об общности их происхождения, чем о конвергентных адаптациях. Однако здесь не все так просто, и интерпретация результатов существенно зависит от свойств конкретных локусов, включенных в анализ. Так, некоторые из микросателлитных локусов могут оказаться сцеплены с близлежащими функциональными генами, или же известны примеры, когда аллель определенной длины мог влиять на экспрессию соседнего гена (Streelman, Kocher, 2002). Привлекает внимание, что генетическое сходство паланской популяции и выборок юго-восточного побережья Камчатки коррелирует с общими экологическими и биологическими особенностями данных стад. По аналогии с неркой р. Палана практически вся молодь нерки из водоемов юго-восточной Камчатки (реки Лиственичная, Паратунка, Авача, Саранная) воспроизводится и нагуливается в озерах, где проводит 2–3 года (Бугаев и др., 2007). Вполне возможно, что основную роль в формировании генетического своеобразия данных популяций играет естественный отбор. Не случайно некоторые из используемых Бичемом с соавторами (Beacham et al., 2006a, b) локусов, так же как и селективные ОНП, удовлетворительно разделяли экотипы различных нерестилищ нерки в пределах бассейна одного озера и практически не дифференцировали сезонные расы или локальные субпопуляции крупных озерно-речных систем, степень изоляции между которыми на первый взгляд гораздо выше.

Низкие оценки генетической дифференциации и отсутствие межпопуляционных различий в выборках из крупных рек западной Камчатки, скорее всего, объясняются общностью их происхождения. Наиболее вероятно, что в данном регионе центром расселения нерки в период голоценовых трансгрессий моря, связанных с отступлением ледников, был бассейн р. Большой. По имеющимся в литературе сведениям (Брайцева, Евтеева, 1968), верхние участки некоторых рек центральной Камчатской депрессии (р. Быстрая) и южной части Западно-Камчатской низменности (р. Плотникова) в позднем плейстоцене не покрывались ледниками. Следовательно, в свободных ото льда рефугиумах могли сохраниться предковые популяции нерки, колонизировавшие впоследствии соседние речные бассейны. Оз. Курильское в бассейне р. Озерной, являющееся на сегодня основным нерестово-нагульным водоемом крупнейшего в Азии стада нерки, геологически более молодое, образование озерной котловины и формирование его современного рельефа шло в позднплейстоценовую эпоху в результате активной тектонической деятельности — вулканического взрыва и опускания части озерной впадины (Бугаев, Кириченко, 2008). Таким образом, наиболее вероятным сценарием послеледникового расселения вида на данной территории была колонизация большерецкой неркой соседних озерно-речных систем и последующее формирование высокочисленного стада р. Озерной вследствие благоприятных условий для размножения и нагула молоди в бассейне оз. Курильского.

Кроме того, генетическое единообразие нерки юго-западной Камчатки может объясняться значительным потоком генов между соседними речными бассейнами. В пользу данного предположения выступает тот факт, что все расположенные выше устья р. Озерной речные бассейны не имеют в системе притоков крупных озер, подходящих для размножения данного вида, и населены преимущественно реофильной неркой. Последняя характеризуется более высоким генетическим разнообразием, которое, вероятно, поддерживается за счет ее большей миграционной активности и более низкого хоминга (Beacham et al., 2006a, b).

Привлекает внимание относительно более высокая степень дивергенции между неркой р. Озерной и другими воспроизводящимися в данном районе, в том числе и в непосредственном соседстве с ней, речными популяциями. Основной нерестово-нагульный водоем в бассейне р. Озерной — оз. Курильское, где и сосредоточено воспроизводство крупнейшего на азиатском побережье стада нерки. Вероятно, данная популяция сохраняет свои генетические особенности благодаря высокой численности, так как в этом случае дрейфом и потоком генов из соседних речных бассейнов можно практически пренебречь, при этом основные миграционные потоки направлены из р. Озерной в соседние речные бассейны, а не наоборот, что, в свою очередь, приводит к выравниванию генных частот в данных популяциях.

Обнаруженная генетическая однородность западнокамчатской нерки может быть также обусловлена нивелированием различий вследствие интерференции и усреднения аллельных частот в смешанных выборках. Здесь хочется остановиться на вопросе необходимости получения высококачественных выборок для генетического анализа. В идеале для решения задач популяционной генетики выборки должны отбираться непосредственно из элементарных (менделевских) популяций. Но что представляет собой менделевская популяция в случае тихоокеанских лососей и нерки в частности? Нерка характеризуется высоким хомингом и как следствие чрезвычайно сложной иерархической популяционной организацией. Конечной ветвью этой иерархической древовидной структуры и является менделевская панмиктическая популяция — субизолят. В случае с неркой таким субизолятом в первом приближении является скопление рыб на конкретном нерестилище (чаще ручья, участке литорали озера, лимнокрене и т.д.). Некоторыми исследователями (Коновалов, 1980) признается, что этим образованиям свойственна высокая степень обособленности вплоть до генетической замкнутости. Однако насколько устойчивой оказывается эта структура в действительности? В литературе (Бугаев, 1995) и из личных сообщений д-ра биол. наук Л.Б. Кляшторина имеются сведения о неустойчивости такой системы во времени: субизоляты способны периодически исчезать и возобновляться за счет реколонизации особями из соседних субизолятов, неоднократно доказывалось наличие устойчивого генного потока между субизолятами (особенно в пределах одного экотипа), а также несоответствие пространственной и популяционной структуры у данного вида на уровне изолятов (Бугаев, 1995; Глубоковский, 1995; Ackerman et al., 2011; McGlauffin et al., 2011; Larson et al., 2014). Очевидно, что некоторые субизоляты более устойчивы, другие же существуют на протяжении одного-двух поколений. Собрав материал из отдельных нерестовых скоплений, исследователь рискует получить некую статическую и во многом стохастическую картину распределения аллельных частот по локальным нерестилищам, свойственную определенному временному интервалу, а при повторной съемке возможна совсем иная картина.

На наш взгляд, более правильно рассматривать нерестовые скопления (субизоляты) как демы, т.е. относительно изолированные группировки особей, устойчивые лишь на протяжении нескольких поколений, для которых характерна повышенная по сравнению с целой популяцией степень панмиксии. В случае с неркой при сборе генетического материала необходимо соблюдать принцип золотой середины: в каждом конкретном случае требуется предварительный анализ пространственной структуры популяции и выявление субизолятов/групп субизолятов, т.е. демов, в которых наблюдаются наиболее близкие к панмиксии условия скрещивания. Так, например, для реофильной нерки для получения высококачественной выборки вполне достаточно сбора материала в устье

(если система притоков не сильно разветвлена или нерестилища сосредоточены на ограниченном пространстве русла) или нижнем течении конкретного малого притока (притока высшего порядка) или ручья. Для лимнофильной нерки организовать сбор материала гораздо сложнее, так как, во-первых, наибольшая степень репродуктивной изоляции наблюдается между популяциями, воспроизводящимися в разных озерах одного речного бассейна (Gomez-Uchida et al., 2011), а во-вторых, именно в бассейне озер наиболее отчетливо генетически дифференцируются экотипы различных типов нерестилищ, в частности группировки, нерестящиеся во впадающих в озеро ручьях и ключах и на литорали (Бугаев, 1995). Чаще всего данные экотипы однозначно выделяются по времени нереста, т.е. являются также темпоральными или сезонными расами. Таким образом, в данном случае, на наш взгляд, вполне достаточно сбора образцов в протоке озера во время нерестового хода так называемой весенней (ручьевой) и летней (литоральной) нерки.

Авторы выражают искреннюю признательность всем сотрудникам лаборатории экологической геномики факультета гидробиологии и рыболовства Университета штата Вашингтон, канд. биол. наук М.В. Шитовой (ИОГЕН РАН) и канд. биол. наук П.К. Афанасьеву (ВНИРО) за помощь в лабораторной обработке материала, а также сотрудникам ВНИРО, КамчатНИРО, ЧукотНИО ТИНРО-центра и МагаданНИРО, принявшим участие в сборе материала.

Работа поддержана грантом РФФИ № 17-04-00668 А.

Список литературы

Бачевская Л.Т., Переверзева В.В., Иванова Г.Д. и др. Генетическое разнообразие нерки (*Oncorhynchus nerka*) из некоторых рек восточной Камчатки и материкового побережья Охотского моря по данным полиморфизма гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана : сб. науч. тр. КамчатНИРО. — 2015. — Вып. 38. — С. 49–56. DOI: 10.15853/2072-8212.2015.38.49-56.

Брайцева О.А., Евтеева И.С. Климатические колебания и плейстоценовые оледенения Камчатки // Геология и геофизика. — 1968. — № 5. — С. 16–22.

Брыков Вл.А., Полякова Н.Е., Подлесных А.В. Дивергенция митохондриальной ДНК в популяциях нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) озера Азабачьего (Камчатка) // Генетика. — 2003. — Т. 39, № 12. — С. 1687–1692.

Брыков Вл.А., Полякова Н.Е., Подлесных А.В. и др. Влияние биотопов размножения на генетическую дифференциацию популяций нерки (*Oncorhynchus nerka*) // Генетика. — 2005. — Т. 41, № 5. — С. 635–645.

Бугаев В.Ф. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности) : моногр. — М. : Колос, 1995. — 464 с.

Бугаев В.Ф., Бугаев А.В., Дубынин В.А. Биологические показатели стад нерки *Oncorhynchus nerka* Восточной Камчатки, Корякского нагорья и некоторых других территорий // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. 7-й междунар. науч. конф., посвящ. 25-летию организации Камчатского отдела Института биологии моря. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2007. — С. 15–40.

Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е. Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки (включая некоторые другие водоемы ареала) : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2008. — 280 с.

Бугаев В.Ф., Миловская Л.В., Лепская Е.В. и др. Исследования нерки *Oncorhynchus nerka* оз. Паланского в 1990–2001 гг. (северо-западная Камчатка) // Изв. ТНИРО. — 2002. — Т. 130. — С. 777–791.

Варнавская Н.В. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2006. — 488 с.

Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб : моногр. — М. : Наука, 1995. — 343 с.

Гордеева Н.В. Высокие оценки дифференциации популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по локусу главного комплекса гистосовместимости MHC-I A1 поддерживают гипотезу «локальных стад» // Вопр. ихтиол. — 2012. — Т. 52, № 1. — С. 72–81.

Коновалов С.М. Популяционная биология тихоокеанских лососей : моногр. — Л. : Наука, 1980. — 237 с.

- Никулин О.А.** Воспроизводство красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в бассейне р. Охоты // Тр. ВНИРО. — 1975. — Т. 106. — С. 97–105.
- Павлов С.Д., Пономарева Е.В., Холодова М.В. и др.** Генетическое разнообразие нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum Камчатки и Командорских островов на основании анализа вариабельности микросателлитной ДНК // Изв. РАН. Сер. биол. — 2016. — № 1. — С. 17–26. DOI: 10.7868/S0002332916010136.
- Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю.** Популяционно-генетическая дифференциация нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) восточного побережья Камчатки // Биол. моря. — 2013. — Т. 39, № 5. — С. 371–379.
- Салменкова Е.А.** Молекулярно-генетические основы процессов адаптации и подходы к их анализу // Генетика. — 2013. — Т. 49, № 1. — С. 94–102. DOI: 10.7868/S0016675813010116.
- Хрусталева А.М.** Комплексный метод дифференциации нерки (*Oncorhynchus nerka*) азиатских стад : моногр. — М. : ВНИРО, 2007. — 165 с.
- Хрусталева А.М.** Филогеография азиатской нерки *Oncorhynchus nerka* по данным изменчивости митохондриальных локусов ОНП: анализ сценариев послеледникового расселения вида на азиатском побережье Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 186. — С. 93–106.
- Хрусталева А.М., Гриценко О.Ф., Кловач Н.В.** Полиморфизм по однонуклеотидным заменам (SNP) в популяциях нерки *Oncorhynchus nerka* п-ва Камчатка // Генетика. — 2013. — Т. 49, № 11. — С. 1322–1336. DOI: 10.7868/S001667581311009X.
- Хрусталева А.М., Кловач Н.В., Ведищева Е.В., Сиб Дж.Е.** Генетическая дифференциация нерки *Oncorhynchus nerka* бассейна р. Камчатка и озерно-речных систем западного побережья Берингова моря по данным анализа локусов однонуклеотидного полиморфизма // Генетика. — 2015. — Т. 51, № 10. — С. 1141–1153. DOI: 10.7868/S0016675815090052.
- Хрусталева А.М., Кловач Н.В., Гриценко О.Ф., Сиб Дж.Е.** Внутри- и межпопуляционная изменчивость нерки *Oncorhynchus nerka* юго-западного побережья Камчатки по данным однонуклеотидного полиморфизма // Генетика. — 2014. — Т. 50, № 7. — С. 840–852. DOI: 10.7868/S0016675814070091.
- Шпигальская Н.Ю., Шапорев Р.А., Збоева Е.Н., Варнавская Н.В.** Генетическая дифференциация по аллозимным локусам локальных популяций нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Камчатка (п-ов Камчатка) // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов : сб. науч. тр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2005. — Т. 1. — С. 104–119.
- Ackerman M.W., Habicht C., Seeb L.W.** 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. Amer. Fish. Soc. — 2011. — Vol. 140, Iss. 3. — P. 865–881.
- Beacham T.D., McIntosh B., MacConnachie C. et al.** Pacific Rim population structure of sockeye salmon as determined from microsatellite analysis // Trans. Amer. Fish. Soc. — 2006a. — Vol. 135, Iss. 1. — P. 174–187.
- Beacham T.D., Varnavskaya N.V., McIntosh B., MacConnachie C.** Population structure of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) from Russia determined with microsatellite DNA variation // Trans. Amer. Fish. Soc. — 2006b. — Vol. 135, Iss. 1. — P. 97–109.
- Bickham J.W., Wood C.C., Patton J.C.** Biogeographic implications of cytochrome b sequences and allozymes in sockeye (*Oncorhynchus nerka*) // J. Hered. — 1995. — Vol. 86, Iss. 2. — P. 140–144.
- Cornuet J.M., Luikart G.** Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data // Genetics. — 1996. — Vol. 144, № 4. — P. 2001–2014.
- Earl D.A., von Holdt B.M.** STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method // Conservation Genet. Resour. — 2012. — Vol. 4, Iss. 2. — P. 359–361. DOI: 10.1007/s12686-011-9548-7.
- Elfstrom C.M., Smith C.T., Seeb J.E.** Thirty-two single nucleotide polymorphism markers for high-throughput genotyping of sockeye salmon // Mol. Ecol. Notes. — 2006. — Vol. 6, Iss. 4. — P. 1255–1259. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2006.01507x.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S.** Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis // Evol. Bioinform. Online. — 2005. — Vol. 1. — P. 47–50.
- Fraser D.J., Weir L.K., Bernatchez L. et al.** Extent and scale of local adaptation in salmonid fishes: review and meta-analysis // Heredity. — 2011. — Vol. 106(3). — P. 404–420. DOI: 10.1038/hdy.2010.167.
- Giger T., Excoffier L., Amstutz U. et al.** Population transcriptomics of life-history variation in the genus *Salmo* // Mol. Ecol. — 2008. — Vol. 17, Iss. 13. — P. 3095–3108. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2008.03820.x.
- Gomez-Uchida D., Seeb J.E., Smith M.J. et al.** Single nucleotide polymorphisms unravel hierarchical divergence and signatures of selection among Alaskan sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) populations // BMC Evolutionary Biology. — 2011. — Vol. 11. DOI: 10.1186/1471-2148-11-48.

- Goudet J.** FSTAT (version 1.2): a computer program to calculate F-statistics // J. Hered. — 1995. — Vol. 86, Iss. 6. — P. 485–486.
- Habicht C., Seeb L.W., Myers K.W. et al.** Summer–fall distribution of stocks of immature sockeye salmon in the Bering Sea as revealed by single-nucleotide polymorphisms // Trans. Amer. Fish. Soc. — 2010. — Vol. 139, Iss. 4. — P. 1171–1191.
- Larson W.A., Seeb J.E., Dann T.H. et al.** Signals of heterogeneous selection at an MHC locus in geographically proximate ecotypes of sockeye salmon // Mol. Ecol. — 2014. — Vol. 23, Iss. 22. — P. 5448–5461. DOI: 10.1111/mec.12949.
- McClelland E.K., Ming T.J., Tabata A. et al.** Patterns of selection and allele diversity of class I and class II major histocompatibility loci across the species range of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Mol. Ecol. — 2013. — Vol. 22, Iss. 18. — P. 4783–4800. DOI: 10.1111/mec.12424.
- McGlauffin M.T., Schindler D., Habicht C. et al.** Spawning Habitat and Geography Influence Population Structure and Juvenile Migration Timing of Sockeye Salmon in the Wood River Lakes, Alaska // Trans. Amer. Fish. Soc. — 2011. — Vol. 140, Iss. 3. — P. 763–782.
- Miller K.M., Li S., Kaukinen K.H. et al.** Genomic signatures predict migration and spawning failure in wild Canadian salmon // Science. — 2011. — Vol. 331. — P. 214–217. DOI: 10.1126/science.1196901.
- Nielsen E.E., Hemmer-Hansen J., Larsen P.F., Bekkevold D.** Population genomics of marine fishes: identifying adaptive variation in space and time // Mol. Ecol. — 2009. — Vol. 18, Iss. 15. — P. 3128–3150. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2009.04272.x.
- Pavey S.A., Sutherland B.J.G., Leong J. et al.** Ecological transcriptomics of lake-type and riverine sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) : BMC Ecology. — 2011. — Vol. 11. DOI: 10.1186/1472-6785-11-31.
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P.** Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. — 2000. — Vol. 155, № 2. — P. 945–959.
- Raymond M., Rousset F.** GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism // J. Hered. — 1995. — Vol. 86, Iss. 3. — P. 248–249.
- Seeb J.E., Pascal C.E., Ramakrishnan R., Seeb L.W.** SNP genotyping by the 5'-nuclease reaction: advances in high-throughput genotyping with nonmodel organisms // Methods Mol. Biol. — 2009. — Vol. 578. — P. 277–292. DOI: 10.1007/978-1-60327-411-1_18.
- Smith C.T., Elfstrom C.M., Seeb L.W., Seeb J.E.** Use of sequence data from rainbow trout and Atlantic salmon for SNP detection in Pacific salmon // Mol. Ecol. — 2005. — Vol. 14, Iss. 13. — P. 4193–4203. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2005.02731.x
- Streelman J.T., Kocher T.D.** Microsatellite variation associated with prolactin expression and growth of salt-challenged tilapia // Physiol. Genomics. — 2002. — Vol. 9(1). — P. 1-4.
- Varnavskaya N.V., Wood C.C., Everett R.J. et al.** Genetic differentiation of subpopulations of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) within lakes of Alaska, British Columbia, and Kamchatka, Russia // Can. J. Fish Aquat. Sci. — 1994a. — Vol. 51 (Suppl.). — P. 147–157.
- Varnavskaya N.V., Wood C.C., Everett R.J.** Genetic variation in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) populations of Asia and North America // Can. J. Fish Aquat. Sci. — 1994b. — Vol. 51 (Suppl.). — P. 132–146.

Поступила в редакцию 16.06.17 г.

Принята в печать 12.07.17 г.