———— ГЕНЕТИКА —

УДК 575.17:597.553.2

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КАМЧАТСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ МИКИЖИ Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss ПО ЛОКУСАМ МИКРОСАТЕЛЛИТНОЙ ДНК

© 2019 г. С. Д. Павлов^{*, @}, А. В. Семенова^{*}, М. Н. Мельникова^{*}

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический ф-т, Россия, 119234 Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12

> [@]E-mail: serge_pavlov@mail.ru Поступила в редакцию 26.02.2018 г. После доработки 23.10.2018 г. Принята к публикации 23.10.2018 г.

Уточнены имеющиеся сведения о дифференциации камчатских популяций микижи Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss по локусам микросателлитной ДНК. С использованием как традиционных оценок генетической дифференциации (общие и попарные $F_{\rm ST}$ -статистики), так и методов Байесовской кластеризации определены популяционно-генетические отношения вида в камчатском регионе. Подтверждено, что обособленность камчатских популяций микижи приурочена к крупным речным бассейнам Западной и Восточной Камчатки. Отмечено, что наиболее обособлены по микросателлитным локусам микижа р. Жупанова (Восточная Камчатка), а также выборки из рек Квачина и Утхолок (Западная Камчатка).

DOI: 10.1134/S0002332919020127

Камчатская микижа Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss, или микижа, которая относится к семейству лососевых рыб (Salmonidae) — объект промысла и аквакультуры мирового значения. Несмотря на широкую рыбохозяйственную интродукцию в обоих земных полушариях, природное распространение этого вида ограничено северной бореалью Пацифики. Нативные популяции микижи встречаются по североамериканскому и азиатскому (преимущественно п-ов Камчатка) побережьям Тихого океана. Вид отличается высокой морфоэкологической пластичностью и сложной популяционной структурой. Высокий уровень адаптивности к различным условиям обитания проявляется в существовании у вида различных жизненных стратегий, которые могут быть представлены разными экоформами в пределах одной популяции (Павлов и др., 2001). Исследование таких популяционно-сложных, или "комплексных", видов требует особенно пристального изучения природных генофондов, использования существующей изменчивости митохондриального и ядерного генома для понимания популяционных отношений и особенностей существования каждого конкретного вида. Полиморфизм локусов микросателлитной (ядерной) ДНК широко используется для подобных задач.

Современный уровень исследований полиморфизма локусов микросателлитной ДНК (STR-локусов) у микижи определен авторами многочисленных работ, изучавших интродуцированные и природные популяции Северной и Южной Америки, Европы (McCuscer et al., 2000; Beacham et al., 2004; Narum et al., 2004; Lulla et al., 2005; Olsen et al., 2006; Taylor et al., 2007; Abadia-Cardoso et al., 2016; Leitwein et al., 2017 и др.). Множество этих работ контрастирует с единичными популяционно-генетическими исследованиями микижи по микросателлитам в азиатской части ареала. Первое изучение полиморфизма STR-локусов, проведенное на собранном нами материале (Williams et al., 2002), выявило пространственно-генетическую дифференциацию у камчатских популяций вида. В дальнейшем совместно с американскими коллегами (McPhee et al., 2007) было указано на малоэффективность прямого копирования локусов микросателлитной ДНК, высокополиморфных у североамериканских форелей, для камчатских популяций микижи. Последующие работы в этой области (Семенова и др., 2010; Павлов и др., 2011) подтвердили географическую уникальность камчатской микижи, ее региональную различимость и дифференциацию.

Цель работы — уточнение генетических отношений между популяциями микижи внутри азиатского региона.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования полиморфизма микросателлитных локусов послужили выборки микижи из речных бассейнов западного и восточ-

Номер выборки*	Река (район сбора)	Годы сбора	Объем выборки	Обозначение выборки
1	Тигиль	2002	35	TIG
2	Седанка	2002	33	SED
3	Квачина	2003, 2010	57	KVA
4	Утхолок	2004	53	UTH
5	Сопочная	2002	25	SOP
6	Быстрая	2005	42	BST
7	Двухюрточная	2004	45	DVU
8	Коль	2004	26	KOL
9	Еловка	2006	17	ELV
10	Жупанова	2013	54	ZHP

Таблица 1. Характеристика исследованного материала

*Нумерация выборок соответствует их локальностям на рис. 1.

ного побережий Камчатки, собранные в 2002—2013 гг. (табл. 1, рис. 1). В работе использованы коллекции кафедры ихтиологии МГУ, собранные авторами статьи, а также К.В. Кузищиным, М.А. Груздевой, А.Л. Сенчуковой. Данные о генетической изменчивости некоторой части выборок, а также методики выделения и амплификации ДНК и характеристики 10 STR-локусов были опубликованы ранее (Павлов и др., 2011).

Данные по всем локусам были проанализированы в целях обнаружения возможных ошибок генотипирования, а также присутствия нуль-аллелей с помощью программы MICROCHECKER (Van Oosterhout *et al.*, 2004). Проверку влияния предполагаемых нуль-аллелей на $F_{\rm ST}$ -оценки генетической дифференциации проводили с использованием рекомендаций и программы FRE-ENA (Chapuis, Estoup, 2007).

Программа GDA (http://lewis.eeb.unconn.edu/lewishome/software.html) была использована для оценки частот аллелей, аллельного разнообразия (A), ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности (H_E и H_O соответственно), степени дифференциации популяций (θ). Отклонения от равновесия Харди–Вайнберга были тестированы с использованием коэффициента инбридинга F_{IS} в программе GENEPOP on the Web (http://genepop.curtin.edu.au), их достоверность была оценена с использованием точных тестов Фишера. Оценки аллельного разнообразия (A_R), скорректированные по минимальному размеру выборки, были получены в программе FSTAT 2.9.3 (http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm).

Однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) был проведен в программе Excel для оценки значимости различий A_R и H_E между выборками. Программа GENEPOP была использована для оценки неравновесности по сцеплению, а также попарной дифференциации популяций на основании коэффициентов F_{ST} (Weir, Cockerham, 1984).

Для того чтобы выявить, проходили ли исследуемые популяции микижи периоды уменьшения размера популяций или "горлышка бутылки" в недавнем прошлом, мы использовали программу BOTTLENECK 1.2.02 (Piry *et al.*, 1999). Односторонний тест Уилкоксона был использован для трех различных моделей: бесконечного числа аллелей (IAM), пошаговой мутационной (SMM) и двухфазной (TPM). Достоверный избыток гетерозиготности указывает на недавнюю редукцию популяционного размера (Cornuet, Luikart, 1996). Для каждой популяции учитывались только полиморфные локусы в равновесии Харди–Вайнберга.

Анализ популяционной структуры проводился методом Байеса в программе STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard *et al.*, 2000) с использованием модели, допускающей генетическое смешение и корреляцию аллельных частот среди кластеров с 400000 burn-in- и 800000 MCMC-итерациями для K (гипотетического числа популяций) от 1 до 10, по три анализа для каждого значения K.

Построение UPGMA-дендрограмм и оценку бутстреп-поддержки осуществляли с помощью программы Phylip 3.65 (http://evolution.gs.wash-ington.edu/phylip/html).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Все исследованные нами микросателлитные локусы, за исключением *One*104, были полиморфны, число аллелей в локусе варьировало от 2 (*One*103) до 20 (*Oki*10), в среднем 9.7, всего было обнаружено 97 различных аллелей (*A*). Показатели генетической изменчивости в выборках приведены в табл. 2.



Рис. 1. Географическая локализация исследованных выборок микижи.

локусам
микросателлитным
полиморфным
й микижи по
ть популяци
изменчивос
Генетическая
тица 2
j.

Таблица 2.	Генетическая	изменчиво	сть популяц	ций микижи	омикоп оп ј	рфным мик	сросателлит	ным локуса	IM			
Показо						Bыб	орка					Среднее
JURYC	TIUKa3a1UID	KVA	UTH	SOP	TIG	SED	KOL	ELV	DVU	BST	ZHP	на локус
	и	57	53	25	35	33	26	17	45	42	52	38.5
<i>L</i> 6	$A/A_{ m R}$	2/1.25	2/1.85	2/2	2/2	2/2	2/2	2/2	2/1.99	3/2.33	2/2	3/2.03
[<i>vsS</i>	$H_{ m E}$	0.017	0.107	0.428	0.506	0.505	0.448	0.427	0.295	0.331	0.504	0.381
	$H_{ m O}$	0.017	0.113	0.44	0.571	0.515	0.576	0.235	0.222	0.285	0.615	0.332
	u	55	53	25	35	33	26	17	45	42	54	38.5
61'($A/A_{ m R}$	4/3.22	3/2.79	4/3.52	3/2.97	3/2.98	3/2.99	2/2	3/2.99	3/2.95	3/2.98	5/3.02
)7 <i>vsS</i>	$H_{ m E}$	0.597	0.538	0.595	0.59	0.598	0.619	0.427	0.574	0.567	0.573	0.582
	$H_{\rm O}$	9.0	0.49	0.52	0.628	0.666	0.384	0.117	0.533	0.5	0.463	0.514
	u	57	53	25	34	33	26	17	45	42	53	38.5
603	$A/A_{ m R}$	2/2	2/2	2/1.98	2/2	2/1.89	2/2	2/2	2/2	2/2	2/1.97	2/2
[əuO	$H_{ m E}$	0.399	0.353	0.183	0.313	0.116	0.291	0.451	0.475	0.501	0.187	0.358
	$H_{\rm O}$	0.368	0.377	0.2	0.264	0.061	0.346	0.647	0.533	0.381	0.132	0.322
	u	57	53	25	35	32	26	17	45	40	53	38.3
801	$A/A_{ m R}$	14/10.7	15/8.65	10/8.77	11/8.23	12/8.9	9/7.92	8/7.44	11/8.26	7/6.12	12/8.04	19/9.72
əuO	$H_{ m E}$	0.885	0.816	0.848	0.845	0.864	0.85	0.784	0.801	0.804	0.795	0.869
	H_0	0.964	0.867	0.76	0.914	0.843	0.846	0.705	0.822	0.75	0.83	0.845
	и	57	48	21	34	32	26	14	44	39	53	36.8
III	$A/A_{ m R}$	8/5.42	7/4.53	4/3.89	7/5.44	7/5.75	4/3.53	4/4	7/5.51	5/4.4	8/6.5	12/5.89
əиO	$H_{ m E}$	0.47	0.303	0.67	0.727	0.681	0.656	0.753	0.737	0.572	0.721	0.693
	$H_{ m O}$	0.456	0.208	0.285	0.294	0.437	0.153	0.357	0.204	0.128	0.396	0.298

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КАМЧАТСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ МИКИЖИ

147

ИЗВЕСТИЯ РАН. СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ № 2 2019

Среднее	на локус	38.4	15/8.09	0.812	0.75	38.1	3/2.53	0.184	0.173	38.5	20/10.3	0.839	0.722	37.9	17/6.73	0.731	0.701					ая гетерози-
	ZHP	53	9/7.77	0.859	0.792	49	3/2.64	0.397	0.326	53	12/9.19	0.809	0.634	51	9/7.07	0.808	0.882	52.5	6.1/4.91	0.57	0.509	– наблюдаем
	BST	40	8/6.02	0.768	0.725	41	3/1.91	0.072	0.073	41	10/7.84	0.857	0.66	41	8/6	0.627	0.658	41	5/4.06	0.505	0.413	OTHOCTE; HO
	DVU	45	8/5.46	0.53	0.488	45	2/1.85	0.106	0.111	45	16/11.3	0.891	0.755	45	7/5.84	0.612	0.577	44.9	5.9/4.62	0.502	0.425	ая гетерозии
	ELV	17	5/4.82	0.689	0.647	17	2/2	0.213	0.235	17	9/8.38	0.786	0.764	17	7/6.47	0.711	0.706	16.7	4.2/4.01	0.524	0.441	Ч _E − ожидаем
рка	KOL	26	11/9.88	0.896	0.807	26	3/2.87	0.246	0.269	26	12/9.66	0.808	0.807	26	7/5.61	0.666	0.73	26	5.4/4.74	0.548	0.492	р выборки; <i>I</i>
Bыб	SED	33	8/6.45	0.765	0.757	33	3/2.78	0.247	0.272	33	9/6.82	0.693	0.787	33	9/5.53	0.641	0.696	32.8	5.6/4.41	0.511	0.503	ное на разме ти Есифери
	TIG	35	9/7.32	0.831	0.828	35	3/2.84	0.258	0.287	35	9/7.32	0.693	0.6	35	7/6.46	0.65	0.571	34.8	5.4/4.56	0.541	0.495	рректирован
	SOP	25	9/7.72	0.704	0.76	25	3/2.48	0.152	0.12	25	10/8.39	0.791	0.76	25	7/6.57	0.789	0.76	26.5	5.2/4.63	0.516	0.46	образие, ско
	UTH	53	12/8.29	0.845	0.943	53	2/1.26	0.018	0.018	53	9/6.38	0.791	0.716	53	8/6.05	0.721	0.792	52.5	6.1/4.28	0.449	0.452	ельное разно
	KVA	57	11/7.67	0.77	0.701	57	3/2.34	0.133	0.14	57	11/8.13	0.833	0.789	53	5/4.64	0.722	0.622	56.4	6.1/4.64	0.483	0.466	лей; А _R – алл
	I UKa3a I CJID	-	$ /A_{ m R} $	$I_{ m E}$	$t_{\rm o}$		$ /A_{ m R} $	$I_{ m E}$	$t_{ m o}$		$ /A_{ m R} $	$I_{ m E}$	$I_{\rm O}$		$ /A_{\rm R} $	$I_{ m E}$	$I_{\rm O}$		$ A_{ m R} $	$H_{ m E}$	$I_{\rm O}$	 – число алле
	L JUKYC I	u	7	н әиО	F	u	₹ 23	F 540	T	u	0I:	17 1710	F	u	1101	н лиО	F	u	₹ bkc icc b	н выбо Средн	F	Примечание. А

148

Таблица 2. Окончание

ПАВЛОВ и др.

			P						
KVA	UTH	SOP	TIG	SED	KOL	ELV	DVU	BST	ZHP
KVA									
UTH	0.023								
SOP	0.056	0.065							
TIG	0.091	0.085	0.016						
SED	0.106	0.103	0.021	0.003					
KOL	0.061	0.052	0.012	0.001	0.023				
ELV	0.074	0.088	0.024	0.023	0.078	0.02			
DVU	0.065	0.1	0.039	0.059	0.073	0.05	0.013		
BST	0.112	0.142	0.073	0.079	0.117	0.061	0.035	0.037	
ZHP	0.088	0.091	0.047	0.040	0.051	0.028	0.061	0.095	0.109

Таблица 3. Оценки показателей попарной генетической дифференциации F_{ST}

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения, достоверные после коррекции Бонферрони.

Программа MICROCHECKER не обнаружила возможных ошибок генотипирования ни в одном из изученных локусов. В 8 из 10 выборок показана возможность присутствия нуль-аллелей в локусе *One*111. После проверки влияния возможных нуль-аллелей на оценки генетической дифференциации оказалось, что с учетом их влияния значения *F*_{ST} изменяются на 1–5.6%.

Достоверно значимые отклонения от равновесия Харди—Вайнберга (p < 0.05) в распределении генотипов наблюдаются в 8 из 100 оценок после проведения коррекции Бонферрони. Все они связаны с дефицитом гетерозигот вследствие присутствия нуль-аллелей в локусе One111 (табл. 2). В связи с возможным влиянием нуль-аллелей на статистические оценки информация по данному локусу была исключена из дальнейшего сравнительного анализа.

Оценки корреляции между генотипами по всем выборкам не обнаружили достоверных значений ни по одной паре локусов. Наибольшая изменчивость микижи наблюдалась по локусам *Oki*10, *One*108, *One*112. Наименее полиморфным оказался локус *One*103 (табл. 2).

Средние значения $H_{\rm E}$ у микижи из разных рек были приблизительно сходными и варьировали от 0.449 (р. Утхолок) до 0.57 (р. Жупанова). Также довольно близкими были показатели аллельного разнообразия, среднее число аллелей в выборках, скорректированное по минимальному объему ($A_{\rm R}$), варьировало от 4.01 (р. Еловка) до 4.91 (р. Жупанова). Микижа из р. Жупанова характеризуется наибольшими значениями $H_{\rm E}$ и $A_{\rm R}$ среди исследованных выборок. Однофакторный дисперсионный анализ ANOVA не выявил достоверных различий между выборками ни по $H_{\rm E}$ (F = 0.204, P = 0.99), ни по $A_{\rm R}$ (F = 0.207, P = 0.98).

Анализ в программе BOTTLENECK не показал уменьшения размеров популяций ни в одной из исследованных выборок микижи (IAM: P > 0.32, TPM: P > 0.628, SMM: P > 0.843).

Генетическая гетерогенность всей совокупности выборок хорошо выражена. Показана достоверная дифференциация микижи по частотам аллелей и генотипов (*G*-тест, P = 0-0.004) по каждому локусу, а также по всем локусам суммарно (P = 0).

Попарные оценки межвыборочной дифференциации $F_{\rm ST}$ приведены в табл. 3. Статистически достоверна дифференциация $F_{\rm ST}$ в 42 случаях из 45 сравнений ($F_{\rm ST} = 0.001 - 0.142$). Недостоверны сравнительные оценки в парах рек Тигиль–Седанка, Тигиль–Коль, Сопочная–Коль.

Степень генетической дифференциации среди всех исследованных выборок микижи была достоверно значима, $\theta = 5.97\%$ с 95%-ным доверительным бутстреп-интервалом (4.26–8.85%). Наибольший вклад в дифференциацию вносят локусы *Ssa*197, *One*103 и *Ots*3 ($\theta = 17.2, 7.92$ и 5.56% соответственно).

Результаты кластеризации В программе STRUCTURE показывают, что максимальная вероятность, соответствующая минимальной оценке лог-правдоподобия $\ln \Pr(X/K)$, показана для K = 4, т.е. принадлежности особей суммарной выборки к четырем кластерам (рис. 2). В первый кластер с долями вероятностей 0.936 и 0.918 обособляются выборки из рек Утхолок и Квачина соответственно. Второй кластер сформирован выборками из рек Сопочная, Тигиль, Седанка, Коль и Еловка со средними вероятностями 0.574, 0.758, 0.931, 0.5 и 0.541 соответственно. Третий кластер образуют выборки рек Двухюрточной и Быстрой, средние вероятности принадлежности к кластеру для этих выборок составляют 0.523 и 0.757 соответственно. Четвертый кластер представлен выборкой из р. Жупанова, средняя вероятность для этой выборки составляет 0.88.



Рис. 2. Кластерный анализ микижи Камчатки в программе STRUCTURE. Обозначения выборок соответствуют приведенным в табл. 1; для рис. 2 и 3.



Рис. 3. UPGMA-дендрограмма, построенная на основании генетических дистанций Нея. В узлах ветвления указаны индексы бутстрепа, 1000 итераций.

UPGMA-дендрограмма, построенная с использованием наиболее отличающейся от остальных выборки из р. Жупанова в качестве аут-группы, визуально отражает дифференциацию камчатской микижи на группы выборок, в основном соответствующих их географической локализации (рис. 3). Достаточно высокий уровень бутстреп-поддержки (>70%) имеет совместная кластеризация выборок из рек Быстрая–Двухюрточная, Утхолок–Квачина и Коль–Тигиль–Седанка–Сопочная.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В предыдущем исследовании (Павлов и др., 2011) было показано, что большинство камчатских популяций микижи дифференцируется по их принадлежности к крупным речным бассейнам. При этом на имеющемся в то время материале можно было выделить северо-западный, югозападный и восточный кластеры пространственной дифференциации. Увеличение объемов выборок и применение новых методик статистической обработки результатов при использовании той же панели STR-локусов позволило уточнить эту картину (рис. 2).

Все исследованные выборки достаточно обособлены, большинство попарных оценок генетической дифференциации F_{ST} достоверны (табл. 3). Можно предполагать, что в отсутствие других факторов это связано с высокой степенью хоминга, устойчивой пространственной изоляцией и локальными адаптациями камчатской микижи. Это неудивительно, поскольку значительный уровень межпопуляционной генетической дифференциации характерен также и для популяций микижи из других частей ареала (Nielsen *et al.*, 1997; Beacham

et al., 1999, 2000; Heath *et al.*, 2001; Silverstein *et al.*, 2004; Taylor *et al.*, 2007).

Кластеризация выборок с использованием UPGMA-дендрограммы демонстрирует для камчатских популяций микижи наиболее четкое филогеографическое дерево, коррелирующее с принадлежностью выборок к различным речным бассейнам и побережьям камчатского региона (рис. 3).

Значительно дифференцирована от других популяций микижа р. Жупанова. По использованным микросателлитным локусам для нее характерны наиболее высокие в азиатском регионе значения $H_{\rm E}$ и $A_{\rm R}$. Ее отличия от остальной камчатской микижи подтверждаются не только результатами STR-анализа, но и другими участками ядерного и митохондриального генома, а также биологическими особенностями (Павлов, 2000; Павлов и др., 2001, 2004, 2011; Кузищин и др., 2002; Pavlov *et al.*, 2010). Причины таких отличий и особенности происхождения микижи из этой реки требуют отдельного исследования, которое проводится в настоящее время.

Достаточно сильно обособлены выборки микижи из рек Утхолок и Квачина. Высокие отличия от других выборок микижи Камчатки выявляются как с помощью традиционных оценок популяционной дифференциации (F_{ST}), генетических дистанций, так и с использованием байесовского метода анализа (табл. 3, рис. 2, 3). Возможно, это связано с морфоэкологическими особенностями микижи из этих рек. В отличие от других исследованных популяций здесь обитает преимущественно проходная форма, достигающая наиболее крупных размеров на камчатском побережье (Павлов и др., 2001). Сами реки короткие, относятся к классическим тундровым водотокам, имеют торфяной или "коричневый" состав воды. Не исключено, что формирование структуры популяций микижи определялось сходными экологическими условиями в этих реках и нашло отражение в полученных нами микросателлитных профилях.

Относительная близость восточно-камчатской микижи из бассейна р. Камчатка (выборка из р. Еловка) и крупных западно-камчатских бассейнов (выборки из рек Сопочная, Тигиль, Седанка) может иметь похожее объяснение. Бассейны рек, где обитают указанные популяции, крупные, отличаются близкой геоморфологией верховий. Они берут начало в предгорьях Срединного хребта Камчатки, имеют горное или тундрово-горное наполнение, по характеру воды "светлые". Популяции в этих реках или их значительная часть (для западных рек) представлены резидентной формой микижи (форелью). Предполагая в эволюционном прошлом распространение большинства популяций камчатской микижи от одной предковой формы и их последующую изоляцию по крупным речным бассейнам, возможно, мы наблюдаем сходное формирование популяционной структуры вида в сходных условиях среды. Интересно, что похожая картина была недавно описана для сахалинской симы Опсоrhynchus masou, когда выборки из разнесенных крупных речных бассейнов обнаруживали больше сходства, чем выборки симы из близлежащих малых рек (Животовский и др., 2017). Объяснением этому могут быть процессы случайного дрейфа генов, наиболее интенсивные в популяциях симы малых рек, что приводит к их значительной дивергенции. Следует отметить, что рассматриваемые нами выборки микижи (из рек Еловка, Сопочная, Тигиль) также относятся к популяциям из крупных речных бассейнов Камчатского п-ова.

Генетическое разнообразие камчатской микижи по микросателлитным локусам для всей совокупности выборок характеризуется следующими показателями: $H_{\rm E} = 0.515$, $A_{\rm R} = 4.46$. Эти оценки хорошо согласуются с результатами исследований предыдущих лет (Willams *et al.*, 2002; McPhee *et al.*, 2007; Павлов и др., 2011).

Полученные оценки генетического разнообразия несколько меньше показателей гетерозиготности по STR-локусам, чем у американских популяций микижи. Например, $H_{\rm E} = 0.55 - 0.59$ на Аляске (Olsen et al., 2006), 0.51-0.87 в Британской Колумбии (Heath et al., 2001; Hendry et al., 2002; Heggenes et al., 2006), 0.68-0.86 в шт. Вашингтон (Ardren, Kapuscinski, 2003; Narum et al., 2006), 0.62-0.79 в Калифорнии (Aguilar, Garza, 2006), 0.42-0.62 в Канаде (Taylor et al., 2007). Хотя уменьшение средних оценок гетерозиготности может быть связано с использованием различного набора локусов, наиболее вероятно, что снижение генетического разнообразия может быть следствием эффекта основателя (явление снижения разнообразия при заселении малым числом представителей вида новой географической территории), а также относительно недавней колонизации микижей этого региона.

Таким образом, показано, что обособленность камчатских популяций микижи приурочена к крупным речным бассейнам Западной и Восточной Камчатки. Наиболее дифференцированы по микросателлитным локусам микижа из р. Жупанова (Восточная Камчатка), а также микижа из рек Квачина и Утхолок (Западная Камчатка). Популяции микижи, обитающие в ряде крупных камчатских речных бассейнов, обладают близкими микросателлитными профилями. Очевидно, что на примере камчатской микижи полиморфизм микросателлитных локусов еще раз доказывает свое микроэволюционное и филогеографическое приложение на популяционном уровне.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант

"Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем" № 14-50-00029).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Никитин В.Д., Прохоров А.В., Шайхаев Е.Г., Коткин К.С., Гво Д.Ч., Афанасьев К.И. Генетическая дифференциация и вопросы сохранения популяций симы Oncorhynchus masou Brevoort 1856 (Pisces: Salmonidae) // Биология моря. 2017. Т. 43. № 1. С. 70–78.
- Кузищин К.В., Павлов С.Д., Груздева М.А., Павлов Д.С. Особенности нерестовой популяции и экология размножения пресноводной микижи Parasalmo mykiss в бассейне реки Жупановой (восточная Камчатка) // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42. № 5. С. 626–638.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В., Груздева М.А., Павлов С.Д., Медников Б.М., Максимов С.В. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Научный мир, 2001. 200 с.
- Павлов С.Д. Аллозимная изменчивость и генетическая дивергенция тихоокеанских форелей (род *Parasalmo*) западной Камчатки // Генетика. 2000. Т. 36. № 9. С. 1251–1261.
- Павлов С.Д., Колесников А.А., Мельникова М.Н., Ушакова М.В. Генетическая дивергенция камчатской микижи (*Parasalmo* (*Oncorhynchus*) *mykiss*) на ареале по результатам рестрикционного анализа и секвенирования гена цитохрома b мтДНК // Генетика. 2004. Т. 40. № 12. С. 1695–1701.
- Павлов С.Д., Семенова А.В., Рубцова Г.А., Афанасьев К.И. Анализ изменчивости микросателлитных локусов у камчатской микижи (Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss) // Генетика. 2011. Т. 47. № 10. С. 1346–1356.
- Семенова А.В., Рубцова Г.А., Афанасьев К.И., Павлов С.Д. Анализ микросателлитной ДНК у камчатской микижи (Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss). Подбор локусов и оптимизация методики // Генетика. 2010. Т. 46. № 7. С. 1004–1008.
- Abadía-Cardoso A., Pearse D.E., Jacobson S., Marshall J., Dalrymle D., Kawasaki F., Ruiz-Campos G., Garza G.C. Population genetic structure and ancestry of steelhead/rainbow trout (Oncorhynchus mykiss) at the extreme southern edge of their range in North America // Conserv. Genet. 2016. V. 17. № 3. P. 675–689.
- Aguilar A., Garza J.C. A comparison of variability and population structure for major histocompatability complex and microsatellite loci in California coastal steelhead (Oncorhynchus mykiss Walbaum) // Mol. Ecol. 2006. V. 15. P. 923–937.
- Ardren W.R., Kapuscinski A.R. Demographic and genetic estimates of effective population size (Ne) reveals genetic compensation in steelhead trout // Mol. Ecol. 2003. V. 12. P. 35–49.
- Beacham T.D., Khai D.L., Candy J.R. Population structure and stock identification of steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) in British Columbia and the Columbia River based on microsatellite variation // Env. Biol. Fish. 2004. V. 69. P. 95–109.
- Beacham T.D., Pollard S., Le K.D. Population structure and stock identification of steelhead in southern British Columbia, Washington, and the Columbia River based on

microsatellite DNA variation // Trans. Amer. Fish. Soc. 1999. V. 128. № 6. P. 1068–1084.

- Beacham T.D., Pollard S., Le K.D. Microsatellite DNA population structure and stock identification of steelhead trout (Oncorhynchus mykiss) in the Nass and Skeena rivers in northern British Columbia // Mar. Biotech. 2000. V. 2. № 6. P. 587–600.
- Chapuis M.P., Estoup A. Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation // Mol. Biol. Evol. 2007. V. 24. P. 621–631.
- Cornuet J.M., Luikart G. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data // Genetics. 1996. V. 144. № 4. P. 2001–2014.
- Heath D.D., Pollard S., Herbinger C. Genetic structure and relationships among steelhead trout (Oncorhynchus mykiss) populations in British Columbia // Heredity. 2001. V. 86. P. 618–627.
- Heggenes J., Beere M., Tamkee P., Taylor E.B. Genetic diversity in steelhead before and after conservation hatchery operation in a coastal, boreal river // Trans. Amer. Fish. Soc. 2006. V. 35. P. 251–267.
- Hendry M.A., Wenburg J.K., Myers K.W., Hendry A.P. Genetic and phenotypic variation through the migratory season provides evidence for multiple populations of wild steelhead in the Dean River, British Columbia // Trans. Amer. Fish. Soc. 2002. V. 131. P. 418–434.
- Leitwein M., Garza J.C., Pearse D.E. Ancestry and adaptive evolution of anadromous, resident, and adfluvial rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in the San Francisco bay area: application of adaptive genomic variation to conservation in a highly impacted landscape // Evol. Appl. 2017. V. 10. № 1. P. 56–67.
- Lulla P., Gross R., Paaver T. Genetic diversity and differentiation of imported into Estonia rainbow trout (Oncorhynchus mykiss) strains based on microsatellite DNA variation // J. Agricul. Sci. 2005. V. 16. P. 37–42.
- *McCuscer M., Parkinson E., Taylor E.* Mitochondrial DNA variation in rainbow trout (*Onchorhynchus mykiss*) across its native range: testing biogeographical hypotheses and their relevance to conservation // Mol. Ecol. 2000. V. 9. P. 2089–2108.
- *McPhee M.V., Utter F., Stanford J.A, Kuzishin K.V., Savvaitova K.A., Pavlov D.S., Allendorf F.W.* Population structure and partial anadromy in *Oncorhynchus mykiss* from Kamchatka: relevance for conservation around the Pacific Rim // Ecol. Fresh. Fish. 2007. V. 16. № 4. P. 539–547.
- Narum S.R., Contor C., Talbot A., Powell M.S. Genetic divergence of sympatric resident and anadromous forms of Oncorhynchus mykiss in the Walla Walla River, USA // J. Fish Biol. 2004. V. 65. P. 471–488.
- Narum S.R., Powell M.S., Evenson R., Sharp B., Talbot A.J. Microsatellites reveal population substructure of Klickitat River native steelhead and genetic divergence from an introduced stock // North Amer. J. Fish. Manag. 2006. V. 26. P. 147–155.
- Nielsen J.L., Carpanzano C., Fountain M.C., Gan C.A. Mitochondrial DNA and nuclear microsatellite diversity in hatchery and wild Oncorhynchus mykiss from freshwater habitats in southern California // Trans. Amer. Fish. Soc. 1997. V. 126. № 3. P. 397–417.

- Olsen J.B., Wuttig K., Fleming D., Kretschmer E.J., Wenburg J.K. Evidens of partial anadromy and resident-form dispersal bias on a fine scale in populations of Oncorhynchus mykiss // Conserv. Genet. 2006. V. 7. P. 613–619.
- Pavlov S.D., Melnikova M.N., Senchukova A.L., Pivovarov E.A. Development of a new system of genetic markers for Kamchatkan mykiss (Parasalmo (O.) mykiss) as approach to study salmonic fish populations // 2nd Moscow Inter. Conf. "Molecular Phylogenetics". M.: Torus Press, 2010. P. 63.
- Piry S., Luikart G., Cornuet J.M. Computer note. BOT-TLENECK: a computer program for detecting recent reductions in the effective size using allele frequency data // J. Heredity. 1999. V. 90. № 4. P. 502–503.
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. 2000. V. 155. P. 945–959.
- Silverstein J.T., Rexroad C.E., King T.L. Genetic variation measured by microsatellites among three strains of domesticated rainbow trout (Oncorhynchus mykiss, Walbaum) // Aquac. Res. 2004. V. 35. № 1. P. 40–48.

- Taylor E., Tamkee P., Sterling G., Hughson W. Microsatellite DNA analysis of rainbow trout (Oncorhynchus mykiss) from western Alberta, Canada: native status and evolutionary distinctiveness of "Athabasca" rainbow trout // Conserv. Genet. 2007. V. 8. P. 1–15.
- Van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P.M., Shipley P. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // Mol. Ecol. Notes. 2004. V. 4. P. 535–538.
- Weir B.S., Cockerham C.C. Estimating F-statistics for the analysis of population structure // Evolution. 1984. V. 38. P. 1358–1370.
- Williams R.N., Powell M.S., Pavlov S.D., Proebstel D.S. Forthcoming. molecular genetic variation among rainbow trout Oncorhynchus mykiss Walbaum (Salmonidae, Salmoniformes) from the Kamchatka Peninsula // Summary of the Eighth Pacific Coast Steelhead Management Meeting. Port Townsend: Washington Press, 2002. P. 27–28.

Differentiation of the Kamchatka Rainbow Trout Parasalmo (Oncorhynchus) mykiss Based on Microsatellite DNA Loci

S. D. Pavlov^{1, #}, A. V. Semenova¹, and M. N. Melnikova¹

¹Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Leninskie gory 1/12, Moscow, 119234 Russia [#]e-mail: serge pavlov@mail.ru

The available information about the differentiation of the Kamchatka populations of mykizha *Parasalmo* (*Oncorhynchus*) *mykiss* at microsatellite DNA loci was updated. Using classical genetic variance-based methods (overall and pairwise F_{ST} comparisons), as well as the Bayesian clustering, the population-genetic relations of the species in the Kamchatka region were determined. It is confirmed that the isolation of the population of Kamchatka rainbow trout is confined to the major river basins of Western and Eastern Kamchatka. The most differentiated at microsatellite loci are the rainbow trout from Zhupanova River (Eastern Kamchat-ka), as well as samples from the Kvachina and Utkholok rivers (Western Kamchatka).