ГЕНЕТИКА ЖИВОТНЫХ

УДК 575.17:597.553.1

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДИ Clupea pallasii Vallenciennes, 1847 НА МАКРОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ШКАЛЕ

© 2021 г. А. В. Семенова^{1, 2, *}, А. Н. Строганов¹, Г. А. Рубцова², М. О. Рыбаков³

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119234 Россия ²Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, 119991 Россия ³Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича, Мурманск, 183038 Россия

> *e-mail: seman2000@yandex.ru Поступила в редакцию 27.06.2020 г. После доработки 11.08.2020 г. Принята к публикации 10.09.2020 г.

С использованием десяти микросателлитных локусов проведен анализ генетической изменчивости и дифференциации тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* на широком ареале в Охотском, Беринговом, Чукотском, Карском, Баренцевом и Белом морях. Показан сходный уровень генетической изменчивости сельди, принадлежащей к трем географическим подвидам. Генетическая структура на макрогеографической шкале наиболее выражена между тремя географическими подвидами сельди, при этом уровень генетической дифференциации в пределах каждого из подвидов различается. Сельдь тихоокеанского ареала дифференцирована только на уровне крупных бассейнов – Охотского и Берингова морей, что свидетельствует о значительном обмене генами, так же как и в юго-восточной части Баренцева моря и в Карском море. В то же время поток генов у сельди Белого моря ограничен на очень небольшой пространственной шкале.

Ключевые слова: внутривидовая структура, генетическая изменчивость, тихоокеанская сельдь, *Clupea pallasii*, Охотское море, Берингово море, Белое море.

DOI: 10.31857/S0016675821060096

Тихоокеанская сельдь Clupea pallasii Valenciennes, 1847 — пелагическая морская рыба прибрежных вод и окраинных морей Северной Пацифики и Арктики имеет прерывистый ареал. Номинативный подвид C. p. pallasii широко распространен в бореальных акваториях азиатского и американского побережий Тихого океана, два других подвида населяют воды Европейского Севера вдоль Арктического побережья Северного Ледовитого океана: С. p. marisalbi обитает во внутренних районах Белого моря, а *С. р. suworowi* – во внешних районах Белого моря и далее на восток вдоль побережья в Чешско-Печорском районе Баренцева моря и Карском море. Небольшие популяции сельди отмечены также в море Лаптевых и Восточно-Сибирском [1, 2].

На ареале сельдь формирует популяции, различающиеся биологическими, морфологическими и экологическими особенностями, районами нереста, нагула и зимовки, продолжительностью миграций [3–5]. В Тихом океане выделяют три экологические формы сельди – морскую, прибрежную и озерно-лагунную [4]. По мнению некоторых авторов наиболее обосновано выделение двух форм, основными различиями между которыми являются места и условия зимовки: морской и прибрежной, при этом к прибрежной относят популяции лагунной (озерной) сельди [6]. Сельдь Арктического побережья можно отнести к прибрежной экологической форме, она дифференцирована на локальные стада, приуроченные к отдельным заливам [3, 7–9]. Нерест сельди происходит во время гидрологической весны, его календарные сроки изменяются с февраля на южных окраинах ареала до июня—июля в северных районах и вплоть до августа—сентября в морях Арктики. Кроме того, только в Белом море обитают группировки летненерестующей сельди [1, 3, 5].

Генетические исследования показали единство происхождения сельди азиатского побережья Тихого океана и Европейского Севера, которые относятся к одной митохондриальной гаплогруппе [10, 11]. Дивергенция тихоокеанского и европейских подвидов произошла сравнительно недавно в геологической шкале исчисления – после окончания ледниковой эпохи (не ранее 12 тыс. лет назад) [10, 12, 13]. У европейских популяций сельди показана сильная редукция генетической изменчивости по локусам мтДНК, которая отражает эффект основателя во время постледниковой колонизации [10]. Исследование популяционно-генетической структуры сельди по ядерным маркерам проводилось на отдельных участках ее ареала в морях Европейского Севера [14–16], в Японском, Охотском и Беринговом морях [17–20].

Цель данной работы — сравнительный анализ генетической изменчивости и дифференциации сельди на широком ареале, включающем популяции сельди из Белого, юго-восточной части Баренцева, Карского, Чукотского, Берингова и Охотского морей. Учитывая относительно небольшое эволюционное время с начала послеледниковой колонизации сельди ее современных местообитаний, использование микросателлитных маркеров (SSR) может быть наиболее эффективным по сравнению с другими типами молекулярных маркеров для анализа современных механизмов возникновения и поддержания наблюдаемой популяционно-генетической структуры сельди на различной пространственной шкале [21, 22].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для анализа послужили более 40 выборок сельди (1327 экз.), которые были собраны в 2000–2019 гг. на европейской части Арктики – в Белом (C. p. marisalbi), юго-восточной части Баренцева (Чешско-Печорский район) и Карском морях (С. р. suworowi), а также в районах северовостока России - северной части Охотского, западной части Берингова и юго-западной части Чукотского морей (*C. p. pallasii*). Большинство выборок в Белом, Баренцевом и Охотском морях собраны во время нереста сельди, сборы в Карском, Чукотском и Беринговом морях представляют собой нагульные скопления. Информация о выборках 2000-2018 гг. была опубликована нами ранее, в этих работах приведены методы исследования и данные изменчивости SSR-локусов [15-18, 23]. Дополнительно использованы результаты изучения выборок, собранных в 2019 г. в Чукотском море, двух локальностях Карского и Берингова морей. Для статистического анализа выборки сельди разных лет сбора из одного района, а также соседних локальностей были объединены, если генетические различия между ними недостоверны, в итоге в анализ были включены 20 объединенных выборок (табл. 1, рис. 1).

Стандартные оценки генетического разнообразия и дифференциации (F_{ST} (θ) и R_{ST}) были получены с использованием программ GDA, FSTAT, GENEPOP [24–26]. Гипотеза об отсутствии вклада пошагового мутационного процесса (SMM) в формирование генетической дифференциации сельди, т.е. $F_{ST} = R_{ST}$, была проверена в программе SPAGeDi [27]. Уровень статистиче-

ГЕНЕТИКА том 57 № 6 2021

ской значимости для множественных вероятностных тестов корректировали с помощью процедуры Бонферрони [28]. Значимость корреляции генетических $F_{ST}/(1 - F_{ST})$ и географических дистанций между группировками проверяли с помощью теста Мантела в программе IBD [29]. Анализ популяционной структуры проводился методом Байеса в программе STRUCTURE [30]. Для определения наиболее вероятного числа кластеров был применен метод ΔK [31] с использованием Интернет-ресурса STRUCTURE HARVESTER [32], а также рассчитаны оценки MedMeaK, MaxMeaK, Med-MedK и MaxMedK [33] в программе STRUCTURE SELECTOR [34].

Иерархический анализ молекулярных варианс (AMOVA) в программе ARLEQUIN [35] был проведен для оценки количества генетической изменчивости на следующих уровнях иерархии: 1) между морскими бассейнами (Белое море, Чешско-Печорский район Баренцева моря, Карское, Чукотское, Берингово и Охотское моря), между выборками в каждом из морей и внутри выборок; 2) между тремя подвидами сельди, между выборками в пределах каждого подвида и внутри выборок; 3) между кластерами, определенными в STRUCTURE, между выборками в пределах каждого кластера и внутри выборок.

Для выявления прохождения популяциями фазы низкой численности ("горлышка бутылки") использовали тест Уилкоксона для трех различных моделей: бесконечного числа аллелей (IAM), пошаговой мутационной (SMM) и двухфазной (TPM) в программе BOTTLENECK [36]. Также был рассчитан индекс *M* [37], выборки со средним значением *M* менее 0.68 полагали прошедшими этап редукции численности. Оценки современного эффективного размера популяций (*N*е) вычислены в программе LDNE [38].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Генетическое разнообразие в выборках сельди

Среднее число аллелей (A) в выборках сельди изменялось от 5.4 до 10.5 (табл. 1). Приватных аллелей, частота которых превышала бы пороговое значение p = 0.05, не обнаружено ни в выборках, ни у каждого из трех подвидов. Однофакторный дисперсионный анализ не выявил достоверных различий между выборками ни по $H_{\rm E}$, ни по $A_{\rm R}$. Среди подвидов наименьшие значения генетического разнообразия обнаружены у сельди *С. р. suworowi* (табл. 1), однако эти различия статистически недостоверны (p > 0.05).

| | Код выборки | Район сбора | Локальности | Годы сбора | Ν | V | $A_{ m R}$ | H_{E} | $H_{\rm O}$ |
|------|-----------------------------------|---|--|-----------------|----------|------------------------|------------|------------------|-------------|
| | | Clupea pal | lasii marisalbi | | 625 | 11 | 5.95 | 0.547 | 0.556 |
| | WKku | Белое море, Кандалакшский залив | г. Колвица, г. Жемчужная | 2002 | 42 | 6.1 | 5.1 | 0.504 | 0.655 |
| | WKgs | Белое море, Кандалакшский залив | г. Ругозерская | 2000-2017 | 158 | 9.0 | 5.9 | 0.523 | 0.502 |
| | WKch | Белое море, Кандалакшский залив | г. Чупа | 2001-2013 | 188 | 9.6 | 6.3 | 0.556 | 0.559 |
| | WOso | Белое море, Онежский залив | г. Сорокская | 2000-2001 | 60 | 7.7 | 5.9 | 0.521 | 0.500 |
| | WOku | Белое море, Онежский залив | г. Нюхча, о. Кий, г. Онега | 2001-2006 | 68 | 8.4 | 6.9 | 0.580 | 0.611 |
| | WOsl | Белое море, Онежский залив | Соловецкие острова | 2007 | 58 | 9.9 | 5.5 | 0.519 | 0.501 |
| | WDya | Белое море, Двинской залив | г. Яндовая | 2002 | 51 | 5.4 | 4.6 | 0.518 | 0.610 |
| | | Clupea pal | llasii suworowi | | 211 | 8.85 | 5.27 | 0.482 | 0.497 |
| | BChe | Баренцево море | г. Чешская | 2002 | 73 | 7.0 | 4.9 | 0.482 | 0.559 |
| | BPec | Печорское море | г. Горносталья, г. Печорская, о. Вайгач | 2002, 2008 | 61 | 8.0 | 5.5 | 0.491 | 0.503 |
| | KArs | Карское море | г. Карская, Центральная часть, г. Байдарацкая | 2008, 2019 | 77 | 7.3 | 5.3 | 0.470 | 0.438 |
| | | Clupea pa | illasii pallasii | | 491 | 11.5 | 6.09 | 0.569 | 0.568 |
| | CHko | Чукотское море | Юго-западная часть (69°03' N, 170°37' W) | 2019 | 55 | 8.6 | 6.4 | 0.563 | 0.541 |
| | BZb1 | Берингово море | Западно-беринговоморская пром. подзона (ЗБПП) (59°42' N, 170°20' E) | 2013 | 48 | 9.0 | 6.5 | 0.561 | 0.544 |
| гец | BZb2 | Берингово море | ЗБПП (61°09′ N, 179°29′ W) | 2014 | 23 | 5.7 | 4.9 | 0.495 | 0.588 |
| гти | BZb3 | Берингово море | ЗБПП (62°15′ N, 179°12′ W) | 2014 | 34 | 6.2 | 5.0 | 0.527 | 0.629 |
| КЛ | BZb4 | Берингово море | ЗБПП (61°47' N, 179°02' E) | 2019 | 50 | 7.8 | 6.0 | 0.542 | 0.539 |
| то | BOlu | Берингово море | Олюторский залив | 2013 | 48 | 8.3 | 6.4 | 0.557 | 0.538 |
| M 57 | BKar | Берингово море | Карагинский залив | 2019 | 48 | 8.7 | 6.3 | 0.559 | 0.530 |
| N | OHct | Охотское море | Центральная часть (57°00' N, 150°17' E) | 2014 | 50 | 9.0 | 6.3 | 0.561 | 0.516 |
| No 6 | OHgz | Охотское море | г. Гижигинская | 2011 | 24 | 7.6 | 9.9 | 0.586 | 0.607 |
| 20 | OHtt | Охотское море | г. Тауйская, бухта Тунгусская | 2009, 2011 | 111 | 10.5 | 6.8 | 0.600 | 0.629 |
| 21 | Примечан Н _О – набл | ие. г. – губа. <i>N</i> – объем выборки; <i>А</i> – числ юдаемая гетерозиготность. | 10 аллелей; А _R – аллельное разнообразие, скорректиров | анное на размеј | р выборк | лı; H _E – о | жидаемая | і гетерозиі | OTHOCTE; |

684

Таблица 1. Характеристики исследованного материала

СЕМЕНОВА и др.



Рис. 1. Карта сбора выборок, обозначения как в табл. 1. *а* – Арктический ареал, *б* – Тихоокеанский ареал.



Рис. 2. Кластерный анализ сельди в программе STRUCTURE, K = 6.

Анализ прохождения популяциями фазы редукции численности

Тестирование в программе ВОТТLENECK не выявило редукции численности в демографической истории сельди в недавнем прошлом ни по одной из мутационных моделей (0.148 < P < 1.000). Оценки показателя M в выборках варьируют от 0.662 до 0.833. Для трех выборок: WOsl, WDya и KArs значения показателя M были менее 0.68, что свидетельствует о прохождении популяциями этапа "горлышка бутылки".

Генетическая дифференциация сельди на ареале

Общая оценка генетической дифференциации была достоверна $F_{\rm ST} = 0.041$ с 95%-ным доверительным бутстреп-интервалом [0.031–0.056]. Индивидуальные локус-специфичные оценки изменялись от 0.027 (*Cha1059*, *Cha1020*) до 0.079 (*Her71*) и были достоверны для каждого локуса. Глобальная дифференциация на основании $R_{\rm ST} = 0.047$ [0.016–0.057] также была достоверна, как и оценки для каждого локуса. Достоверно значимых различий $F_{\rm ST}$ и $R_{\rm ST}$ при анализе всей совокупности выборок не выявлено ($R_{\rm ST} > F_{\rm ST}$, p = 0.113). В связи с этим в дальнейшем для оценки дифференциации были использованы только F-статистики.

В пределах каждого из подвидов генетическая дифференциация была статистически значима и составила у *C. p. marisalbi* $F_{\rm ST} = 0.022$ [0.013-0.037], *C. p. suworowi* $F_{\rm ST} = 0.006$ [0.0007-0.013] и *C. p. pallasii* $F_{\rm ST} = 0.011$ [0.007-0.016].

Попарные оценки F_{ST} были достоверны в 157 случаях из 190 сравнений, с мультилокусными показателями от 0.00 до 0.115 (табл. 2). Все различия между выборками разных подвидов статистически значимы. Отсутствие дифференциации показано у сельди Чешско-Печорского района и Карского моря, у сельди Охотского моря, между большинством выборок в Чукотском и Беринговом морях, за исключением двух проб (BZb2 и BZb3), а также в пяти случаях из 21 в Белом море.

Результаты кластеризации в программе STRUCTURE показывают наиболее вероятное число кластеров K = 6 по оценкам MedMeaK,

МахМеаК, MedMedK и MaxMedK, а также LnP(K) (рис. 2). Большинство индивидуальных генотипов демонстрируют смешение между кластерами, но в целом шесть выявленных кластеров сформированы выборками: 1) WKch; 2) WKgs, WOsl, WOso; 3) WKku, WOku, WDya; 4) BChe, BPec, KArs; 5) CHko, BZb1–4, BKar; 6) BOlu, OHct, OHgz, OHtt. При этом максимальное значение ΔK выявлено при кластеризации только на две группы: тихоокеанской *С. р. pallasii* и европейской *С. р. marisalbi* и *С. р. suworowi* сельди.

Иерархический анализ АМОVА показал сходные тренды в изменении значений F_{ST} и их компонентов на разных уровнях иерархии при выделении разного числа групп (табл. 3). Основная доля генетического разнообразия сельди заключена внутри выборок (94.69-95.64%). В зависимости от варианта анализа значения F_{ST} варьируют от 0.045 до 0.053, наибольшее значение показано при анализе подразделенности сельди на три подвида. Среди трех вариантов наиболее предпочтительным оказывается вариант, предполагающий выделение шести кластеров, поскольку на различия между выборками внутри кластеров приходится минимальная доля генетической изменчивости. Результаты двух других анализов, предполагающих дифференциацию в соответствии с географической локализацией или кластеризацией, очень сходны между собой. Все полученные значения *F*-статистик достоверны (p = 0.000).

Анализ на наличие изоляции, связанной с расстоянием, показал, что корреляция между географическими расстояниями и генетической дифференциацией сельди достоверна для всей совокупности выборок (*p* < 0.001). Однако бо́льшая часть этой корреляции обусловлена различиями между региональными группами - тихоокеанской и европейской, поскольку как в пределах тихоокеанского ареала, так и в пределах европейского ареала генетические различия между популяциями не связаны с расстояниями между ними. Не проявляется изоляция дистанцией и при анализе на меньшей географической шкале – в пределах каждого из морей. Проведение лог-трансформации генетических и/или географических дистанций не изменяет полученных результатов.

| Ta6 | блица 2. | . Оцен | ки поп | арной 1 | нитенетич | еской д | иффере | нциаци | и $F_{\rm ST}$ | | | | | | | | | | | |
|------------------|----------------|--------|---------|---------|-----------|-----------|---------|-----------|----------------|----------|----------|--------|----------|----------|---------|-------|-------|-------|-------|-------|
| ГЕНЕ | N | /Kku | WKgs | WKch | WOso | WOku | WOsl | WDya | BChe | BPec | KArs | CHko | BZb1 | BZb2 | BZb3 | BZb4 | BOlu | BKar | OHct | OHgz |
| ≸ гика | kgs 0. | .033 | I | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Ň | Kch 0 | 010 | 0.017 | I | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Эм 57 | Oso 0. | .040 | 0.005 | 0.021 | Ι | | | | | | | | | | | | | | | |
| SW ₩ | Dku 0 | .013 | 0.019 | 0.005 | 0.014 | I | | | | | | | | | | | | | | |
| OM 6 2 | Osl 0. | .068 | 0.017 | 0.044 | 0.014 | 0.039 | I | | | | | | | | | | | | | |
| I 2021 | Dya 0 | 0.018 | 0.041 | 0.029 | 0.055 | 0.022 | 0.073 | I | | | | | | | | | | | | |
| BC | the 0 . | .075 | 0.059 | 0.039 | 0.065 | 0.046 | 0.087 | 0.084 | I | | | | | | | | | | | |
| BP | ec 0. | .061 | 0.048 | 0.031 | 0.046 | 0.031 | 0.071 | 0.074 | 0.007 | I | | | | | | | | | | |
| KA | urs 0. | .072 | 0.062 | 0.039 | 0.059 | 0.042 | 0.085 | 0.086 | 0.009 | 0.003 | Ι | | | | | | | | | |
| CH | Iko 0. | .053 | 0.066 | 0.033 | 0.071 | 0.031 | 0.097 | 0.067 | 0.048 | 0.041 | 0.041 | Ι | | | | | | | | |
| ΒZ | b1 0. | .049 | 0.057 | 0.026 | 0.065 | 0.026 | 0.091 | 0.056 | 0.047 | 0.039 | 0.040 | 0.000 | I | | | | | | | |
| ΒZ | b2 0. | .046 | 0.062 | 0.038 | 0.066 | 0.033 | 0.089 | 0.059 | 0.083 | 0.061 | 0.067 | 0.013 | 0.018 | Ι | | | | | | |
| ΒZ | b3 0. | .057 | 0.065 | 0.044 | 0.076 | 0.039 | 0.092 | 0.060 | 0.072 | 0.071 | 0.071 | 0.014 | 0.016 | 0.019 | Ι | | | | | |
| ΒZ | b4 0 . | .072 | 0.077 | 0.043 | 0.081 | 0.041 | 0.108 | 0.087 | 0.050 | 0.043 | 0.042 | 0.000 | 0.001 | 0.020 | 0.022 | I | | | | |
| BO | olu 0. | .072 | 0.082 | 0.043 | 0.087 | 0.044 | 0.115 | 0.086 | 0.061 | 0.051 | 0.049 | 0.002 | 0.003 | 0.027 | 0.025 | 0.002 | I | | | |
| BK | ar 0. | .060 | 0.074 | 0.037 | 0.079 | 0.036 | 0.107 | 0.072 | 0.046 | 0.038 | 0.041 | 0.000 | 0.001 | 0.019 | 0.019 | 0.000 | 0.002 | I | | |
| Ю | Hct 0. | .046 | 0.049 | 0.027 | 0.059 | 0.026 | 0.078 | 0.051 | 0.044 | 0.044 | 0.052 | 0.005 | 0.007 | 0.015 | 0.006 | 0.010 | 0.014 | 0.006 | I | |
| Ю | Igz 0. | .039 | 0.030 | 0.013 | 0.035 | 0.011 | 0.057 | 0.054 | 0.040 | 0.024 | 0.048 | 0.016 | 0.015 | 0.029 | 0.032 | 0.024 | 0.029 | 0.019 | 0.005 | Ι |
| Ю | Itt 0. | .066 | 0.058 | 0.035 | 0.062 | 0.034 | 0.079 | 0.076 | 0.046 | 0.046 | 0.055 | 0.012 | 0.014 | 0.038 | 0.023 | 0.014 | 0.013 | 0.015 | 0.004 | 0.012 |
| Πn | лмечани | ле Поп | - HUNAA | purin m | TOM BELT | יב וחשתפו | винельг | ודסגודפדי | | TITAMETE | после пт | пепеми | AUDOV PT | VIIII EO | поппефи | | | | | |

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДИ Clupea pallasii Vallenciennes

| Уровень иерархии | Вероятность | Доля дисперсии, % | F _{ST} |
|--------------------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------|
| Выборки сгруппированы сог | ласно принадлежнос | ги к морским бассейн | ам |
| Между группами | 3.39 | 0.000 | 0.034 |
| Между популяциями внутри групп | 1.48 | 0.000 | 0.015 |
| В пределах популяций | 95.12 | 0.000 | 0.048 |
| Выборки сгруппированы в соотве | тствии с таксономиче | ским статусом (по по, | двидам) |
| Между группами | 3.76 | 0.000 | 0.037 |
| Между популяциями внутри групп | 1.53 | 0.000 | 0.016 |
| В пределах популяций | 94.69 | 0.000 | 0.053 |
| Выборки сгруппированы в с | оответствии с анализо | ом STRUCTURE ($K =$ | 6) |
| Между группами | 3.52 | 0.000 | 0.035 |
| Между популяциями внутри групп | 0.92 | 0.000 | 0.009 |
| В пределах популяций | 95.64 | 0.000 | 0.045 |

Таблица 3. Иерархический анализ молекулярных варианс (AMOVA) в выборках тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*

UPGMA-дендрограмма, построенная на основании генетических дистанций Нея, отражает региональную генетическую дифференциацию с четкими границами между сельдью трех географических подвидов (рис. 3). Наиболее обособлена клада сельди Белого моря, при этом в ее пределах кластеризация выборок не соответствует их географическому положению. Расположение выборок тихоокеанской клады в целом следует географическому принципу, несколько обособленное положение занимают две выборки западноберинговоморской промысловой подзоны (BZb2 и BZb3), однако уровень бутстреп-поддержки такой дифференциации невелик и составляет 50%.

Оценка эффективного размера популяций

Оценки современной эффективной численности были не очень точные, поскольку в большинстве случаев, за исключением двух выборок, верхняя граница 95%-ного доверительного интервала, СІ, была определена как бесконечность, и многие оценки *Ne* имели отрицательные значения, что можно интерпретировать как бесконечно большую эффективную численность [38]. В целом можно отметить, что все выборки тихоокеанского ареала имели отрицательные оценки Ne, т.е. эффективная численность популяций сельди приближается к бесконечно большим значениям. тогда как Ne y C. p. suworowi колебалась от 125 до 1073. Среди беломорской сельди наименьшие значения показаны для выборок Соловецких островов (Ne = 60, 95% CI (32.8 - 167.2)), кута Онежского залива (Ne = 108, 95% CI (64.4-255.5)) и кута Кандалакшского залива (Ne = 139), все остальные беломорские выборки имели очень большую эффективную численность.

ОБСУЖДЕНИЕ

Генетическое разнообразие в популяциях сельди и "горлышко бутылки"

Целый ряд исследований молекулярной изменчивости демонстрируют значительное влияние послеледниковой колонизации на уровень генетического разнообразия современных популяций рыб [39, 40]. В процессе освоения новых местообитаний эффективная численность популяции часто снижается, что в результате "горлышка бутылки" и эффекта основателя приводит к значительной потере генетического разнообразия. В дальнейшем исторически обусловленные паттерны модифицируются в результате индивидуальных адаптаций видов под действием условий окружающей среды, формируя наблюдаемые уровни генетического разнообразия и дифференциации [41–44].

Полагают, что современные популяции сельди Северо-Западной Пацифики распространились в Голоцене из небольшой рефугиальной популяции из южной части Охотского и Японского морей, о чем свидетельствует их принадлежность к единой линии мтДНК, а также невысокий уровень генетической изменчивости по аллозимным и SSR локусам [10, 11, 45, 46]. После открытия Берингова пролива сельди азиатской части Тихого океана проникли в моря Европейского Севера вдоль побережья Арктики, лишь небольшое число индивидуумов (0.05–1% от исходной популяции) достигли Белого моря и даже фиордов Северной Норвегии, что подтверждается распределением гаплотипов и значительным снижением генетической изменчивости мтДНК у европейских популяций C. pallasii [10, 12, 13, 47].

Проведенное нами тестирование на прохождение популяциями "горлышка бутылки" в про-



Рис. 3. UPGMA-дендрограмма, построенная на основании генетических дистанций Нея. В узлах ветвления указаны индексы бутстреп-поддержки более 60%, 100 итераций.

грамме BOTTLENECK не показало возможности такого события ни в одной из выборок сельди, а по индексу *M* снижение эффективной численности выявлено в трех популяциях из Белого и Карского морей. Следует отметить, что микросателлиты менее "чувствительны" к событиям редукции численности, поскольку популяции теряют значительно больше генетической изменчивости по митохондриальным генам по сравнению с ядерными [48]. Кроме того, тесты в программе BOTTLENECK позволяют выявить уменьшение размеров популяции в недавнем прошлом, от нескольких десятков поколений, в то время как *M*-индекс может отслеживать эффект редукции численности и спустя 500 поколений [37, 49, 50].

ГЕНЕТИКА том 57 № 6 2021

Предполагая длину поколения сельди в среднем 3–4 года, очевидно, что выявленное снижение численности в отдельных популяциях сельди могло произойти около 1500–2000 лет назад, что значительно позже предполагаемых колонизационных событий. По-видимому, это снижение численности является отражением периодических похолоданий, происходящих в Северной Атлантике с периодичностью 1470 ± 500 лет, так называемых циклов Бонда [51].

Результаты нашего исследования подтверждают, что современные факторы могут сильно изменять исторически обусловленную пространственную структуру генетического разнообразия видов. В настоящее время только популяции *С. р. suworowi* демонстрируют некоторое снижение генетической изменчивости, в то время как беломорские *С. р. marisalbi* практически не отличаются по оценкам $A_{\rm R}$ и $H_{\rm E}$ от тихоокеанской сельди *С. р. pallasii* на основном ареале (табл. 1).

Более низкие оценки генетического разнообразия у чешско-печорской сельди по сравнению с тихоокеанской представляются закономерными даже без учета демографической истории, поскольку популяции С. р. suworowi характеризуются низкой эффективной численностью, вероятно вследствие пространственной ограниченности и периферийного положения их ареала. Сочетание этих факторов в суровых и нестабильных климатических условиях, которые существуют в настоящее время в морях Арктического побережья, может приводить к периодическим колебаниям популяционной численности, потере генетического разнообразия вследствие стохастических процессов [46, 52, 53]. Было установлено, например, что С. p. pallasii северо-восточной части Тихого океана, распространенные южнее, характеризуются более высокими оценками генетического разнообразия по сравнению с более северными. Также сельди Северо-Западной Пацифики имеют более низкие показатели изменчивости, как по SSR-локусам, так и по мтДНК, по сравнению с сельдью Северо-Восточной Пацифики, что объясняют большим диапазоном климатических колебаний [46, 54].

Относительно небольшую численность имеют сельди Белого моря, по сравнению с многомиллионными популяциями в Тихом океане [4], однако оценки генетического разнообразия на беломорском ареале сравнимы с таковыми на тихоокеанском (табл. 1). Одной из причин формирования значительной генетической изменчивости беломорской сельди может быть пространственное разнообразие условий окружающей среды в Белом море, наличие полуизолированных заливов и открытых участков моря, значительно различающихся по физическим и климатическим свойствам, системам течений, солености и др. [55].

Известно, что разнообразие биотопов способствует поддержанию высокого уровня генетического разнообразия видов [56]. Кроме того, отмечена гибридизация сельди С. р. marisalbi Европейского Севера с атлантической сельдью, C. harengus, многочисленной в морях Атлантического океана [57-59]. Интрогрессивная гибридизация является существенным фактором увеличения генотипической и фенотипической изменчивости таксонов и потенциальным источником адаптивной эволюции [60, 61]. По аллозимным, SSR и мтДНК маркерам был установлен неравный уровень интрогрессии генов атлантической сельди в популяции C. p. marisalbi и C. p. suworowi, как в историческом прошлом, так и в настоящее время. По мтДНК следов исторической гибридизации у Чешско-Печорской сельди не выявлено, но по аллозимным и SSR-локусам показана интрогрессия у сельди Чешско-Печорского района (но не у сельди Карского моря) и в настоящее время. Однако наибольший уровень гибридизации отмечен у летненерестующей сельди Белого моря [57-59].

Популяционная структура сельди на ареале

Анализ изменчивости SSR-локусов демонстрирует иерархическую генетическую структурированность сельди на ареале, наиболее выраженную между тремя подвидами (табл. 3, рис. 3). F_{ST}-дифференциация между С. p. marisalbi и С. p. suworowi coставляет 0.041 [0.008-0.076], между С. р. marisalbi и С. р. pallasii 0.040 [0.025-0.062] и между С. р. suworowi и C. p. pallasii 0.039 [0.018-0.060]. Генетическая лифференциация на уровне подвидов показана и по мтДНК [10]. В пределах беломорского и тихоокеанского подвидов сельди генетически неоднородны, при этом показатели дифференциации *С. р. marisalbi* почти в 2 раза превышают таковые у С. р. pallasii (табл. 2). По данным байесовской статистики все исследованные популяции сельди на ареале группируются как минимум в шесть кластеров, три из которых выделяются в Белом море и два в бассейне Тихого океана. В пределах некоторых из выделенных кластеров поток генов между популяциями ограничен, о чем свидетельствуют достоверные генетические различия между выборками из одного кластера (табл. 2).

Генетическая дифференциация сельди на макрогеографической шкале соответствует изоляции расстоянием. Однако уже в пределах областей обитания подвидов такая корреляция не наблюдается. Скорее всего, изоляция дистанцией на всем ареале не отражает равновесие миграций и дрейфа [62, 63], а связана с ограниченным потоком генов между изолированными популяциями арктического побережья и Тихого океана [64–66]. Для *С. р. pallasii* отсутствие изоляции расстоянием не значит полного отсутствия географической структурированности, поскольку два кластера STRUCTURE в значительной мере сформированы сельдью Охотского моря, с одной стороны, и Берингова и Чукотского моря, с другой, что также показано и по результатам UPGMA-кластеризации (рис. 2, 3). В то же время для беломорской сельди четких географических паттернов генетической структурированности не прослеживается.

Полученные нами оценки дифференциации сельди на крупномасштабной шкале в целом согласуются с данными мтДНК, свидетельствующими о более сильной региональной структурированности европейских популяций сельди, в сочетании с однородностью как тихоокеанской, так и атлантической сельди на их основных ареалах [10, 11, 46].

Дифференциация сельди С. р. pallasii северо-восточной части России

Генетические различия C. p. pallasii из Охотского, Берингова и Чукотского морей достоверны, однако невелики по значению $F_{\rm ST} = 0.011$ [0.007-0.016], попарные оценки $F_{\rm ST}$ варьируют от 0 до 0.038 (табл. 2). По данным STRUCTURE показана дифференциация только на крупномасштабной шкале, все выборки сельди кластеризуются в две группы: первая включает сельдь Чукотского и Берингова морей, вторая — сельдь Охотского моря и Олюторского залива Берингова моря. Данные байесовской кластеризации подтверждаются и расчетами с использованием *F*-статистик. Различия между выборками сельди Охотского и Берингова морей выявлены в 14 случаях из 18 сравнений F_{ST} , при этом все недостоверные значения показаны между нагульной выборкой сельди из центральной части Охотского моря и выборками Берингова моря (табл. 2).

Следует отметить, что выделенные STRUCTURE кластеры не являются генетически гомогенными. Так, все выборки Охотского моря достоверно отличаются от выборки Олюторского залива Берингова моря. Принадлежность сельди Олюторского залива к кластеру Охотского моря поддерживается лишь 56.3%-ной вероятностью и, поскольку сборы в этом районе представляют собой нагульное стадо, вероятнее всего обусловлена случайными причинами. При UPGMA-кластеризации (рис. 3) выборка Олюторского залива расположена ближе к Берингову морю, чем к Охотскому. При исключении Олюторского залива генетическая дифференциация в пределах кластера Охотского моря является недостоверной, $F_{\rm ST} = 0.006$ [-0.0006; 0.012].

В кластере Берингова моря пробы BZb2 и BZb3 в большинстве случаев достоверно отличаются от остальных. Поскольку все выборки Берингова моря собраны во время нагульных миграций сельди, во время которых в Беринговом море происходит смешение популяций корфо-карагинской, анадырской и даже восточно-беринговоморской сельди [4, 67], мы не можем говорить о точной пространственной локализации генетически обособленных группировок.

Общая генетическая дифференциация в пределах и Охотского и Берингова морей сходна: $F_{\rm ST} = 0.006 \ [-0.0006; \ 0.012]$ и $F_{\rm ST} = 0.006 \ [0.001; \ 0.012]$ соответственно.

Сельдь Чукотского моря очень близка по генетическим характеристикам к сельди Берингова моря и кластеризуется вместе с беринговоморской сельдью (табл. 2; рис. 2, 3). Существует мощное поступление беринговоморских вод через Берингов пролив в Чукотское море, особенно выраженное в летний период, с которым переносится много живых организмов, включая гидробионтов и промысловых рыб [68-70]. Предполагается, что в Чукотском море обитает самостоятельная популяция сельди, по некоторым меристическим показателям более сходная с сельдью бассейна Северного Ледовитого океана, чем с собственно тихоокеанской сельдью [4]. Однако поскольку выборка в Чукотском море собрана в августе в открытой части моря, нельзя сказать, представлена ли она рыбами местной локальной популяции или это сельди, являющиеся частью нагульного стада из Берингова моря.

В целом полученные нами оценки генетической дифференциации около 1% между Охотским и Беринговым морями и 0.6% в пределах каждого из морей свидетельствуют о значительном уровне генетического обмена между популяциями морской сельди на северо-востоке России. Очевидно, что миграции, которые для некоторых популяций морской сельди могут составлять многие сотни километров [4], являются фактором, в значительной мере определяющим современную популяционную структуру сельди на тихоокеанском ареале [71]. Оценки по SSR-локусам согласуются с данными, показавшими практически полную генетическую однородность сельди по мтДНК [11, 46]. В то же время наличие статистически достоверных различий между сельдью Охотского и Берингова морей свидетельствует о частичной репродуктивной изолированности сельди на региональной шкале. Достоверные различия по ядерным маркерам между сельдью Берингова моря, с одной стороны, и Японского и Охотского морей, с другой, были показаны и другими исследователями [20].

Кроме того, существует информация о различиях между охотской и гижигинско-камчатской популяциями сельди северо-восточной и северо-западной частей Охотского моря [19]. Надо отметить, что по нашим оценкам дифференциация между этими популяциями сельди (выборки OHgz и OHtt) также достоверна (p = 0.022) без применения кор-

ГЕНЕТИКА том 57 № 6 2021

рекции уровня значимости. По нашему мнению, эти различия биологически обоснованы и отражают наличие репродуктивной обособленности популяций сельди в северной части Охотского моря. Известно, что для морских рыб даже очень небольшие достоверные оценки дифференциации могут быть "биологически значимыми" и выявлять отдельные популяции [72]. Для атлантической сельди было показано [73] (и впоследствии нашло подтверждение и для других видов рыб [74–76]), что число генетически дискретных групп определяется числом географически стабильных "областей удержания личинок". Каждый отдельный генный пул включает в себя все нерестовые группы, чьи личиночные и пост-личиночные стадии распределены в одной области. Такая модель подразумевает, что естественный отбор будет благоприятствовать особям, которые хорошо адаптированы, чтобы оставаться в популяционно-специфических областях обитания особей ранних стадий и возвращаться в свои родные места для нереста; а также для того, чтобы потомство имело доступ к этим же самым областям развития молоди, и все это несмотря на то, что обширные кормовые миграции могут распространяться далеко от мест нереста. Предполагается, что такой процесс приводит к развитию репродуктивной изоляции и возникновению генетической структурированности в популяции сельди [77]. Нерестовые ареалы сельди охотского и гижигинско-камчатского стад практически изолированы, их перекрывание в районе Тауйской губы отмечено только в годы очень высокой численности гижигинско-камчатского стада [4, 78], что вероятно может способствовать формированию репродуктивной изоляции, которая, однако, в значительной мере может нивелироваться потоком генов. При этом для выявления популяционной структурированности видов с очень большой эффективной численностью нужны выборки адекватного объема [79], а в нашем исследовании выборка гижигинско-камчатской сельди составляет только 24 экз., поэтому можно предполагать, что только масштабные исследования сельди в северной части Охотского моря смогут прояснить репродуктивные взаимоотношения ее популяций.

Дифференциация сельди С. р. marisalbi и С. р. suworowi европейской части России

Генетические различия между подвидами сельди европейской части ареала, практически сходные с различиями с тихоокеанской сельдью, свидетельствуют об ограничении обмена генами между *С. р. marisalbi* и *С. р. suworowi*. По мтДНК различия между подвидами также обнаружены [10]. Известно, что гидрографический режим Горла Белого моря, узкого и неглубокого пролива, с сильными течениями и высокой турбулентностью вод, является основным фактором, препятствующим обмену фауной между Белым и Баренцевым морями [13, 80, 81]. Недостоверные различия оценок дифференциации $F_{\rm ST}$ и $R_{\rm ST}$ свидетельствуют о недавней дивергенции подвидов сельди [16, 82], а исследования особенностей распределения гаплотипов мтДНК показывают, что колонизация Чешско-Печорского района и Белого моря была результатом одной и той же инвазии из Северо-Западной Пацифики, после чего сложная популяционная структура сельди на ареале формировалась под действием постледниковых колебаний климатических факторов [10]. Генетические взаимоотношения C. p. marisalbi, C. p. suworowi не могут быть объяснены их географической локализацией и не соответствуют модели изоляции расстоянием. Среди сельди Чешско-Печорского района и Карского моря генетических различий не обнаружено, что свидетельствует о единстве популяции сельди в этом районе.

Напротив, поток генов у сельди Белого моря ограничен на очень небольшой пространственной шкале, что было продемонстрировано с помощью различных статистических методов анализа. Анализ STRUCTURE определил три кластера у сельди Белого моря: 1) г. Чупа, 2) сельдь из кутовых частей Кандалакшского, Онежского и Двинского заливов и 3) сельдь из Кандалакшского (г. Ругозерская) и Онежского заливов (Соловецкие острова и г. Сорокская). При этом и во втором, и в третьем кластере в ряде случаев отмечены достоверные внутрикластерные различия.

Как было показано в предыдущих работах, формирование иерархической внутривидовой генетической структуры сельди Белого моря определяется комплексом климатических, гидрологических и биологических факторов, значительная роль среди которых принадлежит различиям в сроках нереста группировок, и интрогрессией генов атлантической сельди [15, 16, 57, 58]. Наибольшие, стабильные во времени, генетические различия по аллозимным и микросателлитным маркерам показаны между двумя экологическими расами сельди, различающимися по времени нереста – летненерестующими и весенненерестующими [14–16]. Эти различия обусловлены в большой мере неравным уровнем интрогрессивной гибридизации с атлантической сельдью C. harengus и значительным преобладанием гибридизационных событий у летненерестующей сельди [57-59]. Полиморфизм по Робертсоновским транслокациям, а также дифференциация по SSR-локусам свидетельствуют о наличиии у весенненерестующей формы частично репродуктивно обособленных стад в Кандалакшском, Онежском и Двинском заливах, отражающих, вероятно, локальные адаптации группировок сельди к специфическим условиям обитания [9, 15, 16, 83]. Помимо различий в сроках нереста, поддержанию репродуктивной

обособленности способствуют специфические гидрологические характеристики Белого моря, ограничивающие распределение личинок и мальков от мест нереста, полтверждающие гипотезу о важной роли "ареалов удержания личинок" в формировании репродуктивной изоляции [15, 16, 73, 84, 85]. Полной генетической изоляции между расами и локальными стадами, очевидно, не существует вследствие миграций особей [9, 59, 86]. Поскольку уровень гибридизации непостоянен во времени и зависит от большого числа факторов, наблюдаемая картина дифференциации сельди динамична и может несколько изменяться [59]. Так, например, три кластера сельди Белого моря отражают различия между весенненерестующей сельдью (кластеры 1 и 3) и летненерестующей (кластер 2). При этом с летненерестующей сельдью (выборки WSgz, WSsl) кластеризуется выборка весенненерестующей сельди г. Сорокской (WSso), в составе которой отмечен высокий процент гибридных особей [58].

Таким образом, показан сходный уровень генетической изменчивости по SSR-локусам у сельди, приналлежашей к трем географическим полвилам. который является как отражением исторических процессов послеледникового расселения вида, так и результатом действия современных демографических и климатических факторов. Генетическая структура на макрогеографической шкале наиболее выражена между тремя подвидами сельди, при этом уровень генетической дифференциации в пределах каждого из подвидов неодинаков. Сельдь тихоокеанского ареала дифференцирована только на уровне крупных бассейнов – Охотского и Берингова морей, что свидетельствует о значительном уровне обмена генами, так же как и в юго-восточной части Баренцева моря и в Карском море. В то же время временная изоляция и ограничение распространения ранних стадий развития сельди от мест нереста, а также интрогрессия генов атлантической сельди являются основными факторами, которые определяют популяционную структуру сельди в Белом море.

Работа выполнена в рамках гостемы ГЗ 0112-2019-0002 (подтема "Эколого-генетическая структура вида"), а также при финансовой поддержке РФФИ (грант № 19-04-00244-а). Выделение популяционных группировок, в том числе статистическими методами, поддержано грантом РФФИ 18-016-00033.

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1. Световидов А.Н. Фауна СССР. Рыбы. Сельдевые (Clupeidae). М.; Л.: Наука, 1952. Т. 2. Вып. 1. 331 с.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2014. 733 с.
- Алтухов К.А., Михайловская А.А., Мухомедиаров Ф.Б. Рыбы Белого моря. Петрозаводск: Госиздат Карел. АССР, 1958. 162 с.
- Науменко Н.И. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. Петропавловск-Камчатский: Камч. печ. двор, 2001. 330 с.
- Hay D.E. Reproductive biology of Pacific herring (*Clupea harengus pallasi*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1985. V. 42 (S1). P. s111–s126. https://doi.org/10.1139/f85-267
- *Трофимов И.К.* Озерная форма сельди: ее происхождение и распространение // Изв. ТИНРО. 2005. Т. 142. С. 64–81.
- Пономарева Л.А. О взаимоотношениях сельдей рода *Clupea* // Уч. зап. Горьковского гос. ун-та. 1951. Вып. 10. С. 175–193.
- Hay D.E., Toresen R., Stephenson R. et al. Taking stock: an inventory and review of world herring stocks in 2000 // Herring: Expectations for a New Millennium. Ancorage: Univ. Alaska Sea Grant College Program, 2001. P. 381–454.
- 9. *Lajus D.L.* Long-term discussion on the stocks of the White Sea herring: historical perspective and present state // ICES Mar. Sci. Symp. 2002. V. 215. P. 315–322.
- Laakkonen H.M., Lajus D.L., Strelkov P., Väinölä R. Phylogeography of amphi-boreal fish: Tracing the history of the Pacific herring *Clupea pallasii* in North-East European seas // BMC Evol. Biol. 2013. V. 13. P. 67. https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-67
- Liu J.X., Tatarenkov A., Beacham T.D. et al. Effects of Pleistocene climatic fluctuations on the phylogeographic and demographic histories of Pacific herring (*Clupea pallasii*) // Mol. Ecol. 2011. V. 20. P. 3879– 3893.
 - https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05213.x
- Андрияшев А.П. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Л.: ЛГУ, 1939. 187 с.
- 13. *Дерюгин К.М.* Фауна Белого моря и условия ее существования. Л.: Гос. гидрологич. ин-т, 1928. 511 с.
- Семенова А.В., Андреева А.П., Карпов А.К., Новиков Г.Г. Анализ аллозимной изменчивости у сельдей *Clupea pallasii* Белого и Баренцева морей // Вопр. ихт. 2009. Т. 49. № 3. С. 354–371.
- 15. Семенова А.В., Андреева А.П., Карпов А.К. и др. Анализ изменчивости микросателлитных локусов у сельдей *Clupea pallasii marisalbi* Белого моря // Генетика. 2013. Т. 49. № 6. С. 751–766.
- 16. Semenova A.V., Stroganov A.N., Afanasiev K.I., Rubtsova G.A. Population structure and variability of Pacific herring (*Clupea pallasii*) in the White Sea, Barents and Kara seas revealed by microsatellite DNA analyses //

Polar Biol. 2015. V. 38. № 7. P. 951–965. https://doi.org/10.1007/s00300-015-1653-8

- 17. Семенова А.В., Строганов А.Н., Смирнов А.А. и др. Генетическая изменчивость сельдей Clupea pallasii Охотского моря по микросателлитным маркерам // Генетика. 2014. Т. 50. № 2. С. 197–202.
- Семенова А.В., Строганов А.Н., Афанасьев К.И. и др. Микросателлитная изменчивость тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Valenciennes 1847 Охотского и Берингова морей // Генетика. 2018. Т. 54. № 3. С. 349–360.
- Курносов Д.С., Орлова С.Ю., Смирнова М.А. Генетическая изменчивость тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii* Val.) Охотского моря и озера Айнского по микросателлитным локусам // Изв. ТИНРО. 2016. Т. 187. С. 116–121.
- 20. Orlova S.Y., Kurnosov D.S., Chikurova E.A., Shchepetov D.M. Genetic relationship between lake and marine forms of pacific herring Clupea pallasii // J. Ichthyol. 2019. V. 59. № 6. P. 843–852. https://doi.org/10.1134/S0032945219060080
- Brunner P.C., Douglas M.R., Bernatchez L. Microsatellite and mitochondrial DNA assessment of population structure and stocking effects in Arctic charr Salvelinus alpinus (Teleostei: Salmonidae) from central Alpine lakes // Mol. Ecol. 1998. V. 7. P. 209–223. https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00341.x
- Wilson A.J., Hutchings J.A., Ferguson M.M. Dispersal in a stream dwelling salmonid: Inferences from tagging and microsatellite studies // Conserv. Genet. 2004. V. 5. P. 25–37.
 - https://doi.org/10.1023/B:COGE.0000014053.97782.79
- 23. Семенова А.В., Карпов А.К., Андреева А.П. Темпоральная стабильность популяционно-генетической структуры беломорской сельди Clupea pallasii marisalbi // Генетика. 2016. Т. 52. № 12. С. 1428–1436.
- 24. *Lewis P.O., Zaykin D.* Genetic Data Analysis: Computer program for the analysis of allelic data. Version 1.0 (d 16c). 2001. Free program distributed by the authors over the internet from http://lewis.eeb.unconn.edu/lewishome/software.html.
- 25. *Goudet J.* FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3). 2001. http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm.
- Rousset F. Genepop'007: A complete reimplementation of the Genepop software for Windows and Linux // Mol. Ecol. Resour. 2008. V. 8. P. 103–106.
- Hardy O.J., Vekemans X. SPAGEDi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels // Mol. Ecol. Notes. 2002. V. 2. P. 618–620. https://doi.org/10.1046/j.1471-8286.2002.00305.x
- 28. *Rice W.R.* Analyzing tables of statistical tests // Evolution. 1989. V. 43. P. 223–225.
- 29. Jensen J.L., Bohonak A.J., Kelley S.T. Isolation by distance, web service// BMC Genetics. 2005. V. 6. № 13. https://doi.org/10.1186/1471-2156-6-13

ГЕНЕТИКА том 57 № 6 2021

- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. 2000. V. 155. P. 945–959.
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUC-TURE: A simulation study // Mol. Ecol. 2005. V. 14. P. 2611–2620.

https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x

- Earl D.A., vonHoldt B.M. STRUCTURE HARVEST-ER: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method // Conserv. Genet. Resour. 2012. V. 4. P. 359–361. https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7
- 33. *Puechmaille S.J.* The program structure does not reliably recover the correct population structure when sampling is uneven: Subsampling and new estimators alleviate the problem // Mol. Ecol. Resour. 2016. V. 16. P. 608–627.

https://doi.org/10.1111/1755-0998.12512

- 34. Li Y.L., Liu J.X. Structure Selector: A web based software to select and visualize the optimal number of clusters using multiple methods // Mol. Ecol. Resour. 2018. V. 18. P. 176–177. https://doi.org/10.1111/1755-0998.12719
- Excoffier L., Lischer H.E. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Mol. Ecol. Resour. 2010. V. 10. P. 564–567. https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x
- 36. *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.
- Garza J.C., Williamson E.G. Detection of reduction in population size using data from microsatellite loci // Mol. Ecol. 2001. V. 10. P. 305–318. https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01190.x
- Waples R.S., Do C. LDNE: A program for estimating effective population size from data on linkage disequilibrium // Mol. Ecol. Resour. 2008. V. 8. P. 753–756. https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2007.02061.x
- Merilä J., Björklund M., Baker A.J. Genetic population structure and the gradual northward decline of genetic variability in the greenfinch (*Carduelis chloris*) // Evolution. 1996. V. 50. P. 2548–2557.
- Bernatchez L., Wilson C.C. Comparative phylogeography of Nearctic and Palearctic fishes // Mol. Ecol. 1998. V. 7. P. 431–452. https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00319.x
- 41. *Nei M., Maruyama T., Chakraborty R.* The bottleneck effect and genetic variation in populations // Evolution. 1975. V. 29. P. 1–10.
- Stamford M.D., Taylor E.B. Phylogeographical lineages of Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in North America: divergence, origins and affinities with Eurasian Thymallus // Mol. Ecol. 2004. V. 13. P. 1533–1549. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02174.x
- 43. Lugon-Moulin N., Brünner H., Balloux F. et al. Do riverine barriers, history or introgression shape the genetic

structuring of a common shrew (*Sorex araneus*) population? // Heredity. 1999. V. 83. P. 155–161.

- 44. Costello A.B., Down T.E., Pollard S.M. et al. The influence of history and contemporary stream hydrology on the evolution of genetic diversity within species: An examination of microsatellite DNA variation in bull trout, *Salvelinus confluentus* (Pisces: Salmonidae) // Evolution. 2003. V. 57. P. 328–344. https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00267.x
- 45. *Grant W.S., Utter F.M.* Biochemical population genetics of Pacific herring (*Clupea pallasi*) / Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1984. V. 41. P. 856–864.
- 46. *Liu M., Lin L., Gao T. et al.* What maintains the central North Pacific genetic discontinuity in Pacific herring? // PLoS One. 2012. V. 7. № 12. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050340
- Jørstad K.E., Dahle G., Paulsen O.I. Genetic comparison between Pacific herring (*Clupea pallasi*) and a Norwegian fjord stock of Atlantic herring (*Clupea harengus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. V. 51 (S1). P. 233–239.
- 48. *Avise J.C.* Molecular Markers, Natural History and Evolution. N.Y.: Chapman and Hall, 1994. 511 p.
- Luikart G., Cornuet J.M. Empirical evaluation of a test for identifying recently bottlenecked populations from allele frequency data // Conserv. Biol. 1998. V. 12. P. 228–237.
- Williamson-Natesan E.G. Comparison of methods for detecting bottlenecks from microsatellite loci // Conserv. Genet. 2005. V. 6. P. 551–562. https://doi.org/10.1007/s10592-005-9009-5
- Bond G., Showers W., Cheseby M. et al. A pervasive millennial-scale cycle in North Atlantic Holocene and glacial climates // Science. 1997. V. 278. P. 1257–1266.
- Lesica P., Allendorf F.W. When are peripheral populations valuable for conservation? // Conserv. Biol. 1995. V. 9. P. 753–760.
- Johannesson K., Andre C. INVITED REVIEW: life on the margin: genetic isolation and diversity loss in a peripheral marine ecosystem, the Baltic Sea // Mol. Ecol. 2006. V. 15. P. 2013–2029. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02919.x
- Hay D.E., Rose K.A., Schweigert J., Megrey B.A. Geographic variation in North Pacific herring populations: Pan-Pacific comparisons and implications for climate change impacts // Prog. Oceanogr. 2008. V. 77. P. 233–240.
- 55. *Pantyulin A.N.* Hydrological system of the White Sea // Oceanology. 2003. V. 43. P. 1–14.
- Hedrick P.W. Genetic polymorphism in heterogeneous environments: A decade later // Ann. Rev. Ecol. Syst.1986. V. 17. P. 535–566.
- 57. Laakkonen H.M., Strelkov P., Lajus D.L., Väinölä R. Introgressive hybridization between the Atlantic and Pacific herrings (*Clupea harengus* and *C. pallasii*) in the north of Europe // Mar. Biol. 2015. V. 162. P. 39–54. https://doi.org/10.1007/s00227-014-2564-x
- 58. Semenova A.V., Stroganov A.N. Introgressive hybridization between the Atlantic and Pacific herring (*Clupea harengus* and *Clupea pallasii*) in the White Sea, Barents and Kara Seas evidenced by microsatellites // Conser.

ГЕНЕТИКА том 57 № 6 2021

Genet. 2018. V. 19. P. 143–153. https://doi.org/10.1007/s10592-017-1036-5

59. Семенова А.В. Интрогрессивная гибридизация в зоне вторичного контакта атлантической Clupea harengus и тихоокенской C. pallasii сельди (Clupeidae): экологические основы, географическая структура и временная изменчивость гибридной зоны // Вопр. ихтиологии. 2020. Т. 60. № 4. С. 460– 477.

https://doi.org/10.31857/S0042875220030212

- 60. *Harrison R.G.* Hybrid Zones and the Evolutionary Process. Oxford: Oxford Univ. Press, 1993. P. 3–12.
- 61. *Arnold M.L.* Natural Hybridization and Evolution. Oxford: Oxford Univ. Press, 1997. 213 p.
- Wright S. Isolation by distance // Genetics. 1943. V. 28. P. 114–138.
- 63. *Slatkin M.* Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations // Evolution. 1993. V. 47. P. 264–279.

https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1993.tb01215.x

- Hutchinson D.W., Templeton A.R. Correlation of pairwise genetic and geographic distance measures inferring the relative influences of gene flow and drift on the distribution of genetic variability // Evolution. 1999. V. 53. P. 1898–1914. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1999.tb04571.x
- Jørgensen H.B., Hansen M.M., Bekkevold D. et al. Marine landscapes and population genetic structure of herring (*Clupea harengus* L.) in the Baltic Sea // Mol. Ecol. 2005.V. 14. P. 3219–3234. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02658.x

66. Koizumi I., Yamamoto S., Maekawa K. Decomposed

bit Kolzum T., Tamamolo S., Maekawa K. Decomposed pairwise regression analysis of genetic and geographic distances reveals a metapopulation structure of streamdwelling Dolly Varden charr // Mol. Ecol. 2006. V. 15. P. 3175–3189.

https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03019.x

- Лобода С.В., Жигалин А.Ю. Результаты исследований тихоокеанской сельди в северо-западной части Берингова моря в 2010–2015 гг. // Изв. ТИНРО. 2017. Т. 188. С. 125–139.
- Datsky A.V. Fish fauna of the Chukchi Sea and perspectives of its commercial use // J. Ichthyol. 2015. V. 55. № 2. P. 185–209. https://doi.org/10.1134/S0032945215020022
- Глебов И.И., Надточий В.А., Савин А.Б. и др. Результаты комплексных биологических исследований в море Лаптевых в августе–сентябре 2015 г. // Изв. ТИНРО. 2016. Т. 187. С. 72–88.
- Хен Г.В., Басюк Е.О., Кивва К.К. Водные массы и рыбные сообщества в северо-западной части Берингова и западной части Чукотского морей летом 2003–2010 гг. // Тр. ВНИРО. 2018. Т. 173. С. 137– 156.
- Горбачев В.В. Миграции как причина генетической однородности тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii*) Охотского моря // Вавиловский журн. генетики и селекции. 2012. Т. 16. № 4/2. С. 914–921.
- 72. Knutsen H., Olsen E.M., Jorde P.E. et al. Are low but statistically significant levels of genetic differentiation in

marine fishes 'biologically meaningful'? A case study of coastal Atlantic cod // Mol. Ecol. 2011. V. 20. P. 768–783.

https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04979.x

- *Iles T.D., Sinclair M.* Atlantic herring: Stock discreteness and abundance // Science. 1982. V. 215. P. 627–633.
- 74. Bernatchez L., Martin S. Mitochondrial DNA diversity in anadromous rainbow smelt, Osmerus mordax Mitchill: A genetic assessment of the member-vagrant hypothesis // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1996. V. 53. P. 424–433.

https://doi.org/10.1139/f95-180

75. Stepien C.A. Phylogeographical structure of the Dover sole Microstomus pacificus: The larval retention hypothesis and genetic divergence along the deep continental slope of the northeastern Pacific Ocean // Mol. Ecol. 1999. V. 8. P. 923–939.

https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1999.00643.x

 Swearer S.E., Shima J.S. Regional variation in larval retention and dispersal drives recruitment patterns in a temperate reef fish // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2010. V. 417. P. 229–236.

https://doi.org/10.3354/meps08801

- Sinclair A.R.E. Population regulation in animals // Ecological Concepts / Ed. Cherrett J.M. Oxford, UK: Blackwell Sci., 1989. P. 197–241.
- 78. Правоторова Е.П. Некоторые данные по биологии гижигинско-камчатской сельди в связи с колебаниями ее численности и изменением ареала нагула // Изв. ТИНРО. 1965. Т. 59. С. 102–128.
- Wildes S.L., Vollenweider J.J., Nguyen H.T., Guyon J.R. Genetic variation between outer-coastal and fjord populations of Pacific herring (*Clupea pallasii*) in the eastern Gulf of Alaska // Fish. Bull. 2011. V. 109. P. 382– 393.
- Наумов А.Д. Двустворчатые моллюски Белого моря. Дис. ... докт. биол. наук. СПб.: ЗИН РАН, 2004. 186 с.
- Strelkov P., Nikula R., Väinölä R. Macoma balthica in the White and Barents Seas: Properties of a widespread marine hybrid swarm (Mollusca: Bivalvia) // Mol. Ecol. 2007. V. 16. P. 4110–4127. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03463.x
- Hardy O.J., Charbonnel N., Freville H., Heuertz M. Microsatellite allele sizes: A simple test to assess their significance on genetic differentiation // Genetics. 2003. V. 163. P. 1467–1482.
- Lajus D.L. White Sea herring (*Clupea pallasi marisalbi*, Berg) population structure: Interpopulation variation in frequency of chromosomal rearrangement // Cybium. 1996. V. 20. P. 279–294.
- 84. Евсеенко С.А., Мишин А.В. О распределении личинок и локализации нерестовых стад беломорской сельди Clupea pallasii marisalbi // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51. № 6. С. 809–821.
- 85. Кобылянский С.Г., Дриц А.В., Евсеенко С.А. и др. Пространственно-временная изменчивость обилия и размерного состава личинок беломорской сельди Clupea pallasii marisalbi в Онежском и Кан-

ГЕНЕТИКА том 57 № 6 2021

далакшском заливах Белого моря // Вопр. ихтиологии. 2018. Т. 58. № 1. С. 107–116. https://doi.org/10.7868/S0042875218010125 Лайус Д.Л. Популяционная структура беломорской сельди, данные кариологического анализа // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1990. Т. 227. С. 4–15.

Genetic Structure of the Pacific Herring *Clupea pallasii* Valenciennes 1847, on a Macrogeographic Scale

A. V. Semenova^{a, b, *}, A. N. Stroganov^a, G. A. Rubtsova^b, and M. O. Rybakov^c

^aLomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia ^bVavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia ^cPolar Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Murmansk, 183038 Russia *e-mail: seman2000@yandex.ru

Using ten microsatellite loci, the analysis of genetic variability and differentiation of the Pacific herring *Clupea pallasii* over a wide range in the Okhotsk, Bering, Chukchi, Kara, Barents and White seas was performed. A similar level of genetic variability of herring belonging to three geographical subspecies is shown. The genetic structure at the large scale is most pronounced between the three geographical subspecies of herring, with the different level of genetic differentiation within each of the subspecies. Herring of the Pacific range is differentiated only at the level of large basins-the Okhotsk and Bering seas, which indicates a significant level of gene exchange, as well as in the South-Eastern part of the Barents and Kara seas. At the same time, the gene flow in White Sea herring is restricted on a very small spatial scale.

Keywords: intraspecific structure, genetic diversity, Pacific herring, *Clupea pallasii*, Sea of Okhotsk, Bering Sea, White Sea.