

С. П. Пустовойт, П. С. Швец

Генетическое разнообразие некоторых генов митохондриальной ДНК в смешанной популяции нерки (*Oncorhynchus nerka*) р. Ола (северное побережье Охотского моря)

Аннотация.

Цель: анализ первого этапа мониторинга генетического разнообразия двух генов мтДНК смешанной популяции нерки р. Ола.

Материалы и методы. Особи нерки пойманы во время нерестового хода в устье р. Ола в конце июня – начале июля 2014 г (13 особей), 2020 г (9 особей) и 2021 г (9 особей). Материал (кусочки мышц) хранился в замороженном состоянии. Выделение ДНК и определение нуклеотидных последовательностей указанных генов выполнено в ПАО «Синтол», г Москва. Последовательности нуклеотидов исследуемых генов мтДНК выровнены при помощи программы Clustal W, входящей в пакет MEGA версии 11. Указанная программа использована для оценки величины нуклеотидных различий (р-дистанций) между особями для конструирования дендрограмм. Метод кластеризации для построения дендрограмм невзвешенный попарно-групповой (UPGMA). Количественные параметры гаплотипического и нуклеотидного разнообразия найдены при помощи программы DnaSP, v. 5.

Результаты. Нуклеотидное разнообразие 31 нерки из трех выборок (2014, 2020 и 2021 гг.) из популяции р. Ола для гена цитохромоксидаза субъединицы 1 мтДНК (CO I) составило величину $\pi = 0,00505 \pm 0,000080$, гаплотипическое разнообразие $Hd = 0,708 \pm 0,0042$. Указанные показатели для 18 особей из двух выборок (2020 и 2021 гг.) для гена цитохрома b (cyt b) мт ДНК $\pi = 0,00184 \pm 0,000075$ и $Hd = 0,699 \pm 0,0158$. Отмечены существенные отличия в нуклеотидных наборах обоих генов между выборками разных лет. Возможно, что обнаруженные межгодовые отличия в нуклеотидных наборах выборок производителей нерки связаны с влиянием рыбоводных мероприятий, проводимых сотрудниками рыбоводного завода (Ольская ЭПАБ), расположенного на р. Ола.

Ключевые слова: нерка; цитохромоксидаза субъединица 1 мтДНК; цитохром b мтДНК; генетическое разнообразие; искусственное разведение.

Авторы:

Пустовойт Сергей Павлович — кандидат биологических наук, профессор; e-mail: kafbio@svgu.ru;

Швец Полина Сергеевна — студент; e-mail: kafbio@svgu.ru.

Северо-Восточный государственный университет; 685000, Россия, Магадан, ул. Портовая, 13.

Введение. Искусственное разведение нерки (*Oncorhynchus nerka*) на территории северного побережья Охотского моря осуществляется на рыбоводном заводе Ольская ЭПАБ, расположенном на р. Ола, впадающей в Тауйскую губу Охотского моря [1-3]. Необходимость искусственного воспроизводства связано не только с высокими потребительскими свойствами нерки, но и с очень низкой численностью указанной популяции. За прошедший более чем сорокалетний период работы рыбоводного завода сформировалась смешанная популяция — для размножения в реку Ола заходят производители, выросшие из икры, инкубированной в заводских условиях и производители естественного воспроизводства, продолжающегося в речных нерестилищах.

Оценка эффективности искусственного разведения возможна при условии выяснения количества рыб заводского разведения в общем количестве особей, зашедших на нерест в реку. По нашему мнению, такая задача может быть решена не только с использованием искусственных меток на чешуе рыб, выросших в заводских условиях на Ольской ЭПАБ [2]. Существенное значение может иметь метод генетической идентификации заводской рыбы в составе особей, зашедших в реку во время нерестовой миграции [4].

Перспективным направлением генетических исследований популяций нерки следует признать определение нуклеотидных последовательностей митохондриальной ДНК (мтДНК). МтДНК самок нерки, содержащаяся в икринках передается всем её потомкам, поэтому особи, выросшие

на рыбоводном заводе из оплодотворенных икринок, возможно, будут иметь генетические отличия от особей естественного воспроизводства.

Во время естественного воспроизводства образование пар для нереста происходит в результате сложного брачного поведения, при искусственном разведении производители отбираются человеком по рыбоводным стандартам. Для возникновения генетических отличий между естественно воспроизводящейся и искусственно разводимой неркой имеют значение и разные условия инкубации икры и подрачивания личинок в нерестилищах в реке и в бассейнах Ольской ЭПАБ.

Первые сведения о генетическом разнообразии гена цитохромоксидазы у нерки р.Ола получены нами ранее [5]. Изучение генетической изменчивости гена цитохром b мтДНК в некоторых азиатских популяциях нерки имело цель определить величину межпопуляционных различий [6]. Особенности разнообразия гаплотипов D-петли мтДНК в азиатских популяциях рассмотрены в работе Пономаревой с сотр. [7]. Сведения о генетической изменчивости генов

мтДНК в американских популяциях нерки получены в основном в рамках программы по ДНК штрих-кодированию рыб [8] и размещена в общедоступном генетическом банке (GenBank, www.ncbi.nlm.nih.gov).

Цель исследований — анализ первого этапа мониторинга генетического разнообразия двух генов мтДНК смешанной популяции нерки р. Ола.

Материалы и методы. Особи нерки пойманы во время нерестового хода в устье р.Ола в конце июня — начале июля 2014 г. (13 особей), 2020 г. (9 особей) и 2021 г. (9 особей). Материал (кусочки мышц) хранился в замороженном состоянии. Обозначение особей: первая пара букв от латинского названия вида (ON - *Oncorhynchus nerka*), вторая пара по названию реки (OL — Ола), третья пара букв название гена (CO — цитохромоксидаза) и последние цифры номер пробы и год отлова рыб (например, 114 — проба №1 за 2014 г.).

Выделение ДНК и определение нуклеотидных последовательностей указанных генов выполнено

Таблица 1. Полиморфные сайты в нуклеотидных последовательностях фрагмента гена цитохромоксидазы субъединицы 1 (CO-1) мтДНК нерки

№	Код	163	175	202	235	530	533	539	541	547	628	649
1	ONCOOL114	G	G	T	C	C	C	C	C	C	T	C
2	ONCOOL214 ONCOOL514 ONCOOL120 ONCOOL220 ONCOOL420 ONCOOL620 ONCOOL720 ONCOOL820 ONCOOL920 ONCOOL321 ONCOOL421 ONCOOL521 ONCOOL621 ONCOOL721 ONCOOL821	A	C	C	A	.	.	.	T	A	A	.
3	ONCOOL314	.	C	.	.	.	.	.	.	.	A	.
4	ONCOOL414 ONCOOL714 ONCOOL914 ONCOOL1014 ONCOOL1114 ONCOOL1214 ONCOOL320	.	C	.	A	.	.	.	.	.	.	.
5	ONCOOL614 ONCOOL814 ONCOOL520 ONCOOL221 ONCOOL921	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.
6	ONCOOL1314	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	A
7	ONCOOL121	A	C	C	A	T	A	A	T	A	A	.

в ПАО «Синтол», г. Москва. Для полимеразной цепной реакции использованы следующие праймеры для гена цитохромоксидазы: VF1 5' TTC TCA ACC AAC CAC AAA GAC ATT GG 3', VR1 5'TAG ACT TCT GGG TGG CCA AAG AAT CA3'; для гена цитохром b: L 15436 5' – CCT GCT CGG ACT TTA ACC GAA ACT 3'; H15149 5' GCI CCT CAR AAT GAY ATT TGT CCT 3'. Последовательности нуклеотидов исследуемых генов мтДНК были выровнены при помощи программы Clustal W, входящей в пакет MEGA версии 11 [9]. Указанная программа использована для оценки величины нуклеотидных различий (р-дистанций) между особями для конструирования дендрограмм. Метод кластеризации для построения дендрограмм невзвешенный попарно-групповой (UPGMA). Количественные параметры гаплотипического и нуклеотидного разнообразия найдены при помощи программы DnaSP, v. 5 [10]. Математические формулы приведены в монографии М. Ней и С. Кумара [11].

Результаты и обсуждение. Общая длина исследованного фрагмента гена цитохромоксидазы субъединицы 1 нерки р.Ола составила 652 нуклеотида. Исследованный фрагмент гена цитохромоксидазы расположен с сайта №6521 по №7173 в общей последовательности из 16 658 нуклеотидов (полные последовательности из GenBank EF055889 и NC_008615).

Обращает внимание существенное отличие в нуклеотидном наборе у особей, пойманных в 2014 г. по сравнению с особями, отловленными в 2020 и 2021 гг. В выборке 2014 г. есть две особи из 13 (15 %) (ON_OL_CO_214, ON_OL_CO_514) с гаплотипом №2 (табл. 1). В выборке 2020 г. особей с таким гаплотипом семь (77 %), в выборке 2021 г. шесть (66 %). По

этой причине в полиморфных сайтах нуклеотидных последовательностей возросло количество аденина (в положении №163 замена гуанина на аденин (G → А, транзиция), в положении 235 цитозин заменен на аденин (С → А, трансверсия).

В положении №175 произошла замена гуанина на цитозин (G → С, трансверсия), и в положении № 202 тимин заменен на цитозин (Т → С, транзиция). У особей выборки 2020 и 2021 годов в положении № 541 тимин (С → Т, транзиция), а в положении № 547 и № 628 аденин, в первом случае он заменил цитозин (С → А, трансверсия), во втором тимин (Т → А, трансверсия). Самый редкий гаплотип обнаружен у первой особи, отловленной в 2021 г. (ON_CO_OL_121).

По особенностям нуклеотидных наборов цитохромоксидазы все особи делятся на два крупных кластера (рис. 1). Состав правого кластера включает в себя 7 особей из выборки за 2020 г. и 7 особей выборки 2021 г. и 2 особи выборки 2014 г. Левый кластер в основном состоит из особей выборки 2014 г. (11 из 13) и особей других нерестовых поколений, не вошедших в предыдущий кластер. Дендрограмма наглядно демонстрирует, что особи 2014 г. отлова имеют своеобразный набор гаплотипов по сравнению с таковыми для других лет сборов. Отметим, что более подробный анализ нуклеотидного состава цитохромоксидазы у 114 особей нерки (с привлечением данных из GenBank) также выявил наличие 2 группировок [5]. О наличии двух группировок нерки, формируемых гаплотипическим составом нуклеотидной последовательности участка D-петли мтДНК, указано в работе Пономаревой с соавторами [7]. Аналогичная картина прослеживается по гаплотипическому составу гена цитохрома b [6]. Рассмотрение воз-

Таблица 2. Полиморфные сайты в нуклеотидных последовательностях фрагмента гена цитохром b (cyt b) мтДНК нерки

№	Код	1	476
1	ONCBOL120 ONCBOL520 ONCBOL920	G	A
2	ONCBOL220 ONCBOL320 ONCBOL420 ONCBOL620 ONCBOL720 ONCBOL820	A	A
3	ONCBOL121 ONCBOL221 ONCBOL321 ONCBOL421 ONCBOL521 ONCBOL721 ONCBOL821 ONCBOL921	A	C
4	ONCBOL621	G	C

можных причин наличия двух митохондриальных линий у азиатской нерки не входит в задачи данной работы.

В исследованном фрагменте гена цитохромоксидазы обнаружено 11 полиморфных сайтов и 7 гаплотипов (таблица 1). Нуклеотидное разнообразие цитохромоксидазы у нерки р. Ола минимальное в выборке 2014 г., максимальное — в объединенной за 3 года выборке (табл. 3). Отмечен рост нуклеотидного разнообразия от выборки 2014 г. к таковой за 2021 г. за счет появления особей с новым набором нуклеотидов в полиморфных сайтах. Показатель гаплотипического разнообразия гена цитохромоксидазы у особей из популяций реки Ола и нескольких популяций п-ва Камчатки (сведения из GenBank) выше, чем для ольской популяции по нашим данным. Скорее всего это связано не только с наличием особей из разных популяций, но и с более длинными нуклеотидными последовательностями (1551 нуклеотидов), исследованными у особей из указанных популяций. Гаплотипическое разнообразие $Hd = 1$ объясняется тем, что каждая последовательность это гаплотип.

Исследованная нами нуклеотидная последовательность фрагмента гена цитохрома *b* составила 486 нуклеотидов, расположена с №15318 по №15803 в полной последовательности из GenBank EF055889 и NC_008615. Обнаружено 2 полиморфных сайта, 4 гаплотипа (табл. 2). В выборке 2020 г. все особи в нуклеотидной последовательности в положении №476 имеют аденин, все особи сбора 2021 г. имеют в этом положении цитозин ($A \rightarrow C$, трансверсия). Кроме того, у трех особей из девяти, отловленных в 2020 г. в положении №1 гуанин, тогда как в выборке за 2021 г. такова одна особь, у остальных обнаружен аденин ($G \rightarrow A$, транзиция). Отмеченные замены указывают на наличие межгодовых отличий в нуклеотидных последовательностях цитохрома *b*

у нерки р. Ола. По этой причине как гаплотипическое, так и нуклеотидное разнообразие выборок смежных лет различается (табл.3). Гаплотипическое разнообразие особей из нескольких азиатских популяций (данные из GenBank, [6]) выше, чем в популяции р. Ола. Причина та же, что и для показателя для гена цитохромоксидазы — более длинная нуклеотидная последовательность (1140) и в выборке особи из разных популяций.

Нуклеотидное и гаплотипическое разнообразие гена цитохром *b* несколько меньше у ольской нерки по сравнению с аналогичными значениями для гена цитохромоксидазы (табл. 3). Гаплотипическое разнообразие участка D-петли мтДНК нерки из азиатских популяций $Hd = 0,750$ [7] несколько ниже, чем для гена цитохромоксидазы, и выше, чем для гена цитохром *b* у нерки р. Ола. Считается, что участок D-петли мтДНК является некодирующим и поэтому должен иметь высокую изменчивость из-за высокой частоты мутаций. Проведенное сравнение гаплотипического разнообразия не подтверждает данное предположение о повышенной изменчивости данного участка мтДНК. По нашему мнению, для целей генетического мониторинга популяции р. Ола наиболее подходит исследованный нами фрагмент гена цитохромоксидазы субъединицы 1.

Рост нуклеотидного разнообразия гена цитохромоксидазы в выборках 2020 и 2021 годов по сравнению с выборкой 2014 г. возможен по следующим причинам:

1. Заход в р.Ола особей из иных популяций.
2. Повышенная мутационная изменчивость у особей последних лет по сравнению с предыдущими годами.
3. Влияние рыбоводных мероприятий.

Для нерки характерны минимальные оценки блуждания (стрэинг) во время подхода для нереста в реки [12]. По этой причине подход особей с

Таблица 3. Статистические параметры, характеризующие генетическое разнообразие генов мтДНК цитохромоксидазы и цитохрома *b* нерки р.Ола и некоторых азиатских популяций

Выборка	Число особей	Полиморфные сайта	Ps	Число гаплотипов	Гаплотипическое разнообразие ($Hd \pm s$)	Нуклеотидное разнообразие ($p \pm s$)
<i>CO-1</i>						
р. Ола 2014 г.	13	8	0,0123	8	0,782 $\pm$ 0,0290	0,00358 $\pm$ 0,000277
р. Ола 2020 г.	9	6	0,0092	3	0,417 $\pm$ 0,0636	0,00320 $\pm$ 0,000483
р. Ола 2021 г.	9	9	0,0138	3	0,556 $\pm$ 0,0551	0,00460 $\pm$ 0,000527
р. Ола за 3 г.	31	11	0,0169	7	0,708 $\pm$ 0,0042	0,00505 $\pm$ 0,000080
Азиатские популяции	30	31	0,0200	30	1,0 $\pm$ 0,0015	0,00437 $\pm$ 0,000018
<i>Cyt b</i>						
р. Ола 2020 г.	9	1	0,00206	2	0,500 $\pm$ 0,0428	0,00103 $\pm$ 0,000105
р. Ола 2021 г.	9	1	0,00206	2	0,222 $\pm$ 0,0554	0,00046 $\pm$ 0,000105
р. Ола за 2 г.	19	2	0,00412	4	0,699 $\pm$ 0,0158	0,00184 $\pm$ 0,000075
Азиатские популяции	15	20	0,01754	15	1,0 $\pm$ 0,00627	0,00408 $\pm$ 0,000115

иным набором нуклеотидов из других популяций маловероятен, поскольку ближайшие многочисленные популяции расположены на западном побережье п-ва Камчатка (самая крупная р. Озерная). Повышенная мутационная изменчивость генов мтДНК должна быть вызвана каким-то мутагеном, однако, нам не известны факты увеличения влияния каких-то мутагенов на экосистему р. Ола. Также невозможно оценить увеличение влияния мутагенов на особей нерки р. Ола во время их морского нагула. На наш взгляд более вероятно влияние рыбоводных мероприятий — специалисты отбирают из выловленных неводом производителей рыб наиболее соответствующих рыбоводным стандартам, прежде всего дающих наибольший выход оплодотворенной икры. Отобранная специалистами от части нерестовых особей икра далее инкубируется в заводских

условиях, подросшая молодь выпускается в море после еще дополнительного периода проращивания в морских садках в б.Веселая [2]. Поскольку численность производителей в р. Ола очень низкая, то проводимая селекция небольшого количества заводской рыбы может повлиять на генетическую структуру нерки р. Ола.

Производители заводского воспроизводства возвращаются в р. Ола, так же как и потомки естественного размножения. Благодаря этому можно назвать популяцию р. Ола смешанной — присутствуют особи естественного и искусственного разведения. Для определения соотношения указанных частей необходимо продолжение мониторинга не только производителей, но и изучение генетических особенностей молоди заводского воспроизводства.

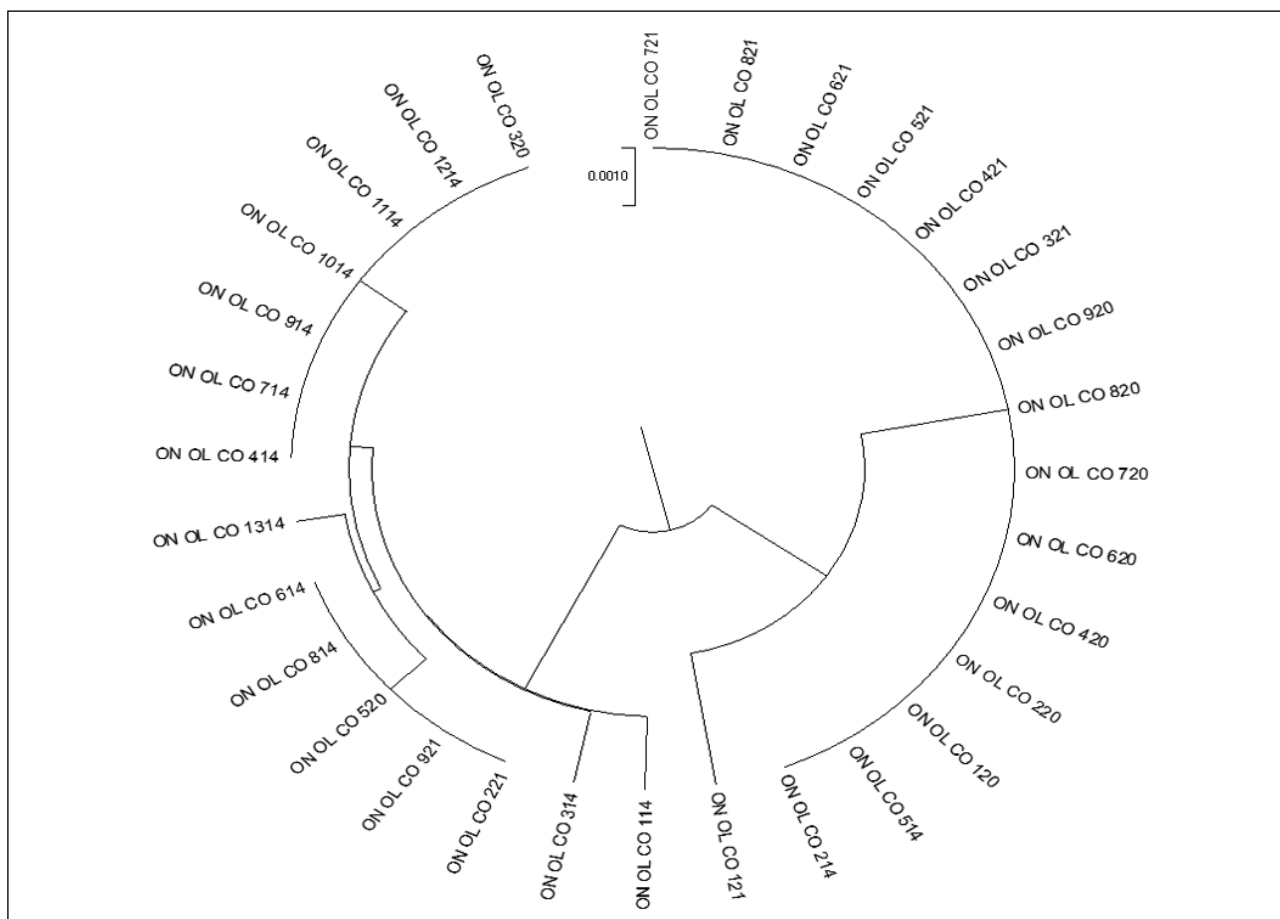


Рис. 1. Генетическая дифференциация особей нерки р. Ола, найденная по величинам p -расстояний по нуклеотидным последовательностям фрагмента гена цитохромаоксидаза CO-1.

Литература

1. Черешнев И. А. Лососевидные рыбы Северо-Востока России / И. А. Черешнев, В. В. Волобуев, А. В. Шестаков, С. В. Фролов // Владивосток: Дальнаука, 2002. — 496 с.
2. Хованский И. Е. Эколого-физиологические и биотехнологические факторы эффективности лососеводства / И. Е. Хованский // Хабаровск: Хабаровское книжное издательство, 2004. — 417 с.
3. Пустовойт С. П. Морфологическая структура нерки *Oncorhynchus nerka* р. Ола (северное побережье Охотского моря) / С. П. Пустовойт, П. С. Шве́ц // Вестник Северо-Восточного государственного университета. — 2021. — № 35. — С. 14-24.

4. Пустовойт С. П. Генетическая изменчивость малочисленной популяции нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) р. Ола (северное побережье Охотского моря) / С. П. Пустовойт // Генетика. — 2001. — Т. 37. — № 12. — С. 1657-1662.
5. Пустовойт С. П. ДНК штрих-кодирование нерки (*Oncorhynchus nerka*) р. Ола, Охотское море / С. П. Пустовойт // Вестник Северо-Восточного государственного университета. — 2015. — № 23. — С. 54-60.
6. Бачевская Л. Т. Генетическое разнообразие нерки (*Oncorhynchus nerka*) из некоторых рек восточной Камчатки и материкового побережья Охотского моря по данным полиморфизма гена цитохрома b митохондриальной ДНК / Л. Т. Бачевская, В. В. Переверзева, Г. Д. Иванова, О. А. Пильганчук, Г. А. Агапова, Н. Ю. Шпигальская // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. — 2015. — Вып. 38. — С. 49-56.
7. Пономарева Е. В. Особенности разнообразия гаплотипов D-петли мтДНК нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) / Е. В. Пономарева, А. М. Хрусталева, М. В. Пономарева, А. А. Волков, Е. А. Шубина // Генетика и разведение животных. — 2018. — № 2. — С. 45-50.
8. Ward R. D. The campaign to DNA barcode all fishes, FISH-BOL / R. D. Ward, R. Hanner, P. D. N. Hebert // Journal of Fish Biology. — 2009 — V. 74 — № 2 — P. 329-356.
9. Tamura K. MEGA11: Molecular evolutionary genetics analysis version 11 / K. Tamura, G. Stecher, S. Kumar // Molecular Biology and Evolution. — 2021. — 38. — P. 3022-3027.
10. Librado P. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data / P. Librado, J. Rozas // Bioinformatics. — 2009. — № 25. — P. 1451-1452.
11. Ней М. Молекулярная эволюция и филогенетика / М. Ней, С. Кумар // К.: КВЦ, 2004. — 418 с.
12. Салменкова Е. А. Механизмы хоминга лососевых рыб / Е. А. Салменкова // Успехи современной биологии. — 2016. — Т. 136. — № 6. — С. 593-607.

Pustovoyt S., Shvets P.

Genetic diversity of some mitochondrial DNA genes in a mixed population of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) of the Ola River (northern coast of the Sea of Okhotsk)

Abstract.

Purpose: Analysis of the first stage of monitoring the genetic variety of two genes of MTDNK of the mixed population of Nerca river. Ola.

Materials and methods. Separate nonsense were caught during the spawning stroke at the mouth of the Ola river in late June - early July 2014 (13 individuals), 2020 (9 individuals) and 2021 (9 individuals). The material (muscles) was stored in a frozen state. DNA allocation and determination of nucleotide sequences of these genes are made in PJSC Sentol, Moscow. The sequences of the nucleotides of the studied MTDNK genes are leveled using the Clustal W program included in the MEGA version of version 11. The specified program was used to assess the value of nucleotide differences (R-distors) between individuals for the design of dendrograms. The clustering method for constructing dendrograms is unnecessary in pairs-group (UPGMA). The quantitative parameters of haplotypic and nucleotide diversity were found using the program DNASP, V. 5.

Results. Nucleotide diversity of 31 sockeye salmon from three samples (2014, 2020 and 2021) from the population of the Ola River for the cytochrome oxidase gene of mtDNA subunit 1 (CO I) was the value $\pi=0.00505\pm0.000080$, haplotypic diversity $Hd = 0.708\pm0.0042$. These indicators for 18 individuals from two samples (2020 and 2021) for the cytochrome b gene (cyt b) mt DNA $\pi = 0.00184\pm 0.000075$. and $Hd = 0.699\pm0.0158$. Significant differences in the nucleotide sets of both genes between samples of different years were noted. It is possible that the detected interannual differences in the nucleotide sets of samples of sockeye salmon producers are associated with the influence of fish-breeding activities conducted by employees.

Key words: sockeye salmon; cytochrome oxidase subunit 1 mtDNA; cytochrome b mtDNA; genetic diversity; artificial breeding.

Authors:

Pustovoyt S. — PhD (Biol. Sci.); e-mail: kaf-bio@svgu.ru;

Shvets P. — student; e-mail: kafbio@svgu.ru.

Northeastern State University; 685000, Russia, Magadan, Portovaya st., 13.

References

1. Chereshev I. A. Salmonoid fish of the north-east of Russia / I. A. Chereshev, V.V. Volobuev, A. V. Shestakov, S. V. Frolov // Vladivostok: Dalnauka, 2002. — 496 p.
2. Khovansky I. E. Ecological-physiological and biotechnological factors of the effectiveness of salmon work / I.E. Khovansky // Khaba-Rovsk: Khabarovsk Book Publishing House, 2004. — 417 p.
3. Pustovoyt S.P. The morphological structure of Nerying *Oncorhynchus nerka* p. Ola (northern coast of the Sea of Okhotsk) / S.P. Pustovoyt, P. S. Shvets // Bulletin of the North-Eastern State University. — 2021. — № 35. — P. 14-24.
4. Pustovoyt S. P. Genetic variability of the small population of Nerying *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) p. Ola (northern coast of the Sea of Okhotsk) / S.P. Pustovoyt // Genetics. — 2001. — Vol. 37. — № 12. — P. 1657-1662.
5. Pustovoyt S. P. DNA barcoding of Nerca (*Oncorhynchus nerka*) p. Ola, Okhotsk Sea / S.P. Pustovoyt // Bulletin of the North-Eastern State University. — 2015. — №23. — P. 54-60.
6. Bachevskaya L. T. The genetic diversity of Nerca (*Oncorhynchus nerka*) from some rivers of the eastern Kamchatka and the mainland coast of the Okhotsk Mo-Rye, according to polymorphism of the cytochrome of mitochondrial DNA / L. T. Bachevskaya, V. V. Pereverzeva, G. D. Ivanova, O. A. Pilganchuk, G. A. Agapova, N. Yu. Spigal // Studies of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-western part of the Pacific Ocean. — 2015. — Issue. 38. — P. 49-56.
7. Ponomareva E.V. Features of the variety of haplotypes d -Petli MTDNK Nerch *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) / E. V. Ponomareva, A. M. Khrustalev, M.V. Ponomareva, A. A. Volkov, E. A. Shubin // Genetics and breeding of animals. — 2018. — № 2. — P. 45-50.
8. Ward R. D. The campaign to DNA barcode all fishes, FISH-BOL / R. D. Ward, R. Hanner, P. D. N. Hebert // Journal of Fish Biology. — 2009 — V. 74 — № 2 — P. 329-356.
9. Tamura K. MEGA11: Molecular evolutionary genetics analysis version 11 / K. Tamura, G. Stecher, S. Kumar // Molecular Biology and Evolution. — 2021. — 38. — P. 3022-3027.
10. Librado P. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data / P. Librado, J. Rozas // Bioinformatics. — 2009. — № 25. — P. 1451-1452.
11. She M. Molecular Evolution and Philoentics / M. Nev, S. Kumar // K.: KBIC, 2004. — 418 p.
12. Salmenkova E. A. Mechanisms of hiling of salmon fish / E. A. Salmenkova // Successes of the modern one. sciences. - Ulyanovsk, 2008. — 24 p.