

Научная статья / Original article

УДК 575.17:597.553.2

doi:10.15853/2072-8212.2022.66.52-67



## ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ МОЛОДИ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (WALBAUM) ОХОТОМОРСКОГО БАСЕЙНА ПО РЕЗУЛЬТАТАМ РЕСТРИКЦИОННОГО АНАЛИЗА МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК И АНАЛИЗА ОДНОНУКЛЕОТИДНЫХ ПОЛИМОРФИЗМОВ

Косицына Анна Игоревна<sup>1</sup>, Шпигальская Нина Юрьевна<sup>1</sup>, Сергеев Алексей Алексеевич<sup>2</sup>, Сошнина Валерия Александровна<sup>2</sup>, Савенков Владимир Владимирович<sup>1</sup>, Денисенко Анастасия Дмитриевна<sup>1</sup>, Муравская Ульяна Олеговна<sup>1</sup>, Зеленина Дарья Александровна<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО), Петропавловск-Камчатский, Россия, kositsyna.a.i@kamniro.ru, shpigalskaya.n.u@kamniro.ru, savenkov.v.v@kamniro.ru, denisenko.a.d@kamniro.ru, muravskaya.u.o@kamniro.ru

<sup>2</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), Москва, Россия, sergeev\_aleksey@mail.ru, alnestle@yandex.ru, zelenina@vniro.ru

**Аннотация.** Представлены данные о региональном составе морских смешанных скоплений молоди горбуши Охотоморского бассейна в период посткатадромных миграций 2021 г. Выявлена высокая вероятность значительного преобладания нерестовых возвратов горбуши южного комплекса стад и резкого снижения ее подходов в северные регионы в 2022 г. Идентификационные оценки молоди, полученные по результатам RFLP-анализа мтДНК и анализа аллельной изменчивости SNP-локусов, соотнесены с величинами фактических региональных уловов и нерестовых подходов. Отмечено близкое соответствие расчетных оценок и фактических данных для северного комплекса стад. Результаты генетической идентификации оказались несколько заниженными для Сахалино-Курильского региона и завышенными для южной части материкового побережья Охотского моря.

**Ключевые слова:** горбуша, Охотоморский бассейн, смешанные скопления, молодь, генетическая идентификация, нерестовые возвраты, региональные уловы

**Благодарности:** работа выполнена в рамках госзадания ФГБНУ «ВНИРО» и при поддержке гранта Минобрнауки РФ (соглашение № 075-15-2021-1084); авторы выражают искреннюю признательность всем сотрудникам дальневосточных филиалов ФГБНУ «ВНИРО», принимавшим участие в сборе генетического материала, а также благодарят А.В. Кожевникова, А.П. Лозового и И.А. Заочного, ежегодно собирающих качественные пробы в непростых условиях охотоморских съемок.

**Для цитирования:** Косицына А.И., Шпигальская Н.Ю., Сергеев А.А., Сошнина В.А., Савенков В.В., Денисенко А.Д., Муравская У.О., Зеленина Д.А. Генетическая идентификация молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) Охотоморского бассейна по результатам рестрикционного анализа митохондриальной ДНК и анализа однонуклеотидных полиморфизмов // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2022. № 66. С. 52–67.

## GENETIC IDENTIFICATION OF JUVENILE PINK SALMON *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (WALBAUM) IN THE OKHOTSK SEA BASIN BASED ON THE RESULTS OF RESTRICTION ANALYSIS OF MITOCHONDRIAL DNA AND ANALYSIS OF SINGLE-NUCLEOTIDE POLYMORPHISM

Anna I. Kositsyna<sup>1</sup>, Nina Yu. Shpigalskaya<sup>1</sup>, Alexey A. Sergeev<sup>2</sup>, Valeria A. Soshnina<sup>2</sup>, Vladimir V. Savenkov<sup>1</sup>, Anastasiya D. Denisenko<sup>1</sup>, Ulyana O. Muravskaya<sup>1</sup>, Darya A. Zelenina<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Kamchatka Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO), Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, kositsyna.a.i@kamniro.ru, shpigalskaya.n.u@kamniro.ru, savenkov.v.v@kamniro.ru, denisenko.a.d@kamniro.ru, muravskaya.u.o@kamniro.ru

<sup>2</sup>Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), Moscow, Russia, sergeev\_aleksey@mail.ru, alnestle@yandex.ru, zelenina@vniro.ru

**Abstract.** Data on the regional composition of marine mixed aggregations of young pink salmon in the Okhotsk Sea basin during the post-catadromic migrations in 2021 are presented. The high probability of significant prevalence of spawning returns of southern stock complex of pink salmon and sharp decrease of their returns to the northern regions in 2022 are revealed. Identification estimates of juvenile fish obtained from RFLP analysis of mtDNA and analysis of SNP-loci allelic variability were correlated with the values of actual regional catches and spawning runs. A close correspondence between calculated estimates and actual data for the northern herd complex was noted. Results of the genetic identification were somewhat underestimated for the Sakhalin-Kuril Region and overestimated for the southern part of the continental coast of the Sea of Okhotsk.

**Keywords:** pink salmon, Okhotsk Sea basin, mixed aggregations, juvenile fish, genetic identifications, spawning runs, regional catches

**Acknowledgments:** this work was performed within the framework of the State Assignment of the FSBSI “VNIRO” and with the support of a grant from the Ministry of Education and Science of the RF (Agreement No 075-15-2021-1084); authors express their sincere gratitude to all the employees of the Far Eastern branches of FSBSI “VNIRO”, who participated in the collection of genetic material, and also thank A.V. Kozhevnikov, A.P. Lozovoy and I.A. Zaochny, who annually collected high-quality samples in difficult conditions of marine surveys.

**For citation:** Kositsyna A.I., Shpigalskaya N.Yu., Sergeev A.A., Soshnina V.A., Savenkov V.V., Denisenko A.D., Muravskaya U.O., Zelenina D.A. Genetic identification of juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) in the Okhotsk Sea basin based on the results of restriction analysis of mitochondrial DNA and analysis of single-nucleotide polymorphism // The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean. 2022. Vol. 66. P. 52–67. (In Russian)

Горбуша — наиболее массовый вид тихоокеанских лососей, и именно численность ее нерестовых подходов определяет успех путины в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне в целом. В современный период наибольшие уловы и подходы этого вида характерны для западного и восточного побережий Камчатки, при этом существенный вклад в воспроизводство вносят также все прочие регионы бассейна Охотского моря. В последнее десятилетие на Западной Камчатке, материковом побережье Охотского моря и в Сахалино-Курильском регионе ежегодно добывалось в среднем 162,4 тыс. т горбуши: от 50,5 тыс. т в 2017 г. до 400,0 тыс. т в 2018 г. Величина региональных уловов характеризовалась крайней нестабильностью, кратно меняясь как в сторону уменьшения, так и увеличения в течение всего нескольких циклов воспроизводства линий четных и нечетных лет нереста. Например, в 2014 г. на западнокамчатском побережье уловы горбуши составили 8,3 тыс. т, а уже в 2018 г. объемы добычи (вылова) достигли рекордных значений: 301,3 тыс. т — 75,3% от суммарной величины уловов во всем Охотоморском бассейне. Такой размах колебаний численности нерестовых подходов, причины которых в настоящее время имеют только предположительный характер, предопределяет то, что горбуша является наиболее сложным для прогнозирования динамики численности видом тихоокеанских лососей.

При разработке материалов, обосновывающих прогноз нерестовых подходов горбуши в регионы воспроизводства бассейна Охотского моря, а также объемы прогнозируемого вылова в предстоящую путину учитывается вся доступная информация, касающаяся вопросов формирования численности соответствующего поколения, и одно из ключевых значений придается результатам осенней учетной траловой съемки молоди. В последние годы при-

шло понимание, что комплекс исходных данных для прогнозирования промысловых взрывов должен включать не только промысловую статистику и фактическую информацию о заполнении нерестилищ родительским поколением, количестве скатившейся молоди и сопутствующих фоновых условиях, но и оценки численности молоди из различных регионов в смешанных скоплениях на этапе раннего морского нагула. Предполагается, что для особей, миновавших критический прибрежный период, далее будет сохраняться примерно такое же региональное соотношение численности, а его адекватное определение позволит скорректировать предварительные прогнозные оценки.

Начиная с 2009 г., региональный состав смешанных выборок из уловов ежегодных траловых съемок молоди горбуши в ранний морской период нагула в Охотском море определяется на основании данных RFLP-анализа (анализа полиморфизма длин рестриктных фрагментов) участка *Cytb/D-loop* митохондриальной ДНК (Шпигальская и др., 2011, 2012; Shpigalskaya et al., 2016; Косицына и др., 2018, 2019, 2021; Бугаев и др., 2020б). В 2022 г. идентификация регионального состава выборок молоди впервые была проведена с использованием ядерных генетических маркеров — SNP-локусов (точечных однонуклеотидных полиморфизмов).

Цель представленной работы заключается в сравнительной оценке результатов определения регионального состава молоди горбуши из смешанных охотоморских скоплений на основании данных RFLP-анализа мтДНК и совокупности SNP-локусов, а также соотношении полученных расчетных данных с фактическими уловами и численностью нерестовых подходов производителей в регионы воспроизводства.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор биологического материала проведен в период осенней учетной траловой съемки молоди

горбуши в Охотском море, выполненной на НИС «Профессор Кагановский» и НИС «ТИНРО» с 03 октября по 26 октября 2021 г. (рис. 1, табл. 1). В анализ включены выборки из уловов, где результативность тралений (экз./траление) превышала 250 особей. Тканевые пробы горбуши фиксировали 96%-м этанолом. Всего было проанализировано 1194 экз. молоди.

Выделение и очистку тотальной ДНК проводили методом адсорбции на микроколонках PALL на основании методики, описанной ранее (Ivanova et al., 2006). Для амплификации участка *Cytb/D-loop* митохондриальной ДНК использовали последовательности праймеров AJG13 и AJG15 (Шпигальская и др., 2011). Амплифика-

цию проводили в 25 мкл смеси, содержащей 10×Encyclo buffer, 50×смесь dNTP (0,2 mM каждого), 50×Encyclo полимеразу (Евроген, Россия), 5 пкМ каждого праймера, 1 мкл ДНК. Режим полимеразной цепной реакции: I — 95 °C (3 мин), II — 30 циклов: 94 °C (20 сек), 57 °C (20 сек), 72 °C (1 мин 30 сек), III — заключительная элонгация 68 °C (1 мин).

В качестве популяционно-генетических маркеров использовали комбинированные гаплотипы мтДНК, частоты которых получены на основе анализа полиморфизма длин рестриктных фрагментов участка *Cytb/D-loop* (RFLP-анализ; эндонуклеазы рестрикции: *Dde* I, *Hin*6.I, *Hinf* I, *Msp* I, *Rsa* I, *Cfr*13.I).

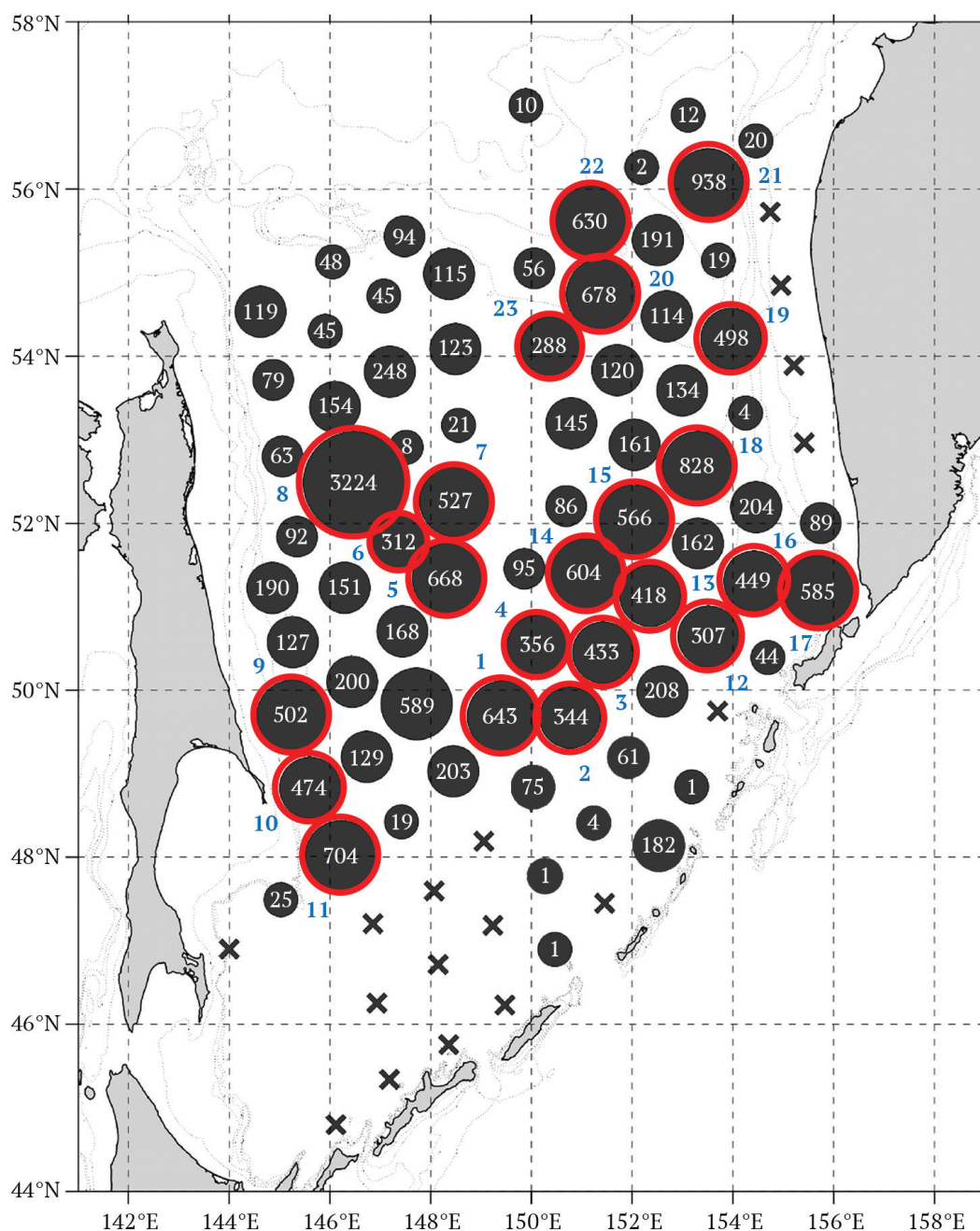


Рис. 1. Распределение уловов молоди горбуши (экз./траление) в Охотском море по данным осенней траловой съемки, выполненной на НИС «Профессор Кагановский» и НИС «ТИНРО» (красным цветом обозначены траловые станции, из уловов которых отобраны включенные в анализ выборки, синим — номера выборок, соответствующих номерам, указанным в табл. 1, 6 и 7)  
Fig. 1. Distribution of the catches of juvenile pink salmon (fish/trawl) in the Sea of Okhotsk according to data of autumn trawl survey stations performed on the R/V "Professor Kaganovsky" and R/V "TINRO" (red color indicates trawl stations of samples included in the analysis, blue — sample numbers, corresponding to the numbers indicated in Tables 1, 6 and 7)

Референсная база данных по результатам RFLP-анализа мтДНК создана в лаборатории молекулярной генетики Камчатского филиала ФГБНУ «ВНИРО» и для четной линии воспроизводства горбуши включает 34 выборки (2335 экз.) из нерестовых водоемов Западной Камчатки, материковой части побережья Охотского моря (МПОМ), о. Сахалин, о. Итуруп, р. Амур и Приморья (Косицына и др., 2018) (рис. 2, табл. 2).

Анализ образцов горбуши по SNP-маркерам осуществляли с применением технологии KASP (конкурентная аллель-специфичная ПЦР) (He et al., 2014). Методика генотипирования горбуши по SNP-локусам разработана и протестирована в отделе молекулярной генетики ФГБНУ «ВНИРО». Референсная база данных включает 23 выборки (1079 экз.) горбуши четных лет нереста из локальных популяций различных регионов воспроизводства бассейна Охотского моря (табл. 3, рис. 2).

Из смешанных охотоморских скоплений молоди горбуши проанализировано 16 выборок (835 экз.) (табл. 1). Исследованные экземпляры генотипированы по восьми SNP-

локусам: *GOR-EV\_55959\_29*, *GOR-EV\_80318\_35*, *GOR-EV\_71784\_42*, *GOR-EV\_55106\_43*, *GOR-EV\_41329\_56*, *GOR-EV\_41546\_51*, *GOR-EV\_32728\_58*, *GOR-EV\_1611\_62*. Для генотипирования использовали набор реагентов KASP™ (LGC Genomics, Великобритания). Анализ осуществляли в соответствии со стандартной методикой производителя на оборудовании для проведения ПЦР в реальном времени 7500 PCR Real Time (“Applied Biosystems”, США). Статистическую оценку выполняли с помощью программного обеспечения GenALeX 6 для MS-Excel (Peakall, Smouse, 2006).

Идентификация региональных групп в смешанных уловах молоди на основе изменчивости частот гаплотипов мтДНК, а также SNP-локусов выполнена с использованием программы SPAM (Masuda et al., 1991; Pella et al., 1996).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее по данным RFLP-анализа фрагмента *Cytb/D-loop* мтДНК горбуши четной линии воспроизводства из 34 водных объектов Охотоморского бассейна выявлено 43 гаплотипиче-

Таблица 1. Характеристика материала, включенного в анализ для региональной генетической идентификации смешанных скоплений молоди горбуши в Охотском море в период проведения осенней траловой съемки на НИС «Профессор Кагановский» и НИС «ТИНРО» в октябре 2021 г.  
Table 1. Characteristics of the material included in the analysis for regional genetic identification of mixed aggregations of juvenile pink salmon in the Sea of Okhotsk during autumn trawl survey on the R/Vs “Professor Kaganovsky” and “TINRO” in October 2021

| № выборки<br>№ of sample                                 | № траления<br>№ of trawling | Дата сбора<br>Date of sampling | Координаты,<br>с. ш. / в. д.<br>Coordinates,<br>N/E | Экз./траление<br>Fish/trawling | Кол-во<br>исследован-<br>ных образцов<br>с использо-<br>ванием RFLP/<br>SNP-маркеры<br>Sample size<br>examined<br>using RFLP/<br>SNP-markers |
|----------------------------------------------------------|-----------------------------|--------------------------------|-----------------------------------------------------|--------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| НИС «ТИНРО» / R/V “TINRO”                                |                             |                                |                                                     |                                |                                                                                                                                              |
| 1                                                        | 163                         | 14.10.2021                     | 49°40'9"/149°26'0                                   | 643                            | 50/47                                                                                                                                        |
| 2                                                        | 164                         | 14.10.2021                     | 49°40'2"/150°46'0                                   | 344                            | 49/-                                                                                                                                         |
| 3                                                        | 167                         | 15.10.2021                     | 50°26'9"/151°25'2                                   | 433                            | 49/47                                                                                                                                        |
| 4                                                        | 168                         | 15.10.2021                     | 50°31'8"/150°07'3                                   | 356                            | 50/47                                                                                                                                        |
| 5                                                        | 169                         | 16.10.2021                     | 51°20'0"/148°20'6                                   | 668                            | 50/47                                                                                                                                        |
| 6                                                        | 170                         | 17.10.2021                     | 51°47'4"/147°21'0                                   | 312                            | 49/-                                                                                                                                         |
| 7                                                        | 171                         | 18.10.2021                     | 52°16'0"/148°29'2                                   | 527                            | 50/47                                                                                                                                        |
| 8                                                        | 184                         | 23.10.2021                     | 52°29'1"/146°28'9                                   | 3224                           | 99/94                                                                                                                                        |
| 9                                                        | 189                         | 25.10.2021                     | 49°41'4"/145°15'3                                   | 502                            | 50/47                                                                                                                                        |
| 10                                                       | 190                         | 25.10.2021                     | 48°49'7"/145°36'3                                   | 474                            | 48/47                                                                                                                                        |
| 11                                                       | 191                         | 26.10.2021                     | 48°00'6"/146°13'0                                   | 704                            | 49/47                                                                                                                                        |
| НИС «Профессор Кагановский» / R/V “Professor Kaganovsky” |                             |                                |                                                     |                                |                                                                                                                                              |
| 12                                                       | 179                         | 03.10.2021                     | 50°38'3"/153°30'9                                   | 307                            | 47/-                                                                                                                                         |
| 13                                                       | 180                         | 04.10.2021                     | 51°07'6"/152°21'4                                   | 418                            | 48/-                                                                                                                                         |
| 14                                                       | 181                         | 04.10.2021                     | 51°23'5"/151°04'8                                   | 604                            | 50/47                                                                                                                                        |
| 15                                                       | 182                         | 05.10.2021                     | 52°01'9"/152°02'4                                   | 566                            | 50/47                                                                                                                                        |
| 16                                                       | 184                         | 05.10.2021                     | 51°18'2"/154°25'4                                   | 459                            | 50/-                                                                                                                                         |
| 17                                                       | 185                         | 06.10.2021                     | 51°11'2"/155°42'5                                   | 585                            | 50/47                                                                                                                                        |
| 18                                                       | 188                         | 07.10.2021                     | 52°40'3"/153°18'3                                   | 828                            | 46/46                                                                                                                                        |
| 19                                                       | 195                         | 09.10.2021                     | 54°12'5"/153°58'0                                   | 498                            | 40/-                                                                                                                                         |
| 20                                                       | 197                         | 10.10.2021                     | 54°44'4"/151°23'9                                   | 678                            | 44/45                                                                                                                                        |
| 21                                                       | 204                         | 13.10.2021                     | 56°03'3"/153°30'6                                   | 938                            | 91/92                                                                                                                                        |
| 22                                                       | 206                         | 14.10.2021                     | 55°36'9"/151°10'4                                   | 630                            | 39/41                                                                                                                                        |
| 23                                                       | 209                         | 15.10.2021                     | 54°06'4"/150°23'2                                   | 288                            | 46/-                                                                                                                                         |
| Итого / Total                                            |                             |                                |                                                     |                                | 1194/835                                                                                                                                     |

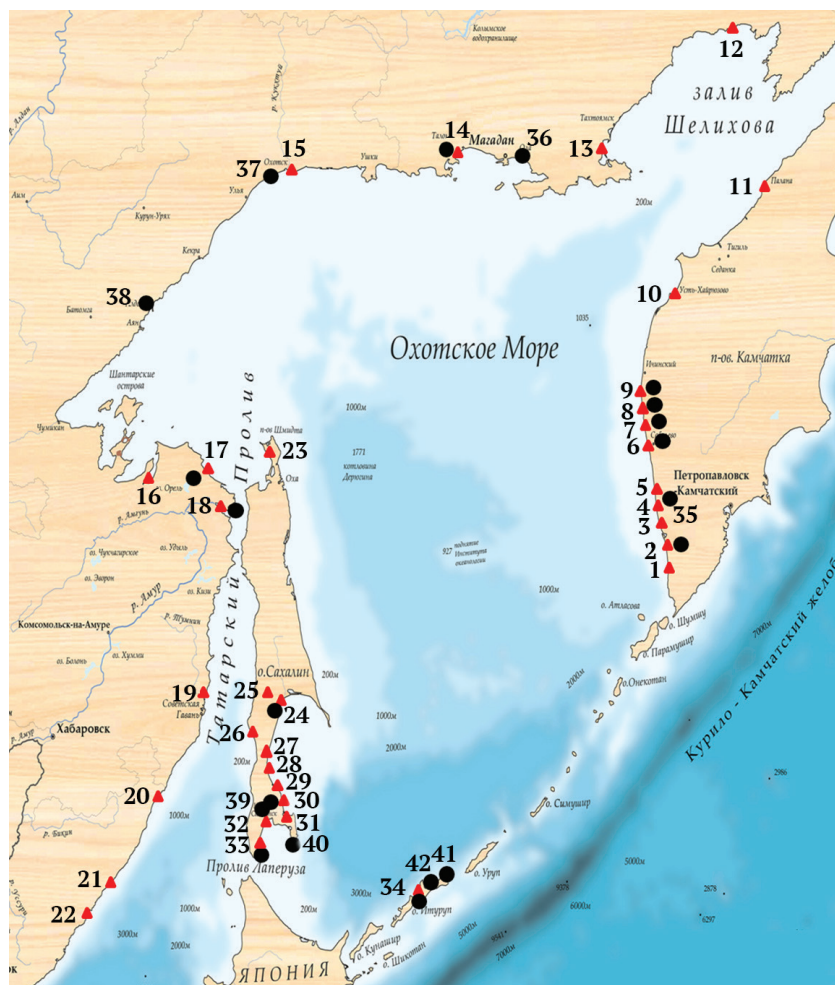


Рис. 2. Карта-схема сбора выборок из нерестовых водоемов горбуши (▲ — референсные выборки, исследованные по RFLP-маркерам, ● — референсные выборки, исследованные по SNP-маркерам; номера выборок соответствуют указанным в таблицах 2–3)  
 Fig. 2. Schematic chart of sample collection from pink salmon spawning locations (▲ – reference samples examined by RFLP markers, ● – reference samples examined by SNP markers; sample numbers correspond to those shown in Tables 2–3)

Таблица 2. Характеристика выборок, представленных в референсной базе данных (RFLP-маркеры)  
 Table 2. Characteristics of samples represented in the reference database (RFLP markers)

| Регион<br>Region                                                                                                                            | №<br>выбор-<br>ки<br>№ of<br>sample | Локальность<br>Location                                                    | Год сбора<br>Year<br>of sampling | Объем<br>вы-<br>борки<br>Sample<br>size |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------|----------------------------------|-----------------------------------------|
| Западная Камчатка<br>West Kamchatka                                                                                                         | 1                                   | Р. Опала / Opala R.                                                        | 2012                             | 46                                      |
|                                                                                                                                             | 2                                   | Р. Большая / Bolshaya R.                                                   | 2008, 2010, 2012                 | 122                                     |
|                                                                                                                                             | 3                                   | Р. Утка / Utkha R.                                                         | 2008, 2010                       | 100                                     |
|                                                                                                                                             | 4                                   | Р. Кихчик / Kikhchik R.                                                    | 2016                             | 40                                      |
|                                                                                                                                             | 5                                   | Р. Коль / Kol' R.                                                          | 2008                             | 93                                      |
|                                                                                                                                             | 6                                   | Р. Большая Воровская / Bolshaya Vorovskaya R.                              | 2012                             | 49                                      |
|                                                                                                                                             | 7                                   | Р. Колпакова / Kolpakova R.                                                | 2010                             | 50                                      |
|                                                                                                                                             | 8                                   | Р. Крутогорова / Krutogorova R.                                            | 2012, 2016                       | 98                                      |
|                                                                                                                                             | 9                                   | Р. Облуковина / Oblukovina R.                                              | 2016                             | 49                                      |
|                                                                                                                                             | 10                                  | Лиман рек Хайрюзова и Белоголовая<br>Estuary of Khairyzova–Belogolovaya R. | 2008                             | 48                                      |
|                                                                                                                                             | 11                                  | Р. Палана / Palana R.                                                      | 2008, 2014                       | 146                                     |
| Северная часть материкового<br>побережья Охотского моря<br>(СчМПМО) / Northern part of<br>continental coast, the Sea of<br>Okhotsk (NpCcSO) | 12                                  | Р. Наяхан / Nayakhan R.                                                    | 2010, 2012                       | 81                                      |
|                                                                                                                                             | 13                                  | Р. Яма / Yama R.                                                           | 2010, 2012                       | 87                                      |
|                                                                                                                                             | 14                                  | Р. Тауй / Tauy R.                                                          | 2010, 2012                       | 99                                      |
|                                                                                                                                             | 15                                  | Р. Охота / Okhota R.                                                       | 2014                             | 50                                      |
|                                                                                                                                             | 16                                  | Зал. Николая / Nikolaya Bay                                                | 2008                             | 84                                      |
|                                                                                                                                             | 17                                  | Р. Коль / Kol' R.                                                          | 2014                             | 90                                      |
| Южная часть материкового<br>побережья Охотского моря<br>(ЮчМПМО) / Southern part of<br>continental coast, the Sea of<br>Okhotsk (SpCcSO)    | 18                                  | Р. Амур / Amur R.                                                          | 2004, 2010                       | 118                                     |
|                                                                                                                                             | 19                                  | Р. Тумнин / Tumnin R.                                                      | 2014                             | 49                                      |
|                                                                                                                                             | 20                                  | Р. Ботчи / Botchi R.                                                       | 2008                             | 43                                      |
|                                                                                                                                             | 21                                  | Р. Максимовка / Maximovka R.                                               | 2010                             | 50                                      |
|                                                                                                                                             | 22                                  | Р. Серебрянка / Serebryanka R.                                             | 2008                             | 77                                      |

Таблица 2. Окончание. Начало на с. 56  
Table 2. The end. Begins on page 56

| Регион<br>Region                                      | №<br>выбор-<br>ки*<br>№ of<br>sample | Локальность<br>Location                           | Год сбора<br>Year<br>of sampling | Объем<br>вы-<br>борки<br>Sample<br>size |
|-------------------------------------------------------|--------------------------------------|---------------------------------------------------|----------------------------------|-----------------------------------------|
| О. Сахалин<br>Sakhalin                                | 23                                   | Р. Водопадная / Vodopadnaya R.                    | 2008                             | 37                                      |
|                                                       | 24                                   | Р. Поронай / Poronay R.                           | 2010                             | 49                                      |
|                                                       | 25                                   | Р. Орловка (молодь) / Orlovka R. (juvenile)       | 2011                             | 49                                      |
|                                                       | 26                                   | Р. Айнская / Aynskaya R.                          | 2010                             | 50                                      |
|                                                       | 27                                   | Р. Дудинка (молодь) / Dudinka R. (juvenile)       | 2011                             | 42                                      |
|                                                       | 28                                   | Р. Фирсовка / Firsovka R.                         | 2010                             | 100                                     |
|                                                       | 29                                   | Р. Найба / Nayba R.                               | 2010                             | 38                                      |
|                                                       | 30                                   | Р. Бахура / Bakhura R.                            | 2008, 2010                       | 100                                     |
|                                                       | 31                                   | Р. Очепуха / Ocherukha R.                         | 2010                             | 50                                      |
|                                                       | 32                                   | Р. Партизанка (молодь) / Partizanka R. (juvenile) | 2011                             | 44                                      |
|                                                       | 33                                   | Р. Урюм / Uryum R.                                | 2010                             | 50                                      |
| Южные Курилы (о. Итуруп)<br>Southern Kuriles (Iturup) | 34                                   | Р. Курилка / Kurilka R.                           | 2012                             | 57                                      |

Примечание. \*Соответствует номерам референсных выборок на рис. 2  
Note. \*Corresponds to the numbers of reference samples in Fig. 2

Таблица 3. Характеристика выборок, представленных в референсной базе данных (SNP-локусы)  
Table 3. Characteristics of samples represented in the reference database (SNP-loci)

| Регион<br>Region                                                                                                                              | Порядковый<br>(sequential) №<br>№ выборки<br>(of sample)* | Локальность<br>Location                        | Год<br>сбора<br>Year of<br>sam-<br>pling | Объем<br>вы-<br>борки<br>Sam-<br>ple<br>size |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------|------------------------------------------------|------------------------------------------|----------------------------------------------|
| Западная Камчатка<br>West Kamchatka                                                                                                           | 1/9                                                       | Р. Облуковина / Oblukovina R.                  | 2016                                     | 47                                           |
|                                                                                                                                               | 2/8                                                       | Р. Крутогорова / Krutogorova R.                | 2016                                     | 47                                           |
|                                                                                                                                               | 3/7                                                       | Р. Колпакова / Kolpakova R.                    | 2016                                     | 47                                           |
|                                                                                                                                               | 4/6                                                       | Р. Большая Воровская<br>Bolshaya Vorovskaya R. | 2016                                     | 47                                           |
|                                                                                                                                               | 5/35                                                      | Р. Пымта / Pymta R.                            | 2020                                     | 47                                           |
|                                                                                                                                               | 6/2                                                       | Р. Большая / Bolshaya R.                       | 2018                                     | 46                                           |
| Северная часть материкового<br>побережья Охотского моря<br>(СчМПОМ) / Northern part of con-<br>tinental coast, the Sea of Okhotsk<br>(NpCcSO) | 7/36                                                      | Р. Ола / Ola R.                                | 2016                                     | 47                                           |
|                                                                                                                                               | 8/14                                                      | Р. Тауй / Tauy R.                              | 2016                                     | 47                                           |
|                                                                                                                                               | 9/37                                                      | Р. Шилкан / Shilkan R.                         | 2016                                     | 47                                           |
|                                                                                                                                               | 10/38                                                     | Р. Алдома / Aldoma R.                          | 2016                                     | 47                                           |
| Южная часть материкового<br>побережья Охотского моря<br>(ЮчМПОМ) / Southern part<br>of continental coast, the Sea<br>of Okhotsk (SpCcSO)      | 11/17                                                     | Р. Коль / Kol' R.                              | 2016                                     | 47                                           |
|                                                                                                                                               | 12/18                                                     | Р. Амур (ранняя) / Amur R. (early)             | 2016                                     | 47                                           |
|                                                                                                                                               | 13/18                                                     | Р. Амур (поздняя) / Amur R. (late)             | 2016                                     | 47                                           |
| О. Сахалин<br>Sakhalin                                                                                                                        | 14/33                                                     | Р. Урюм / Uryum R.                             | 2010                                     | 47                                           |
|                                                                                                                                               | 15/39                                                     | Р. Лютога / Lyutoga R.                         | 2020                                     | 47                                           |
|                                                                                                                                               | 16/40                                                     | Р. Островка / Ostrovka R.                      | 2020                                     | 47                                           |
|                                                                                                                                               | 17/24                                                     | Р. Поронай / Poronay R.                        | 2010                                     | 47                                           |
|                                                                                                                                               | 18/30                                                     | Р. Бахура (ранняя) / Bakhura R. (early)        | 2018                                     | 47                                           |
|                                                                                                                                               | 19/30                                                     | Р. Бахура (поздняя) / Bakhura R. (late)        | 2018                                     | 47                                           |
| Южные Курилы (о. Итуруп)<br>Southern Kuriles (Iturup)                                                                                         | 20/41                                                     | Р. Софья (ранняя) / Sophya R. (early)          | 2016                                     | 47                                           |
|                                                                                                                                               | 21/41                                                     | Р. Софья (поздняя) / Sophya R. (late)          | 2016                                     | 47                                           |
|                                                                                                                                               | 22/34                                                     | Р. Курилка / Kuriolka R.                       | 2012                                     | 47                                           |
|                                                                                                                                               | 23/42                                                     | Р. Рейдовая / Reydivaya R.                     | 2012                                     | 46                                           |

Примечание. \*Соответствует номерам референсных выборок на рис. 2  
Note. \*Corresponds to the numbers of reference samples in Fig. 2

ских варианта (рис. 3), подтвержден региональный характер изменчивости частот гаплотипов, показано, что статистические оценки межрегиональной изменчивости значительно превышают оценки на межпопуляционном уровне в пределах регионов (Shpigalskaya et al., 2016; Косицына и др., 2018).

В результате анализа выборок на основе разработанной панели SNP-маркеров выявлены сходные тенденции в дифференциации региональных группировок. Можно отметить, что

наибольшие различия подтверждены между совокупностью северных популяций, включающей стада Западной Камчатки и магаданского побережья, и популяциями южнокурильского острова Итуруп (Зеленина и др., 2022).

Для проверки возможности использования полученных результатов, свидетельствующих о генетической неоднородности охотоморской горбуши, в целях определения состава смешанных скоплений молоди в период раннего морского нагула была проведена вероятностная

оценка точности идентификации особей из различных регионов воспроизводства.

Результаты анализа симулированных выборок свидетельствуют о том, что точность идентификации локальных популяций горбуши четных лет воспроизводства в среднем находится на уровне 58,0%, что не позволяет с необходимой степенью достоверности проводить их идентификацию. С большой вероятностью такие результаты будут сопровождаться чрезмерной погрешностью, поэтому была проведена оценка точности идентификации на уровне регионов.

Оценки точности региональной идентификации горбуши четных лет воспроизводства по результатам RFLP-анализа мтДНК приведены в таблице 4, по результатам анализа аллельной изменчивости SNP-локусов — в таблице 5.

При более дробном делении регионов, в случае использования RFLP-маркеров, точность идентификации существенно снижается, составляя для Западной Камчатки 86,0%, для северной части МПОМ — 59,4%, для о. Сахалин — 78,8%, о. Итуруп — 48,1%, бассейна р. Амур — 59,9%, южной части МПОМ — 64,6%, в связи с чем сделано заключение о возможности кор-

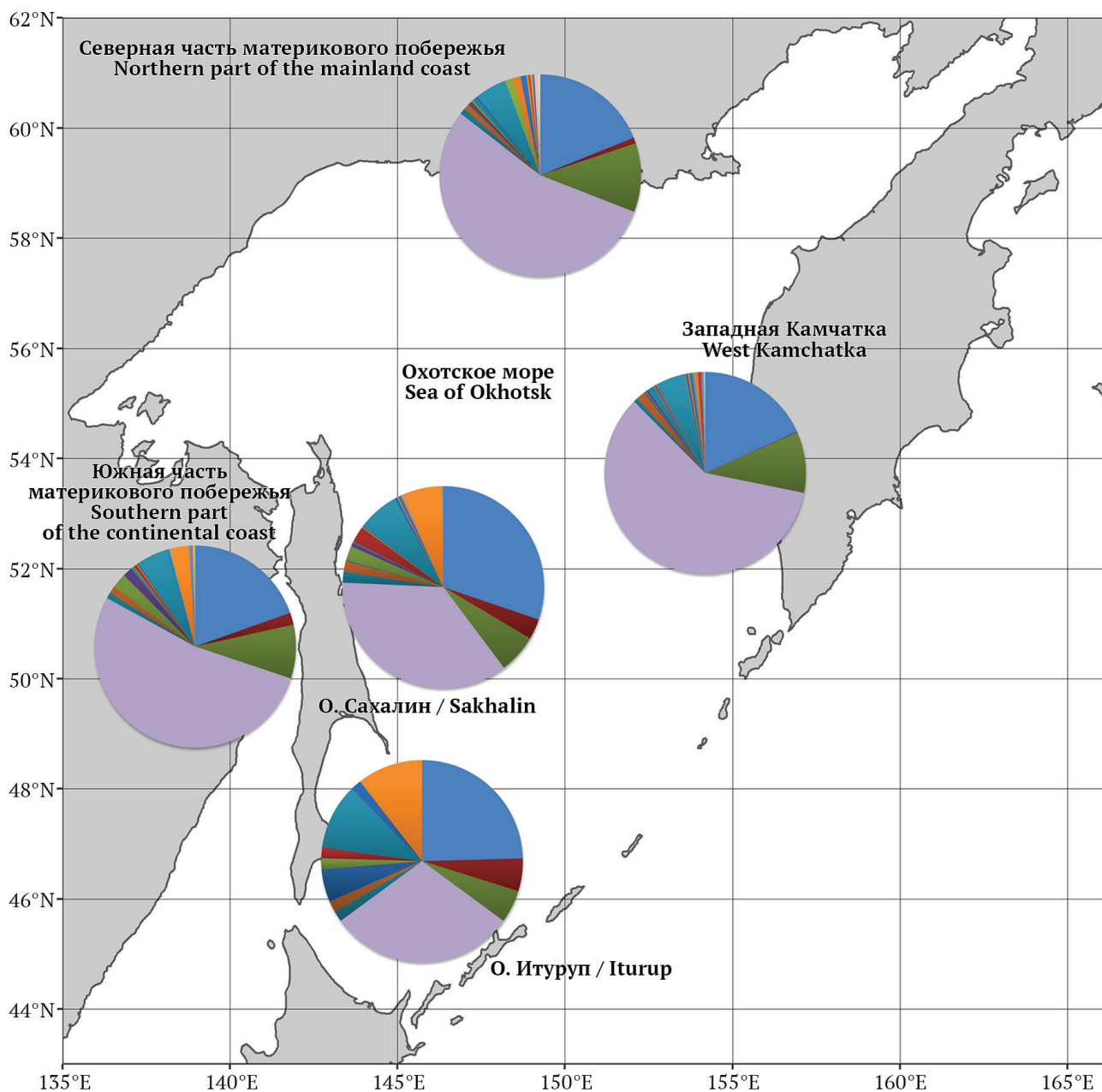


Рис. 3. Распределение частот 43 гаплотипов мтДНК горбуши четной линии воспроизводства в регионах Охотоморского бассейна  
Fig. 3. Distribution of frequencies of 43 haplotypes of pink salmon mtDNA of the even reproductive line in locations within the Okhotsk Sea basin

ректной идентификации только трех региональных комплексов для горбуши четной линии: Западная Камчатка и северная часть МПОМ, Сахалино-Курильский регион, южная часть МПОМ (включая бассейн р. Амур).

На основе изменчивости SNP-маркеров оценки точности идентификации свидетельствуют о возможности получения корректных результатов по четырем условным регионам Охотоморского бассейна: Западная Камчатка и северная часть МПОМ, о. Сахалин, о. Итуруп и южная часть МПОМ (включая бассейн р. Амур).

В таблицах 6–7 и на рисунках 4–5 представлены результаты идентификации молоди горбуши в выборках из уловов осенней траловой съемки 2021 г., а также региональное соотношение при

различных вариантах объединения выборок и в результате анализа всего материала в целом.

При анализе представленных результатов необходимо учитывать отсутствие в реперной базе данных выборок из рек Японских островов. Исследованиями, посвященными выявлению многолетних тенденций распределения и регионального состава уловов заводской молоди горбуши в период осенних миграций в бассейне Охотского моря, подтверждено распространение особей японского происхождения в северном и северо-восточном направлении до 55–57° с. ш., хотя их относительная доля невысока (Бугаев и др., 2020а).

Полученные результаты свидетельствуют, что в региональном составе исследованных вы-

Таблица 4. Оценка регионального состава смоделированных смешанных выборок горбуши поколения четных лет воспроизводства на основе изменчивости RFLP-маркеров, % (в скобках указана стандартная ошибка). Оценки, выделенные жирным шрифтом, теоретически должны быть равны 100%

Table 4. Estimation of regional composition of simulated mixed samples of pink salmon generation of even years of reproduction based on variability in RFLP markers, % (standard error shown in parentheses). Estimates in bold should theoretically be 100%

| № | Регион / Region                                                | 1                             | 2                             | 3                              |
|---|----------------------------------------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|--------------------------------|
| 1 | Западная Камчатка и СчМПОМ<br>West Kamchatka and NpCcSO        | <b>94,3</b> <sub>(3,38)</sub> | 9,1                           | 13,3                           |
| 2 | Сахалино-Курильский регион<br>Sakhalin-Kuriles                 | 3,7                           | <b>83,3</b> <sub>(6,68)</sub> | 17,3                           |
| 3 | ЮчМПОМ (включая бассейн р. Амур) SpCcSO<br>(including Amur R.) | 1,5                           | 7,4                           | <b>69,2</b> <sub>(11,32)</sub> |
|   | Неизвестные / Unknown                                          | 0,5                           | 0,2                           | 0,2                            |
|   | Σ                                                              | 100                           | 100                           | 100                            |

Таблица 5. Оценка регионального состава смоделированных смешанных выборок горбуши поколения четных лет воспроизводства на основе изменчивости SNP-маркеров, % (в скобках указана стандартная ошибка). Оценки, выделенные жирным шрифтом, теоретически должны быть равны 100%

Table 5. Estimation of regional composition of simulated mixed samples of pink salmon of even years of reproduction based on variability of SNP-markers, % (standard error is given in brackets). Estimates in bold should theoretically be 100%

| № | Регион / Region                                                | 1                             | 2                             | 3                             | 4                             |
|---|----------------------------------------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|
| 1 | Западная Камчатка и СчМПОМ<br>West Kamchatka and NpCcSO        | <b>97,3</b> <sub>(2,45)</sub> | 0,1                           | 0,0                           | 10,2                          |
| 2 | О. Сахалин / Sakhalin                                          | 0,1                           | <b>86,4</b> <sub>(7,10)</sub> | 11,6                          | 8,0                           |
| 3 | О. Итуруп / Iturup                                             | 0,0                           | 8,7                           | <b>88,4</b> <sub>(7,74)</sub> | 0,0                           |
| 4 | ЮчМПОМ (включая бассейн р. Амур)<br>SpCcSO (including Amur R.) | 2,6                           | 4,8                           | 0,0                           | <b>81,8</b> <sub>(8,59)</sub> |
|   | Неизвестные / Unknown                                          | 0,0                           | 0,0                           | 0,0                           | 0,0                           |
|   | Σ                                                              | 100                           | 100                           | 100                           | 100                           |

Таблица 6. Процентное соотношение молоди горбуши различных регионов Охотоморского бассейна (в скобках приведены стандартные ошибки расчетных оценок) в выборках из уловов осенней траловой съемки на НИС «Профессор Кагановский» и НИС «ТИНРО» в 2021 г. на основе изменчивости RFLP-маркеров

| № выборки<br>№ of sample | № траления<br>№ of trawling | Западная Камчатка и<br>СчМПОМ<br>West Kamchatka and NpCcSO | О. Сахалин<br>и о. Итуруп<br>Sakhalin and Iturup | ЮчМПОМ<br>SpCcSO        |
|--------------------------|-----------------------------|------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------|-------------------------|
|                          |                             | НИС «ТИНРО» / R/V "TINRO"                                  |                                                  |                         |
| 1                        | 163                         | 2,4 <sub>(11,81)</sub>                                     | 95,4 <sub>(18,54)</sub>                          | 0,2 <sub>(12,71)</sub>  |
| 2                        | 164                         | 13,6 <sub>(35,81)</sub>                                    | 69,2 <sub>(61,87)</sub>                          | 17,2 <sub>(46,05)</sub> |
| 3                        | 167                         | 64,8 <sub>(17,89)</sub>                                    | 29,3 <sub>(12,53)</sub>                          | 5,9 <sub>(12,23)</sub>  |
| 4                        | 168                         | 0,6 <sub>(0,71)</sub>                                      | 44,6 <sub>(19,58)</sub>                          | 54,8 <sub>(19,60)</sub> |
| 5                        | 169                         | 0,2 <sub>(0,17)</sub>                                      | 76,4 <sub>(25,16)</sub>                          | 23,4 <sub>(25,11)</sub> |
| 6                        | 170                         | 22,7 <sub>(17,50)</sub>                                    | 77,1 <sub>(17,50)</sub>                          | 0,2 <sub>(0,55)</sub>   |
| 7                        | 171                         | 36,9 <sub>(26,68)</sub>                                    | 0,1 <sub>(0,16)</sub>                            | 63,0 <sub>(28,69)</sub> |
| 8                        | 184                         | 0,8 <sub>(23,46)</sub>                                     | 39,7 <sub>(26,10)</sub>                          | 59,5 <sub>(21,91)</sub> |

Таблица 6. Окончание. Начало на с. 59  
Table 6. The end. Begins on page 59

| № выборки<br>№ of sample                                                           | № траления<br>№ of trawling | Западная Камчатка и<br>СчМПОМ<br>West Kamchatka and NpCcSO | О. Сахалин<br>и о. Итуруп<br>Sakhalin and Iturup | ЮчМПОМ<br>SpCcSO             |
|------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------|------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------|------------------------------|
| 9                                                                                  | 189                         | 15,9 <sub>(24,38)</sub>                                    | 27,4 <sub>(33,90)</sub>                          | 56,7 <sub>(31,53)</sub>      |
| 10                                                                                 | 190                         | 28,0 <sub>(23,90)</sub>                                    | 45,1 <sub>(17,56)</sub>                          | 26,9 <sub>(22,26)</sub>      |
| 11                                                                                 | 191                         | 13,2 <sub>(12,44)</sub>                                    | 13,0 <sub>(16,96)</sub>                          | 73,8 <sub>(19,71)</sub>      |
| НИС «Профессор «Кагановский» / R/V “Professor Kaganovsky”                          |                             |                                                            |                                                  |                              |
| 12                                                                                 | 179                         | 18,7 <sub>(32,03)</sub>                                    | 81,3 <sub>(32,03)</sub>                          | 0,0                          |
| 13                                                                                 | 180                         | 16,4 <sub>(39,18)</sub>                                    | 77,0 <sub>(39,12)</sub>                          | 6,6 <sub>(57,02)</sub>       |
| 14                                                                                 | 181                         | 11,9 <sub>(33,75)</sub>                                    | 53,7 <sub>(25,90)</sub>                          | 34,4 <sub>(38,95)</sub>      |
| 15                                                                                 | 182                         | 30,4 <sub>(24,10)</sub>                                    | 37,7 <sub>(18,99)</sub>                          | 31,9 <sub>(17,33)</sub>      |
| 16                                                                                 | 184                         | 27,8 <sub>(21,95)</sub>                                    | 72,2 <sub>(21,95)</sub>                          | 0,0                          |
| 17                                                                                 | 185                         | 39,8 <sub>(27,74)</sub>                                    | 62,2 <sub>(27,74)</sub>                          | 0,0                          |
| 18                                                                                 | 188                         | 23,3 <sub>(21,87)</sub>                                    | 76,2 <sub>(23,60)</sub>                          | 0,5 <sub>(12,84)</sub>       |
| 19                                                                                 | 195                         | 3,6 <sub>(30,56)</sub>                                     | 72,7 <sub>(25,56)</sub>                          | 23,7 <sub>(30,51)</sub>      |
| 20                                                                                 | 197                         | 72,0 <sub>(22,84)</sub>                                    | 5,3 <sub>(12,55)</sub>                           | 22,7 <sub>(23,11)</sub>      |
| 21                                                                                 | 204                         | 52,3 <sub>(19,88)</sub>                                    | 47,7 <sub>(19,88)</sub>                          | 0,0                          |
| 22                                                                                 | 206                         | 99,5 <sub>(0,16)</sub>                                     | 0,0                                              | 0,5 <sub>(0,16)</sub>        |
| 23                                                                                 | 209                         | 65,8 <sub>(21,71)</sub>                                    | 34,2 <sub>(21,71)</sub>                          | 0,0                          |
| Район севернее 52° с. ш.:<br>выборки № 7, 8, 15, 18–23<br>Area northward from 52°N |                             | 41,6 <sub>(12,07)</sub>                                    | 31,1 <sub>(9,03)</sub>                           | 27,3 <sub>(14,47)</sub>      |
| Район южнее 52° с. ш.: выборки<br>№ 1–6, 9–14, 16, 17<br>Area southward from 52°N  |                             | 14,6 <sub>(10,73)</sub>                                    | 67,3 <sub>(14,48)</sub>                          | 18,1 <sub>(11,52)</sub>      |
| Объединенные выборки / United samples                                              |                             |                                                            |                                                  |                              |
| № 1–4                                                                              |                             | 8,0 <sub>(22,10)</sub>                                     | 67,6 <sub>(15,82)</sub>                          | 24,4 <sub>(14,23)</sub>      |
| № 5–8                                                                              |                             | 18,6 <sub>(17,12)</sub>                                    | 38,8 <sub>(17,31)</sub>                          | 42,6 <sub>(20,01)</sub>      |
| № 9–11                                                                             |                             | 18,1 <sub>(22,26)</sub>                                    | 32,4 <sub>(15,09)</sub>                          | 49,5 <sub>(23,60)</sub>      |
| № 12–18                                                                            |                             | 22,9 <sub>(9,44)</sub>                                     | 68,2 <sub>(11,52)</sub>                          | 8,9 <sub>(11,27)</sub>       |
| № 19–23                                                                            |                             | 71,9 <sub>(14,94)</sub>                                    | 28,1 <sub>(9,97)</sub>                           | 0,0                          |
| <b>Все выборки</b><br><b>All samples</b>                                           |                             | <b>25,5<sub>(7,11)</sub></b>                               | <b>44,0<sub>(7,29)</sub></b>                     | <b>30,5<sub>(6,91)</sub></b> |

Таблица 7. Процентное соотношение молоди горбуши различных регионов Охотоморского бассейна (в скобках приведены стандартные ошибки расчетных оценок) в выборках из уловов осенней траловой съемки на НИС «Профессор Кагановский» и НИС «ТИНРО» в 2021 г. на основе изменчивости SNP-маркеров  
Table 7. Percentage ratio of juvenile pink salmon from different regions of the Okhotsk Sea basin (standard errors of estimated values are given in parentheses) in samples from fall trawl survey catches on the R/V “Professor Kaganovsky” and “TINRO” in 2021 based on SNP-marker variability

| № выборки<br>№ of sample                                  | № траления<br>№ of trawling | Западная Камчатка и<br>СчМПОМ / West Kamchatka<br>and NpCcSO | О. Сахалин<br>Sakhalin        | О. Итуруп<br>Iturup          | ЮчМПОМ<br>SpCcSO              |
|-----------------------------------------------------------|-----------------------------|--------------------------------------------------------------|-------------------------------|------------------------------|-------------------------------|
| НИС «ТИНРО» / R/V “TINRO”                                 |                             |                                                              |                               |                              |                               |
| 1                                                         | 163                         | 17,9 <sub>(14,04)</sub>                                      | 9,7 <sub>(26,30)</sub>        | 14,0 <sub>(14,45)</sub>      | 58,4 <sub>(26,63)</sub>       |
| 3                                                         | 167                         | 0,0                                                          | 21,0 <sub>(34,77)</sub>       | 50,9 <sub>(21,51)</sub>      | 28,1 <sub>(22,90)</sub>       |
| 4                                                         | 168                         | 10,0 <sub>(18,62)</sub>                                      | 42,8 <sub>(60,11)</sub>       | 21,6 <sub>(40,66)</sub>      | 25,6 <sub>(34,21)</sub>       |
| 5                                                         | 169                         | 18,4 <sub>(14,54)</sub>                                      | 55,8 <sub>(32,92)</sub>       | 6,4 <sub>(18,61)</sub>       | 19,4 <sub>(28,94)</sub>       |
| 7                                                         | 171                         | 0,0                                                          | 23,6 <sub>(12,75)</sub>       | 0,0                          | 76,4 <sub>(12,75)</sub>       |
| 8                                                         | 184                         | 0,0                                                          | 33,7 <sub>(14,35)</sub>       | 0,0                          | 66,3 <sub>(14,35)</sub>       |
| 9                                                         | 189                         | 11,9 <sub>(13,34)</sub>                                      | 0,0                           | 0,0                          | 88,1 <sub>(13,34)</sub>       |
| 10                                                        | 190                         | 37,5 <sub>(22,47)</sub>                                      | 50,6 <sub>(21,80)</sub>       | 0,0                          | 11,9 <sub>(36,91)</sub>       |
| 11                                                        | 191                         | 9,3 <sub>(13,89)</sub>                                       | 8,7 <sub>(43,07)</sub>        | 28,5 <sub>(30,79)</sub>      | 53,5 <sub>(25,04)</sub>       |
| НИС «Профессор «Кагановский» / R/V “Professor Kaganovsky” |                             |                                                              |                               |                              |                               |
| 14                                                        | 181                         | 28,2 <sub>(10,72)</sub>                                      | 71,1 <sub>(11,23)</sub>       | 0,7 <sub>(2,76)</sub>        | 0,0                           |
| 15                                                        | 182                         | 13,3 <sub>(17,39)</sub>                                      | 52,1 <sub>(26,43)</sub>       | 13,2 <sub>(17,92)</sub>      | 21,4 <sub>(26,01)</sub>       |
| 17                                                        | 185                         | 21,7 <sub>(11,43)</sub>                                      | 31,1 <sub>(28,50)</sub>       | 47,2 <sub>(23,60)</sub>      | 0,0                           |
| 18                                                        | 188                         | 2,4 <sub>(11,27)</sub>                                       | 51,2 <sub>(34,63)</sub>       | 7,2 <sub>(15,42)</sub>       | 39,2 <sub>(32,99)</sub>       |
| 20                                                        | 197                         | 91,4 <sub>(12,97)</sub>                                      | 7,1 <sub>(7,10)</sub>         | 0,0                          | 1,5 <sub>(13,63)</sub>        |
| 21                                                        | 204                         | 98,8 <sub>(1,37)</sub>                                       | 0,0                           | 1,2 <sub>(1,37)</sub>        | 0,0                           |
| 22                                                        | 206                         | 94,4 <sub>(13,23)</sub>                                      | 0,0                           | 0,0                          | 5,6 <sub>(13,23)</sub>        |
| Объединенные выборки / United samples                     |                             |                                                              |                               |                              |                               |
| № 1, 3, 4                                                 |                             | 7,7 <sub>(11,50)</sub>                                       | 6,7 <sub>(18,19)</sub>        | 39,1 <sub>(13,55)</sub>      | 46,6 <sub>(18,21)</sub>       |
| № 5, 7, 8                                                 |                             | 3,3 <sub>(7,00)</sub>                                        | 40,1 <sub>(11,84)</sub>       | 0,0                          | 56,6 <sub>(16,41)</sub>       |
| № 9–11                                                    |                             | 14,0 <sub>(11,26)</sub>                                      | 12,9 <sub>(20,64)</sub>       | 9,3 <sub>(7,70)</sub>        | 63,8 <sub>(24,06)</sub>       |
| № 14, 15, 17, 18                                          |                             | 18,5 <sub>(9,96)</sub>                                       | 51,7 <sub>(22,55)</sub>       | 19,6 <sub>(12,57)</sub>      | 10,2 <sub>(20,20)</sub>       |
| № 20–22                                                   |                             | 92,8 <sub>(9,04)</sub>                                       | 2,2 <sub>(3,51)</sub>         | 0,0                          | 5,0 <sub>(11,37)</sub>        |
| <b>Все выборки</b><br><b>All samples</b>                  |                             | <b>30,1<sub>(5,77)</sub></b>                                 | <b>26,0<sub>(10,30)</sub></b> | <b>12,1<sub>(4,90)</sub></b> | <b>31,8<sub>(10,99)</sub></b> |

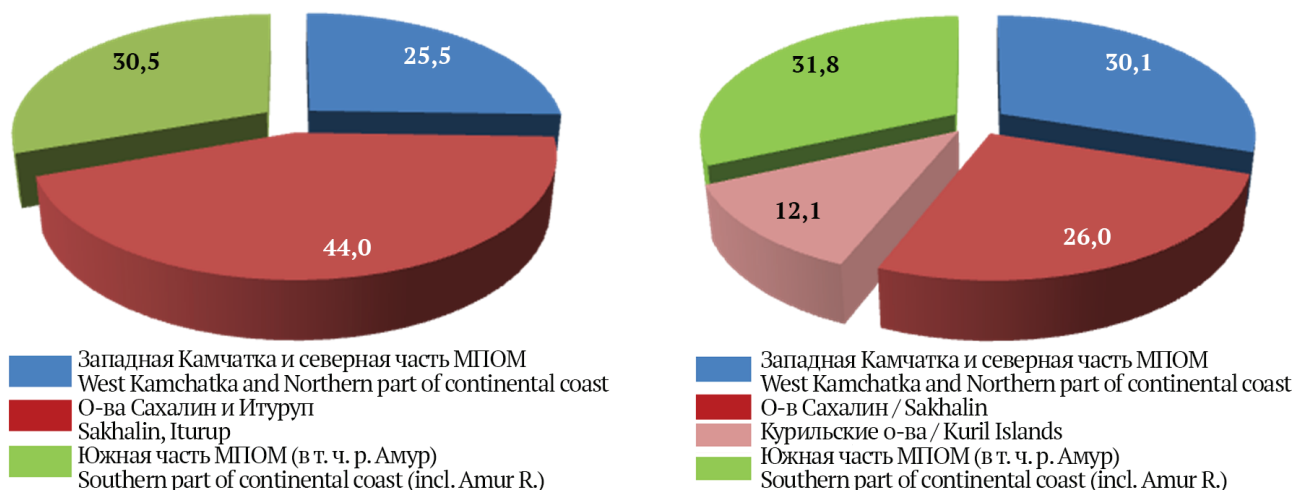


Рис. 4. Процентное соотношение молоди горбуши различных регионов Охотоморского бассейна в объединенных выборках из уловов осенней траловой съемки на НИС «Профессор Кагановский» и НИС «ТИНРО» в 2021 г. Слева — по результатам RFLP-анализа мтДНК, справа — по результатам анализа аллельной изменчивости SNP-локусов

Fig. 4. Percentage ratio of juvenile pink salmon from different locations of the Okhotsk Sea basin in combined samples from autumn trawl survey catches on R/V “Professor Kaganovsky” and “TINRO” in 2021. Left – based on RFLP analysis of mtDNA, right – based on the results of allelic variability analysis of SNP loci

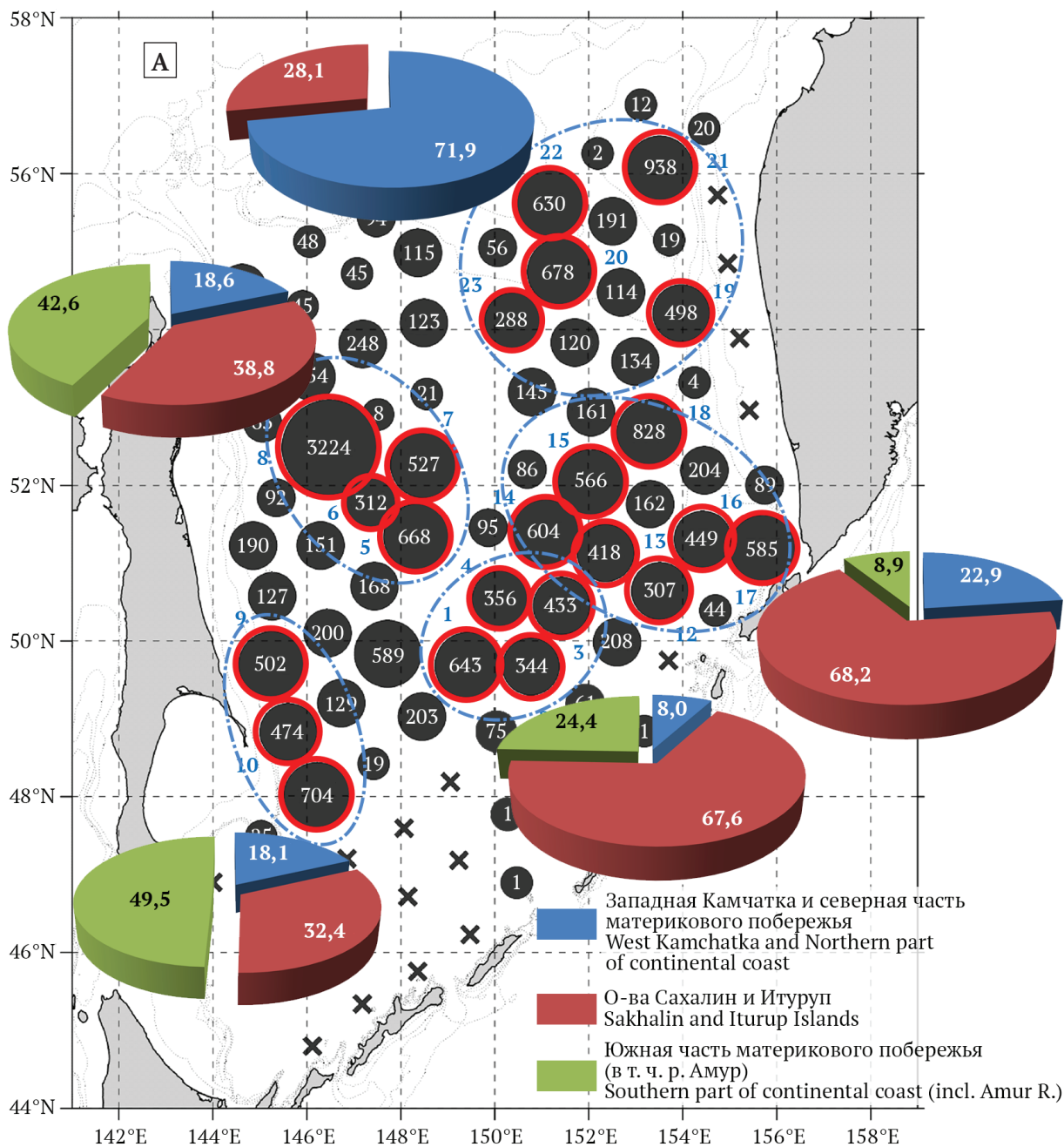


Рис. 5А. Процентное соотношение молоди горбуши различных регионов Охотоморского бассейна в группах выборок из уловов осенней траловой съемки на НИС «Профессор Кагановский» и НИС «ТИНРО» в 2021 г. По результатам RFLP-анализа мтДНК

Fig. 5A. Percentage ratio of juvenile pink salmon from different locations of the Okhotsk Sea basin in groups of samples from autumn trawl survey catches on R/V “Professor Kaganovsky” and R/V “TINRO” in 2021. According to RFLP analysis of mtDNA

борок преобладает южный комплекс стад. При RFLP-анализе всего массива выборок доля горбуши северного региона (Западная Камчатка и северная часть материкового побережья Охотского моря) составляет всего 25,5%, а с учетом погрешности метода может составить около трети всей учтенной численности. Сходные результаты для «северной» горбуши получены и при использовании SNP-маркеров, в данном случае ее доля составила 30,1%.

Необходимо отметить, что региональное распределение молоди в бассейне Охотского моря неравномерно, и по данным осенних траловых съемок предыдущих лет отмечено, что в северной части района исследований, как правило, преобладает горбуша северного

регионального комплекса, доля которой обычно существенно выше 50%. Так, например, по материалам съемки 2020 г., севернее 52° с. ш. горбуша Западной Камчатки и СчМПОМ была оценена в объеме 58%, в 2019 г. — 84%, 2018 г. — 82%, 2017 г. — 92% (Косицына и др., 2018, 2019, 2021), тогда как в 2021 г. в данном районе доля «северной» горбуши определена на существенно более низком уровне — 41,6%. Преобладание молоди Западной Камчатки и североохотоморского материкового побережья по результатам RFLP-анализа и анализа аллельной изменчивости SNP-локусов выявлено только в северо-восточной части района съемки 2021 г., составляя немногим более 70% и 90% соответственно (рис. 5).

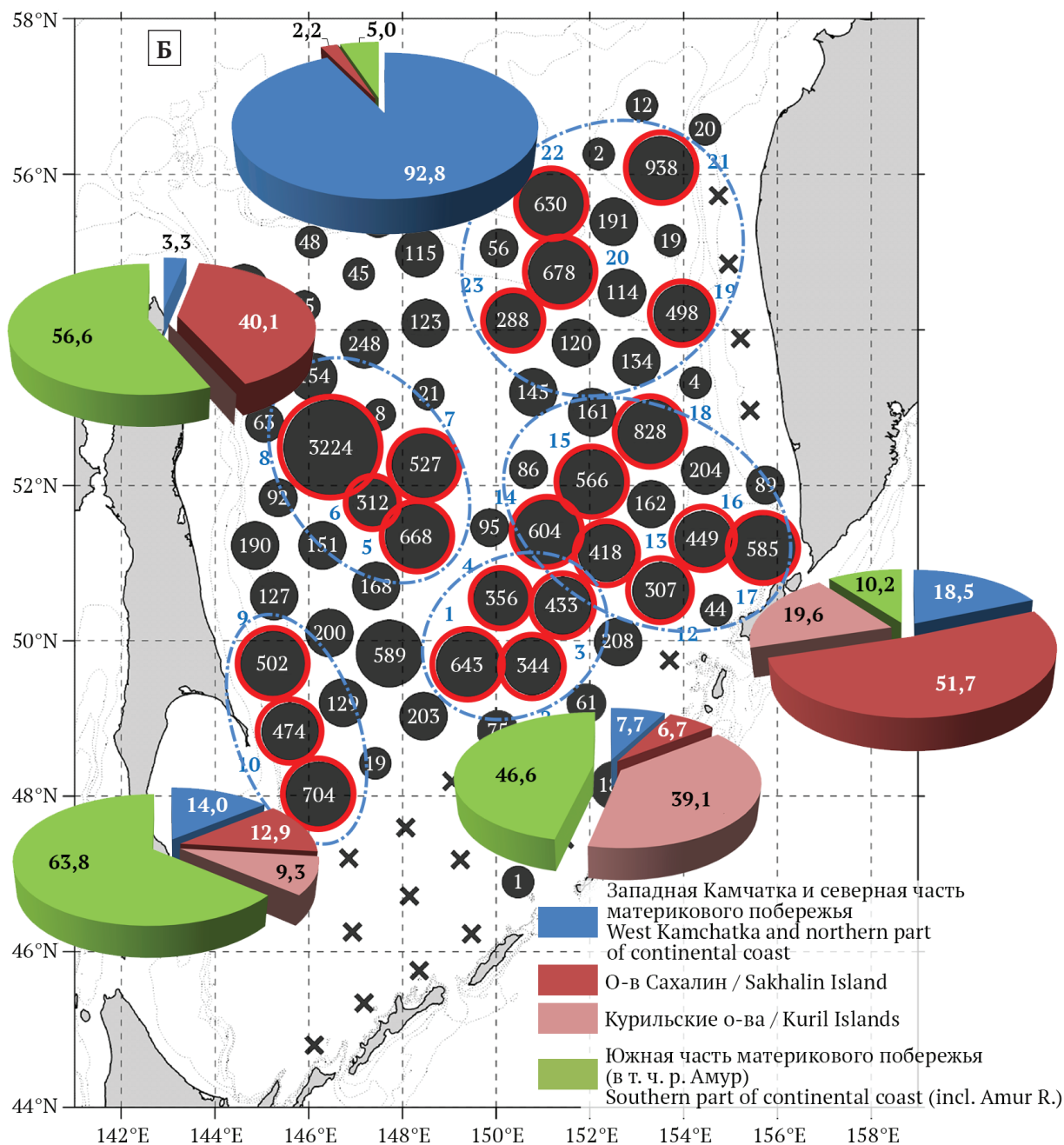


Рис. 5Б. Процентное соотношение молоди горбуши различных регионов Охотоморского бассейна в группах выборок из уловов осенней траловой съемки на НИС «Профессор Кагановский» и НИС «ТИНРО» в 2021 г. По результатам анализа аллельной изменчивости SNP-локусов  
Fig. 5B. Percentage ratio of juvenile pink salmon from different locations of the Okhotsk Sea basin in groups of samples from autumn trawl survey catches on R/V "Professor Kaganovsky" and R/V "TINRO" in 2021. According to SNP-loci allelic variability analysis

В юго-восточной части района проведения съемки преобладает доля горбуши Сахалино-Курильского региона, что, по результатам исследований последних лет, как правило, является обычным в картине распределения молоди. При этом обращает на себя внимание нетипично высокая оценка присутствия горбуши условно южной части материкового побережья Охотского моря (Хабаровский край и Приморье), доля которой по результатам идентификации траловых уловов съемок 2009–2019 гг. (линия четных лет) варьировала от 0 до 8,7%, достигнув максимального уровня (16,8%) только в 2015 г. Доля особей данного регионального комплекса в наибольшей степени выражена на акватории к западу от 150° в. д. (рис. 5) и в целом составляет более 30% при анализе всей совокупности исследованных выборок.

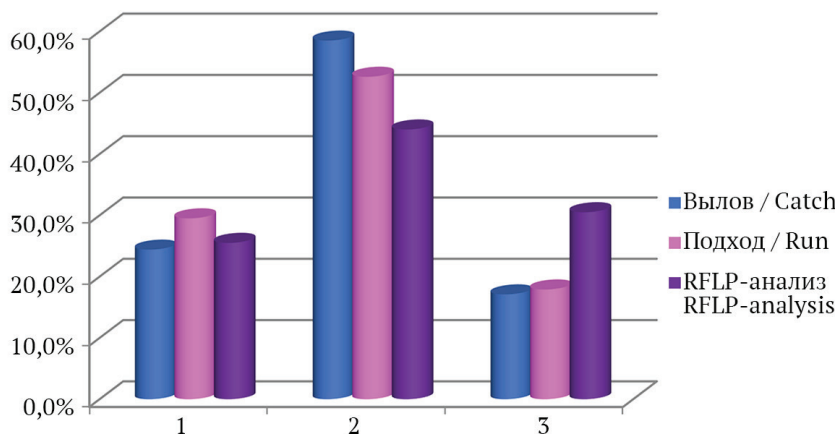
В целом можно заключить, что полученные по материалам съемки 2021 г. оценки регионального состава молоди горбуши являются нетипичными для поколений последних лет, когда основу нерестовых подходов составляла горбуша северных регионов Охотоморского бассейна, а наибольшие уловы данного вида тихоокеанских лососей наблюдались на западном побережье Камчатки. Для сравнения, по результатам идентификации уловов траловых съемок 2017 и 2019 гг. горбуша северного комплекса стад имела явное преимущество — 81,1% и 61,5% соответственно, в дальнейшем подтвержденное и соотношением нерестовых подходов в регионы воспроизводства.

Первые результаты генетической идентификации регионального состава молоди в период раннего морского нагула в Охотском море были получены по материалам съемки 2009 г.

Располагая в настоящее время данными по семи четным поколениям, необходимо отметить, что сравнимо низкая доля горбуши северных стад, как осенью 2021 г., была выявлена только в 2013 г. (Shpigalskaya et al., 2016), при этом в 2014 г. промыслом на Западной Камчатке было освоено всего 8,3 тыс. т горбуши. Таким образом, представленные материалы, характеризующие региональный состав молоди горбуши в Охотском море в осенний период 2021 г., предопределили необходимость учесть при обосновании объемов прогнозируемого вылова данного вида в регионах Охотоморского бассейна в 2022 г. относительно низкую долю молоди северного комплекса стад.

Несомненный интерес представляет возможность провести сравнение полученных по материалам съемки 2021 г. теоретических расчетных оценок доли молоди горбуши из различных регионов в период посткатадромных миграций в Охотском море и региональных уловов по итогам состоявшейся в 2022 г. лососевой путины, а также относительных оценок величины нерестовых подходов. На рисунках 6–7 представлено процентное соотношение фактических данных по региональной добыче (вылову), нерестовым подходам производителей горбуши в 2022 г. и расчетных оценок состава молоди горбуши из уловов осенней охотоморской траловой съемки в 2021 г. на основе изменчивости RFLP- и SNP-маркеров.

Можно отметить близкое соответствие расчетных оценок и фактических данных для северного комплекса стад (Западная Камчатка и северная часть материкового побережья Охотского моря), для которого доля от общего вылова по бассейну составляет 24,4%, подхода — 29,5%, а по результатам генетических исследо-



1. Западная Камчатка и северная часть МПОМ / West Kamchatka and Northern part of continental coast
2. О. Сахалин и Итуруп / Sakhalin, Iturup
3. Южная часть МПОМ / Southern part of continental coast

Рис. 6. Процентное соотношение фактических величин регионального вылова и нерестового подхода производителей горбуши в 2022 г., а также величин расчетной оценки регионального состава молоди горбуши из уловов осенней охотоморской траловой съемки в 2021 г. на основе изменчивости RFLP-маркеров

Fig. 6. Percentages of actual regional catch and spawning run values of pink salmon in 2022, as well as estimated values of regional composition of juvenile pink salmon from fall Okhotsk Sea trawl survey catches in 2021 based on RFLP marker variability

ваний оценки находятся на уровне 25,5% (RFLP-анализ) и 30,1% (SNP-маркеры), т. е. величина отклонения меньше стандартных ошибок расчетных оценок (табл. 6–7).

В то же время результаты обоих вариантов генетической идентификации оказались несколько заниженными для Сахалино-Курильского региона и, соответственно, завышенными для южной части материкового побережья Охотского моря (Хабаровский край и Северное Приморье). Объяснением этих погрешностей может служить меньшая степень дифференциации по использованным в анализе генетическим маркерам горбуши южных регионов (о. Сахалин, о. Итуруп и ЮЧМПМ), чем северного и южного комплексов стад. Данный тезис подтверждают приведенные ранее вероятностные оценки точности региональной идентификации (табл. 4–5), демонстрирующие большую ожидаемую ошибку при выявлении доли горбуши южных регионов воспроизводства Охотоморского бассейна.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Среди тихоокеанских лососей для горбуши характерны самая высокая численность и наиболее широкий диапазон ее колебаний, что делает этот вид сложным объектом для прогнозирования. Это предопределяет актуальность и значимость информации, касающейся вопросов формирования численности поколений. Представленные результаты генетической идентификации молоди горбуши Охотоморского бассейна по данным рестрикционного анализа мтДНК и исследования однонуклеотидного полиморфизма использованы при подготовке материалов, обосновывающих объемы прогнозируемого вылова в регионах воспроиз-

водства в 2022 г., что позволило существенно скорректировать предварительные прогнозные ожидания. В полной мере подтвердилась вероятность численного преобладания нерестовых возвратов горбуши южного комплекса стад и резкого снижения ее подходов к западнокамчатскому побережью.

Система ядерных SNP-маркеров, впервые использованная для идентификации молоди горбуши в смешанных скоплениях, показала высокую разрешающую способность. Возможность и перспективность ее дальнейшего использования для решения подобных задач не вызывает сомнений.

Однако весьма актуальной остается проблема повышения точности результатов, получаемых с применением генетических методов. Для ее решения необходимо продолжение поисковых исследований и включение в панель генетических маркеров дополнительных информативных SNP-локусов, использование которых позволит более точно дифференцировать горбушу о. Сахалин, Курильских островов и южной части материкового побережья Охотского моря, а также различать стада горбуши Западной Камчатки и магаданского побережья. Другим направлением исследований является расширение и в дальнейшем обновление референсной базы данных, в составе которой должно быть представлено большинство относительно значимых по численности локальных популяций. Помимо этого мы предполагаем, что дополнительная погрешность при получении идентификационных оценок может быть связана с отсутствием в референсной базе выборок горбуши Японских островов. Вопрос о том, к какой региональной группе могут быть

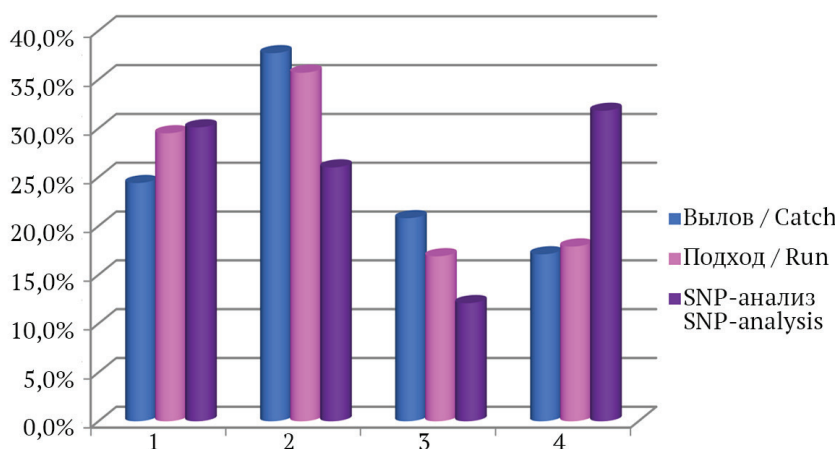


Рис. 7. Процентное соотношение фактических величин регионального вылова и нерестового подхода производителей горбуши в 2022 г., а также величин расчетной оценки регионального состава молоди горбуши из уловов осенней охотоморской траловой съемки в 2021 г. на основе изменчивости SNP-локусов Fig. 7. Percentages of actual regional pink salmon catch and spawning escapement in 2022 and estimated regional pink salmon juvenile fish composition from fall Okhotsk Sea trawl survey catches in 2021 based on SNP locus variability

1. Западная Камчатка и северная часть МПМ / West Kamchatka and Northern part of continental coast
2. О. Сахалин / Sakhalin
3. О. Итуруп / Iturup
4. Южная часть МПМ / Southern part of continental coast

отнесены эти особи, остается открытым, что, с учетом возможной масштабной флуктуации численности, в отдельные годы может существенно влиять на корректность получаемых результатов. Данный пробел также требует восполнения в ходе дальнейших исследований.

#### СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

Бугаев А.В., Чистякова А.И., Урава С. 2020а. Многолетние тенденции распределения и регионального состава уловов заводской молоди горбуши и кеты в период осенних миграций в бассейне Охотского моря // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 57. С. 67–98.

Бугаев А.В., Шпигальская Н.Ю., Зикунцова О.В., Артюхина Н.Б., Фельдман М.Г., Шубкин С.В., Коваленко М.Н. 2020б. Обзор итогов лососевой путины-2020 в Камчатском крае (Сообщение 1): Динамика и статистика промысла, оценки нерестового фонда // Бюллетень № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 17–43.

Зеленина Д.А., Косицына А.И., Сергеев А.А., Сошникова В.А., Шпигальская Н.Ю. 2022. Генетическая идентификация стад горбуши бассейна Охотского моря / Генетические процессы в популяциях: Матер. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 50-летию юбилею лаборатории популяционной генетики им. Ю.П. Алтухова ИОГен РАН и 85-летию со дня рожд. ак. Ю.П. Алтухова (11–14 октября 2022 г., Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва). М.: Ваш Формат. С. 26.

Косицына А.И., Шпигальская Н.Ю., Савенков В.В., Денисенко А.Д. 2021. Генетическая идентификация молоди горбуши Охотоморского бассейна по материалам осенней траловой съемки 2020 г. / Матер. XXII Междунар. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 139–141.

Косицына А.И., Шпигальская Н.Ю., Сараванский О.Н. 2018. Идентификация молоди горбуши Охотоморского бассейна по материалам осенней траловой съемки 2017 г. // Перспективы рыболовства и аквакультуры в современном мире: Матер. III науч. школы молодых ученых и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, посвящ. 140-летию со дня рожд. К.М. Дерюгина. М.: ВНИРО. С. 105.

Косицына А.И., Шпигальская Н.Ю., Сараванский О.Н. 2019. Региональная идентификация молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) бассейна Охотского моря по матери-

алам осенней траловой съемки 2018 г. / Сб. тез. Междунар. конгресса «VII Съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров, посвящ. 100-летию кафедры генетики СПбГУ, и ассоциированные симпозиумы» (Санкт-Петербург, 18–22 июня 2019 г.). С. 1029.

Шпигальская Н.Ю., Брыков Вл.А., Кухлевский А.Д., Сараванский О.Н., Климов А.В., Четвертак А.А., Шевляков Е.А. 2011. Региональная идентификация смешанных морских скоплений молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) на основе изменчивости фрагмента Cytb/D-loop митохондриальной ДНК // Изв. ТИНРО. Т. 165. С. 89–103.

Шпигальская Н.Ю., Пильганчук О.А., Савенков В.В., Кустова А.С., Муравская У.О., Сараванский О.Н. 2012. Результаты исследований внутривидовой структуры промысловых видов рыб методами популяционной генетики // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 25. С. 69–97.

He C., Holme J., Anthony J. 2014. SNP genotyping: the KASP assay // Methods Mol Biol. Vol. 1145. P. 75–86.

Ivanova N.V., deWaard J., Hebert P.D.N. 2006. An inexpensive, automation-friendly protocol for recovering high-quality DNA // Mol. Ecol. Notes. Vol. 6. P. 998–1002.

Masuda M., Nelson S., Pella J. 1991. The computer programs for computing conditional maximum likely estimates of stock composition from discrete characters // NOAA Tech. Rep. NMFS № 244. Auke Bay Laboratory, Juneau, AK. 11 p.

Peakall R., Smouse P.E. 2006. GenAlEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Mol. Ecol. Notes. Vol. 6. P. 299–295.

Pella J., Masuda M., Nelson S. 1996. Search algorithms for computing stock composition of mixture from traits of individuals by maximum likelihood // NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC. № 61. 68 p.

Shpigalskaya N.Yu., Kositsina A.I., Muravskaya U.O., Saravansky O.N. 2016. Genetic identification of juvenile pink salmon improves accuracy of forecasts of spawning runs in the Okhotsk Sea basin // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. № 6. P. 415–420.

#### REFERENCES

Bugaev A.V., Chistyakova A.I., Urava S. Long term trends in the distribution and regional composition of catches of juvenile pink and chum salmon during autumn migrations in the Sea of Okhotsk basin. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2020, vol. 57, pp. 67–98. (In Russian)

- Bugaev A.V., Shpigalskaya N.Yu., Zikunova O.V., Artyukhina N.B., Feldman M.G., Shubkin S.V., Kovalenko M.N. Review of the results of the salmon season – 2020 in the Kamchatka Territory (Message 1): dynamics and statistics of the fishery, estimates of the spawning fund. *Bulleten of the study of Pacific salmon in the Far East*, 2020, no 15, pp. 17–43. (In Russian)
- Zelenina D.A., Kositsina A.I., Sergeev A.A., Soshnina V.A., Shpigalskaya N.Yu. Genetic identification of pink salmon herds in the Sea of Okhotsk basin. Genetic processes in populations. *Materials of International scientific conference, dedicated to the 50th Anniversary of the Laboratory of population genetics named after Academician Yuri P. Altukhov, and the 85th anniversary of the outstanding population geneticist Academician Yu.P. Altukhov (October 11–14, 2022, Vavilov Institute of General Genetics Russian Academy of Sciences, Moscow)*. Moscow: Vash format, 2022, 26 p.
- Kositsina A.I., Shpigalskaya N.Yu., Savenkov V.V., Denisenko A.D. Genetic identification of juvenile pink salmon in the Sea of Okhotsk basin based on the materials of the autumn trawl survey of 2020. *Materials of the XXI scientific conference “Preservation of a Biodiversity Kamchatka Territory and Adjacent Seas”*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2021, pp. 139–141. (In Russian)
- Kositsina A.I., Shpigalskaya N.Yu., Saravansky O.N. Identification of juvenile pink salmon in the Sea of Okhotsk basin based on the 2017 fall trawl survey. *Prospects offsheries and aquaculture in the contemporary world: materials of the Third International Scientific School of Young Scientists and Specialists on Fisheries and Ecology, Dedicated to the 140th Anniversary of the Birth of K.M. Deryugin*. Moscow: VNIRO, 2018, 105 p.
- Kositsina A.I., Shpigalskaya N.Yu., Saravansky O.N. Regional identification of juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) in the Sea of Okhotsk basin based on the materials of the 2018 fall trawl survey. *Collection of abstracts from VII Congress of Vavilov Society of Geneticists and Breeders dedicated to 100th Anniversary of Department of Genetics of Saint-Petersburg State University and Associated Symposia*. St. Petersburg, June 18–22, 2019, 1029 p.
- Shpigalskaya N.Yu., Brykov V.A., Kukhlevsky A.D., Saravansky O.N., Klimov A.V., Chetvertak A.A., Shevlyakov E.A. Regional identification of mixed marine aggregations of juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) based on the variability of Cytb/D-loop mitochondrial DNA fragment. *Izvestia TINRO*, 2011, vol. 165, pp. 89–103. (In Russian)
- Shpigalskaya N.Yu., Pilganchuk O.A., Savenkov V.V., Kustova A.S., Muravskaya U.O., Saravansky O.N. Results of studies of intraspecific structure of commercial fish species by population genetics methods. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2012, vol. 25, pp. 69–97. (In Russian)
- He C., Holme J., Anthony J. SNP genotyping: the KASP assay. *Methods Mol Biol.*, 2014, vol. 1145, pp. 75–86.
- Ivanova N.V., deWaard J., Hebert P.D.N. An inexpensive, automation-friendly protocol for recovering high-quality DNA. *Mol. Ecol. Notes*, 2006, vol. 6, pp. 998–1002.
- Masuda M., Nelson S., Pella J. The computer programs for computing conditional maximum likely estimates of stock composition from discrete characters. *NOAA Tech. Rep. NMFS № 244, Auke Bay Laboratory, Juneau, AK*, 1991, 11 p.
- Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol. Ecol. Notes*. 2006, vol. 6, pp. 299–295.
- Pella J., Masuda M. and Nelson S. Search algorithms for computing stock composition of mixture from traits of individuals by maximum likelihood. *NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC*. 1996, № 61, 68 p.
- Shpigalskaya N.Yu., Kositsina A.I., Muravskaya U.O., Saravansky O.N. Genetic identification of juvenile pink salmon improves accuracy of forecasts of spawning runs in the Sea of Okhotsk basin. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, 2016, № 6, pp. 415–420.

#### Информация об авторах

- А.И. Косицына — вед. специалист Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)
- Н.Ю. Шпигальская — канд. биол. наук, руководитель Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)
- А.А. Сергеев — канд. биол. наук, ст. н. с., ВНИРО
- В.А. Сошина — специалист, ВНИРО
- В.В. Савенков — вед. специалист Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)
- А.Д. Денисенко — специалист Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)
- У.О. Муравская — специалист Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)
- Д.А. Зеленина — канд. биол. наук, вед. н. с., ВНИРО

***Information about the authors***

Anna I. Kositsyna – Leading Specialist  
(KamchatNIRO)

Nina Yu. Shpigalskaya – Ph. D. (Biology), Head  
of Kamchatka Branch of VNIRO (KamchatNIRO)

Alexey A. Sergeev – Ph. D. (Biology), Senior  
Researcher (VNIRO)

Valeria A. Soshnina – Specialist (VNIRO)

Vladimir V. Savenkov – Leading Specialist  
(KamchatNIRO)

Anastasiya D. Denisenko – Specialist  
(KamchatNIRO)

Ulyana O. Muravskaya – Specialist  
(KamchatNIRO)

Darya A. Zelenina – Ph. D. (Biology), Leading  
Researcher (VNIRO)

*Статья поступила в редакцию: 03.12.2022*

*Одобрена после рецензирования: 08.12.2022*

*Статья принята к публикации: 10.12.2022*