

Научная статья / Original article
УДК 597.552.511:575.174(265.53)
doi:10.15853/2072-8212.2023.70.5-26



ОЦЕНКА РЕГИОНАЛЬНОГО СОСТАВА СМЕШАННЫХ СКОПЛЕНИЙ МОЛОДИ КЕТЫ В ОХОТСКОМ МОРЕ ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Денисенко Анастасия Дмитриевна[✉], Муравская Ульяна Олеговна,
Пильганчук Оксана Александровна, Шпигальская Нина Юрьевна,
Савенков Владимир Владимирович, ЗикунOVA Ольга Владимировна

Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО), Петропавловск-Камчатский, Россия, denisenko.a.d@kamniro.ru[✉]

Аннотация. Представлена генетическая дифференциация кеты Охотоморского бассейна. В качестве генетических маркеров использованы восемь микросателлитных локусов (*Ssa20.19*, *One101*, *Oke3*, *Oki1b*, *Oki23*, *Ogo2G*, *Oke11*, *Ots102*). Определены четыре генетически своеобразных региона воспроизводства кеты: Западная Камчатка и северная часть материкового побережья Охотского моря, о. Сахалин, о. Итуруп (Курильские острова), бассейн р. Амур, доля молоди которых была установлена в результате генетической идентификации ее смешанных скоплений в период раннего морского нагула. Разрешающая способность референтной базы находится в пределах 74,9–94,6%. По результатам генетической идентификации показано, что в северной части Охотского моря преобладает молодь кеты Западной Камчатки и северной части материкового побережья Охотского моря. В центральной зоне района съемки большая часть исследованных особей (54%) отнесена к Курильским островам. На станциях, расположенных вблизи побережья о. Сахалин, в существенном количестве обнаружена молодь кеты из бассейна р. Амур и о. Сахалин.

Ключевые слова: кета, Охотоморский бассейн, популяционно-генетическая структура, смешанные скопления, молодь, генетическая идентификация

Для цитирования: Денисенко А.Д., Муравская У.О., Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю., Савенков В.В., ЗикунOVA О.В. Оценка регионального состава смешанных скоплений молоди кеты в Охотском море по результатам генетических исследований // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2023. № 70. С. 5–26.

ASSESSMENT OF THE REGIONAL COMPOSITION OF JUVENILE CHUM SALMON MIXED AGGREGATIONS IN THE SEA OF OKHOTSK BASED ON RESULTS OF GENETIC ASSAY

Anastasiya D. Denisenko[✉], Ulyana O. Muravskaya, Oksana A. Pilganchuk,
Nina Yu. Shpigalskaya, Vladimir V. Savenkov, Olga V. Zikunova

Kamchatka Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO),
Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, denisenko.a.d@kamniro.ru[✉]

Abstract. Genetic differentiation of chum salmon in the basin of the Sea of Okhotsk is demonstrated. Eight microsatellite loci (*Ssa20.19*, *One101*, *Oke3*, *Oki1b*, *Oki23*, *Ogo2G*, *Oke11*, *Ots102*) were used as genetic markers. Four original genetic regions of chum salmon reproduction have been figured out: West Kamchatka and northern part of the continental coast of the Sea of Okhotsk, Sakhalin, Ithurup (the Kuril Islands), the Amur basin, where the part of juvenile fish was found as a result of genetic identification in the mixed aggregations in the early period of marine feeding. The resolution ability of the reference database was within the limits 74.9–94.6%. It was demonstrated based on results of the genetic identification, that juveniles from West Kamchatka and northern part of the continental coast of the Sea of Okhotsk dominate in the northern part of the Sea of Okhotsk. Majority of individuals examined in the central zone of the survey area (54%) was from the Kuril Islands. A number of juvenile chum salmon from the Amur River basin and Sakhalin were recorded at the stations in vicinity of Sakhalin coast.

Keywords: chum salmon, basin of the Sea of Okhotsk, population-genetic structure, mixed aggregations, juveniles, genetic identification

For citation: Anastasiya D. Denisenko, Ulyana O. Muravskaya, Oksana A. Pilganchuk, Nina Yu. Shpigalskaya, Vladimir V. Savenkov, Olga V. Zikunova. Assessment of the regional composition of juvenile chum salmon mixed aggregations in the Sea of Okhotsk based on results of genetic assay // The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the northwest part of the Pacific Ocean. 2023. Vol. 70. P. 5–26. (In Russian)

Кета (*Oncorhynchus keta*) является одним из самых широко распространенных видов тихоокеанских лососей и важным объектом рыбного промысла. В годы малочисленных подходов горбуши кета выступает в качестве основного объекта рыболовства в период лососевой путины. За последние десять лет на Западной Камчатке ежегодно добывали от 12,381 тыс. т (в 2016 г.) до 25,761 тыс. т (в 2015 г.), и в среднем 17,716 тыс. т кеты. В границах Хабаровского края и Магаданской области за этот же период выловлено в среднем 11,712 и 1,929 тыс. т соответственно.

Промысел кеты Западной Камчатки осуществляется на морских рыболовных участках (далее — РЛУ) в двух промысловых районах (Камчатско-Курильская и Западно-Камчатская подзоны), а также на речных РЛУ. К первому району приурочены группы нерестовых рек: Кихчик–Большая, Коль–Пымта и Опала–Озерная, ко второму — реки Ича–Воровская и Лесная–Хайрюзова–Белоголовая (Бугаев и др., 2018). Прогнозы динамики численности и объемов прогнозируемого вылова для этого вида составляются отдельно для обеих подзон.

Помимо молоди кеты из рек Западной Камчатки, в Охотском море в ранний период морского нагула присутствует молодь из разных регионов воспроизводства Дальнего Востока (северное побережье Охотского моря, о. Сахалин, Курильские острова, бассейн р. Амур). Информация, полученная при траловых учетах молоди, является одним из основных элементов, который входит в состав метода расчета численности возвратов кеты для всего Охотоморского бассейна. Данные о региональном составе смешанных траловых уловов востребованы для определения районов нагула молоди кеты и путей ее морских миграций.

Молекулярно-генетические методы в современный период находят все большее применение в прикладных ихтиологических исследованиях и уже сейчас являются незаменимым инструментом определения состава смешанных скоплений рыб из различных регионов воспроизводства в период морского нагула (Косицына и др., 2022; Beacham et al., 2008; Smith, Seeb, 2008; Beacham et al., 2009b; Maureen et al., 2015).

Анализ литературных источников, посвященных популяционно-генетическим исследованиям, результаты которых можно использовать в промысловой ихтиологии, свидетельствует, что количество работ, основанных на аллельной изменчивости микросателлитов, с каждым годом неуклонно растет. Это объясня-

ется тем, что микросателлитные локусы могут отражать краткосрочные эволюционные изменения вида, а одной из ключевых особенностей микросателлитов, как молекулярных маркеров, является их высокий темп мутации (10^{-2} – 10^{-4} на локус на поколение (Dib et al., 1996)), и как следствие, гипервариабельность.

Микросателлитные локусы были успешно применены во многих работах российских и зарубежных исследователей в качестве маркера для изучения популяционной структуры и генетической идентификации кеты (Животовский и др., 2008; Афанасьев и др., 2008; Шитова и др., 2009, 2020; Chen et al., 2005; Beacham et al., 2009a; Beacham et al., 2009b). Благодаря информации, полученной в результате предыдущих исследований, на основе составленного набора микросателлитных локусов (Животовский и др., 2010; Афанасьев и др., 2011) была начата работа по созданию референтной базы данных кеты Охотоморского бассейна в лаборатории молекулярной генетики Камчатского филиала ФГБНУ «ВНИРО» (КамчатНИРО).

Прежде всего было необходимо определить степень региональной дифференциации популяций кеты из основных районов воспроизводства Охотоморского бассейна. Данный показатель базируется на изменчивости аллельных частот локусов в различных популяциях. На последующих этапах исследования эти данные будут играть ключевую роль в идентификации комплекса стад кеты Западной Камчатки из смешанных скоплений в период осенних миграций молоди.

Данной работой, в дополнение к предыдущим накопленным научным знаниям, ставится цель составить характеристику пространственного распределения молоди кеты в ранний период нагула в Охотском море и в последующем использовать результаты генетической идентификации при оценке региональной численности и уточнении величины прогнозируемого возврата производителей кеты в регионы воспроизводства Охотоморского бассейна.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для создания референтной базы данных послужили 26 выборок (1274 экз.) кеты (табл. 1, рис. 1) из основных нерестовых водных объектов Охотоморского бассейна (за исключением Японского архипелага). В качестве материала для региональной идентификации молоди кеты были отобраны 528 экз. на одиннадцати станциях осенней траловой съемки в Охотском море в 2019 г. (табл. 2, рис. 2).

Таблица 1. Локализация сбора и объем проанализированного материала, используемого для создания референтной базы данных кеты бассейна Охотского моря
 Table 1. Sampling locations and sample size analyzed for making the reference database of chum salmon in the Sea of Okhotsk basin

Регион Region	Локализация и год сбора выборок Place and year of sampling	Объем выборок (экз.) Sample size (fish)
Западная Камчатка West Kamchatka	Р. Опала (2014) / Opala R.	50
	Р. Большая (2013) / Bolshaya R.	50
	Р. Кихчик (2014) / Kikhchik R.	50
	Р. Воровская (2013) / Vorovskaya R.	50
	Р. Колпакова (2014) / Kolpakova R.	50
	Р. Крутогорова (2014) / Krutogorova R.	34
	Р. Облуковина (2014) / Oblukovina R.	50
	Р. Палана (2008) / Palana R.	50
	Р. Пенжина (2014) / Penzhina R.	50
Северная часть материкового побережья Охотского моря (СчМПМО) Northern part of the continental coast of the Sea of Okhotsk (NpCCSO)	Р. Наяхан (2010) / Nayakhan R.	50
	Р. Яма (2011) / Yama R.	50
	Р. Тауй (2011) / Taiui R.	50
	Р. Иня (2011) / Inya R.	50
	Р. Кухтуй (2011) / Kukhtui R.	50
	Р. Охота (2011) / Okhota R.	50
Бас. р. Амур The Amur basin	Р. Амур (летняя) (2010) / Amur R. (summer)	50
	Р. Амур (осенняя) (2010) / Amur R. (autumn)	50
О. Сахалин Sakhalin	Р. Лангры (2009) / Langri R.	50
	Р. Тымь (2004) / Tym R.	50
	Р. Лангери (2018) / Langeri R.	48
	Р. Житная (2005) / Zhitnaya R.	50
	Р. Найба (2009) / Naiba R.	50
О. Итуруп (Курильские о-ва) Iturup (the Kuril Islands)	Р. Рейдовая (2016) / Reidovaya R.	48
	Р. Курилка (2016) / Kurilka R.	48
	ЛРЗ «Китовый» (2016) / "Kitovyi" SH	48
	ЛРЗ «Бухта Оля» (2016) / "Bukhta Olya" SH	48
Всего / In total		1274

Примечание. ЛРЗ — лососевый рыболовный завод / Note. SH – salmon hatchery

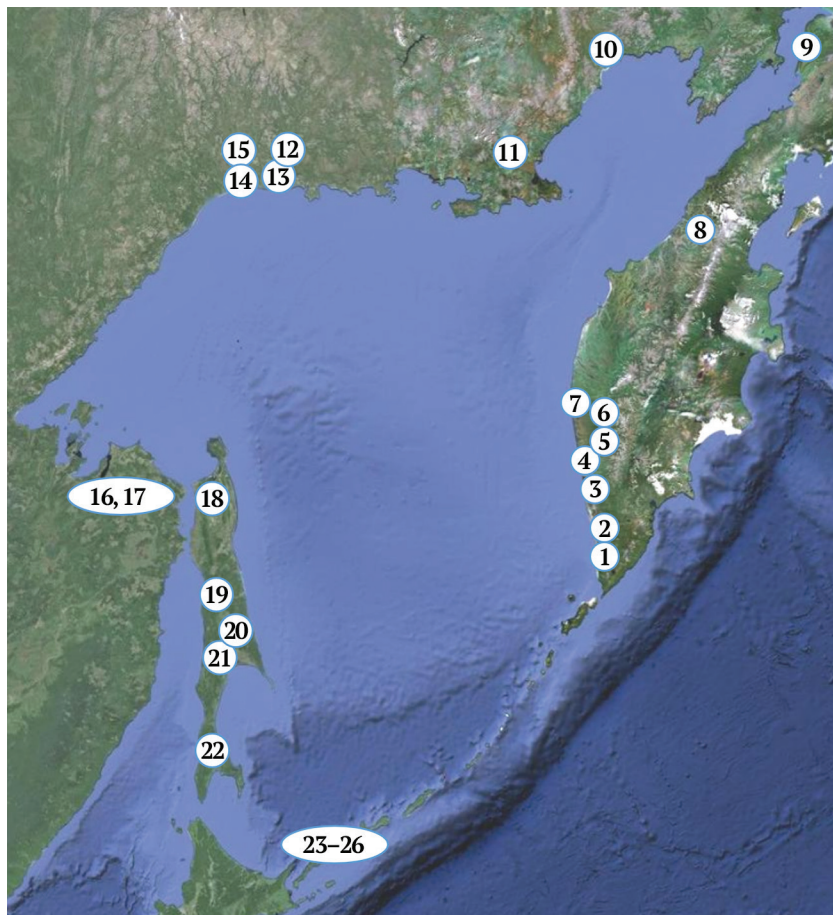


Рис. 1. Карта-схема сбора материала для создания референтной базы частот микросателлитных локусов кеты бассейна Охотского моря
 Fig. 1. Schematic map of sampling area to make a reference database of micro-satellite loci of chum salmon of the Sea of Okhotsk basin

Таблица 2. Характеристика материала, собранного для региональной генетической идентификации смешанных скоплений молоди кеты в Охотском море в период проведения осенней траловой съемки на НИС «Профессор Кагановский» и НИС «ТИНРО» в 2019 г.

Table 2. The data pool collected for regional genetic identification of mixed chum salmon aggregations in the Sea of Okhotsk during the autumn trawl survey at the R/V “Professor Kaganovsky” and R/V “TINRO” in 2019

№ выборки Sample №	№ траления № of trawling	Координаты Coordinates	Экз./траление Fish/trawling	Кол-во исследованных образцов Sample size examined
НИС «ТИНРО» / The R/V "TINRO"				
1	35	49°33' с. ш., 151°13' в. д.	200	48
2	47	53°14' с. ш., 154°14' в. д.	106	48
3	50	55°10' с. ш., 153°56' в. д.	62	48
4	58	53°22' с. ш., 150°48' в. д.	166	48
5	38	51°28' с. ш., 151°08' в. д.	164	48
6	63	48°34' с. ш., 147°44' в. д.	750	48
7	56	53°56' с. ш., 151°50' в. д.	124	48
8	31	51°20' с. ш., 155°51' в. д.	109	48
НИС «Профессор Кагановский» / The R/V "Professor Kaganovsky"				
9	38	46°51' с. ш., 150°22' в. д.	309	48
10	45	50°13' с. ш., 148°50' в. д.	332	48
11	43	49°02' с. ш., 146°43' в. д.	1854	48

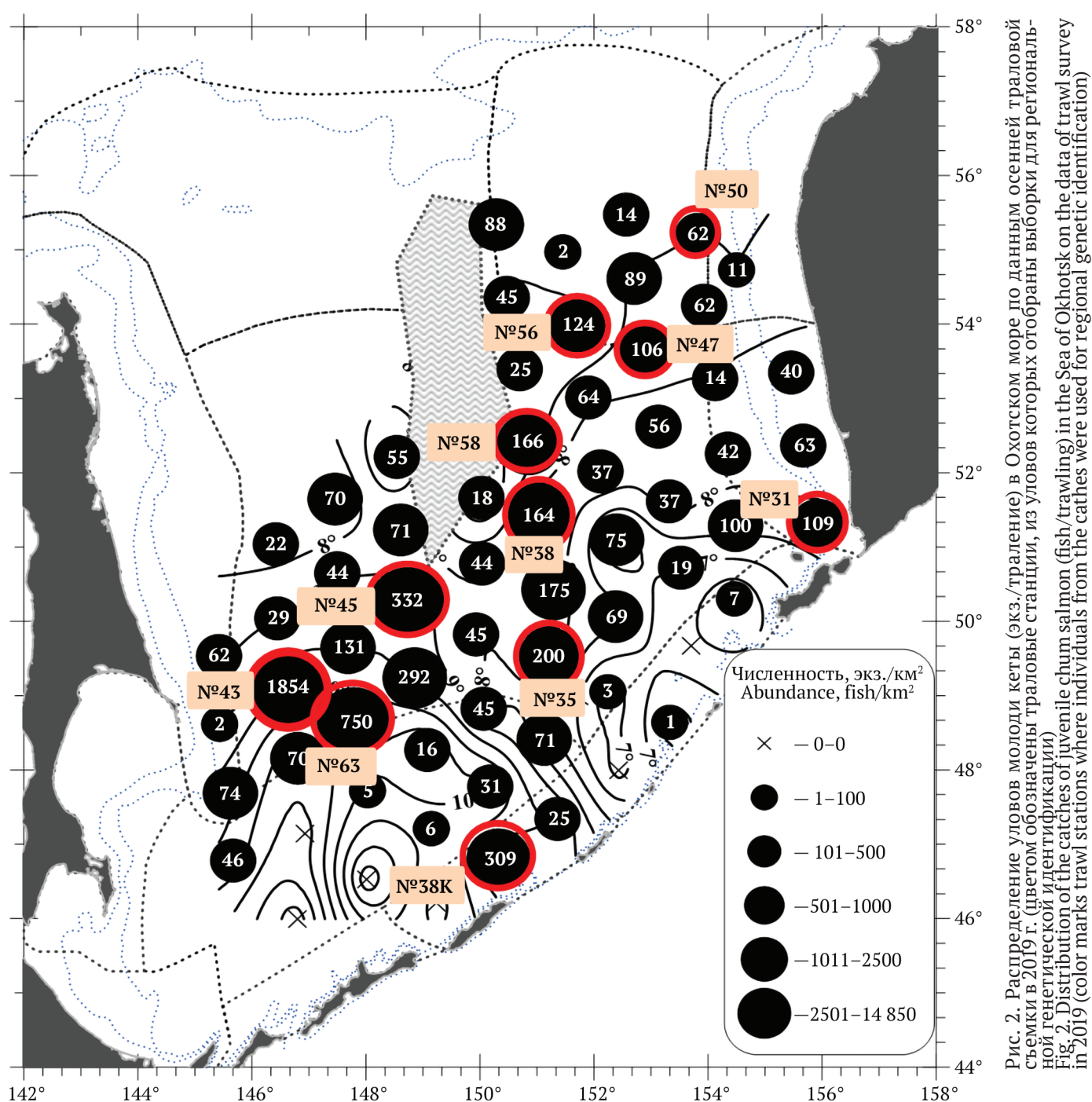


Рис. 2. Распределение уловов молоди кеты (экз./траление) в Охотском море по данным осенней траловой съемки в 2019 г. (цветом обозначены траловые станции, из уловов которых отобраны выборки для региональной генетической идентификации)

При выполнении работ использовали стандартные генетические методы и методы статистической обработки результатов генетических исследований.

В пронумерованную пробирку с 96%-м этанолом помещался небольшой фрагмент сердечной мышцы от одной особи, размером 9×9 мм, или фрагмент грудного плавника — 1,5×2,5 мм. Пробы хранили в низкотемпературной морозильной камере (от –40 до –70 °C).

Тотальную ДНК выделяли из ткани стандартным способом с использованием метода протеиназного гидролиза в присутствии додецилсульфата натрия с последующим высаливанием белков, удалением их вместе с клеточными обломками центрифугированием и осаждением ДНК из супернатанта изопропанолом (Маниатис и др., 1984; Sambrook et al., 1989).

В качестве генетических маркеров были использованы восемь микросателлитных локусов: *Ssa20.19*, *One101*, *Oke3*, *Oki1b*, *Oki23*, *Ogo2G*, *Oke11*, *Ots102* (табл. 3).

ПЦР проводили по следующей схеме: денатурация в течение 2 мин при 94 °C, затем — 8 циклов, включающих 1 мин при $t = 94$ °C, 30 с отжига праймеров при X °C, 15 °C элонгация при 72 °C; затем следовал 21 цикл, включающий: 30 с при 94 °C, 30 с при X °C и 15 с при 72 °C; завершающая элонгация 3 мин при 7 °C (X ° — температура отжига для праймеров, представлена в табл. 3).

Продукты амплификации разделяли путем электрофореза в вертикальном блоке 6%-го полиакриламидного геля в 0,5× TBE-буфере, pH 8,0 при напряжении 270–300 В. В качестве маркеров длин фрагментов использовали ДНК плазмиды *pBR322*, обработанную рестриктаза-

ми *HpaII*. Электрофореограммы визуализировали в результате окрашивания этидиумбромидом и фотографировали в проходящем ультрафиолетовом свете.

В программном приложении Cervus 3.0.7 рассчитывали частоту аллелей, ожидаемую H_e и наблюдаемую H_o гетерозиготности, среднее число аллелей на локус, соответствие распределению Харди–Вайнберга, показатель уровня полиморфизма *PI*C (Gruber, Adamack, 2015). Индекс фиксации f рассчитан в программном пакете GDA (Lewis, Zaykin, 2001).

На основе матриц генетических расстояний Нея (Nei, 1987) выполняли кластерный анализ с представлением его результатов в виде UPGMA-дендрограмм (Sokal, Rohlf, 1981).

Бутстреп-тест на поддержку ветвления выполняли в пакете программ Phylip (Felsenstein, 1989).

Анализ возможного количества региональных групп с графическим отображением результатов выполняли в программе Structure 2.3.4. (Pritchard et al., 2000).

Для оценки внутри- и межпопуляционной изменчивости, а также уровня различий между группами популяций использовали программу Arlequin2000 (Schneider et al., 2000).

Двухмерный анализ главных компонент был выполнен с помощью программы GenAlEx 6 (Peakall, Smouse, 2006).

Симуляционный анализ выборок и оценка точности идентификации региональных групп кеты выполнены в программе ONCOR (Anderson et al., 2007).

Генетическую идентификацию региональных групп кеты проводили в программах ONCOR и GeneClass2 (Piry et al., 2004).

Таблица 3. Характеристика микросателлитных локусов и праймерные последовательности, использованные в анализе кеты бассейна Охотского моря
Table 3. The pool of the microsatellite loci and primer sequences used in the analysis of chum salmon of the Sea of Okhotsk basin

№ п/п	Локус Loci	Источник информации Source	t °C, отжига Annealing, t °C	Последовательность праймеров Primer sequences
1	<i>Ssa2019</i>	Protein and microsatellite single locus., 1996	64 °C	F: TCAACCTGGTCTGCTTCGAC R: CTAGTTTCCCCAGCACAGCC
2	<i>Oke3</i>	Buchholtz, Miller, Spearman, 2001	56 °C	F: ACCCTGAGAGCAATCAAC R: TCAGGGATATGCAGTAAATAGTA
3	<i>Oki23</i>	Smith, Koop, Nelson, 1998	54 °C	F: CATCACACGATTCCCTAGAGTGA R: CCTCATCCACGTTAGCATCA
4	<i>Ots102</i>	Nelson, Beacham, 1999	58 °C	F: AGGTCCAATAAGGAGTGATATAGTAG R: TATCCCCTTTACCATTTCCCTTGCTA
5	<i>One101</i>	Characterization of 14 tetranucleotide microsatellite., 2000	58 °C	F: AAATGACTGAAATGTTGAGAGC R: TGGATGGATTGATGAATGG
6	<i>Ogo2G</i>	Olsen, Bentzen, Seeb, 1998	55 °C	F: ACATCGCACACCATAAGCAT R: TTTCTTCGACTGTTTCCTCTGTGTTGAG
7	<i>Oke11</i>	Buchholtz, Miller, Spearman, 2001	56 °C	F: CAAGGTGATGCGTGCATACAC R: TCATTTATTTTGCCTGTTTCTACCC
8	<i>Oki1b</i>	Smith, Koop, Nelson, 1998	57 °C	F: AGGATGGCAGAGCACCCT R: CACCATAATCACATATTCAGA

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Использованные в работе микросателлитные локусы характеризуются разной степенью полиморфизма. Число их аллельных вариантов изменялось от 5 (*Oki1b*) до 36 (*One101*) (табл. 4). Общее число выявленных аллелей составило 109, среднее число аллелей на локус — 13,5.

Средняя наблюдаемая гетерозиготность по всем исследованным локусам заметно отличалась, достигая наибольшего уровня для *One101* (0,803) и наименьшего для *Oki23* (0,210). Во всех локусах отмечен дефицит гетерозигот, наиболее заметный в локусе *Oke3* (индекс фиксации — 0,203).

В трех анализируемых локусах соблюдалось равновесие Харди–Вайнберга, в остальных пяти локусах были выявлены отклонения от равновесия (табл. 4).

Для каждого локуса были рассчитаны значения *PIC* (polymorphism information content, показатель уровня полиморфизма) (табл. 4). Исходя из полученных результатов, наиболее информативен локус *Oke3* (0,808), наименее — *Oki23* (0,223). В среднем по всем локусам показатель полиморфного информационного содержания составил 0,534, что свидетельствует о значимой информативности использованных локусов.

Характеристики изменчивости каждой из исследованных выборок представлены в таблице 5. Значение гетерозиготности варьировало от наименьших показателей в реках Охота, Тауй по локусу *Oki23* (0,060, 0,100 соответственно) до наибольших — в реках Тауй, Найба и Воровская по локусу *One101* (0,960, 0,920 и 0,920 соответственно). Следует отметить, что между

Таблица 4. Генетические характеристики микросателлитных локусов кеты бассейна Охотского моря
Table 4. Genetic characteristics of the microsatellite loci of chum salmon of the Sea of Okhotsk basin

Локус Loci	Число аллелей Allele number	Кол-во исследованных экз. Sample size examined	Размер фрагмента, пары нуклеотидов Fragment size, base pairs	<i>PIC</i>	H_e	H_o	<i>f</i>	<i>HWE</i>
<i>Ssa20.19</i>	6	1273	76–90	0,391	0,505	0,439	0,130	***
<i>Oki23</i>	11	1274	131–175	0,223	0,230	0,210	0,087	*
<i>Oke3</i>	14	1267	205–335	0,808	0,829	0,661	0,203	***
<i>Ogo2G</i>	13	1252	101–125	0,671	0,709	0,617	0,130	***
<i>Oke11</i>	9	1238	92–114	0,436	0,472	0,453	0,039	NS
<i>Oki1b</i>	5	1273	90–106	0,393	0,477	0,453	0,049	NS
<i>Ots102</i>	14	1268	147–227	0,503	0,546	0,537	0,017	NS
<i>One101</i>	36	1261	130–278	0,845	0,858	0,803	0,065	***
Среднее / Mean	13,5	1274		0,534	0,578	0,522	0,098	

Примечание. *PIC* — показатель полиморфного информационного содержания [Botstein et al., 1980], H_e — средняя ожидаемая гетерозиготность, H_o — средняя наблюдаемая гетерозиготность, *f* — индекс фиксации [Бейр, 1995], *HWE* — отклонение от равновесия Харди–Вайнберга (NS — незначимо, * — значимо при $p < 0,01$, *** — значимо при $p < 0,001$).
Note. *PIC* — the polymorph information content index [Botstein et al., 1980], H_e — average expected heterozygosity, H_o — average observed heterozygosity, *f* — fixation index [Бейр, 1995], *HWE* — the deviation from Hardy–Weinberg equation (NS — no significant differences, * — significant differences when $p < 0.01$, *** — significant differences when $p < 0.001$).

Таблица 5. Характеристики генетической изменчивости выборок кеты бассейна Охотского моря
Table 5. Characteristics of genetic variability of chum salmon samples from the Sea of Okhotsk basin

Локальность Location	Характеристики популяции Population characteristics	Микросателлитные локусы Microsatellite loci								Среднее Average
		<i>Ssa2019</i>	<i>Oki23</i>	<i>Oke3</i>	<i>Ogo2G</i>	<i>Oke11</i>	<i>Oki1b</i>	<i>Ots102</i>	<i>One101</i>	
Р. Опала Opala R.	A	2	4	9	8	5	3	6	18	
	H_e	0,505	0,271	0,813	0,688	0,514	0,444	0,528	0,81	5,000
	H_o	0,62	0,26	0,7	0,68	0,46	0,48	0,64	0,68	0,523
	<i>f</i>	–0,231	0,042	0,14	0,011	0,106	–0,082	–0,216	0,161	0,531
	<i>p</i>	0,171	0,478	0,104	0,359	0,112	0,611	0,601	0,07	–0,016
Р. Большая Bolshaya R.	A	2	4	8	7	5	3	8	11	
	H_e	0,505	0,135	0,832	0,607	0,437	0,422	0,505	0,757	5,286
	H_o	0,6	0,12	0,76	0,653	0,396	0,4	0,54	0,64	0,482
	<i>f</i>	–0,19	0,109	0,087	–0,077	0,095	0,052	–0,07	0,156	0,497
	<i>p</i>	0,288	0,131	0,092	0,768	0,177	0,607	0,623	0,372	–0,033
Р. Кихчик Kikhchik R.	A	2	5	9	7	4	3	6	14	
	H_e	0,505	0,257	0,79	0,66	0,531	0,334	0,436	0,765	5,143
	H_o	0,46	0,2	0,8	0,604	0,542	0,34	0,34	0,8	0,482
	<i>f</i>	0,09	0,223	–0,012	0,086	–0,02	–0,02	0,221	–0,045	0,417
	<i>p</i>	0,346	0,014	0,87	0,018	0,225	0,906	0,011*	0,011*	0,135
Р. Воровская Vorovskaya R.	A	5	5	9	7	5	3	7	17	
	H_e	0,542	0,206	0,825	0,693	0,51	0,346	0,589	0,822	5,714
	H_o	0,54	0,22	0,7	0,541	0,542	0,36	0,7	0,92	0,504
	<i>f</i>	0,003	–0,071	0,153	0,22	–0,06	–0,041	–0,19	–0,119	0,503
	<i>p</i>	0,84	0,891	0,35	0,002	0,582	0,963	0,057	0,943	0,002

Таблица 5. Продолжение. Начало на стр. 10 / Table 5. Continued. Begins on page 10

Локальность Location	Характеристики популяции Population characteristics	Микросателлитные локусы Microsatellite loci								Среднее Average
		Ssa2019	Oki23	Oke3	Ogo2G	Oke11	Oki1b	Ots102	One101	
Р. Колпакова Kolpakova R.	A	3	5	9	9	4	3	7	20	
	H_e	0,524	0,188	0,833	0,696	0,371	0,515	0,519	0,834	5,000
	H_o	0,5	0,16	0,82	0,646	0,396	0,52	0,54	0,84	0,534
	f	0,046	0,152	0,151	0,072	-0,066	-0,01	-0,04	-0,006	0,529
	p	0,642	0,669	0,395	0,573	0,811	0,929	0,831	0,218	0,01
Р. Крутогорова Krutogorova R.	A	3	4	8	9	5	3	6	11	
	H_e	0,522	0,142	0,842	0,727	0,526	0,439	0,567	0,771	4,857
	H_o	0,471	0,147	0,735	0,706	0,618	0,471	0,559	0,588	0,505
	f	0,1	-0,038	0,128	0,03	-0,178	-0,072	0,015	0,24	0,483
	p	0,418	0,286	0,181	0,017	0,149	0,797	0,676	0,005	0,044
Р. Облуковина Oblukovina R.	A	3	5	7	7	7	3	7	14	
	H_e	0,513	0,205	0,785	0,621	0,538	0,465	0,639	0,843	5,429
	H_o	0,54	0,22	0,66	0,56	0,541	0,5	0,58	0,88	0,538
	f	-0,054	-0,073	0,16	0,099	-0,032	-0,076	0,093	-0,043	0,554
	p	0,818	0,923	0,244	0,695	0,113	0,724	0,205	0,001	-0,031
Р. Палана Palana R.	A	3	6	7	8	5	3	6	16	
	H_e	0,511	0,189	0,784	0,692	0,5	0,349	0,529	0,818	5,143
	H_o	0,4	0,2	0,56	0,708	0,48	0,3	0,5	0,84	0,508
	f	0,219	-0,061	0,287	-0,023	0,042	0,141	0,055	-0,026	0,469
	p	0,08	0,772	0,009	0,097	0,399	0,304	0,403	0,146	0,079
Р. Пенжина Penzhina R.	A	2	4	8	5	4	3	4	14	
	H_e	0,505	0,51	0,816	0,581	0,47	0,457	0,595	0,806	4,429
	H_o	0,58	0,4	0,8	0,52	0,447	0,5	0,66	0,78	0,584
	f	-0,151	0,217	0,02	0,106	0,05	-0,095	-0,11	0,033	0,58
	p	0,402	0,049	0,008	0,083	0,762	0,572	0,329	0,878	0,006
Р. Наяхан Nayakhan R.	A	3	3	9	8	4	3	6	19	
	H_e	0,517	0,187	0,806	0,709	0,425	0,46	0,617	0,899	5,143
	H_o	0,58	0,16	0,74	0,673	0,354	0,56	0,62	0,9	0,537
	f	-0,122	0,144	0,083	0,051	0,169	-0,22	-0,004	-0,001	0,554
	p	0,438	0,085	0,216	0,347	0,376	0,157	0,866	0,658	-0,032
Р. Яма Yama R.	A	2	4	7	9	4	3	5	19	
	H_e	0,485	0,204	0,776	0,643	0,401	0,541	0,474	0,87	4,857
	H_o	0,36	0,22	0,52	0,479	0,479	0,62	0,46	0,88	0,525
	f	0,259	-0,079	0,332	0,257	-0,196	-0,147	0,03	-0,011	0,56
	p	0,033	0,946	0,002	0,002	0,713	0,259	0,682	0,008	-0,067
Р. Иня Inya R.	A	2	5	7	8	4	4	7	20	
	H_e	0,481	0,237	0,821	0,727	0,453	0,515	0,491	0,887	5,429
	H_o	0,34	0,2	0,58	0,66	0,458	0,46	0,52	0,86	0,532
	f	0,295	0,157	0,296	0,094	-0,011	0,107	-0,059	0,031	0,506
	p	0,017*	0,11	0,004	0,184	0,372	0,31	0,698	0,11	0,051
Р. Тауй Tauı R.	A	3	4	7	7	5	4	7	22	
	H_e	0,504	0,079	0,812	0,718	0,433	0,594	0,505	0,926	5,429
	H_o	0,42	0,06	0,6	0,74	0,34	0,52	0,5	0,96	0,524
	f	0,167	0,238	0,262	-0,031	0,216	0,125	0,009	-0,037	0,491
	p	0,169	0,021*	0,003	0,423	0,06	0,179	0,733	0,278	0,063
Р. Кухтуй Kukhtui R.	A	3	4	6	8	5	3	6	19	
	H_e	0,497	0,218	0,791	0,709	0,452	0,434	0,478	0,875	4,857
	H_o	0,5	0,18	0,72	0,708	0,416	0,48	0,56	0,92	0,506
	f	-0,007	0,174	0,09	0,002	0,08	-0,107	-0,174	-0,051	0,571
	p	0,892	0,118	0,211	0,94	0,541	0,491	0,083	0,996	-0,131
Р. Охота Okhta R.	A	2	4	8	6	6	3	6	21	
	H_e	0,504	0,097	0,807	0,638	0,334	0,394	0,487	0,841	4,571
	H_o	0,4	0,1	0,84	0,64	0,38	0,38	0,52	0,86	0,492
	f	0,208	-0,027	-0,041	-0,003	-0,138	0,035	-0,067	-0,022	0,489
	p	0,07	0,193	0,564	0,624	1	0,685	0,622	0,348	0,007
Р. Амур (летняя) Amur R. (summer)	A	2	3	8	5	5	3	5	19	
	H_e	0,476	0,15	0,641	0,599	0,286	0,388	0,546	0,861	4,143
	H_o	0,48	0,12	0,68	0,56	0,32	0,44	0,52	0,86	0,477
	f	-0,009	0,202	-0,061	0,066	-0,118	-0,135	0,047	0,001	0,449
	p	0,841	0,041*	0,654	0,897	1	0,35	0,583	0,03	0,06
Р. Амур (осенняя) Amur R. (autumn)	A	2	3	7	5	5	3	2	24	
	H_e	0,379	0,167	0,536	0,5	0,235	0,459	0,492	0,92	3,429
	H_o	0,34	0,14	0,48	0,425	0,212	0,44	0,56	0,861	0,485
	f	0,103	0,163	0,105	0,132	0,096	0,042	-0,14	0,066	0,494
	p	0,271	0,068	0,103	0,026	0,149	0,681	0,478	0,122	-0,019

всеми анализируемыми выборками наблюдаются различия по числу обнаруженных аллелей. Так, в выборке из р. Курилка обнаружено минимальное количество аллельных вариантов — 43, из р. Колпакова наибольшее — 60, среднее количество аллелей — 50. В анализируемых выборках в большинстве случаев соблюдалось равновесие Харди–Вайнберга, за исключением р. Кихчик по локусам *Ots102*, *One101* и р. Лангери по локусу *One101*. Поскольку кета относится к видам с высокой численно-

стью и сложной популяционной структурой, одним из наиболее вероятных объяснений данного факта является «эффект Валунда», возникающий в генетически подразделенных популяциях.

Распределения частот аллелей по каждому локусу для разных географических групп популяций кеты представлены на рисунках 3 и 4. Для низкополиморфного локуса *Ssa2019* определено два основных аллеля (78 и 84 п. н.). Интересно отметить, что в выборках о. Итуруп доминиру-

Таблица 5. Окончание. Начало на стр. 10 / Table 5. Ending. Start on page 10

Локальность Location	Характеристики популяции Population characteristics	Микросателлитные локусы Microsatellite loci								Среднее Average
		<i>Ssa2019</i>	<i>Oki23</i>	<i>Oke3</i>	<i>Ogo2G</i>	<i>Oke11</i>	<i>Oki1b</i>	<i>Ots102</i>	<i>One101</i>	
Р. Лангры Langri R.	A	3	4	6	5	5	2	4	15	
	H_e	0,513	0,484	0,659	0,644	0,313	0,198	0,52	0,707	4,286
	H_o	0,5	0,46	0,64	0,646	0,312	0,22	0,5	0,82	0,515
	f	0,025	0,049	0,029	-0,003	0,003	-0,114	0,039	-0,16	0,494
	p	0,788	0,497	0,839	0,586	0,258	0,912	0,627	0,989	0,041
Р. Тымь Tym R.	A	3	3	9	8	4	3	6	17	
	H_e	0,524	0,237	0,779	0,591	0,434	0,467	0,522	0,722	4,714
	H_o	0,48	0,26	0,66	0,417	0,333	0,42	0,58	0,68	0,514
	f	0,084	-0,098	0,154	0,298	0,233	0,101	-0,113	0,059	0,483
	p	0,425	0,802	0,009	0	0,046	0,395	0,35	0,255	0,061
Р. Лангери Langeri R.	A	3	3	9	6	5	3	5	14	
	H_e	0,573	0,154	0,719	0,66	0,422	0,503	0,654	0,747	0,556
	H_o	0,583	0,167	0,5	0,542	0,447	0,5	0,667	0,5	0,488
	f	-0,018	-0,08	0,305	0,108	-0,012	0,005	-0,02	0,33	0,086
	p	0,941	0,941	0,000*	0,52	0,958	0,695	0,874	0,000*	0,616
Р. Житная Zhitnaya R.	A	3	3	9	6	3	3	6	18	
	H_e	0,552	0,187	0,729	0,667	0,422	0,491	0,562	0,699	4,714
	H_o	0,6	0,2	0,612	0,64	0,44	0,5	0,66	0,8	0,521
	f	-0,088	-0,072	0,161	0,041	-0,043	-0,02	-0,176	-0,145	0,523
	p	0,613	0,776	0,019	0,812	1	0,993	0,085	0,539	-0,003
Р. Найба Naiba R.	A	3	3	8	8	6	4	6	13	
	H_e	0,422	0,115	0,764	0,701	0,33	0,538	0,588	0,727	4,857
	H_o	0,3	0,12	0,6	0,5	0,348	0,6	0,56	0,92	0,486
	f	0,291	-0,044	0,216	0,288	-0,054	-0,117	0,049	-0,267	0,454
	p	0,016*	0,304	0,031	0,002	0,747	0,377	0,497	0,107	0,065
Р. Рейдовая Reidovaya R.	A	3	3	7	7	5	2	7	12	
	H_e	0,191	0,191	0,809	0,789	0,598	0,479	0,546	0,793	5,286
	H_o	0,167	0,208	0,646	0,813	0,595	0,396	0,542	0,787	0,465
	f	0,127	-0,094	0,204	-0,031	0,005	0,175	0,009	0,008	0,428
	p	0,109	0,788	0,083	0,14	0,943	0,142	0,703	0,363	0,08
Р. Курилка Kurilka R.	A	3	2	8	7	7	2	4	10	
	H_e	0,191	0,308	0,834	0,793	0,692	0,505	0,343	0,775	5,143
	H_o	0,208	0,292	0,479	0,667	0,708	0,417	0,396	0,674	0,439
	f	-0,094	0,053	0,428	0,161	-0,023	0,177	-0,154	0,131	0,414
	p	0,885	0,767	0,000*	0,225	0,634	0,248	0,818	0,153	0,466
ЛРЗ «Китовый» "Kitovyi" SH	A	3	3	9	7	6	2	6	12	
	H_e	0,159	0,27	0,791	0,768	0,646	0,497	0,34	0,798	5,857
	H_o	0,17	0,271	0,628	0,667	0,75	0,5	0,34	0,767	0,447
	f	-0,071	-0,005	0,208	0,133	-0,162	-0,005	-0,003	0,038	0,442
	p	0,588	0,615	0,006	0,001	0,069	0,786	0,952	0,609	0,011
ЛРЗ «Бухта Оля» "Bukhta Olya" SH	A	3	4	9	8	5	2	6	12	
	H_e	0,225	0,329	0,808	0,75	0,594	0,5	0,383	0,823	5,714
	H_o	0,25	0,375	0,744	0,646	0,52	0,468	0,396	0,729	0,459
	f	-0,11	-0,143	0,079	0,14	0,124	0,064	-0,035	0,115	0,449
	p	0,89	0,351	0,137	0,121	0,114	0,455	0,898	0,133	0,023

Примечание. A — число аллелей, H_e — средняя ожидаемая гетерозиготность, H_o — средняя наблюдаемая гетерозиготность, f — внутрипопуляционный коэффициент инбридинга, p — вероятность соответствия наблюдаемых генотипических распределений равновесию Харди–Вайнберга, * — статистически значимое отклонение от равновесия Харди–Вайнберга.
Note. A — allele number, H_e — average expected heterozygosity, H_o — average observed heterozygosity, f — inbreeding coefficient in the population, p — compliance probability to Hardy–Weinberg equation for observed genetic distributions, * — statistically significant deviation from Hardy–Weinberg equation

ющим аллелем выступает вариант в 78 п. н., тогда как для бассейна р. Амур характерен вариант в 84 п. н. Для остальных групп соотношение частоты встречаемости основных аллелей было примерно одинаковым — Западная Камчатка: 78 п. н. — 0,48, 84 п. н. — 0,51; северная часть побережья Охотского моря: 78 п. н. — 0,58, 84 п. н. — 0,42; о. Сахалин: 78 п. н. — 0,56, 84 п. н. — 0,42.

По локусу *Oki1b* доминирующим вариантом аллеля для всех региональных групп выборок,

кроме Курильских островов, является 98 п. н. Для Курильских островов выявлен другой основной аллель (94 п. н.).

Для высокополиморфных локусов *Ogo2G* и *Ots102* (13 и 14 аллелей соответственно) обнаружено по два основных аллеля. Однако частоты данных аллелей отличны в различных регионах. Так, по локусу *Ogo2G* определены основные аллели (117 и 109 п. н.), но только в бассейне р. Амур вариант в 109 п. н. встречается

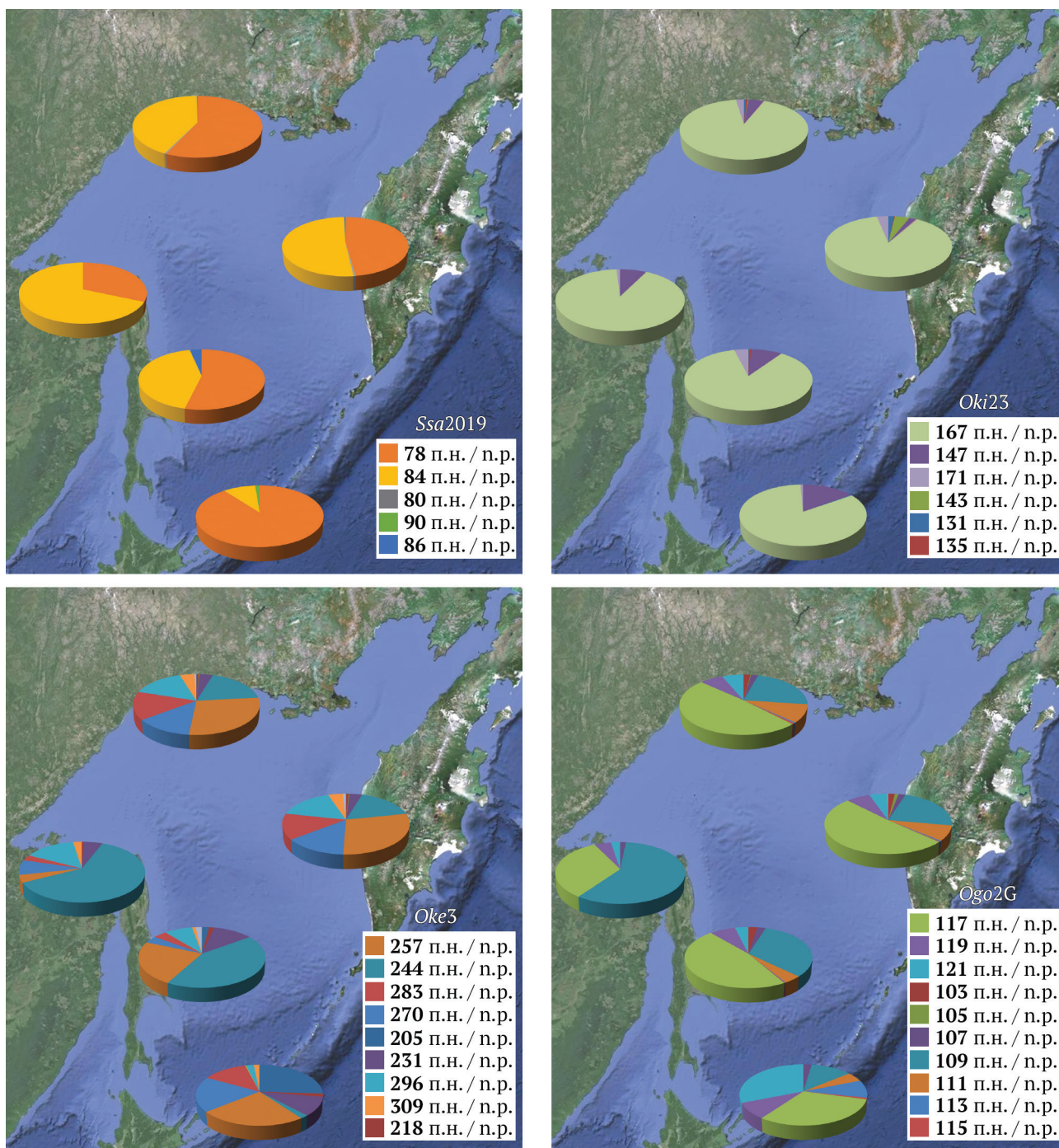


Рис. 3. Распределение частот аллелей локусов *Ssa20.19*, *Oki23*, *Oke3*, *Ogo2G* в объединенных региональных выборках кеты Охотоморского бассейна
Fig. 3. Distribution of allele frequencies of the loci *Ssa20.19*, *Oki23*, *Oke3*, *Ogo2G* in the united regional samples of chum salmon of the Sea of Okhotsk basin

примерно с частотой 0,60. По локусу *Ots102* основными аллелями выступают варианты 203 (для всех географических групп выборок, кроме бассейна р. Амур) и 191 п. н. Группа выборок из р. Амур характеризуется своеобразием, в ней доминирует аллель в 191 п. н. (частота встречаемости 0,60).

По локусам *Oke11* и *Oki23* четко выражен один основной аллель. У *Oke11* — это 98 п. н., а у *Oki23* — 167 п. н. Во всех регионах Охотомор-

ского бассейна эти аллели характеризуются примерно равной частотой встречаемости (0,70–0,80), только на о. Итуруп по локусу *Oke11* вариант 98 п. н. встречается с меньшей частотой (0,50). Для особей Западной Камчатки по локусу *Oki23* было отмечено наличие аллеля 143 п. н., частота встречаемости невелика и составила 0,07.

По двум другим высокополиморфным локусам *One101* и *Oke3* основной аллель не обнаружен,

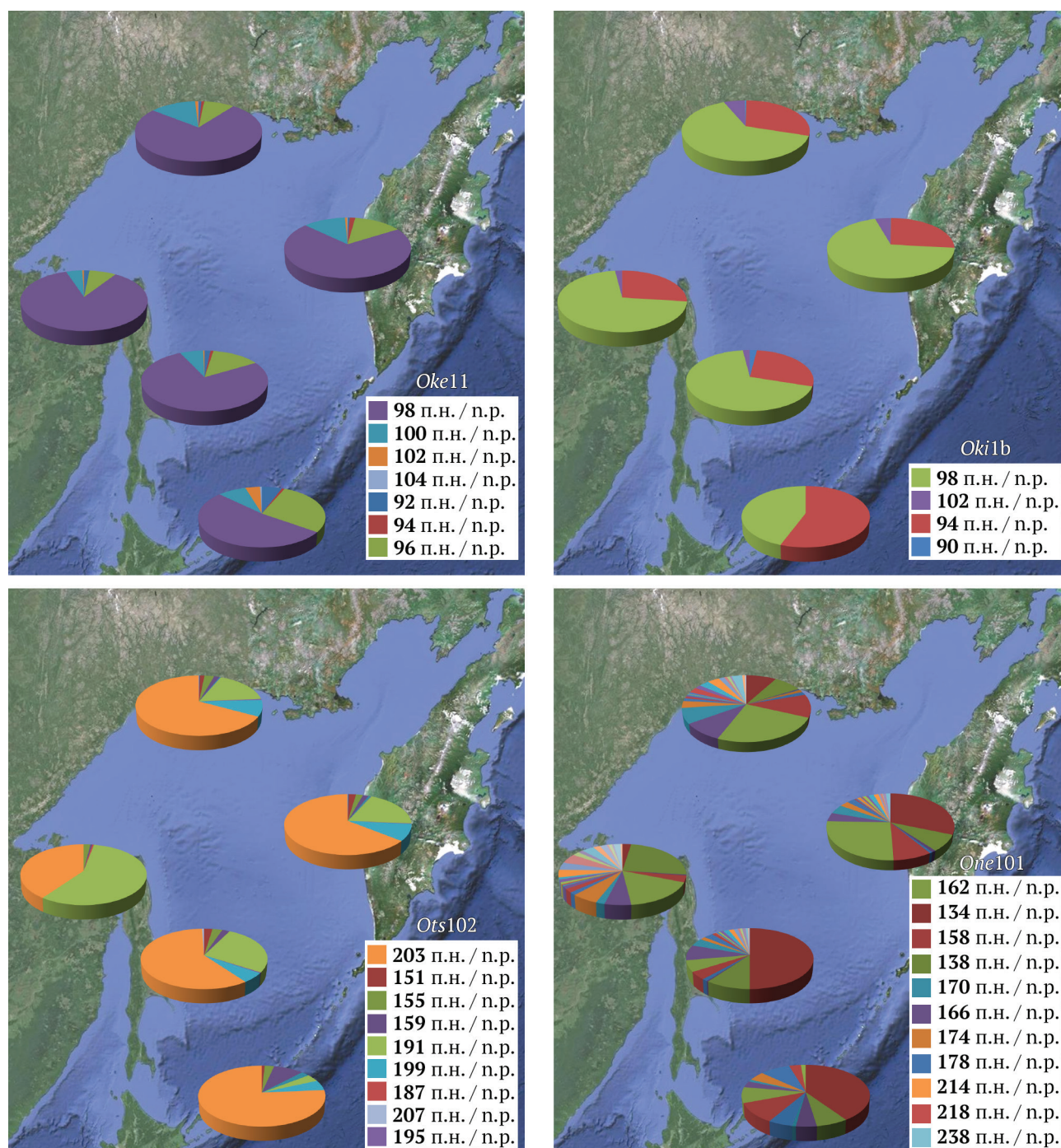


Рис. 4. Распределение частот аллелей локусов *Oke11*, *Oki1b*, *Ots102*, *One101* в объединенных региональных выборках кеты Охотоморского бассейна
Fig. 4. Distribution of allele frequencies of the loci *Oke11*, *Oki1b*, *Ots102*, *One101* in the united regional samples of chum salmon of the Sea of Okhotsk basin

распределение аллелей в разных региональных группах выборок заметно отличается. Например, локус *Oke3* позволяет дифференцировать группы о. Итуруп и бассейна р. Амур. В р. Амур основным аллелем является 244 п. н., который практически не встречается в группе о. Итуруп. Во всех остальных группах выборок чаще наблюдается вариант в 257 п. н. Локус *One101* характеризуется уникальным набором аллелей для каждой географической группы выборок. Определено два доминирующих аллеля (162 и 138 п. н.) для р. Амур и для Западной Камчатки (162 и 134 п. н.). В группах выборок о. Сахалин и Курильских островов доминирующий аллель один — 134 п. н. Для северной части побережья Охотского моря характерен вариант доминирующего аллеля 162 п. н.

Для оценки генетической дифференциации кеты различных районов выполнен байесовский анализ в программном пакете Structure. Исходя из минимальной оценки лог-правдоподобия, установлено наиболее вероятное количество кластеров региональных групп, равное пяти ($K = 5$) (рис. 5).

В наиболее простой модели кластеризации ($K = 2$) выделяются две различающиеся группы. К первой относятся выборки Западной Камчатки, северной части побережья Охотского моря, о. Сахалин и бассейн р. Амур, а ко второй — выборки Курильских островов. С увеличением числа кластеров до трех ($K = 3$) отделилась груп-

па, включающая о. Сахалин и бассейн р. Амур. При $K = 4$ можно наблюдать разделение на отдельные кластеры выборок о. Сахалин и бассейна р. Амур. Модель анализа с наибольшим количеством кластеров ($K = 5$) позволила выделить группировки рек Западной Камчатки и северной части побережья Охотского моря. Результаты анализа соответствуют географической приуроченности выборок.

Результаты анализа выборок в пространстве главных компонент, выполненного в программе GenAlEx 6, позволили получить графическое отражение генетических различий между выборками из различных региональных групп. Наглядно показана значительная дифференциация кеты о. Итуруп (Курильских островов), бассейна р. Амур и о. Сахалин. Популяции рек Западной Камчатки и СчМПОМ образуют единую группу (рис. 6).

Кластерный анализ, выполненный в программном пакете GDA методом UPGMA (метод невзвешенного попарного среднего) на основе генетических дистанций Нея, позволил подтвердить наличие шести региональных группировок кеты: «о. Итуруп (Курильские острова)», «бассейн р. Амур», «о. Сахалин» «Западная Камчатка», «р. Пенжина», «северная часть побережья Охотского моря» (рис. 7), причем три последние группировки в наименьшей степени дифференцированы друг от друга.

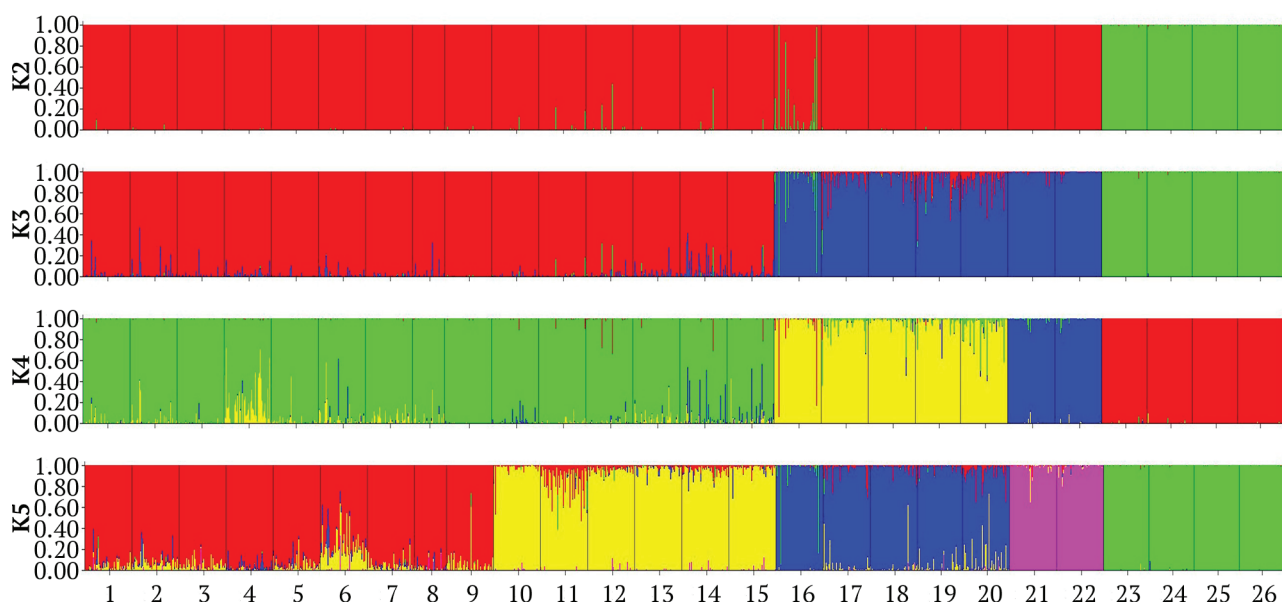


Рис. 5. Графическое представление результатов байесовского анализа 26 выборок кеты бас. Охотского моря K — вероятное число кластеров; 1–9 — реки Западной Камчатки, 10–15 — реки СчМПОМ, 16–20 — реки о. Сахалин, 21–22 — бас. р. Амур, 23–26 — реки о. Итуруп; порядок выборок соответствует табл. 1

Fig. 5. Graphic presentation of the results of Bayesian analysis of 26 samples of chum salmon from the Sea of Okhotsk basin
 K — probable number of clusters; 1–9 — rivers of West Kamchatka, 10–15 — rivers of the northern part of continental coast of the Sea of Okhotsk, 16–20 — rivers of Sakhalin, 21–22 — the Amur basin, 23–26 — rivers of Iturup; the order of the samples corresponds to the table 1

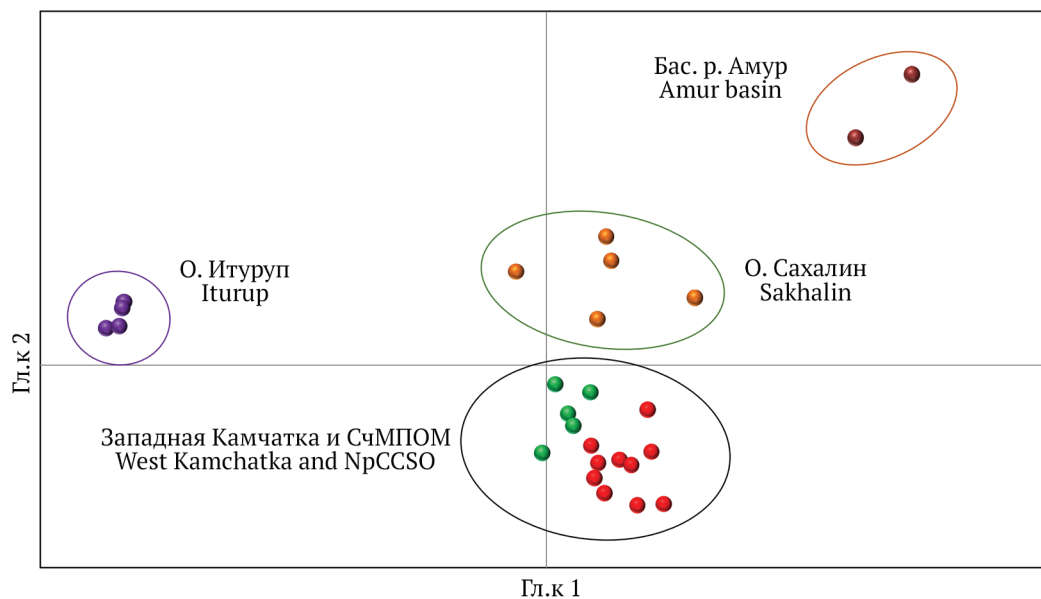


Рис. 6. Двухмерное распределение выборок кеты бассейна Охотского моря на основе анализа главных компонент
Fig. 6. Two-dimensional distribution of chum salmon samples of the Sea of Okhotsk basin based on the analysis of main components

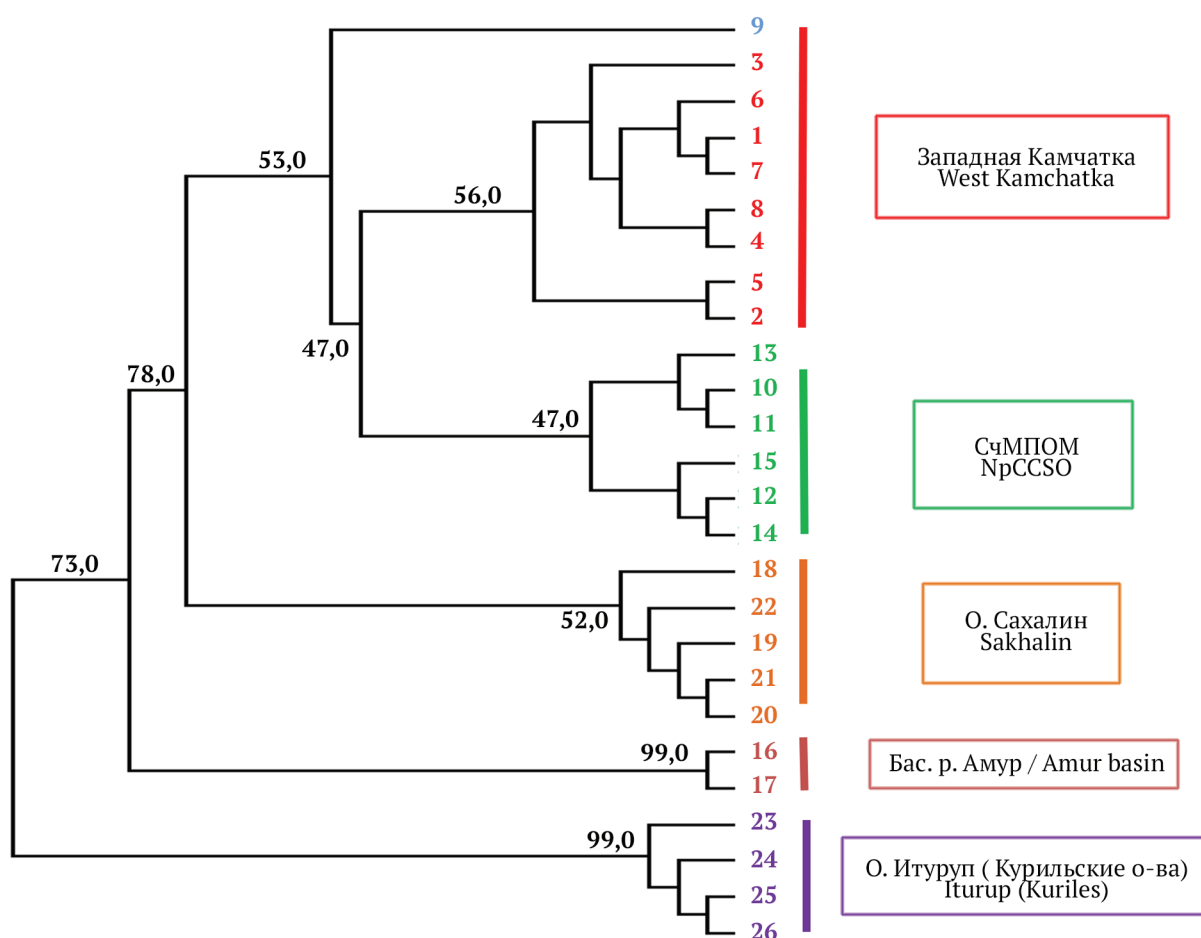


Рис. 7. UPGMA-дендрограмма, построенная на основе генетических дистанций Нея, вычисленных по частотам восьми микросателлитных локусов кеты бассейна Охотского моря. Номера выборок соответствуют табл. 1
Fig. 7. The UPGMA tree built on the basis of Nei's genetic distances, calculated by the frequencies of eight micro-satellite loci of chum salmon of the Sea of Okhotsk basin. The number of the samples corresponds to the table 1)

Для количественной оценки генетических различий использовали метод AMOVA (табл. 6). Внутри выборки молекулярное разнообразие было наибольшим (92,95%). Межгрупповая дисперсия p — 5,98%. Внутригрупповая дисперсия между выборками отличается наименьшим значением (1,07%).

Выявленная популяционно-генетическая дифференциация кеты Охотоморского бассейна согласуется с результатами исследований, полученными ранее и представленными в работах Л.А. Животовского с соавторами (Животовский и др., 2008), К.И. Афанасьева с соавторами (Афанасьев и др., 2009;) и М.В. Шитовой с соавторами (Шитова и др., 2020).

Подтверждением достаточно высокой дискриминирующей способности использованных маркеров популяционно-генетической изменчивости кеты бассейна Охотского моря являются результаты симуляционного анализа выборок (табл. 7). Данный анализ показывает степень вероятности отнесения особей отдельных выборок к условным географическим группам. Для расчетов применены два варианта анализа. Первый: реки Западной Камчатки и северной части побережья Охотского моря сгруппированы отдельно друг от друга. Второй: вышеуказанные две группы объединены в одну. В первом варианте анализа вероятность отнесения к «своему» кластеру для особей из рек Западной Камчатки составила от 74,9 до 97,7%, среднее значение — 90,8%; для рек СчМПОМ — от 85,1 до 92,8%, средняя величина 88,7%. В целом полученные результаты являются относительно высокими, однако во втором варианте анализа вероятность правильного отнесения особей кеты к географической группе возрастает. Так, средние результаты увеличились до 98,3%. Если рассматривать отдельные реки (такие как Колпакова, Палана, Тауй, Наяхан, Охота), то процент правильного определения особей увеличился на 11,4–22,0%. В остальных региональных группах (о. Сахалин, Курильские острова, бассейн р. Амур) значения были определены в пределах 92,1–99,9%, что также является достаточно высоким показателем.

По результатам расчетов в программе ONCOR также получены вероятностные оценки отнесения каждого из проанализированных экземпляров молоди кеты из смешанных выборок к региональной группе. Точность генетической идентификации исследованных локальностей в варианте анализа № 1 (табл. 8) находится в пределах 51,8–94,0%. С максимальной вероятностью 94,0% можно определить кету Курильских островов. Для Западной Камчатки и СчМПОМ выявлены самые низкие оценки точности определения региональной принадлежности (51,8% и 53,5%).

Для повышения точности идентификации северные стада (Западная Камчатка, северная часть побережья Охотского моря) были объединены в одну группу (север Охотского моря, вариант анализа № 2). Вероятность правильной оценки происхождения кеты северных стад из смешанных скоплений увеличилась до 74,9%. Выполненный анализ в обоих вариантах показал, что с наибольшей точностью можно определить особей из группы выборок Курильских островов (94,6%) и бассейна р. Амур (84,4%).

Таким образом, опираясь на полученные результаты, в качестве региональных кластеров для генетической идентификации можно определить четыре группы выборок: «Западная Камчатка и северная часть побережья Охотского моря», «Сахалин», «о. Итуруп (Курильские острова)», «бассейн р. Амур». Однако необходимо учитывать отсутствие в референтной базе данных выборок из рек Японских островов и недостаток материала с относительно большой части территории Хабаровского края, о. Сахалин и Курильских островов.

Выборки из уловов траловой съемки в Охотском море были проанализированы по отдельности, а также объединены в три группы: «северо-восточную» (тр. № 50, 56, 47), «центральную» (тр. № 58, 38, 31, 35) и «юго-западную» (тр. № 45, 43, 63). Район съемки возле Курильских островов представлен только одной выборкой (рис. 8, 9, 10).

Идентификацию проводили в двух программах (ONCOR и GeneClass2), которые ис-

Таблица 6. Результаты иерархического анализа (AMOVA) кеты Охотского моря
Table 6. Results of the hierarchical analysis (AMOVA) of chum salmon of the Sea of Okhotsk

Уровень разнообразия Diversity level	d. f.	Абсолютные оценки Absolute value	Доля дисперсии Proportion of dispersion
Между группами / Between groups	4	0,13860	5,98
Между выборками внутри групп Between samples within the groups	21	0,02474	1,07
Внутри выборок / Within samples	2508	2,15420	92,95
Общее / Total	2533	2,31754	

Примечание. d. f. — число степеней свободы / Note. d. f. — degrees of freedom

Таблица 7. Оценка регионального состава симулированных смешанных выборок кетов бассейна Охотского моря
 Table 7. Assessment of the regional composition of simulated mixed samples of chum salmon of the Sea of Okhotsk basin

Вариант анализа № 1 / Analysis option No. 1				Вариант анализа № 2 / Analysis option No. 2			
Региональная группа Regional group	Название реки River	%	Стандартная ошибка, % Standard error, %	Региональная группа Regional group	Название реки River	%	Стандартная ошибка, % Standard error, %
Западная Камчатка West Kamchatka	Опала Opala	89,7	1,76	Западная Камчатка и северная часть материкового побережья Охотского моря (СЧМПОМ) West Kamchatka and northern part of the continental coast of the Sea of Okhotsk (NpCCSO)	Опала Opala	96,5	1,10
	Палана Palana	88,3	1,66		Палана Palana	99,7	0,36
	Воровская Vorovskaya	88,8	1,90		Воровская Vorovskaya	99,9	0,16
	Кихчик Kikhchik	95,1	1,32		Кихчик Kikhchik	97,5	1,12
	Облуковина Oblukovina	97,4	1,09		Облуковина Oblukovina	98,4	0,84
	Колпакова Kolpakova	74,9	1,93		Колпакова Kolpakova	96,9	1,04
	Большая Bolshaya	93,6	1,63		Большая Bolshaya	98,1	0,98
	Крутогорова Krutogorova	97,7	0,91		Крутогорова Krutogorova	98,8	0,67
	Пенжина Penzhina	91,3	1,30		Пенжина Penzhina	99,9	0,16
	Среднее / Mean	90,8	1,50		Среднее / Mean	98,3	0,71
Северная часть материкового побережья Охотского моря (СЧМПОМ) Northern part of the continental coast of the Sea of Okhotsk (NpCCSO)	Тауй / Taui	87,6	1,70	О. Сахалин Sakhalin	Тауй / Taui	99,7	0,29
	Наяхан / Nayakhan	85,1	2,00		Наяхан / Nayakhan	97,8	0,85
	Яма / Yama	87,8	1,84		Яма / Yama	98,9	0,70
	Кухтуй / Kukhtui	92,3	1,68		Кухтуй / Kukhtui	94,3	1,22
	Охота / Okhota	86,7	1,77		Охота / Okhota	98,8	0,60
Иня / Inya	92,8	1,55	Иня / Inya	98,7	0,62		
Среднее / Mean	88,7	1,76	Среднее / Mean	98,3	0,71		
О. Сахалин Sakhalin	Найба / Naiba	96,0	0,97	О. Сахалин Sakhalin	Найба / Naiba	96,0	0,97
	Лангры / Langri	91,3	1,28		Лангры / Langri	91,3	1,28
	Житная / Zhitnaya	91,5	1,39		Житная / Zhitnaya	91,5	1,39
	Лангери / Langeri	94,8	1,13		Лангери / Langeri	94,8	1,13
	Тымь / Tym	87,1	1,63		Тымь / Tym	87,1	1,63
Среднее / Mean	92,1	1,28	Среднее / Mean	92,1	1,28		
Бас. р. Амур The Amur basin	Амур (летняя) Amur (summer)	97,2	0,76	Бас. р. Амур The Amur basin	Амур (летняя) Amur (summer)	97,2	0,76
	Амур (осенняя) Amur (autumn)	98,2	0,59		Амур (осенняя) Amur (autumn)	98,2	0,59
	Среднее / Mean	97,7	0,68		Среднее / Mean	97,7	0,68
О. Итуруп (Курильские о-ва) Iturup (the Kuril Islands)	ЛРЗ «Китовый» “Kitovyi” SH	99,8	0,16	О. Итуруп (Курильские о-ва) Iturup (the Kuril Islands)	ЛРЗ «Китовый» “Kitovyi” SH	99,8	0,16
	Рейдовая Reidovaya	99,8	0,15		Рейдовая Reidovaya	99,8	0,15
	ЛРЗ «Бухта Оля» “Bukhta Olya” SH	99,9	0,06		ЛРЗ «Бухта Оля» “Bukhta Olya” SH	99,9	0,06
	Курилка / Kurilka	99,8	0,20		Курилка / Kurilka	99,8	0,20
	Среднее / Mean	99,9	0,14		Среднее / Mean	99,9	0,14

пользуют разные алгоритмы расчетов. Результаты региональной идентификации смешанных выборок кеты (табл. 9) показали, что в «северо-восточной» группе преобладали особи из рек Западной Камчатки и СчМПОМ (52–55%). Примерно в равных долях (21 и 19%) определены представители о. Сахалин и Курильских островов.

В центральной части Охотского моря доминировала молодь из водных объектов Курильских островов (54%), в значимом количестве (33 и 31%) выявлены особи о. Сахалин.

В улове траления № 38К (46° с. ш., вблизи Курильской гряды) в подавляющем большинстве была выявлена молодь кеты Курильских островов.

В «юго-западной» группе выборок по расчетам в программе ONCOR в наибольшей степени представлена сахалинская молодь (35%), особи других регионов определены в меньшем количестве (16–29%). Результаты идентификации в GeneClass2 отличались от ONCOR. Так, доля группы особей бассейна р. Амур определена в количестве 40%, что на 11% больше, чем

Таблица 8. Вероятностные оценки определения региональной принадлежности особей из смешанных выборок кеты бассейна Охотского моря
Table 8. Probabilistic assessments of the regional identification of chum salmon individuals in mixed samples from the Sea of Okhotsk

Вариант анализа № 1 Analysis option No. 1		Вариант анализа № 2 Analysis option No. 2	
Региональная группа Regional group	Точность идентификации, % Identification accuracy, %	Региональная группа Regional group	Точность идентификации, % Identification accuracy, %
Западная Камчатка West Kamchatka	51,8	Север Охотского моря North of the Sea of Okhotsk	74,9
СчМПОМ NpCCSO	53,5	О. Сахалин / Sakhalin	75,4
О. Сахалин / Sakhalin	70,7	Бас. р. Амур The Amur basin	84,4
Бас. р. Амур The Amur basin	82,3	О. Итуруп (Курильские о-ва) Iturup (the Kuril Islands)	94,6
О. Итуруп (Курильские о-ва) Iturup (the Kuril Islands)	94,0		

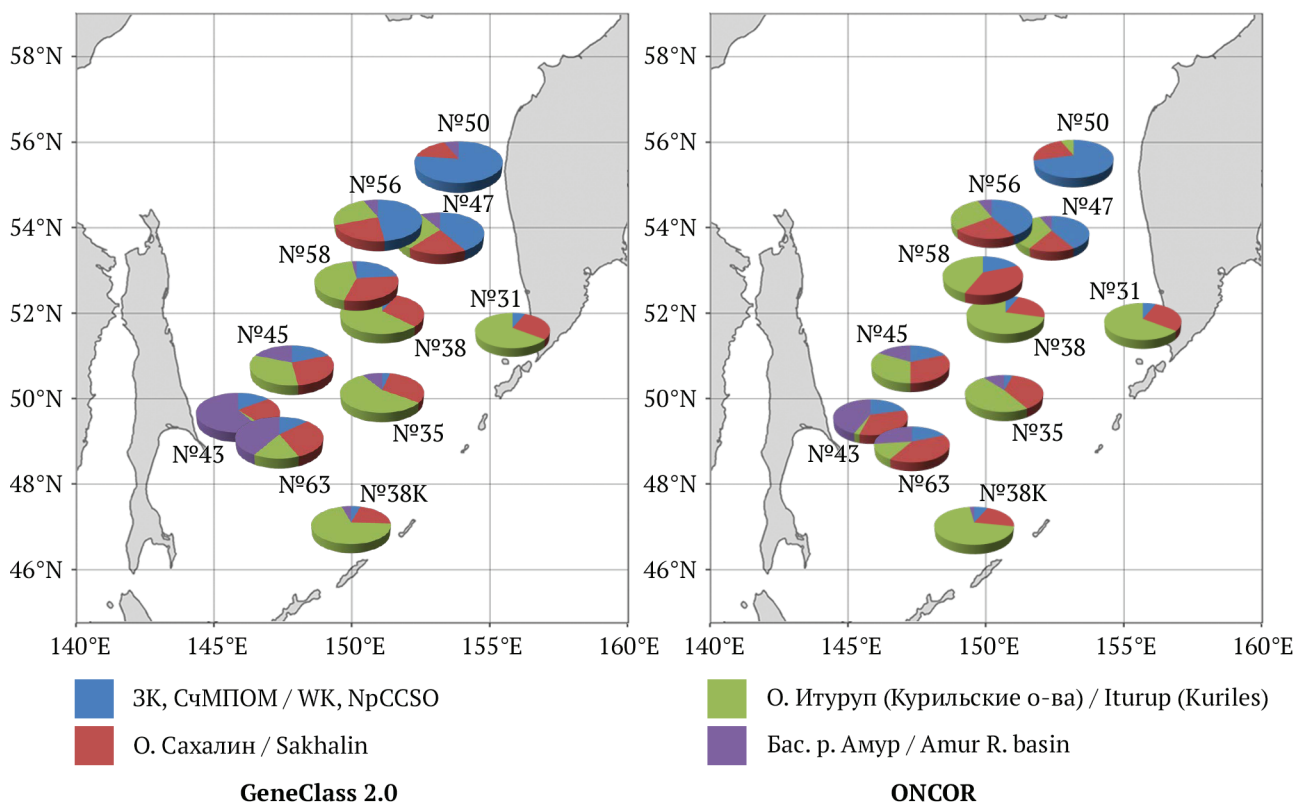
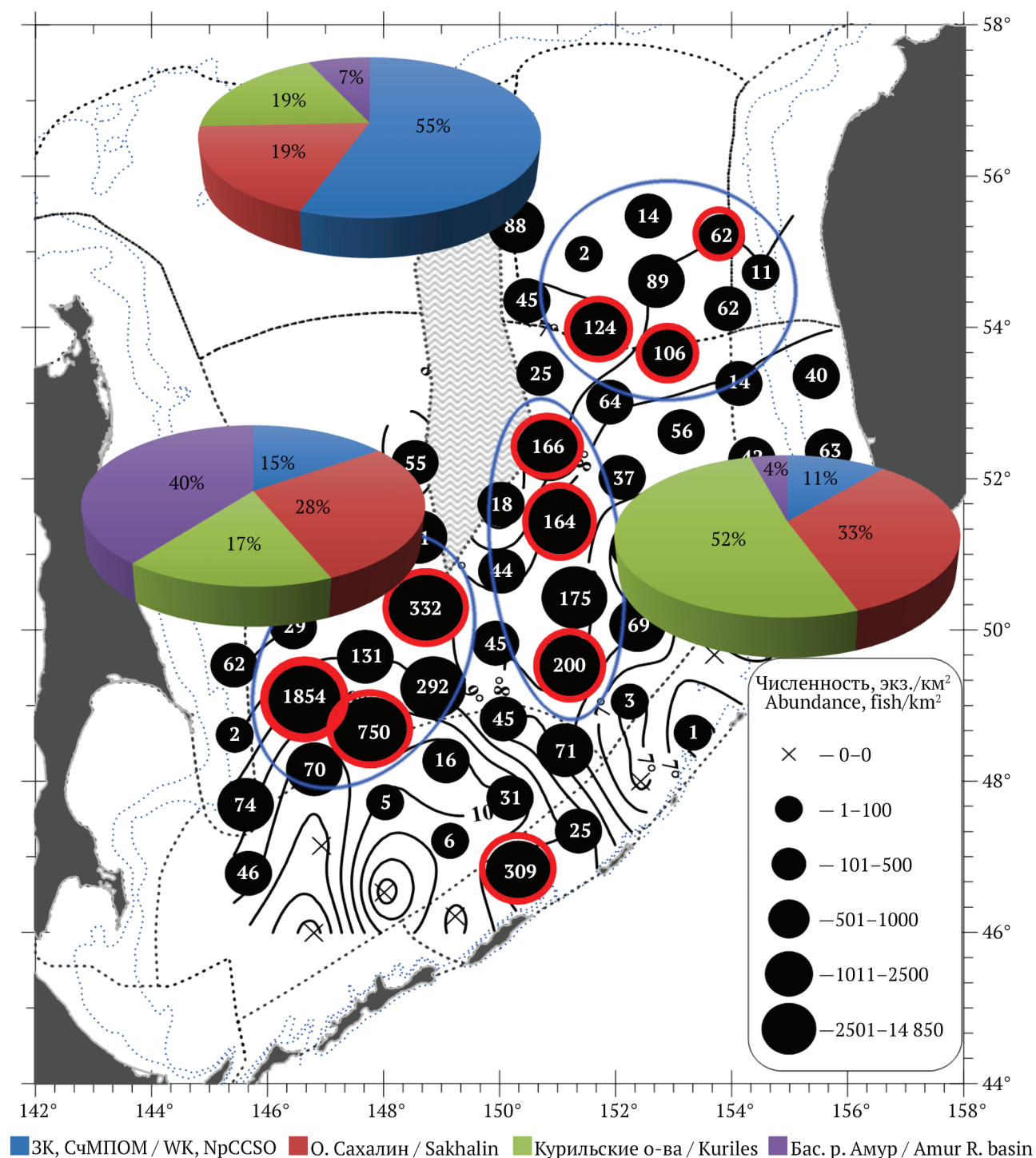


Рис. 8. Долевое соотношение молоди кеты различных регионов Охотоморского бассейна в уловах осенней траловой съемки на НИС «Профессор Кагановский» и НИС «ТИНРО» в 2019 г.
Fig. 8. The percentage between juvenile chum salmon from different regions of the Sea of Okhotsk basin in the catches of the autumn trawl survey at the R/V “Professor Kaganovsky” and R/V “TINRO” in 2019

в программе ONCOR. Для остальных регионов разница была не такой существенной и составила от 1 до 7%.

При анализе выборок из каждого траления была определена существенная разница в доли особей бассейна р. Амур в тр. № 63 и

№ 43. Различия между полученными данными по двум программам составили 16% в тр. № 63 и 14% в тр. № 43. Такое расхождение можно объяснить малым объемом референтной выборки кеты из бассейна р. Амур. В последующей работе планируется увеличить количе-



GeneClass 2.0

Рис. 9. Процентное соотношение молоди кеты различных регионов Охотоморского бассейна объединенных групп тралов из уловов осенней траловой съемки на НИС «Профессор Кагановский» и НИС «ТИНРО» осенью 2019 г. (по результатам расчетов в программе GeneClass2)
Fig. 9. The percentage between juvenile chum salmon from different regions of the Sea of Okhotsk basin in the catches of the united trawl groups in the autumn trawl survey at the R/V "Professor Kaganovsky" and R/V "TINRO" in 2019 (according to GeneClass2 software assessment)

ство выборок в данном географическом кластере, что поможет повысить точность идентификации.

Также относительно небольшие отличия (от 8 до 10%) были выявлены в тр. № 63, 43, 38 и 35

для всех региональных группировок. В остальных тралах выявлена минимальная разница между результатами региональной идентификации с использованием двух вышеуказанных программ — 1–6%.

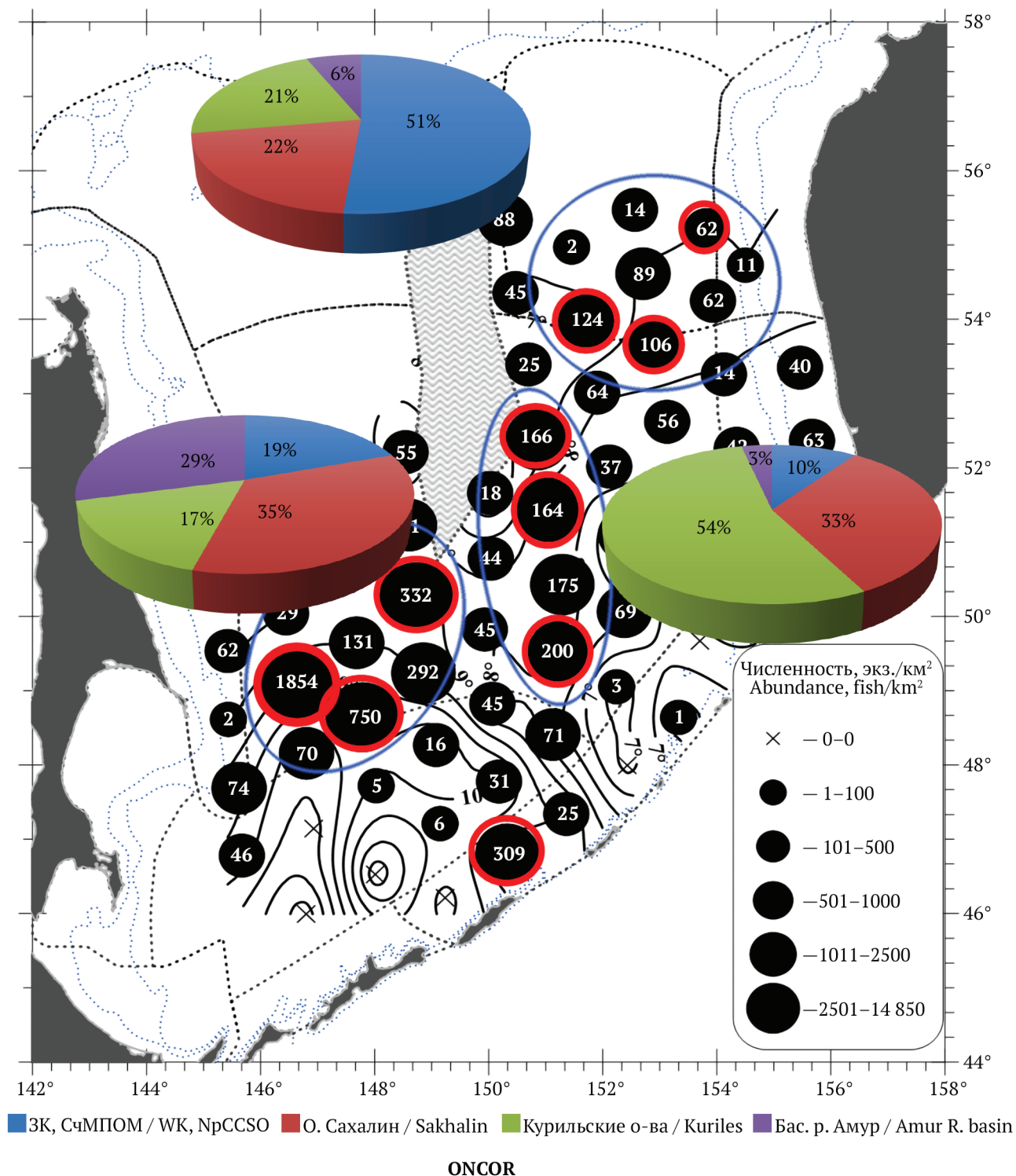


Рис. 10. Процентное соотношение молоди кеты различных регионов Охотоморского бассейна объединенных групп тралов из уловов осенней траловой съемки на НИС «Профессор Кагановский» и НИС «ТИНРО» осенью 2019 г. (по результатам расчетов в программе ONCOR)
Fig. 10. The percentage between juvenile chum salmon from different regions of the Sea of Okhotsk basin in the catches of the united trawl groups in the autumn trawl survey at the R/V “Professor Kaganovsky” and R/V “TINRO” in 2019 (according ONCOR software assessment)

Таблица 9. Процентное соотношение молоди кеты различных регионов Охотоморского бассейна в выборках из уловов осенней траловой съемки в 2019 г. по результатам генетической идентификации в программах ONCOR и GeneClass
 Table 9. Percent ratio of juvenile chum salmon from different regions of the Sea of Okhotsk in the samples from the catches of autumn trawl surveys in 2019 based on the results of genetic identification in the programs Oncor and GeneClass

Судно и № трала Vessel and trawl No.	Название программы Program	Региональная группа / Regional group				Кол-во экз. в трале Number of fish in the trawl
		ЗК и СчМПОМ WK and NpCCSO	О. Сахалин Sakhalin	О. Итуруп Курильские о-ва Iturup (the Kuril Islands)	Бас. р. Амур The Amur basin	
НИС «ТИНРО», (тр. № 63)	ONCOR	22	38	14	26	750
	GeneClass	12	31	15	42	
НИС «Профессор Кагановский», (тр. № 43)	ONCOR	21	33	2	44	1854
	GeneClass	15	25	2	58	
НИС «ТИНРО», (тр. № 31)	ONCOR	6	29	65	0	109
	GeneClass	6	29	65	0	
НИС «ТИНРО», (тр. № 38)	ONCOR	6	23	71	0	164
	GeneClass	6	31	63	0	
НИС «ТИНРО», (тр. № 56)	ONCOR	42	23	29	6	124
	GeneClass	48	21	25	6	
НИС «ТИНРО», (тр. № 35)	ONCOR	4	38	48	10	200
	GeneClass	3	32	56	9	
НИС «Профессор Кагановский», (тр. № 38K)	ONCOR	6	22	70	2	309
	GeneClass	4	22	70	4	
НИС «Профессор Кагановский», (тр. № 45)	ONCOR	19	31	33	17	332
	GeneClass	19	29	33	19	
НИС «ТИНРО», (тр. № 47)	ONCOR	42	17	35	6	106
	GeneClass	42	19	31	8	
НИС «ТИНРО», (тр. № 50)	ONCOR	73	21	0	6	62
	GeneClass	77	17	0	6	
НИС «ТИНРО», (тр. № 58)	ONCOR	19	37	44	0	166
	GeneClass	23	31	44	2	

Примечание/Note: НИС «ТИНРО» / R/V «TINRO», НИС «Профессор Кагановский» / R/V «Professor Kaganovsky»

В трале, расположенном вблизи южного побережья Камчатки (№ 31), доли всех географических группировок молоди по двум программам были равны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Создана референтная база данных, характеризующая дифференциацию популяций кеты Охотского моря и пригодная для региональной идентификации смешанных морских скоплений молоди. В ее состав на сегодня включены 26 выборок (1274 экз.). Выявлена значимая неоднородность кеты бассейна Охотского моря по частотам аллелей восьми микросателлитных локусов. Разрешающая способность референтной базы находится на достаточно высоком уровне — в пределах 74,9–94,6%. В то же время необходимо принять во внимание, что уже созданную референтную базу данных планируется пополнить выборками из локальных популяций кеты о. Сахалин, Хабаровского края, Курильских и Японских островов.

Результаты генетической идентификации показали, что в северной части района проведения съемки преобладали особи из рек Запад-

ной Камчатки и северной части побережья Охотского моря, в меньшей степени представлены особи из рек о. Сахалин и о. Итуруп. Единично отмечены рыбы из бассейна р. Амур. Южнее 53° с. ш. подавляющее число особей отнесены к группировке Курильских островов и бассейна р. Амур, доля сахалинской кеты составляет не более 35%, а особи из северных регионов представлены в наименьшей степени.

В целях повышения точности ежегодных прогнозов динамики численности кеты Западной Камчатки первоочередной задачей выступает определение региональной доли особей в смешанных уловах осенней траловой съемки. В дальнейшем в качестве вспомогательных величин будут привлечены такие показатели, как уровень выживаемости молоди от общей учтенной численности, долевого вклад производителей кеты Западной Камчатки в северном комплексе, куда входит СчМПОМ, соотношение возрастных групп в поколениях. По мере накопления рядов наблюдений будет возможен анализ потенциальной взаимосвязи «учет в море — возврат» на уровне как отдельных доминирующих возрастных групп произведе-

лей кеты (возраст 3+ и 4+), так и поколений в целом.

Полученные данные будут использованы в качестве вспомогательного блока для расчета численности возвратов производителей кеты в регионы воспроизводства. В случае, если результаты, полученные методом генетической идентификации, будут иметь высокую степень сопоставимости с данными о фактических подходах кеты к рекам западного побережья Камчатки, прогнозирование нерестовых возвратов кеты будет дополнено еще одним методом, повышающим его точность. Включение результатов представленной работы в материалы, обосновывающие прогнозируемые объемы вылова, обеспечит более точную и актуальную информацию о структуре запасов охотоморской кеты в соответствующих зонах управления (рыбопромысловых районах). Это, в свою очередь, сможет повысить рациональность промысловой эксплуатации западнокамчатской кеты в долгосрочной перспективе.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ / COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS

Авторы заявляют, что данный обзор не содержит собственных экспериментальных данных, полученных с использованием животных или с участием людей. Библиографические ссылки на все использованные в обзоре данные других авторов оформлены в соответствии с ГОСТом. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

The authors declare that this review does not contain their own experimental data obtained using animals or involving humans. Bibliographic references to all data of other authors used in the review are formatted in accordance with the state standards (GOST). The authors declare that they have no conflict of interest.

ИНФОРМАЦИЯ О ВКЛАДЕ АВТОРОВ AUTHOR CONTRIBUTION

Авторы в равной мере участвовали в сборе и обработке данных, обсуждении полученных результатов и написании статьи.

The authors jointly collected, processed and analyzed the data, discussed the results and wrote the text of article, with equal contribution.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Шитова М.В., Малинина Т.В., Животовский Л.А. 2008. Межреги-

ональная дифференциация кеты Сахалина и Южных Курил по микросателлитным локусам // Генетика. Т. 44, № 7. С. 956–963.

Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Шитова М.В., Малинина Т.В., Ракицкая Т.А., Прохоровская В.Д., Шевляков Е.А., Заварина Л.О., Бачевская Л.Т., Черешнев И.А., Брыков В.А., Ковалев М.Ю., Шевляков В.А., Сидорова С.В., Борзов С.И., Погодин В.П., Федорова Л.К., Животовский Л.А. 2011. Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* российского Дальнего Востока, выявленная по микросателлитным маркерам // Биология моря. Т. 37, № 1. С. 39–47.

Бугаев А.В., Шпигальская Н.Ю., Зикунцова О.В., Фельдман М.Г., Заварина Л.О., Дубынин В.А., Артюхина Н.Б., Шубкин С.В., Ерохин В.Г., Коваль М.В., Коваленко М.Н., Бирюков А.М., Фадеев Е.С., Нагорнов А.А. 2018. Аналитический обзор итогов лососевой путины / Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 14–41. Животовский Л.А., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Шитова М.В., Малинина Т.В., Ракицкая Т.А., Прохоровская В.Д., Салменкова Е.А., Федорова Л.К., Борзов С.И., Погодин В.П. 2008. О создании базы ДНК-данных для решения проблем воспроизводства, идентификации и сертификации популяций тихоокеанских лососей на примере кеты о. Итуруп // Вопр. рыболовства. Т. 9, № 1 (33). С. 96–109.

Животовский Л.А., Рубцова Г.И., Шитова М.В., Шевляков Е.А., Федорова Л.К., Афанасьев К.И. 2010. База микросателлитных ДНК-данных по кете Дальнего Востока России // Реализация Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей. Владивосток: ТИНРО-Центр. Бюл. № 5. С. 53–63.

Косицына А.И., Шпигальская Н.Ю., Сергеев А.А., Сошина В.А., Савенков В.В., Денисенко А.Д., Муравская У.О., Зеленина Д.А. 2022. Генетическая идентификация молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) Охотоморского бассейна по результатам рестрикционного анализа митохондриальной ДНК и анализа однонуклеотидных полиморфизмов // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 66. С. 52–66.

Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. 1984. Молекулярное клонирование. М.: Мир. 479 с.

Шитова М.В., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Малинина Т.В., Сидорова С.В., Животовский Л.А. 2009. Микросателлитная изменчивость заводских популяций кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum) о. Сахалин // Вопр. рыболовства. Т. 10, № 1. С. 102–115.

- Шитова М.В., Хохлов Ю.Н., Никифоров А.И., Афанасьев П.К., Орлова С.Ю., Ельников А.Н., Бугаев А.В., Ракицкая Т.А., Прохоровская В.Д., Малинина Т.В., Политов Д.В., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Животовский Л.А. 2020. Дифференциация северной азиатской кеты (*Oncorhynchus keta* W.) по микросателлитным маркерам // Генетика. Т. 56, № 6. С. 677–689.
- Anderson E.C., Waples R.S., Kalinowski S.T. 2007. An improved method for estimating the accuracy of genetic stock identification // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. Vol. 65 (7). P. 1475–1486.
- Beacham T.D., Candy J.R., Wallace C., Shigehiko U., Sato S., Varnavskaya N.V., Le K.D., Wetklo M. 2009a. Microsatellite stock identification of chum salmon on a Pacific Rim basis // North American Journal of Fisheries Management. Vol. 29. P. 1757–1776.
- Beacham T.D., Spilsted B., Le K.D., Wetklo M. 2008. Population structure and stock identification of chum salmon *Oncorhynchus keta* from British Columbia determined with microsatellite DNA variation // Can. J. Zool. Vol. 86. P. 1002–1014.
- Beacham T.D., Candy J.R., Le K.D., Wetklo M. 2009b. Population structure of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) across the Pacific Rim, determined from microsatellite analysis // Fishery Bulletin. Vol. 107, № 2. P. 244–260.
- Botstein D., White R.L., Skolnick M.H., Davis R.W. 1980. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms // Am. J. Hum. Genet. Vol. 32. P. 314–331.
- Chen J.-P., Sun D.-J., Dong Ch.-Zh., Liang B., Wu W.-H., Zhang S.-Y. 2005. Genetic analysis of four wild chum salmon *Oncorhynchus keta* populations in China based on microsatellite markers // Environmental Biology of Fishes. Vol. 73. P. 181–188.
- Dib C., Faum S., Fizames C., Samson D., Drouot N., Vignal A., Millasseau P., Marc S., Hazan J., Seboun E., Lathrop M., Gyapay G., Morissette J., Weissenbach J.A. 1996. Comprehensive genetic map of the human genome based on microsatellites // Nature. Vol. 380. P. 152–154.
- Felsenstein J. 1989. PHYLIP Phylogeny Inference Package (Version 3.2) // Cladistics. Vol. 5. P. 164–166.
- Gruber B., Adamack A.T. 2015. Landgenreport: A new R function to simplify landscape genetic analysis using resistance surface layers // Mol. Ecol. Resour. Vol. 15 (5). P. 1172–1178.
- Lewis P.O., Zaykin D.Yu. 2001. Genetic data analysis: computer program for the analysis of allelic data [Electronic resource]. URL: <http://lewis.eeb.uconn.lewishome/software.html>.
- Maureen P.S., Serena D., Olive R., Seeb L.W., Seeb J.E., Pascal C.E., Warheit K.I., Templin W. 2015. Chum salmon genetic diversity in the Northeastern Pacific Ocean assessed with single nucleotide polymorphisms (SNPs): Applications to Fishery Management // North American Journal of Fisheries Management. Vol. 35. P. 974–987.
- Nei M. 1987. Molecular evolutionary genetics. N.Y.: Columbia Univ. Press. 512 p.
- Peakall R., Smouse P.E. 2006. GenAlEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Molecular Ecology Notes, 6. P. 288–295.
- Piry S., Alapetite A., Cornuet J.-M., Paetkau D., Baudouin L., Estoup A. 2004. GeneClass2: A software for genetic assignment and first-generation migrant detection // Journal of Heredity. Vol. 95. P. 536–539.
- Pritchard J.K., Stefens M., Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. Vol. 155. P. 945–959.
- Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. 1989. Molecular Cloning: A laboratory manual / N. Y. Cold Spring Harbor Lab. Press. 1626 p.
- Schneider S., Roessli D., Excoffier L. 2000. Arlequin ver. 2.000: A software for population genetics data analysis. Genetics and biometry laboratory. Univ. Geneva. Switzerland.
- Smith C.T., Seeb L.W. 2008. Number of alleles as a predictor of the relative assignment accuracy of short tandem-repeat (STR) and single-nucleotide polymorphism (SNP) baselines for chum salmon // Transactions of the American Fisheries Society. Vol. 137. P. 751–762.
- Sokal R.R., Rohlf F.G. 1981. Biometry. 2nd ed. W.H. Freeman & Co., San Francisco. CA. 859 p.

REFERENCES

- Afanasyev K.I., Rubtsova G.A., Shitova M.V., Malinina T.V., Zhivotovsky L.A. Interregional differentiation of chum salmon from Sakhalin and South Kurils inferred from microsatellite markers. *Russian Journal of Genetics*, 2008, vol. 44, no. 7, pp. 833–840.
- Afanasyev K.I., Rubtsova G.A., Shitova M.V., Malinina T.V., Rakitskaya T.A., Prokhorovskaya V.D., Zhivotovsky L.A., Shevlyakov E.A., Zavarina L.O., Bachevskaya L.T., Chereshevnev I.A., Brykov V.A., Kovalev M.Y., Shevlyakov V.A., Sidorova S.V., Borzov S.I., Pogodin V.P., Fedorova L.K. Population structure of chum salmon *Oncorhynchus keta* in the Russian Far East, as revealed by microsatellite markers. *Russian Journal of Marine Biology*, 2011, vol. 37, no. 1, pp. 42–51.

- Bugaev A.V., Shpigalskaya N.Yu., Zikunova O.V., Feldman M.G., Zavarina L.O., Dubynin V.A., Artyukhina N.B., Shubkin S.V., Erokhin V.G., Koval M.V., Kovalenko M.N., Biryukov A.M., Fadeev E.S., Nagornov A.A. Analytical review of the results of the salmon season. *Bulletin of Pacific salmon studies in Far East*, 2018, vol. 13, pp. 14–41. (In Russian)
- Zhivotovsky L.A., Afanasiev K.I., Rubtsova G.A., Shitova M.V., Malinina T.V., Rakitskaya T.A., Prokhorovskaya V.D., Salmenkov E.A., Fedorova L.K., Borzov S.I., Pogodin V.P. On development of a DNA database for reproduction, identification and certification of populations of pacific salmon: an example from Chum salmon of Iturup Island. *Problems of Fisheries*, 2008, vol. 9, no. 1 (33), pp. 96–109. (In Russian)
- Zhivotovskiy L.A., Rubtsova G.I., Shitova M.V., Shevlyakov Ye.A., Fedorova L.K., Afanasiev K.I. 2010. Database of microsatellite DNA data on chum salmon from the Russian Far East. *Bulletin of Pacific salmon studies in Far East*, 2010, vol. 5, pp. 53–63. (In Russian)
- 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 the north-west part of the Pacific Ocean*. 2022(66):52–66. (In Russian) <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2022.66.52-67>
- Maniatis T., Fritsch E.F. and Sambrook J. *Molekul-yarnoe klonirovanie* [Molecular Cloning.] Moscow: Mir, 1984, 479 p.
- Shitova M.V., Afanasiev K.I., Rubtsova G.A., Malinina T.V., Sidorova S.V., Zhivotovsky L.A. Microsatellite DNA variation in chum salmon populations (*Oncorhynchus keta* Walbaum) from Sakhalin Island hatcheries. *Problems of Fisheries*, 2009, vol. 10, no. 1, pp. 102–115. (In Russian)
- Shitova M.V., Rakitskaya T.A., Prohorovskaya V.D., Malinina T.V., Politov D.V., Afanasyev K.I., Rubtsova G.A., Zhivotovsky L.A., Khokhlov Y.N., Nikiforov A.I., Afanasyev P.K., Orlova S.Y., Elnikov A.N., Bugaev A.V. Differentiation of Asian North Chum salmon (*Oncorhynchus keta* W.) based on microsatellite markers. *Russian Journal of Genetics*, 2020, vol. 56, no. 6, pp. 706–717.
- Anderson E.C., Waples R.S., Kalinowski S.T. An improved method for estimating the accuracy of genetic stock identification. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2007, vol. 65 (7). P. 1475–1486.
- Beacham T.D., Candy J.R., Wallace C., Shigehiko U., Sato S., Varnavskaya N.V., Le K.D., Wetklo M. Microsatellite stock identification of chum salmon on a Pacific Rim basis. *North American Journal of Fisheries Management*, 2009, vol. 29, pp. 1757–1776.
- Beacham T.D., Spilsted B., Le K.D., Wetklo M. Population structure and stock identification of chum salmon *Oncorhynchus keta* from British Columbia determined with microsatellite DNA variation. *Can. J. Zool.*, 2008, vol. 86, pp. 1002–1014.
- Beacham T.D., Candy J.R., Le K.D., Wetklo M. Population structure of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) across the Pacific Rim, determined from microsatellite analysis. *Fishery Bulletin*, 2009, vol. 107, no. 2, pp. 244–260.
- Botstein D., White R.L., Skolnick M.H., Davis R.W. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *Am. J. Hum. Genet.*, 1980, vol. 32, pp. 314–331.
- Chen J.-P., Sun D.-J., Dong Ch.-Zh., Liang B., Wu W.-H., Zhang S.-Y. Genetic analysis of four wild chum salmon *Oncorhynchus keta* populations in China based on microsatellite markers. *Environmental Biology of Fishes*, 2005, vol. 73, pp. 181–188.
- Dib C., Faum S., Fizames C., Samson D., Drouot N., Vignal A., Millasseau P., Marc S., Hazan J., Seboun E., Lathrop M., Gyapay G., Morissette J., Weissenbach J.A. Comprehensive genetic map of the human genome based on microsatellites. *Nature*, 1996, vol. 380, pp. 152–154.
- Felsenstein J. PHYLIP Phylogeny Inference Package (Version 3.2). *Cladistics*, 1989, vol. 5, pp. 164–166.
- Gruber B., Adamack A.T. Landgenreport: A new R function to simplify landscape genetic analysis using resistance surface layers. *Mol. Ecol. Resour.*, 2015, vol. 15 (5), pp. 1172–1178.
- Lewis P.O., Zaykin D.Yu. Genetic data analysis: computer program for the analysis of allelic data [Electronic resource]. 2001. URL: <http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/software.html>.
- Maureen P.S., Serena D., Olive R., Seeb L.W., Seeb J.E., Pascal C.E., Warheit K.I., Templin W. Chum salmon genetic diversity in the Northeastern Pacific Ocean assessed with single nucleotide polymorphisms (SNPs): Applications to Fishery Management. *North American Journal of Fisheries Management*, 2015, vol. 35, pp. 974–987.
- Nei M. Molecular evolutionary genetics. N.Y.: Columbia Univ., 1987, Press, 512 p.
- Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 2006, vol. 6, pp. 288–295.

Piry S., Alapetite A., Cornuet J.-M., Paetkau D., Baudouin L., Estoup A. GenClass2: A software for genetic assignment and first-generation migrant detection. *Journal of Heredity*, 2004, vol. 95, pp. 536–539.

Pritchard J.K., Stefens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 2000, vol. 155, pp. 945–959.

Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. Molecular Cloning: A laboratory manual. N.Y. Cold Spring Harbor Lab. Press. 1989, 1626 p.

Schneider S., Roessli D., Excoffier L. Arlequin ver. 2.000: A software for population genetics data analysis. Genetics and biometry laboratory, 2000, Univ. Geneva. Switzerland.

Smith C.T., Seeb L.W. Number of alleles as a predictor of the relative assignment accuracy of short tandem-repeat (STR) and single-nucleotide-polymorphism (SNP) baselines for chum salmon. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2008, vol. 137, pp. 751–762.

Sokal R.R., Rohlf F.G. Biometry. 2nd ed. W.H. Freeman & Co., 1981, San Francisco. CA. 859 p.

Статья поступила в редакцию: 12.10.2023

Одобрена после рецензирования: 28.10.2023

Статья принята к публикации: 08.11.2023

Информация об авторах

А.Д. Денисенко — вед. специалист
Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)

У.О. Муравская — вед. специалист
Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)

О.А. Пильганчук — канд. биол. наук, зав.
лабораторией Камчатского филиала ВНИРО
(КамчатНИРО)

Н.Ю. Шпигальская — канд. биол. наук,
руководитель Камчатского филиала ВНИРО
(КамчатНИРО)

В.В. Савенков — вед. специалист Камчатского
филиала ВНИРО (КамчатНИРО)

О.В. Зикунова — канд. биол. наук, зав.
лабораторией Камчатского филиала ВНИРО
(КамчатНИРО)

Information about the authors

Anastasiya D. Denisenko – Leading Specialist
(KamchatNIRO)

Ulyana O. Muravskaya – Leading Specialist
(KamchatNIRO)

Oksana A. Pilganchuk – Ph. D. (Biology),
Head of Lab. (KamchatNIRO)

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

Vladimir V. Savenkov – Leading Specialist
(KamchatNIRO)

Olga V. Zikunova – Ph. D. (Biology), Head of Lab.
(KamchatNIRO)