

Научная статья / Original article

УДК 597.552.511:575.174

doi:10.15853/2072-8212.2023.71.5-22



ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ МОЛОДИ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (WALBAUM) НЕЧЕТНОЙ ЛИНИИ ВОСПРОИЗВОДСТВА ПО РЕЗУЛЬТАТАМ РЕСТРИКЦИОННОГО АНАЛИЗА МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК И АНАЛИЗА ОДНОНУКЛЕОТИДНЫХ ПОЛИМОРФИЗМОВ

Шпигальская Нина Юрьевна^{1✉}, Зеленина Дарья Александровна², Пильганчук Оксана Александровна¹, Сошникова Валерия Александровна², Муравская Ульяна Олеговна¹, Денисенко Анастасия Дмитриевна¹, Савенков Владимир Владимирович¹, Бугаева Екатерина Александровна¹

¹Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО), Петропавловск-Камчатский, Россия, shpigalskaya.n.u@kamniro.ru✉

²Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), Москва, Россия

Аннотация. Представлены данные о региональном составе морских смешанных скоплений молоди горбуши Охотоморского бассейна в период посткатадромных миграций 2022 г. Выявлена высокая вероятность значительного преобладания нерестовых возвратов горбуши северного комплекса стад в 2023 г. относительно величины ее подходов в южные регионы. 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 по итогам путины 2023 г. Полностью подтвердился прогноз о преобладании горбуши северного комплекса стад, а также о нетипично малой доле рыб из водных объектов о. Итуруп. Близки к фактическому вылову и оценки по о. Сахалин и южной части материкового побережья Охотского моря.

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

Благодарности: 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. Работа выполнена в рамках Государственного задания ФГБНУ «ВНИРО» и при поддержке гранта Минобрнауки РФ (соглашение № 075-15-2021-1084).

Для цитирования: Шпигальская Н.Ю., Зеленина Д.А., Пильганчук О.А., Сошникова В.А., Муравская У.О., Денисенко А.Д., Савенков В.В., Бугаева Е.А. Генетическая идентификация молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) нечетной линии воспроизводства по результатам рестрикционного анализа митохондриальной ДНК и анализа однонуклеотидных полиморфизмов // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2023. Вып. 71. С. 5–22.

GENETIC IDENTIFICATION OF JUVENILE PINK SALMON *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (WALBAUM) OF THE ODD-YEAR REPRODUCTION LINE ACCORDING TO RESULTS OF RESTRICTION ANALYSIS OF MITOCHONDRIAL DNA AND ANALYSIS OF SINGLE-NUCLEOTIDE POLYMORPHISM

Nina Yu. Shpigalskaya^{1✉}, Darya A. Zelenina², Oksana A. Pilganchuk¹, Valeria A. Soshnina², Ulyana O. Muravskaya¹, Anastasiya D. Denisenko¹, Vladimir V. Savenkov¹, Ekaterina A. Bugaeva¹

¹Kamchatka Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO), Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, shpigalskaya.n.u@kamniro.ru✉

²Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), Moscow, Russia

Abstract. Data on the regional composition of mixed marine aggregations of juvenile pink salmon during postcatadromous migrations in the basin of the Sea of Okhotsk in 2022 are demonstrated. A high probability of a significant predominance is revealed for pink salmon spawning returns 2023 of the northern stock complex compared to the southern ones. Identification estimates for juvenile fish obtained from RFLP analysis of mtDNA and analysis of allelic variability of SNP loci are compared to the values of actual regional catches and spawning returns. Close correspondence between the calculated estimates and actual data on the results of the 2023 fishing season was noted. Forecast about predominance of pink salmon of the northern stock complex, as well as about atypically low proportion of fish from water bodies of Iturup Island is fully confirmed. The estimates for Sakhalin Island and the southern part of the continental coast of the Sea of Okhotsk are close to the actual catch.

Keywords: pink salmon, basin of the Sea of Okhotsk, mixed aggregations, juvenile fish, genetic identification, spawning runs, regional catches

Acknowledgments: the authors express their sincere gratitude to all 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 collect high-quality samples in the difficult conditions of surveys in the Sea of Okhotsk. The work was carried out within the framework of the State Assignment of FSBSI "VNIRO" and supported by a grant from the Ministry of Education and Science of the Russian Federation (Agreement No. 075-15-2021-1084).

For citation: Shpigalskaya N.Yu., Zelenina D.A., Pilganchuk O.A., Soshnina V.A., Muravskaya U.O., Denisenko A.D., Savenkov V.V., Bugaeva E.A. Genetic identification of juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) of the odd-year reproduction line on results of restriction analysis of mitochondrial DNA and analysis of single-nucleotide polymorphism // The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. 2023. Vol. 71. P. 5–22.

Горбуша общепризнанно является наиболее сложным объектом для прогнозирования численности нерестовых подходов в регионы воспроизводства. Среди видов тихоокеанских лососей для нее характерны самая высокая численность и широкий диапазон ее флуктуации, самый короткий — двухлетний — жизненный цикл. Данные филогеографических исследований свидетельствуют об относительно коротком времени самостоятельной эволюции двух репродуктивно независимых линий четных и нечетных лет нереста (Чуриков, 2001; Churikov, Gharrett, 2002). Этот ряд особенностей отразился в сформировавшейся картине внутривидовой генетической подразделенности, а также в оценках популяционно-генетической дифференциации (в пределах линий четных и нечетных лет), которые значительно ниже, чем у других видов тихоокеанских лососей. Следует также отметить значительно меньшую степень выраженности структурированности нечетной линии относительно четной. Тем не менее результаты генетических исследований горбуши на основании полиморфизма длин рестриктных фрагментов участка *Cytb/D-loop* митохондриальной ДНК, имеющего региональный характер, позволяют успешно применять их для целей прогнозирования (Бугаев и др., 2023).

Для горбуши, как основного вида лососевого промысла на Дальнем Востоке России, особенно значимы точные оценки прогнозируемого вылова, отражающие современные тренды динамики численности нерестовых запасов вида. Следует обратить особое внимание, что в последние годы нерестовые подходы горбуши в регионы Охотоморского бассейна и, соответственно, их промысловое освоение характеризуются крайней нестабильностью. Так, для Западной Камчатки достаточно продолжительный временной период отличительной чертой динамики численности запасов горбуши было чередование урожайной четной линии воспро-

изводства и неурожайной — нечетной. Однако в последние годы наметился перелом этой закономерности, когда, например, в четном 2022 г. численность подходов производителей составила всего 23 млн рыб, а в условно неурожайном 2021 г. — 229 млн особей (Бугаев и др., 2023). В этих условиях определение численности и состава молоди, уже миновавшей наиболее критический этап жизненного цикла, связанный с переходом в морскую среду и в первую очередь влияющий на формирование численности поколений, может являться основой при разработке региональных прогнозов дальнейших нерестовых возвратов производителей.

Начиная с 2009 г., региональный состав смешанных морских скоплений молоди горбуши по материалам ежегодных траловых съемок в ранний морской период нагула в Охотском море определялся на основании данных RFLP-анализа (анализа полиморфизма длин рестриктных фрагментов) участка *Cytb/D-loop* мтДНК, а в 2021 г. для этих целей была впервые использована и другая система маркеров генетической изменчивости — точечные однонуклеотидные полиморфизмы (SNP-локусы) (Косицына и др., 2022). Первый опыт применения данных по аллельной изменчивости SNP-локусов для практических целей прогнозирования нерестовых подходов горбуши в регионы воспроизводства оказался весьма успешен, показано близкое соответствие идентификационных оценок регионального соотношения молоди и последующих региональных подходов производителей на Западную Камчатку и северную часть материкового побережья Охотского моря (МПОМ), о. Сахалин, о. Итуруп и южную часть МПОМ (Косицына и др., 2022; Бугаев и др., 2023; Шевляков и др., 2023).

В настоящее время разработаны панели SNP-локусов для четной и нечетной линий горбуши (Zelenina et al., 2023), что позволяет продолжить ранее начатые исследования.

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

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор биологического материала проведен в период с 13 по 24 октября 2021 г. при выполнении осенней учетной траловой съемки молоди горбуши в Охотском море на НИС «Профессор Кагановский» и НИС «ТИНРО» (рис. 1, табл. 1). В анализ включены выборки из уловов, где результативность тралений (экз./тра-

ление) превышала 300 особей. Тканевые пробы горбуши фиксировали 96%-м этанолом. Всего было проанализировано 1186 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). Амплификацию проводили в 25 мкл смеси, содержащей 10×Encyclo buffer, 50×смесь dNTP (0,2 мМ 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).

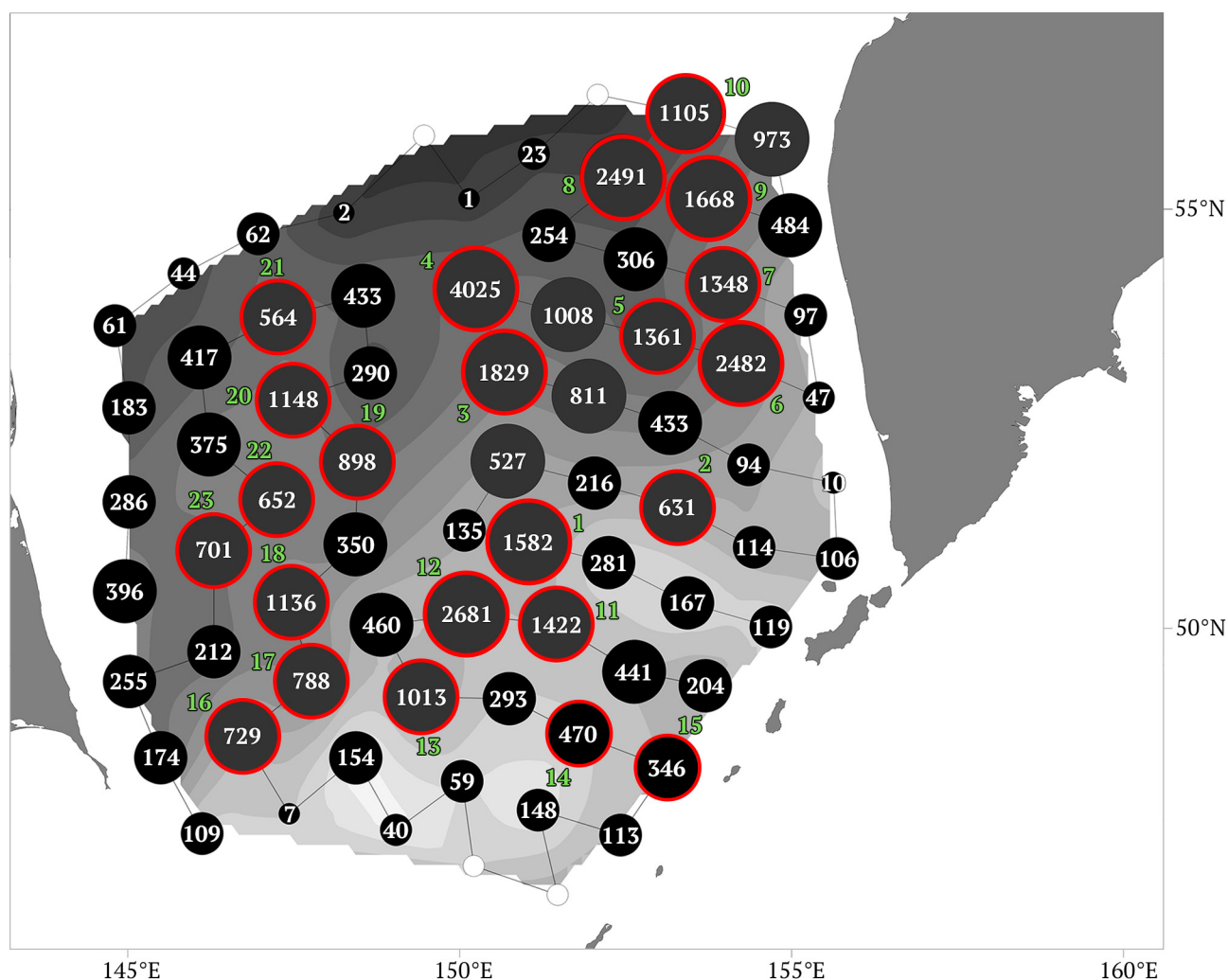


Рис. 1. Распределение уловов молоди горбуши (экз./траление) в Охотском море по данным осенней траловой съемки, выполненной на НИС «Профессор Кагановский» и НИС «ТИНРО» (красным цветом обозначены траловые станции, из уловов которых отобраны включенные в анализ выборки, зеленым — номера выборок, соответствуют номерам, указанным в табл. 1, 7 и 8)
Fig. 1. Distribution of the catches of juvenile pink salmon (ind./trawling) in the Sea of Okhotsk based on the data of autumn trawl survey carried by the R/V “Professor Kaganovsky” and R/V “TINRO” (red marks the trawl stations of catch samples included into analysis, green – the numbers of samples in Tables 1, 7 and 8)

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 2022 г.
Table 1. Characteristics of the data included in the analysis for regional genetic identification of juvenile pink salmon in mixed aggregations in the Sea of Okhotsk in the course of autumn trawl survey on the R/V “Professor Kaganovsky” and R/V “TINRO” in October 2022

№ вы- борки Sample №	№ тра- ления Trawl №	Дата сбора Sampling date	Координаты, с. ш. / в. д. Coordinates, N/E	Экз./траление Specimens/ trawl	Количество исследованных образцов с использованием RFLP/SNP-маркеров Fish number analyzed using RFLP/SNP markers
НИС «Профессор Кагановский» / R/V “Professor Kaganovsky”					
1	35	13.10.2022	51°21'2"/151°02'1"	1582	49/46
2	39	14.10.2022	51°44'2"/153°16'6"	631	35/-
3	46	16.10.2022	53°12'9"/150°40'1"	1829	46/47
4	47	17.10.2022	54°07'4"/150°14'9"	4025	75/92
5	49	17.10.2022	53°36'2"/152°58'6"	1361	48/46
6	50	18.10.2022	53°18'8"/154°14'0"	2482	50/46
7	53	18.10.2022	54°11'1"/153°58'0"	1348	49/46
8	56	20.10.2022	55°21'5"/152°26'9"	2491	50/46
9	57	21.10.2022	55°06'7"/153°45'7"	1668	50/46
10	60	22.10.2022	56°03'5"/153°23'8"	1105	50/46
НИС «ТИНРО» / R/V “TINRO”					
11	95	14.10.2022	50°26'9"/151°27'1"	1422	50/46
12	96	14.10.2022	50°33'5"/150°06'4"	2682	95/94
13	98	15.10.2022	49°39'2"/149°25'0"	1013	50/46
14	100	15.10.2022	49°14'9"/151°46'9"	471	49/47
15	101	16.10.2022	48°52'5"/153°06'7"	346	49/-
16	110	19.10.2022	49°13'7"/146°43'7"	729	48/46
17	111	20.10.2022	49°50'0"/147°45'3"	789	47/47
18	112	20.10.2022	50°41'5"/147°27'6"	1136	49/47
19	114	21.10.2022	52°14'0"/148°27'8"	898	49/47
20	115	21.10.2022	52°54'5"/147°29'7"	1148	48/47
21	118	22.10.2022	53°48'9"/147°16'0"	564	50/-
22	121	23.10.2022	51°48'9"/147°15'0"	652	50/47
23	122	24.10.2022	51°16'0"/146°17'8"	701	50/47
Итого / In Total:					1186/1022

В качестве популяционно-генетических маркеров использовали комбинированные гаплотипы мтДНК, частоты которых получены на основе анализа полиморфизма длин рестриктивных фрагментов участка *Cytb/D-loop* (RFLP-анализ; эндонуклеазы рестрикции: *DdeI*, *Hin6.I*, *HinfI*, *MspI*, *RsaI*, *Cfr13.I*).

Референсная база данных по результатам RFLP-анализа мтДНК создана в лаборатории молекулярной генетики Камчатского филиала ФГБНУ «ВНИРО» и для нечетной линии воспроизводства горбуши включает 26 выборок (1648 экз.) из нерестовых водоемов Западной Камчатки, северной части материковой побережья Охотского моря (СчМПОМ), о. Сахалин и о. Итуруп (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 27 выборок (1264 экз.) горбуши нечетных лет нереста из локальных популяций следующих регионов воспроизводства

бассейна Охотского моря: Западная Камчатка, северная и южная части материкового побережья Охотского моря (СчМПОМ и ЮчМПОМ соответственно), о. Сахалин и о. Итуруп (табл. 3, рис. 2).

Из смешанных охотоморских скоплений молоди горбуши проанализировано 20 выборок (1022 экз.) (табл. 1). Исследованные экземпляры генотипированы по 11-ти SNP-локусам: *GOR-OD_16062_57*, *GOR-OD_180_27*, *GOR-OD_30678_51*, *GOR-OD_84997_61*, *GOR-OD_26342_27*, *GOR-OD_13427_28*, *GOR-OD_87107_52*, *GOR-OD_52301_32*, *GOR-OD_6663_70*, *GOR-OD_28942_40*, *GOR-OD_33643_55*. 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). Иерархический анализ молекулярной изменчивости выполнен в программе AMOVA в пакете программ Arlequin2000 (Schneider et al., 2000).

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).

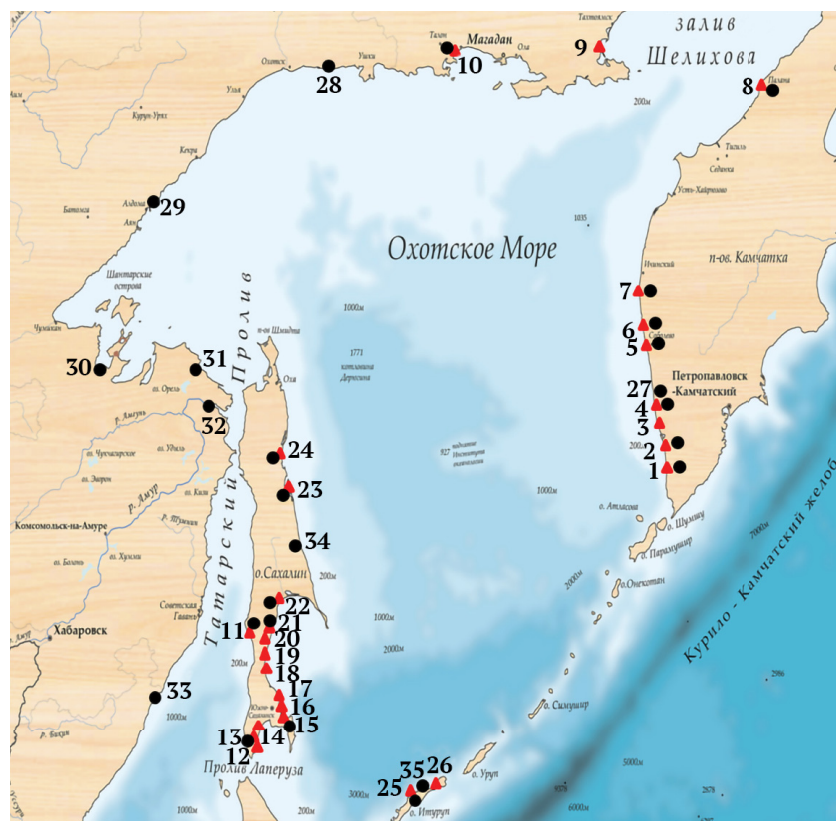


Рис. 2. Карта-схема сбора выборок из нерестовых водоемов горбуши (▲ — референсные выборки, исследованные по RFLP-маркерам, ● — референсные выборки, исследованные по SNP-маркерам; номера выборок соответствуют указанным в таблицах 2–3)

Fig. 2. Schematic map of sampling from pink salmon spawning rivers (▲ – reference samples examined by RFLP-markers, ● – reference samples examined by SNP-markers; the numbers of the samples are as 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 Region	№ выборки* Sample number*	Локальность Stream	Год сбора Sampling year	Объем выборки Sample size
Западная Камчатка West Kamchatka	1	Р. Опала / Orpala R.	2013	46
	2	Р. Большая / Bolshaya R.	2009, 2011, 2013, 2015	191
	3	Р. Утка / Utka R.	2009	49
	4	Р. Кихчик / Kikhchik R.	2009, 2011	100
	5	Р. Большая Воровская Bolshaya Vorovskaya R.	2009, 2013	91
	6	Р. Колпакова / Kolpakova R.	2009	48
	7	Р. Облуковина / Oblukovina R.	2015	33
СчМПОМ NpCCSO	8	Р. Палана / Palana R.	2009	39
	9	Р. Яма / Yama R.	2011	46
О. Сахалин Sakhalin Island	10	Р. Тауй / Taui R.	2009, 2011	99
	11	Р. Айнская / Ainskaya R.	2009	44
	12	Р. Тамбовка / Tambovka R.	2011	50
	13	Р. Урюм / Uryum R.	2009	49
	14	Р. Таранай / Taranai R.	2011	48
	15	Р. Очепуха** / Ochepukha R.**	2009, 2016	95
	16	Р. Вознесенка / Voznesenka R.	2011	50
	17	Р. Бахура / Bakhura R.	2009	49
	18	Р. Фирсовка / Firsovka R.	2009, 2011	90
	19	Р. Мануй / Manui R.	2011	40
	20	Р. Пугачевка** / Pugachevka R.**	2016	49
	21	Р. Гребянка / Grebyanka R.	2011	47
	22	Р. Поронай / Poronai R.	2009	45
	23	Р. Тымь / Tum' R.	2009	49
Южные Курилы (о. Итуруп) Southern Kurils (Iturup Island)	24	Р. Большой Гаромай Bolshoy Garomai R.	2009	49
	25	Р. Курилка / Kurilka R.	2011, 2013	122
	26	Р. Славная / Slavnaya R.	2013	30

Примечание. *Соответствует номерам референсных выборок на рис. 2. **Молодь, материал собран в период ската
Note. *Corresponds to reference sample numbers in Fig. 2. **Juvenile fish, collected during downstream migration

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

Регион Region	Порядковый № / № выборки* Sample №*	Локальность Stream	Год сбора Sampling year	Объем выборки Sample size
Западная Камчатка West Kamchatka	1/1	Р. Опала / Opala R.	2013	47
	2/2	Р. Большая / Bolshaya R.	2015	47
	3/4	Р. Кихчик / Kikhchik R.	2015	47
	4/27	Р. Пымта / Pymta R.	2021	47
	5/5	Р. Большая Воровская Bolshaya Vorovskaya R.	2017	46
	6/6	Р. Колпакова / Kolpakova R.	2009	47
	7/7	Р. Облуковина / Oblukovina R.	2015	47
	8/8	Р. Палана / Palana R.	2015	47
СчМПОМ NpCCSO	9/10	Р. Тауй / Taui R.	2017	46
	10/28	Р. Иня / Inya R.	2017	46
ЮчМПОМ SpCCSO	11/29	Р. Алдома / Aldoma R.	2017	47
	12/30	Р. Тугур / Tugur R.	2019	47
	13/31	Р. Коль / Kol' R.	2019	47
	14/32	Р. Амур / Amur R.	2019	47
	15/33	Р. Ботчи / Botchi R.	2019	47
	16/22	Р. Поронай / Poronai R.	2009	47
	17/11	Р. Айнская / Ainskaya R.	2009	47
	18/15	Р. Очепуха / Ocherukha R.	2009	47
О. Сахалин Sakhalin Island	19/13	Р. Урюм / Uryum R.	2009	47
	20/23	Р. Тымь / Tym' R.	2009	47
	21/24	Р. Большой Гаромай Bolshoi Garomai R.	2009	46
	22/21	Р. Гребянка / Grebyanka R.	2011	47
	23/34	Р. Лангери (ранняя) Langeri R. (early)	2017	47
	24/34	Р. Лангери (поздняя) Langeri R. (late)	2017	47
	25/25	Р. Курилка / Kurilka R.	2013	46
Южные Курилы (о. Итуруп) Southern Kurils (Iturup Island)	26/35	Р. Рейдовая (ранняя) Reydovaya R. (early)	2013	47
	27/35	Р. Рейдовая (поздняя) Reydovaya R. (late)	2013	47

Примечание. *Соответствует номерам референсных выборок на рис. 2
Note. *Corresponds to reference sample numbers in Fig. 2

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее по данным RFLP-анализа фрагмента *Cytb/D-loop* мтДНК горбуши нечетной линии воспроизводства из 26 водных объектов Охотоморского бассейна выявлено 32 гаплотипических варианта (рис. 3), подтвержден региональный характер изменчивости частот гаплотипов (Shpigalskaya et al., 2013).

Иерархический анализ молекулярной изменчивости (AMOVA), наблюдаемой в нечетных поколениях горбуши, свидетельствует о том, что оценки межрегиональной дифференциации значительно превышают оценки на межпопуляционном уровне в пределах регионов (табл. 4). Межгрупповая компонента изменчивости наиболее высока при формировании трех региональных групп популяций — «северная» группа (Западная Камчатка и СчМПОМ), о. Сахалин и о. Итуруп, хотя и при данном варианте анализа этот показатель относительно невысоок, заметно уступая аналогичным оценкам для четной линии воспроизводства горбуши (Shpigalskaya et al., 2012, 2016).

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, локальными популяциями южнокурильского острова Итуруп и региональной группой, объединяющей о. Сахалин и южную часть материкового побережья Охотского моря (Zelenina et al., 2023). При формировании четырех региональных групп популяций показатель межгрупповой компоненты изменчивости несколько снижается и, составляя 7,75% (Zelenina et al., 2023), остается на существенно более высоком уровне относительно аналогичного показателя, полученного на основе гаплотипической изменчивости мтДНК — 1,83% (табл. 4).

Для проверки возможности использования полученных результатов, свидетельствующих о генетической неоднородности охотоморской горбуши, в целях определения состава смешан-

ных 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 нечетных лет воспроизводства в среднем находится на уровне 52,4%, что не позволяет с необходимой степенью достоверности проводить их идентификацию. С большой вероятностью такие результаты будут сопровождаться чрезмерной погрешностью, поэтому была про-

ведена оценка точности идентификации на уровне регионов.

Оценки точности региональной идентификации горбуши нечетных лет воспроизводства по результатам RFLP-анализа мтДНК приведены в таблице 5, по результатам анализа аллельной изменчивости SNP-локусов — в таблице 6.

При более дробном делении регионов, в случае использования RFLP-маркеров, точность идентификации существенно снижается, составляя для Западной Камчатки 68,2%, для северной части МПОМ — 58,6%, в связи с чем сделано заключение о возможности корректной

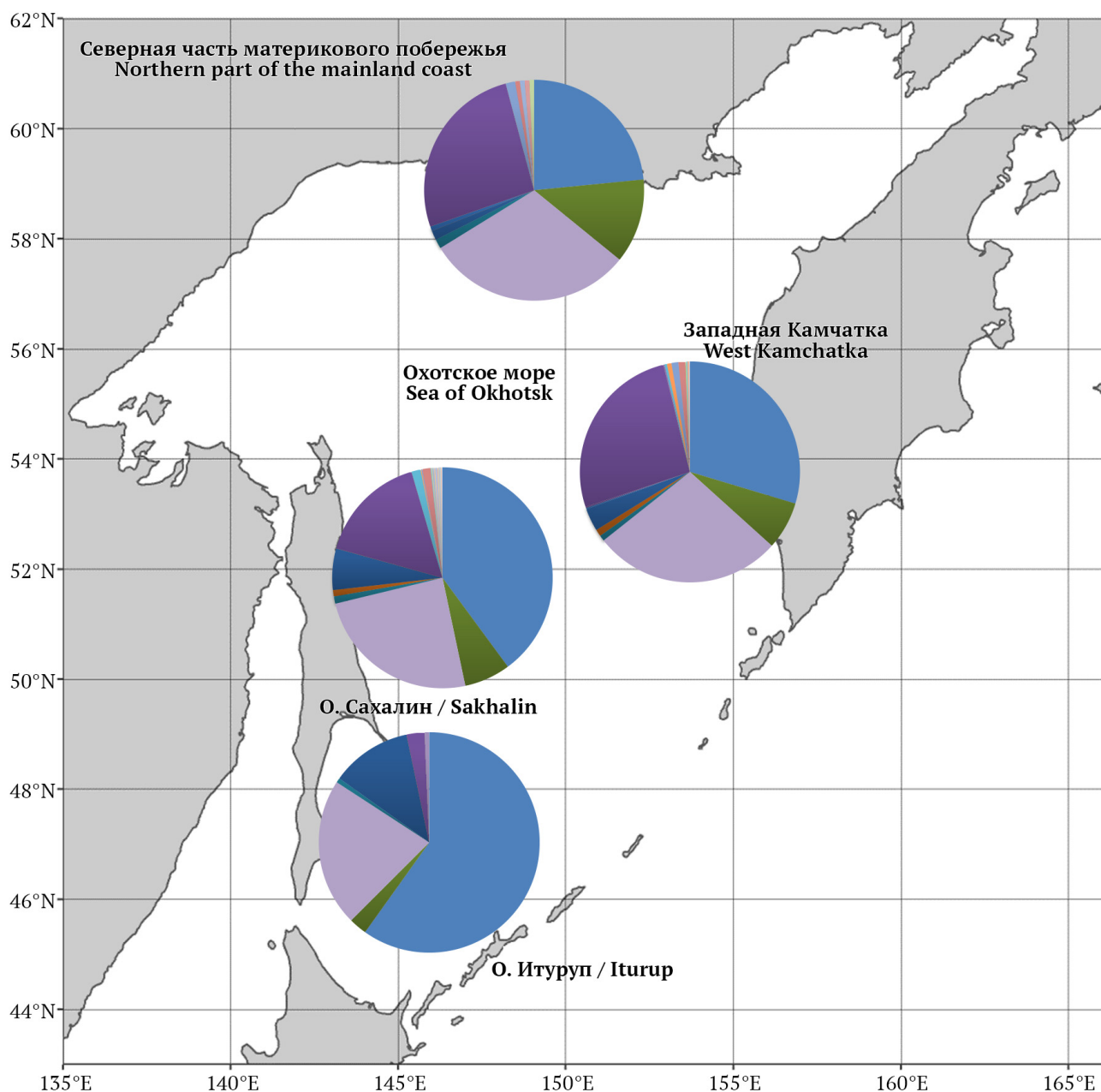


Рис. 3. Распределение частот 32 гаплотипов мтДНК горбуши нечетной линии воспроизводства в регионах Охотоморского бассейна
Fig. 3. Distribution of frequencies of 32 pink salmon mtDNA haplotypes of the odd-year reproduction in the regions within the basin of the Sea of Okhotsk

идентификации только трех региональных комплексов для горбуши четной линии: Западная Камчатка и северная часть МПОМ, о. Сахалин и о. Итуруп (Курильские острова).

На основе аллельной изменчивости SNP-локусов с высокой степенью точности в смешанных уловах молоди горбуши возможно определение соотношения особей из четырех

регионов воспроизводства: Западная Камчатка и северная часть МПОМ, южная часть МПОМ (Хабаровский край, в т. ч. р. Амур), о. Сахалин, о. Итуруп (Курильские острова). По данной системе генетических маркеров в наименьшей степени дифференцированы особи о. Сахалин и южной части МПОМ, при выявлении долей которых будет наблюдаться относительно вы-

Таблица 4. Иерархический анализ молекулярной изменчивости (AMOVA), наблюдаемой в нечетных поколениях горбуши на основе гаплотипической изменчивости мтДНК
Table 4. Hierarchical analysis of molecular variation (AMOVA) based on mtDNA haplotypic variation in odd-year generations of pink salmon

	Вариант анализа Version of analysis	Источник изменчивости Source of variability	Доля изменчивости, % Percent of variability, %
1	Все выборки All samples	Межпопуляционная Interpopulational	2,37
		Внутрипопуляционная Intrapopulational	97,63
2	Четыре региональные группы популяций Охотоморского бассейна: Западная Камчатка, о. Сахалин, о. Итуруп, северная часть материкового побережья Охотского моря Four regional population groups in the basin of the Sea of Okhotsk: West Kamchatka, Sakhalin Island, Iturup Island, Northern part of the continental coast of the Sea of Okhotsk	Межгрупповая Intergroupal	1,57
		Межпопуляционная в группах Interpopulational within groups	0,62
		Внутрипопуляционная Intrapopulational	97,81
3	Три региональные группы популяций Охотоморского бассейна: «северная» (Западная Камчатка, северная часть материкового побережья Охотского моря), о. Сахалин и о. Итуруп Three regional population groups in the basin of the Sea of Okhotsk: "northern" (West Kamchatka, Northern part of the continental coast of the Sea of Okhotsk), Sakhalin Island and Iturup Island	Межгрупповая Intergroupal	1,83
		Межпопуляционная в группах Interpopulational within groups	0,59
		Внутрипопуляционная Intrapopulational	97,58
4	Две региональные группы популяций Охотоморского бассейна: «северная» (Западная Камчатка, северная часть материкового побережья Охотского моря) и «южная» (о. Сахалин, о. Итуруп) Two regional population groups in the basin of the Sea of Okhotsk: "northern" (West Kamchatka, Northern part of the continental coast of the Sea of Okhotsk) and "southern" (Sakhalin Island, Iturup Island)	Межгрупповая Intergroupal	1,15
		Межпопуляционная в группах Interpopulational within groups	1,04
		Внутрипопуляционная Intrapopulational	97,81

Таблица 5. Оценка регионального состава смоделированных смешанных выборок горбуши поколения нечетных лет воспроизводства на основе изменчивости RFLP-маркеров, % (в скобках указана стандартная ошибка). Оценки, выделенные жирным шрифтом, теоретически должны быть равны 100%
Table 5. Estimated regional composition of simulated mixed samples of odd-year generation pink salmon based on RFLP marker variability, % (standard error in parentheses). Estimates in bold should theoretically equal 100%

№	Регион / Region	1	2	3
1	Западная Камчатка и СчМПОМ / West Kamchatka and NpCCSO	73,6 _(14,1)	18,1	1,4
2	О. Сахалин / Sakhalin Island	25,3	74,8 _(13,9)	8,7
3	О. Итуруп / Iturup Island	0,7	6,6	89,7 _(9,6)
	Неизвестные / Unidentified	0,4	0,5	0,2
	Σ	100	100	100

Таблица 6. 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 6. Estimated regional composition of simulated mixed samples of odd-year generation pink salmon based on SNP marker variability, % (standard error in parentheses). Estimates in bold should theoretically equal 100%

№	Регион / Region	1	2	3	4
1	Западная Камчатка и СчМПОМ / West Kamchatka and NpCCSO	96,3 _(2,7)	7,4	0,1	0,0
2	ЮчМПОМ (включая бассейн р. Амур) / SpCCSO (including the Amur River basin)	3,1	76,5 _(9,0)	8,8	0,0
3	О. Сахалин / Sakhalin Island	0,6	16,1	88,7 _(5,5)	4,6
4	О. Итуруп / Iturup Island	0,0	0,0	1,4	95,4 _(4,2)
	Неизвестные / Unidentified	0,0	0,0	0,0	0,0
	Σ	100	100	100	100

сокая погрешность. Однако следует отметить, что результаты симуляционного анализа свидетельствуют о том, что точность региональной идентификации на основе выявленного однонуклеотидного полиморфизма (табл. 6) существенно выше, чем при использовании данных RFLP-анализа мтДНК (табл. 5).

В таблицах 7–8 и на рисунках 4–6 представлены результаты идентификации молоди горбуши в выборках из уловов осенней траловой съемки 2022 г., а также региональное соотношение при различных вариантах объединения выборок и в результате анализа всего материала в целом.

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 2022 г. на основе изменчивости RFLP-маркеров
Table 7. Percentage of juvenile pink salmon from different regions of the basin of the Sea of Okhotsk (standard errors of calculated estimates are given in parentheses) in samples from the autumn trawl survey catches on the R/V “Professor Kaganovsky” and R/V “TINRO” in 2022 based on RFLP marker variability

№ выборки Sample №	№ траления Trawl №	Западная Камчатка и СЧМПОМ West Kamchatka and NpCCSO	О. Сахалин Sakhalin Island	О. Итуруп Iturup Island
НИС «Профессор Кагановский» / R/V “Professor Kaganovsky”				
1	35	54,8 _(65,37)	27,7 _(52,89)	17,5 _(22,24)
2	39	0,5 _(1,86)	90,9 _(30,54)	8,6 _(30,49)
3	46	56,0 _(22,50)	42,7 _(25,45)	1,3 _(12,69)
4	47	80,2 _(19,54)	14,9 _(30,16)	4,9 _(17,92)
5	49	90,8 _(20,73)	9,2 _(20,73)	0,0
6	50	37,1 _(30,82)	62,9 _(30,82)	0,0
7	53	2,0 _(0,69)	89,9 _(7,26)	8,1 _(7,22)
8	56	70,2 _(20,18)	29,8 _(20,18)	0,0
9	57	73,2 _(36,27)	26,8 _(36,27)	0,0
10	60	94,1 _(11,24)	0,0	5,9 _(11,24)
НИС «ТИНРО» / R/V “TINRO”				
11	95	32,7 _(33,53)	64,5 _(39,45)	2,8 _(12,91)
12	96	77,3 _(33,80)	18,6 _(14,85)	4,1 _(29,32)
13	98	62,0 _(58,18)	37,5 _(58,18)	0,5 _(2,95)
14	100	32,1 _(49,78)	67,9 _(49,78)	0,0
15	101	11,1 _(17,40)	69,8 _(32,92)	19,1 _(23,23)
16	110	0,0	99,3 _(2,91)	0,7 _(2,91)
17	111	53,9 _(49,53)	46,1 _(49,53)	0,0
18	112	37,9 _(30,30)	62,1 _(30,30)	0,0
19	114	46,4 _(79,20)	53,4 _(79,22)	0,2 _(0,80)
20	115	79,4 _(72,60)	20,0 _(71,92)	0,6 _(1,40)
21	118	77,9 _(31,28)	22,1 _(31,28)	0,0
22	121	55,5 _(31,67)	43,0 _(36,14)	1,5 _(21,16)
23	122	3,9 _(12,33)	96,1 _(12,33)	0,0
Район севернее 52° с. ш.: выборки № 3–10, 19–21 Area north of 52° N: samples No. 3–10, 19–21		85,9 _(6,25)	9,0 _(6,03)	5,1 _(3,94)
Район между 52° и 50° с. ш.: выборки № 1, 2, 11, 12, 18, 22, 23 Area between 52° and 50° N: samples No. 1, 2, 11, 12, 18, 22, 23		46,0 _(31,97)	54,0 _(31,97)	0,0
Район южнее 50° с. ш.: выборки № 3–17 Area south of 50° N: samples No. 13–17		13,0 _(25,75)	87,0 _(25,75)	0,0
Северо-восточный район: выборки № 3–10 North-eastern area: samples No. 3–10		88,9 _(7,20)	5,6 _(5,50)	5,5 _(7,60)
Юго-восточный район: выборки № 1, 2, 11–15 South-eastern area: samples No. 1, 2, 11–15		50,5 _(20,11)	49,5 _(20,11)	0,0
Западный район: выборки № 16–23 Western area: samples No. 16–23		62,1 _(17,87)	37,9 _(17,87)	0,0
Все выборки All samples		63,8_(8,89)	32,3_(9,06)	3,9_(3,40)

Таблица 8. 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 8. Percentage of juvenile pink salmon from different regions of the basin of the Sea of Okhotsk (standard errors of calculated estimates are given in parentheses) in samples from the autumn trawl survey catches on the R/V “Professor Kaganovsky” and R/V “TINRO” in 2021 based on SNP marker variability

№ выборки Sample №	№ траления Trawl №	Западная Камчатка и СчМПОМ West Kamchatka and NpCCSO	ЮчМПОМ SpCCSO	О. Сахалин Sakhalin Island	О. Итуруп Iturup Island
НИС «Профессор «Кагановский» / R/V “Professor Kaganovsky”					
1	35	84,2 _(11,47)	0,1 _(0,40)	13,4 _(11,38)	2,3 _(2,82)
3	46	86,6 _(28,09)	8,4 _(32,39)	5,0 _(13,14)	0,0
4	47	96,2 _(8,94)	0,0	3,8 _(8,94)	0,0
5	49	96,1 _(3,78)	0,0	3,9 _(3,78)	0,0
6	50	100,0 _(1,37)	0,0	0,0	0,0
7	53	97,3 _(6,81)	0,0	2,7 _(6,81)	0,0
8	56	97,6 _(10,35)	2,4 _(10,35)	0,0	0,0
9	57	96,5 _(3,40)	0,0	3,5 _(3,40)	0,0
10	60	100,0 _(0,00)	0,0	0,0	0,0
НИС «ТИНРО» / R/V “TINRO”					
11	95	38,2 _(20,87)	21,4 _(36,98)	24,8 _(30,51)	15,6 _(10,65)
12	96	56,8 _(11,71)	26,2 _(19,74)	7,3 _(14,93)	9,7 _(4,87)
13	98	58,5 _(14,28)	21,7 _(19,30)	13,5 _(15,29)	6,3 _(6,14)
14	100	72,6 _(9,78)	0,0	16,6 _(14,12)	10,8 _(9,01)
16	110	14,1 _(14,33)	50,5 _(25,84)	35,4 _(22,66)	0,0
17	111	30,9 _(12,49)	34,2 _(21,75)	34,9 _(18,84)	0,0
18	112	57,5 _(15,78)	32,1 _(29,87)	10,4 _(23,40)	0,0
19	114	88,3 _(8,69)	11,6 _(9,00)	0,1 _(1,53)	0,0
20	115	84,5 _(15,78)	14,2 _(17,74)	1,3 _(4,37)	0,0
22	121	81,7 _(8,60)	0,0	16,6 _(9,03)	1,7 _(3,98)
23	122	93,7 _(4,79)	0,0	6,3 _(4,79)	0,0
Район севернее 52° с. ш.: выборки № 3–10, 19, 20 Area north of 52° N: samples No. 3–10, 19, 20		94,9 _(3,32)	3,5 _(3,45)	1,6 _(1,61)	0,0
Район между 52° и 50° с. ш.: выборки № 1, 11, 12, 18, 22, 23 Area between 52° and 50° N: samples No. 1, 11, 12, 18, 22, 23		67,9 _(5,48)	15,5 _(8,45)	11,5 _(6,57)	5,1 _(2,30)
Район южнее 50° с. ш.: выборки № 13, 14, 16, 17 Area south of 50° N: samples No. 13, 14, 16		43,0 _(7,43)	21,6 _(10,26)	33,6 _(12,62)	1,8 _(4,23)
Северо-восточный район: выборки № 3–10 North-eastern area: samples No. 3–10		98,0 _(1,22)	0,0	2,0 _(1,22)	0,0
Юго-восточный район: выборки № 1, 11–14 South-eastern area: samples No. 1, 11–14		65,2 _(5,64)	11,3 _(9,56)	14,4 _(8,46)	9,1 _(2,88)
Западный район: выборки № 16–20, 22, 23 Western area: samples No. 16–20, 22, 23		62,8 _(8,23)	21,9 _(12,12)	15,3 _(11,44)	0,0
Все выборки All samples		78,5_(4,10)	6,7_(5,77)	12,8_(3,74)	2,0_(1,17)

Полученные результаты свидетельствуют о том, что в региональном составе исследованных выборок преобладает северный комплекс стад. При RFLP-анализе всего массива выборок доля горбуши северного региона (Западная Камчатка и СчМПОМ) составляет 63,8%, а с учетом погрешности метода может составить около ¾ всей учтенной численности. Севернее

52° с. ш. доля этой группы достигает уровня более 85% (рис. 5). Доля сахалинской горбуши повышается в южном направлении, максимальное ее значение получено при оценке состава объединенной выборки из района съемки южнее 50° с. ш. Доля горбуши Курильских островов относительно мала и в целом не превышает 4%.

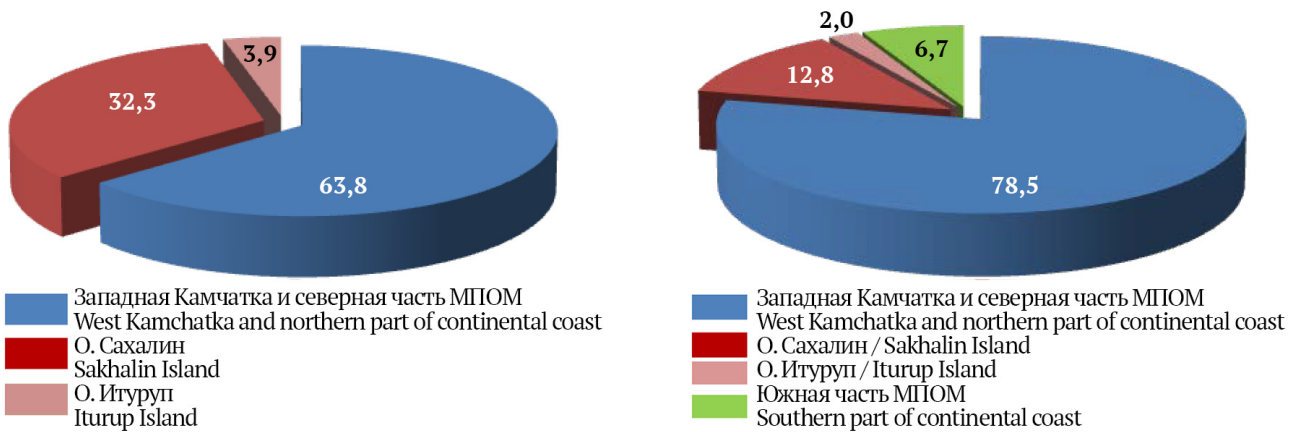


Рис. 4. Процентное соотношение молоди горбуши различных регионов Охотоморского бассейна в объединенных выборках из уловов осенней траловой съемки на НИС «Профессор Кагановский» и НИС «ТИНРО» в 2022 г. Слева — по результатам RFLP-анализа мтДНК, справа — по результатам анализа аллельной изменчивости SNP-локусов
Fig. 4. Percent ratio of juvenile pink salmon from different regions within the basin of the Sea of Okhotsk in united samples from the catches of autumn trawl survey by the R/V “Professor Kaganovsky” and the R/B “TINRO” in 2022. Left – based on the results of RFLP analysis of mtDNA, right – based on the results of analysis of allelic variability of SNP loci

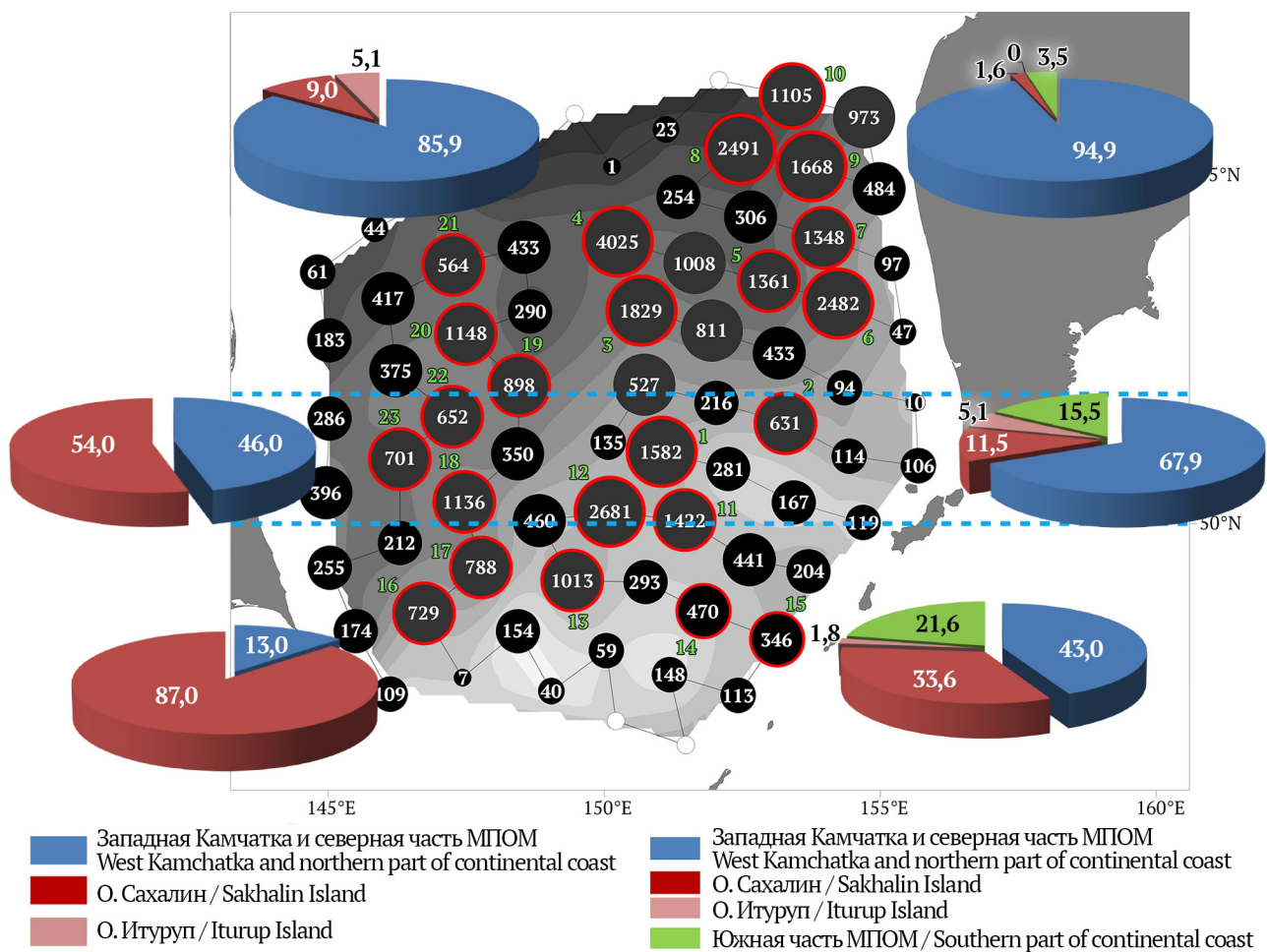


Рис. 5. Процентное соотношение молоди горбуши различных регионов Охотоморского бассейна в уловах осенней траловой съемки 2022 года севернее 52° с. ш., между 52° и 50° с. ш. и южнее 50° с. ш.; слева — результаты RFLP-анализа мтДНК; справа — по результатам анализа аллельной изменчивости SNP-локусов
Fig. 5. Percent ratio of juvenile pink salmon from different regions within the basin of the Sea of Okhotsk in the catches of autumn trawl survey 2022 northward from 52° N, between 52° and 50° N and southward from 50° N; left – based on the results of RFLP analysis of mtDNA, right – based on the results of analysis of allelic variability of SNP loci.

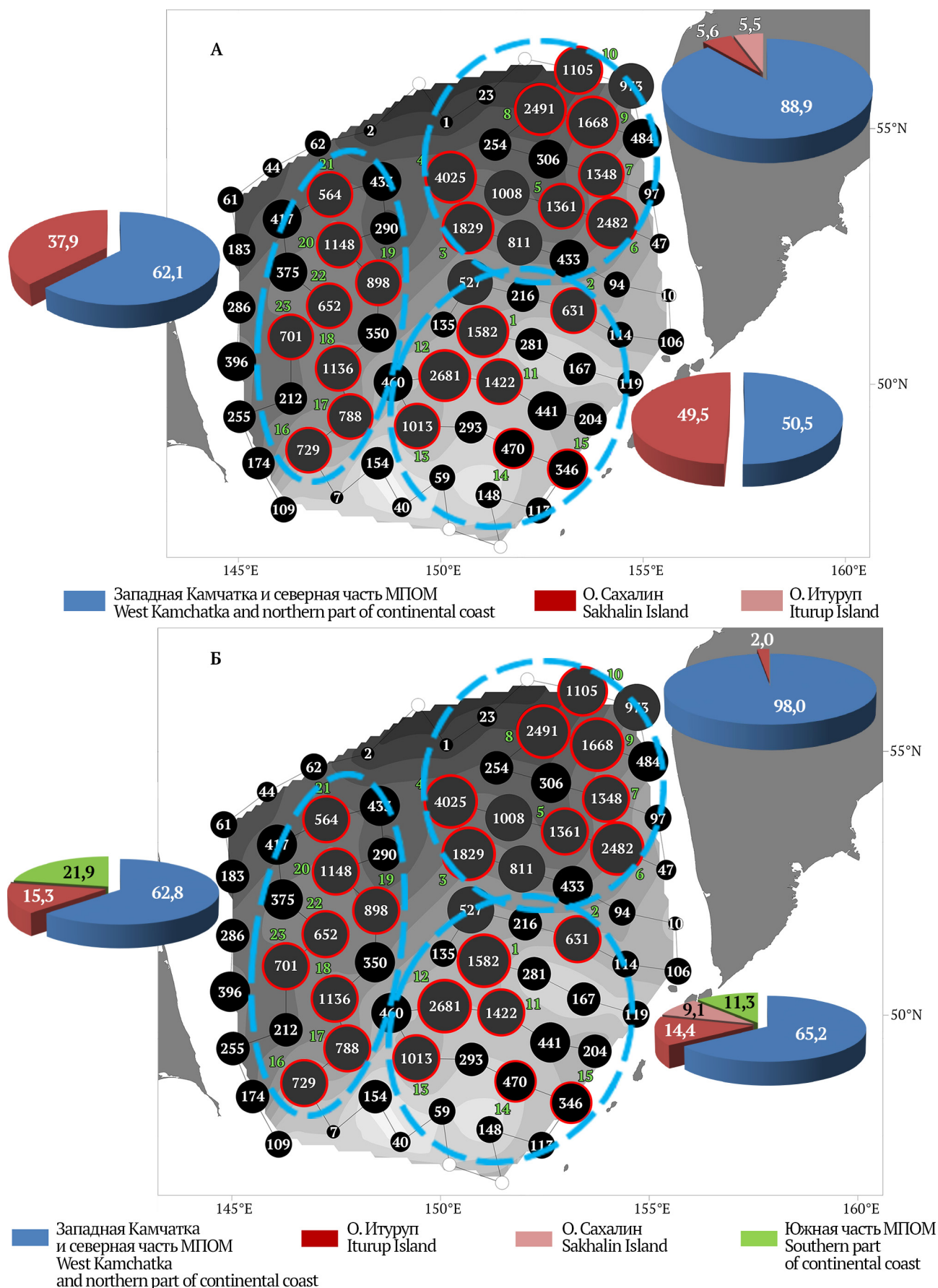


Рис. 6. Процентное соотношение молоди горбуши различных регионов Охотоморского бассейна в уловах в северо-восточной, юго-восточной и западной частях района осенней траловой съемки на НИС «Профессор Кагановский» и НИС «ТИНРО» в 2022 г. А — по результатам RFLP-анализа мтДНК, Б — по результатам анализа аллельной изменчивости SNP-локусов
Fig. 6. Percent ratio of juvenile pink salmon from different regions of the basin of the Sea of Okhotsk in the catches from the north-eastern, south-eastern and western parts of the area of autumn trawl survey by the R/V «Professor Kaganovsky» and the R/V «TINRO» in 2022. А — based on the results of RFLP analysis of mtDNA, Б — based on the results of analysis of allelic variability of SNP loci

При интерпретации представленных результатов необходимо учитывать отсутствие в реперной базе выборок из водоемов Японских островов, р. Амур, Хабаровского края и Приморья, доля которых в смешанных скоплениях может быть существенной. Многолетние исследования, характеризующие нагульные миграции заводской молоди тихоокеанских лососей в Охотском море в осенний период, подтверждают миграцию южноохотоморского комплекса стад в северном направлении (Бугаев, Герлиц, 2023). Факты массовой поимки молоди горбуши, имеющей отолитные метки лососевых рыбоводных заводов Курильских островов, о. Сахалин, бассейна р. Амур, островов Хоккайдо и Хонсю, в северной части Охотского моря (до 56–57° с. ш.) позволили определить схему миграций, согласующуюся с характерными чертами системы неперидических течений Охотского моря, в соответствии с которой перемещение водных масс приводит к тому, что значительный поток мигрирующей молоди тихоокеанских лососей смещается из южной части Охотского моря в северо-восточном направлении. Далее происходит циклическая миграция на запад, юго-запад и юг, после чего основная масса молоди горбуши через южные Курильские проливы выходит на зимний нагул в воды северо-западной части Тихого океана (Бугаев, Герлиц, 2023). Таким образом, с большой долей вероятности можно предположить, что существенная часть рыб, в результате генетической идентификации отнесенная к условному Сахалино-Курильскому региону, включает и особей из других южноохотоморских районов воспроизводства.

Кроме того, при оценке полученных результатов идентификации необходимо обратить внимание на относительно высокий уровень погрешности — стандартная ошибка указана для каждой региональной доли в табл. 7, 8. Как известно, генетическая дифференциация горбуши поколений нечетных лет выражена в значительно меньшей степени, чем четных (Варнавская, 2006; Гордеева, 2012; Зеленина и др., 2022; Shpigalskaya et al., 2012). По данным RFLP-анализа мтДНК, вероятность региональной идентификации нечетной линии находится на более низком уровне и не превышает, за исключением горбуши о. Итуруп, 75%. Этим объясняется существенная величина стандартной ошибки при получении идентификационных оценок. Только при анализе объединенных выборок объемом более 400 экз. стандартная ошибка составляет до 10%, при уменьшении количества особей в анализе данный показатель существенно увеличивается, в отдель-

ных случаях даже превышая расчетную величину региональной доли. Исходя из вышеизложенного, наиболее корректными представляются идентификационные оценки, полученные в результате анализа выборок, объединенных в соответствии с их локализацией:

- севернее 52° с. ш., между 52° и 50° с. ш. и южнее 50° с. ш. (рис. 5);

- северо-восточная, юго-восточная и западная части района траловой съемки (рис. 6).

При рассмотрении результатов генетической идентификации регионального состава молоди горбуши также следует учесть, что исследованные выборки имеют приблизительно равный объем — каждая включает около 50 экз. При этом в итоговых оценках регионального соотношения молоди не учтена разница результативности учетных тралений, из которых отобраны выборки, т. е. вклад в суммарную оценку регионального состава для каждой выборки одинаков, а вклад каждого траления в оценку численности существенно различается.

Для того, чтобы нивелировать указанное противоречие был выполнен еще один вариант расчетов по данным RFLP-анализа. Суммарную оценку регионального состава молоди выполнили по скорректированной объединенной выборке, в состав которой случайным порядком включили особей из каждой отдельной выборки в количестве, пропорциональном результативности тралений. Полученный результат определения регионального состава в процентном выражении выглядит следующим образом: Западная Камчатка и северная часть МПОМ — 72,9_(16,57); о. Сахалин — 22,4_(16,43); о. Итуруп — 4,7_(4,38). В данном случае объем средневзвешенной выборки составляет 578 экз., а количество особей из отдельных 23 выборок, включенных в анализ, варьирует от 6 до 75 экз.

Сходные результаты, свидетельствующие о преобладании «северной» горбуши, получены и при использовании SNP-маркеров, в целом ее доля составила 78,5% (табл. 8, рис. 4). Севернее 52° с. ш. доля региональной группы «Западная Камчатка и СчМПОМ» составляет около 95% (рис. 5). Доли горбуши о. Сахалин и южной части МПОМ повышаются в южном направлении, максимальные их значения получены при оценке состава объединенной выборки из района съемки южнее 50° с. ш. — 33,6% и 21,6% соответственно. Доля горбуши Курильских островов относительно мала и в целом составляет около 2%, достигая максимального значения 9% в юго-восточной части района съемки (рис. 6). Также как

по результатам RFLP-анализа исследование однонуклеотидных полиморфизмов подтверждает подавляющее преимущество северного комплекса стад горбуши в северо-восточном районе осенней траловой съемки молоди (88,9% и 98,0% соответственно), в юго-восточном районе его доля снижается за счет южнооходоморских регионов — о-ва Сахалин и Итуруп, а также популяций южной части материкового побережья Охотского моря, причем доля последних максимальна в западной части района исследований (рис. 6).

Таким образом, полученные по материалам осенней учетной траловой съемки 2022 г. оценки регионального состава молоди горбуши позволили сделать обоснованное заключение о том, что популяции Западной Камчатки и магаданского побережья существенно преобладали в смешанных оходоморских скоплениях, их доля оценена на уровне не менее 70%. Принимая во внимание результаты исследований предшествующих лет (учтенную численность молоди, результаты ее генетической идентификации по материалам съемок, а также данные фактических уловов в регионах воспроизводства Оходоморского бассейна в соответствующие годы нерестовых возвратов), были получены основания для прогнозирования высокочисленного подхода «северной» горбуши в 2023 г. Исходя из представленных результатов и допуская отсутствие непредвиденных дополнительных негативных факторов, влияющих на уровень выживаемости молоди горбуши в зимний период океанического нагула, предварительный прогноз вылова горбуши на побережье Западной Камчатки в 2023 г. было предложено существенно скорректировать в сторону увеличения.

Для понимания насколько выявленный на основании генетической изменчивости оходоморской горбуши региональный состав молоди в период раннего морского нагула соответствует потенциальному соотношению региональных нерестовых возвратов и объемов промысловых уловов, а также насколько корректно использовать результаты генетической идентификации в материалах, обосновывающих объемы прогнозируемого вылова, представляется целесообразным провести сравнение полученных по материалам съемки 2022 г. теоретических расчетных оценок и фактических данных по итогам состоявшейся в 2023 г. лососевой путины. На рисунках 7–8 представлено процентное соотношение состоявшихся региональных уловов, нерестовых подходов производителей горбуши в 2023 г. и расчетных оценок состава молоди горбуши на основе изменчивости RFLP- и SNP-маркеров по материалам осенней оходоморской траловой съемки 2022 г.

Можно отметить достаточно 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 86,1%, подхода — 83,3%, а по результатам генетических исследований оценки находятся на уровне 63,8% (72,9% — по средневзвешенной выборке) (RFLP-анализ) и 78,5% (SNP-маркеры) (табл. 6–7). Результаты обоих вариантов генетической идентификации в полной мере отражены в низкой численности состоявшихся нерестовых подходов и уловов горбуши о. Итуруп, а для результатов по SNP-локусам следует обратить внимание на их сходство с фактическими данными для о. Сахалин и южной части материкового побережья Охотского моря. Идентификационная

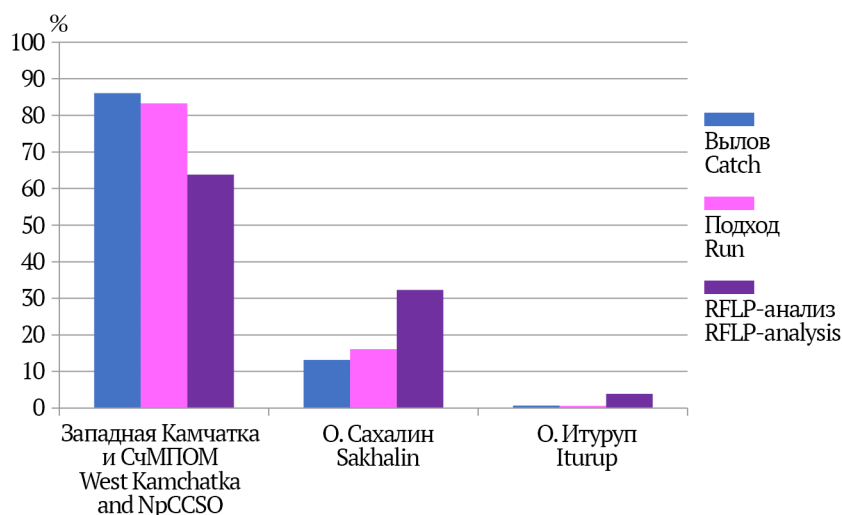


Рис. 7. Процентное соотношение фактических величин регионального вылова и нерестового подхода производителей горбуши в 2023 г., а также величин расчетной оценки регионального состава молоди горбуши из уловов осенней оходоморской траловой съемки в 2022 г. на основе изменчивости RFLP-маркеров
Fig. 7. Percent ratio of the actual values of pink salmon regional catch and spawning run in 2023 and values of the forecast value of the regional composition of juvenile pink salmon from the catches of autumn trawl survey 2022 in the Sea of Okhotsk based on RFLP-markers

оценка сахалинской молоди по данным RFLP-анализа оказалась несколько завышенной, вероятно, вследствие отсутствия в референсной базе данных по этой системе генетических маркеров выборок горбуши из р. Амур и значимых популяций Хабаровского края.

В целом, несмотря на относительно небольшую, вполне допустимую для вероятностных методов погрешность оценок, полученных в результате применения RFLP- и SNP-маркеров для генетической идентификации молоди горбуши нечетной линии воспроизводства, следует признать, что они вполне согласуются с фактическими данными. Ранее уже была отмечена корректность генетических оценок в интерпретации принадлежности миграционных потоков молоди в линии четных лет (Шевляков и др., 2023) и их адекватность величине региональных нерестовых подходов (Косицына и др., 2022).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Применяемые в настоящее время в популяционных исследованиях горбуши различные системы маркеров генетической изменчивости позволили выявить выраженную региональную дифференциацию, на основании которой вполне возможно получать корректные идентификационные оценки смешанных скоплений вида на региональном уровне.

Система ядерных SNP-маркеров, впервые примененная для идентификации молоди горбуши четной линии в смешанных морских скоплениях (Косицына и др., 2022), показала высокую разрешающую способность и для нечетной линии воспроизводства. Возможность и перспективность ее дальнейшего расширения и использования для решения подобных задач не вызывает сомнений, напротив, тре-

буется интенсификация усилий в данном направлении.

Результаты генетической идентификации, характеризующие региональный состав молоди горбуши в Охотском море в осенний период 2022 г., послужили основой для корректировки предварительного прогноза численности подхода производителей к побережью Западной Камчатки в 2023 г. На их основе предварительный прогноз объемов добычи (вылова) горбуши Западной Камчатки скорректирован со 120 тыс. т до 170 тыс. т и полностью оправдался.

Соотношение фактического регионального вылова производителей горбуши в 2023 г. достаточно близко соответствовало региональному соотношению молоди, выявленному по результатам генетических исследований материалов съемки. Полностью подтвердился прогноз о преобладании горбуши северного комплекса стад, а также о нетипично малой доле рыб из водных объектов о. Итуруп. Близки к фактическому вылову и оценки по о. Сахалин и южной части материкового побережья Охотского моря.

В заключение следует подчеркнуть высокую значимость оперативной идентификации регионального состава молоди горбуши на раннем этапе морского нагула, позволяющей заблаговременно скорректировать предварительные прогнозы нерестовых подходов в регионы воспроизводства вида, расположенные в Охотоморском бассейне, и соответствующим образом сориентировать рыбную промышленность. В лососевую путину 2023 г. на западнокамчатском побережье рыбопромышленные организации оказались в высокой степени готовности к сверхвысокочисленному подходу горбуши, освоив около 232 тыс. т. Это второй результат в ряду исторически максимальных объемов добычи

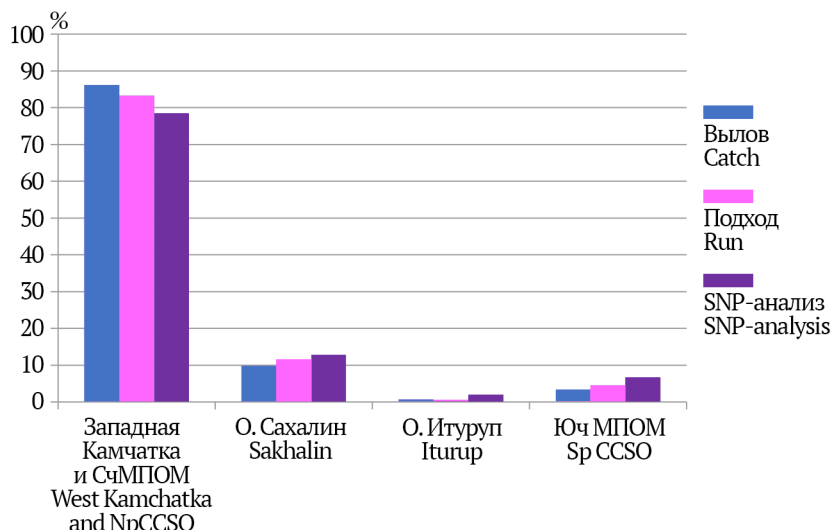


Рис. 8. Процентное соотношение фактических величин регионального вылова и нерестового подхода производителей горбуши в 2023 г., а также величин расчетной оценки регионального состава молоди горбуши из уловов осенней охотоморской траловой съемки в 2022 г. на основе изменчивости SNP-локусов Fig. 8. Percent ratio of the actual values of pink salmon regional catch and spawning run in 2023 and values of the forecast value of the regional composition of juvenile pink salmon from the catches of autumn trawl survey 2022 in the Sea of Okhotsk based on SNP loci

(вылова) этого вида и первый для линии нечетных лет нереста. Предыдущий рекордный уровень уловов был достигнут в 2018 г. — 302,5 тыс. т. Необходимо отметить, что и в этом случае полученные на основании результатов RFLP-анализа идентификационные оценки по материалам съемки молоди в Охотском море осенью 2017 г. (четная линия) также указывали на возможность сверхвысоких возвратов производителей западнокамчатской горбуши на уровне 250–300 млн экз., фактическая оценка которых составила 363,4 млн особей (Бугаев и др., 2018).

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 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 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

Бугаев А.В., Герлиц А.И. 2023. Характеристика нагульных миграций заводской молоди тихоокеанских лососей в бассейне Охотского моря и прилегающих водах Тихого океана в осенне-зимний период (региональная идентификация, численность и распределение уловов, биологические показатели, оценки смертности) // Изв. ТИНРО. Т. 203, № 1. С. 16–45.

Бугаев А.В., Зикунцова О.В., Шпигальская Н.Ю., Артюхина Н.Б., Шубкин С.В., Коваленко М.Н., Лозовой А.П. 2023. Аналитический обзор итогов лососевых путин в Камчатском крае в 2018–2022 гг. (прогнозы, промысел, запасы). Сообще-

ние 1 (горбуша, кета) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 68. С. 5–41.

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–2018 (Камчатский край) // Бюллетень изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. № 13. Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 14–40.

Варнавская Н.В. 2006. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 488 с.

Гордеева Н.В. 2012. Высокие оценки дифференциации популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по локусу главного комплекса гистосовместимости MHC-I A1 поддерживают гипотезу «локальных стад» // Вопр. ихтиологии. Т. 52, № 1. С. 72–81.

Зеленина Д.А., Животовский Л.А., Сошникова В.А., Вилкова О.Ю., Глубоковский М.К. 2022. Внутривидовая дифференциация азиатской горбуши по данным последовательности митохондриального гена *cytb* // Генетика. Т. 58, № 11. С. 1280–1291.

Косицына А.И., Шпигальская Н.Ю., Сергеев А.А., Сошникова 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. Вып. 66. С. 52–67.

Чуриков Д.Ю. 2001. Генеалогия гаплотипов митохондриальной ДНК у нескольких видов тихоокеанских лососей : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПбГУ. 17 с.

Шевляков Е.А., Сомов А.А., Шевляков В.А., Канзепарова А.Н., Дедерер Н.А., Мельников И.В. 2023. Промысел горбуши в Дальневосточном рыбопромысловом бассейне в 2022 г.: предварительные исследования, прогноз, интерпретация итогов путины // Бюллетень изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. № 17. Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 101–109.

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.

- Churikov D., Gharrett A.J. 2002. Comparative phylogeography of the two pink salmon broodlines: an analysis based on a mitochondrial DNA genealogy // Mol. Ecol. № 11. P. 1077–1101. doi: 10.1046/j.1365-294x.2002.01506.x
- He C., Holme J., Anthony J. 2014. SNP genotyping: the KASP assay // Methods Mol. Biol. Vol. 1145. P. 75–86.
- Ivanova N.V., de Waard 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.
- 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.
- Shpigalskaya N.Yu., Brykov V.I., Kukhlevsky A.D., Chetvertak A.A. 2012. Polymorphism of mitochondrial DNA (mtDNA) of the *Cytb/D-loop* region in pink salmon populations // NPAFC Tech. Rep. № 8. P. 62–63.
- 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 // NPAFC Bull. № 6. P. 415–420.
- Shpigalskaya N.Yu., Muravskaya U.O., Kositsina A.I., Klimov A.V. 2013. Genetic identification of Okhotsk Sea juvenile pink salmon mixed-stock aggregations during the early marine period of life // NPAFC Tech. Rep. № 9. P. 45–48.
- Zelenina D.A., Sergeev A.A., Kositsina A.I., Soshnina V.A., Shpigalskaya N.Y. 2023. SNP-based discrimination of pink salmon stocks of the Sea of Okhotsk basin: resolution of the approach and possible ways to increase it // Front. Mar. Sci. 10:1140538. doi: 10.3389/fmars.2023.1140538.
- REFERENCES
- Bugaev A.V., Gerlits A.I. Characteristics of feeding migrations of hatchery juveniles of Pacific salmon in the Sea of Okhotsk basin and adjacent Pacific Ocean waters in the autumn-winter period (regional identification, abundance and distribution of catches, biological indices, estimates of mortality). *Izvestiya TINRO*, 2023, vol. 203 (1), pp. 16–45. (In Russian)
- Bugaev A.V., Zikunova O.V., Shpigalskaya N.Yu., Artyukhina N.B., Shubkin S.V., Kovalenko M.N., Lozovoy A.P. Analytical review of the results of salmon fisheries in Kamchatka Territory in 2018–2022 (forecasts, fisheries, stocks). Communication 1 (Pink salmon, Chum salmon). *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2023, vol. 68, pp. 5–41. (In Russian)
- 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., Birukov A.M., Fadeev E.S., Nagornov A.A. Review of the results of the salmon fishing season 2018 in the Kamchatka region. *Bulletin of Pacific salmon studies in the Russian Far East*. Vladivostok: TINRO-Center, 2018, vol. 13, pp. 14–40.
- 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 fishing season 2020 in the Kamchatka region (Communication 1): Dynamics and statistics of fishing, estimates of escapements. *Bulletin of Pacific salmon studies in the Russian Far East*. Vladivostok: TINRO-Center, 2020, 17–43. (In Russian)
- Varnavskaya N.V. *Geneticheskaya differentsiatsiya populyatsiy tihookeanskikh lososy* [Genetic differentiation of Pacific salmon populations]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2006, 488 p.
- Gordeeva N.V. High estimates of differentiation between pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* populations at locus of major histocompatibility complex MHC-I A1 support the “local stock” hypothesis. *Journal of Ichthyology*, 2012, vol. 52, № 1, pp. 72–81.
- Zelenina D.A., Zhivotovsky L.A., Soshnina V.A., Vilko O.Yu., Glubokovsky M.K. Intraspecific differentiation of Asian pink salmon inferred from the mitochondrial *cytb* gene sequences. *Russian Journal of Genetics*, 2022, vol. 58, № 11, pp. 1280–1291.
- 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, vol. 66, pp. 52–67. (In Russian)
- Churikov D.Yu. *Genealogiya gaplotipov mitokhondrialnoi DNK u nekotorykh vidov Tikhookeanskikh lososy*. *Avtoreferat dissertatsii kandidata biologicheskikh nauk* [Genealogy of mitochondrial DNA haplotypes in

several species of Pacific salmon: Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation]. St. Petersburg State University, 2001, 17 p.

Shevlyakov E.A., Somov A.A., Shevlyakov V.A., Kanzeperova A.N., Dederer N.A., Melnikov I.V. Pink salmon fishery in the Far-Eastern fishing basin in 2022: preliminary studies, forecast, interpretation of the fishing season results. *Bulletin of Pacific salmon studies in the Russian Far East*. Vladivostok: TINRO-Center, 2023, № 17, pp. 101–109. (In Russian)

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 aggregations of juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum in the sea on the base of mitochondrial DNA Cytb/D-loop fragment variety. *Izvestiya TINRO*, 2011, vol. 165, pp. 89–103. (In Russian)

Churikov D., Gharrett A.J. Comparative phylogeography of the two pink salmon broodlines: an analysis based on a mitochondrial DNA genealogy. *Mol. Ecol. Res.*, 2002, vol. 11, pp. 1077–1101. [https://doi: 10.1046/j.1365-294x.2002.01506.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2002.01506.x)

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*, 1991, № 244, 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., 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.

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

Shpigalskaya N.Yu., Brykov V.A., Kukhlevsky A.D., Chetvertak A.A. Polymorphism of mitochondrial DNA (mtDNA) of the Cytb/D-loop region in pink salmon populations. *NPAFC Tech. Rep.*, 2012, № 8, pp. 62–63.

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 Okhotsk Sea basin. *NPAFC Bull.*, 2016, № 6, pp. 415–420.

Shpigalskaya N.Yu., Muravskaya U.O., Kositsina A.I., Klimov A.V. Genetic identification of Okhotsk Sea

juvenile pink salmon mixed-stock aggregations during the early marine period of life. *NPAFC Tech. Rep.*, 2013, № 9, pp. 45–48.

Zelenina D.A., Sergeev A.A., Kositsina A.I., Soshnina V.A., Shpigalskaya N.Y. SNP-based discrimination of pink salmon stocks of the Sea of Okhotsk basin: resolution of the approach and possible ways to increase it. *Front. Mar. Sci.*, 2023, 10. [https://doi: 10.3389/fmars.2023.1140538](https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1140538)

Информация об авторах

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

Д.А. Зеленина — канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник отдела молекулярной генетики ВНИРО

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

В.А. Сошникова — гл. специалист отдела молекулярной генетики ВНИРО

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

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

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

Е.А. Бугаева — ст. специалист Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)

Information about the authors

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

Darya A. Zelenina – Ph. D. (Biology), Leading Scientist of the Molecular Genetics Department (VNIRO)

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

Valeria A. Soshnina – Principal Specialist of the Molecular Genetics Department (VNIRO)

Ulyana O. Muravskaya – Leading Specialist (KamchatNIRO)

Anastasiya D. Denisenko – Leading Specialist (KamchatNIRO)

Vladimir V. Savenkov – Leading Specialist (KamchatNIRO)

Ekaterina A. Bugaeva – Senior Specialist (KamchatNIRO)

Статья поступила в редакцию: 15.12.2023

Одобрена после рецензирования: 18.12.2023

Статья принята к публикации: 19.12.2023