

Научная статья / Original article

УДК 597.552.511:575.174:639.3

doi:10.15853/2072-8212.2023.71.47–59



ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОЛОДИ КЕТЫ С МЕТКОЙ ЯПОНСКИХ ЛРЗ ИЗ ТРАЛОВЫХ УЛОВОВ УЧЕТНЫХ СЪЕМОК 2016–2021 ГГ.

Денисенко Анастасия Дмитриевна[✉], Герлиц Александра Ивановна, Бугаева Екатерина Александровна, Савенков Владимир Владимирович, Пильганчук Оксана Александровна, Муравская Ульяна Олеговна, Шпигальская Нина Юрьевна, Бугаев Александр Викторович

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

Аннотация. На основании полиморфизма микросателлитных локусов исследована выборка кеты из уловов осенних траловых учетных съемок в Охотском море (2016–2021 гг.), в состав которой включены особи, имеющие отолитные метки японских лососевых рыболовных заводов (ЛРЗ). Ранее созданная референтная база данных частот восьми микросателлитных локусов, включающая 26 выборок кеты из основных регионов воспроизводства Охотоморского бассейна, пополнена информацией по аллельной изменчивости микросателлитов кеты о-вов Хоккайдо и Хонсю. Результаты исследования свидетельствуют о выраженном сходстве кеты Курильских островов и особей, выпущенных с ЛРЗ Японии.

Ключевые слова: кета, Охотоморский бассейн, популяционно-генетическая структура, отолитное маркирование, японские ЛРЗ

Для цитирования: Денисенко А.Д., Герлиц А.И., Бугаева Е.А., Савенков В.В., Пильганчук О.А., Муравская У.О., Шпигальская Н.Ю., Бугаев А.В. Генетическая характеристика молоди кеты с меткой японских ЛРЗ из траловых уловов учетных съемок 2016–2021 гг. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2023. Вып. 71. С. 47–59.

GENETIC CHARACTERIZATION OF JUVENILE CHUM SALMON WITH OTOLITH MARKS OF JAPANESE SALMON HATCHERIES IN THE CATCHES OF TRAWL SURVEYS 2016–2021

Anastasiya D. Denisenko[✉], Alexandra I. Gerlits, Ekaterina A. Bugaeva, Vladimir V. Savenkov, Oksana A. Pilganchuk, Ulyana O. Muravskaya, Nina Yu. Shpigalskaya, Alexandr V. Bugaev

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

Abstract. Chum salmon sample from the catches of autumn trawl surveys in the Sea of Okhotsk (2016–2021), including individuals with otolith marks of Japanese salmon hatcheries (SHs), was analyzed based on microsatellite loci polymorphism. Reference database of eight microsatellite loci frequencies, created before and included 26 samples of chum salmon from major reproductive regions in the Sea of Okhotsk basin, has been updated with data on the microsatellite allele variety of chum salmon from Hokkaido and Honshu. Results of the research indicate of strong similarity between chum salmon of the Kuril Islands and individuals released from Japanese SHs.

Keywords: chum salmon, Sea of Okhotsk basin, population-genetic structure, otolith marking, Japanese SHs

For citation: Denisenko A.D., Gerlits A.I., Bugaeva E.A., Savenkov V.V., Pilganchuk O.A., Muravskaya U.O., Shpigalskaya N.Yu., Bugaev A.V. Genetic characterization of juvenile chum salmon with otolith marks of Japanese salmon hatcheries in the catches of trawl surveys 2016–2021 // The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. 2023. Vol. 71. P. 47–59. (In Russian)

С начала 2000-х гг. в бассейне Охотского моря ежегодно выполняются учетные траловые съемки, позволяющие оценить численность молоди тихоокеанских лососей в ранний период морского нагула.

Следует отметить, что после горбуши молодь кеты является вторым по численности видом в траловых уловах. Ее нерестовые воз-

враты в 2010–2020-е гг. обеспечили суммарный ежегодный вылов вида в Охотоморском бассейне Дальнего Востока России на уровне 50–100 тыс. т (данные Комиссии по анадромным рыбам северной части Тихого океана (NPAFC), www.npafc.org). В Японии ежегодный вылов вида составляет порядка 150–200 тыс. т. Подобный уровень промысловых запасов кеты тре-

бует углубленного изучения всех аспектов биологии вида для разработки рекомендаций по их рациональному использованию.

Одним из важнейших прикладных аспектов проведения учетных траловых съемок является возможность использования их результатов при прогнозировании динамики численности запасов тихоокеанских лососей, в т. ч. кеты, воспроизводящейся в различных регионах Дальнего Востока России. Для выполнения этой задачи необходимо изучение популяционной структуры кеты бассейна Охотского моря и последующее проведение на основе полученных результатов генетических исследований по определению регионального происхождения молоди кеты в траловых уловах, что имеет большое рыбохозяйственное значение. В настоящее время результаты генетической идентификации кеты востребованы при разработке материалов, обосновывающих прогнозы величины нерестовых подходов в различные регионы воспроизводства Охотоморского бассейна (Денисенко и др., 2023).

Выявление регионального соотношения рыб в смешанных скоплениях в Охотском море осуществляется на основе популяционной дифференциации по различным наборам маркеров генетической изменчивости. Так, для кеты установлены значимые региональные различия частот аллелей микросателлитных локусов и создана референтная база данных, включающая четыре группы популяций Охотоморского бассейна: «Западная Камчатка и северная часть материкового побережья Охотского моря (СчМПОМ)», «о. Сахалин», «о. Итуруп (Курильские о-ва)», «бассейн р. Амур» (Денисенко и др., 2022, 2023). При использовании имеющейся в настоящий момент референтной базы данных для идентификации молоди кеты из смешанных морских скоплений все анализируемые особи будут отнесены к одной из четырех указанных региональных группировок. При этом неизбежны погрешности, связанные с недостаточностью или полным отсутствием данных по отдельным регионам в наборе реперных выборок. Так, в референтной базе данных отсутствуют выборки из водных объектов Японского архипелага, а вопрос — к какой региональной группировке в результате генетической идентификации могут быть отнесены особи из данного региона воспроизводства — требует внимания и поиска путей его решения.

Таким образом, без наличия в референтной базе данных кеты японского происхождения не-

возможно достаточно точно идентифицировать региональный состав молоди в смешанных морских уловах, учитывая высокий уровень встречаемости молоди кеты с лососевых рыболовных заводов Японии во время осеннего нагула в Охотском море, о чем свидетельствуют результаты идентификации заводских рыб, маркированных отолитными метками (Чистякова, Бугаев, 2016; Бугаев и др., 2020; Бугаев, Герлиц, 2023). В соответствии с результатами обнаружения отолитных меток у рыб в период нагульных миграций, молодь японской кеты встречается практически по всей акватории Охотского моря. Особенно ее много в юго-восточной части бассейна. Однако и на севере традиционного полигона исследований ее доля также достаточно высока.

Выходом из сложившейся ситуации может быть включение в генетическую референтную базу проб молоди кеты, у которой идентифицировали японское происхождение по отолитным меткам.

Цель настоящей работы — охарактеризовать уровень генетической дифференциации кеты искусственного воспроизводства японских ЛРЗ, выявленной в смешанных охотоморских скоплениях молоди по наличию отолитной метки, оценить возможность и целесообразность включения ее характеристик в ранее созданную референтную базу данных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили пробы молоди кеты из уловов траловых съемок в Охотском море в осенний период 2016–2021 гг., у которой обнаружены отолитные метки японских ЛРЗ. В указанный период в целях анализа распределения и численности сеголетков заводского происхождения были исследованы отолиты 8252 рыб, выявлена принадлежность 303 экз. рыболовным заводам Японии. Из них 80 экз. оказались в составе коллекции генетических проб лаборатории молекулярной генетики Камчатского филиала ФГБНУ «ВНИРО», что и определило возможность осуществления данной работы (рис. 1).

В анализе использована референтная база данных частот восьми микросателлитных локусов (*Ssa20.19*, *One101*, *Oke3*, *Oki1b*, *Oki23*, *Ogo2G*, *Oke11*, *Ots102*), которая включает 26 выборок кеты из основных районов воспроизводства, приуроченных к бассейну Охотского моря (Денисенко и др., 2023).

В работе применяли стандартные молекулярно-генетические методы. ДНК выделяли из

ткани сердечной мышцы и плавника фенол-хлороформным методом (Маниатис и др., 1984; Sambrook et al., 1989).

ПЦР проводили по следующей схеме: денатурация в течение 2 мин при 94 °С, затем — восемь циклов, включающих 1 мин при $t = 94$ °С, 30 с отжига праймеров при 54–68 °С, 15 с элонгация при 72 °С, завершающая элонгация 3 мин при 7 °С.

Продукты амплификации разделяли путем электрофореза в вертикальном блоке 6%-го полиакриламидного геля в 0,5×TBE-буфере. В качестве маркеров длин фрагментов использовали ДНК плазмиды *pBR322*, обработанную рестриктазами *HpaII*. Электрофореограммы визуализировали в результате окрашивания этидиум бромидом 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 PIC (Gruber, Adamack, 2015). Индекс фиксации f рассчитан в программном пакете GDA (Lewis, Zaykin, 2001). Для оценки степени дифференциации популяций рассчитывали коэффициент Райта — F_{st} , с использованием программ Genepop web (Rousset, 2008) и Arlequin2000 (Schneider et al., 2000).

На основе матриц генетических расстояний Нея между популяциями (Nei, 1987) выполняли кластерный анализ с представлением его результатов в виде UPGMA-дендрограммы (Sokal, Rohlf, 1981) и Neighbor-Joining-дендрограммы (Saitou, Nei, 1987).

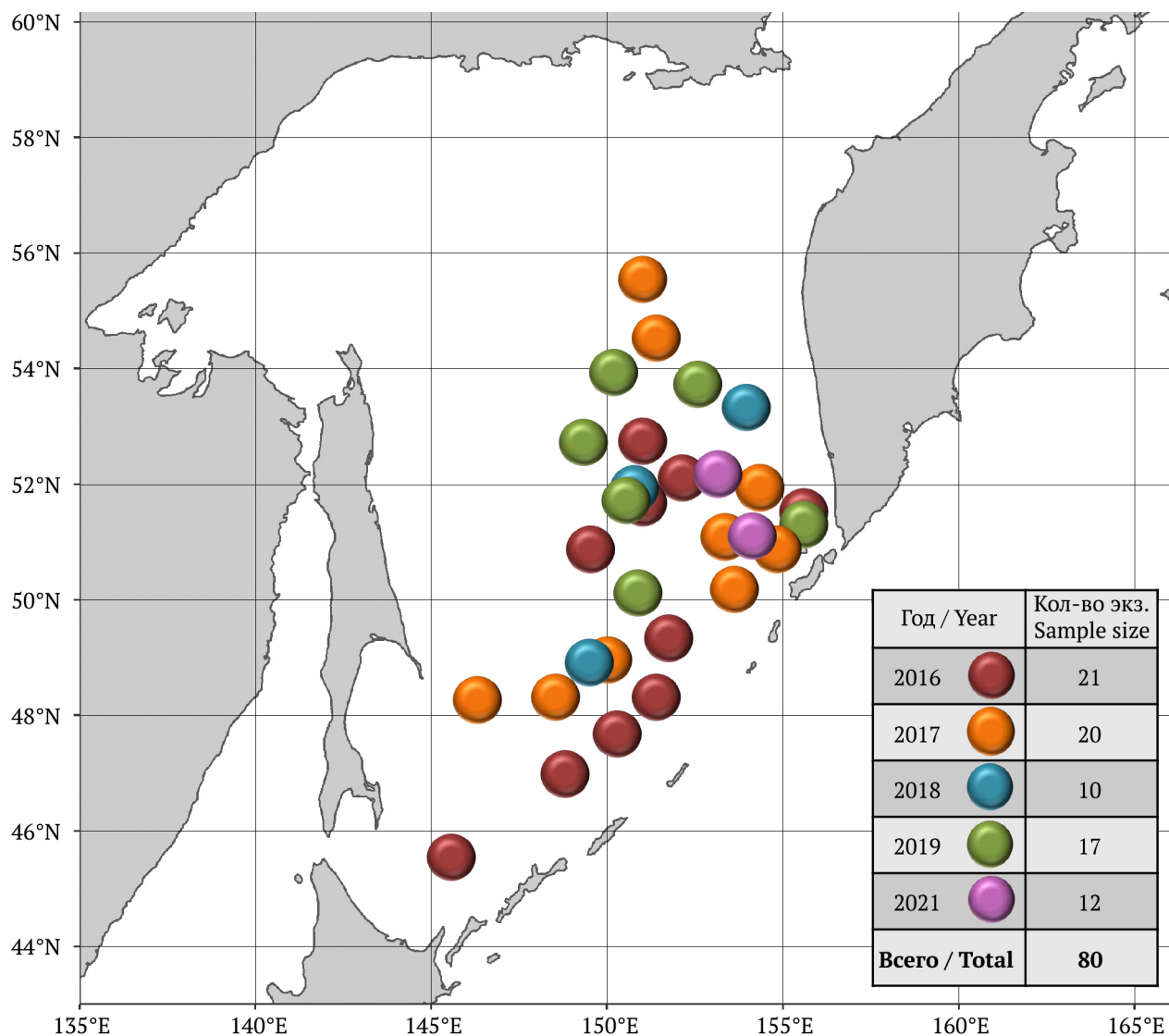


Рис. 1. Локализация сбора проб от маркированной на ЛРЗ Японии молоди кеты, включенной в молекулярно-генетическое исследование
Fig. 1. Sampling sites of Japanese hatchery marked chum salmon, engaged into the molecular-genetic research

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика изменчивости микросателлитных локусов кеты Западной Камчатки, северной части материкового побережья Охотского моря, о. Сахалин, Курильских островов и р. Амур была представлена ранее (Денисенко и др., 2023). Новые данные, полученные при включении в анализ выборки рыб искусственного воспроизводства японских ЛРЗ, представлены в табл. 1. Значения наблюдаемой гетерозиготности по всем исследованным локусам находятся в диапазоне от 0,805 (*One101*) до 0,225 (*Oki23*). В среднем по всем локусам показатель полиморфного информационного содержания (PIC) увеличился незначительно по сравнению с предыдущим исследованием референтной базы данных (0,563 и 0,534 соответственно), где в анализ не входила выборка с отолитными метками ЛРЗ Японии. Наименее информативным является локус *Oki23* (0,320), а наиболее информативным оказался локус *Oke3* (0,849). Относительно высокое среднее значение индекса F_{st} (0,072) можно объяснить значительной дифференциацией популяций кеты, территориально отдаленных друг от друга. Для *Ssa2019* данный показатель наиболее значим (0,148), наименее — для локуса *Oki1b* (0,036).

Распределение частот аллелей микросателлитных локусов для каждой географической группы представлено на рисунках 2 и 3. Набор аллелей восьми локусов в «японской» выборке практически идентичен таковому в выборках кеты из рек о. Итуруп. Исключение обнаружено для локуса *Ogo2G*: выявлен аллель (115 п. н.), доля которого составила 18%. Также некоторые отличия прослеживаются по *Ots102*: в выборке кеты японских ЛРЗ доля основного аллеля (203 п. н.) несколько ниже, чем у кеты о. Итуруп (55% и 76% соответственно); значимую часть (19%) у японской молодежи составляет вариант 191 п. н., который присутствует с частотой всего 4% в выборке кеты о. Итуруп.

Анализ изменчивости микросателлитных локусов каждой географической группы (табл. 2) показал, что практически по всем из них соблюдается равновесие Харди–Вайнберга. В объединенной группе выборок Западной Камчатки и северной части материкового побережья Охотского моря отклонение от равновесия Харди–Вайнберга выявлено для локусов *Oki23*, *Oke3* и *One101*. В популяциях кеты о. Сахалин наблюдалось отклонение по двум локусам — *Oke3*, *Ogo2G*, у особей о. Итуруп — только по *Oke3*. Самое высокое число эффективных аллелей на локус составило 9,204 в выборках из бас. р. Амур для локуса *One101*. В среднем в анализируемых выборках по всем восьми локусам этот показатель изменялся от 2,456 (о. Сахалин) до 3,554 (о-ва Хоккайдо и Хонсю).

Популяционно-генетическое своеобразие и уровень дифференциации популяций определяются в том числе наличием редких или уникальных аллельных вариантов. Для семи из восьми исследованных локусов кеты выявлены «общие» аллели (обнаруженные в двух и более регионах) и редкие аллельные варианты (присутствующие только в одном регионе) (табл. 3). Так, максимальное число редких аллелей (19) выявлено у кеты Западной Камчатки и северной части материкового побережья Охотского моря. У рыб из бас. р. Амур найдено шесть редких аллелей по двум локусам, из рек о. Итуруп — четыре редких аллельных варианта по четырем локусам. Наименьшим разнообразием редких аллелей характеризуются выборки из рек о. Сахалин и «японская» выборка (по одному аллелю). Частота встречаемости аллелей, обнаруженных только в одном из шести охотоморских регионов, достаточно низкая, только в отдельных случаях превышает 1%. Среди выявленных редких аллелей часть можно охарактеризовать как уникальные, единично встречающиеся в отдельных выборках.

Таблица 1. Генетические характеристики микросателлитных локусов кеты бассейна Охотского моря
Table 1. Genetic characteristics of microsatellite loci of chum salmon of the Sea of Okhotsk basin

Локус / Locus	Размер фрагмента, п. н. / Fragment size	H_e	H_o	PIC	F_{st}
<i>Ssa2019</i>	76–90	0,441	0,429	0,347	0,148
<i>Oke3</i>	205–335	0,774	0,665	0,849	0,048
<i>Oki23</i>	131–175	0,229	0,225	0,320	0,083
<i>Ogo2G</i>	101–125	0,677	0,627	0,766	0,069
<i>Oki1b</i>	90–106	0,447	0,459	0,419	0,036
<i>Oke11</i>	92–114	0,458	0,457	0,440	0,064
<i>Ots102</i>	147–227	0,512	0,535	0,557	0,062
<i>One101</i>	130–278	0,806	0,805	0,803	0,055
Среднее / Mean		0,570	0,509	0,563	0,072

Примечание/Note: п. н. — пары нуклеотидов (nucleotide pairs), H_e — средняя ожидаемая гетерозиготность (the average expected heterozygosity), H_o — средняя наблюдаемая гетерозиготность (the average observed heterozygosity), PIC — показатель полиморфного информационного содержания (polymorphic information content), F_{st} — показатель дифференциации (fixation index)

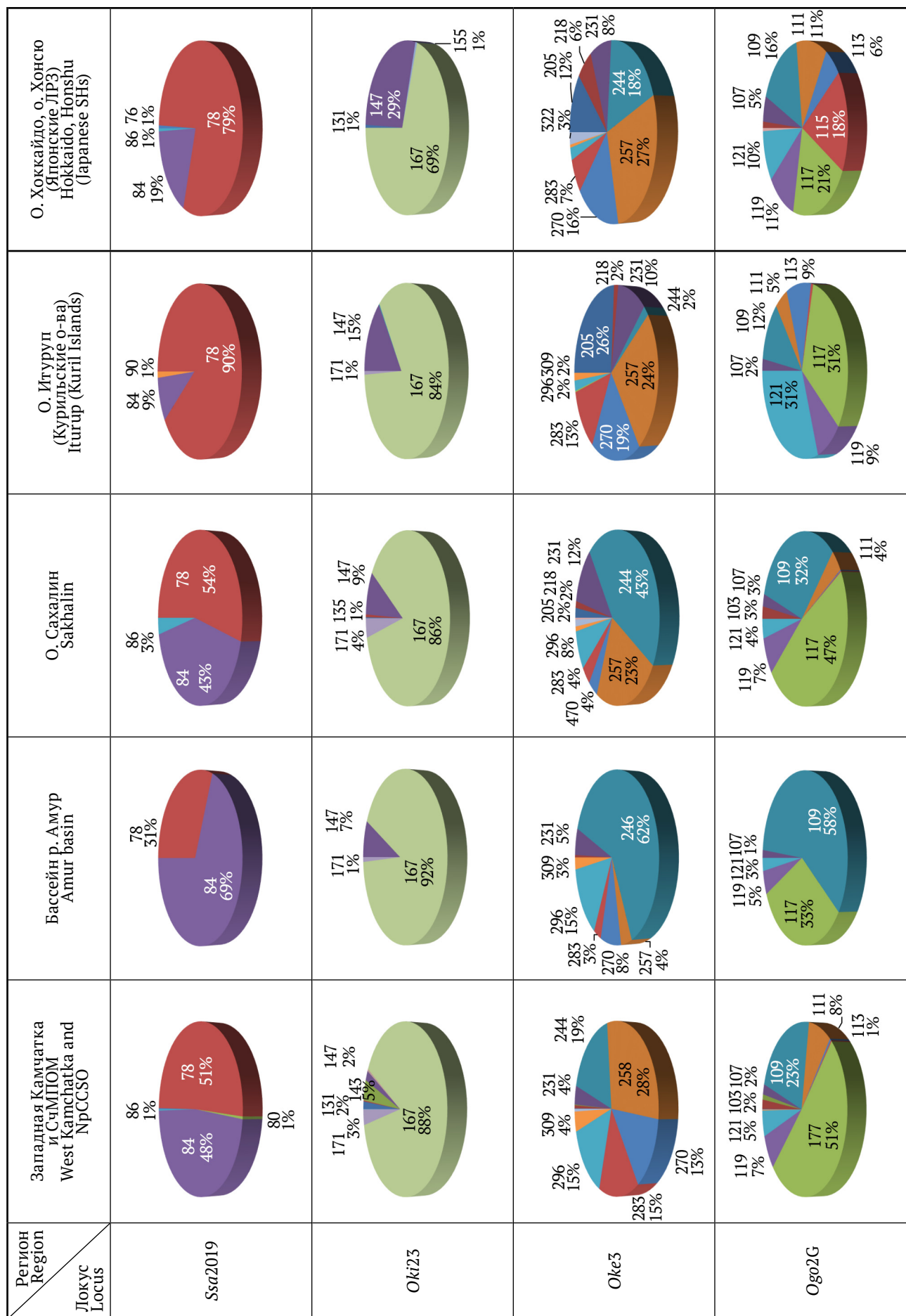


Рис. 2. Распределение частот аллелей микросателлитных локусов (*Ssa*2019, *Oki*23, *Oke*3, *Ogo*2G) в объединенных региональных выборках кеты Охотоморского бассейна; цифрами обозначены размер аллельных вариантов (в парах нуклеотидов) и их частота (%).
Fig. 2. Distribution of allele frequencies of microsatellite loci (*Ssa*2019, *Oki*23, *Oke*3, *Ogo*2G) in united regional samples of chum salmon of the Sea of Okhotsk basin; numbers mean the size of allelic variants (in nucleotide pairs) and their frequency (%)

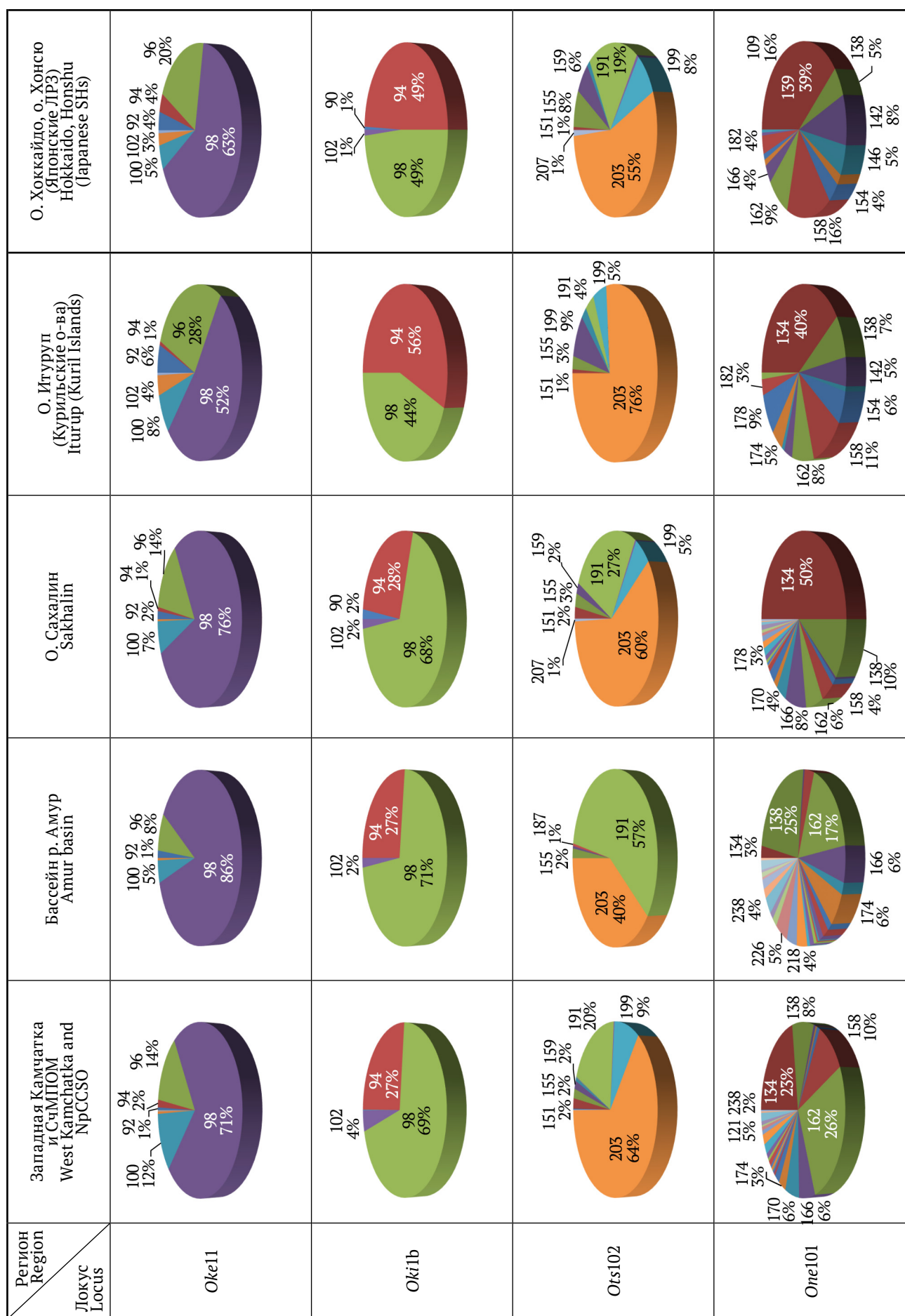


Рис. 3. Распределение частот аллелей микросателлитных локусов (Oke11, Oki1b, Ots102, One101) в региональных выборках кеты Охотоморского бассейна; цифрами обозначены размер аллельных вариантов (в парах нуклеотидов) и их частота (%).
 Fig. 3. Distribution of allele frequencies of microsatellite loci (Oke11, Oki1b, Ots102, One101) in regional samples of chum salmon in the Sea of Okhotsk basin; numbers mean the size of allelic variants (in nucleotide pairs) and their frequency (%)

Таблица 2. Генетическая изменчивость кеты Охотоморского бассейна
Table 2. Chum salmon genetic variability in the Sea of Okhotsk basin

Регион Region	Локус Locus	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>N_e</i>	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>	<i>HWE</i>	<i>f</i>
Западная Камчатка и северная часть материкового побережья Охотского моря West Kamchatka and northern part of the continental coast of the Sea of Okhotsk	<i>Ssa2019</i>	684	5	2,037	0,487	0,509	NS	0,044
	<i>Oki23</i>	684	10	1,279	0,192	0,218	**	0,122
	<i>Oke3</i>	684	12	5,508	0,700	0,819	***	0,144
	<i>Ogo2G</i>	672	13	3,061	0,628	0,674	NS	0,067
	<i>Oke11</i>	663	9	1,861	0,456	0,463	NS	0,016
	<i>Oki1b</i>	684	5	1,831	0,458	0,454	NS	–0,009
	<i>Ots102</i>	684	13	2,178	0,548	0,541	NS	–0,014
	<i>One101</i>	684	30	6,953	0,822	0,857	*	0,040
	Среднее Average	680	12,1	3,088	0,536	0,567		0,051
Бас. р. Амур Amur basin	<i>Ssa2019</i>	100	2	1,759	0,410	0,434	NS	0,050
	<i>Oki23</i>	100	3	1,186	0,130	0,158	NS	0,172
	<i>Oke3</i>	100	8	2,420	0,580	0,59	NS	0,011
	<i>Ogo2G</i>	96	5	2,217	0,500	0,552	NS	0,089
	<i>Oke11</i>	97	5	1,350	0,268	0,261	NS	–0,033
	<i>Oki1b</i>	100	3	1,732	0,440	0,425	NS	–0,041
	<i>Ots102</i>	100	5	2,060	0,540	0,517	NS	–0,049
	<i>One101</i>	100	29	9,204	0,860	0,896	NS	0,035
	Среднее Average	99	7,5	2,741	0,466	0,479		0,029
О. Сахалин Sakhalin Island	<i>Ssa2019</i>	248	3	2,111	0,492	0,527	NS	0,065
	<i>Oki23</i>	248	5	1,326	0,242	0,246	NS	0,016
	<i>Oke3</i>	247	11	3,790	0,603	0,738	**	0,181
	<i>Ogo2G</i>	244	9	2,981	0,549	0,666	**	0,174
	<i>Oke11</i>	239	6	1,646	0,377	0,393	NS	0,040
	<i>Oki1b</i>	248	4	1,848	0,448	0,46	NS	0,025
	<i>Ots102</i>	248	8	2,329	0,593	0,572	NS	–0,039
	<i>One101</i>	246	24	3,617	0,748	0,725	NS	–0,034
	Среднее Average	246	8,8	2,456	0,507	0,541		0,054
О. Итуруп (Курильские острова) Iturup Island (Kuril Islands)	<i>Ssa2019</i>	191	3	1,234	0,199	0,19	NS	–0,048
	<i>Oki23</i>	192	4	1,377	0,286	0,275	NS	–0,046
	<i>Oke3</i>	186	10	5,217	0,624	0,811	***	0,228
	<i>Ogo2G</i>	192	8	4,435	0,698	0,777	NS	0,099
	<i>Oke11</i>	191	7	2,734	0,644	0,636	NS	–0,015
	<i>Oki1b</i>	191	2	1,974	0,445	0,495	NS	0,098
	<i>Ots102</i>	186	7	1,678	0,414	0,405	NS	–0,025
	<i>One101</i>	181	13	4,910	0,740	0,799	NS	0,070
	Среднее Average	189	6,8	2,945	0,506	0,549		0,045
О. Хоккайдо и о. Хонсю (Японские ЛРЗ) Hokkaido and Honshu (Japanese SHs)	<i>Ssa2019</i>	80	4	1,498	0,313	0,334	NS	0,060
	<i>Oki23</i>	80	4	1,762	0,425	0,435	NS	0,017
	<i>Oke3</i>	79	10	6,229	0,506	0,845	NS	0,397
	<i>Ogo2G</i>	79	10	6,997	0,722	0,863	NS	0,158
	<i>Oke11</i>	78	7	2,217	0,487	0,552	NS	0,112
	<i>Oki1b</i>	80	4	2,076	0,500	0,522	NS	0,035
	<i>Ots102</i>	78	9	2,799	0,603	0,647	NS	0,063
	<i>One101</i>	79	14	4,857	0,696	0,799	NS	0,123
	Среднее Average	79	7,8	3,554	0,532	0,625		0,121

Примечание/Note: *N* — количество исследованных экземпляров (sample size), *A* — число аллелей (allele number), *N_e* — число эффективных аллелей (effective number of alleles), *H_o* — средняя наблюдаемая гетерозиготность (average observed heterozygosity), *H_e* — средняя ожидаемая гетерозиготность (average expected heterozygosity), *HWE* — отклонение от равновесия Харди–Вайнберга (deviations from Hardy–Weinberg equilibrium), NS — незначимо (non-significant), * — значимо при $p < 0,1$ (significant at $p < 0,1$); ** — значимо при $p < 0,01$ (significant at $p < 0,01$); *** — значимо при $p < 0,001$ (significant at $p < 0,001$), *f* — индекс фиксации (fixation index)

На основе матриц генетических расстояний между популяциями был выполнен кластерный анализ с представлением его результатов в виде UPGMA-дендрограммы (рис. 4), которые свидетельствуют о сходстве выборок кеты о. Итуруп и «японской» выборки, образовавших единый кластер.

С использованием метода «присоединения соседей» (neighbor-joining) построено филогенетическое дерево (рис. 5), где можно выделить три основных узла: узел выборок Западной Камчатки и СчМПОМ, узел выборок из рек о. Итуруп с прилегающей к ним выборкой японских ЛРЗ и узел рек о. Сахалин с бас. р. Амур. Данный вариант анализа указывает на относительное генетическое своеобразие кеты р. Найба (о. Сахалин), которая дистанцирована как от сахалинских выборок, так и от выборок о. Итуруп. С большой долей вероят-

ности такую особенность этой локальной популяции можно объяснить перевозками рыбобосадочного материала между сахалинскими и курильскими ЛРЗ (Шитова, 2008), а также воздействием искусственного воспроизводства на естественную популяционно-генетическую структуру.

При исследовании попарных различий между популяциями охотоморской кеты, наряду с оценками генетической дифференциации (F_{st}) использовали также величины дистанций Нея (табл. 4). Анализ полученных результатов свидетельствует об отсутствии статистически значимых различий между кетой, выпущенной с японских ЛРЗ, и кетой о. Итуруп. Следует обратить внимание, что по данным генетических дистанций Нея степень дифференциации между японской заводской кетой и кетой из рек о. Сахалин также относительно невелика.

Таблица 3. Частота встречаемости редких аллелей микросателлитных локусов кеты бассейна Охотского моря
Table 3. Occurrence frequency of rare alleles of microsatellite loci in chum salmon of the Sea of Okhotsk basin

Регион Region	Локус Locus	Аллель Allele	Частота встречаемости Occurrence frequency
Западная Камчатка и северная часть материкового побережья Охотского моря West Kamchatka and NpCCSO	<i>Ssa2019</i>	80	0,004
	<i>Oki23</i>	143	0,042
	<i>Oki23</i>	151	0,001
	<i>Oki23</i>	159	0,002
	<i>Oki23</i>	175	0,001
	<i>Oke3</i>	228	0,001
	<i>Oke3</i>	293	0,001
	<i>Ogo2G</i>	101	0,001
	<i>Ogo2G</i>	105	0,010
	<i>Ogo2G</i>	123	0,001
	<i>Ogo2G</i>	125	0,001
	<i>Oke11</i>	106	0,001
	<i>Oke11</i>	152	0,001
	<i>Oki1b</i>	106	0,001
	<i>Ots102</i>	147	0,002
	<i>Ots102</i>	167	0,001
	<i>Ots102</i>	179	0,001
	<i>Ots102</i>	227	0,001
	<i>One101</i>	130	0,001
О. Сахалин / Sakhalin Island	<i>Oke3</i>	335	0,004
Бас. р. Амур / Amur basin	<i>Ots102</i>	187	0,005
	<i>One101</i>	250	0,005
	<i>One101</i>	262	0,010
	<i>One101</i>	266	0,005
	<i>One101</i>	270	0,020
	<i>One101</i>	278	0,005
О. Итуруп (Курильские острова) Iturup (Kuril Islands)	<i>Ssa2019</i>	90	0,013
	<i>Oki23</i>	149	0,003
	<i>Oke3</i>	285	0,003
	<i>One101</i>	184	0,014
О. Хоккайдо и о. Хонсю (Японские ЛРЗ) Hokkaido and Honshu (Japanese SHs)	<i>Ogo2G</i>	115	0,006

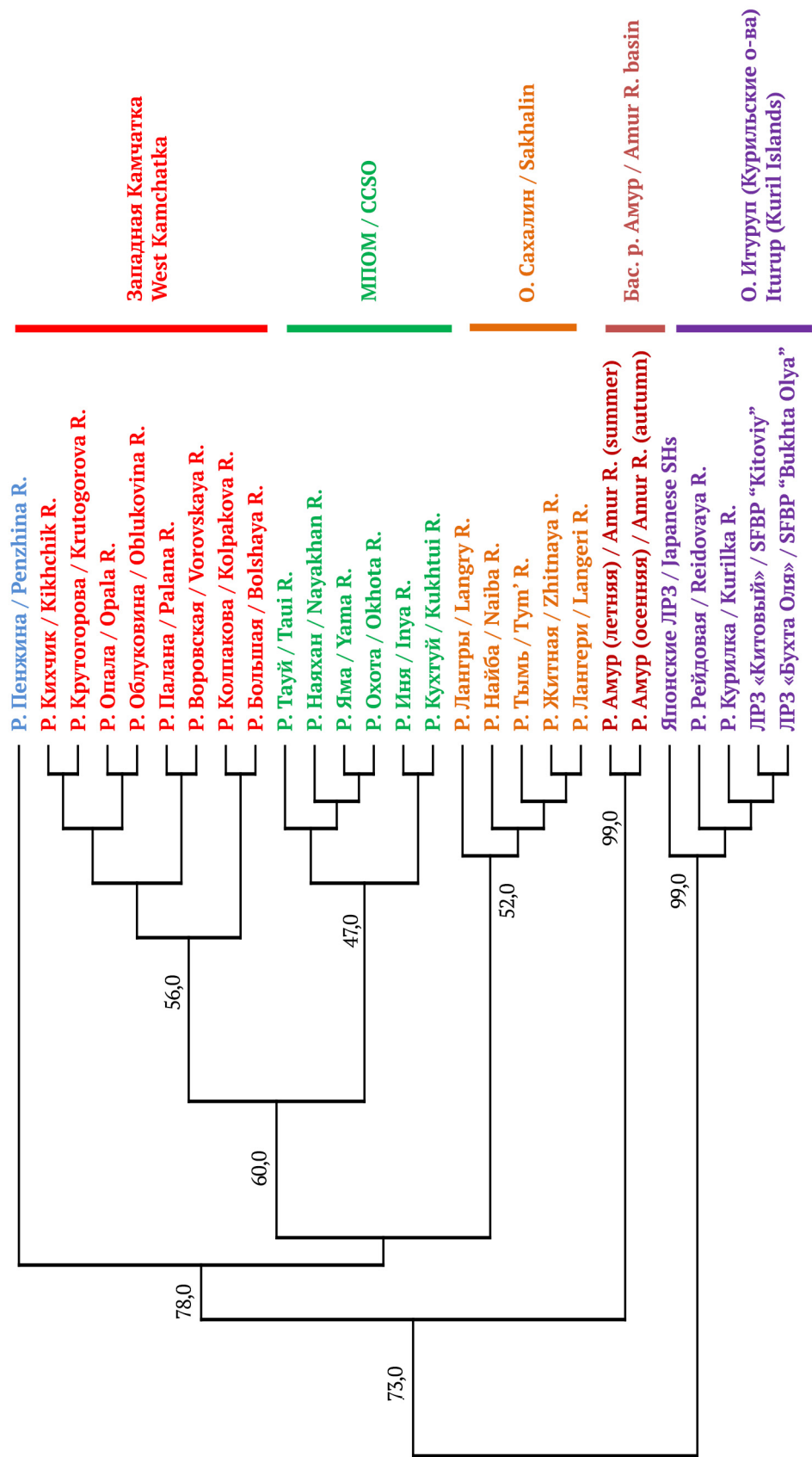


Рис. 4. UPGMA-дендрограмма, построенная на основе генетических дистанций Нея, вычисленных по частотам аллелей восьми микросателлитных локусов в выборках кеты Охотоморского бассейна
Fig. 4. UPGMA tree based on the Nei's genetic distances generated by allele frequencies of eight microsatellite loci in chum salmon samples from the Sea of Okhotsk basin

Оценки генетической дифференциации японской кеты, полученные ранее на основе аллозимного полиморфизма (Варнаевская, 2002, 2006) и изменчивости частот гаплотипов митохондриальной ДНК (Савин и др., 2009), подтверждают высокую степень генетических различий кеты японского происхождения и других регионов Охотоморского бассейна и не противоречат результатам, представленным в настоящей работе, согласно которым кета Японских островов не имеет достоверных отличий от

кеты из рек о. Итуруп. Следует учесть, что в анализе кеты по аллозимным локусам отсутствовали выборки из рек Курильских островов, а в исследовании нуклеотидной последовательности контрольной области митохондриальной ДНК кета о. Итуруп была представлена лишь одной выборкой из второстепенной популяции (р. Серноводная).

Выявленная популяционно-генетическая дифференциация кеты Западной Камчатки и Японского архипелага согласуется с данными

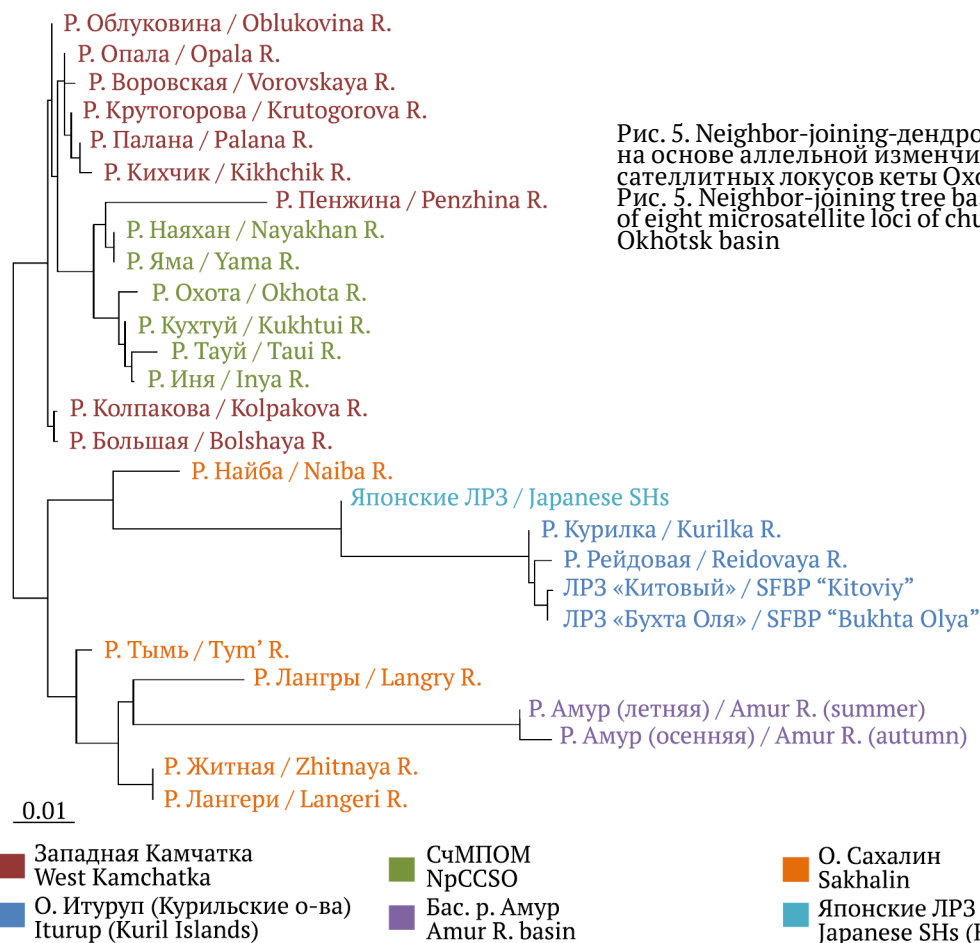


Рис. 5. Neighbor-joining-дендрограмма, построенная на основе аллельной изменчивости восьми микросателлитных локусов кеты Охотоморского бассейна. Рис. 5. Neighbor-joining tree based on allele variability of eight microsatellite loci of chum salmon in the Sea of Okhotsk basin

Таблица 4. Результаты попарного сравнения выборок кеты по значениям F_{st} (над диагональю) и дистанциям Нея (под диагональю)
 Table 4. Results of pairwise comparison of chum salmon samples by F_{st} values (above the diagonal) and Nei's distances (below the diagonal)

Регион Region	ЗК и СчМПОМ WK and NpCCSO	О. Сахалин Sakhalin	Бас. р. Амур Amur basin	Курильские острова Kuril Islands	О. Хоккайдо и о. Хонсю Hokkaido and Honshu
ЗК и СчМПОМ WK and NpCCSO		0,035	0,083	0,088	0,064
О. Сахалин Sakhalin	0,056		0,075	0,099	0,059
Бас. р. Амур Amur basin	0,112	0,093		0,224	0,157
Курильские острова Kuril Islands	0,136	0,145	0,376		0,029
О. Хоккайдо и о. Хонсю Hokkaido and Honshu	0,104	0,088	0,250	0,045	

исследования, проведенного по другому набору микросателлитных локусов (Beacham et al., 2008). Несмотря на то, что в указанной работе зарубежных авторов в анализ была включена всего одна популяция Западной Камчатки (р. Большая), а японская кета представлена 26 выборками с островов Хонсю и Хоккайдо, по использованному набору локусов показана высокая степень региональной дифференциации. Однако и в данном исследовании не представлены популяции из рек Курильских островов, при этом результаты указывают на более высокий уровень генетической изменчивости японских стад кеты по сравнению с другими охотоморскими популяциями этого вида. Учитывая, что в настоящей работе использовали другие маркеры генетической изменчивости, стоит отметить целесообразность увеличения их набора в последующих исследованиях для расширения уже созданной референтной базы данных и повышения дискриминирующей способности метода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе анализа данных отолитного маркирования молоди кеты из уловов осенних траловых учетных съемок в Охотском море сформирована выборка, состоящая из особей, имеющих заводское происхождение — ЛРЗ о. Хоккайдо и о. Хонсю.

Установлена статистически значимая дифференциация кеты Японских островов, северной группы стад бассейна Охотского моря, а также р. Амур. В несколько меньшей степени выражены генетические различия между локальными популяциями о. Сахалин и «японской» выборкой кеты. Полученные результаты свидетельствуют о генетическом сходстве заводских стад Японии и кеты о. Итуруп, что, вероятно, обусловлено их общим происхождением и относительной географической близостью этих регионов воспроизводства.

Таким образом, при включении в референтную базу данных кеты Охотоморского бассейна выборки рыб, выпущенных с ЛРЗ Японии, южная группа стад будет представлена как особями с о. Итуруп, так и с о-вов Хоккайдо и Хонсю, между которыми статистически значимые различия отсутствуют, что предопределяет невозможность корректной региональной идентификации смешанных морских скоплений. На данном этапе исследований при генетической идентификации молоди обоснованным и методически верным является определение доли

южной группировки стад в целом, без разделения на составные доли Курильских и Японских островов. На следующем этапе анализа регионального состава молоди кеты в период раннего морского нагула целесообразно учитывать результаты выявления отолитных меток лососевых рыбоводных заводов Японии и Курил, соотнося их с информацией о количестве выпускаемой с региональных ЛРЗ молоди.

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

Варнавская Н.В. 2002. Генетическое разнообразие популяций в связи с задачами рациональной промысловой эксплуатации лососевых рыб //

- Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 6. С. 158–181.
- Варнавская Н.В. 2006. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 488 с.
- Денисенко А.Д., Муравская У.О., Пильганчук О.А., Шпигальская Н.Ю., Савенков В.В., Зикунова О.В. 2023. Оценка регионального состава смешанных скоплений молоди кеты в Охотском море по результатам генетических исследований // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 70. С. 5–26.
- Денисенко А.Д., Пильганчук О.А., Зикунова О.В., Муравская У.О., Савенков В.В., Шпигальская Н.Ю. 2022. Оценка внутривидового состава региональных группировок молоди кеты (*Oncorhynchus keta*) в бассейне Охотского моря осенью 2019 г. / Матер. X Междунар. науч.-практ. конф. молодых ученых и специалистов. М.: ВНИРО. С. 95–97.
- Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. 1984. Молекулярное клонирование. М.: Мир. 479 с.
- Савин В.А., Шпигальская Н.Ю., Варнавская Н.В. 2009. Межрегиональная и межпопуляционная изменчивость частот гаплотипов митохондриальной ДНК кеты (*Oncorhynchus keta*) Азии // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 12. С. 15–32.
- Чистякова А.И., Бугаев А.В. 2016. Оценка происхождения и пути миграций заводской молоди горбуши и кеты в бассейне Охотского моря в осенний период 2011–2014 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 40. С. 5–23.
- Шитова М.В. 2008. Дифференциация заводских популяций кеты Сахалинской области по микросателлитным маркерам : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.15. М.: 25 с.
- Beacham T.D., Sato S., Urawa S., Le K.D., Wetklo M. 2008. Population structure and stock identification of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) from Japan determined by microsatellite DNA variation // Fisheries Science. Vol. 74 (5). P. 983–994.
- 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>.
- Nei M. 1987. Molecular evolutionary genetics. N.Y.: Columbia Univ. press. 512 p.
- Rousset F. 2008. GENEPOP'007: a complete reimplementation of the GENEPOP software for Windows and Linux // Mol. Ecol. Resour. Vol. 8 (1). P. 103–106.
- Saitou N., Nei M. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // Molecular Biology and Evolution. Vol. 4, № 4. P. 406–425.
- 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. Arlquin: a software for population genetic data. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland. User manual ver. 2, pp. 2496–2497. <http://cmpg.unibe.ch/software/simcoal/>
- Sokal R.R., Rohlf F.G. 1981. Biometry. 2nd ed. W.H. Freeman & Co., San Francisco. CA. 859 p.

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., Chistyakova A.I., Urava S. Long term trends in the distribution and regional composition of catches of juvenile pink and chum salmon during autumn migrations in the Sea of Okhotsk basin. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2020, vol. 57, pp. 67–98. (In Russian)
- Varnavskaya N.V. Pacific salmon population genetic variability in relation to the purposes of rational fishery on these populations. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2002, vol. 6, pp. 158–181. (In Russian)
- Varnavskaya N.V. *Geneticheskaya differentsiatsiya populatsiy tokhookeanskikh lososy* [Genetic differentiation of Pacific salmon populations]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2006, 488 p.
- Denisenko A.D., Muravskaya U.O., Pilganchuk O.A., Shpigalskaya N.Yu., Savenkov V.V., Zikunova O.V. 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 north-west part of the Pacific Ocean*, 2023, vol. 70, pp. 5–26. (In Russian)
- Denisenko A.D., Pilganchuk O.A., Zikunova O.V., Muravskaya U.O., Savenkov V.V., Shpigalskaya N.Yu. Assessment of the intraspecific composition of regional

groups of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the Sea of Okhotsk basin in autumn 2019. *Mater. X International scientific-practical conf. young scientists and specialists*. M.: VNIRO. Pp. 95–97.

Maniatis T., Fritsch E.F., Sambrook J. *Molekulyar-noe klonirovanie* [Molecular Cloning.] Moscow: Mir, 1984, 479 p.

Savin V.A., Shpigalskaya N.Yu., Varnavskaya N.V. Interregional and interpopulation variations of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) mitochondrial DNA haplotype frequencies in Asia. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2009, vol. 12, pp. 15–32. (In Russian)

Chistyakova A.I., Bugaev A.V. An assessment of the origin and migration routes of juvenile hatchery pink and chum salmon in the basin of the Okhotsk Sea in Autumn in 2011–2014. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2016, vol. 40, pp. 5–23. (In Russian)

Shitova M.V. *Differentsiatsiya zavodskikh populyatsiy kety Sakhalinskoy oblasti po mikrosatelitnym markeram: Avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Differentiation of hatchery populations of chum salmon in the Sakhalin region by microsatellite markers: Author's abstract. dis. cand. biol. Sci.]. Moscow, 2008, 25 p.

Beacham T.D., Sato S., Urawa S., Le K.D., Wetklo M. Population structure and stock identification of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) from Japan determined by microsatellite DNA variation. *Fisheries Science*, 2008, vol. 74 (5), pp. 983–994.

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. 2001. [Electronic resource]: URL: <http://lewis.eeb.uconn.lewishome/software.html>.

Nei M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. N.Y.: Columbia Univ. press. 512 p.

Rousset F. GENEPOP'007: a complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Mol. Ecol. Resour.*, 2008, vol. 8 (1), pp. 103–106.

Saitou N., Nei M. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, 1987, vol. 4 (4), pp. 406–425.

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

Schneider S., Roessli D., Excoffier L. Arlquin: a software for population genetic data. *Genetics and*

Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland. User manual ver.2, 2000, pp. 2496–2497. <http://cmpg.unibe.ch/software/simcoal/>
Sokal R.R., Rohlf F.G. *Biometry*. 2nd ed. W.H. Freeman & Co., San Francisco. CA., 1981, 859 p.

Информация об авторах

А.Д. Денисенко — вед. специалист
Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)
А.И. Герлиц — канд. биол. наук, вед. науч.
сотрудник Камчатского филиала ВНИРО
(КамчатНИРО)

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

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

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

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

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

А.В. Бугаев — док. биол. наук,
зам. руководителя Камчатского филиала
ВНИРО (КамчатНИРО)

Information about the authors

Anastasiya D. Denisenko – Leading Specialist
(KamchatNIRO)

Alexandra I. Gerlits – Ph. D. (Biology), Leading
Scientist (KamchatNIRO)

Ekaterina A. Bugaeva – Senior Specialist
(KamchatNIRO)

Vladimir V. Savenkov – Leading Specialist
(KamchatNIRO)

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

Ulyana O. Muravskaya – Leading Specialist
(KamchatNIRO)

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

Alexander V. Bugaev – D. Sc. (Biology),
Deputy Head of KamchatNIRO

Статья поступила в редакцию: 11.12.2023

Одобрена после рецензирования: 17.12.2023

Статья принята к публикации: 18.12.2023