

ISSN 2072-8212

*Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии*

*Russian Federal Research Institute
of Fisheries and Oceanography*

**ИССЛЕДОВАНИЯ ВОДНЫХ
БИОЛОГИЧЕСКИХ
РЕСУРСОВ КАМЧАТКИ
И СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ
ТИХОГО ОКЕАНА**

**THE RESEARCHES OF THE AQUATIC
BIOLOGICAL RESOURCES
OF KAMCHATKA
AND THE NORTH-WEST PART
OF THE PACIFIC OCEAN**

Scientific peer-reviewed journal

Volume 71
2023

Научный рецензируемый журнал

Выпуск 71
2023



Главный редактор: д.б.н. А.В. Бугаев, зам. руководителя Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия)
Ответственный секретарь: М.В. Варкентин, зав. издательством Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО») (Петропавловск-Камчатский, Россия)

Редакционная коллегия:

д.б.н. А.М. Орлов, главный научный сотрудник Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН (Москва, Россия),
д.б.н. Т.И. Булгакова, главный научный сотрудник, ФГБНУ «ВНИРО» (Москва, Россия),
д.б.н. А.М. Токранов, главный научный сотрудник КФ ТИГ ДВО РАН (Петропавловск-Камчатский, Россия),
д.б.н. В.И. Карпенко, профессор кафедры КамчатГТУ (Петропавловск-Камчатский, Россия),
д.б.н. А.М. Бурдин, старший научный сотрудник КФ ТИГ ДВО РАН (Петропавловск-Камчатский, Россия),
д.б.н. П.А. Балыкин, главный научный сотрудник ЮНЦ РАН (Ростов-на-Дону, Россия),
д.б.н. А.М. Каев, главный научный сотрудник Сахалинского филиала ВНИРО («СахНИРО»)
(Южно-Сахалинск, Россия),
д.б.н. Т.А. Клочкова, профессор кафедры КамчатГТУ (Петропавловск-Камчатский, Россия),
д.т.н. О.М. Лапшин, ООО «АКВАРОС» (Москва, Россия),
д.б.н. О.А. Юнев, ведущий научный сотрудник ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей
имени А.О. Ковалевского РАН» (Севастополь, Россия),
к.б.н. Е.А. Шевляков, зав. отделом Тихоокеанского филиала ВНИРО («ТИНРО») (Владивосток, Россия),
к.б.н. С.Л. Рудакова, зам. начальника отдела ФГБНУ «ВНИРО» (Москва, Россия),
к.т.н. М.Н. Коваленко, советник Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО»)
(Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. Н.Ю. Шпигальская, руководитель Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО»)
(Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. М.В. Коваль, вед. научный сотрудник Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО»)
(Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. Е.В. Лепская, зав. лабораторией Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО»)
(Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. А.И. Варкентин, зам. руководителя Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО»)
(Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.б.н. С.И. Корнев, зав. лабораторией Камчатского филиала ВНИРО («КамчатНИРО»)
(Петропавловск-Камчатский, Россия),
к.физ.-мат.н. И.М. Белкин, Университет Род-Айленда (США).

Авторы выражают глубокую признательность рецензентам.

Их конструктивные замечания в значительной мере способствовали повышению качества публикаций.

*The authors are deeply grateful to anonymous reviewers
for their constructive comments that have improved greatly the article quality.*

УДК 639.2.053.7(268.4)

Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана.
Научный рецензируемый журнал. Вып. 71. 2023. 118 с.

Объектами исследований являются морские анадромные и пресноводные рыбы, промысловые беспозвоночные, морские млекопитающие, а также условия обитания видов. Рассматриваются проблемы структуры сообществ, дифференциации популяций, ихтиологии, экологии, трофологии, физиологии, гидробиологии, паразитологии, гидрологии и гидрохимии, рыбного хозяйства и экономики. Включенные в журнал работы будут интересны ихтиологам, гидробиологам, экологам, паразитологам, студентам биологических факультетов вузов, работникам рыболово-промышленных организаций, а также всем, кто связан с освоением, охраной и воспроизводством биологических ресурсов северо-западной части Тихого океана.

The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. Scientific peer-reviewed journal. Vol. 71. 2023. 118 p.

The objects of the researches made include marine, anadromous and freshwater fish species, commercial invertebrates, marine mammals and the habitats. The issues analyzed concern the structure of the communities, the differentiation of the populations, fish biology, ecology, trophology, physiology, hydrobiology, parasitology, hydrology and hydrochemistry fisheries and economics have analyzed. The articles selected in this collection are expected to be interesting for a wide circle of fish biologists, hydrobiologists, ecologists, students of high school and many other people working in the fishery institutions, i.e. to everyone whose activity might be connected to the exploration, protection and sustainable management of the aquatic biological resources in the north-west part of the Pacific Ocean.

СОДЕРЖАНИЕ

Выпуск 71, 2023

Оригинальные научные статьи

**Шпигальская Нина Юрьевна, Зеленина Дарья Александровна,
Пильгандук Оксана Александровна, Сошинина Валерия Александровна,
Муравская Ульяна Олеговна, Денисенко Анастасия Дмитриевна,
Савенков Владимир Владимирович, Бугаева Екатерина Александровна.**

Генетическая идентификация молоди горбушки *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum)
нечетной линии воспроизводства по результатам рестрикционного анализа
митохондриальной ДНК и анализа однонуклеотидных полиморфизмов 5

Сошинина Валерия Александровна, Зеленина Дарья Александровна.

Популяционно-генетическое разнообразие кижуча (*Oncorhynchus kisutch* Walbaum)
на азиатской части ареала по результатам анализа микросателлитных локусов 23

Пильгандук Оксана Александровна, Крупенёва Мария Валерьевна,

Муравская Ульяна Олеговна, Савенков Владимир Владимирович,

Денисенко Анастасия Дмитриевна, Зеленина Дарья Александровна.

Генетические особенности нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) островных
популяций российской части ареала 34

Денисенко Анастасия Дмитриевна, Герлиц Александра Ивановна,

Бугаева Екатерина Александровна, Савенков Владимир Владимирович,

Пильгандук Оксана Александровна, Муравская Ульяна Олеговна,

Шпигальская Нина Юрьевна, Бугаев Александр Викторович. Генетическая
характеристика молоди кеты с меткой японских ЛРЗ из траловых уловов
учетных съемок 2016–2021 гг. 47

Дубынин Владимир Александрович. Изменчивость биологических показателей

и динамика численности нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) стада р. Озерной

в современный период (1971–2020 гг.) 60

Курбанов Юрий Каримович, Овчаренко Рината Таалайбековна. Промысел

и замечания о биологии тихоокеанского морского окуня *Sebastes alutus* (Sebastidae)

у Командорских островов 80

Корнев Сергей Иванович, Миронова Александра Михайловна. Взаимодействие

морских млекопитающих и морского рыболовства в прикамчатских водах

(по материалам мониторинга в 2012–2022 гг.) 92

CONTENTS

Volume 71, 2023

Full Articles

Nina Yu. Shpigalskaya, Darya A. Zelenina, Oksana A. Pilganchuk, Valeria A. Soshnina, Ulyana O. Muravskaya, Anastasiya D. Denisenko, Vladimir V. Savenkov, Ekaterina A. Bugaeva. Genetic identification of juvenile pink salmon <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Walbaum) of the odd-year reproduction line according to results of restriction analysis of mitochondrial DNA and analysis of single-nucleotide polymorphism	5
Valeria A. Soshnina, Darya A. Zelenina. Population genetic diversity of coho salmon (<i>Oncorhynchus kisutch</i> Walbaum) in the Asian part of its range based on the results of microsatellite loci analysis	23
Oksana A. Pilganchuk, Mariya V. Krupeneva, Ulyana O. Muravskaya, Vladimir V. Savenkov, Anastasiya D. Denisenko, Darya A. Zelenina. Genetic features of the island populations of sockeye salmon <i>Oncorhynchus nerka</i> (Walbaum, 1792) in Russian part of the species range	34
Anastasiya D. Denisenko, Alexandra I. Gerlits, Ekaterina A. Bugaeva, Vladimir V. Savenkov, Oksana A. Pilganchuk, Ulyana O. Muravskaya, Nina Yu. Shpigalskaya, Alexandr V. Bugaev. Genetic characterization of juvenile chum salmon with otolith marks of Japanese salmon hatcheries in the catches of trawl surveys 2016–2021	47
Vladimir A. Dubynin. Variability of biological indices and abundance dynamics of the Ozernaya River sockeye salmon <i>Oncorhynchus nerka</i> (Walbaum) stock in the modern period (1971–2020)	60
Yuri K. Kurbanov, Rinata T. Ovcherenko. Fishery and notes on the biology of Pacific ocean perch <i>Sebastes alutus</i> (Sebastidae) off the Commander Islands	80
Sergey I. Kornev, Alexandra M. Mironova. Interactions between marine mammals and high seas fisheries in Kamchatka waters (based on monitoring data for 2012–2022)	92

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, Пильгандук Оксана Александровна¹, Сошнина 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 горбушки Охотоморского бассейна в период посткатаудромных миграций 2022 г. Выявленна высокая вероятность значительного преобладания нерестовых возвратов горбушки северного комплекса стад в 2023 г. относительно величины ее подходов в южные регионы. Идентификационные оценки молоди, полученные по результатам RFLP-анализа mtДНК 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 пущины 2023 г. Полностью подтвержден прогноз о преобладании горбушки 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., Пильгандук О.А., Сошнина В.А., Муравская У.О., Денисенко А.Д., Савенков В.В., Бугаева Е.А. Генетическая идентификация молоди горбушки *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., Savchenko 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 флюктуации, 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 структуированности 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 воспроиз-

водства 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 одноклонеядные 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).

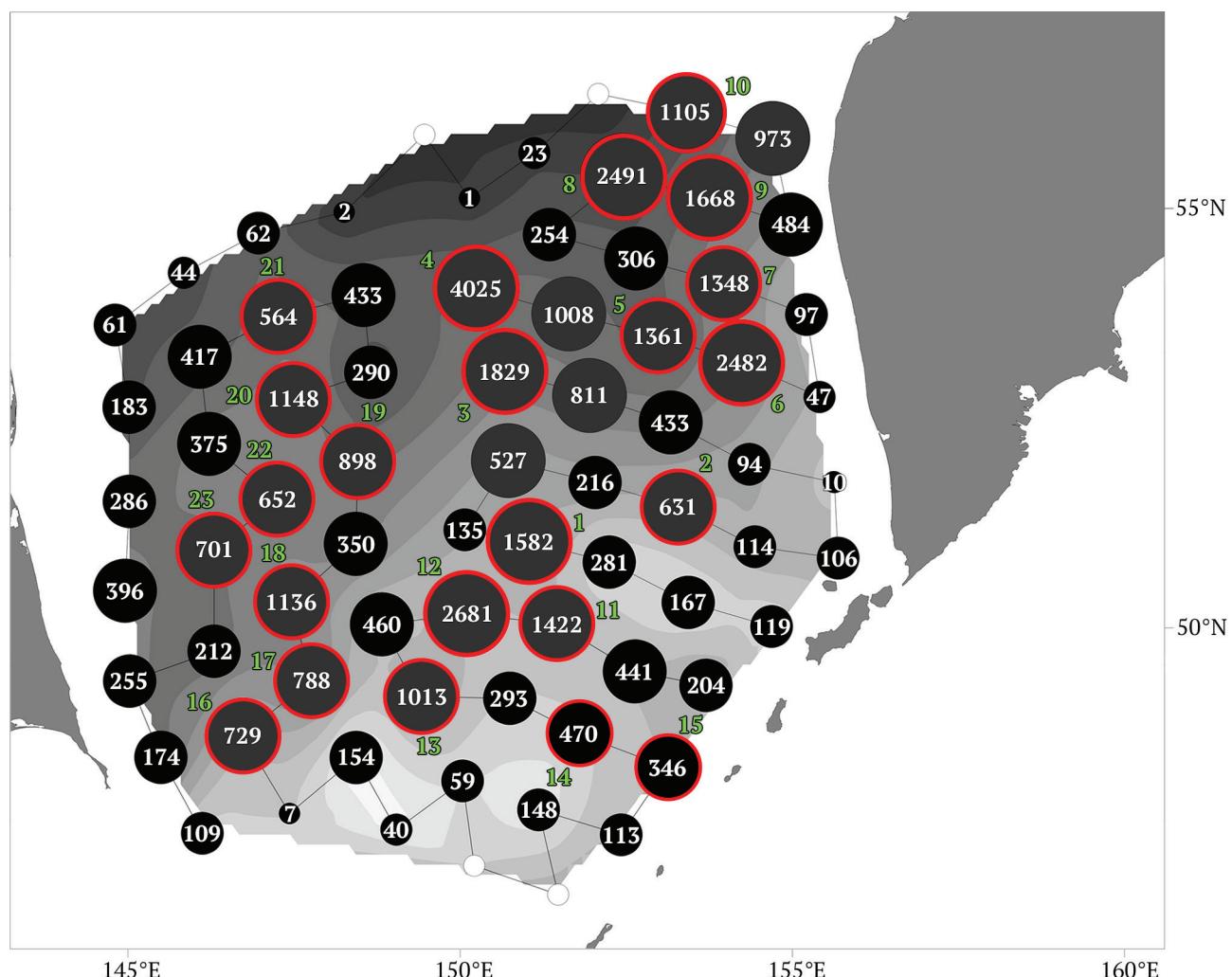


Рис. 1. Распределение уловов молоди горбуши (экз./трапление) в Охотском море по данным осенней траловой съемки, выполненной на НИС «Профессор Кагановский» и НИС «ТИНРО» (красным цветом обозначены траловые станции, из уловов которых отобраны включенные в анализ выборки, зеленым — номера выборок, соответствуют 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 смещанных скоплений молоди горбуши в Охотском море в период проведения осенней траповой 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

№ выборки Sample №	№ тра- лования Trawl №	Дата сбора Sampling date	Координаты, с. ш. / в. д. Coordinates, N/E	Экз./трапление 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 mtДНК, частоты которых получены на основе анализа полиморфизма длин рестриктных фрагментов участка *Cytb/D-loop* (RFLP-анализ; эндонуклеазы рестрикции: *DdeI*, *Hin6.I*, *HinfI*, *MspI*, *RsaI*, *Cfr13.I*).

Референсная база данных по результатам RFLP-анализа mtДНК 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).

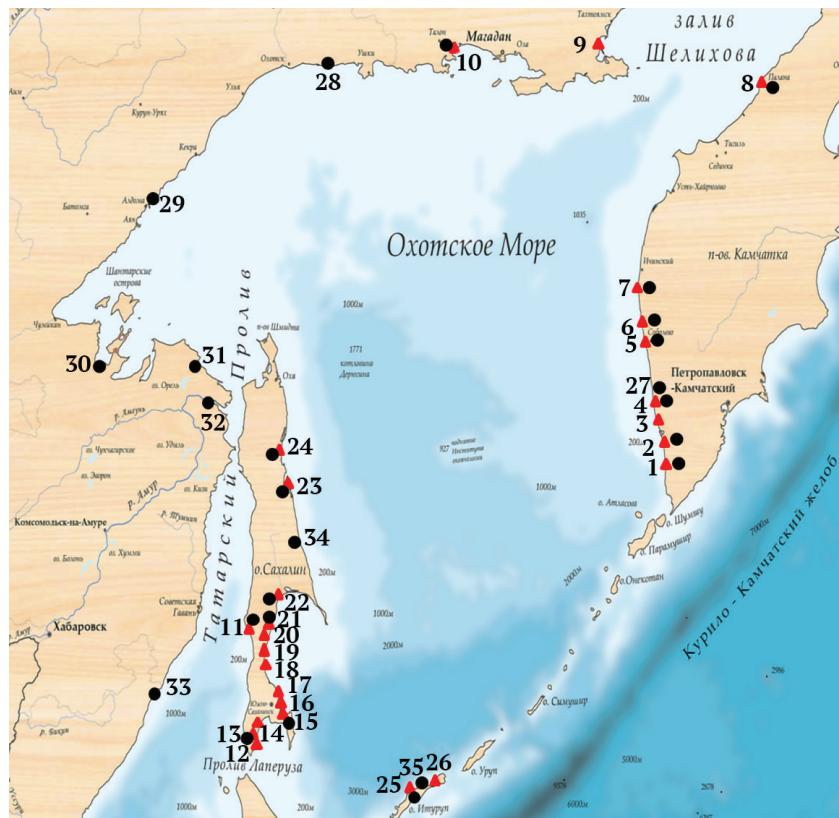


Рис. 2. Карта-схема сбора выборок из нерестовых водоемов горбуши (▲ — референсные выборки, исследованные по RFLP-маркерам, ● — референсные выборки, исследованные по SNP-маркерам; номера выборок соответствуют указанным в таблицах 2–3)

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	P. Опала / Opala R.	2013	46
	2	P. Большая / Bolshaya R.	2009, 2011, 2013, 2015	191
	3	P. Утка / Utka R.	2009	49
	4	P. Кихчик / Kikhchik R.	2009, 2011	100
	5	P. Большая Воровская Bolshaya Vorovskaya R.	2009, 2013	91
	6	P. Колпакова / Kolpakova R.	2009	48
	7	P. Облуковина / Oblukovina R.	2015	33
	8	P. Палана / Palana R.	2009	39
СчМПОМ NpCCSO	9	P. Яма / Yama R.	2011	46
	10	P. Тауй / Taui R.	2009, 2011	99
О. Сахалин Sakhalin Island	11	P. Айнская / Ainskaya R.	2009	44
	12	P. Тамбовка / Tambovka R.	2011	50
	13	P. Урюм / Uryum R.	2009	49
	14	P. Таранай / Taranai R.	2011	48
	15	P. Очепуха** / Ochepukha R. **	2009, 2016	95
	16	P. Вознесенка / Voznesenka R.	2011	50
	17	P. Бахура / Bakhura R.	2009	49
	18	P. Фирсовка / Firsovka R.	2009, 2011	90
	19	P. Мануй / Manui R.	2011	40
	20	P. Пугачевка** / Pugachevka R. **	2016	49
	21	P. Гребянка / Grebyanka R.	2011	47
	22	P. Поронай / Poronai R.	2009	45
	23	P. Тымь / Tym' R.	2009	49
	24	P. Большой Гаромай Bolshoy Garomai R.	2009	49
Южные Курилы (о. Итуруп) Southern Kurils (Iturup Island)	25	P. Курилка / Kurilka R.	2011, 2013	122
	26	P. 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 / Ochepukha R.	2009	47
	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
Южные Курилы (о. Итуруп) Southern Kurils (Iturup Island)	25/25	Р. Курилка / Kurilka R.	2013	46
	26/35	Р. Рейдовая (ранняя) Reyдовaya R. (early)	2013	47
	27/35	Р. Рейдовая (поздняя) Reyдовaya 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* mtДНК 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 невысок, 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, включющей стада Западной Камчатки и магаданского побережья, локальными популяциями южноокурильского 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 mtДНК — 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 mtДНК 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

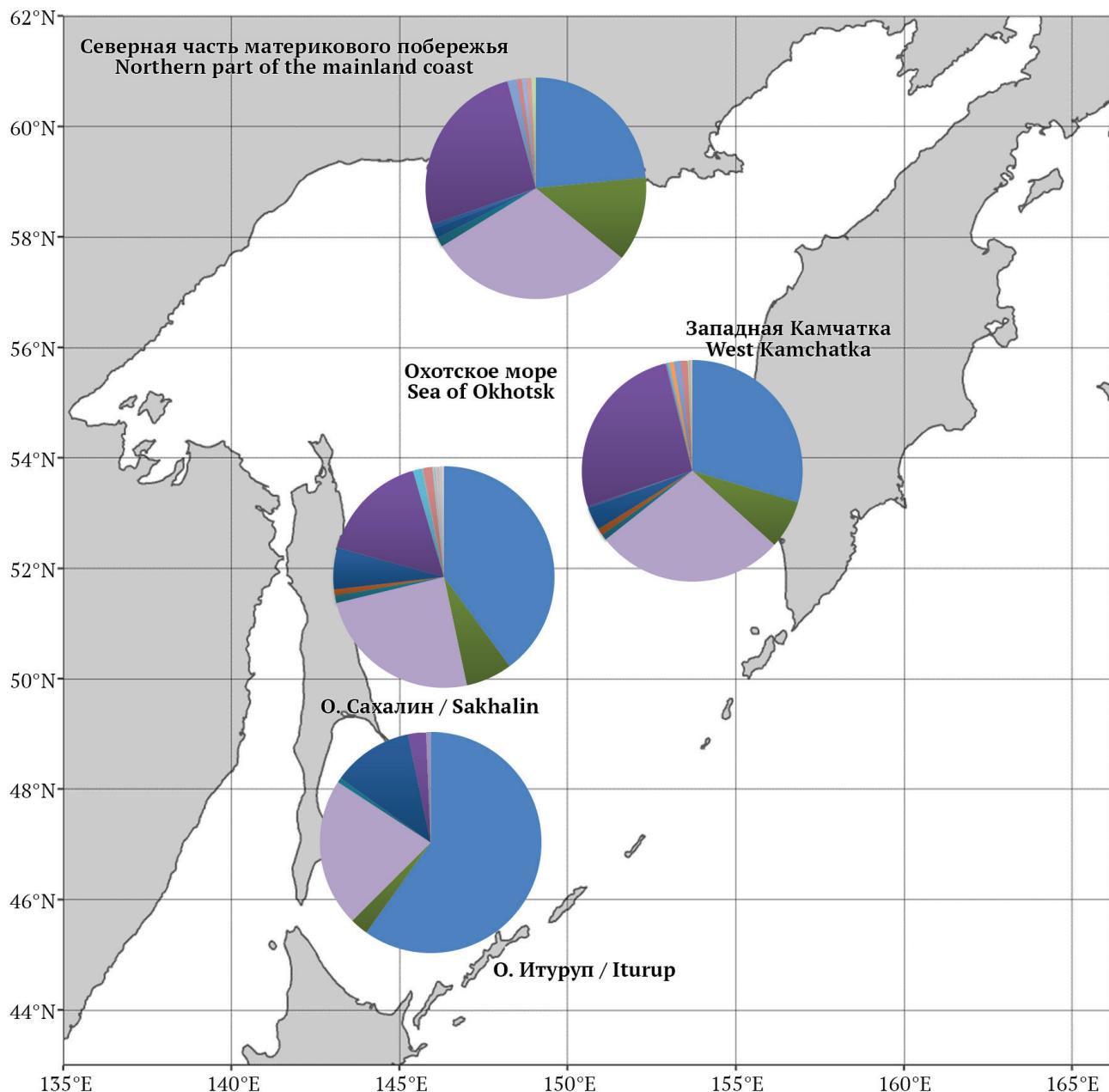


Рис. 3. Распределение частот 32 гаплотипов mtДНК горбуши нечетной линии воспроизводства в регионах Охотоморского бассейна
Fig. 3. Distribution of frequencies of 32 pink salmon mtDNA haplotypes of the odd-year reproduction in the regions within the basin of the Sea of Okhotsk

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 mtДНК
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
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	Внутрипопуляционная Intrapopulational	97,81
		Межгрупповая Intergroupal	1,83
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)	Межпопуляционная в группах Interpopulational within groups	0,59
		Внутрипопуляционная Intrapopulational	97,58
		Межгрупповая Intergroupal	1,15
		Межпопуляционная в группах Interpopulational within groups	1,04
		Внутрипопуляционная Intrapopulational	97,81

Таблица 5. Оценка регионального состава симулированных 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%

Nº	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 симулированных 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%

Nº	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 mtДНК (табл. 5).

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 _(50,16)	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 _(29,52)
13	98	62,0 _(58,18)	37,5 _(58,18)	0,5 _(2,93)
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 расчётных оценок) в выборках из уловов осенней траховой 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 №	№ трахения 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%.

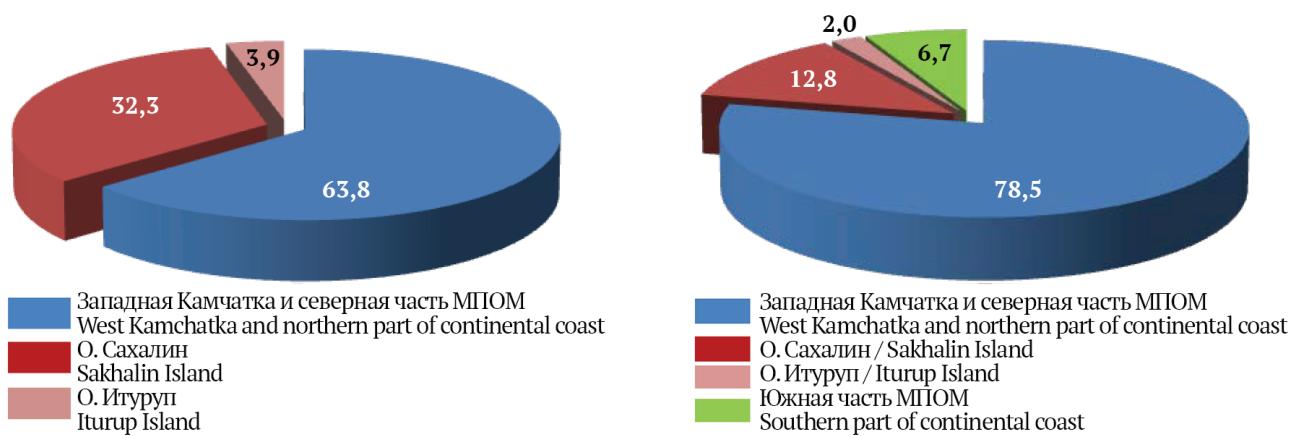


Рис. 4. Процентное соотношение молоди горбуши различных регионов Охотоморского бассейна в объединенных выборках из уловов осенней траловой съемки на НИС «Профессор Кагановский» и НИС «ТИНРО» в 2022 г. Слева — по результатам RFLP-анализа мтДНК, справа — по результатам анализа аллельной изменчивости SNP-локусов

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

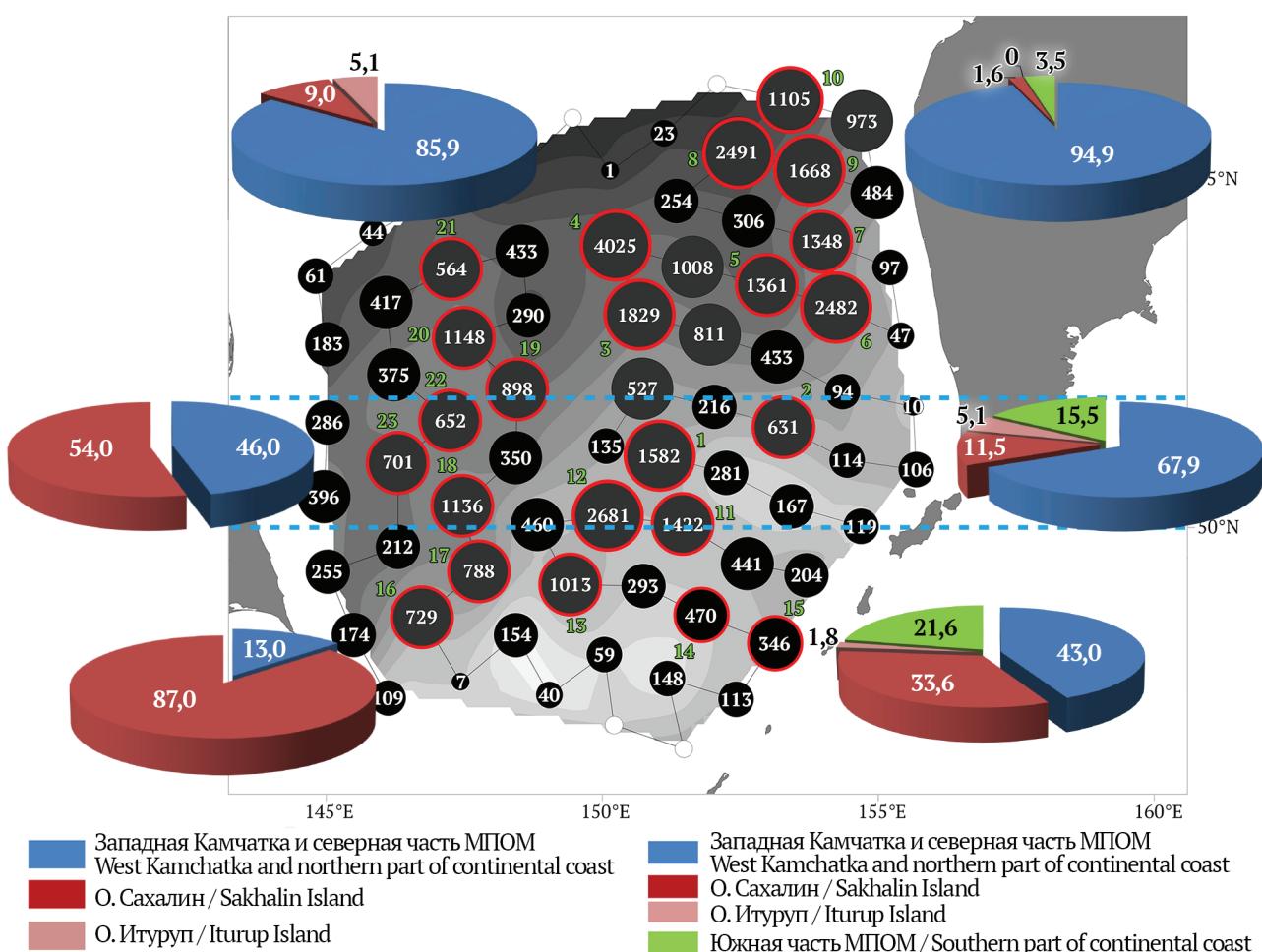


Рис. 5. Процентное соотношение молоди горбуши различных регионов Охотоморского бассейна в уловах осенней траловой съемки 2022 года севернее 52° с. ш., между 52° и 50° с. ш. и южнее 50° с. ш.; слева — результаты RFLP-анализа мтДНК; справа — по результатам анализа аллельной изменчивости SNP-локусов

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.

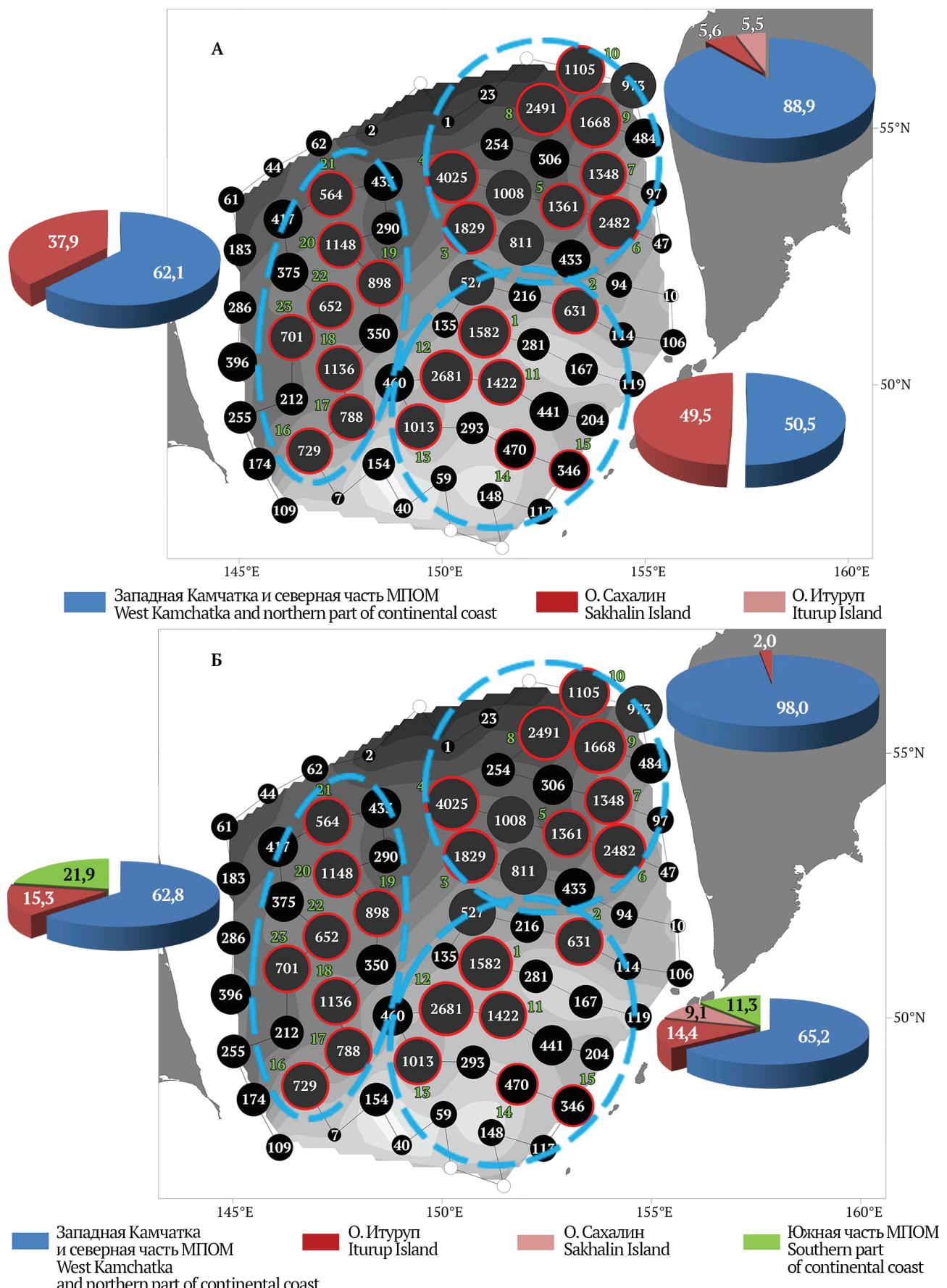


Рис. 6. Процентное соотношение молоди горбуши различных регионов Охотоморского бассейна в уловах в северо-восточной, юго-восточной и западной частях района осенней траловой съемки на НИС «Профессор Кагановский» и НИС «ТИНРО» в 2022 г. А – по результатам RFLP-анализа мтДНК, Б – по результатам анализа 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 рыболовных 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 непериодических 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 mtДНК, 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 однокодонных 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 южноокотоморских 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 охотоморских 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 Охотоморского 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 охотоморской 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 охотоморской 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

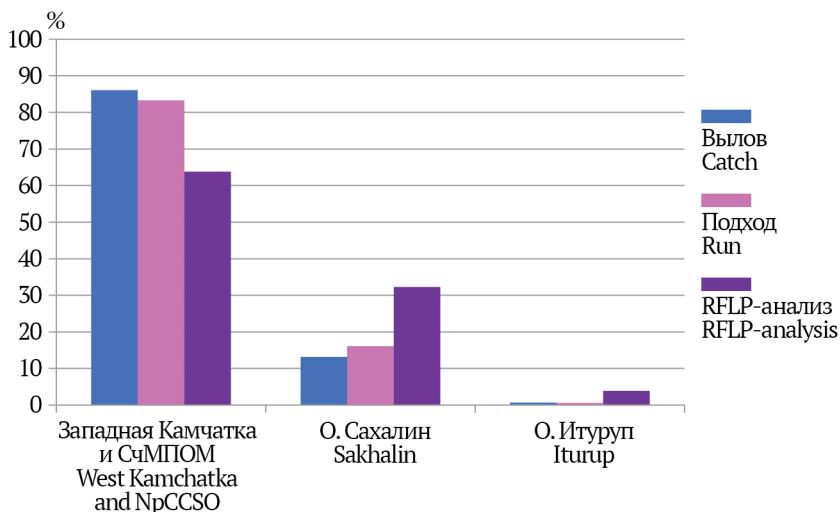


Рис. 7. Процентное соотношение фактических величин регионального вылова и нерестового подхода производителей горбуши в 2023 г., а также величин расчетной оценки регионального состава молоди горбуши из уловов осенней охотоморской траловой съемки в 2022 г. на основе изменчивости RFLP-маркеров
Fig. 7. Percent 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 рыбы 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

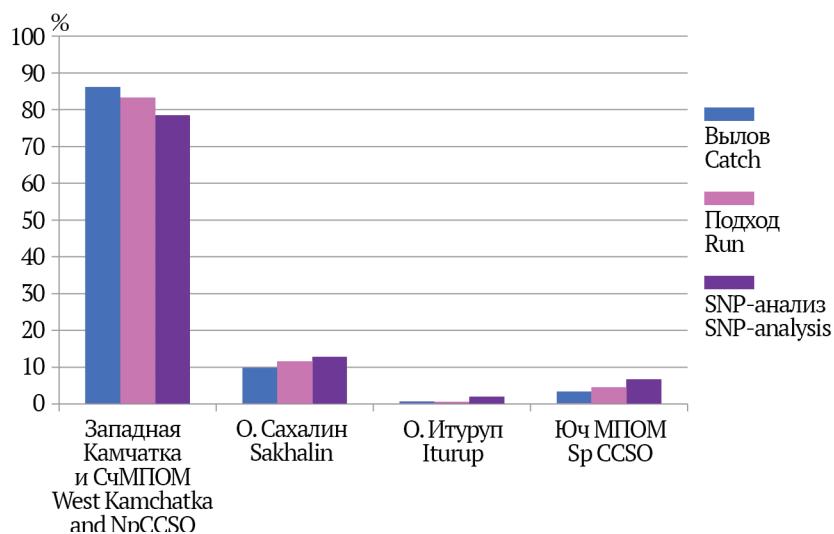


Рис. 8. Процентное соотношение фактических величин регионального вылова и нерестового подхода производителей горбуши в 2023 г., а также величин расчетной оценки регионального состава молоди горбуши из уловов осенней охотоморской траловой съемки в 2022 г. на основе изменчивости SNP-локусов Fig. 8. Percent 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., Зикунова 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., Зикунова 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 путини–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 МНС-I A1 подтверждают гипотезу «локальных стад» // Вопр. ихтиологии. Т. 52, № 1. С. 72–81.

Зеленина Д.А., Животовский Л.А., Сошнина 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., Сошнина 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 путини // Бюллетень изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. № 17. Владивосток: ТИНРО-Центр. С. 101–109.

Шпигальская Н.Ю., Брыков В.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., deWaard J., Hebert P.D.N.* 2006. An inexpensive, automation-friendly protocol for recovering high-quality DNA // Mol. Ecol. Notes. Vol. 6. P. 998–1002.
- Masuda M., Nelson S., Pella J.* 1991. The computer programs for computing conditional maximum likely estimates of stock composition from discrete characters // NOAA Tech. Rep. NMFS № 244. Auke Bay Laboratory, Juneau, AK. 11 p.
- Peakall R., Smouse P.E.* 2006. GenAlEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Mol. Ecol. Notes. Vol. 6. P. 299–295.
- Pella J., Masuda M., Nelson S.* 1996. Search algorithms for computing stock composition of mixture from traits of individuals by maximum likelihood // NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC. № 61. 68 p.
- 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.A., 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 lososey* [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., Vilkova 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 mitikhindrialnoi DNK u nekotorykh vidov Tikhookeanskikh lososei. Avtoreferat dissertacii 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., Kanzeparova 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>

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. GenAIEx 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.I.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>

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. Пильгандук — канд. биол. наук, зав. лабораторией Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)

В.А. Сошнина — 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

Научная статья / Original article

УДК 597.552.511:575.174

doi:10.15853/2072-8212.2023.71.23-33



ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КИЖУЧА (*ONCORHYNCHUS KISUTCH* WALBAUM) НА АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА ПО РЕЗУЛЬТАТАМ АНАЛИЗА МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ ЛОКУСОВ

Сошнина Валерия Александровна, Зеленина Дарья Александровна

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО),
Москва, Россия, valnestle@yandex.ru, d.zelenina@gmail.com

Аннотация. Впервые исследован полиморфизм 10 ядерных микросателлитных локусов в популяциях кижуч на азиатской части ареала. Выявлены три генетически обособленных региональных комплекса стад: камчатский, североохотоморский и сахалинский. Показано, что для всех популяций вне зависимости от их географического положения характерен высокий уровень генетического полиморфизма.

Ключевые слова: кижуч (*Oncorhynchus kisutch* Walbaum), микросателлиты, генетическое разнообразие, полиморфизм ядерных локусов

Благодарности: авторы признательны сотрудникам ФГБНУ «ВНИРО» и его Камчатского, Магаданского и Хабаровского филиалов, принимавших участие в сборе материала на Камчатке и материковом побережье Охотского моря, а также Е.А. Кирилловой (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН) за сбор образцов на острове Сахалин. Работа выполнена в рамках госзадания ФГБНУ «ВНИРО» и при поддержке гранта Минобрнауки РФ (Соглашение № 075-15-2021-1084).

Для цитирования: Сошнина В.А., Зеленина Д.А. Популяционно-генетическое разнообразие кижуча (*Oncorhynchus kisutch* Walbaum) на азиатской части ареала по результатам анализа микросателлитных локусов // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2023. Вып. 71. С. 23–33.

POPULATION GENETIC DIVERSITY OF COHO SALMON (*ONCORHYNCHUS KISUTCH* WALBAUM) IN THE ASIAN PART OF ITS RANGE BASED ON THE RESULTS OF MICROSATELLITE LOCI ANALYSIS

Valeria A. Soshnina, Darya A. Zelenina

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO),
Moscow, Russia, valnestle@yandex.ru, d.zelenina@gmail.com

Abstract. Polymorphism of 10 nuclear microsatellite loci in coho salmon populations in the Asian part of the range was studied for the first time. Three genetically distinct regional stock complexes were identified: Kamchatka, northern part of the Sea of Okhotsk and Sakhalin. It was shown that all populations, regardless of their geographic location, are characterized by a high level of genetic polymorphism.

Keywords: coho salmon (*Oncorhynchus kisutch* Walbaum), microsatellites, genetic diversity, polymorphism of nuclear loci

Acknowledgments: authors are grateful to the staff of FSBSI VNIRO and its Kamchatka, Magadan and Khabarovsk branches who participated in the collection of material in Kamchatka and the mainland coast of the Sea of Okhotsk and to E.A. Kirillova (A.N. Severtsov Institute for Problems of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences) for collecting samples on Sakhalin Island. The work was carried out under 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: Soshnina V.A., Zelenina D.A. Population genetic diversity of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch* Walbaum) in the Asian part of its range based on the results of microsatellite loci analysis // The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. 2023. Vol. 71. P. 23–33.

Кижуч (*Oncorhynchus kisutch* Walbaum, 1792) является представителем тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* — группы ценных промысловых видов, обитающих как на Дальнем Востоке, так и в странах Северной Америки.

Этот вид распространен в Северной Пацифике: нерестится он на азиатском побережье — от Чукотки до северной части Хабаровского края, включая о. Сахалин и северные острова Курильской гряды, на американском — от Аляски

до Калифорнии (Зорбиди, 2010). В пределах азиатской части ареала кижуч является третьим-четвертым по численности видом рода *Oncorhynchus*, только лишь на Северных Курилах он занимает второе место, уступая наиболее массовому виду этого рода — горбуше. Несмотря на несомненную ценность вида, среди тихоокеанских лососей он до последнего времени оставался одним из наименее изученных.

Популяционно-генетические исследования кижуча начали проводиться в конце XX века. В 1995 г. был исследован полиморфизм аллозимных локусов в азиатских популяциях кижуча (Пустовойт, 1995), а вскоре — минисателлитных локусов в популяциях Западной Аляски, Британской Колумбии и п-ова Камчатка (Beacham et al., 1996). Дальнейший анализ полиморфизма ядерного генома кижуча затрагивал исключительно популяции восточного побережья Тихого океана. В этой связи следует упомянуть две работы, посвященные изучению генетической структуры и расселения кижуча и охватывающие значительную часть североамериканской части ареала, с помощью микросателлитного анализа (Smith et al., 2001) и полногеномного генотипирования методом ddRAD (Rougemont et al., 2020). Что же касается кижуча азиатских стад, единственное исследование, охватывающее практически всю российскую часть ареала, основано на анализе полиморфизма mtДНК (Зеленина и др., 2020).

Цель представленной работы состояла в расширении представлений о генетической структуре азиатского кижуча с применением ядерных микросателлитных локусов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для проведения исследования был собран в период с 2002 по 2017 гг. во время нерестового хода в реках Дальнего Востока России (рис. 1, табл. 1). Фрагменты тканей отбирались у свежевыловленных рыб и фиксировались в 96%-м этиловом спирте.

Для проведения популяционно-генетического анализа были выбраны 10 микросателлитных локусов, разработанных для тихоокеанских лососей: *Oki10*, *One114*, *OtsG68*, *OtsG78b*, *OtsG83b*, *OtsG253b*, *OtsG423*, *AMPCX*, *CWDDD*, *OtsG422*. Все локусы характеризуются тетрануклеотидными повторами, при этом локус *AMPCX* содержит лишь пять аллелей. Последовательности праймеров для амплификации фрагментов, содержащих повторяющийся мотив, приведены в таблице 2.

Выделение и очистку ДНК проводили методом абсорбции на микроколонках AcroPrep™ 96 filter plate, 1 mL – 1.0 µm, glass fiber media (“PALL”, США) по методике, описанной ранее (Ivanova et al., 2006).

Амплификацию проводили по программе с тремя температурными режимами отжига по следующей схеме: предварительная денатурация ДНК 95 °C – 2 мин; синтез ПЦР-продуктов



Рис. 1. Карта-схема сбора материала. Обозначения выборок представлены в таблице 1
Fig. 1. Schematic map of sampling sites. Sample identification is in Table 1

(30 циклов, в каждом из которых температура отжига праймеров снижалась на 0,2 °C): плавление 92 °C – 10 с, отжиг праймеров 60 °C в первом цикле – 30 с, синтез ДНК 72 °C – 10 с; синтез ПЦР-продуктов (десять циклов, в каждом из которых температура отжига праймеров повышалась на 0,2 °C): плавление 92 °C – 10 с, отжиг праймеров 54 °C в первом цикле – 30 с, синтез ДНК 72 °C – 10 с; синтез ПЦР-продуктов (20 циклов): плавление 92 °C – 10 с, отжиг праймеров 56 °C – 30 с, синтез ДНК 72 °C – 10 с; окончательная достройка цепей: 72 °C – 5 мин. Реакция амплификации проводилась в конечном объеме 10 мкл [30 мМ Трис-HCl (pH 8,6), 16,6 мМ (NH₄)₂SO₄, 2,5 мМ MgCl₂, 0,6 мМ dNTP, 2 пМ каждого праймера, около 100 нг ДНК и 0,5 ед. Таq-полимеразы (Диалат)]. Электрофоретическое разделение продуктов амплификации проводили с помощью системы капиллярного электрофореза ABI Prism Genetic Analyzer 3500 (“Applied Biosystems”, США), определение длин аллелей и генотипирование осуществля-

ли с использованием программного обеспечения GeneMarker v.2.1 (SoftGenetics LLC).

Уровни ожидаемой (H_o) и наблюдаемой (H_e) гетерозиготности, параметры F-статистики (F_{is} , F_{it} и F_{st}), генетическое разнообразие локусов в популяциях оценивали в GenAlEx 6 для MS-Excel (Peakall, Smouse, 2006). Там же рассчитывали ряд генетических параметров, а именно количество аллелей (N_a), количество эффективных аллелей (N_e), индекс Шеннона (I). Для оценки информативности микросателлитных локусов с помощью программного обеспечения CERVUS 3.0.7 (Kalinowski et al., 2007) вычисляли уровень информационного полиморфизма (polymorphism information content, PIC).

Для изучения генетической структуры были использованы два статистических подхода: метод кластеризации, реализованный в Structure 2.3.4 (Pritchard et al., 2000), и анализ главных координат на основе генетических дистанций, рассчитанных по методу М. Нея (Nei, 1987), выполненный в GenAlEx 6. Индивидуальный бай-

Таблица 1. Характеристика исследованного материала
Table 1. Characteristics of examined samples

Регион Region	Название выборки Sample name	Год сбора Sampling year	Условное обозначение Identification	Количество образцов Sample size
Восточная Камчатка East Kamchatka	Р. Апрука / Apuka R.	2007	APU	48
	Р. Камчатка / Kamchatka R.	2010	KAM	46
	Р. Кроноцкая / Kronotskaya R.	2014	KRON	47
	Р. Авача / Avacha R.	2015	AVA	40
Западная Камчатка West Kamchatka	Р. Палана / Palana R.	2015	PAL	48
	Р. Пымта / Pymta R.	2002	PYM	48
Северное побережье Охотского моря Northern coast of the Sea of Okhotsk	Р. Ола / Ola R. Р. Тауй / Taui R. Р. Охота / Okhota R.	2018 2018 2016	OLA TAUI OKH	48 48 48
О. Сахалин / Sakhalin Island	Р. Лангери / Langeri R.	2017	LANG	48
ИТОГО/ TOTAL				469

Таблица 2. Характеристика микросателлитных локусов, используемых в работе
Table 2. Characteristics of microsatellite loci used in the work

Локус Locus	Последовательность праймеров Sequence of primers	Флуоресцентная метка Fluorescent tag	Источник информации Reference
Oki10	GGAGTGCTGGACAGATTGG CAGCTTTTACAAATCCTCCTG	FAM	Smith et al., 1998
One114	TCATTAATCTAGGCTTGTCA TGCAGGTAAGACAAGGTATCC	TAMRA	Olsen et al., 2000
OtsG68	GCAGCTTGGTCATTGATAATGT GCTCACACACAATGTTACATCAGAT	TAMRA	
OtsG78b	GTCCTTGAATTGAATTGATTAGA CAGCCTACTGCAGTTCAATAGACT	FAM	
OtsG83b	TAGCCCTGCACTAAAATACAGTTC CATTAATCTAGGCTTGTCA GAGCAGGCCGAGCAGGTGTCT	R6G	
OtsG253b	AATTGGGTCTTAAGGCTCTGTGG	TAMRA	Williamson et al., 2002
OtsG422	GCTTGCTCGCTCAATCTTCTTATT GAGGCAATGAGGGAGGGATGGTGAG	FAM	
OtsG423	AGGCCTGCAAGGCACTAAAGGTAT GCAAGCAAACATGTAGCTTCA G	FAM	
AMP CX	TGACACAGATCAATGCAAAACA AGGTGTTCTTAGAGCCTTCCC	TAMRA	Nakamura et al., 2013
CWD DDD	AACCGATCTTTCATTGAACC GTCCTTCTTCAGCACTGTACC	R6G	

есовский тест на определение популяций в Structure проводился с использованием модели смешанного происхождения среди популяций, коррелированных частот аллелей и предшествующей информации о популяциях. Было протестировано от 1 до 12 предполагаемых чисел популяций (K) с 10 итерациями для каждого значения K, используя 100 000 шагов прожига, за которыми следовали 500 000 итераций Марковской цепи Монте-Карло (МСМС). Количество генетических кластеров определяли в программе StructureSelector (Li, Liu, 2018) на основе метода Эванно (Evanno et al., 2005) и метода Пюхмайля (Puechmaille, 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате исследования популяционно-генетического разнообразия кижуча (*Oncorhynchus kisutch*) азиатских стад по 10 микросателлитным локусам суммарно было обнаружено 387 аллелей. Самым высокополиморфным локусом оказался *OtsG83b* с 60 аллелями, меньше всего аллелей (4) было зафиксировано в локусе *AMPCX*. Среднее число аллелей на локус составило 23,83. Средняя наблюдаемая гетерозиготность в большинстве локусов варьировала от 0,923 до 0,806,

при этом в локусе *AMPCX* она оказалась значительно ниже остальных — 0,552 (табл. 3). Дефицит гетерозигот отмечен в локусах *One114* и *OtsG253b* (индивидуальный индекс фиксации F_{is} 0,102 и 0,131 соответственно). Популяционный индекс фиксации F_{it} варьирует от 0,007 для локуса *AMPCX* до 0,151 (локус *OtsG253b*). Низкий субпопуляционный индекс фиксации F_{st} для всех локусов (<0,05) отражает слабый уровень дивергенции между выборками.

Индекс информационного полиморфизма минимален в локусе *AMPCX* и максимален в локусе *OtsG83* (табл. 3). Среднее значение показателя PIC по всем локусам составило 0,899, что означает высокую дискриминирующую способность используемых микросателлитных локусов.

Исследуемые выборки кижуча характеризуются высоким количеством средних аллелей на выборку (от 22,7 до 26,9), при этом число эффективных аллелей варьирует от 13,585 до 17,545, что говорит о наличии аллелей с низкой частотой. Самое низкое значение эффективного числа аллелей наблюдается в выборке из р. Кроноцкой, а самое высокое — из р. Пымта (табл. 4).

Таблица 3. Генетические характеристики микросателлитных локусов у кижуча азиатских стад
Table 3. Genetic characteristics of microsatellite loci of coho salmon from Asian stocks

Локус / Locus	N_a	N_e	H_o	H_e	F_{is}	F_{it}	F_{st}	PIC
<i>Oki10</i>	16,900	8,969	0,870	0,882	0,013	0,053	0,041	0,912
<i>One114</i>	32,100	20,461	0,853	0,950	0,102	0,122	0,021	0,970
<i>OtsG68</i>	31,700	20,711	0,901	0,950	0,051	0,072	0,021	0,970
<i>OtsG78b</i>	25,200	15,946	0,901	0,936	0,038	0,064	0,027	0,961
<i>OtsG83b</i>	33,600	22,238	0,897	0,954	0,060	0,077	0,018	0,971
<i>OtsG253b</i>	23,900	14,094	0,806	0,926	0,130	0,151	0,024	0,947
<i>OtsG422</i>	27,200	18,086	0,923	0,944	0,022	0,039	0,017	0,959
<i>OtsG423</i>	31,300	21,766	0,899	0,952	0,056	0,073	0,018	0,969
<i>AMPCX</i>	3,100	2,223	0,552	0,547	-0,010	0,007	0,017	0,479
<i>CWDDD</i>	13,300	6,453	0,824	0,841	0,020	0,050	0,030	0,854

Примечание. N_a — среднее количество аллелей по всем выборкам; N_e — среднее количество эффективных аллелей по всем выборкам; H_o — средняя наблюдаемая гетерозиготность; H_e — средняя ожидаемая гетерозиготность; F_{is} , F_{it} и F_{st} — индексы фиксации; PIC — величина информационного полиморфизма

Note. N_a — number of alleles across all samples; N_e — number of effective alleles across all samples; H_o — observed heterozygosity; H_e — expected heterozygosity; F_{is} , F_{it} and F_{st} — fixation indices; PIC — polymorphic information content

Таблица 4. Оценка аллельного разнообразия в популяциях кижуча азиатской части ареала. Обозначения выборок приведены согласно таблице 1
Table 4. Assessment of allelic diversity in Asian coho salmon populations. Sample identification is in Table 1

Выборка / Sample	N	N_a	N_e	H_o	H_e	f
APU	42,200	23,400	14,956	0,795	0,891	0,101
KAM	44,100	25,000	14,785	0,827	0,882	0,068
AVA	37,000	22,600	15,426	0,880	0,899	0,016
PAL	40,200	22,200	13,826	0,863	0,886	0,026
PYM	46,100	26,900	17,545	0,825	0,901	0,086
KRON	45,500	22,700	13,585	0,829	0,881	0,061
TAUI	44,000	24,000	14,317	0,864	0,882	0,015
OLA	46,600	26,100	17,410	0,864	0,893	0,028
OKH	45,200	22,700	15,162	0,837	0,884	0,047
LANG	45,900	22,700	15,936	0,842	0,883	0,040

Примечание. N — среднее количество исследованных особей; N_a — среднее количество аллелей по всем выборкам; N_e — среднее количество эффективных аллелей по всем выборкам; H_o — средняя наблюдаемая гетерозиготность; H_e — средняя ожидаемая гетерозиготность; f — коэффициент инбридинга

Note. N — average number of individuals analyzed; N_a — average number of alleles across all samples; N_e — average number of effective alleles across all samples; H_o — average observed heterozygosity; N_e — average expected heterozygosity; f — inbreeding coefficient

Средние значения наблюдаемой гетерозиготности в выборках кижучка азиатской части ареала достаточно высокие и варьируют от 0,795 до 0,88, при этом самое низкое значение наблюдается в выборке из р. Апуха, а максимальное — из р. Авача. Низкое значение средней наблюдаемой гетерозиготности особей кижучка из р. Апуха коррелирует с высоким значением индекса фиксации F , показывающим дефицит гетерозигот.

Для каждой выборки по каждому локусу были получены характеристики генетической изменчивости, представленные в таблице 5. Наибольшее количество аллелей (269) отмечено у популяции кижучка из р. Пымта, наименьшее (222) — у популяции из р. Палана. Всего выявлено 32 уникальных аллеля, при этом 8 из них — в выборке из р. Тауй, 7 — из р. Пымта, 4 — из р. Камчатки, по три уникальных аллеля

выявлено в выборках из рек Кроноцкая и Лангерии, два — у кижучка из р. Ола, и один уникальный аллель выявлен у кижучка из выборки р. Авача.

Генетические расстояния Нея (табл. 6) варьируют от 0,111 (между выборками из рек Ола и Тауй) до 0,373 (между выборками из рек Камчатка и Тауй).

На основании генетических дистанций Нея был выполнен анализ главных координат, результаты которого представлены на рисунке 2. Наблюдаются три популяционных кластера, сформированных в соответствии с региональной принадлежностью выборок: камчатский (APU, KAM, AVA, PAL, PYM, KRON), сахалинский (LANG) и североохотоморский (OLA, OKH, TAUI). Минимальные различия, отмеченные при данном типе анализа, наблюдаются между выборками из рек Пымта и Кроноцкая.

Таблица 5. Генетическая изменчивость кижучка азиатских стад; выборки обозначены в соответствии с табл. 1
Table 5. Genetic variability of Asian coho salmon stocks; sample identification is in Table 1

Выборка Sample	Показатель Index	Микросателлитные локусы / Microsatellite loci									
		Oki10	One114	OtsG68	OtsG78b	OtsG83b	OtsG253b	OtsG422	OtsG423	AMPCX	CWDD
APU	N	17	34	32	25	33	20	24	31	3	15
	N_a	7,518	19,660	22,329	15,125	24,847	12,794	17,876	20,126	2,332	6,952
	H_e	0,867	0,949	0,955	0,934	0,960	0,922	0,944	0,950	0,571	0,856
	H_e	0,818	0,867	0,857	0,909	0,911	0,459	0,861	0,800	0,600	0,864
	f^o	0,056	0,087	0,103	0,027	0,051	0,502	0,088	0,158	-0,051	-0,009
	HWE	0,003**	0,643	0,004**	0,232	0,284	0,000***	0,033	0,000***	0,368	0,999
KAM	N	16	37	37	28	37	22	27	30	3	13
	N_a	9,241	18,925	25,313	18,127	20,659	12,423	16,010	18,893	1,923	6,337
	H_e	0,892	0,947	0,960	0,945	0,952	0,920	0,938	0,947	0,480	0,842
	H_e	0,795	0,889	0,867	0,953	0,977	0,822	0,927	0,891	0,400	0,750
	f^o	0,108	0,062	0,098	-0,009	-0,026	0,106	0,011	0,059	0,167	0,109
	HWE	0,246	0,001***	0,181	0,413	0,266	0,883	0,010**	0,000***	0,098	0,742
AVA	N	19	31	32	25	31	21	28	22	3	14
	N_a	14,880	25,333	17,827	17,293	24,269	10,787	19,282	15,876	2,642	6,071
	H_e	0,933	0,961	0,944	0,942	0,959	0,907	0,948	0,937	0,622	0,835
	H_e	0,973	0,921	0,842	0,974	0,921	0,821	0,946	0,875	0,694	0,838
	f^o	-0,043	0,041	0,108	-0,033	0,039	0,096	0,002	0,066	-0,117	-0,003
	HWE	0,427	0,449	0,006**	0,443	0,406	0,002**	0,782	0,001**	0,797	0,909
PAL	N	17	25	29	24	29	23	28	30	3	14
	N_a	9,066	15,044	19,820	14,733	18,575	14,246	18,436	19,989	2,215	6,133
	H_e	0,890	0,934	0,950	0,932	0,946	0,930	0,946	0,950	0,548	0,837
	H_e	0,935	0,838	0,929	0,953	0,878	0,927	0,897	0,953	0,548	0,767
	f^o	-0,051	0,103	0,022	-0,023	0,072	0,003	0,051	-0,004	0,002	0,083
	HWE	0,584	0,433	0,010**	0,203	0,289	0,003***	0,958	0,002**	0,919	0,606
PYM	N	19	39	38	28	39	23	34	30	4	15
	N_a	9,825	25,391	29,538	18,213	25,329	12,126	22,048	22,222	2,346	8,415
	H_e	0,898	0,961	0,966	0,945	0,961	0,918	0,955	0,955	0,574	0,881
	H_e	0,958	0,787	0,917	0,938	0,698	0,711	0,979	0,925	0,489	0,851
	f^o	-0,067	0,180	0,051	0,008	0,274	0,225	-0,026	0,031	0,147	0,034
	HWE	0,007**	0,009**	0,649	0,126	0,000***	0,001**	0,908	0,077	0,018*	0,494
KRON	N	18	29	30	23	32	22	27	27	3	16
	N_a	10,322	19,043	15,940	12,205	18,726	11,299	20,352	19,360	2,004	6,602
	H_e	0,903	0,947	0,937	0,918	0,947	0,911	0,951	0,948	0,501	0,849
	H_e	0,915	0,766	0,977	0,884	0,804	0,787	0,978	0,886	0,447	0,848
	f^o	-0,013	0,192	-0,042	0,037	0,150	0,136	-0,028	0,065	0,108	0,001
	HWE	0,022*	0,020*	0,997	0,024*	0,097	0,686	0,806	0,843	0,566	0,919
TAUI	N	14	31	29	24	36	28	25	40	3	10
	N_a	5,842	15,804	17,779	15,610	20,817	15,871	17,362	26,286	2,274	5,525
	H_e	0,829	0,937	0,944	0,936	0,952	0,937	0,942	0,962	0,560	0,819
	H_e	0,837	0,886	0,930	0,825	1,000	0,814	0,860	0,978	0,609	0,896
	f^o	-0,010	0,054	0,014	0,119	-0,050	0,131	0,087	-0,017	-0,086	-0,094
	HWE	0,000***	0,625	0,005**	0,022*	0,543	0,044*	0,003***	0,410	0,722	0,435

Таблица 5. Окончание. Начало на с. 27 / Table 5. Ending. Start on page 27

Выборка Sample	Показатель Index	Микросателлитные локусы / Microsatellite loci									
		Oki10	One114	OtsG68	OtsG78b	OtsG83b	OtsG253b	OtsG422	OtsG423	AMPCX	CWDDD
OLA	N_a	19	33	33	27	36	31	31	37	3	11
	N_e	8,862	23,631	22,588	16,667	24,545	22,511	19,236	28,688	2,281	5,092
	H_e	0,887	0,958	0,956	0,940	0,959	0,956	0,948	0,965	0,562	0,804
	H_o	0,911	0,833	0,938	0,889	0,933	0,978	0,891	0,915	0,604	0,750
	f	-0,027	0,130	0,019	0,054	0,027	-0,024	0,060	0,052	-0,076	0,067
OKH	HWE	0,853	0,004**	0,160	0,880	0,044*	0,893	0,993	0,136	0,355	0,920
	N_a	15	31	27	23	32	26	22	36	3	12
	N_e	6,826	21,429	16,875	17,526	23,381	14,926	15,156	28,125	2,224	5,155
	H_e	0,853	0,953	0,941	0,943	0,957	0,933	0,934	0,964	0,550	0,806
	H_o	0,804	0,933	0,800	0,791	0,957	0,830	0,953	0,933	0,587	0,783
LANG	f	0,058	0,021	0,150	0,161	0,001	0,111	-0,021	0,032	-0,067	0,029
	HWE	0,000***	0,185	0,402	0,003**	0,093	0,028*	0,511	0,197	0,562	0,734
	N_a	15	31	30	25	31	23	26	30	3	13
	N_e	7,310	20,346	19,104	13,964	21,235	13,955	15,108	18,092	1,992	8,250
	H_e	0,863	0,951	0,948	0,928	0,953	0,928	0,934	0,945	0,498	0,879
	H_o	0,756	0,804	0,956	0,896	0,896	0,907	0,938	0,833	0,542	0,891
	f	0,125	0,154	-0,008	0,035	0,060	0,023	-0,004	0,118	-0,088	-0,014
	HWE	0,000***	0,047	0,051	0,270	0,261	0,401	0,971	0,001***	0,550	0,348

Примечание. N_a – количество аллелей; N_e – количество эффективных аллелей; H_o – наблюдаемая гетерозиготность; H_e – ожидаемая гетерозиготность; f – коэффициент инбридинга; HWE – соответствие равновесию Харди–Вайнбера ($*P < 0,05$; $**P < 0,01$; $***P < 0,001$).

Note. N_a – number of alleles; N_e – number of effective alleles; H_o – observed heterozygosity; N_e – expected heterozygosity; f – inbreeding coefficient; HWE – Hardy–Weinberg equilibrium fit ($*P < 0,05$; $**P < 0,01$; $***P < 0,001$).

Таблица 6. Генетические дистанции Нея при сравнении выборок кижуч азиатских популяций
Table 6. Nei's genetic distances when comparing samples of coho salmon from Asian populations

	APU	KAM	AVA	PAL	PYM	KRON	TAUI	OLA	OKH	LANG
APU	0,000									
KAM	0,194	0,000								
AVA	0,240	0,185	0,000							
PAL	0,236	0,142	0,159	0,000						
PYM	0,176	0,120	0,145	0,125	0,000					
KRON	0,212	0,157	0,196	0,155	0,142	0,000				
TAUI	0,338	0,373	0,369	0,312	0,303	0,357	0,000			
OLA	0,262	0,267	0,284	0,226	0,242	0,230	0,111	0,000		
OKH	0,284	0,323	0,305	0,272	0,284	0,287	0,178	0,121	0,000	
LANG	0,325	0,248	0,304	0,257	0,261	0,284	0,312	0,241	0,281	0,000

Примечание. Выборки обозначены в соответствии с табл. 1 / Note. Sample identification is in Table 1.

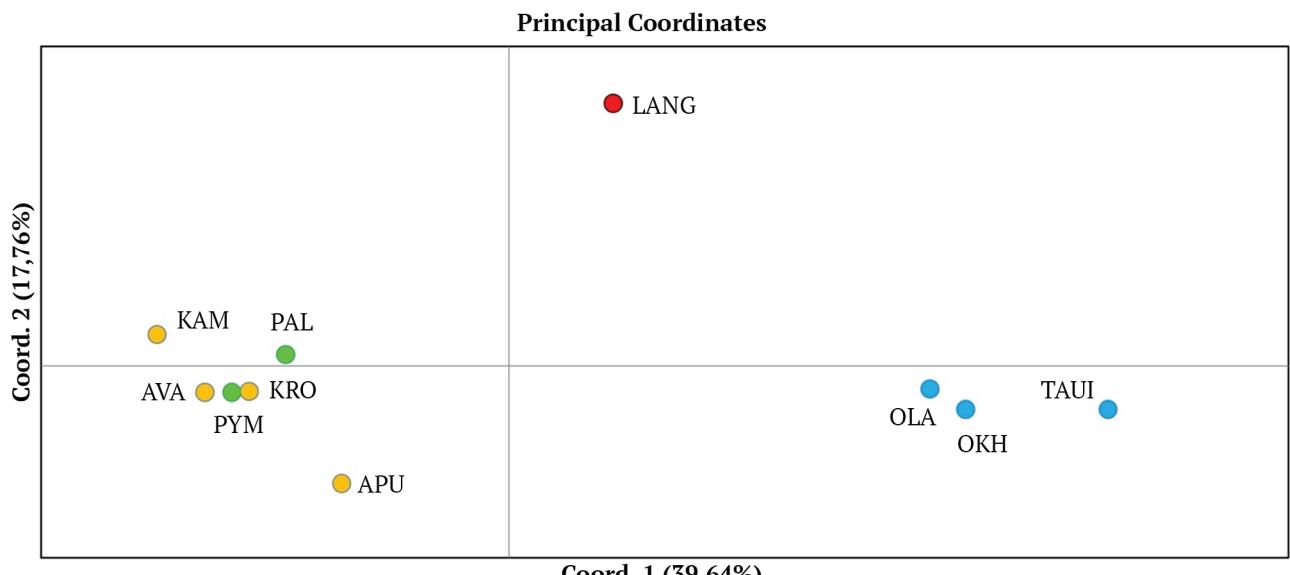


Рис. 2. Расположение выборок кижуч азиатских стад в двумерном пространстве, образованном первой и второй главными координатами в результате многомерного шкалирования матрицы генетических дистанций Нея. Обозначения выборок приведены в табл. 1. Цвет маркера обозначает регион сбора материала: желтый – Восточная Камчатка, зеленый – Западная Камчатка, синий – северное побережье Охотского моря, красный – о. Сахалин

Fig. 2. Location of coho salmon samples from Asian stocks in the two-dimensional space formed by the first and second principal coordinates as a result of multidimensional scaling of Ney's matrix of genetic distances. Sample identification is in Table 1. Marker color indicates sampling region: yellow – East Kamchatka, green – West Kamchatka, blue – northern coast of the Sea of Okhotsk, red – Sakhalin Island

При оценке генетической структуры кижуча на азиатской части ареала с помощью байесовского анализа в программном обеспечении Structure мы рассмотрели варианты, предполагающие присутствие внутри проанализированной совокупности образцов различного количества генетически отличающихся групп — от 1 до 10. При увеличении K вплоть до 5 наблюдался рост числа популяционных кластеров (рис. 3), в то время как при дальнейшем увеличении числа K рост количества кластеров не наблюдался.

С целью определения наиболее вероятного количества кластеров мы применили два подхода: согласно методу Эванно (Evanno et al., 2005), K оказался равным 2 (рис. 4, А), тогда как метод Пюхмайля (Puechmaille, 2016) свидетельствует в пользу существования четырех кластеров (рис. 4, Б). Мы считаем, что второй подход более реалистично отражает существующую картину, поскольку он предполагает кластеризацию выборок по региональному принципу, что коррелирует с результатами анализа

главных координат (рис. 3). Помимо этого, байесовский анализ позволяет предположить дополнительное разделение всей совокупности камчатских выборок на две группы: выборка из р. Апуха, расположенной на материке к северо-востоку от п-ова Камчатка, отличается от выборок из рек полуострова.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В представленной работе впервые изучена популяционно-генетическая структура кижуча в пределах азиатской части ареала с применением ядерных генетических маркеров. Наше исследование охватывает практически все основные регионы воспроизводства вида в Дальневосточном рыболово-промышленном бассейне.

Информативность 10 высокополиморфных микросателлитных локусов оказалась достаточной для увереной дифференциации популяций кижуча по региональному принципу и выделения в пределах исследуемой совокупности трех основных генетических кластеров: сахалинского, североохотоморского и камчат-

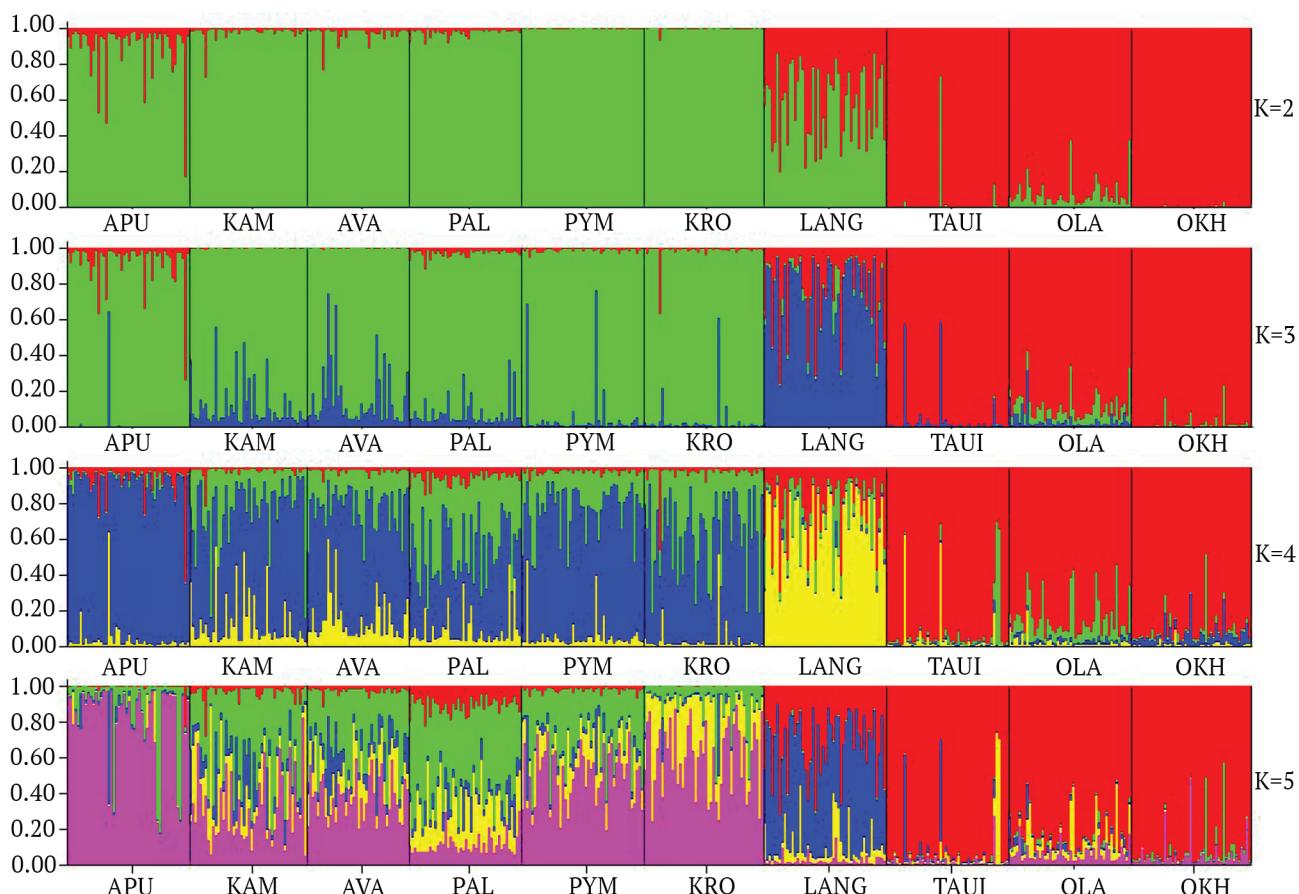


Рис. 3. Вероятность индивидуальной принадлежности особей кижуча к каждому из предполагаемых генетических кластеров, рассчитанная в программе Structure. Количество кластеров (K) указано справа от диаграмм. Обозначения выборок под диаграммами приведены в таблице 1.
Fig. 3. Probability of individual belonging of coho salmon individuals to each of the assumed genetic clusters, calculated in the Structure program. The number of clusters (K) is indicated to the right of the diagrams. Sample designations under the diagrams are in Table 1.

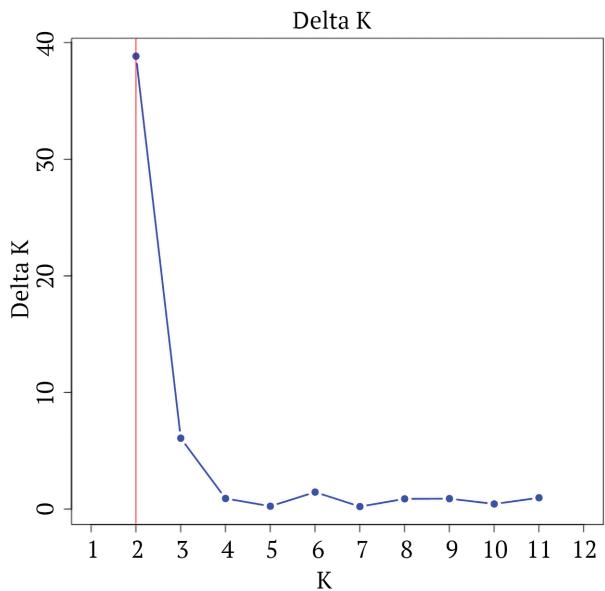
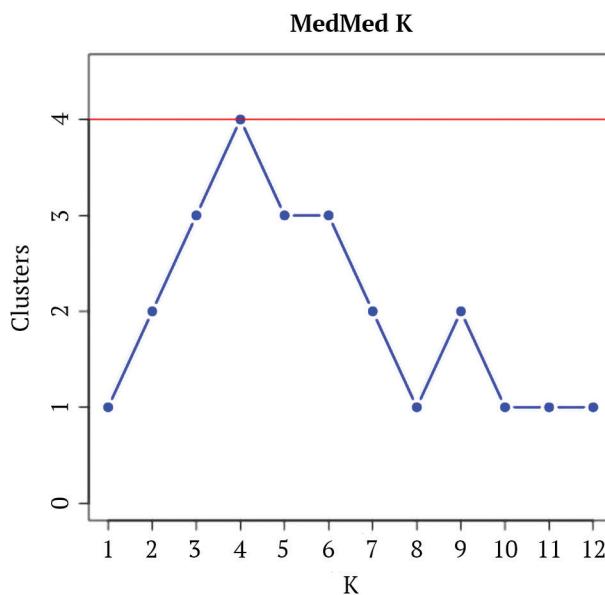
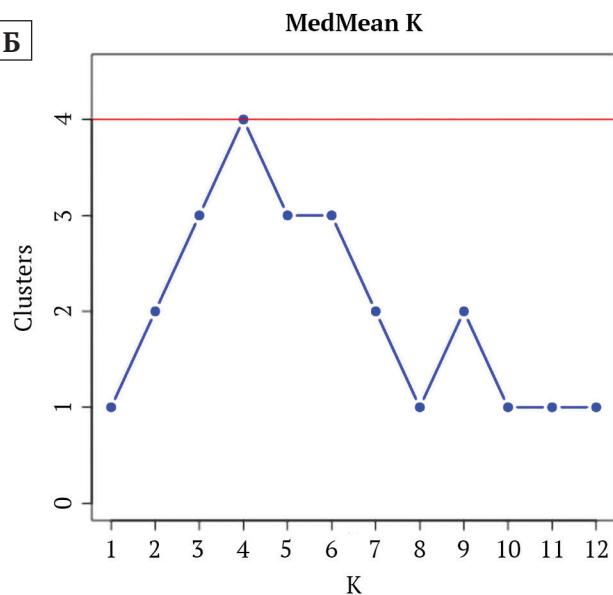
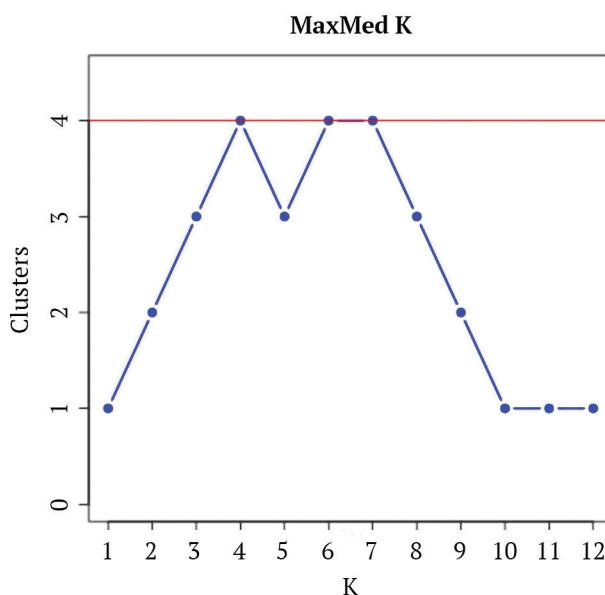
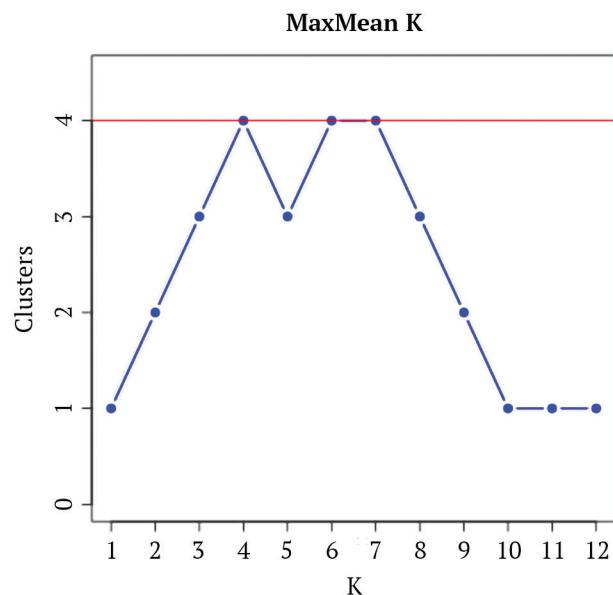
**A**

Рис. 4. Оценки количества генетически различающихся групп кижуча на азиатской части ареала на основании ΔK : А – по (Evanno et al., 2005); Б – по (Puechmaille, 2016)

Fig. 4. Estimates of the number of genetically distinct groups of coho salmon in the Asian part of the species range based on ΔK : A – based on (Evanno et al., 2005); B – based on (Puechmaille, 2016)

**Б****МедМед K****МаксМед K****МаксМен K**

ского. Внутри последнего было отмечено дополнительное разделение на две группировки: собственно п-ова Камчатка и р. Апрука, расположенной на материковом побережье Берингова моря. Результаты, полученные путем применения двух статистических подходов (байесовского кластерного анализа и метода многомерного шкалирования), хорошо коррелировали между собой.

Как было показано ранее на основании митохондриальных данных (Зеленина и др., 2020), внутривидовой полиморфизм азиатского кижуча существенно ниже наблюдаемого на американской части ареала. Наиболее вероятное объяснение этому заключается в том, что современные дальневосточные стада кижуча образовались в результате последовательного распространения этого вида из района современной Калифорнии вдоль побережья американского континента на север, а затем через Берингию на запад и далее в различные регионы Дальнего Востока. Очевидно, что каждый этап расселения сопровождался некоторой потерей генетического разнообразия, что и было выявлено при анализе маркеров mtДНК. В то же время уровень полиморфизма ядерных микросателлитных локусов во всех исследованных в данной работе популяциях кижуча оказался весьма высоким, и средняя ожидаемая гетерозиготность (основная мера генетического полиморфизма популяции) варьировала незначительно.

Генетические характеристики популяций кижуча найдут свое применение для идентификации смешанных нагульных и преднерестовых скоплений и при изучении путей миграций в морской период жизни. Полученные знания будут использованы для рациональной эксплуатации вида с учетом сохранения природного биоразнообразия.

Хотелось бы дополнительно отметить, что, являясь ценным промысловым видом, кижуч наряду с этим занимает одно из первых мест в мировой лососевой аквакультуре как по объемам воспроизводства, так и по географическому диапазону, и генетические исследования азиатского кижуча могут стать важным этапом, предваряющим интенсивное развитие аквакультуры кижуча в Дальневосточном регионе.

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

- Зеленина Д.А., Сошина В.А., Сергеев А.А. 2020. Филогеография и митохондриальный полиморфизм кижуча азиатских стад // Молекулярная биология. Т. 54. С. 997–1005.
- Зорбиди Ж.Х. 2010. Кижуч азиатских стад. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 206 с.
- Пустовойт С.П. 1995. Особенности генетической структуры кижуча *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) // Генетика. Т. 31. С. 709–714.
- Beacham T.D., Miller K.M., Withler R.E. 1996. Minisatellite DNA variation and stock identification of coho salmon // J. Fish Biol. Vol. 49. P. 411–429.
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study // Mol. Ecol. Vol. 14. P. 2611–2620.
- Ianova N.V., deWaard J., Hebert P.D.N. 2006. An inexpensive, automation-friendly protocol for recovering high-quality DNA // Mol. Ecol. Notes. Vol. 6. P. 998–1002.
- Kalinowski S.T., Taper M.L., Marshall T.C. 2007. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment // Mol. Ecol. Vol. 16. P. 1099–1106.
- Li Y.L., Liu J.X. 2018. StructureSelector: a web based software to select and visualize the optimal number of clusters using multiple methods // Mol. Ecol. Res. Vol. 18. P. 176–177.

- Nakamura Y., Shigenobu Y., Sugaya T., Kurokawa T., Saitoh K. 2013. Automated screening and primer design of fish microsatellite DNA loci on pyrosequencing data // Ichthyological research. Vol. 60. P. 184–187.
- Nei M. 1987. Molecular evolutionary genetics. N.Y.: Columbia Univ. press. 512 p.
- Olsen J.B., Wilson S.L., Kretschmer E.J., Jones K.C., Seeb J.E. 2000. Characterization of 14 tetranucleotide microsatellite loci derived from sockeye salmon // Mol. Ecol. Vol. 9 (12). P. 2185–2187.
- 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.
- Pritchard J., Stephens K., Donnelly P. 2000. Inference of population structure from multilocus genotype data // Genetics. Vol. 155. P. 945–959.
- Puechmaille S.J. 2016. The program structure does not reliably recover the correct population structure when sampling is uneven: subsampling and new estimators alleviate the problem // Mol. Ecol. Res. Vol. 16. P. 608–627.
- Rougmont Q., Moore J.S., Leroy T., Normandeau E., Rondeau E.B., Withler R.E., Withler R.E., Van Doornik D.M., Crane P., Naish K.A., Garza J.C., Beacham T.D., Koop B.F., Bernatchez L. 2020. Demographic history shaped geographical patterns of deleterious mutation load in a broadly distributed Pacific Salmon // PLoS genetics. Vol. 16 (8). <https://journals.plos.org/plosgenetics/article?id=10.1371/journal.pgen.1008348>
- Smith C.T., Koop B.F., Nelson R.J. 1998. Isolation and characterization of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) microsatellites and their use in other salmonids // Mol. Ecol. Vol. 7. P. 1614–1616.
- Smith C.T., Nelson R.J., Wood C.C., Koop B.F. 2001. Glacial biogeography of North American coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Mol. Ecol. Vol. 10. P. 2775–2785.
- Williamson K.S., Cordes J.F., May B. 2002. Characterization of microsatellite loci in Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) and cross-species amplification in other salmonids // Mol. Ecol. Notes. Vol. 2 (1). P. 17–19.
- Pustovoit S.P. Peculiarities of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum) genetic structure. *Genetics*, 1995, vol. 31, № 5, pp. 709–714. (In Russian)
- Beacham T.D., Miller K.M., Withler R.E. Minisatellite DNA variation and stock identification of coho salmon. *J. Fish Biol.*, 1996, vol. 49, pp. 411–429.
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Mol. Ecol.*, 2005, vol. 14, pp. 2611–2620.
- 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.
- Kalinowski S.T., Taper M.L., Marshall T.C. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Mol. Ecol.*, 2007, vol. 16, pp. 1099–1106.
- Li Y.L., Liu J.X. StructureSelector: a web based software to select and visualize the optimal number of clusters using multiple methods. *Mol. Ecol. Res.*, 2018, vol. 18, pp. 176–177.
- Nakamura Y., Shigenobu Y., Sugaya T., Kurokawa T., Saitoh K. Automated screening and primer design of fish microsatellite DNA loci on pyrosequencing data. *Ichthyological research*, 2013, vol. 60, pp. 184–187.
- Nei M. Molecular evolutionary genetics. N.Y.: Columbia Univ. press, 1987, 512 p.
- Olsen J.B., Wilson S.L., Kretschmer E.J., Jones K.C., Seeb J.E. Characterization of 14 tetranucleotide microsatellite loci derived from sockeye salmon. *Mol. Ecol.*, 2000, vol. 9 (12), pp. 2185–2187.
- 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.
- Pritchard J., Stephens K., Donnelly P. Inference of population structure from multilocus genotype data. *Genetics*, 2000, vol. 155, pp. 945–959.
- Puechmaille S.J. The program structure does not reliably recover the correct population structure when sampling is uneven: subsampling and new estimators alleviate the problem. *Mol. Ecol. Res.*, 2016, vol. 16, pp. 608–627.
- Rougmont Q., Moore J.S., Leroy T., Normandeau E., Rondeau E.B., Withler R.E., Withler R.E., Van Doornik D.M., Crane P., Naish K.A., Garza J.C., Beacham T.D., Koop B.F., Bernatchez L. Demographic history shaped geographical patterns of deleterious mutation load in a broadly distributed Pacific Salmon. *PLoS genetics*, 2020, vol. 16 (8), <https://journals.plos.org/plosgenetics/article?id=10.1371/journal.pgen.1008348>

REFERENCES

- Zelenina D.A., Soshnina V.A., Sergeev A.A. Phylogeny and Mitochondrial Polymorphism of Asian Coho Salmon. *Molecular biology*, 2020, vol. 54, № 6, pp. 997–1005.
- Zorbidi Z.K. *Kizhuch aziatskikh stad* [Asian coho salmon stocks]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2010, 206 p.

Smith C.T., Koop B.F., Nelson R.J. Isolation and characterization of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) microsatellites and their use in other salmonids. *Mol. Ecol.*, 1998, vol. 7, pp. 1614–1616.

Smith C.T., Nelson R.J., Wood C.C., Koop B.F. Glacial biogeography of North American coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Mol. Ecol.*, 2001, vol. 10, pp. 2775–2785.

Williamson K.S., Cordes J.F., May B. Characterization of microsatellite loci in Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) and cross-species amplification in other salmonids. *Mol. Ecol. Notes*, 2002, vol. 2 (1), pp. 17–19.

Информация об авторах

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

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

Information about the authors

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

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

Статья поступила в редакцию: 10.12.2023

Одобрена после рецензирования: 13.12.2023

Статья принята к публикации: 17.12.2023

Научная статья / Original article

УДК 597.552.511:575.174

doi:10.15853/2072-8212.2023.71.34-46



ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕРКИ *ONCORHYNCHUS NERKA* (WALBAUM, 1792) ОСТРОВНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РОССИЙСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

Пильгандук Оксана Александровна^{1✉}, Крупенёва Мария Валерьевна¹, Муравская Ульяна Олеговна¹, Савенков Владимир Владимирович¹, Денисенко Анастасия Дмитриевна¹, Зеленина Дарья Александровна²

¹Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства

и океанографии (КамчатНИРО), Петропавловск-Камчатский, Россия, pilganchuk.o.a@kamniro.ru[✉]

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

Аннотация. Исследовано генетическое разнообразие нерки Курильских (о-ва Итуруп, Уруп, Парамушир, Шумшу) и Командорских островов (о. Беринга) по семи микросателлитным локусам. Средние оценки наблюдаемой гетерозиготности по разным локусам варьировали от 0,300 до 0,858. Общая оценка генетической дифференциации θ_{st} составила 15%, с 95%-м доверительным бутстреп-интервалом (10,40–21,18%). Результаты, полученные в программе BOTTLENECK 1.2.02, позволили выявить прохождение всеми островными популяциями «бутылочного горлышка». Показано, что все пять исследованных популяций значительно различаются друг от друга, и каждой из них присущи свои уникальные свойства. Уровень внутрипопуляционного разнообразия, выявленный у нерки Курил и Командор, является существенно ниже такового в материковых водоемах, что в целом характерно для популяций, обитающих на окраинах ареала.

Ключевые слова: генетическая структура, популяционная генетика, нерка (*Oncorhynchus nerka*), микросателлитные локусы

Благодарности: работа выполнена в рамках госзадания ФГБНУ «ВНИРО» и при поддержке гранта Минобрнауки РФ (Соглашение № 075-15-2021-1084).

Для цитирования: Пильгандук О.А., Крупенёва М.В., Муравская У.О., Савенков В.В., Денисенко А.Д., Зеленина Д.А. Генетические особенности нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) островных популяций российской части ареала // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2023. Вып. 71. С. 34–46.

GENETIC FEATURES OF THE ISLAND POPULATIONS OF SOCKEYE SALMON *ONCORHYNCHUS NERKA* (WALBAUM, 1792) IN RUSSIAN PART OF THE SPECIES RANGE

Oksana A. Pilganchuk^{1✉}, Mariya V. Krupeneva¹, Ulyana O. Muravskaya¹, Vladimir V. Savenkov¹, Anastasiya D. Denisenko¹, Darya A. Zelenina²

¹Kamchatka Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO), Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, pilganchuk.o.a@kamniro.ru[✉]

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

Abstract. Sockeye salmon genetic diversity in the Kuril Islands (Iturup, Urup, Paramushir, Shumshu) and the Commander Islands (Bering Island) was examined on 7 microsatellite loci. Average estimates of the heterozygosity observed on different loci vary from 0.300 to 0.858. General estimate of genetic differentiation θ_{st} is 15%, with a 95% confidence bootstrap interval [10.40–21.18%]. The results obtained in the program BOTTLENECK 1.2.02 made it possible to identify the passage of the “bottle neck” by all island populations. Unique properties and significant differences from each other are shown for all five populations examined. The level of sockeye salmon intrapopulation diversity found in the Kuril and Commander Islands is significantly lower compared to that in the continental water bodies, what is generally typical for marginal populations of the species range.

Keywords: genetic structure, population genetics, sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*), microsatellite loci

Acknowledgments: the work was carried out under 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: Pilganchuk O.A., Krupeneva M.V., Muravskaya U.O., Savenkov V.V., Denisenko A.D., Zelenina D.A. Genetic features of the island populations of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) in Russian part of the species range // The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. 2023. Vol. 71. P. 34–46.

Ареал нерки очень обширен. На азиатском побережье она населяет множество рек, впадающих в Тихий океан, и встречается от севера о. Хоккайдо и Курильских островов до северной части Берингова моря и северной части Охотского моря (Бугаев, 1995, 2011; Черешнев и др., 2002). На североамериканском побережье нерка распространена шире и наблюдается от арктического побережья Аляски до р. Кламат в Южной Калифорнии (Бугаев, 1995, 2011; Burgner, 1991). Наиболее многочисленные стада нерки встречаются в центральных частях ареала на каждом континенте между 49° и 60° с. ш. (Коновалов, 1980). Островные популяции нерки российского Дальнего Востока нерестятся в водоемах Курильских и Командорских островов. Они сформировались на краю ареала вида под воздействием географической изоляции и, таким образом, имеют ряд особенностей. Как показывают исследования, выполненные на других видах, окраинные популяции могут в значительной степени отличаться от других популяций и даже становиться родоначальниками новых форм (Ивантер, 2012). У исследователей существуют разные мнения о величине популяционно-генетического разнообразия на периферии ареалов вида. По мнению первых, степень генетического полиморфизма чаще всего убывает по мере приближения к границе видового ареала, и часто такие популяции по ряду генетических маркеров становятся мономорфными (Майр, 1968; Dobzhansky, 1951). К снижению генетического разнообразия могут приводить «эффект основателя» (происхождение популяции от ограниченного числа особей) и «эффект бутылочного горлышка» (резкое случайное снижение численности особей в популяции). С появлением метода электрофореза белков появилась новая точка зрения — о высоком уровне полиморфизма в популяциях на краю ареала, связанном с нестабильностью условий существования (Левонтин, 1978).

Цель настоящей работы — охарактеризовать островные популяции нерки российского Дальнего Востока по частотам микросателлитных локусов ядерной ДНК.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для проведения исследований послужили пробы нерки с Курильских (о-ва Итуруп, Уруп, Парамушир, Шумшу) и Командорских (о. Беринга) островов (рис. 1, табл. 1). У свежевыловленных рыб отрезали фрагменты плавников и фиксировали в 96%-м этиловом спирте.

Все выборки собраны в период нерестового хода.

Оценка генетической изменчивости выполнялась на основе семи микросателлитных локусов, разработанных для исследования лососевых рыб — *Oki1a*, *Oki1b*, *Oki6*, *Ots107*, *OtsG68*, *One104*, *One109* (табл. 2). Тотальную ДНК выделяли стандартным методом (Маниатис и др., 1984). Условия проведения полимеразной цепной реакции описаны в работе Афанасьева с соавторами (Афанасьев и др., 2006). В качестве маркера длин фрагментов использовали ДНК плазиды *pBR322*, обработанную рестриктазой *HpaII*. Продукты амплификации разделяли в 6%-м неденатурирующем полиакриламидном геле в 0,5×ТВЕ-буфере, pH 8,0 (Маниатис и др., 1984) при 300В, окрашивали бромистым этидием и фотографировали в УФ-свете.

В программном пакете GDA рассчитывали частоту аллелей, ожидаемую H_e и наблюдаемую H_o гетерозиготности, среднее число аллелей на локус, оценку межпопуляционной дифферен-

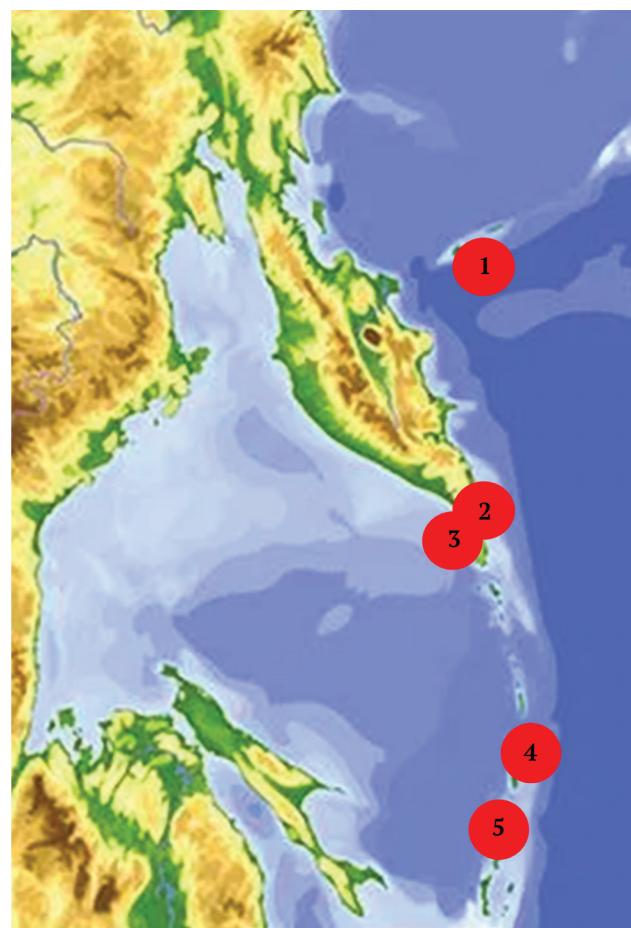


Рис. 1. Карта-схема сбора материала. 1 — SARAN; 2 — SHUMSH; 3 — PARAM; 4 — URUP; 5 — ITURUP. Обозначения выборок приведены в табл. 1.
Fig. 1. Schematic map of sampling sites. 1 — SARAN; 2 — SHUMSH; 3 — PARAM; 4 — URUP; 5 — ITURUP. Sample identification is given in Table 1

циации θ_{st} (Вейр, 1995), бутстреп-интервал для θ_{st} , индекс фиксации f (Вейр, 1995), соответствие распределению Харди–Вайнберга (Lewis, Zaykin, 2001). Анализ главных координат (PCoA) и оценку аллельного разнообразия проводили в программе GenAIEx 6 (Peakall, Smouse, 2006). Значения аллельного разнообразия, скорректированные для единого минимального объема выборки, рассчитывали в FSTAT 2.9.3 (Goudet, 1995).

В качестве меры количественной оценки различий между популяциями использовали генетические дистанции, рассчитанные по методу М. Нея (Nei, 1987). Для оценки информативности микросателлитных локусов вычисляли показатель уровня информационного полиморфизма (polymorphism information content, PIC) в программном приложении Cervus 3.0.7 (Botstein et al., 1980). Программу Cervus 3.0.7 также использовали для выявления нуль-аллелей.

Показатель генетической дифференциации F_{st} рассчитывали с помощью программы Arlequin ver. 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010). Иерархический анализ молекулярной дисперсии AMOVA для оценки внутри- и межпопуляционной изменчивости, а также уровня различий между группами популяций проводили в программе Arlequin ver. 3.5. Определение количества генетических кластеров выполняли в про-

грамме Structure 2.3.4. (Pritchard et al., 2000) с использованием метода численного моделирования Монте-Карло по схеме Марковских цепей при заданном числе K (вероятное число самостоятельных групп) от 1 до 6, модель “admixture”. Для каждого предполагаемого числа кластеров К анализ повторяли 10 раз. Количество генераций Марковских цепей составило 500 000 итераций при предварительном выборе стартовой точки (burn in) в течение 100 000 итераций. Наиболее вероятному числу кластеров соответствовало наибольшее среднее значение логарифма правдоподобия LnPr(X|K).

Тестирование стадии “бутылочное горлышко” в популяциях проводилось с использованием программного обеспечения BOTTLENECK V. 1.2.02 (Cornuet, Luikart, 1996; Piry et al., 1999) для трех различных моделей эволюционных изменений микросателлитных локусов: модели бесконечных аллелей (IAM), двухступенчатой модели (TPM) и пошаговой модели мутации (SMM). Считается, что модель TPM лучше других характеризует эволюцию микросателлитов (Di Rienzo et al., 1994). Анализ выполнен с применением теста знаков и двустороннего теста Уилкоксона. Первый тест основывается на подсчете ожидаемого (H_{ee}) и наблюдаемого (H_e) числа локусов с избыtkом гетерозиготности, а

Таблица 1. Характеристика материала, использованного для исследования изменчивости нерки островных популяций
Table 1. Characteristics of the material used for analysis of sockeye salmon variability in the island populations

Место сбора Sampling site	Дата сбора Date of sampling	Условное обозначение Identification	Объем выборки (экз.) Sample size (specimens)
Оз. Красивое (о. Итуруп) Krasivoe Lake (Iturup Island)	Октябрь (October) 2006	ITURUP	48
Оз. Токотан (о. Уруп) Tokotan Lake (Urup Island)	Июль, август (July, August) 2007	URUP	36
Оз. Глухое (о. Парамушир) Glukhoe Lake (Paramushir Island)	Июль (July) 2008	PARAM	47
Оз. Беттобу (о. Шумшу) Bettobu Lake (Shumshu Island)	Август (August) 2004	SHUMSH	46
Оз. Саранное (о. Беринга) Sarannoe Lake (Bering Island)	14.06.2011	SARAN	50
Всего / In total			227

Таблица 2. Характеристика микросателлитных локусов, использованных в работе
Table 2. Characterization of microsatellite loci used in the work

Локус Locus	T отжига, °C Annealing temperature, °C	Последовательность праймеров Sequence of primers	Источник информации Information resource
Ots107	51	F: ACA-GAC-CAG-ACC-TCA-ACA R: ATA-GAG-ACC-TGA-ATC-GGTA	Nelson, Beacham, 1999
Oki1a	57,5	F: AGG-ATG-GCA-GAG-CAC-CAC-T R: CAC-CAT-AAT-CAC-ATA-TTC-AGA	Smith et al., 1998
Oki1b	57,5	F: AGG-ATG-GCA-GAG-CAC-CAC-T R: CAC-CAT-AAT-CAC-ATA-TTC-AGA	Smith et al., 1998
One104	53,5	F: GCT-ACT-ACA-ATC-CTA-GTC-TGT-GAT-T R: CAT-CTT-CTT-CAG-TGG-CTG-TAG-AT	Olsen et al., 2000
Oki6	48	F: TCA-ACA-GAT-AGA-CAG-GTG-ACA-CA R: AAC-AGA-CAG-CTA-ATG-CAG-AAC-G	Smith et al., 1998
One109	53,5	F: AGG-GAG-AGA-AGA-GAG-GGA-GA R: CCT-CAG-AAG-TAG-CAT-CAG-CTC	Olsen et al., 2000
OtsG68	48	F: TAT-GAA-CTG-CAG-CTT-GTT-ATG-TTA-GT R: GTT-TCA-TGT-CGG-CTG-CTC-AAT-GTA	Williamson et al., 2002

второй — на вычислении вероятности избытка гетерозиготности (Cornuet, Luikart, 1996). Также был проведен анализ смещения распределения частот аллелей микросателлитных локусов методом shift-mode (Luikart, Cornuet, 1998). Он основан на разделении микросателлитных аллелей на 10 классов частот. Показателем прохождения стадии “бутылочного горлышка” является сокращение числа аллелей с низкой частотой встречаемости (Luikart, Cornuet, 1998).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате изучения генетического разнообразия нерки пяти островных популяций (озера Красивое, Токотан, Глухое, Беттобу, Саранное) по семи микросателлитным локусам суммарно было обнаружено 58 аллелей. Произведенные расчеты в программе Cervus 3.0.7 указывают на возможность присутствия «нуль-аллелей» в локусах *One109* и *OtsG68*. Самым высокополиморфным был локус *One104* с 21 аллелем; минимальное число аллелей, равное трем, зафиксировано в локусе *OtsG68* (табл. 3). Среднее число аллелей на локус составило 8,29. Аллельное разнообразие было рассчитано по минимальной выборке (оз. Токотан) и изменялось от 2,56 до 16,01. Средняя наблюдаемая гетерозиготность заметно различалась между локусами, достигая наибольшего уровня в локусе *One109* (0,858) и наименьшего — в *Oki1a* и *Oki1b* (0,3 и 0,309 соответственно) (табл. 3). Заметный дефицит гетерози-

гот отмечен в шести локусах и наиболее выражен в *Oki1b* (индекс фиксации 0,265) (табл. 3). Значение индекса информационного полиморфизма (*PIC*) было наименьшим для локуса *Ots107* и наибольшим для *One104* (табл. 3). В среднем по всем локусам показатель *PIC* составил 0,512, что указывает на высокую дискриминирующую способность отобранных микросателлитных маркеров. Показатель межпопуляционной дифференциации (θ_{st}) в среднем по семи локусам составил 15% (табл. 3) и оказался статистически значимым (95%-й бутстреп-интервал положительный, нижняя граница — 10,4, верхняя — 21,8). Таким образом, средняя генетическая дифференциация островных популяций более чем в пять раз превышает данный показатель (2,93%) для нерки восточного побережья Камчатки (Пильганчук и др., 2013) и юго-западного побережья Камчатки (2,85%) (Пильганчук и др., 2022). Максимальный вклад в дифференциацию выборок вносят локусы *Oki1a* и *Oki1b*.

Аллельное и генетическое разнообразие исследуемых выборок представлено в таблице 4. Исследуемые выборки характеризуются относительно низким средним количеством аллелей на локус. Их число варьировало от 4,0 до 7,4, а число эффективных аллелей — от 2,0 до 3,9, что указывает на наличие аллелей с низкой частотой. Самое низкое значение эффективного числа аллелей наблюдалось в выборках с о-вов Шумшу и Уруп.

Таблица 3. Генетические характеристики микросателлитных локусов у нерки островных популяций
Table 3. Genetic characteristics of microsatellite loci of sockeye salmon from island populations

Локус / Locus	A/A_r	H_e	H_o	f	<i>PIC</i>	θ_{st}
<i>Ots107</i>	5/3,53	0,359	0,317	0,117	0,323	19,7
<i>Oki1a</i>	5/2,96	0,402	0,300	0,254	0,333	26,6
<i>Oki1b</i>	4/2,56	0,421	0,309	0,265	0,339	23,3
<i>One109</i>	14/11,49	0,861	0,858	0,003	0,844	5,7
<i>OtsG68</i>	3/3,00	0,590	0,564	0,043	0,506	13,5
<i>Oki6</i>	6/3,85	0,444	0,400	0,100	0,378	22,1
<i>One104</i>	21/16,01	0,871	0,780	0,105	0,861	10,1
Среднее /Average	8,29/6,20	0,564	0,504	0,106	0,512	15,0

Примечание. A — число аллелей в локусе; A_r — число аллелей в локусе, скорректированное на минимальный размер выборки; H_e — средняя ожидаемая гетерозиготность; H_o — средняя наблюдаемая гетерозиготность; f — индекс фиксации, *PIC* (polymorphic information content) — величина информационного полиморфизма, θ_{st} — показатель дифференциации нерки в %

Note. A — number of alleles in the locus; A_r — number of alleles in the locus adjusted for minimum sample size; H_e — average expected heterozygosity; H_o — average observed heterozygosity; f — fixation index, *PIC* (polymorphic information content) — information polymorphism value, θ_{st} — sockeye salmon differentiation index in %

Таблица 4. Оценка аллельного разнообразия в популяциях нерки островных популяций
Table 4. Assessment of allelic diversity in sockeye salmon populations from island populations

Выборка / Sample	N	N_a	N_e	I	H_o	H_e	F
ITURUP	47,714	4,000	3,017	1,027	0,617	0,567	-0,076
URUP	35,571	4,000	2,258	0,747	0,393	0,384	-0,044
PARAM	46,429	5,857	3,413	1,135	0,542	0,556	0,027
SHUMSH	45,286	4,143	2,000	0,724	0,342	0,376	0,165
SARAN	49,000	7,429	3,926	1,188	0,591	0,550	-0,093

Примечания: N — количество исследованных особей по микросателлитным маркерам; N_a — число различных аллелей; N_e — эффективное количество аллелей; I — индекс Шеннона; H_o — наблюдаемая гетерозиготность; H_e — ожидаемая гетерозиготность; F — коэффициент инбридинга.

Note: N — number of individuals examined on microsatellite markers; N_a — number of alleles; N_e — effective number of alleles; I — Shannon index; N_o — observed heterozygosity; H_e — expected heterozygosity; F — inbreeding coefficient.

Информационный индекс разнообразия Шеннона (табл. 4) показал достаточно низкие значения генетического разнообразия для нерки с о-вов Шумшу и Уруп — 0,724 и 0,747 соответственно. Наиболее «неоднородной» была выборка с о. Беринга (1,188). Некоторые исследователи отмечают, что значения индекса Шеннона для микросателлитных маркеров считаются высокими, если они составляют не менее 1,5 (Галинская и др., 2019). Для нерки восточного побережья Камчатки наблюдались значения данного показателя в диапазоне от 1,329 (р. Апуха, север Камчатки) до 1,535 (р. Киревна, бассейн р. Камчатки) (Пильгандук, Шпигальская, 2013). Средние значения наблюдаемой гетерозиготности в выборках с островов также имели значения ниже, чем на восточном побережье Камчатки (0,631) (Пильгандук и др., 2013). Самыми низкими данные показатели были в выборках о-вов Шумшу и Уруп. В выборке о. Шумшу наряду с низкой наблюдаемой гетерозиготностью отмечено высокое положительное значение индекса фиксации F (дефицит гетерозигот). Наибольшие показатели наблю-

дающейся гетерозиготности и одновременно избыток гетерозигот наблюдаются в выборках с о-вов Итуруп и Беринга.

Характеристики генетической изменчивости отдельно для каждой выборки по каждому локусу представлены в таблице 5. Наибольшее количество аллелей (52) встречалось в популяции о. Беринга, наименьшее (28) — у нерки Южных Курильских островов (Итуруп и Уруп) и о. Шумшу (29). Только восемнадцать аллелей были общими для всех выборок. Двенадцать аллелей (в шести локусах) встречались только в оз. Саранном, два — в выборке оз. Глухое (в двух локусах), и один уникальный аллель присутствовал в выборке оз. Токотан.

В большинстве случаев наблюдаемые распределения генотипов в изученных локусах не отличались от теоретических распределений Харди–Вайнберга. Неравновесия по сцеплению микросателлитных локусов не было обнаружено ни в одной из исследованных локальностей.

Распределения частот аллельных вариантов представлены на рисунке 2. В высокополиморфных локусах *One104* и *One109* (21 и 14 аллелей

Таблица 5. Генетическая изменчивость нерки островных популяций
Table 5. Genetic variability of sockeye salmon in island populations

Выборка Sample	Показатель Indicator	Микросателлитные локусы / Microsatellite loci							Среднее по выборке Sample average
		Ots107	Oki1a	Oki1b	One109	OtsG68	Oki6	One104	
ITURUP	A/A_r	2/2	2/2	2/2	9/8,7	3/3	3/2,9	7/6,92	4,0/3,9
	H_e	0,500	0,468	0,189	0,868	0,648	0,535	0,761	0,567
	H_o	0,563	0,438	0,167	0,958	0,771	0,630	0,792	0,617
	f	-0,127	0,066	0,117	-0,106	-0,192	-0,181	-0,040	-0,089
	p	0,557	0,436	0,124	0,067	0,056	0,310	0,641	
URUP	A/A_r	3/3	2/1,9	1/1	8/7,9	2/2	4/2	8/4	4,0/3,9
	H_e	0,161	0,028	0,000	0,761	0,437	0,492	0,806	0,384
	H_o	0,171	0,028	0,000	0,750	0,457	0,514	0,833	0,393
	f	-0,065	0,000	0,000	0,015	-0,046	-0,047	-0,034	-0,026
	p	0,392	0,000*	0,000*	0,821	0,850	0,974	0,678	
PARAM	A/A_r	3/3	3/2,9	3/2,4	11/10,4	3/3	3/2,9	15/14,2	5,9/5,6
	H_e	0,540	0,292	0,526	0,837	0,560	0,243	0,897	0,556
	H_o	0,574	0,234	0,489	0,936	0,500	0,250	0,809	0,542
	f	-0,065	0,200	0,070	-0,120	0,109	-0,027	0,100	0,027
	p	0,714	0,098	0,499	0,063	0,243	0,919	0,055	
SHUMSH	A/A_r	2/1,9	2/2	3/2,8	7/6,3	3/3	1/1	11/10,4	4,1/3,9
	H_e	0,067	0,164	0,390	0,731	0,669	0,000	0,613	0,376
	H_o	0,023	0,178	0,244	0,689	0,717	0,000	0,543	0,342
	f	0,661	-0,086	0,376	0,059	-0,073	0,000	0,115	0,092
	p	0,000*	0,566	0,008	0,348	0,592	0,000	0,070	
SARAN	A/A_r	4/3,6	5/4,5	3/2,7	14/12,9	3/2,7	5/4,4	18/16,2	7,4/6,7
	H_e	0,186	0,531	0,513	0,887	0,502	0,555	0,912	0,555
	H_o	0,200	0,553	0,574	0,920	0,360	0,612	0,920	0,591
	f	-0,073	-0,042	-0,121	-0,038	-0,196	-0,103	-0,009	-0,066
	p	0,753	0,931	0,293	0,607	0,308	0,508	0,911	
Среднее по локусам Average across loci	A/A_r	2,8/2,8	2,8/2,7	2,4/2,3	9,8/9,6	2,8/2,7	3,2/3,2	11,8/11,9	5,1/5,1
	H_e	0,291	0,297	0,324	0,817	0,523	0,365	0,798	0,488
	H_o	0,306	0,286	0,295	0,851	0,561	0,401	0,779	0,497
	f	-0,054	0,036	0,089	-0,042	-0,073	-0,101	0,024	-0,020

Примечание. A — число аллелей в локусе; A_r — число аллелей в локусе, скорректированное на минимальный размер выборки, H_e — ожидаемая гетерозиготность, H_o — наблюдаемая гетерозиготность, f — индекс фиксации, p — вероятность соответствия наблюдаемых генотипических распределений равновесию Харди–Вайнберга, * — статистически значимое отклонение от равновесия Харди–Вайнберга.

Note. A – number of alleles at the locus; A_r – number of alleles at the locus adjusted for the minimum sample size, H_e – expected heterozygosity, H_o – observed heterozygosity, f – fixation index, p – probability of the observed genotypic distributions conforming to the Hardy–Weinberg equilibrium, * – statistically significant deviation from the Hardy–Weinberg equilibrium.

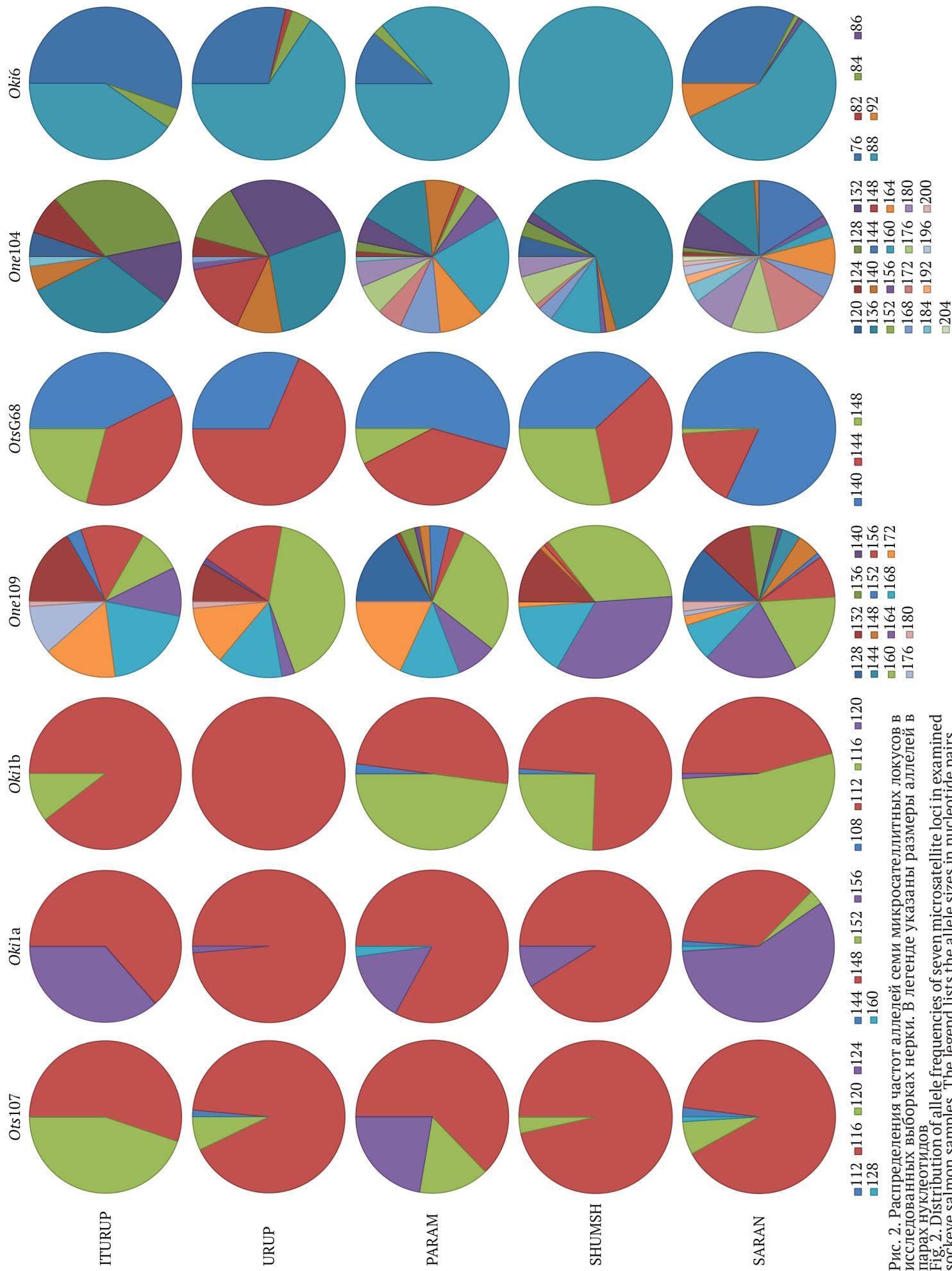


Рис. 2. Распределение частот аллелей семи микросателлитных локусов в исследованных выборках нерки. В легенде указаны размеры аллелей в парах нуклеотидов
Fig. 2. Distribution of allele frequencies of seven microsatellite loci in examined sockeye salmon samples. The legend lists the allele sizes in nucleotide pairs

соответственно) в большинстве выборок не было отмечено выраженного доминирующего аллеля; исключения составили выборки с о-вов Шумшу (локус *One104*) и Уруп (локус *One109*). В локусе *Ots107* было обнаружено всего пять аллелей; во всех выборках доминировал аллель в 116 п. н., достигая в популяции о. Шумшу 97%. У локуса *Oki1a* наблюдается смена доминирующего аллеля. Так, в выборках с Курильских островов преобладает аллель в 148 п. н. (с частотой 0,64–0,91), а в выборке с Командорских островов преобладает аллель с длиной 156 п. н. (частота 0,585). Аллель с длиной 112 п. н. локуса *Oki1b* доминировал в трех выборках с Курильских островов, а на о. Уруп даже наблюдалась его мономорфность. На о. Парамушир встречалось практически равное количество особей с аллелями 116 и 112 п. н. (частота 0,48 и 0,50 соответственно). На Командорских островах в локусе *Oki1b* доминировал аллель в 116 п. н. (частота 0,532). Заметные различия наблюдаются между выборками в распределении частот аллеля *OtsG68*. У экземпляров, отобранных на о. Уруп, массово встречается аллель с длиной 144 п. н., в то время как в выборке о. Беринга он

составляет всего 17%. На о-вах Беринга и Парамушир доминирует аллель в 140 п. н., достигая значений в 82% и 54% соответственно. В локусе *Oki6* наблюдается наличие двух основных аллелей (88 п. н. и 76 п. н.). На о. Итуруп доминирует аллель 76 п. н., в остальных популяциях – аллель в 88 п. н. Выборка о. Шумшу мономорфна по аллелю в 88 п. н.

Рассчитанные для всех выборок значения попарных оценок генетической дифференциации F_{st} варьировали от 0,098 до 0,236 (табл. 6). Анализ попарной дифференциации показал, что различия достоверны между всеми выборками. Генетические расстояния Нея находились в пределах от 0,088 (между выборками из о-вов Парамушир и Шумшу) до 0,311 (между выборками с о-вов Беринга и Уруп).

Результаты анализа главных координат на основании генетических дистанций Нея, выполненного для пяти островных популяций (озер Красивое, Токотан, Глухое, Беттобу, Саранное), представлены на рисунке 3: прослеживается явная корреляция между локализацией выборок в пространстве главных координат и их реальным взаимным расположением.

Таблица 6. Значения попарных межвыборочных F_{st} (под диагональю) и дистанции Нея (над диагональю)
Table 6. Values of pairwise inter-sample F_{st} (under the diagonal) and Ney distance (over the diagonal) when comparing samples of sockeye salmon from island populations

Выборка / Sample	ITURUP	URUP	PARAM	SHUMSH	SARAN
ITURUP	0,000		0,223	0,215	0,240
URUP	0,124	0,000	0,142	0,105	0,311
PARAM	0,132	0,134	0,000	0,088	0,152
SHUMSH	0,184	0,143	0,098	0,000	0,226
SARAN	0,145	0,236	0,100	0,196	0,000

Примечание. Выборки обозначены в соответствии с табл. 1 / Note. Samples identified as in Table 1

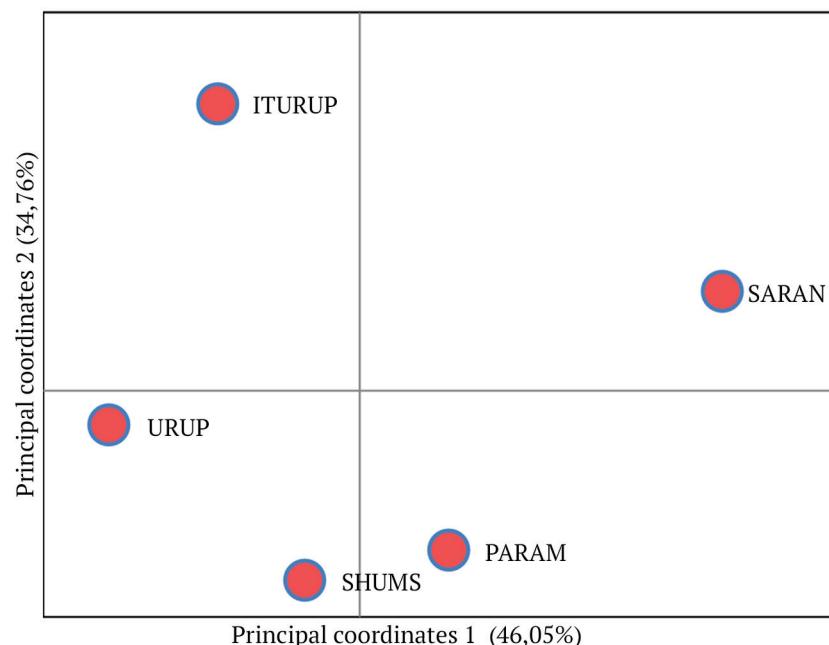


Рис. 3. Расположение выборок нерки пяти островных популяций в пространстве главных координат на основании генетических дистанций Нея. Обозначения выборок приведены в табл. 1
Fig. 3. Position of five sockeye salmon samples from the island populations in the field of principal coordinates based on Ney's genetic distances. Sample identification is given in Table 1

Оценка генетической структуры нерки пяти островных выборок была выполнена с помощью байесовского анализа в программе Structure (рис. 4). При увеличении значений K вплоть до пяти количество выявленных популяционных кластеров возрастало. При дальнейшем увеличении числа K (шесть и выше) рост количества кластеров не наблюдался и большинство особей по-прежнему относились к пяти группам. При простейшей модели кластеризации ($K = 2$) выборки подразделяются на две основных части: Южные Курильские острова с о. Шумшу (большая часть экземпляров) с одной стороны и о-ва Парамушир и Беринга с другой. При увеличении числа кластеров до $K = 3$ выборка о. Шумшу об-

разует отдельный кластер. В результате кластеризации выборок при $K = 4$ каждый из островов, за исключением южнокурильских, формирует самостоятельный кластер. При $K = 5$ популяция каждого из пяти островов формирует свой кластер, что указывает на высокое генетическое своеобразие каждой популяции. Принадлежность нескольких особей, выловленных на о. Шумшу, к кластеру Парамушира можно объяснить стреингом, тем более что оба острова относятся к северокурильской группе.

Для количественной оценки величины генетических различий между пятью островными популяциями мы провели иерархический анализ молекулярной вариансы (AMOVA) (табл. 7).

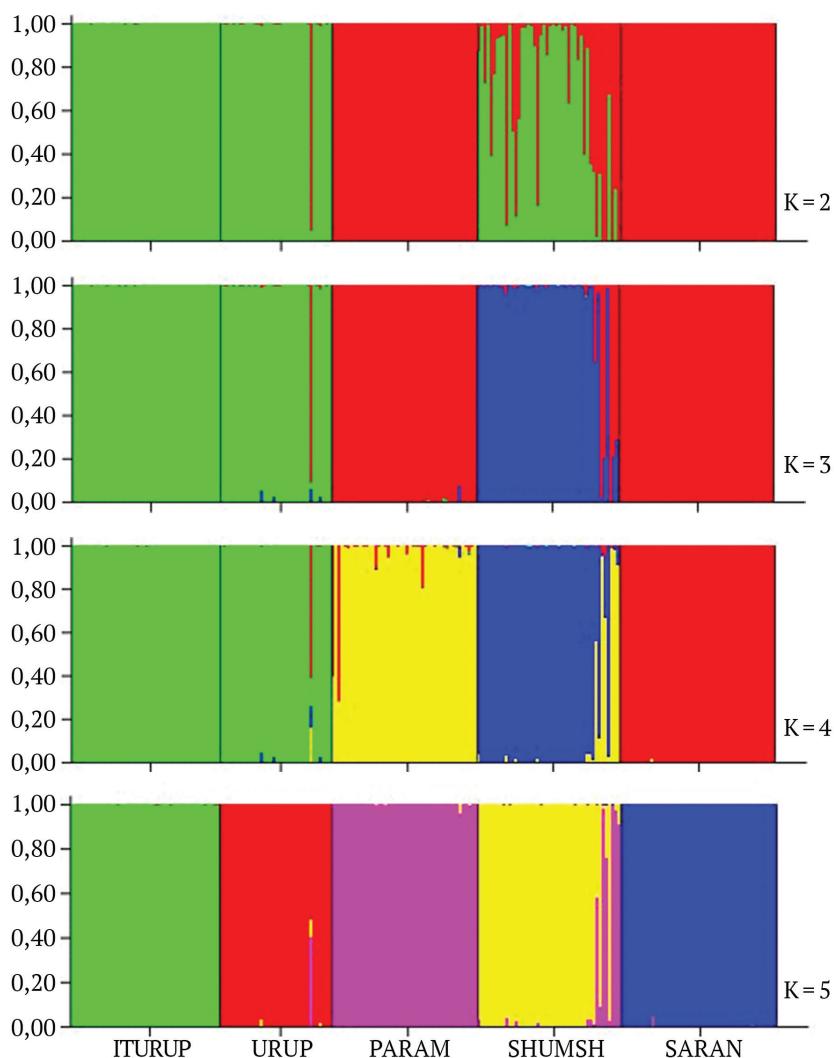


Рис. 4. Графическое представление результатов байесовского анализа пяти выборок островных популяций нерки, выполненного в программе Structure. K – предполагаемое количество генетических кластеров. Вероятности принадлежности образцов к каждому из кластеров отмечены на оси ординат. Обозначения выборок приведены в таблице 1

Fig. 4. Graphical representation of the results of Bayesian analysis of five samples of sockeye salmon island populations performed in the Structure program. K is the estimated number of genetic clusters. Probabilities of samples belonging to each cluster are marked on the ordinate axis. Sample identification is given in Table 1

Таблица 7. Результаты иерархического анализа AMOVA нерки островных популяций
Table 7. Results of hierarchical analysis AMOVA for sockeye salmon from island populations

Уровень различий Variance level	df	Абсолютные оценки Absolute estimates	Доля дисперсии (%) Dispersion percentage	Индекс фиксации Fixation index
Между выборками Between samples	4	0,29846	14,98	
Внутри выборок Within samples	469	1,69384	85,02	$F_{st}: 0,14981$
Всего / In total	453	1,97326		

Результаты анализа показали, что наибольшая часть молекулярного разнообразия (85,02%) приходится на внутрипопуляционную компоненту, при этом доля межпопуляционной компоненты достаточно высока и составляет 14,98%.

Генетические особенности популяций нерки Курильских и Командорских островов в значительной степени определены историей происхождения и расселения вида, тесно связанной с ледниками периодами (Глубоковский, 1995; Алтухов и др., 2004; Варнавская, 2006). Известно, что во время плеистоценовых оледенений большая часть ареала нерки находилась подо льдом и только небольшому количеству популяций удалось пережить неблагоприятный период в рефугиумах (Варнавская, 2006). Небольшие панмиктические популяции, к которым можно отнести островные популяции нерки Курильских и Командорских островов, уязвимы вследствие инбридинга, генетического дрейфа, демографической стохастичности и, следовательно, снижения эволюционного потенциала и повышения вероятности вымирания (Luikart, Cornuet, 1998). Уменьшенное аллельное разнообразие, которое наблюдалось в пяти островных популяциях нерки, в сравне-

нии с центральными популяциями ареала (восточное побережье Камчатки) позволило предположить прохождение данными популяциями «бутылочного горлышка».

Анализ прохождения популяциями фазы редукции численности («бутылочного горлышка») выполнен в программе BOTTLENECK. Расчеты проводили на основе теста Уилкоксона и теста знаков для трех мутационных моделей: IAM (модель бесконечных аллелей), TPM (двухступенчатая модель) и SMM (модель пошаговой мутации) (табл. 8). В результате тестирования выборок было показано наличие «бутылочного горлышка» во всех исследованных локальностях. По тесту знаков прохождение популяциями «бутылочного горлышка» было показано для выборки о. Итуруп (исходя из модели IAM), для о. Шумшу (исходя из двух моделей – SMM и TPM), для Командорских островов (на основе модели SMM). Значимые теста Уилкоксона были значимы для о. Итуруп (по моделям IAM и TPM); для о-вов Уруп, Шумшу и Беринга тесты показали последствия «бутылочного горлышка», исходя из модели SMM. Значимые результаты были получены для выборок о. Парамушир с использованием модели IAM.

Таблица 8. Результаты тестирования прохождения выборками островных популяций «бутылочного горлышка» с помощью тестов программы BOTTLENECK
Table 8. Results of testing the passage of samples of island populations through the “bottle neck” using tests of the BOTTLENECK program

Выборка Sample	Тест, мутационная модель, вероятность / Test, mutation model, probability					
	Знаков / Signs			Уилкоксона / Wilcoxon		
	IAM	TPM	SMM	IAM	TPM	SMM
ITURUP	0,00591*	0,08035	0,58800	0,00781*	0,02344*	0,10938
URUP	0,56464	0,21501	0,05608	1	0,07813	0,03125*
PARAM	0,32735	0,59924	0,10649	0,03906*	0,81250	0,29688
SHUMSH	0,26018	0,04386*	0,04140*	0,68750	0,07813	0,04880*
SARAN	0,34999	0,10873	0,00203*	0,57813	0,05469	0,00781*

Примечание/Note. *P<0,05.

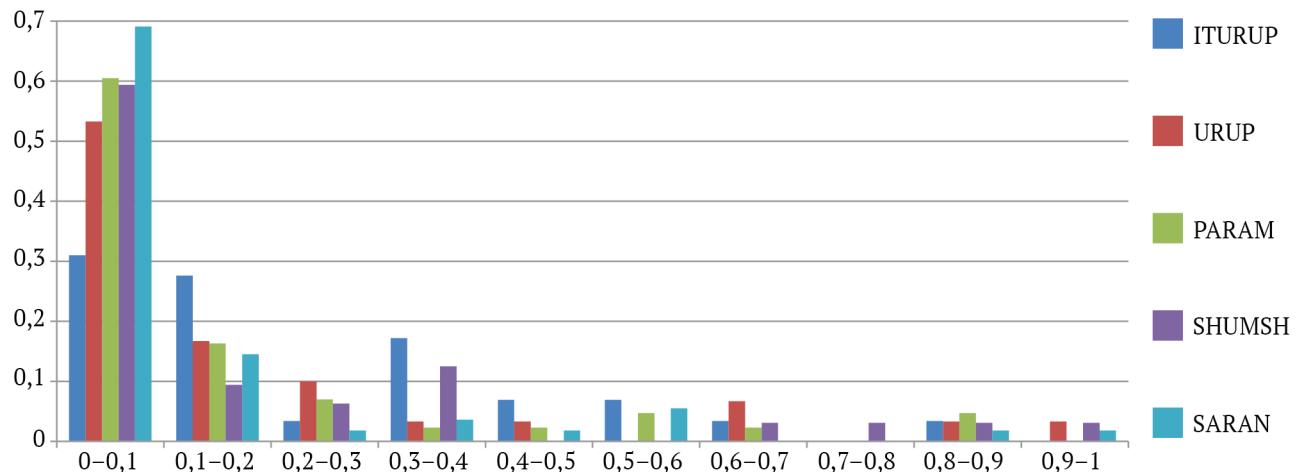


Рис. 5. Распределение частот аллелей микросателлитных локусов в исследованных выборках нерки, рассчитанное в программе BOTTLENECK. По оси ординат – пропорции аллелей, по оси абсцисс – частота аллелей
Fig. 5. Distribution of allele frequencies of microsatellite loci in examined sockeye salmon samples evaluated in the program BOTTLENECK. On the ordinate axis – allele proportions, on the abscissa axis – allele frequencies

Оценка смещения распределения частот аллелей семи микросателлитных локусов на основе графического метода выявила «бутылочное горлышко» в выборках о-вов Итуруп и Шумшу (рис. 5). В этих выборках нормальное L-образное распределение было нарушено. В популяциях о-вов Уруп и Парамушир не наблюдалось сдвига моды в распределении частот аллелей, но было заметно меньше редких аллелей, чем в популяции о. Беринга (рис. 5). Избыток гетерозиготности среди рыб о. Беринга был больше, чем во всех других обследованных популяциях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Статистический анализ данных показал, что использованные в работе микросателлитные локусы (*Oki1a*, *Oki1b*, *Oki6*, *Ots107*, *OtsG68*, *One104*, *One109*) эффективны для проведения популяционно-генетических исследований нерки Курильских и Командорских островов. Среднее значение показателя уровня полиморфизма (*PIC*) составило 0,512, что свидетельствует о достаточной информативности маркеров, отобранных для проведения исследования.

Отмечено довольно низкое генетическое разнообразие островных популяций по сравнению с популяциями из центральной части азиатского ареала нерки. В двух выборках наблюдалось отсутствие полиморфизма по одному из локусов: в выборке о. Уруп (*Oki1b*) все экземпляры были мономорфны по аллелю 112 п. н., в выборке о. Шумшу (*Oki6*) — по аллелю 88 п. н. Невысокие показатели генетического разнообразия могут быть обусловлены относительно низкой численностью островных популяций нерки и их изолированностью.

Для представителей трех популяций (о-вов Итуруп, Парамушир и Беринга) характерны более высокие оценки уровня полиморфизма по сравнению с рыбами о-вов Уруп и Шумшу. Информационный индекс разнообразия Шеннона в выборках о-вов Уруп и Шумшу также имел более низкие значения.

Результаты, полученные в программе BOTTLENECK 1.2.02, позволили выявить прохождение всеми островными популяциями «бутылочного горлышка». Для популяции о. Парамушир тесты показали «бутылочное горлышко», исходя из мутационной модели IAM, для популяций о-вов Уруп и Беринга — исходя из SMM, для о. Шумшу — по двум моделям, SMM и TPM, и также по двум, IAM и TPM, — для о. Итуруп. Графический метод выявил “бу-

тылочное горлышко” в выборках о-вов Итуруп и Шумшу.

Анализ изменчивости семи микросателлитных локусов нерки Курильских (о-ва Итуруп, Уруп, Парамушир, Шумшу) и Командорских островов (о. Беринга) показал генетическое своеобразие каждой из исследованных популяций. Величины генетических различий между анализируемыми выборками в единицах F_{st} были значимы во всех вариантах попарных сравнений. Результаты иерархического анализа молекулярной вариансы (AMOVA) показали, что наибольшая часть молекулярного разнообразия (85,02%) приходится на внутрипопуляционную компоненту, доля межгрупповой компоненты составила 14,98%.

Все островные популяции уникальны и адаптированы к суровым климатическим условиям окружающей среды, обладают рядом генетических особенностей и являются важной составляющей внутривидового разнообразия. Выявленные генетические особенности исследуемых популяций сыграют значимую роль в изучении закономерностей формирования внутривидовой структуры тихоокеанских лососей, а также будут учитываться при организации промысла нерки и разработке мер по ее сохранению.

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

- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Курбатова О.Л., Политов Д.В., Евсюков А.Н., Жукова О.В., Захаров И.А., Моисеева И.Г., Столповский Ю.А., Пухальский В.А., Поморцев А.А., Утепниек В.П., Карабушкин Б.А. 2004. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. М.: Наука. 620 с.
- Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Малинина Т.В., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Животовский Л.А. 2006. Микросателлитная изменчивость и дифференциация популяций кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum), воспроизведенных сахалинскими рыболовными заводами // Генетика. Т. 42, № 12. С. 1694–1702.
- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос. 464 с.
- Бугаев В.Ф. 2011. Азиатская нерка-2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX – начале XXI вв.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 380 с.
- Варнавская Н.В. 2006. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 488 с.
- Вейр Б. 1995. Анализ генетических данных. М.: Мир. 400 с.
- Галинская Т.В., Щепетов Д.М., Лысенков С.Н. 2019. Предубеждения о микросателлитных исследованиях и как им противостоять // Генетика. Т. 55. № 6. С. 1–16. doi: <https://doi.org/10.1134/S0016675819060043>
- Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука. 343 с.
- Ивантер Э.В. 2012. Основы зоogeографии. Петропавловск: ПетрГУ. 500 с.
- Коновалов С.М. 1980. Популяционная биология тихоокеанских лососей. М.: Наука. 238 с.
- Левонтин Р.С. 1978. Генетические основы эволюции. М.: Мир. 351 с.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция: Пер. с англ. М.: Мир. 597 с.
- Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. 1984. Молекулярное клонирование. М.: Мир. 479 с.
- Пильгандук О.А., Савенков В.В., Денисенко А.Д., Муравская У.О. 2022. Генетическая дифференциация нерки (*Oncorhynchus nerka*) юго-западного побережья Камчатки / Генетические процессы в популяциях : Матер. науч. конф. с междунар. участием (11–14 октября 2022 г.). М.: Ваш формат. 150 с.
- Пильгандук О.А., Шпигальская Н.Ю. 2013. Популяционно-генетическая дифференциация нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) восточного побережья Камчатки // Биология моря. Т. 39, № 5. С. 371–379.
- Пильгандук О.А., Шпигальская Н.Ю., Савенков В.В., Сараванский О.Н., Базаркин Г.В., Ельников А.Н. 2013. Изменчивость микросателлитных локусов нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) восточного побережья Камчатки // Биология моря. Т. 39, № 4. С. 272–280.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевые рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 496 с.
- Botstein D., White R.L., Skolnick M.H., Davis R.W. 1980. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms // Am. J. Hum. Genet. Vol. 32. P. 314–331.
- Burgner R.L. 1991. Life History of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) / Groot C., Margolis L. [eds.] Pacific Salmon Life Histories. University of British Columbia. Vancouver: UBC Press. P. 1–118.
- Cornuet J.M., Luikart G. 1996. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data // Genetics. Vol. 144. P. 2001–2014.
- Di Rienzo A., Peterson A.C., Garza J.C., Valdes A.M., Slatkin M., Freimer N.B. 1994. Mutational process of simple-sequence repeat loci in human populations // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 91. P. 3166–3170.
- Dobzhansky Th. 1951. Genetics and the origin of species. 3rd ed., rev. Columbia. N.Y. 353 p.
- Excoffier L., Lischer H.E.L. 2010. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Mol. Ecol. Res. Vol. 10. P. 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- Goudet J. 1995. FSTAT (version 1.2): a computer program to calculate F-statistics // J. Heredity. Vol. 86. P. 485–486.
- Lewis P.O., Zaykin D. 2001. Genetic data analysis: computer program for the analysis of allelic data. Version 1.0 (d16c). Free program distributed by the authors over the internet from <http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/software.html>.
- Luikart G., Cornuet J.M. 1998. Empirical evaluation of a test for identifying recently bottlenecked populations from allele frequency data // Conservat. Biol. Vol. 12. P. 223–237.
- Nei M. 1987. Molecular evolutionary genetics. N.Y.: Columbia Univ. press. 512 p.
- Nelson R.J., Beacham T.D. 1999. Isolation cross species amplification of microsatellite loci useful for study of Pacific salmon // Animal Genetics. Vol. 30. P. 228–229.
- Olsen J.B., Wilson S.L., Kretschmer E.J., Jones K.C., Seeb J.E. 2000. Characterization of 14 tetranucleotide

- microsatellite loci derived from sockeye salmon // Mol. Ecol. Vol. 9. P. 2185–2187.
- Peakall R., Smouse P.E.* 2006. GenAlEx 6: Genetic analysis in excel. population genetic software for teaching and research//Mol. Ecol. Vol. 6. P. 288–295.
- Piry S., Luikart G., Cornuet J.M.* 1999. Bottleneck: a computer program for detecting recent reductions in the effective population size using allele frequency data // J. Heredity. Vol. 90. P. 502–503.
- Pritchard J.K., Stefens M., Donnelly P.* 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. Vol. 155. P. 945–959.
- Smith C.T., Koop B.F., Nelson R.J.* 1998. Isolation and characterization of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) microsatellites and their use in other salmonids // Mol. Ecol. Vol. 7. P. 1613–1621.
- Williamson K.S., Cordes J.F., May B.* 2002. Characterization of microsatellite loci in Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) and cross-species amplification in other salmonids // Mol. Ecol. Notes. Vol. 2. P. 17–19.
- REFERENCES**
- Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A., Kurbatova O.L., Politov D.V., Evsyukov A.N., Zhukova O.V., Zakharov I.A., Moiseeva I.G., Stolpovsky Yu.A., Pukhalsky V.A., Pomortsev A.A. *Dinamika populatsionnykh genofondov pri antropogennykh vozdeystviyakh* [Dynamics of population gene pools under anthropogenic pressures]. Moscow: Nauka, 2004, 620 p.
- Afanasiev K.I., Rubtsova G.A., Malinina T.V., Salmenkova E.A., Omelchenko V.T., Zhivotovski L.A. Microsatellite variability and differentiation of hatchery stocks of chum salmon *Oncorhynchus keta* Walbaum in Sakhalin. *Genetics*, 2006, vol. 42 (12), pp. 1694–1702.
- Bugaev V.F. *Aziatskaya nerka (presnovodnyi period zhizni, struktura localnykh stad, dinamika chislennosti)* [Asian sockeye salmon (freshwater period of life, structure of local stocks, abundance dynamics)]. Moscow: Kolos, 1995, 464 p.
- Bugaev V.F. *Aziatskaya nerka-2 (biologicheskaya struktura i dinamika chislennosti lokal'nykh stad v kontse XX – nachale XXI vv.)* [Asian sockeye salmon-2 (biological structure and abundance dynamics of local stocks in the late XX – early XXI century)]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2011, 380 p.
- Varnavskaya N.V. *Geneticheskaya differentsiatsiya populatsiy tokhookeanskikh lososey* [Genetic differentiation of Pacific salmon populations]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2006, 488 p.
- Weir B.S. *Analiz geneticheskikh dannykh: diskretnye geneticheskie priznaki* [Genetic data analysis: Method for discrete population genetic data]. Moscow: Mir Publ., 1995, 400 p.
- Galinskaya T.V., Schepetov D.M., Lysenkov S.N. Prejudices against microsatellite studies and how to resist them. *Russian journal of Genetics*, 2019, vol. 55 (6), pp. 1–16. DOI: <https://doi.org/10.1134/S0016675819060043>
- Glubokovsky M.K. *Evolyutsionnaya biologiya lososevykh ryb* [Evolutionary Biology of Salmonid Fishes]. Moscow: Nauka, 1995, 343 p.
- Ivanter E.V. *Osnovy zoogeografi* [Fundamentals of zoogeography]. Petrozavodsk: Petrozavodsk Gos. Univ., 2012, 500 p.
- Konovalov S.M. *Populyacionnaya biologiya tihookeanskikh lososej* [Population biology of Pacific salmon]. Moscow: Nauka, 1980, 238 p.
- Lewontin R.S. *Geneticheskie osnovy evolucii* [The genetic basis of evolutionary change]. Moscow: Mir, 1978, 351 p.
- Mayr E. *Zoologicheskii vid i evolyutsiya* [Animal Species and Evolution]. Moscow: Mir, 1968, 597 p.
- Maniatis T., Fritsch E.F., Sambrook J. *Molekularnoe clonirovaniye* [Molecular Cloning]. Moscow: Mir, 1984, 479 p.
- Pilganchuk O.A., Savenkov V.V., Denisenko A.D., Muravskaya U.O. Genetic differentiation of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) of the south-west coast of Kamchatka. *Genetic Processes in Populations: Proceedings of International Scientific Conference*, dedicated to the 50th Anniversary of the Laboratory of Population Genetics named after Academician Yury P. Altukhov, and the 85th anniversary of the outstanding population geneticist Academician Yu.P. Altukhov (11–14 October, 2022), Moscow: Vash format, 2022, 150 p.
- Pilganchuk O.A., Shpigalskaya N.Yu. Genetic differentiation of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) populations of Eastern Kamchatka. *Russian journal of Marine Biology*, 2013, vol. 39 (5), pp. 371–379.
- Pilganchuk O.A., Shpigalskaya N.Yu., Savenkov V.V., Saravansky O.N., Bazarkin G.V., Elnikov A.N. Microsatellite DNA variation in sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) populations of Eastern Kamchatka. *Russian journal of Marine Biology*, 2013, vol. 39 (4), pp. 265–275.
- Chershnev I.A., Volobuev V.V., Shestakov A.V., Frolov S.V. *Lososevidnye rybi Severo-Vostoka Rossii* [Salmonoid fishes in Russian North-East]. Vladivostok: Dalnauka, 2002, 496 p.
- Botstein D., White R.L., Skolnick M.H., Davis R.W. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *Am. J. Hum. Genet.*, 1980, vol. 32, pp. 314–331.

- Burgner R.L. Life History of Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). Groot C., Margolis L. [eds.] Pacific Salmon Life Histories. University of British Columbia. Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 1–118.
- Cornuet J.M., Luikart G. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics*, 1996, vol. 144, pp. 2001–2014.
- Di Rienzo A., Peterson A.C., Garza J.C., Valdes A.M., Slatkin M., Freimer N.B. Mutational process of simple-sequence repeat loci in human populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1994, vol. 91, pp. 3166–3170.
- Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. 3rd ed., rev. Columbia. N.Y., 1951, 353 p.
- Excoffier L., Lischer H.E.L. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Res.*, 2010, vol. 10, pp. 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- Goudet J. FSTAT (version 1.2): a computer program to calculate F-statistics. *J. Heredity*, 1995, vol. 86, pp. 485–486.
- Lewis P.O., Zaykin D. Genetic data analysis: computer program for the analysis of allelic data. Version 1.0 (d16c). 2001. Free program distributed by the authors over the internet from <http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/software.html>.
- Luikart G., Cornuet J.M. Empirical evaluation of a test for identifying recently bottlenecked populations from allele frequency data. *Conservat. Biol.*, 1998, vol. 12, pp. 223–237.
- Nei M. Molecular evolutionary genetics. N.Y.: Columbia Univ. press, 1987, 512 p.
- Nelson R.J., Beacham T.D. Isolation cross species amplification of microsatellite loci useful for study of Pacific salmon. *Animal Genetics*, 1999, vol. 30, pp. 228–229.
- Olsen J.B., Wilson S.L., Kretschmer E.J., Jones K.C., Seeb J.E. Characterization of 14 tetranucleotide microsatellite loci derived from sockeye salmon. *Mol. Ecol.*, 2000, vol. 9, pp. 2185–2187.
- Peakall R., Smouse P.E. GenAIEx 6: Genetic analysis in excel. population genetic software for teaching and research. *Mol. Ecol.*, 2006, vol. 6, pp. 288–295.
- Piry S., Luikart G., Cornuet J.M. Bottleneck: a computer program for detecting recent reductions in the effective population size using allele frequency data. *J. Heredity*, 1999, vol. 90, pp. 502–503.
- Pritchard J.K., Stefens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 2000, vol. 155, pp. 945–959.
- Smith C.T., Koop B.F., Nelson R.J. Isolation and characterization of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) microsatellites and their use in other salmonids. *Mol. Ecol.*, 1998, vol. 7, pp. 1613–1621.
- Williamson K.S., Cordes J.F., May B. Characterization of microsatellite loci in Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) and cross-species amplification in other salmonids. *Mol. Ecol. Notes*, 2002, vol. 2, pp. 17–19.

Информация об авторах

О.А. Пильгандук — канд. биол. наук, зав. лаб. Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО), *pilganchuk.o.a@kamniro.ru*
М.В. Крупенёва — специалист Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО), *krupeneva.m.v@kamniro.ru*
У.О. Муравская — вед. специалист Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО), *muravskay.u.o@kamniro.ru*
В.В. Савенков — вед. специалист Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО), *savenkov.v.v@kamniro.ru*
А.Д. Денисенко — вед. специалист Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО), *denisenko.a.d@kamniro.ru*
Д.А. Зеленина — канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник департамента молекулярной генетики ВНИРО, *d.zelenina@gmail.com*

Information about the authors

Oksana A. Pilganchuk – Ph. D. (Biology), Head of Lab. in Kamchatka Branch of VNIRO (KamchatNIRO), *pilganchuk.o.a@kamniro.ru*
Mariya V. Krupeneva – Specialist, Kamchatka Branch of VNIRO (KamchatNIRO), *krupeneva.m.v@kamniro.ru*
Ulyana O. Muravskaya – Leading Specialist, Kamchatka Branch of VNIRO (KamchatNIRO), *muravskay.u.o@kamniro.ru*
Vladimir V. Savenkov – Leading Specialist, Kamchatka Branch of VNIRO (KamchatNIRO), *savenkov.v.v@kamniro.ru*
Anastasiya D. Denisenko – Leading Specialist, Kamchatka Branch of VNIRO (KamchatNIRO), *denisenko.a.d@kamniro.ru*
Darya A. Zelenina – Ph. D. (Biology), Leading Researcher VNIRO, *d.zelenina@gmail.com*

Статья поступила в редакцию: 08.12.2023

Одобрена после рецензирования: 14.12.2023

Статья принята к публикации: 15.12.2023

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,
Пильгандчук 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., Пильгандчук 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, Alexander 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.npacf.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 °C, затем – восемь циклов, включающих 1 мин при $t = 94$ °C, 30 с отжига праймеров при 54–68 °C, 15 с элонгацией при 72 °C, завершающая элонгация 3 мин при 7 °C.

Продукты амплификации разделяли путем электрофореза в вертикальном блоке 6%-го полиакриламидного геля в 0,5×TBE-буфере. В качестве маркеров длин фрагментов использовали ДНК плазмида *pBR322*, обработанную рестриктазами *Hpa*II. 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).

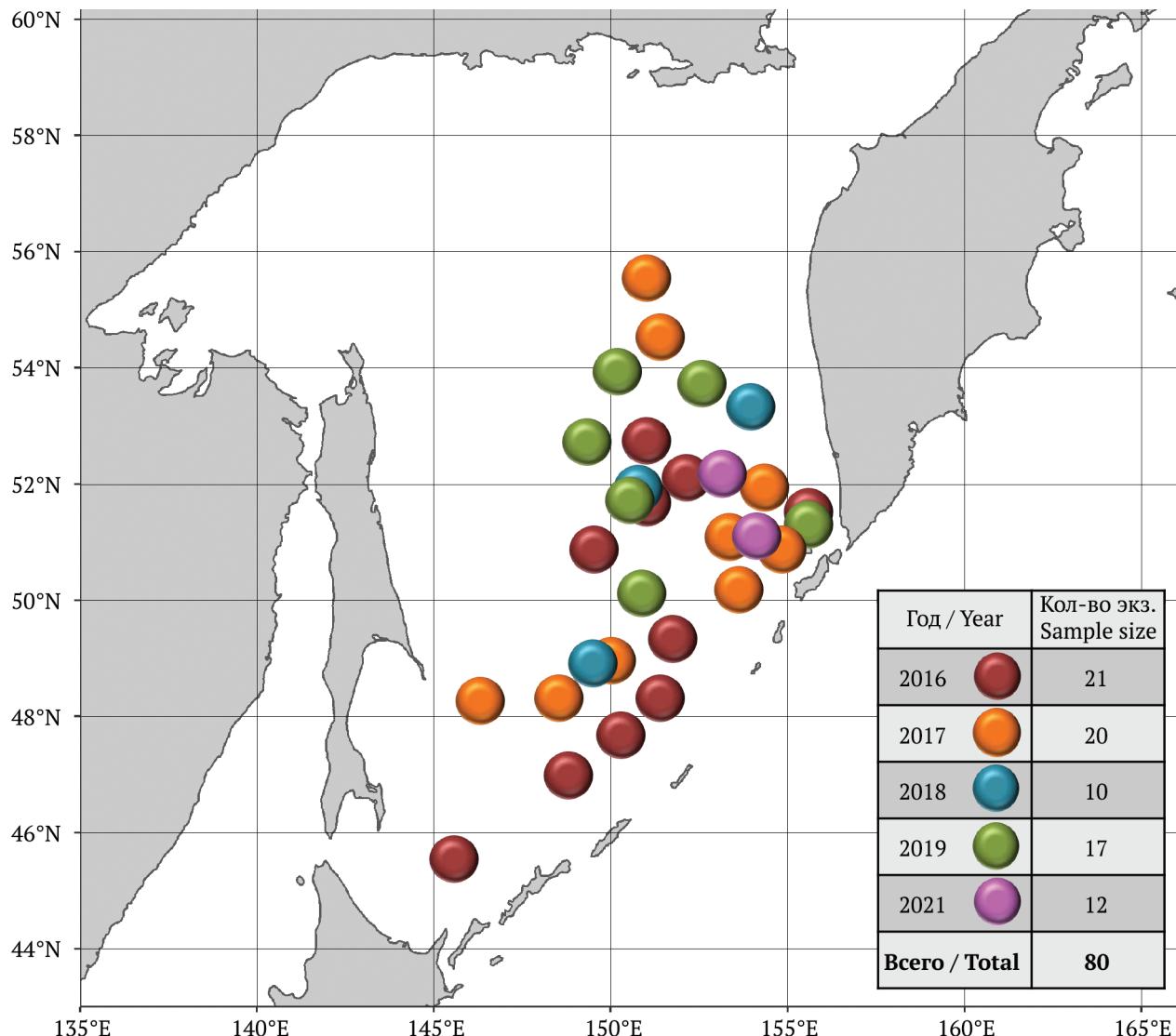


Рис. 1. Локализация сбора проб от маркированной на ЛРЗ Японии молоди кеты, включеной в молекулярно-генетическое исследование
Fig. 1. Sampling sites of Japanese hatchery marked chum salmon, engaged into the molecular-genetic research

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 удаленных 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 различия 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 молоди составляет вариант 191 п. н., который присутствует с частотой всего 4% в выборке кеты о. Итуруп.

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)

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.

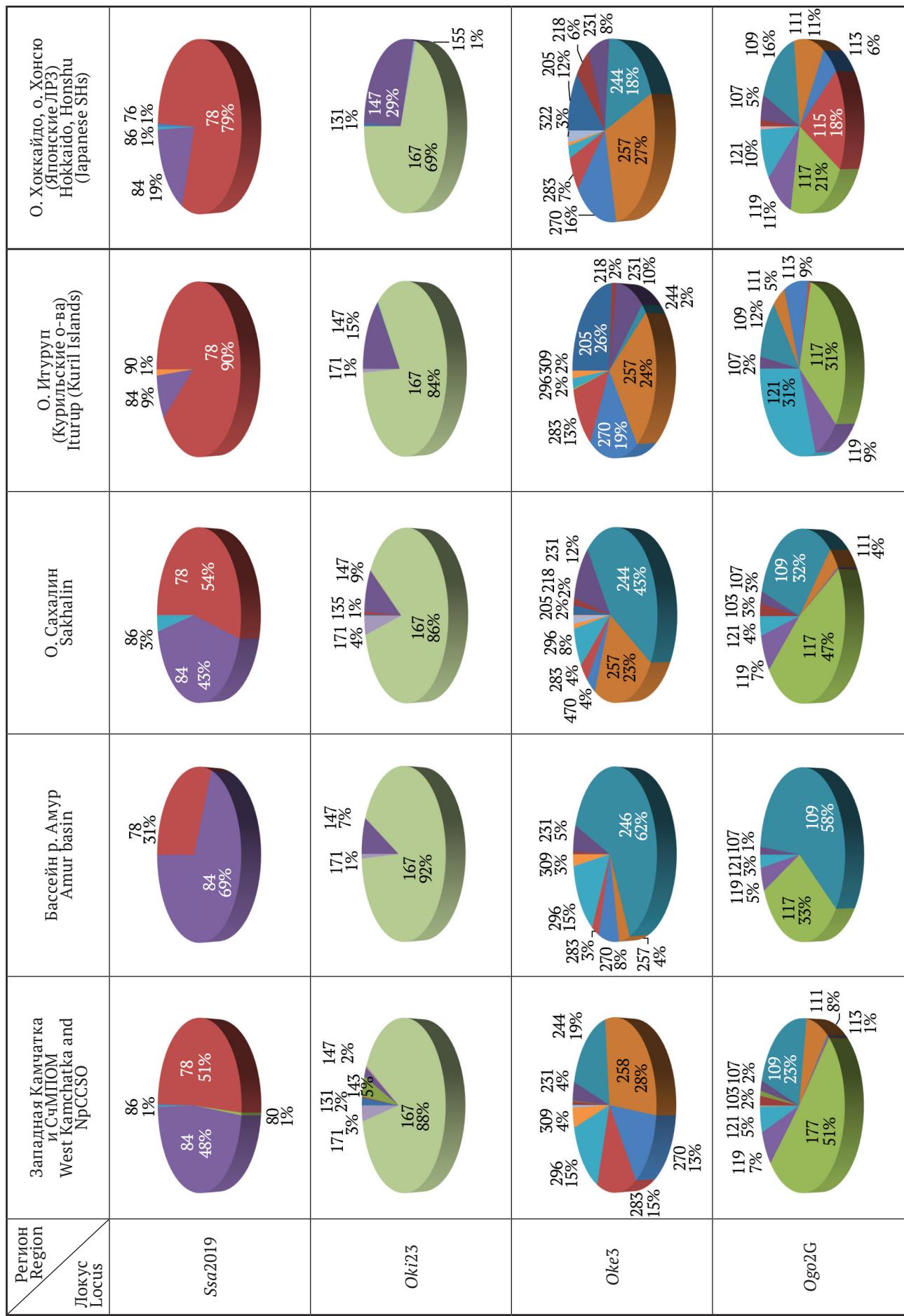


Рис. 2. Распределение частот аллелей микросателлитных локусов (Ssa2019, Oki23, Oke3, Ogo2G) в объединенных региональных выборках кеты Охотоморского бассейна; цифрами обозначены размеры аллельных вариантов (в парах нуклеотидов) и их частота (%)
Fig. 2. Distribution of allele frequencies of microsatellite loci (Ssa2019, Oki23, Oke3, Ogo2G) 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 (%)

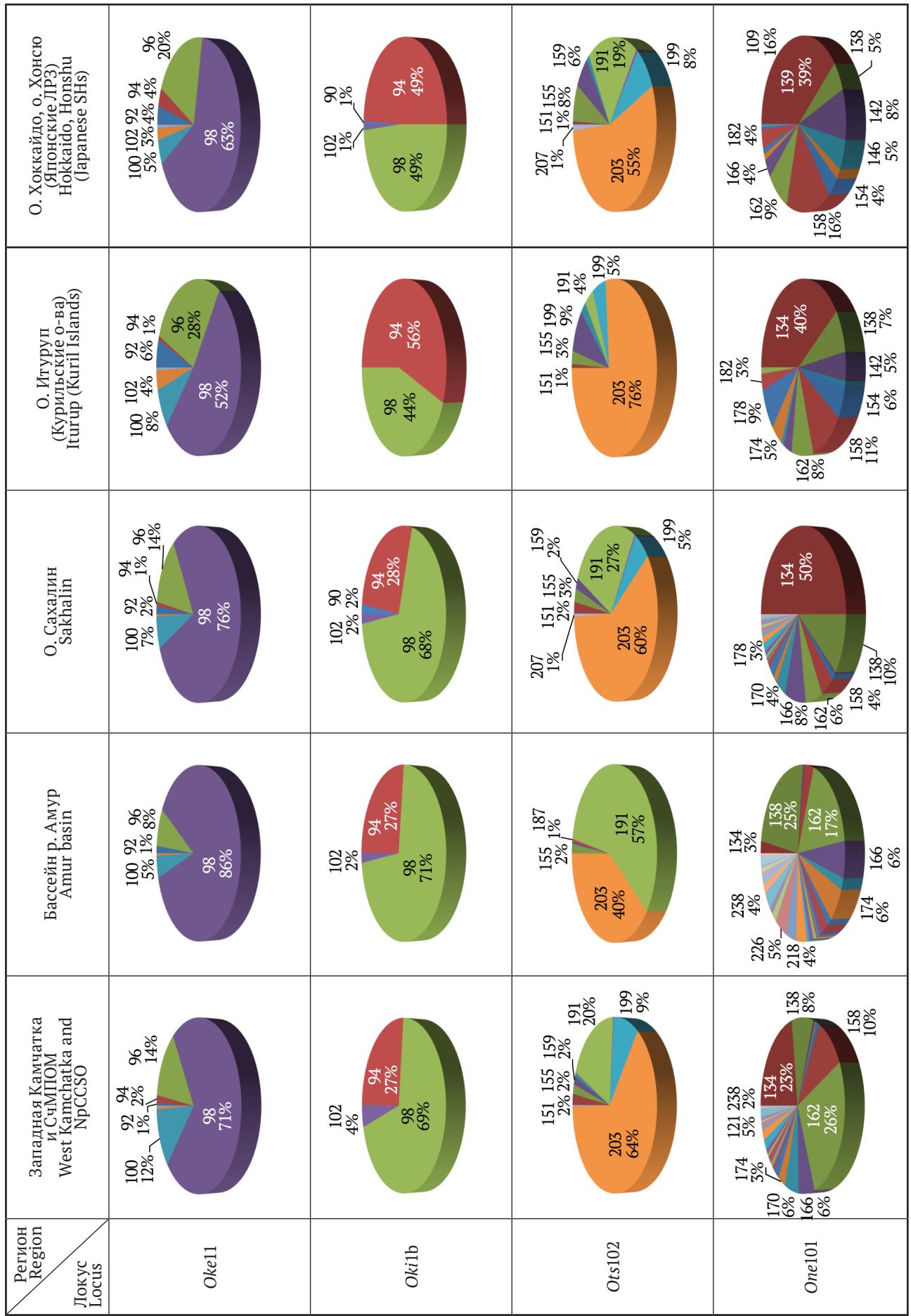


Рис. 3. Распределение частот аллелей микросателлитных локусов (*Oke11*, *Oki1b*, *Ots102*, *One101*) в региональных выборках кеты Охотоморского бассейна; цифрами обозначены размер аллельных вариантов (в парах нуклеотидов) и их частота (%)
Fig. 3. Distribution of allele frequencies of microsatellite loci (*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	N	A	N_e	H_o	H_e	HWE	f
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 Хардь–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-дендограммы (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 основные 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 рыбопосадочного 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

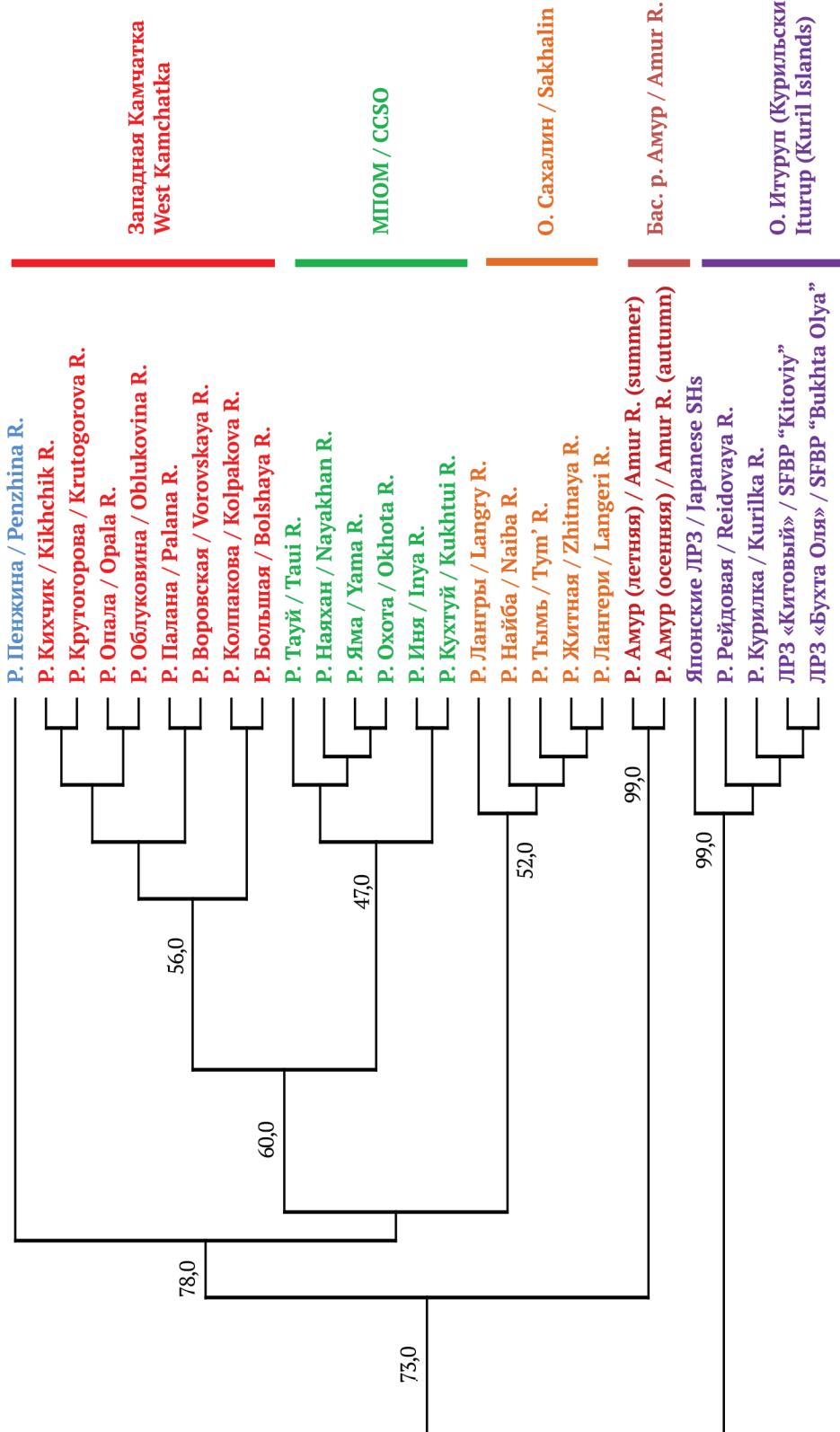


Рис. 4. УПГМА-дендrogramма, построенная на основе генетических дистанций Нея, вычисленных по частотам аллелей восьми микросателлитных локусов в выборках кеты Охотоморского бассейна
Fig. 4. UPGMA tree based on the Nei's genetic distances generated by allele frequencies of eight microsatellite loci in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

Оценки генетической дифференциации японской кеты, полученные ранее на основе аллозимного полиморфизма (Варнавская, 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

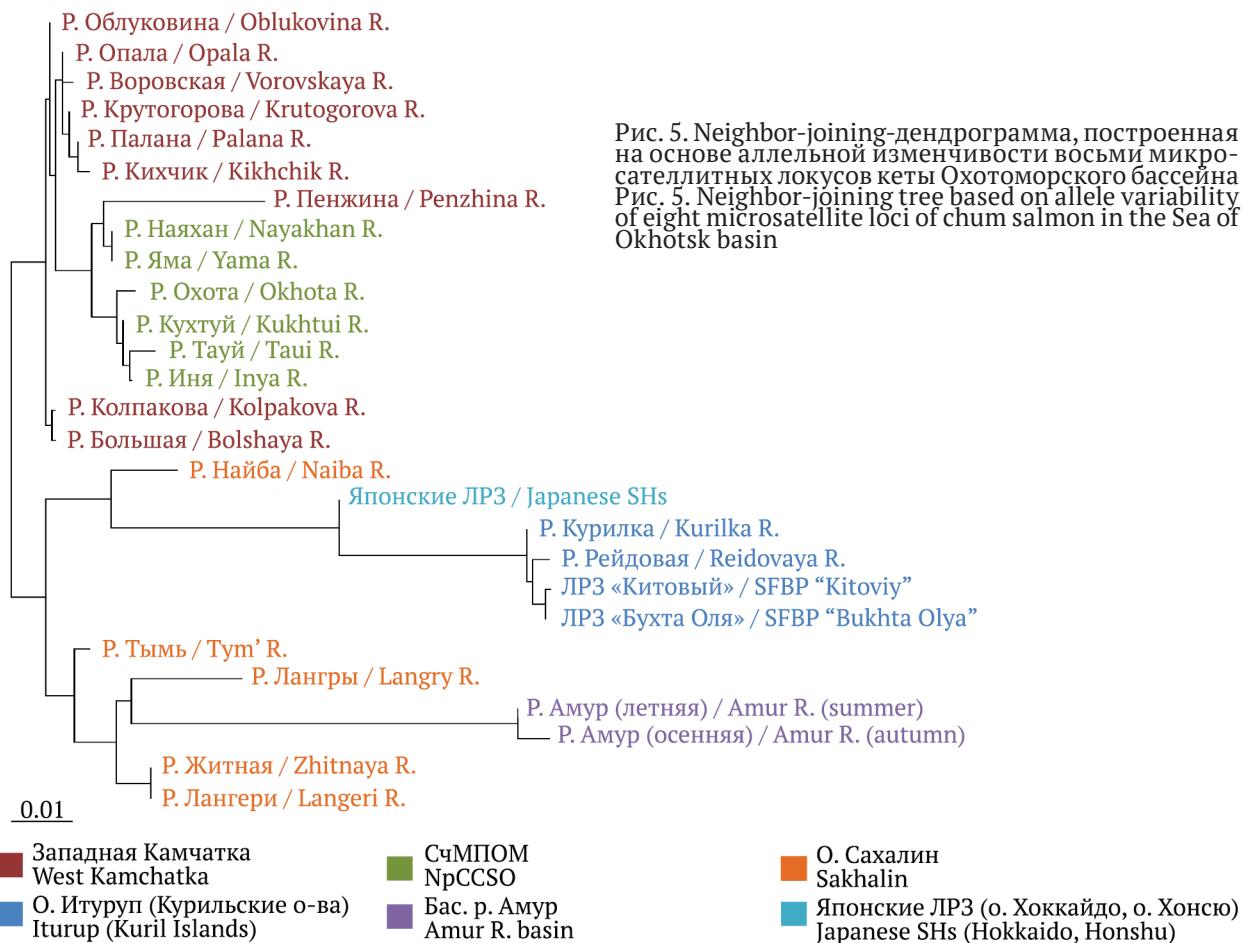


Таблица 4. Результаты попарного сравнения выборок кеты по значениям F_{st} (над диагональю) и дистанциям Ней (под диагональю)
Table 4. Results of pairwise comparison of chum salmon samples by F_{st} values (above the diagonal) and Nei's distances (below the diagonal)

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 рыболовных 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., Пильгандук 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., Пильгандук 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 : Автoref. 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 resourse]: 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. Arlequin: 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 lososey* [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. *Molekulyarnoe 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 populatsiy kety Sakhalinskoy oblasti po mikrosatellitnym 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. Пильгандук — 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

Научная статья / Original article

УДК 597.552.511(282.257.166)

doi:10.15853/2072-8212.2023.71.60-79



ИЗМЕНЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ НЕРКИ *ONCORHYNCHUS NERKA* (WALBAUM) СТАДА Р. ОЗЕРНОЙ В СОВРЕМЕННЫЙ ПЕРИОД (1971–2020 ГГ.)

Дубынин Владимир Александрович

Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО), Петропавловск-Камчатский, Россия, dubynin.v.a@kamniro.ru

Аннотация. Представлены результаты исследований возрастной структуры, размерно-массового состава производителей и абсолютной плодовитости самок нерки стада р. Озерной. Вся нерка р. Озерной по мере созревания возвращается на нерест в возрасте 3+, 4+, 5+, 6+ и 7+ лет. Для относительной численности нерки возраста 5+, 6+ и численности поколений прослежен положительный, а для нерки возраста 4+ – отрицательный тренд. Для средних размерно-массовых показателей и средней абсолютной плодовитости нерки р. Озерной в исследованные годы отмечали отрицательную динамику. Выявлены закономерности изменения биологических показателей рыб в зависимости от плотностных факторов в 1971–2020 гг.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, горбуша, нерка, возраст, самцы, самки, длина тела, масса тела, плодовитость, численность поколений

Благодарности: автор благодарен всем нынешним и бывшим сотрудникам КамчатНИРО, участвовавшим в сборе биостатистических материалов по нерке стада р. Озерной на Озерновском н/п и на рыбопромышленных предприятиях в п. Озерновском; сотрудникам, проводившим авиаучеты тихоокеанских лососей на Камчатском полуострове – А.Г. Остроумову, К.Ю. Непомнящему, А.В. Маслову, С.В. Шубкину, А.М. Бирюкову, И.Н. Кирееву; а также М.Г. Фельдману, любезно предоставившему для настоящей работы данные по численности подходов горбушки к берегам Камчатки.

Для цитирования: Дубынин В.А. Изменчивость биологических показателей и динамика численности нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) стада р. Озерной в современный период (1971–2020 гг.) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2023. № 71. С. 60–79.

VARIABILITY OF BIOLOGICAL INDICES AND ABUNDANCE DYNAMICS OF THE OZERNAYA RIVER SOCKEYE SALMON *ONCORHYNCHUS NERKA* (WALBAUM) STOCK IN THE MODERN PERIOD (1971–2020)

Vladimir A. Dubynin

Kamchatka Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO), Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, dubynin.v.a@kamniro.ru

Abstract. Results of analyzing the spawning sockeye salmon age structure, length-weight composition and absolute fecundity are demonstrated for the Ozernaya River stock. In the course of maturation the sockeye salmon individuals can return into the Ozernaya River for spawning in the ages 3+, 4+, 5+, 6+ or 7+. A positive trend has been figured out for relative abundance of the 5+ and 6+ sockeye salmon individuals and generation abundances, a negative trend – for the 4+ individuals. Negative dynamics has described for the averaged length-weight indices and the mean absolute fecundity of sockeye salmon of the Ozernaya in the research period. Patterns of changes in biological indicators of the fish depending on density factors in the period 1971–2020 have been identified.

Keywords: Pacific salmon, pink salmon, sockeye salmon, age, males, females, body length, body weight, fecundity, generation abundances

Acknowledgments: Author is grateful to all current working, retired and gone colleagues from KamchatNIRO, who participated in collecting the Ozernaya River sockeye salmon stock biostatistical materials at the Ozernovsky Biological Station or fishing enterprises in the Ozernovsky settlement, who carried out surveys of Pacific salmon throughout Kamchatka Peninsula from the air: Anatoly G. Ostroumov, Konstantin Yu. Nepomnyaschiy, Alexey V. Maslov, Sergey V. Shubkin, Anton M. Biryukov, Igor N. Kireev and Mark G. Feldman, who kindly shared data for this research about the returns of pink salmon to Kamchatka.

For citation: Dubynin V.A. Variability of biological indices and abundance dynamics of the Ozernaya River sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) stock in the modern period (1971–2020) // The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. 2023. Vol. 71. P. 60–79. (In Russian)

Нерка — один из ценнейших видов тихоокеанских лососей. В бассейнах рек Озерная и Камчатка в настоящее время воспроизводится порядка 80–85% этого вида в Азии (Уловы тихоокеанских лососей..., 1989; Бугаев, 1995, 2007; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2007). В целом запасы азиатской нерки составляют 10–15% от резервов вида в Северной Пацифике (Forrester, 1987; Burgner, 1991). Стадо р. Озерной — самая высокочисленная анадромная популяция нерки в Азии в настоящее время. Однако численность популяции не всегда находилась на высоком уровне. В современный период она изменялась от исторического минимума в 1977 г., когда величина подхода не достигала даже 1,5 млн, до исторического максимума в 2013 г., с подходом к берегу более 15,4 млн экз. лососей. Минимальный возврат (немногим более 1,2 млн лососей) пришелся на поколение 1969 г. Причиной значительного снижения численности стада нерки р. Озерной в конце 1960-х – начале 1970-х годов стал японский нерегулируемый дрифтерный промысел лососей в море (Егорова и др., 1961; Крогиус, 1961б; Селифонов, 1975а, 1975б, 1978; Вронский, 1978). В дальнейшем при сокращении доли промыслового изъятия в море (начиная с 1978 г.) увеличилось количество производителей и, как следствие этого, выросла общая численность стада (Селифонов, 1988).

С 2000 г. отмечалось увеличение запасов нерки азиатских стад, в основном за счет нерки р. Озерной (Дубынин, 2012). В 2001–2020 гг. (период современной высокой численности) береговые уловы нерки этого стада равнялись в среднем за год 19,6 тыс. т (от 11,2 до 29,7). Это обеспечивало в среднем 89,9% (от 80,9 до 96,9%) всего вылова нерки по западному побережью Камчатки ежегодно. Средняя доля нерки р. Озерной в уловах вида по Камчатке в целом в эти годы равнялась 70,6% (от 57,5 до 86,7%).

Последние опубликованные данные по некоторым биологическим характеристикам нерки р. Озерной из нерестовой части популяции охватывают период 2000–2010 гг. (Бугаев, 2011), после чего публикаций по данному направлению исследований не было.

В настоящее время назрела необходимость проведения анализа имеющихся материалов по нерке р. Озерной для выявления возможных закономерностей изменения биологических показателей рыб и связи этих изменений с численностью популяции в современный период. Результаты исследования несомненно будут

полезны при прогнозировании численности подходов нерки р. Озерной в будущем.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили данные биологических анализов половозрелой нерки стада р. Озерной, проведенных автором и другими сотрудниками Камчатского филиала ФГБНУ «ВНИРО» (КамчатНИРО, ранее КоТИНРО), промысловая статистика и данные о численности производителей, зашедших на нерест в оз. Курильское (р. Озерная) за период 1971–2020 гг.

Половозрелую нерку для биологических анализов в указанные выше годы отлавливали закидным неводом возле рыбоучетного заграждения (далее — РУЗ) в истоке р. Озерной.

Возраст лососей определяли по чешуе по известным методикам (Правдин, 1966; Мина, 1976; Бугаев, 1995). Чешую у рыб брали выше боковой линии между спинным и жировым плавниками (Clutter, Whitesel, 1956).

Ранее возрастной состав нерки р. Озерной, заходящей на нерест, устанавливали по материалам, собранным в истоке реки на РУЗ (Егорова, 1967; Селифонов, 1975б). Позднее по материалам, собранным в 1987–1989 гг., провели сравнительный анализ возрастного состава нерки из промышленных уловов в реке в период массового хода лососей и материалов, собранных на РУЗ, который не показал значимых расхождений в возрастной структуре (Бугаев, Дубынин, 2002).

Однако ретроспективный анализ материалов из промышленных уловов и на РУЗ на более продолжительных рядах (2004–2017 гг.) не подтвердил результаты ранее проведенных исследований и показал существенные различия как в возрастном, так и в размерно-массовом составе нерки из уловов закидными неводами в нижнем течении р. Озерной и на РУЗ. Чему будет посвящено отдельное исследование. Тем не менее это послужило основанием для расчетов с 2013 г. возрастного состава подходов нерки стада р. Озерной с учетом данных, полученных и на РУЗ, и по лососям из промышленных уловов.

Для оценки влияния плотностных факторов внутрипопуляционного и межвидового характера на качественный состав поколений, формируемых в условиях различной степени пищевой обеспеченности на этапах совместного нагула в море, был проведен корреляционный анализ для нерки поколений 1965–2014 гг.

При двухфакторном корреляционном анализе использован коэффициент корреляции рангов Спирмена r_s (Бугаев, 1995; Бугаев, Дубынин, 2002), который, в отличие от коэффициента корреляции r , можно применять независимо от закона распределения признаков (Лакин, 1990). При трехфакторном анализе рассмотрено влияние на качественные характеристики взрослых рыб (длина, масса тела, плодовитость) как численности самой популяции нерки р. Озерной, так и численности горбуши в годы нагула лососей в море, охватывающих период проведенных исследований. В морской период жизни нерка, горбуша и другие лососи нагуливаются совместно, причем между горбушей и неркой отмечено наибольшее сходство в питании (Карпенко и др., 2013). В данном исследовании было рассмотрено влияние на качественные характеристики нерки р. Озерной только камчатской горбуши. При этом численность горбуши оценивали по подходам ее зрелой части к берегам Камчатки.

Чтобы устранить путаницу в толковании и сократить длинное название в изложении для характеристики численности зрелой части стада в данной статье использовали слово «подход», для характеристики численности поколения — слово «возврат».

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Возрастная структура

По данным исследователей (Егорова, 1967; Селифонов, 1975б, 1988; Бугаев, 1995, 2011; Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2009), у нерки стада р. Озерной возрастной спектр включает 14 возрастных групп. Из них основными ежегодно отмечаемыми возрастными группами являются четыре: 2.2, 2.3, 3.2 и 3.3 (первая цифра обозначает продолжительность пресноводного, вторая — морского периодов жизни рыб). На их долю в 1940–1975 гг. приходилось в среднем до 98,4% всей численности нерки этого стада, причем на две первые — в среднем до 84,6% (2.2 — 31,0%, 2.3 — 53,6%) (Seliphonov, 1982).

В периоды 1970–1984 и 1985–1999 гг. суммарная доля рыб возрастных групп 2.2 и 2.3 у нерки р. Озерной в среднем была примерно одинакова — 79,2 и 79,9% соответственно. Однако во второй период отмечали снижение доли рыб возрастной группы 2.2 и, соответственно, увеличение доли рыб возрастной группы 2.3 (Бугаев, Дубынин, 2002).

В 2000–2014 гг. снижение доли рыб возрастной группы 2.2 и увеличение доли рыб возрастной группы 2.3 продолжилось. В целом несколько уменьшилась (в среднем до 76,7%) суммарная численность рыб возрастных групп 2.2 и 2.3, по сравнению с предшествующими 1970–1999 гг. В то же время отмечено увеличение численности рыб возрастной группы 3.3. В 2015–2020 гг. снижение суммарной численности рыб возрастных групп 2.2 и 2.3 (в среднем до 71,7%) и для этих возрастных групп в отдельности продолжилось дальше, как и увеличение численности рыб возрастной группы 3.3. В 2013 и 2017 гг. в подходе к устью реки, а в 2020 г. и в нерестовой части отмечена нерка пятнадцатой возрастной группы — 4.2, которую до этого года у нерки р. Озерной не встречали (табл. 1).

Вся нерка р. Озерной по мере созревания возвращается на нерест в возрасте 3+, 4+, 5+, 6+ и 7+ лет. Основной возрастной класс 5+ включает в себя три возрастные группы (1.4, 2.3 и 3.2) и в среднем в 1971–2020 гг. составлял 58,91%. Подавляющее большинство в этом возрастном классе занимают лососи 2.3. Возрастные классы 4+ и 6+ включают также по три возрастных группы — соответственно 1.3, 2.2, 3.1 и 2.4, 3.3 и 4.2, в среднем охватывавшие 26,03% и 12,15% нерки в пробах на РУЗ в означенные годы, а основными в них соответственно были возрастные группы 2.2 и 3.3 (табл. 1).

Средний взвешенный возраст нерки, расчетанный по данным в строке «Среднее 1971–2020» (табл. 1), равен 4,8 ($\approx 5,0$) лет. Следовательно, у нерки р. Озерной в означенный период прослеживалась шестилетняя цикличность возвратов, и можно считать, что нерка подхолов 1971–2020 гг. относилась к поколениям 1965–2014 гг.

Три основные возрастные группировки (4+, 5+ и 6+) в сумме охватывали от 94,36 до 99,93% рыб в означенных поколениях и в среднем составили 97,85% численности возвратов. При этом для нерки основной возрастной группировке 5+, нерки возраста 6+ и численности поколений прослежен положительный, а для нерки возраста 4+ — отрицательный тренд. Более отчетливо изменения заметны на данных, осредненных по пятилетиям, причем хорошо видно, что изменения доли лососей возраста 4+ и 6+ относительно друг друга происходили зеркально (рис. 1).

В проведенных ранее исследованиях установить какие-либо закономерности формирования возрастного состава нерки р. Озер-

ной по имевшимся тогда данным не удалось. В частности, между встречаемостью нерки возрастных групп 2.2 и 2.3 и численностью зрелой части стада в море не удалось обнаружить достоверной корреляции, так же как и с численностью горбуши на Камчатке. Был сделан вывод, что на этот процесс, вероятнее

всего, оказывает влияние комплекс факторов, а выделить из них основной не представилось возможным (Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев, 2011).

Были рассчитаны коэффициенты корреляции рангов Спирмена между встречаемостью нерки трех основных возрастных группировок

Таблица 1. Возрастной состав нерки р. Озерной в подходах 2000–2020 гг. (по: Бугаев, 2011; Дубынин, 2015; Дубынин, Айткуаев, 2022), %
Table 1. Age composition of sockeye salmon of the Ozernaya River in the returns 2000–2020 (according to: Бугаев, 2011; Дубынин, 2015; Дубынин, Айткуаев, 2022), %

Годы Years	Возрастные группы / Age groups, %													Число рыб Fish number		
	1.1	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	2.4	2.5	3.1	3.2	3.3	3.4	4.2	4.3	
2000	—	0,73	7,15	0,73	0,44	17,66	58,53	1,90	—	—	11,39	0,88	0,59	—	—	685
2001	—	0,29	2,01	0,43	0,14	13,53	63,60	1,87	—	—	1,01	17,12	—	—	—	695
2002	—	1,29	0,14	—	0,14	16,17	64,38	4,58	—	—	2,72	7,58	3,00	—	—	699
2003	—	—	6,32	0,14	0,72	13,94	59,05	7,90	—	1,15	6,90	3,16	0,58	—	0,14	696
2004	—	—	1,01	0,29	1,44	21,29	47,48	2,73	—	—	11,94	13,10	0,72	—	—	695
2005	—	—	0,34	—	1,35	28,71	43,92	2,20	—	—	4,22	18,58	0,68	—	—	592
2006	—	0,50	0,67	—	0,50	32,11	54,00	0,50	—	0,17	3,85	7,53	0,17	—	—	598
2007	—	—	1,83	—	1,00	13,17	72,66	1,67	—	0,17	2,17	6,67	0,66	—	—	600
2008	—	—	—	0,20	+	9,60	63,40	4,40	0,20	—	5,40	16,80	—	—	—	500
2009	—	0,50	0,17	0,17	+	35,83	42,49	1,17	—	—	4,33	14,00	1,17	—	0,17	600
2010	—	0,35	0,70	0,17	1,05	21,33	64,69	0,70	—	—	3,32	7,52	—	—	0,17	572
2011	—	0,91	0,55	—	1,27	19,64	54,18	1,82	—	—	8,36	12,18	0,91	—	0,18	550
2012	—	0,50	10,67	—	0,17	18,50	54,17	1,33	—	—	0,83	13,66	0,17	—	—	600
2013	—	0,17	3,17	0,33	1,50	14,17	63,50	1,50	—	0,50	3,50	9,66	2,00	—	—	600
2014	—	0,50	—	—	0,91	32,21	36,92	2,22	—	0,11	10,04	16,59	0,50	—	—	500
2015	—	4,55	4,31	—	1,07	37,02	37,83	1,36	—	0,46	3,53	9,87	—	—	—	300
2016	—	0,01	4,05	—	—	25,55	57,33	0,17	—	0,54	7,59	4,75	0,01	—	—	500
2017	—	0,98	0,90	—	0,81	16,74	55,79	4,90	—	—	5,13	14,00	0,75	—	—	400
2018	—	—	0,27	—	0,49	9,69	60,48	1,04	—	—	4,12	21,78	2,03	—	0,10	400
2019	—	1,90	0,05	0,07	0,10	11,83	58,45	5,85	—	0,10	1,63	19,34	0,68	—	—	499
2020	—	0,03	0,56	—	0,41	10,34	49,17	2,02	0,01	—	12,49	21,18	3,45	0,34	—	596

Годы Years	Среднее / Mean Возрастные группы / Age groups, %															
	1.1	1.2	1.3	1.4	2.1	2.2	2.3	2.4	2.5	3.1	3.2	3.3	3.4	4.2	4.3	
1971–1984	0,02	0,15	0,67	0,00	4,80	29,98	49,18	0,77	0,00	0,92	5,31	8,13	0,07	0,00	0,00	
1985–1999	0,07	0,53	1,79	0,03	1,01	24,29	55,60	1,57	0,06	0,11	4,54	10,10	0,25	0,00	0,05	
2000–2014	0,00	0,38	2,32	0,16	0,71	20,52	56,22	2,43	0,01	0,14	5,33	11,00	0,74	0,00	0,04	
2015–2020	0,00	1,25	1,69	0,01	0,48	18,53	53,17	2,56	0,00	0,18	5,75	15,15	1,15	0,06	0,02	
1971–2020	0,03	0,46	1,62	0,06	1,92	24,06	53,71	1,72	0,02	0,35	5,14	10,42	0,45	0,01	0,03	

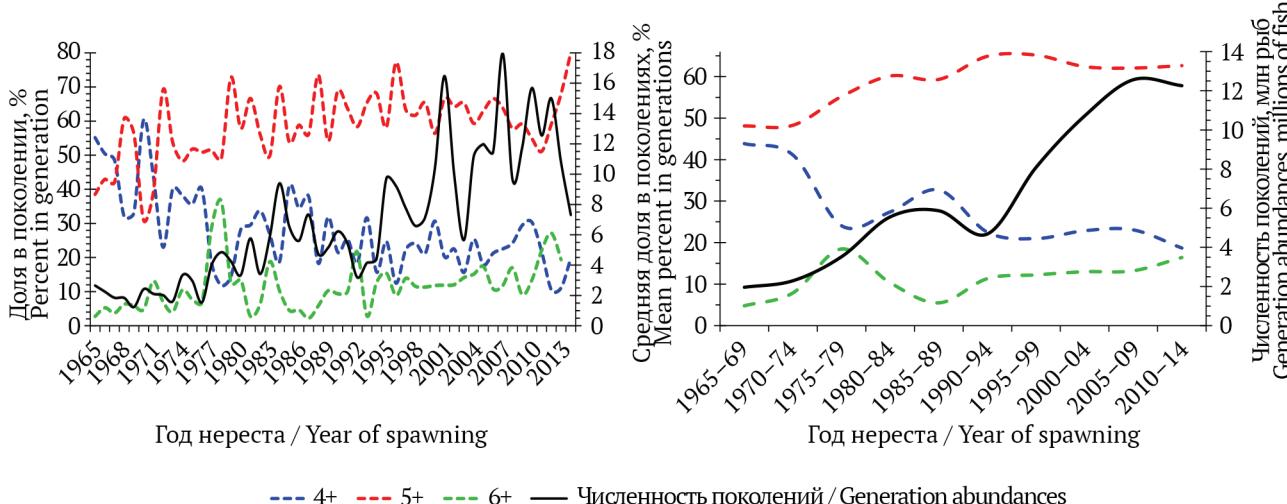


Рис. 1. Динамика численности поколений нерки стада р. Озерной и доли лососей основных возрастных группировок в поколениях 1965–2014 гг.
Fig. 1. Dynamics of generation abundances of the Ozernaya River sockeye salmon stock and percentage of major age groups in generations of 1965–2014

(4+, 5+ и 6+) и численностью самих поколений (табл. 2) и проведен их анализ.

Корреляционный анализ показал, что связь относительной численности нерки возраста 5+ и 6+ с численностью поколений была положительной, а рыб возраста 4+ — отрицательной. Связь была умеренной и достоверной на втором и третьем уровне значимости. Анализ на данных, осредненных по пятилетиям, усилил эту связь. Как может показаться, снижение значения класса 4+ и рост доли 5+ происходили за счет дополнительного года нагула в море, а рост доли 6+ — за счет дополнительного пресноводного года. Связь относительной численности лососей возраста 5+ и 6+ с численностью поколений стала значительной, а рыб возраста 4+ — сильной. Однако поскольку число сравниваемых пар заметно уменьшилось, уровень достоверности связи для нерки возраста 4+ и 5+ понизился до первого уровня значимости, а связь для рыб возраста 6+ стала не достоверной (табл. 2).

Тем не менее можно отметить, что при осреднении данных по периодам, например по 5-летним, как в настоящем исследовании, общее влияние плотностных факторов на возрастной состав рыб проявилось более отчетливо.

Длина и масса тела

В более ранних исследованиях по нерке р. Озерной анализировали данные до 2000 г. (Бугаев, Дубынин, 2002). Позднее ряд данных был продлен по 2010 г. (Бугаев, 2011). Настоящие исследования охватывали расширенный ряд данных по характеристикам нерки стада р. Озерной до 2020 г. включительно.

В 1970–2020 гг. наблюдали значительные колебания в межгодовом аспекте для средних длины и массы тела самцов и самок половозрелой нерки — от 54,6 до 63,3 см и от 2,07 до 3,18 кг. Прислужен тренд к их снижению (табл. 3–4; рис. 2).

Для размерно-массовых показателей нерки р. Озерной поколений 1965–2014 гг., осредненных

по 5-летиям, отмечали отрицательную динамику. Дельта между средней длиной и массой тела самцов и самок половозрелой нерки р. Озерной в целом от 5-летнего периода 1965–1969 гг. к 5-летию 2010–2014 гг. сокращалась, и в 2010–2014 гг. средние размеры самцов (55,3 см, 2,23 кг) и самок (55,1 см, 2,17 кг) были очень близки. Дельта между средней длиной и массой тела самцов и самок нерки возрастных классов 2.3 и 3.3 была заметно выше, чем у нерки возрастного класса 2.2 (рис. 3).

Средние длина и масса тела половозрелой нерки, как и других тихоокеанских лососей, связаны с количеством лет, прожитых рыбами в море. Факторы, оказывающие влияние на размерно-массовые показатели, влияют также и на возрастную структуру тихоокеанских лососей, в том числе и нерки р. Озерной (Крогиус, 1960, 1961а; Егорова, 1967; Бугаев, 1995, 2011; Бугаев, Дубынин, 2002; Bugaev, Dubynin, 2000).

Для нерки характерен выраженный половой диморфизм. Обычно самцы в среднем крупнее самок. Половой диморфизм у нерки р. Озерной возрастных групп 2.3 и 3.3, с более длительным морским периодом жизни, в поколениях 1965–2014 гг. проявился сильнее, чем у рыб возрастной группы 2.2: самцы в этих возрастных классах были заметно крупнее по длине и массе тела, чем самки. Различие в средних размерах и массе тела у лососей возрастной группы 2.2 было значительно меньше, более того, в отдельные годы средние размерно-массовые показатели самцов и самок были практически равными или даже самцы были мельче (рис. 3). Отметим, что в возрастной группе 2.2 самки оказывались крупнее самцов в основном в поколениях, численность которых превышала 10 млн рыб.

Провели корреляционный анализ между средними размерно-массовыми показателями всей нерки в поколениях, а также для лососей трех основных возрастных групп (2.2, 2.3 и 3.3), и численностью самих поколений и с учетом смежных с ними (табл. 5).

Таблица 2. Зависимость относительной численности основных возрастных группировок в поколениях от численности этих поколений у нерки стада р. Озерной
Table 2. Dependence of relative abundance of major age groups in generations on generation abundances of sockeye salmon of the Ozernaya River population

Возраст / Age	r_s	p	N, пар / pairs
Поколения 1965–2014 гг. (по годам) / Generations 1965–2014 (by years)			
4+	-0,497	< 0,001	50
5+	0,386	< 0,006	50
6+	0,458	< 0,001	50
Поколения 1965–2014 гг. (по 5-летиям) / Generations 1965–2014 (by 5-year periods)			
4+	-0,733	< 0,016	10
5+	0,685	< 0,029	10
6+	0,564	> 0,05	10

Условные обозначения. r_s — коэффициент корреляции рангов Спирмена; p — уровень значимости.
Note. r_s – Spearman rank correlation coefficient; p – significance level.

Таблица 3. Средняя длина тела самцов и самок половозрелой нерки стада Р. Озерной по возрастным группам в 2000–2020 гг., см
Table 3. Mean body length of mature males and females of sockeye salmon of the Ozernaya River in 2000–2020 by age groups, cm

Год/Year	Среднее / Mean												
	1.1	1.2	1.3	2.1	2.2	2.3	2.4	3.1	3.2	3.3	3.4	4.2	4.3
2000	-	53,3	-	59,5	57,5	38,0	52,0	50,8	59,9	57,4	61,3	58,8	-
2001	-	49,5	-	62,5	58,6	36,0	52,6	52,7	58,9	57,5	61,6	60,9	-
2002	-	51,5	-	61,0	-	38,5	51,6	52,3	60,4	58,0	61,0	58,1	-
2003	-	-	-	59,3	57,3	39,1	51,4	51,7	60,8	58,1	63,4	59,7	38,8
2004	-	-	-	59,5	58,1	38,8	54,1	53,4	60,3	58,3	62,3	61,8	-
2005	-	-	-	61,5	56,5	36,9	53,5	52,4	60,6	58,4	64,3	59,8	-
2006	-	50,0	51,0	62,5	55,8	38,2	52,3	51,8	59,7	57,7	59,5	60,0	37,5
2007	-	-	-	61,3	57,1	38,3	51,7	51,8	60,7	57,4	65,1	57,8	37,0
2008	-	-	-	-	-	52,4	52,9	62,5	59,0	61,1	61,0	-	56,3
2009	-	53,0	-	59,0	-	-	52,9	51,6	59,7	57,4	58,1	60,7	-
2010	-	46,0	54,5	59,8	54,8	37,6	51,6	51,5	59,1	57,2	60,7	59,0	-
2011	-	52,4	54,0	57,3	55,0	37,9	51,3	51,1	59,2	56,4	59,4	60,0	-
2012	-	50,0	-	58,2	54,4	40,0	51,9	51,3	59,5	56,6	62,3	59,1	-
2013	-	50,0	-	57,2	56,8	38,6	51,5	51,3	60,0	56,7	60,3	58,9	39,2
2014	-	49,5	49,0	-	-	40,7	53,3	52,0	60,7	57,8	61,6	60,0	40,5
2015	-	50,8	50,0	60,4	58,1	37,8	53,3	52,0	60,3	57,9	65,0	60,0	41,3
2016	-	53,0	-	57,1	55,1	-	51,4	51,8	59,2	56,8	64,3	-	36,0
2017	-	52,1	-	59,0	54,0	35,8	50,6	49,9	59,8	56,1	60,5	59,8	-
2018	-	-	-	57,5	54,0	35,5	49,4	48,9	56,8	54,9	59,0	55,5	-
2019	-	48,2	50,4	49,0	-	37,8	48,7	50,7	57,5	55,0	59,6	55,0	38,3
2020	-	46,0	-	58,2	56,0	37,8	50,8	50,5	57,7	55,6	59,4	58,1	-
1970-1984	38,3	55,9	55,8	64,8	58,4	40,0	56,4	54,8	63,5	60,5	64,2	62,2	41,2
1985-1999	36,1	50,7	59,0	59,6	39,1	53,9	53,5	61,9	59,1	63,6	61,0	42,1	55,2
2000-2009	-	51,5	51,0	60,7	57,3	38,0	52,5	52,1	60,4	57,9	61,8	59,9	37,8
2010-2020	-	49,8	51,6	57,4	55,4	38,0	51,3	51,0	59,1	56,5	61,1	58,5	39,1

Таблица 4. Средняя масса тела самцов и самок полновозрелой нерки стандарта Озерной по возрастным группам в 2000–2020 гг., кг
 Table 4. Mean body weight of mature males and females of sockeye salmon of the Ozernaya River in 2000–2020 by age groups, kg

Год / Year	1.1	1.2	1.3	2.1	2.2	2.3	2.4	3.1	3.2	3.3	3.4	4.2	4.5	Среднее Mean
	Camuli Males	Camuli Females	Camuli Males	Females Camuli Males										
2000	-	1,94	-	2,86	2,54	0,73	1,85	1,73	2,83	2,49	2,93	2,78	-	1,86
2001	-	1,72	-	3,50	2,71	0,68	1,99	1,96	2,84	2,59	3,35	3,21	-	1,96
2002	-	1,83	-	3,11	-	0,73	1,85	1,91	3,13	2,70	3,15	2,62	-	1,78
2003	-	-	-	2,81	2,57	0,83	1,80	1,81	3,12	2,62	3,73	2,90	0,79	1,98
2004	-	-	-	2,88	2,75	0,79	2,19	2,03	2,96	2,67	3,39	3,31	-	2,24
2005	-	-	-	3,04	2,26	0,71	2,04	1,90	2,96	2,64	3,67	2,70	-	2,12
2006	-	1,70	1,75	2,85	2,36	0,73	1,90	1,81	2,88	2,57	3,00	2,77	0,73	1,90
2007	-	-	-	2,92	2,52	0,74	1,81	1,78	2,96	2,47	3,69	2,45	0,67	1,92
2008	-	-	-	-	-	-	1,96	1,94	3,31	2,74	2,83	3,00	-	2,37
2009	-	1,98	-	2,70	-	-	1,92	1,82	2,76	2,50	2,59	2,78	-	2,07
2010	-	1,37	2,24	3,05	2,04	0,69	1,79	1,78	2,74	2,47	3,02	2,69	-	1,80
2011	-	1,92	2,06	2,61	2,46	0,70	1,83	1,78	2,80	2,39	2,58	2,92	-	1,96
2012	-	1,60	-	2,58	2,10	0,84	1,81	1,69	2,77	2,37	2,94	2,64	-	1,84
2013	-	1,52	-	2,48	2,44	0,81	1,76	1,74	2,86	2,38	2,91	2,75	0,83	1,81
2014	-	1,79	1,54	-	-	0,90	1,97	1,85	2,92	2,57	3,06	2,93	0,89	1,90
2015	-	1,77	1,67	2,97	2,66	0,70	2,02	1,90	2,88	2,62	3,77	3,09	0,93	2,14
2016	-	1,95	-	2,57	2,22	-	1,80	1,79	2,73	2,43	3,53	-	0,65	1,79
2017	-	1,90	-	2,85	1,96	0,63	1,71	1,66	2,83	2,36	3,00	2,76	-	1,59
2018	-	-	-	2,36	2,10	0,54	1,52	1,48	2,34	2,11	2,54	2,15	-	1,68
2019	-	1,45	1,61	1,34	-	0,73	1,45	1,65	2,45	2,13	2,70	2,15	0,73	1,56
2020	-	1,42	-	2,71	2,25	0,71	1,69	1,63	2,49	2,22	2,57	2,55	-	1,67
														Среднее / Mean
1970–1984	0,65	2,36	2,27	3,47	2,53	0,84	2,34	2,10	3,32	2,84	3,29	3,15	0,92	2,46
1985–1999	0,63	1,64	1,73	2,76	2,90	0,81	2,14	2,00	3,22	2,76	3,49	3,03	0,99	2,25
2000–2009	-	1,85	1,75	2,96	2,53	0,74	1,93	1,87	2,98	2,60	3,24	2,85	0,73	1,86
2010–2020	-	1,67	1,82	2,55	2,25	0,73	1,76	1,72	2,71	2,37	2,97	2,66	0,81	1,79

Всего было рассчитано 72 парных корреляции рангов Спирмена. Связь во всех случаях была отрицательной. Из них только одна, для средней массы тела всех самок, оказалась умеренной. Значительная связь отмечена в пяти случаях по длине и 14 случаях по массе тела, сильная связь зафиксирована в 20 случаях по длине и 18 случаях по массе тела, и очень сильная связь наблюдалась в девяти случаях по длине и трех случаях по массе тела рыб. Связи по отдельным возрастным группам были плотней, чем без разделения на возрастные группы. Связи по длине нерки с численностью поколений были выше таковых по массе тела, что можно, видимо, объяснить различной упитанностью, в большей степени связанной с массой тела, чем с длиной. При осреднении рассмотренных показателей по 5-летиям связи усилились. Включение в расчеты корреляций поколений с учетом численности смежных, т. е. использование общей численности нагуливавшегося стада, способствовало усилению связей при рассмотрении по отдельным годам. При осреднении же данных по 5-летиям включение в расчеты численности смежных поколений приводило к ослаблению связей как по длине, так и по массе тела рыб. В целом можно заключить, что в 72,2% случаев связь проявлялась как сильная и очень сильная, близкая к функциональной, и в 26,4% — как значительная. Все связи характеризовались как достоверные на втором (16 корреляций) и третьем (56 корреляций) уровне значимости (табл. 5).

Для нерки р. Озерной в разные годы рассматривали влияние численности горбуши, а также численности нерки популяций рек Камчатка и Озерная на длину и массу тела взрослой нерки р. Озерной (Крогиус, 1960, 1965; Бугаев, 1995; Бугаев, Дубынин, 2002; Bugaev, Dubynin, 2000).

Данные исследования были основаны на том, что в морской период жизни нерка, горбуша и другие лососи нагуливаются совместно, причем между горбушей и неркой отмечено наибольшее сходство в питании. По данным отечественных исследователей, пищевое сходство между горбушей и неркой в Охотском море у молоди варьировало от 30,0 до 88,9 (в среднем 58,6%), у взрослых рыб — от 14,6 до 80,4 (в среднем 51,3%). У взрослых рыб в Беринговом море пищевое сходство между горбушей и неркой изменялось от 40,4 до 77,6 и в среднем составило 56,9% (Карпенко и др., 2013).

Проведенный на материалах 1985–2010 гг. анализ влияния численности камчатской горбуши на длину и массу тела нерки р. Озерной не выявил достоверных взаимосвязей между названными выше показателями, что было продемонстрировано ранее на материалах 1970–1984 и 1985–1999 гг. (Бугаев, 2011).

На расширенном ряде данных (поколения нерки 1965–2014 гг.) провели трехфакторный корреляционный анализ между длиной и массой тела нерки р. Озерной, численностью терминальных и смежных с ними поколений, а также численностью горбуши западного и восточного побережья Камчатки в отдельные годы совместного нагула в море. Расчеты провели по отдельным годам роста рыб в море как для всей нерки в целом, так и для лососей основных возрастных классов (2,2, 2,3 и 3,3) и для самцов и самок отдельно (табл. 6–7).

Все связи характеризовались как значительные и сильные, причем сильных связей отмечено вдвое больше. Достоверность всех рассчитанных совокупных коэффициентов корреляции превосходила третий уровень значимости. При включении в расчеты корреляций поколений с учетом численности смежных связи всег-

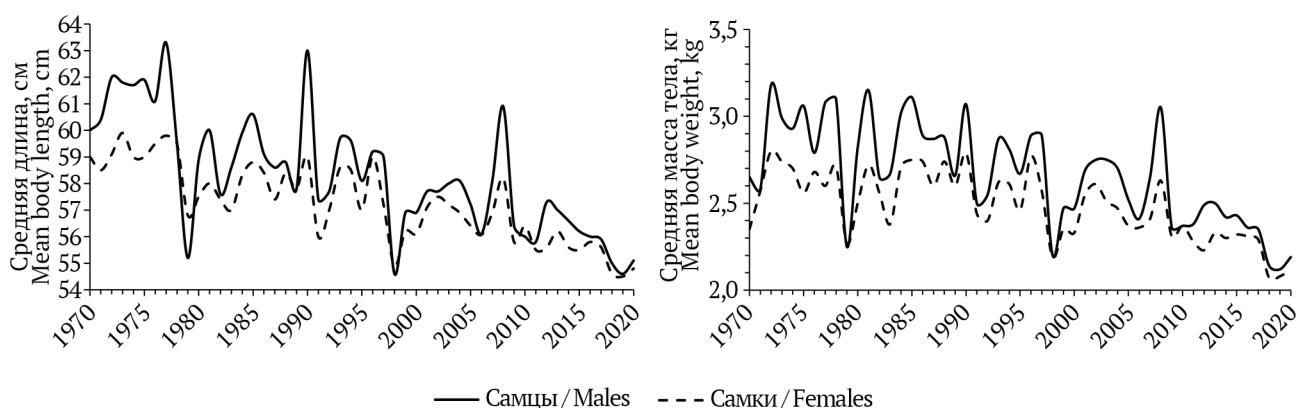


Рис. 2. Средняя длина и масса тела половозрелой нерки р. Озерной в 1970–2020 гг.
Fig. 2. Mean body length and weight of mature sockeye salmon of the Ozernaya River in 1970–2020

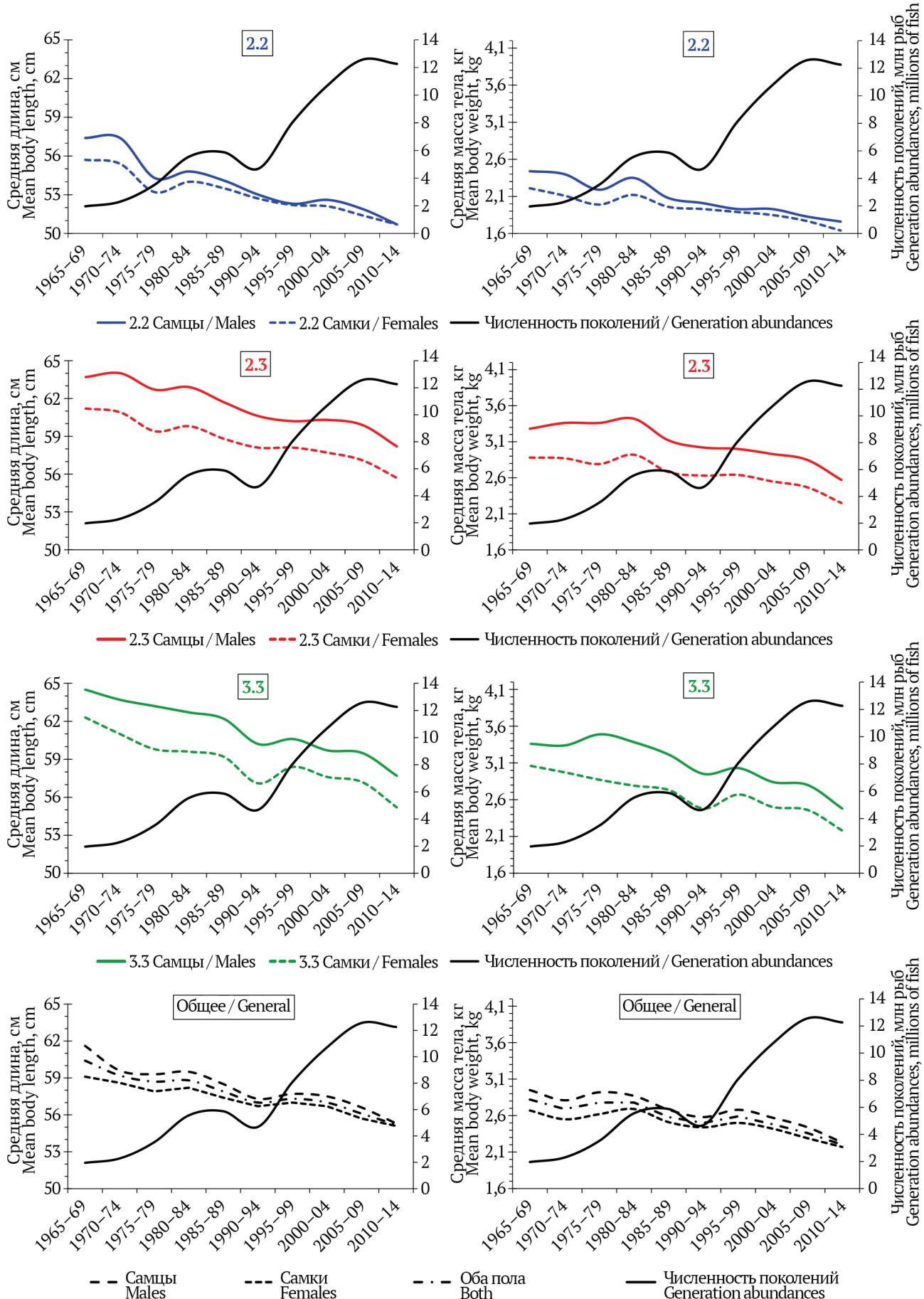


Рис. 3. Динамика численности поколений, средней длины и массы тела лососей основных возрастных групп и для всей нерки р. Озерной в 1965–2014 гг.
Fig. 3. Dynamics of generation abundances, mean body length and weight of salmon for major age groups and for the entire sockeye salmon stock of the Ozernaya River in 1965–2014

да усиливались. Связи для самцов и самок в общем, а также для средних без разделения по полам были ниже, чем для самцов и самок по отдельным возрастным группам. Связи по длине, как и при двухфакторном анализе, были теснее таковых по массе тела.

Связи по длине самок во все годы роста превышали связи по длине самцов, за исключением первого года роста нерки возрастной группы 2.2 и второго года роста нерки возрастной группы 3.3, когда корреляции для самцов были немного выше. По основным возрастным группам ситуация в отдельные годы роста была неоднозначной. Если у самцов нерки 2.2 совокупные коэффициенты корреляции длины от численности поколений и численности горбуши в первый и второй годы роста рыб в море различались незначительно, то у самок во второй год роста они

были заметно выше. У нерки возрастных групп 2.3 и 3.3 наибольшие коэффициенты корреляции отмечены для второго года роста рыб в море, но у самцов в третий год роста коэффициенты корреляции уменьшились, а у самок сохранились на том же уровне (табл. 6, рис. 4).

Для связей по массе тела, как и по длине рыб, наблюдали сходную ситуацию — более тесные связи у самок по сравнению с самцами. Как и по длине, по массе тела для первого года роста в море нерки возрастной группы 2.2 и второго года роста лососей возрастной группы 3.3 корреляции для самцов были немного выше. Для конечных показателей массы тела самцов и самок нерки возрастной группы 2.2 второй год роста в море был определяющим. Для самцов и самок возрастной группы 2.3 и самцов возрастной группы 3.3 влияние численности поколений

Таблица 5. Зависимость средней длины и массы тела нерки стада р. Озерной основных возрастных групп в поколениях 1965–2014 гг. от численности этих и смежных поколений
Table 5. Dependence of mean body length and weight of sockeye salmon of the Ozernaya River in major age groups in generations 1965–2014 on the abundance of these and adjacent generations

Возраст / Age		r_s (AC)	r_s (P_1)	N, пар / pairs
Поколения (все годы) / Generations (all years)				
2.2	Самцы / Males	-0,738***	-0,629***	50
	Самки / Females	-0,750***	-0,550***	50
2.3	Самцы / Males	-0,725***	-0,610***	50
	Самки / Females	-0,755***	-0,653***	50
3.3	Самцы / Males	-0,655***	-0,640***	48
	Самки / Females	-0,661***	-0,605***	49
Общее Total	Самцы / Males	-0,534***	-0,499***	50
	Самки / Females	-0,620***	-0,479***	50
	Оба пола / Both	-0,573***	-0,524***	50
Поколения (по 5-летиям) / Generations (by 5-year periods)				
2.2	Самцы / Males	-0,924***	-0,936***	10
	Самки / Females	-0,903***	-0,903***	10
2.3	Самцы / Males	-0,915***	-0,815**	10
	Самки / Females	-0,924***	-0,818**	10
3.3	Самцы / Males	-0,927***	-0,806**	10
	Самки / Females	-0,818**	-0,879***	10
Общее Total	Самцы / Males	-0,855**	-0,875***	10
	Самки / Females	-0,881***	-0,806**	10
	Оба пола / Both	-0,881***	-0,857**	10
Поколения + смежные (все годы) / Generations + adjacent (all years)				
2.2	Самцы / Males	-0,778***	-0,708***	50
	Самки / Females	-0,761***	-0,646***	50
2.3	Самцы / Males	-0,764***	-0,659***	50
	Самки / Females	-0,806***	-0,709***	50
3.3	Самцы / Males	-0,746***	-0,719***	48
	Самки / Females	-0,723***	-0,657***	49
Общее Total	Самцы / Males	-0,651***	-0,613***	50
	Самки / Females	-0,728***	-0,588***	50
	Оба пола / Both	-0,691***	-0,640***	50
Поколения + смежные (по 5-летиям) / Generations + adjacent (by 5-year periods)				
2.2	Самцы / Males	-0,912***	-0,924***	10
	Самки / Females	-0,891***	-0,891***	10
2.3	Самцы / Males	-0,903***	-0,802**	10
	Самки / Females	-0,912***	-0,806**	10
3.3	Самцы / Males	-0,915***	-0,794**	10
	Самки / Females	-0,794**	-0,867**	10
Общее Total	Самцы / Males	-0,842**	-0,863**	10
	Самки / Females	-0,869***	-0,794**	10
	Оба пола / Both	-0,869***	-0,845**	10

Условные обозначения. r_s — коэффициент корреляции рангов Спирмена; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$.
Note. r_s — Spearman rank correlation coefficient; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$.

и численности горбуши на конечную массу тела рыб усиливалось от первого к третьему году нагула в море. Для самок 3.3 более сильное влияние плотностных факторов на конечную массу тела рыб отмечено в первый и третий годы роста лососей в море (табл. 7; рис. 4).

Плодовитость

Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) самок у нерки р. Озерной в большей степени зависит от размера и массы тела особей и в меньшей степени от плотностных факторов, причем в разные периоды и у разных возрастных групп эта связь проявляется по-разному (Бугаев, 1995; Бугаев, Дубынин, 2002). Средняя абсолютная плодовитость самок нерки р. Озерной в 1970–2020 гг. равнялась 3650 икринок. В течение рассмотренного периода прослежен отрицательный тренд средней плодовитости (табл. 8, рис. 5).

Более отчетливо изменения заметны на данных, осредненных по 5-летиям. В частности, на рисунке 5 видно, что график средней по 5-летиям плодовитости нерки р. Озерной после 5-летия 1991–1995 гг. пересек линию средней многолетней и далее изменения происходили ниже средней многолетней величины.

Для средней абсолютной плотности самок нерки основных возрастных групп, как и для всех самок нерки поколений 1965–2014 гг., осредненных по 5-летиям, отмечали отрицательную динамику при увеличении численности рассмотренных поколений (рис. 6).

Провели корреляционный анализ между средней плодовитостью самок нерки р. Озерной трех основных возрастных групп (2,2, 2,3 и 3,3), средней плодовитостью всех самок поколений 1965–2014 гг. и численностью самих поколений и с учетом смежных с ними (табл. 9).

Всего было рассчитано шестнадцать парных корреляций ран-

Таблица 6. Зависимость длины нерки р. Озernaya от численности ее поколений и численности горбуши во время нагула лососей в море
 Table 6. Dependence of body length of sockeye salmon of the Ozernaya River on generation abundances of pink salmon in the course of feeding at sea

Возраст Age	Численность поколений Generation abundances	Годы нагула в море / Years of feeding at sea										N, лет (years)	
		Первый / The first					Второй / The second						
		r_{xyz}	r_{xz}	r_{yz}	r_{xyz}	r_{xz}	r_{yz}	r_{xyz}	r_{xz}	r_{yz}	r_{xyz}		
Средняя длина самцов нерки / Average length of male sockeye salmon													
2.2	$N_{\text{пол}}$	0,777***	-0,465***	-0,461***	0,776***	-0,424***	-0,476***	-	-	-	-	50, 50,-	
	$N_{\text{нокадд}}$	0,804***	-0,544***	-0,379***	0,817***	-0,525***	-0,417***	-0,479***	-0,452***	-0,437***	-0,374***	50, 50,-	
2.3	$N_{\text{пол}}$	0,749***	-0,517***	-0,370**	0,789***	-0,457***	-0,434***	0,769***	-0,520***	-0,408***	-0,425***	50, 50,-	
	$N_{\text{нокадд}}$	0,768***	-0,581***	-0,290*	0,817***	-0,507***	-0,483***	0,790***	-0,503***	-0,389***	-0,544***	47, 47, 47	
3.3	$N_{\text{пол}}$	0,673***	-0,465***	-0,303*	0,749***	-0,580***	-0,509***	0,722***	-0,503***	-0,393***	-0,272*	47, 47, 47	
	$N_{\text{нокадд}}$	0,754***	-0,607***	-0,235*	0,794***	-0,604***	-0,307*	0,771***	-0,634***	-0,453***	-0,365***	50, 50, 50	
Общее Total	$N_{\text{пол}}$	0,609***	-0,339*	-0,385***	0,604***	-0,307*	-0,307*	0,771***	-0,316*	-0,445***	-0,403***	50, 50, 50	
	$N_{\text{нокадд}}$	0,656***	-0,457***	-0,295*	0,663***	-0,663***	-0,316*	0,677***	-0,316*	-0,445***	-0,403***	50, 50, 50	
Средняя длина самок нерки / Average length of female sockeye salmon													
2.2	$N_{\text{пол}}$	0,765***	-0,585***	-0,508**	0,831***	-0,474***	-0,492***	-	-	-	-	50, 50,-	
	$N_{\text{нокадд}}$	0,776***	-0,635***	-0,229*	0,848***	-0,518***	-0,458***	-	-	-	-	50, 50,-	
2.3	$N_{\text{пол}}$	0,810***	-0,548***	-0,413***	0,823***	-0,494***	-0,462***	0,823***	-0,486***	-0,466***	-0,395***	50, 50, 50	
	$N_{\text{нокадд}}$	0,832***	-0,618***	-0,327*	0,858***	-0,575***	-0,409***	0,849***	-0,564***	-0,440***	-0,404***	48, 48, 48	
3.3	$N_{\text{пол}}$	0,724***	-0,421**	-0,408**	0,742***	-0,419***	-0,440***	0,743***	-0,373***	-0,488***	-0,375***	48, 48, 48	
	$N_{\text{нокадд}}$	0,768***	-0,515***	-0,362**	0,769***	-0,498***	-0,690***	0,766***	-0,408***	-0,340***	-0,504***	50, 50, 50	
Общее Total	$N_{\text{пол}}$	0,694***	-0,423***	-0,402**	0,758***	-0,393***	-0,541***	0,734***	-0,324**	-0,480***	-0,407***	50, 50, 50	
	$N_{\text{нокадд}}$	0,750***	-0,556***	-0,297*	0,758***	-0,356***	-0,504***	0,782***	-0,320***	-0,467***	-0,370***	50, 50, 50	
Средняя длина нерки / Average length of sockeye salmon													
Оба пола Both	$N_{\text{пол}}$	0,661***	-0,387***	-0,400**	0,654***	-0,356***	-0,403***	0,684***	-0,320*	-0,467***	-0,461***	50, 50, 50	
	$N_{\text{нокадд}}$	0,714***	-0,515***	-0,300*	0,721***	-0,504***	-0,320***	0,734***	-0,320***	-0,461***	-0,370***	50, 50, 50	

гов Спирмена. Связи во всех случаях были отрицательными и характеризовались как достоверные на третьем уровне значимости. При проведении анализа по отдельным годам связи были значительными. Наиболее сильная связь отмечена для модальной возрастной группы 2.3 и для самок всех возрастных групп вместе. При осреднении рассмотренных показателей по 5-летиям связи стали характеризоваться как сильные, а для возрастной группы 2.2 — как очень сильные. Включение в расчеты корреляций поколений с учетом численности смежных, при рассмотрении по отдельным годам, способствовало усилению связей для возрастных групп 2.2 и 2.3, ослаблению связи для возрастной группы 3.3, а для самок всех возрастных групп вместе коэффициент корреляции остался без изменений. Для данных, осредненных по 5-летиям, включение в расчеты численности смежных поколений привело к ослаблению всех связей, кроме таковых для самок нерки возрастной группы 2.2 (табл. 9).

Хорошо понимаем, что абсолютная плодовитость нерки р. Озерной в большей степени зависит от массы тела самок. Так, при анализе за весь ряд лет связь характеризовалась как сильная ($r_s = 0,727$; $p < 0,00001$) и высокодостоверная, а при осреднении рассмотренных показателей по 5-летиям связь стала очень сильной ($r_s = 0,915$; $p = 0,00002$) и также достоверной выше третьего уровня значимости. В обоих случаях связь была заметно более тесной, чем с численностью поколений (табл. 9). Однако в настоящем исследовании рассматривается зависимость качественных характеристик нерки р. Озерной только с плотностными факторами.

На расширенном ряде данных провели трехфакторный корреляционный анализ между абсолютной плодовитостью нерки р. Озерной и численностью ее и смежных поколений 1965–2014 гг., а также с численностью горбуши западного и восточного побережья Камчатки в отдельные годы нагула лососей данных поколений в море. Расчеты провели по отдельным годам роста рыб в море как для всей нерки в целом, так и для лососей основных возрастных классов: 2.2, 2.3 и 3.3.

Таблица 7. Зависимость массы тела нерки р. Озерной от численности ее поколений и численности горбуши во время нагула лососей в море
Table 7. Dependence of body weight of sockeye salmon on its generation abundance and abundance of pink salmon during feeding at sea

Возраст Age	Численность поколений Generation abundances	Первый / The first			Второй / The second			Годы нагула в море / Years of feeding at sea			Третий / The third			N _{лег} (years)	
		Γ_{XYZ}	Γ_{XZ}	Γ_{YZ}	Γ_{XYZ}	Γ_{XY}	Γ_{XZ}	Γ_{XYZ}	Γ_{XY}	Γ_{XZ}	Γ_{YZ}	Γ_{XYZ}	Γ_{XY}	Γ_{XZ}	
2.2	N _{pok}	0,737***	-0,448***	-0,429***	0,711***	-0,374***	-0,517***	-	-	-	-	-	-	-	50, 50, -
	N _{pokadd}	0,751***	-0,503***	-0,360**	0,796***	-0,445***	-0,473***	-	-	-	-	-	-	-	50, 50, -
2.3	N _{pok}	0,691***	-0,445***	-0,377**	0,728***	-0,371**	-0,472***	0,742***	-0,350**	-0,422***	0,763***	-0,422***	-0,504***	-0,444***	50, 50, 50
	N _{pokadd}	0,715***	-0,516***	-0,300*	0,760***	-0,453***	-0,422***	0,763***	-0,356***	-0,356***	-0,732***	-0,732***	-0,486***	-0,486***	47, 47, 47
3.3	N _{pok}	0,648***	-0,453***	-0,286*	0,716***	-0,374***	-0,451***	0,732***	-0,356***	-0,356***	-0,763***	-0,763***	-0,459***	-0,459***	47, 47, 47
	N _{pokadd}	0,717***	-0,574***	-0,228	0,754***	-0,483***	-0,569**	-0,569**	-0,294*	-0,294*	0,656***	0,656***	-0,232	-0,232	50, 50, 50
Общее Total	N _{pok}	0,591***	-0,533*	-0,371*	0,596***	-0,355***	-0,430**	-0,320*	-0,281*	-0,281*	0,655***	0,655***	-0,335***	-0,335***	50, 50, 50
	N _{pokadd}	0,639***	-0,450**	-0,450**	0,639***	-0,450**	-0,450**	-0,450**	-0,281*	-0,281*	0,691***	0,691***	-0,428**	-0,428**	50, 50, 50
2.2	N _{pok}	0,691***	-0,510***	-0,301*	0,795***	-0,369***	-0,548***	-	-	-	-	-	-	-	50, 50, -
	N _{pokadd}	0,687***	-0,533***	-0,242	0,799***	-0,386***	-0,530***	-	-	-	-	-	-	-	50, 50, -
2.3	N _{pok}	0,766***	-0,478***	-0,433***	0,792***	-0,411***	-0,507***	0,805***	-0,390***	-0,441***	0,818***	-0,441***	-0,538***	-0,538***	50, 50, 50
	N _{pokadd}	0,777***	-0,527***	-0,364**	0,816***	-0,475***	-0,465***	-0,465***	-0,465***	-0,465***	0,818***	0,818***	-0,487***	-0,487***	50, 50, 50
3.3	N _{pok}	0,686***	-0,384***	-0,401*	0,668***	-0,423***	-0,350**	-0,350**	-0,287*	-0,287*	0,745***	0,745***	-0,326**	-0,326**	48, 48, 48
	N _{pokadd}	0,722***	-0,464***	-0,363*	0,694***	-0,495***	-0,495***	-0,495***	-0,296*	-0,296*	0,755***	0,755***	-0,377**	-0,377**	48, 48, 48
Общее Total	N _{pok}	0,642***	-0,344***	-0,419*	0,652***	-0,425***	-0,384*	-0,384*	-0,353*	-0,353*	0,724***	0,724***	-0,227	-0,227	50, 50, 50
	N _{pokadd}	0,683***	-0,452***	-0,452***	0,702***	-0,425***	-0,425***	-0,425***	-0,353*	-0,353*	0,771***	0,771***	-0,337**	-0,337**	50, 50, 50
Оба пола Both	N _{pok}	0,631***	-0,354***	-0,396*	0,634***	-0,419*	-0,696***	-	-	-	-	-	-	-	50, 50, 50
	N _{pokadd}	0,678***	-0,473***	-0,304*	0,692***	-0,452***	-0,375***	-	-	-	-	-	-	-	50, 50, 50

Условные обозначения. Как в таблице 6. Note is as in Table 6.

Все связи характеризовались как значительные, сильных связей отмечено не было. Достоверность всех рассчитанных совокупных коэффициентов корреляции превосходила третий уровень значимости. Наибольшие коэффициен-

ты корреляции отмечены у самок нерки возрастной группы 2.3 для второго года роста рыб в море. Включение в расчеты корреляций поколений с учетом численности смежных приводило к усилению связей, кроме таковых для первого года

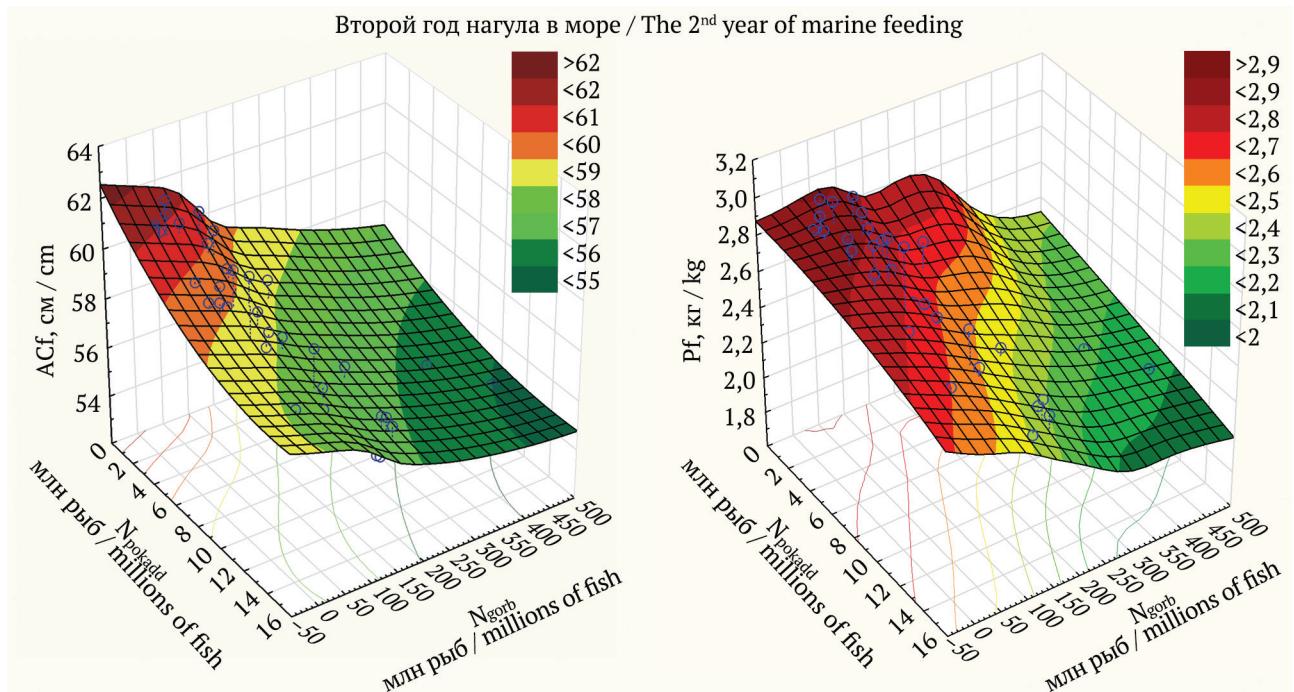


Рис. 4. Зависимость конечной длины (AC) и массы тела (P_f) самок нерки р. Озерной возраста 2.3 от численности ее поколений со смежными (N_{pokadd}) и численности горбуши (N_{gorb}) во время нагула лососей в море в 1969–2018 гг.

Fig. 4. Dependence of the body length (AC) and weight (P_f) of the sockeye salmon females 2.3 from the Ozernaya River from the abundance of its generations with adjacent ones (N_{pokadd}) and the abundance of pink salmon (N_{gorb}) during salmon feeding at sea in 1969–2018

Таблица 8. Абсолютная плодовитость самок нерки р. Озерной в 1970–2020 гг. (по периодам), шт. икринок (по: Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2009; Бугаев, 2011) (с дополнениями)
Table 8. Absolute fecundity of sockeye salmon of the Ozernaya River in 1970–2020 (by periods), eggs (according to: Бугаев, Дубынин, 2002; Бугаев и др., 2009; Бугаев, 2011) (with additions)

Годы / Years	1.2	1.3	2.2	2.3	2.4	3.2	3.3	3.4	Все возраста / All ages
1970–1984	–	3699	3462	4033	4477	3507	4162	4337	3836
1985–1991	2805	3859	3426	4034	4078	3094	3918	4572	3846
1992–1999	3252	3821	3211	3782	4197	3453	3726	3533	3629
2000–2010	–	3539	3113	3610	4096	3168	3730	3020	3534
2011–2020	2841	2830	2912	3519	3935	2721	3511	4065	3390

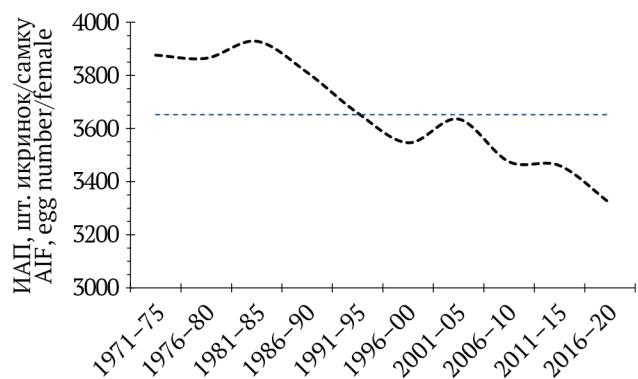
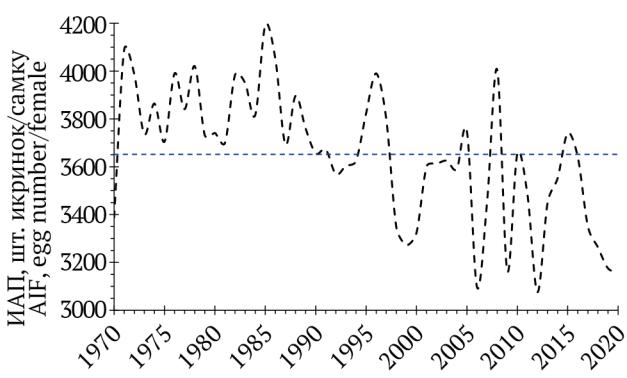


Рис. 5. Абсолютная плодовитость самок нерки р. Озерной в 1970–2020 гг., икринок
Fig. 5. Absolute fecundity (Egg) of sockeye salmon of the Ozernaya River in 1970–2020

нагула в море самок нерки возрастной группы 2.2 и для самок нерки возрастной группы 3.3 во все годы их нагула в море (табл. 10, рис. 7).

В стаде нерки р. Озерной в рассмотренный период, наряду со снижением средней плодовитости самок происходило увеличение их доли в нерестовой части популяции, что в итоге приводило к увеличению общей популяционной плодовитости (ПОП), на что указывает направление тренда (рис. 5 и 8).

Популяционная плодовитость может свидетельствовать лишь о потенциальных возможностях воспроизводительной способности популяции, которые могут реализоваться при определенных условиях, как во время нереста, так и нагула в пресной воде и в море. Так, на правом графике рисунка 8 максимальные значения общего количества икры в самках отмечены в 1990 и 2007 гг., причем потенциальные возможности в 1990 г., по сравнению с 2007 г., были даже выше.

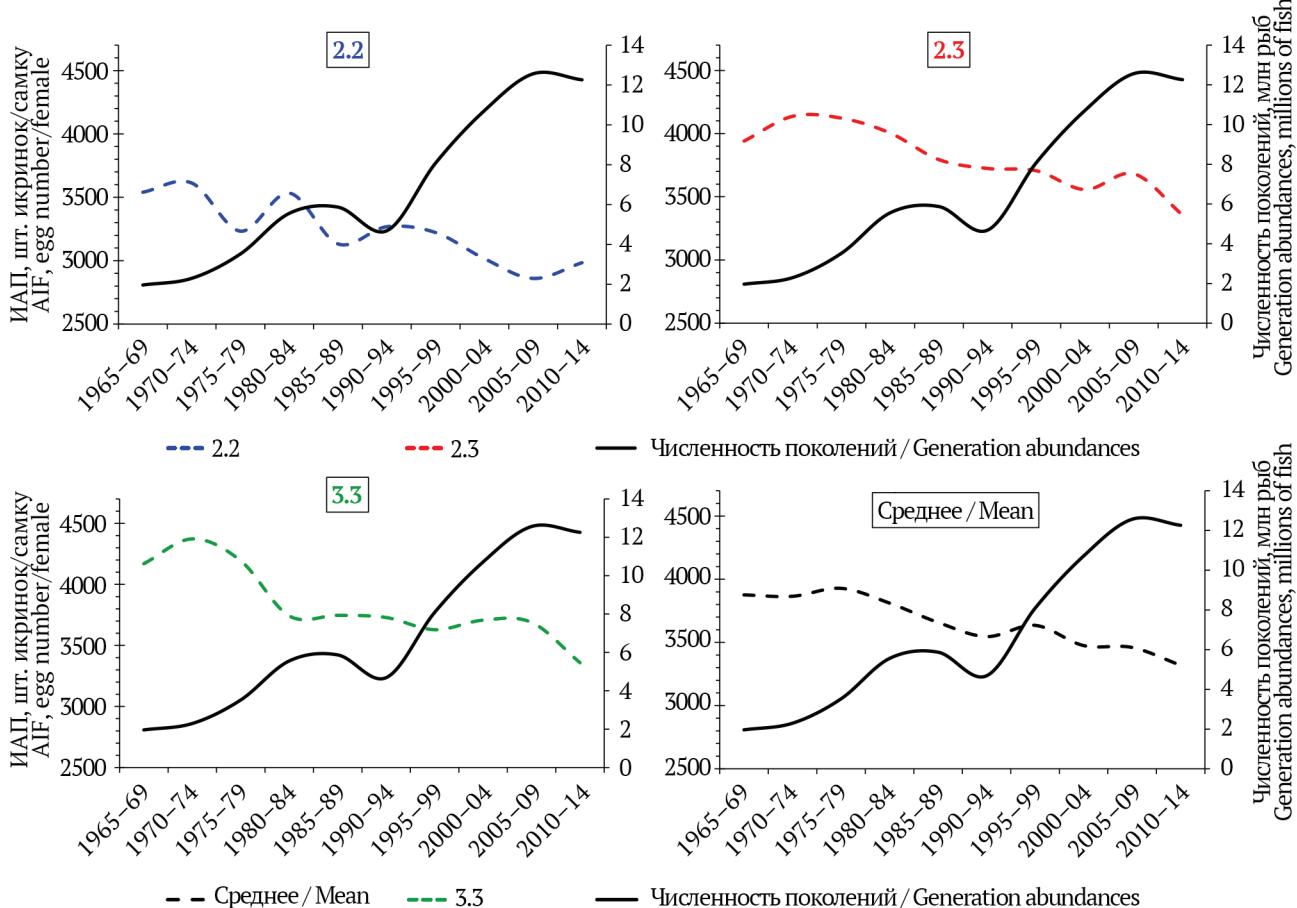


Рис. 6. Динамика численности поколений 1965–2014 гг., средней абсолютной плодовитости самок нерки основных возрастных групп и средней плодовитости всей нерки р. Озерной этих поколений
Fig. 6. Dynamics of generation abundances for the period 1965–2014, mean absolute fecundity of sockeye salmon in major age groups and average fecundity for the entire sockeye salmon stock of the Ozernaya River for this period

Таблица 9. Зависимость ИАП самок нерки стада р. Озерной от численности поколений 1965–2014 гг. и смежных с ними
Table 9. Dependence of sockeye salmon AIF in the Ozernaya River on generation abundances 1965–2014 and adjacent

Численность поколений Generation abundances	Возраст / Age							
	2.2		2.3		3.3		Общее / Total	
	r_s	N, пар	r_s	N, пар	r_s	N, пар	r_s	N, пар
Средние за весь период / Mean for the entire period								
N_{pok}	-0,513***	50	-0,602***	50	-0,533***	47	-0,570***	50
N_{pokadd}	-0,535***	50	-0,652***	50	-0,521***	47	-0,570***	50
Средние в группах по 5-летиям / Mean in groups by 5-year periods								
N_{pok}	-0,915***	10	-0,867***	10	-0,879***	10	-0,891***	10
N_{pokadd}	-0,927***	10	-0,842***	10	-0,855***	10	-0,879***	10

Условные обозначения. N_{pok} – численность поколений нерки; N_{pokadd} – численность поколений нерки с учетом смежных; r_s – коэффициент корреляции рангов Спирмена; *** – $p < 0,001$.
Note. N_{pok} – number of generations of seals; N_{pokadd} – number of generations of seals including adjacent generations; r_s – Spearman rank correlation coefficient; *** – $p < 0,001$.

В 1990 г. в оз. Курильском (р. Озерная) на нерест зашло 6,00 млн экз. половозрелой нерки. В тот год наблюдалась значительная донерестовая гибель производителей нерки. На нерестилищах отмечали большое количество мертв-

вой, не отнерестившейся нерки, в том числе самок. Возврат от нереста производителей (родителей) нерки р. Озерной в 1990 г. равнялся 6,22 млн рыб, т. е. был практически равновесным заходом на нерест.

Таблица 10. Зависимость абсолютной плодовитости самок нерки р. Озерной от численности ее поколений и численности горбуши во время нагула лососей в море
Table 10. Dependence of sockeye salmon absolute fecundity in the Ozernaya River on its generation abundances and pink salmon abundance in the course of feeding at sea

Возраст Age	Числен- ность поколе- ний Genera- tion abun- dances	Годы нагула в море / Years of feeding at sea								N, лет (years)	
		Первый / The first			Второй / The second			Третий / The third			
		r_{xyz}	r_{xz}	r_{yz}	r_{xyz}	r_{xz}	r_{yz}	r_{xyz}	r_{xz}	r_{yz}	
Абсолютная плодовитость самок нерки / Absolute fecundity of sockeye salmon											
2.2	N_{pok}	0,625***	-0,398**	-0,345**	0,643***	-0,347**	-0,400**	-	-	-	50, 50, -
	N_{pokadd}	0,617***	-0,404**	-0,305*	0,648***	-0,363**	-0,383**	-	-	-	50, 50, -
2.3	N_{pok}	0,637***	-0,395**	-0,363**	0,648***	-0,350**	-0,402**	0,636***	-0,356**	-0,379**	50, 50, 50
	N_{pokadd}	0,659***	-0,461***	-0,293*	0,680***	-0,429**	-0,354**	0,663***	-0,434**	-0,316*	50, 50, 50
3.3	N_{pok}	0,532***	-0,423**	-0,170	0,513***	-0,491**	-0,043	0,578***	-0,357*	-0,310*	46, 46, 46
	N_{pokadd}	0,518***	-0,397*	-0,185	0,494**	-0,484**	-0,018	0,553***	-0,318*	-0,306	46, 46, 46
Общее Total	N_{pok}	0,608***	-0,358**	-0,366**	0,606***	-0,326*	-0,377**	0,623***	-0,303*	-0,414**	50, 50, 50
	N_{pokadd}	0,653***	-0,468***	-0,278*	0,662***	-0,453***	-0,306*	0,667***	-0,426**	-0,329*	50, 50, 50

Условные обозначения как в таблице 6. Note is as in Table 6.

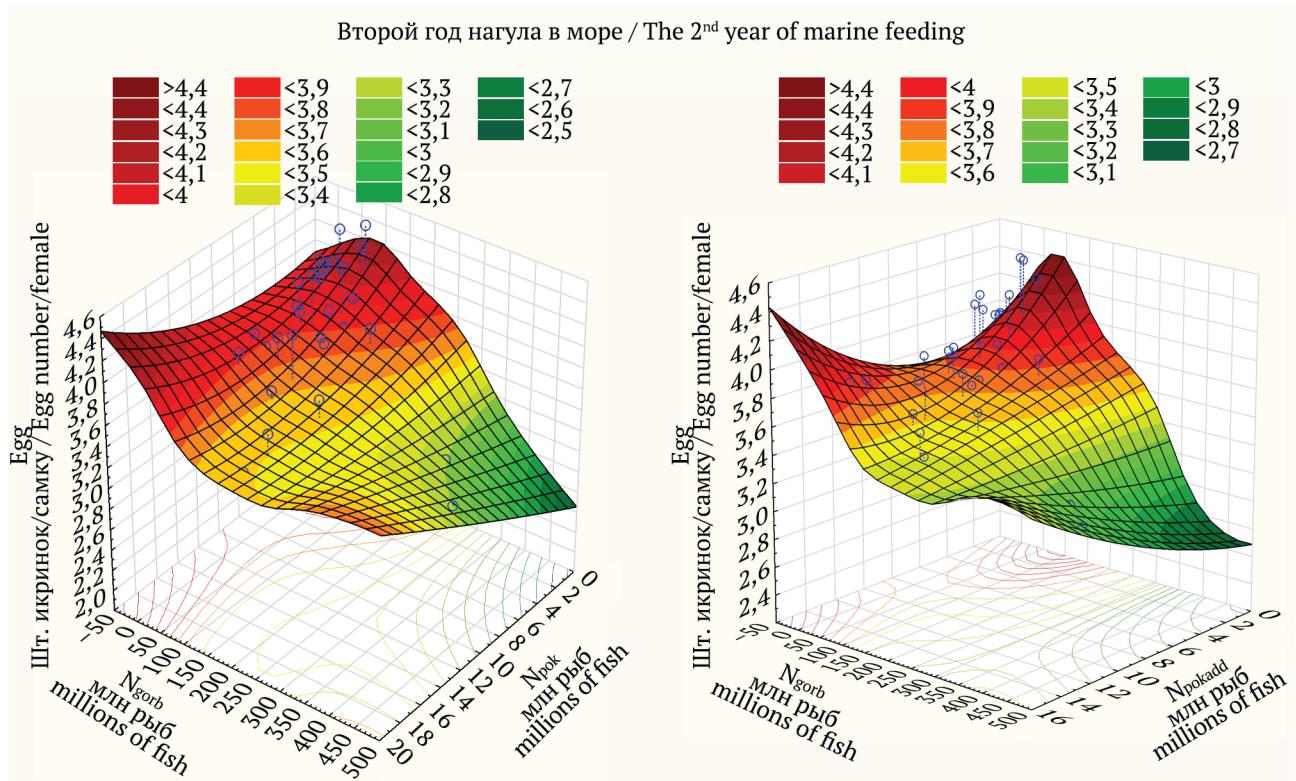


Рис. 7. Зависимость абсолютной плодовитости (Egg) самок нерки р. Озерной возраста 2.3 от численности ее поколений (N_{pok}), поколений со смежными (N_{pokadd}) и численности горбуши (N_{gorb}) во время нагула лососей в море в 1969–2018 гг.

Fig. 7. Dépendence of the absolute fecundity (Egg) of sockeye salmon 2.3 of the Ozernaya River on its generation abundances (N_{pok}), abundance of adjacent generations (N_{pokadd}) and pink salmon abundance (N_{gorb}) in the course of feeding at sea in 1969–2018 гг.

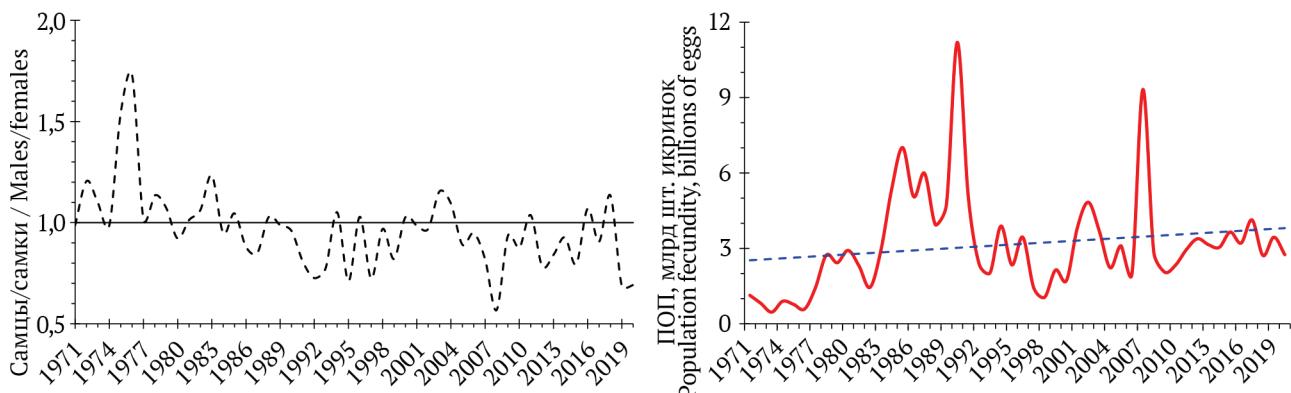


Рис. 8. Соотношение полов у нерки р. Озерной в нерестовой части популяции и изменение количества икры в самках производителей (ПОП) в 1971–2020 гг.
Fig. 8. Sex ratio in the spawning stock of the Ozernaya River sockeye salmon and dynamics of the egg number in mature females (population fecundity) in 1971–2020

В 2007 г. в оз. Курильском (р. Озерная) на нерест зашло 4,91 млн экз. половозрелой нерки. Поколение 2007 г. можно рассматривать как яркий пример влияния на возрастной состав смолтов численности нагуливающейся в пелагиали озера молоди отдельной генерации. Летом в 2008 г. в истоке р. Озерной наблюдали огромные стаи сеголетков нерки, мигрирующих вдоль берега в оз. Курильское. В 2009 г. отмечен заметно выше среднего процент смолтов 1+ в скате, в 2011 г. — смолтов возраста 3+. Следует отметить, что конечные размеры (длина и масса тела) смолтов поколения 2007 г. были также заметно выше средних многолетних показателей (Бугаев и др., 2009; Дубынин, Травин, 2020). Возврат от нереста производителей (родителей) нерки р. Озерной в 2007 г. равнялся 17,96 млн рыб и был исторически максимальным за все годы исследований этого стада.

Молодь нерки поколения 1990 г. нагуливалась в оз. Курильском в 1991–1993 гг., когда средняя биомасса кормового зоопланктона в пелагиали озера была низкой и кормовые условия в водоеме оценивались как плохие. Размерно-массовые характеристики смолтов этого поколения были заметно ниже средних многолетних показателей. Другая ситуация отмечена для нерки поколения 2007 г., молодь которого нагуливалась в озере в 2008–2010 гг. Средняя биомасса кормового зоопланктона была на высоком уровне, и кормовые условия в водоеме оценивались как очень хорошие. Условия нагула в море с середины 1990-х годов также были благоприятными. Все это способствовало формированию повышенного возврата нерки р. Озерной от нереста производителей (родителей) в 2007 году.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведено исследование качественных показателей нерки стада р. Озерной в период 1971–2020 гг. Представлены результаты исследований возрастной структуры, размерно-массового состава производителей и абсолютной плодовитости самок нерки стада р. Озерной. Выявлены закономерности изменения биологических показателей рыб в зависимости от плотностных факторов.

В 2020 г. и в нерестовой части отмечена нерка пятнадцатой возрастной группы — 4.2, которую до этого года у нерки р. Озерной не встречали. Ряд данных по возрастной структуре и размерно-массовым характеристикам нерки дополнен данными с 2011 по 2020 годы.

Вся нерка р. Озерной по мере созревания возвращается на нерест в возрасте 3+, 4+, 5+, 6+ и 7+ лет. Нерка подходит в 1971–2020 гг. относилась к поколениям 1965–2014 гг. Три основных возрастных класса (4+, 5+ и 6+) в сумме в среднем составили 97,85% от численности означенных поколений. Для нерки возраста 5+, 6+ и численности поколений прослежен положительный, а для нерки возраста 4+ — отрицательный тренд. Более отчетливо изменения заметны на данных, осредненных по 5-летиям, и отмечено, что изменения доли лососей возраста 4+ и 6+ относительно друг друга происходили зеркально. Связь относительной численности нерки возраста 5+ и 6+ с численностью поколений была положительной, а рыб возраста 4+ — отрицательной. Как может показаться, снижение значения класса 4+ и рост доли 5+ происходили за счет дополнительного года нагула в море, а рост доли 6+ — за счет дополнительного пресноводного года.

Для размерно-массовых показателей нерки р. Озерной поколений 1965–2014 гг. отмечали отрицательную динамику. Дельта между средней длиной и массой тела самцов и самок нерки возрастных классов 2.3 и 3.3 была заметно выше, чем у нерки возрастного класса 2.2.

Двухфакторный анализ средних размерно-массовых показателей нерки в поколениях 1965–2014 гг. и численности терминальных и смежных с ними поколений показал наличие отрицательной высокодостоверной связи. В 72,2% случаев связь проявлялась как сильная и очень сильная, близкая к функциональной, и в 26,4% – как значительная. Связь по длине нерки с численностью поколений была выше таковой по массе тела, что можно, видимо, объяснить различной питанностью, в большей степени связанной с массой тела, чем с длиной.

Трехфакторный корреляционный анализ длины и массы тела нерки р. Озерной с численностью терминальных и смежных поколений, а также численностью горбушки западного и восточного побережья Камчатки в отдельные годы нагула лососей в море показал наличие значительных и сильных связей. При включении в расчеты корреляций поколений с учетом численности смежных связи всегда усиливалась. Связи для самцов и самок в общем, а также для средних без разделения по полам были ниже, чем для самцов и самок по отдельным возрастным группам. Связи по длине, как и при двухфакторном анализе, были теснее таковых по массе тела.

Для средней абсолютной плодовитости самок нерки р. Озерной в 1970–2020 гг. прослежен отрицательный тренд. Более отчетливо изменения заметны на данных, осредненных по пятилетиям.

Двухфакторный корреляционный анализ средней абсолютной плодовитости самок нерки р. Озерной основных возрастных групп, средней абсолютной плодовитости всех самок поколений 1965–2014 гг. с численностью терминальных и смежных с ними поколений показал наличие отрицательной высокодостоверной связи. Наиболее сильная связь отмечена для модальной возрастной группы 2.3 и для самок всех возрастных групп вместе. При осреднении рассмотренных показателей по 5-летиям связи стали характеризоваться как сильные, а для возрастной группы 2.2 – как очень сильные. Включение в расчеты корреляций поколений с учетом численности смежных, при рассмотрении по отдельным го-

дам, способствовало усилению связей для возрастных групп 2.2 и 2.3, ослаблению связи для возрастной группы 3.3, а для самок всех возрастных групп вместе коэффициент корреляции остался без изменений.

Трехфакторный корреляционный анализ абсолютной плодовитости нерки р. Озерной с численностью терминальных и смежных с ними поколений, а также численностью горбушки западного и восточного побережья Камчатки в отдельные годы нагула лососей в море показал наличие значительных связей. Достоверность всех рассчитанных совокупных коэффициентов корреляции превосходила третий уровень значимости. Наибольшие коэффициенты корреляции отмечены у самок нерки возрастной группы 2.3 для второго года роста рыб в море. Включение в расчеты корреляций численности терминальных и смежных с ними поколений приводило к усилению связей, кроме таковых для первого года нагула самок нерки возрастной группы 2.2 и для самок нерки возрастной группы 3.3 во все годы их нагула в море.

В заключение следует отметить, что при проведении трехфакторного анализа по размерно-массовым характеристикам и плодовитости мы зафиксировали интересный факт, который наблюдали для завершающего морской нагул нерки р. Озерной года. По величине парциальных коэффициентов корреляции получалось, что в этот год связь исследованных показателей с численностью горбушки была более тесной, чем с численностью поколений. При включении в анализ численности терминальных и смежных с ними поколений, связь с численностью горбушки ослабевала, а с численностью поколений усиливалась и выходила на первый план. Но это происходило не во всех случаях. В частности, для средней массы тела самцов и самок отдельных возрастных групп и в общем, и для абсолютной плодовитости самок возрастной группы 2.2 действие численности горбушки ослабевало, но все равно оставалось превалирующим над численностью поколений. Возможно, это регуляторный механизм поддержания гомеостаза у нерки р. Озерной на популяционном уровне. Он заключается в том, что само терминальное поколение в море менее устойчиво к влиянию горбушки, но становится более резистентным вместе со смежными поколениями нерки своей популяции. Это и отражает изменение величины парциальных коэффициентов корреляции. Однако влияние горбушки на рост нер-

ки в море очень велико, что в полной мере отражается на таком показателе, как упитанность, которая в большей степени связана с массой тела, чем с длиной рыб.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ / COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS

Автор заявляет, что данный обзор не содержит собственных экспериментальных данных, полученных с использованием животных или с участием людей. Библиографические ссылки оформлены в соответствии с ГОСТом.

The author declares that this review does not contain their own experimental data obtained using animals or involving humans. Bibliographic references are formatted in accordance with the state standards (GOST).

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос. 464 с.
- Бугаев В.Ф. 2007. Рыбы бассейна реки Камчатки (численность, промысел, проблемы). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 192 с.
- Бугаев В.Ф. 2011. Азиатская нерка – 2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX – начале XXI вв.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 380 с.
- Бугаев В.Ф., Вронский Б.Б., Заварина Л.О., Зорбиди Ж.Х., Остроумов А.Г., Тиллер И.В. 2007. Рыбы реки Камчатка. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 459 с.
- Бугаев В.Ф., Дубынин В.А. 2002. Факторы, влияющие на биологические показатели и динамику численности нерки *Oncorhynchus nerka* рек Озерной и Камчатка // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 679–757.
- Бугаев В.Ф., Маслов А.В., Дубынин В.А. 2009. Озерновская нерка (биология, численность, промысел). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 156 с.
- Вронский Б.Б. 1978. Состояние запасов дальневосточных лососей / Биология лососевых : Тез. докл. Междунар. четырехстор. совещ. (СССР, США, Канада, Япония) (Южно-Сахалинск, октябрь 1978 г.). Владивосток: ТИНРО. С. 3–5.
- Дубынин В.А. 2012. Об оптимуме производителей нерки на нерестилищах бассейна р. Озерной в современный период / Матер. Всерос. науч. конф., посвящ. 80-летнему юбилею ФГУП «КамчатНИРО» (Петропавловск-Камчатский, 26–27 сентября 2012 г.). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 302–308.
- Дубынин В.А. 2015. Характеристика промысла и биологическая характеристика смолтов и половозрелой нерки стада р. Озерной в 2015 г. Петропавловск-Камчатский: Архив КамчатНИРО. Арх. номер 8699. 34 с.
- Дубынин В.А. 2022. Промысел и биологическая характеристика смолтов и половозрелой нерки стада р. Озерной в 2022 г. Петропавловск-Камчатский: Архив КамчатНИРО. Арх. номер 9150. 37 с.
- Дубынин В.А., Травин С.А. 2020. Количественный учет смолтов и использование данных учета при перспективном прогнозировании подходов половозрелой нерки (*Oncorhynchus nerka*) стада р. Озерной (Западная Камчатка) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 58. С. 22–41.
- Егорова Т.В. 1967. Основные закономерности, определяющие динамику численности красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Озерной : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО. 22 с.
- Егорова Т.В., Крогиус Ф.В., Куренков И.И., Семко Р.С. 1961. Причины колебаний численности красной р. Озерной // Вопр. ихтиологии. Т. 1, вып. 3 (20). С. 439–447.
- Карпенко В.И., Андриевская Л.Д., Коваль М.В. 2013. Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 304 с.
- Крогиус Ф.В. 1960. Темп роста и возрастные группировки красной (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) в море // Вопр. ихтиологии. Т. 16. С. 67–88.
- Крогиус Ф.В. 1961б. Японский лососевый промысел в открытом море и его влияние на запасы красной // Рыбное хозяйство. № 2. С. 33–36.
- Крогиус Ф.В. 1961а. О связях темпа роста и численности красной / Тр. совещания по динамике численности рыб. М.: АН СССР. С. 132–146.
- Крогиус Ф.В. 1965. О причинах изменения темпа роста красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) р. Озерной // Вопр. ихтиологии. Т. 5, вып. 3. С. 504–517.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. 4-е изд., перераб. и дополн. М.: Высшая школа. 352 с.
- Мина М.В. 1976. О методике определения возраста рыб при проведении популяционных исследований / Типовые методики исследований продуктивности рыб в пределах их ареалов. Вильнюс: Мокслас. Ч. 2. С. 31–37.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть. 373 с.
- Селифонов М.М. 1975а. О вылове озерновской красной в море // Тр. ВНИРО. Т. 106. С. 43–48.

- Селифонов М.М.* 1975б. Промысел и воспроизведение красной бассейна р. Озерной : Автореф. дис.... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО. 23 с.
- Селифонов М.М.* 1978. О вылове в море неполовозрелой озерновской нерки (*Oncorhynchus nerka* Walb.) // Вопр. ихтиологии. Т. 18, вып. 5. С. 943–948.
- Селифонов М.М.* 1988. Некоторые черты биологии и колебания численности нерки бассейна реки Озерной (Камчатка) / В кн.: Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. Владивосток: ТИНРО. С. 114–129.
- Уловы тихоокеанских лососей за 1900–1986 гг. 1989. М.: ВНИРО. 213 с.
- Bugaev V.F., Dubynin V.A. 2000. Factors influencing abundance of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) from the Ozernaya River, Southwest Kamchatka // Recent Changes in Ocean Production of Pacific Salmon / J.H. Helle, Y. Ishida, D. Noakes, V. Radchenko (ed.). North Pac. Anadromous Fish Com. Bull. No. 2. Vancouver. Canada. P. 181–189.
- Burgner R.L. 1991. Life history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Pacific Salmon Life Histories / Eds. Groot C. and Margolis L. Vancouver: UBS Press. Canada. P. 3–117.
- Clutter R.I., Whitesel L.E. 1956. Collection and interpretation of sockeye salmon scales // Int. Pacif. Salmon Fish. Com. Vol. 9. 159 p.
- Forrester C.R. 1987. Distribution and abundance of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. Vol. 96. P. 2–10.
- Seliphonov M.M. 1982. Fluctuations in abundance of sockeye salmon of Ozernaya River stock / Intern. Proc. North Aquat. Symp. Anchorage, Alaska. P. 93–96.
- REFERENCES**
- Bugaev V.F. *Aziatskaya nerka (presnovodnyi period zhizni, struktura lokal'nykh stad, dinamika chislennosti)* [Asian Sockeye Salmon (Freshwater Life History, Structure of Local Stocks, and Population Dynamics)]. Moscow: Kolos, 1995, 464 p.
- Bugaev V.F. *Ryby basseina reki Kamchatki (chislenost, promysel, problemy)* [Fishes of the Kamchatka River Basin (abundance, fishery, problems)]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2007, 192 p.
- Bugaev V.F. *Aziatskaya nerka – 2 (biologicheskaya struktura i dinamika chislennosti lokalnyh stad v kontse XX – nachale XXI vv.)* [Asian Sockeye Salmon (biological structure and abundance dynamics of local stock in late XX – early XXI century)]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2011, 380 p.
- Bugaev V.F., Vronsky B.B., Zavarina L.O., Zorbidii Z.H., Ostroumov A.G., Tiller I.V. *Ryby reki Kamchatka [Fishes of the Kamchatka River]*. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2007, 459 p.
- Bugaev V.F., Dubynin V.A. Factors influencing on biological parameters and population dynamics of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* from the Ozernaya and Kamchatka Rivers. *Izvestiya TINRO*, 2002, vol. 130, pp. 679–757. (In Russian)
- Bugaev V.F., Maslov A.V., Dubynin V.A. *Ozernovskaya nerka (biologiya, chuslennost, promysel)* [The Sockeye salmon of the Ozernaya River: biology, numbers, and fishery]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2009, 156 p.
- Vronsky B.B. *Sostoyanie zapasov dalnevostochnykh lososey* [State of salmons on Far East]. Salmon Biology Abstracts of papers, International Conference on Biology of Pacific Salmon (1978: Yuzhno-Sakhalinsk, Soviet Union). Vladivostok: TINRO, 1978, pp. 3–5.
- Dubynin V.A. On the optimum of sockeye salmon breeders in the spawning grounds in basin of the River Ozernaya in the modern period. *Proceedings of the All-Russian scientific conference dedicated to the 80th anniversary of KamchatNIRO*. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2012, pp. 302–308. (In Russian)
- Dubynin V.A. Characteristics of mature sockeye salmon fishery and biology of smolts of the Ozernaya River stock in 2015. *Archive KamchatNIRO*, 2015, № 8699, 34 p.
- Dubynin V.A. Fishery and biological characteristics of smolts and mature sockeye salmon of the Ozernaya River stock in 2022. *Archive KamchatNIRO*, 2022, № 9150, 37 p.
- Dubynin V.A., Travin S.A. Counting smolts and using the results in prospective forecasting of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) spawning runs into the Ozernaya River (Western Kamchatka) in 2004–2018. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2020, vol. 58, pp. 22–41. (In Russian)
- Egorova T.V. *Osnovnye zakonomernosti, opredelyauschie dinamiku chislennosti krasnoi Oncorhynchus nerka (Walbaum) v basseine reki Ozerno*: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk [General trends, determining stock abundance dynamics of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) in the Ozernaya River basin: Author's abstract. Dis. ... cand. biol. sci.]. Vladivostok: TINRO, 1967, 22 p.
- Egorova T.V., Krogius F.V., Kurenkov I.I., Semko R.S. Causes of fluctuations of the Ozernaya River sockeye salmon stock abundance. *Journal of Ichthyology*, 1961, Issue 1, vol. 3 (20), pp. 439–447.
- Karpenko V.I., Andrievskaya L.D., Koval M.V. *Pitanie i osobennosti rosta tohookeanskih lososei v morskikh*

- vodah [Feeding and growth of Pacific salmon in marine waters]. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2013, 304 p.
- Krogius F.V. Growth rate and age groupings of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) in the sea. *Journal of Ichthyology*, 1960, vol. 16, pp. 67–88. (In Russian)
- Krogius F.V. Japanese high seas salmon fisheries and their impact on stocks of sockeye salmon. *Rybnoe Khozyaistvo*, 1961b, № 2, pp. 33–36. (In Russian)
- Krogius F.V. O svyazah tempa rosta I chislennosti krasnoi [On the relationship between growth rate and abundance of red]. Proc. of the meeting on the dynamics of fish abundance]. Moscow: Ussr Academy Of Sciences, 1961a, pp. 132–146.
- Krogius F.V. On the causes of changes in the growth rate of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walb.) of the Ozernaya River. *Journal of Ichthyology*, 1965, Issue 5, vol. 3, pp. 504–517. (In Russian)
- Lakin G.F. Biometrics. Moscow: The Higher School, 1990, 352 p. (In Russian)
- Mina M.V. O metodike opredeleniya vozrasta ryb pri provedenii populyatsionnyh issledovani. [On the method of determining the age of fish in population studies]. Typical methods for the study of productivity of fishes within their ranges. Vilnius: Mokslas, 1976, part 2, pp. 31–37.
- Pravdin I.F. Rukovodstvo po izucheniyu ryb (preimushchestvenno presnovodnykh) [Guidelines for the study of fish (mainly freshwater)]. Moscow: Pishch. prom., 1966, 376 p.
- Selifonov M.M. Catches of sockeye salmon from the Ozernaya River at sea. *Trudy VNIRO*, 1975a, vol. 106, pp. 43–48. (In Russian)
- Selifonov M.M. Promysel i vosproizvodstvo krasnoi basseina r.Ozernoi : Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk [Catches and reproduction of sockeye salmon in the basin of the Ozernaya river: Author's abstract. Dis.... cand. biol. sci.] Vladivostok: TINRO, 1975b, 23 p.
- Selifonov M.M. On the catch of immature sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walb.) of the Ozernaya River at sea. *Journal of Ichthyology*, 1978, Issue 18, vol. 5, pp. 943–948.
- Selifonov M.M. Nekotorye cherty biologii i kolebaniya chislennosti nerki basseina ozer Kamchatki. [Some traits of biology and stock abundance fluctuations of sockeye salmon in the basin of the Kamchatka lakes]. Problems of fertilization of salmon lakes of Kamchatka. Vladivostok: TINRO, 1988, pp. 114–129.
- Ulovy tikookeanskikh lososey za 1900–1986 gg. [Pacific salmon catches 1900–1986]. Moscow: VNIRO, 1989, 213 p.
- Bugaev V.F., Dubynin V.A. Factors influencing abundance of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) from the Ozernaya River, Southwest Kamchatka. Recent Changes in Ocean Production of Pacific Salmon. *North Pac. Anadromous Fish Com. Bull.*, 2000, No. 2, Vancouver, Canada, pp. 181–189.
- Burgner R.L. Life history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). Pacific Salmon Life Histories /Eds. Groot C. and Margolis L. *UBS Press*, 1991, Vancouver, Canada, pp. 3–117.
- Clutter R.I., Whitesel L.E. Collection and interpretation of sockeye salmon scales. *Int. Pacif. Salmon Fish. Com.*, 1956, vol. 9, 159 p.
- Forrester C.R. Distribution and abundance of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 1987, vol. 96, pp. 2–10.
- Seliphonov M.M. Fluctuations in abundance of sockeye salmon of Ozernaya River stock. *Intern. Proc. North Aquat. Symp.*, 1982, Anchorage, Alaska, pp. 93–96.

Информация об авторе

В.А. Дубынин — гл. специалист Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)

Information about the author

Vladimir A. Dubynin – Leading Specialist (KamchatNIRO)

Статья поступила в редакцию: 04.12.2023

Одобрена после рецензирования: 11.12.2023

Статья принята к публикации: 12.12.2023

Научная статья / Original article

УДК 579.556.331.1(265.51)

doi:10.15853/2072-8212.2023.71.80-91



ПРОМЫСЕЛ И ЗАМЕЧАНИЯ О БИОЛОГИИ ТИХООКЕАНСКОГО МОРСКОГО ОКУНЯ *SEBASTES ALUTUS* (SEBASTIDAE) У КОМАНДОРСКИХ ОСТРОВОВ

Курбанов Юрий Каримович^{1,2}, Овчаренко Рината Таалайбековна¹

¹Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО), Петропавловск-Камчатский, Россия, kurbanov.u.k@kamniro.ru, madimarova.r.m@kamniro.ru

²Камчатский государственный технический университет (КамчатГТУ), Петропавловск-Камчатский, Россия

Аннотация. Рассмотрены промысел и некоторые стороны биологии тихоокеанского морского окуня *Sebastes alutus* у Командорских островов. Установлено, что добыча этого вида имеет эпизодический характер, не подвержена сезонной динамике и осуществляется на локальном участке, расположенным западнее о. Беринга. Вклад данной акватории в общий вылов морских окуней в Петропавловско-Командорской подзоне в 2001–2022 гг. не превышал 26,5%. У Командорских островов *S. alutus* отмечался на глубинах 138–370 м при температуре воды у дна 3,1–3,9 °C, а в уловах представлен особями длиной 17–45 см. Предполагается, что образование скоплений в верхней части материкового склона западнее о. Беринга обусловлено наличием антициклонического круговорота, который способствует формированию высоких концентраций зоопланктона, как основного объекта питания, и благоприятных условий для развития выметанных личинок.

Ключевые слова: тихоокеанский морской окунь *Sebastes alutus*, Sebastidae, промысел, встречаемость, биология, размерный состав, нерест, Командорские острова

Для цитирования: Курбанов Ю.К., Овчаренко Р.Т. Промысел и замечания о биологии тихоокеанского морского окуня *Sebastes alutus* (Sebastidae) у Командорских островов // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2023. № 71. С. 80–91.

FISHERY AND NOTES ON THE BIOLOGY OF PACIFIC OCEAN PERCH *SEBASTES ALUTUS* (SEBASTIDAE) OFF THE COMMANDER ISLANDS

Yuri K. Kurbanov^{1,2}, Rinata T. Ovcherenko¹

¹Kamchatka Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO), Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, kurbanov.u.k@kamniro.ru, madimarova.r.m@kamniro.ru

²Kamchatka State Technical University (KamchatGTU), Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia

Abstract. The fishery and some aspects of the biology of the Pacific ocean perch *Sebastes alutus* off the Commander Islands. It has been established that the harvest of this species is episodic in nature, is not subject to seasonal dynamics and is carried out in a local area located west of the Bering Island. The contribution of this water area to the total catch of rockfishes in the Petropavlovsk-Commander subzone in 2001–2022 did not exceed 26.5%. Near the Commander Islands, *S. alutus* was observed at depths of 138–370 m at a water temperature near-bottom of 3.1–3.9°C, and in catches it was represented by individuals 17–45 cm length. Presumably the formation of accumulations in the upper part of the continental slope to the west of the Bering Island is due to the presence of an anticyclonic circulation, which contributes to the formation of high concentrations of zooplankton as the main food source and favorable conditions for the development of spawned larvae.

Keywords: Pacific ocean perch *Sebastes alutus*, Sebastidae, fishery, occurrence, biology, size composition, spawning, Commander Islands

For citation: Kurbanov Yu.K., Ovcherenko R.T. Fishery and notes on the biology of Pacific ocean perch *Sebastes alutus* (Sebastidae) off the Commander Islands // The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. 2023. Vol. 71. P. 80–91. (In Russian)

В северной части Тихого океана представители рода *Sebastes* (Sebastidae) являются важными объектами промысла. Оттого изучение биологии этой группы рыб имеет первостепенное значение для рационального использования их ресурсов. Обладая значительным видовым раз-

нообразием, среди них наиболее многочисленным является тихоокеанский морской окунь *S. alutus* (Gilbert, 1890) (Моисеев, 1955; Полутов, 1960; Паутов, 1972; Новиков, 1974; Снытко, 1986, 2001; Шейко, Федоров, 2000; Токранов и др., 2005; Фадеев, 2005; Chikuni, 1975; Love et al., 2002).

С расцветом промышленного рыболовства во второй половине XX в. и последующим ведением активного промысла данного вида многими исследователями в той или иной степени рассмотрены разные стороны его биологии у обоих побережий Северной Пацифики. Итогом этих работ стало множество публикаций, которых к настоящему времени насчитывается около сотни. Однако в литературе до сих пор очень мало сведений о *S. alutus*, обитающем у Командорских островов. Имеются лишь отдельные упоминания о его встречаемости в данном районе (Моисеев, 1955; Моисеев, Паракецов, 1961; Барсуков, 1964, 2003; Токранов, Давыдов, 1997; Парин и др., 2014), а также ведении ограниченной добычи в 1960-е гг. (Снытко, 2001).

Таким образом, цель настоящей работы — охарактеризовать промысловое освоение *S. alutus* у Командорских островов, а также обсудить некоторые стороны его биологии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили результаты мониторинговых работ в весенне-летний период 2016, 2019 и 2020 гг. на промысловых судах японской постройки типа «Хокутэн-сэн», оснащенных донными тралами ДТ 52,5/80 пр. 192/6 и Selstad 810 msk Steamline. В пределах прилегающей к Командорским островам акватории было осуществлено три траления, выполненных на глубинах 138–370 м. Столь малое количество проанализированных уловов обусловлено практическим полным отсутствием здесь мониторинговых наблюдений на траловом промысле за последние десятилетия, поскольку преобладающая часть акватории вокруг островов с 1993 г. входит в состав 30-мильной охранной зоны Командорского государственного природного биосферного заповедника (с 2022 г. преобразован в Национальный парк «Командорские острова» им. С.В. Маракова), где запрещены все виды промышленного рыболовства.

Анализ размерного состава *S. alutus* основан на измерении длины по Смитту (*FL*) у 871 экз. Из них 52 особи были подвергнуты вскрытию, в ходе которого проводили индивидуальные взвешивания и определяли пол. Для установления стадий зрелости гонад использовали шкалу, разработанную В.П. Сорокиным (1958), но с некоторыми изменениями: у самок после вымета личинок и периода покоя гонады переходят в стадию III, а не II, как предлагал упомянутый автор. Возраст особей определяли по отолитам (Chilton, Beamish, 1982).

Сведения о вылове морских окуней брали из опубликованных источников (Снытко, 2001; Монахтина, Терентьев, 2011), архива КамчатНИРО и отраслевой системы мониторинга водных биологических ресурсов, наблюдения и контроля за деятельностью промысловых судов (ОСМ). Для доступа к ОСМ использовали программу “FMS analyst” (Vasilets, 2015).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В период расцвета промышленного рыболовства (1950–1960-е гг.) промысел морских окуней у Командорских островов имел довольно короткую историю. При этом его характер в то время был схож с таковым на других акваториях Северной Пацифики, где вели основную добычу данной группы рыб. За исключением разведывательных экспедиций, проведенных в начале 1930-х гг., где были отмечены результативные уловы с морскими окунями (Моисеев, 1955; Моисеев, Паракецов, 1961), первые сведения о наличии их крупных скоплений у Командорского архипелага появились в 1966 г. По данным В.А. Снытко (2001), тогда одно крупнотоннажное судно в течение месяца добило более 4 тыс. т. Последующее увеличение рыбодобывающего флота в этом районе способствовало значительному росту объемов вылова, которые через три года достигли около 18 тыс. т. Однако в 1970 г. они существенно сократились и составили чуть более 3 тыс. т. В дальнейшем были ужесточены меры по охране морских млекопитающих, которые повлекли за собой полный запрет на рыбный промысел у Командорских островов в целом.

Характерно, что за указанный период отсутствует информация о структуре уловов морских окуней в данном районе. Тем не менее вышеупомянутые величины вылова, вероятно, следует отнести именно к *S. alutus*. В подтверждение данному предположению — несколько факторов. Во-первых, в 1960-е гг. активно развивали глубоководный траловый промысел, в том числе и морских окуней (Кашкаров, 1961; Лестев, 1962, 1963, 1964). Как показали работы научно-поисковых судов ТИНРО, оснащенных тралами, в 1960–1963 гг. в Беринговом море среди уловов всех видов рода *Sebastes* доминировал *S. alutus*, чья доля по массе превышала 95% (Паракецов, 1963; Снытко, 2001). Во-вторых, добычу морских окуней ярусами в то время не вели, т. к. считали данный тип лова малорентабельным и менее эффективным из-за отсутствия механизации. Только

к концу 1980-х – началу 1990-х гг. он получил должное развитие (Винников, Терентьев, 2004). При этом было установлено, что крючковыми снастями можно успешно вести промысел более крупных по размерно-весовым характеристикам северного *S. borealis* Barsukov, 1970 и крапчатого *S. melanostictus* (Matsubara, 1934) морских окуней, а также аляскинского шипощека *Sebastolobus alascanus* Bean, 1890 (Токранов, Давыдов, 1997; Токранов, Новиков, 1997; Токранов, 1998; Антонов, 2011; Винников, Терентьев, 2013).

Согласно промысловому районированию дальневосточных морей (Приказ Минсельхоза России от 21.10.2013 № 385), территориально Командорские острова расположены в пределах Петропавловско-Командорской подзоны. С интенсификацией ярусного промысла в 1990-е гг. начался новый этап добычи морских окуней в этом районе. Однако, по сведениям С.М. Монахтиной и Д.А. Терентьева (2011), статистика уловов практически отсутствовала, поэтому установить уровень их изъятия как непосредственно в подзоне, так и у Командорских островов невозможно. Только с появлением информационной системы «Рыболовство» в 1997 г. стали вести учет вылова. При этом в судовой отчетности до 2001 г. в группу морских окуней, помимо видов рода *Sebastes*, включали длинноперого шипощека *S. macrochir* (Günther,

1877) и *S. alascanus*. В этом случае определить величину вылова *S. alutus* также довольно проблематично. Только по данным А.М. Токранова и И.И. Давыдова (1997) известно, что доля этого вида у Командорских островов в 1994–1995 гг. в уловах донных сетей составляла 11,4%, а ярусов – менее 0,1%.

На рубеже XX–XXI вв. добыча морских окуней в дальневосточных водах уже не имела столь широких масштабов, как это наблюдалось в 1960–1970-е гг. Их вылов в Петропавловско-Командорской подзоне в 1997–2000 гг. не превышал 0,7 тыс. т (Монахтина, Терентьев, 2011). Но установить вклад района исследований за указанный период также не представляется возможным.

Дальнейший анализ показал, что интенсивность вылова морских окуней продолжала оставаться низкой. С 2001 по 2022 гг. в Петропавловско-Командорской подзоне уловы варьировали в пределах 8,5–386,9 т, причем вклад участков, расположенных у Командорских островов, не превышал 26,5%, составив в среднем 7,4% (табл. 1).

Следует заметить, что приведенный в таблице 1 вылов в районе исследований по годам не совсем совпадает с периодом проведения мониторинговых работ (см. раздел «Материал и методика»), т. к. отсутствуют показатели за 2016 и 2020 гг. Вероятно, на промысле морских

Таблица 1. Вклад акватории, расположенной у Командорских островов, в вылов морских окуней в Петропавловско-Командорской подзоне в 2001–2022 гг.

Table 1. Contribution of the water area off the Commander Islands into the catch of rockfishes in the Petropavlovsk-Commander subzone in 2001–2022

Годы Years	Вылов в Петропавловско-Командорской подзоне, т Catch in the Petropavlovsk-Komandorsk subzone, t	Вылов у Командорских о-вов, т Catch off the Commander Islands, t	Вклад Командорских о-вов в вылов по району, % Contribution of the Commander Islands into the catch in the subzone, %
2001	130,0	10,9	8,4
2002	331,7	23,4	7,1
2003	284,9	2,7	1,0
2004	263,1	12,1	4,6
2005	32,9	–	–
2006	16,2	2,4	14,8
2007	47,0	1,4	3,0
2008	47,7	1,3	2,7
2009	8,5	–	–
2010	114,8	–	–
2011	298,0	3,9	1,3
2012	61,4	–	–
2013	231,6	–	–
2014	234,4	–	–
2015	386,9	–	–
2016	213,3	–	–
2017	259,5	36,2	13,9
2018	295,4	77,9	26,4
2019	272,2	4,8	1,8
2020	233,5	–	–
2021	266,8	30,2	11,3
2022	248,2	0,6	0,2

Примечание. Здесь и в табл. 2: «–» – данные отсутствуют. / Note. Here and in table 2: “–” – no data.

окуней существует такое явление, как изъятие на одном участке и последующее декларирование уловов в соседних промысловых районах или местах. Характерно, что подобные случаи уже были зафиксированы ранее, например, при добыче камбал (Василец и др., 2017) и северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* (Паллас, 1810) (Золотов и др., 2020).

После образования в прибрежной акватории Командорских островов 30-мильной охранной зоны доступ ко многим рыбным ресурсам для промысловых судов был закрыт. Тем не менее с развитием ярусного и донно-сетного промысла в 1990-е гг. были выявлены места относительно крупных скоплений *S. borealis* и *S. alascanus* на ограниченных участках материкового склона, граничащих с охраняемой территорией западнее о. Беринга и юго-восточнее о. Медный (Токранов, Давыдов, 1997; Токранов, Новиков, 1997). Однако в 2001–2022 гг. промысловая активность продолжала сохраняться только на первом из перечисленных участков (рис. 1).

Хорошо известно, что добыча основных промысловых видов рыб, включая и морских окуней, подвержена сезонной динамике вследствие особенностей распределения особей в течение года, гидрометеорологических условий в районе добычи и т. д. Однако для акватории, расположенной у Командорских островов, данное правило практически не прослеживается. Если до 2006 г. основной вылов отмечен с декабря по май, то в дальнейшем высокие показатели были зафиксированы с марта по ноябрь (табл. 2). Таким образом, добыча морских окуней у Командорских островов в последние годы хоть и имела специализированный характер (в режиме прибрежного и промышленного лова), но осуществлялась эпизодически. Вероятно, обловы их скоплений производили в период передислокации рыбодобывающего флота из южных районов промысла в северные и наоборот.

Примечательно, что до 2008 г. промысел вели суда, оснащенные в основном ярусами (рис. 2). Вероятно, к этому времени еще про-

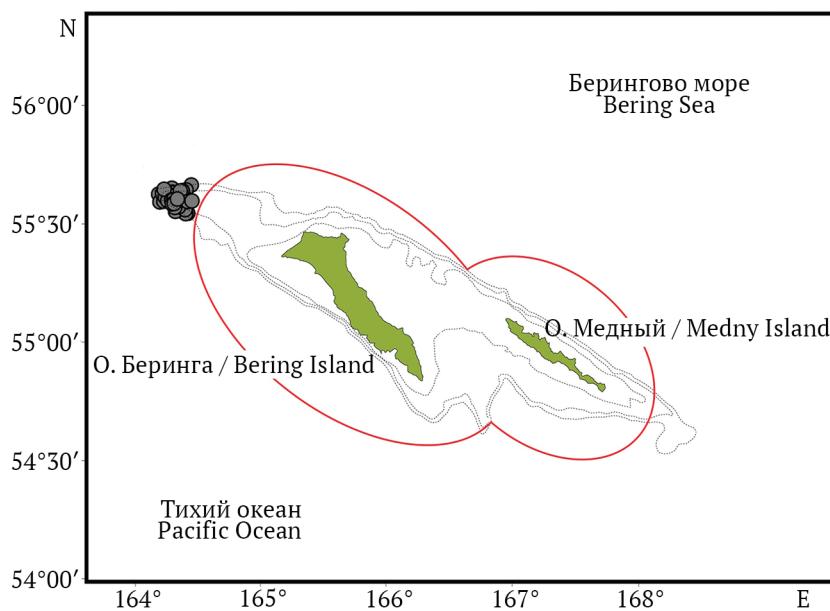


Рис. 1. Места промысла морских окуней (○) у Командорских островов в 2001–2022 гг.: (---) – изобаты 100, 200 и 500 м; (—) – граница 30-милльной охранной зоны Национального парка «Командорские острова»

Таблица 2. Сезонная динамика вылова (в %) морских окуней у Командорских островов в 2001–2022 гг.
 Table 2. Seasonal dynamics of rockfishes catches (%) off the Commander Islands in 2001–2022

должали осваивать ресурсы *S. borealis*. Но с 2011 г. добычу морских окуней осуществляли тралами, преимущественно донными, облавливая уже скопления *S. alutus*.

Непосредственные наблюдения на промысловых судах показали, что в траловых уловах в

2016, 2019 и 2020 гг. у Командорских островов доля *S. alutus* по численности достигала 94,9, а по биомассе — 86,0%. При этом наиболее крупные по размерам виды, как *S. borealis*, *S. melanostictus* и *S. alascanus*, были представлены единичными экземплярами (табл. 3). Кроме того,

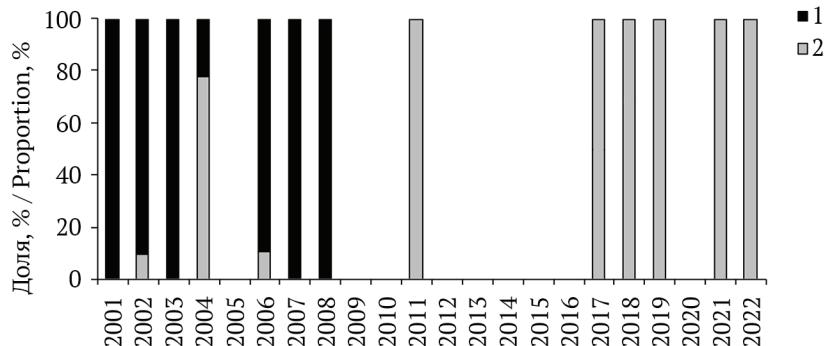


Рис. 2. Доля различных орудий лова в выловах морских окуней у Командорских островов в 2001–2022 гг.: 1 – ярусы, 2 – тралы

Fig. 2. Proportion of different fishing gears into the catch of rockfishes off the Commander Islands in 2001–2022: 1 – longlines, 2 – trawls

Таблица 3. Видовой состав и доля различных гидробионтов в уловах донного трала на промысле тихоокеанского морского окуня *Sebastodes alutus* у Командорских островов в 2016, 2019 и 2020 гг.

Table 3. Species composition and proportion of various hydrobionts into the bottom trawl catches in the fishery for Pacific ocean perch *Sebastodes alutus* off the Commander Islands in 2016, 2019 and 2020

Семейство / вид / Family / Species	Доля, % / Proportion, %	
	По численности / In terms of abundance	По биомассе / In terms of biomass
PISCES		
I. Arhynchobatidae		
<i>Bathyraja aleutica</i>	0,1	0,7
II. Gadidae		
<i>Gadus chalcogrammus</i>	0,4–19,4 / 6,9	0,6–50,1 / 17,4
<i>G. macrocephalus</i>	0,3–6,7 / 4,4	2,6–22,4 / 14,4
III. Sebastidae		
<i>Sebastodes alutus</i>	28,5–94,9 / 70,3	24,3–86,0 / 60,1
<i>S. borealis</i>	1,1	4,3
<i>S. melanostictus</i>	+	+
<i>Sebastolobus alascanus</i>	0,6	2,1
IV. Cottidae		
<i>Triglops scepticus</i>	0,5–4,2 / 2,0	< 0,1–0,3 / 0,2
V. Hemitripteridae		
<i>Hemitripterus bolini</i>	0,2	2,7
VI. Psychrolutidae		
<i>Malacocottus zonurus</i>	0,3–0,6 / 0,4	0,1–0,2 / 0,1
VII. Agonidae		
<i>Serritor frenatus</i>	0,3	+
VIII. Cyclopteridae		
<i>Aptocyclus ventricosus</i>	0,2	0,4
IX. Zaproridae		
<i>Zaprora silenus</i>	0,6	0,6–1,8 / 1,2
X. Pleuronectidae		
<i>Atheresthes evermanni</i>	1,0–2,6 / 1,8	1,0–1,7 / 1,4
<i>A. stomias</i>	0,2–0,6 / 0,4	0,4–1,3 / 0,9
<i>Glyptocephalus zachirus</i>	0,3	0,5
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	0,2–1,0 / 0,7	0,1–0,5 / 0,3
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	0,3–0,7 / 0,5	1,0–2,2 / 1,4
<i>Lepidotsetta polyxystra</i>	0,2	0,2
<i>Limanda aspera</i>	0,2	0,2
DECAPODA		
I. Lithodidae		
<i>Lithodes couesi</i>	0,2	+
ASTEROIDEA		
I. Solasteridae		
<i>Solaster sp.</i>	0,2–0,3 / 0,25	0,1
II. Pterasteridae		
<i>Pteraster tessellatus</i>	0,2–0,3 / 0,25	0,2

Примечание. Здесь и в табл. 4: до черты – пределы варирирования показателя, после черты – среднее значение; «+» – менее 0,1%.

Note. Here and in Table 4: before the slash – limits of variation of the indicator, after the slash – average value; “+” – <0.1%.

в уловах в значительных количествах встречены треска *Gadus macrocephalus* Tilesius, 1810 и минтай *G. chalcogrammus* Pallas, 1814, доля которых по биомассе достигала 22,4 и 50,1% соответственно. Прилов беспозвоночных был несущественным.

Как показали предыдущие исследования (Скалкин, 1964; Любимова, 1964; Новиков, 1974; Орлов, 1996; Полтев, 1999; Полтев, Немчинов, 2000), *S. alutus* в пределах ареала приурочен к районам антициклонических круговоротов, где имеются высокие концентрации зоопланктона — основного объекта питания этого вида (преимущественно копеподы и эвфаузииды). Из-за закрытости значительной части морской акватории у Командорских островов невозможно установить площадь его скоплений в верхней части материкового склона. Однако наличие *S. alutus* западнее о. Беринга в период исследований, вероятно, обусловлено именно вышеупомянутым фактором. Подтверждением данного предположения могут служить результаты гидробиологических работ, в ходе которых установлено (Коваль, Максименков, 2010; Коломейцев, Максименков, 2011), что именно в этом районе наблюдается высокое обилие зоопланктона. Кроме того, в желудках рыб, пойманных у о. Беринга в июле 2016 г., нами также были зафиксированы копеподы и эвфаузииды.

Известный диапазон вертикального распространения *S. alutus* охватывает глубины до 1151 м (Love et al., 2021). При этом в разных частях ареала границы обитания несколько отличаются. Так, в тихоокеанских водах у Северных Курильских островов и юго-восточной оконечности Камчатки *S. alutus* отмечен в интервале 110–760 м (Токранов, 2004), в зал. Аляска — 50–900 м, у Калифорнии — 80–660 м, а в Беринговом море — до 890 м (Новиков, 1974; Снытко, 2001). Тем не менее основные скопления в течение года этот вид образует на глубинах от 100–140 до 420–480 м, совершая четко выраженные

сезонные вертикальные миграции (Паракецов, 1963; Барсуков, 1981; Снытко, 1986; Федоров, 2000; Mecklenburg et al., 2002). Из-за ограниченности имеющихся в нашем распоряжении данных мы не можем судить о границах батиметрического распределения *S. alutus* у Командорских островов. Отметим лишь, что в марте 2020 г. его скопления были обловлены на глубинах 255–370 м, в мае 2019 г. — 138–145 м, а в июле 2016 г. — 215 м. Температура воды у дна в местах тралений варьировалась от 3,1 до 3,9 °C.

Исследуемый вид относится к группе небольших представителей рода *Sebastes*. Однако сведения о максимальной длине *S. alutus* значительно разнятся. По одним данным (Снытко, 1971, 2001), он достигает 53 см, по другим (Mecklenburg et al., 2002) — 55 и даже 62 см (Rooper, 2008). В ходе наших исследований у Командорских островов были встречены особи длиной 17–45 см, но доминирующие размерные группы в весенне-летний период оказались различны. Так, в марте преобладали рыбы длиной 32–40 см, в мае — 26–28 и 35–40 см, а в июле — 29–31 и 35–37 см (рис. 3).

Как было показано ранее (Паутов, 1972; Новиков, 1974; Орлов, 1996; Токранов, 2004), для *S. alutus* в пределах ареала не характерны существенные изменения размерного состава. Однако отмечено, что в скоплениях этого вида из северо-восточной части Тихого океана (например, в зал. Аляска и у Алеутских островов) преобладают особи несколько меньших размеров, 26–36 см. В нашем случае доминирование в уловах *S. alutus* длиной 26–31 см, с одной стороны, может указывать на близость биологических показателей у группировок, обитающих вдоль Командорско-Алеутской островной дуги. В то же время явные различия модальных групп по месяцам могут быть обусловлены как особенностями сезонного распределения особей разных размеров по глубинам, так и количеством промеренных нами рыб.

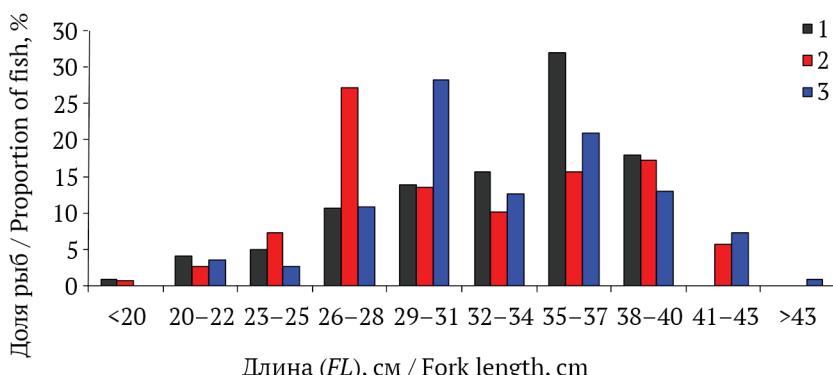


Рис. 3. Размерный состав тихоокеанского морского окуня *Sebastes alutus* у Командорских островов: 1 — март 2020 г. ($M = 32,96$ см; $n = 122$ экз.; $H = 255$ – 370 м); 2 — май 2019 г. ($M = 31,91$ см; $n = 416$ экз.; $H = 138$ – 145 м); 3 — июль 2016 г. ($M = 32,95$ см; $n = 333$ экз.; $H = 215$ м)

Fig. 3. Size composition of Pacific ocean perch *Sebastes alutus* off the Commander Islands: 1 — March 2020 ($M = 32.96$ cm; $n = 122$ ind.; $H = 255$ – 370 m); 2 — May 2019 ($M = 31.91$ cm; $n = 416$ ind.; $H = 138$ – 145 m); 3 — July 2016 ($M = 32.95$ cm; $n = 333$ ind.; $H = 215$ m)

Таблица 4. Некоторые биологические показатели особей тихоокеанского морского окуня *Sebastodes alutus* у Командорских островов, подвергнутых биологическому анализу в мае и июле
Table 4. Some biological indicators of Pacific ocean perch *Sebastodes alutus* off the Commander Islands, analyzed in May and July

Показатели / Indicators	Июль 2016 г. / July 2016	Май 2019 г. / May 2019
Длина (FL), см / Fork length, cm	28–43 / 35,3	24–41 / 31,6
Масса, г / Weight, g	280–1081 / 554,2	160–880 / 400,9
Возраст, годы / Age, years	9–21 / 15,1	10–20 / 14,8

Сведения о максимальной продолжительности жизни *S. alutus* достаточно противоречивы. Оценки, полученные по отолитам, как наиболее достоверной структуре, регистрирующей возраст, варьируют от 30 до 84–98 лет (Зудина, Овченко, 2020; Chilton, Beamish, 1982; Hanselman et al., 2003). В период исследований возраст особей *S. alutus* длиной 24–43 см у Командорских островов составил 9–21 лет. Количество имеющихся данных не позволяет выявить изменения возрастного состава по годам. Однако средние показатели в июле 2016 г. и мае 2019 г. различались несущественно: соответственно 15,1 и 14,8 лет (табл. 4).

По характеру размножения *S. alutus* является живородящим видом с внутренним оплодотворением (Моисеев, Паракецов, 1961; Сорокин, 1964; Новиков, 1974). В южных районах обитания вымет личинок наблюдается намного раньше, чем в северных. В совокупности в пределах всего ареала общие сроки охватывают период с октября–января по июнь–июль (Лисовенко, 1964; Любимова, 1965; Снытко, 1971, 2001; Паутов, 1972; Alverson, Westrheim, 1961; Gunderson, 1971; Westrheim, 1975). В нашем распоряжении имеются ограниченные данные о стадиях развития половых желез *S. alutus* у Командорских островов. Отметим лишь, что в мае 2019 г. на глубинах 255–370 м среди самок, помимо созревающих (стадия III), встречены как половозрелые особи, готовящиеся к вымету личинок (VIII), так и посленерестовые рыбы (VIII–II). Тем временем единично зафиксированные в уловах самцы имели гонады II–III и III стадий зрелости. Отсутствие половозрелых рыб среди последних обусловлено асинхронностью гаметогенеза разнополых особей (Сорокин, 1964; Новиков, 1974). Таким образом, можно утверждать, что в мае 2019 г. наблюдения совпали с периодом нереста *S. alutus* у Командорских островов. При этом акватория, расположенная западнее о. Беринга, благоприятна для исследуемого вида не только с точки зрения обеспеченности пищей, но и для последующего развития выметанных личинок.

В целом нерест *S. alutus* во всех районах длится 3–4 месяца (Снытко, 2001). В нашем случае установить весь период вымета личинок

у Командорских островов не представляется возможным из-за отсутствия данных за другие сезоны. Однако по продолжительности и срокам, вероятно, он сопоставим с таковым для *S. alutus*, обитающего в Беринговом море. По сведениям Г.П. Паутова (1970, 1972), сроки нереста здесь охватывают период с марта по июнь с пиком в марте–мае.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Промысел *S. alutus* у Командорских островов за последние десятилетия, по сравнению с началом освоения его ресурсов в 1960-е гг., вели эпизодически, он не был подвержен сезонной динамике, а объемы вылова оказались низкие. Основной лов отнесен на локальном участке материкового склона, граничащем с охраняемой территорией Командорского государственного заповедника, западнее о. Беринга. В этом районе на глубинах 138–370 м исследуемый вид был представлен особями длиной 17–45 см.

Результаты биологических анализов, проведенных в мае, свидетельствуют о наличии у *S. alutus* нереста в акватории Командорского архипелага, сроки и продолжительность которого могут быть близки для особей из Берингова моря. Предполагается, что образование скоплений в верхней части материкового склона западнее о. Беринга обусловлено наличием антициклонического круговорота, который способствует формированию высоких концентраций зоопланктона, как основного объекта питания взрослых рыб, и благоприятных условий для развития выметанного потомства.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ / COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных были соблюдены. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

All applicable international, national and/or institutional and ethical guidelines are implemented. The authors declares that they has no conflict of interests.

ИНФОРМАЦИЯ О ВКЛАДЕ АВТОРОВ AUTHOR CONTRIBUTION

Концепция статьи, сбор и обработка первичных данных, подготовка иллюстраций — Ю.К. Курбанов; определение возраста — Р.Т. Овчаренко; анализ данных, обсуждение результатов, формулировка выводов и написание текста статьи выполнены авторами совместно.

Concept of the article, collection and processing of primary data, preparation of illustrations — Yu.K. Kurbanov; age determination — R.T. Ovcharenko; data analysis, discussion of results, formulation of conclusions, and text of the article were carried out jointly by the authors.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

Антонов Н.П. 2011. Промысловые рыбы Камчатского края: биология, запасы, промысел. М.: ВНИРО. 244 с.

Барсуков В.В. 1964. Определитель рыб семейства Scorpaenidae // Тр. ВНИРО – Изв. ТИНРО. Т. 53 – Т. 52. С. 233–266.

Барсуков В.В. 1981. Краткий обзор системы подсемейства морских окуней (Sebastinae) // Вопр. ихтиологии. Т. 21, № 1. С. 3–27.

Барсуков В.В. 2003. Анnotated и иллюстрированный каталог морских окуней Мирового океана // Тр. ЗИН РАН. Т. 295. 319 с.

Василец П.М., Терентьев Д.А., Пырков В.Н. 2017. Анализ пространственного распределения вылова камбал за 2011–2016 годы в прикамчатских и смежных с ними районах по данным отраслевой системы мониторинга // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 47. С. 65–76. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2017.47.65-76>

Винников А.В., Терентьев Д.А. 2004. История, современное состояние и тенденции развития донного ярусного лова в прикамчатских водах (восточная часть Охотского моря) в связи с состоянием основного объекта промысла // Экономические, социальные, правовые и экологические проблемы Охотского моря и пути их решения : Матер. регион. науч.-практ. конф. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ. С. 59–71.

Винников А.В., Терентьев Д.А. 2013. Видовой состав уловов и основные биологические характеристики тихоокеанской трески в уловах донного яруса в районе Командорских островов в 1995–1997 гг. / Тихоокеанская треска дальневосточных вод России. Под ред. А.М. Орлова. М.: ВНИРО. С. 151–158.

Золотов А.О., Золотов О.Г., Курбанов Ю.К. 2020. Состояние запасов и современный промысел

северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* (Pallas, 1810) в Олюторско-Наваринском районе Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 200, № 1. С. 38–57. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2020-200-38-57>

Зудина С.М., Овчаренко Р.Т. 2020. Определение возраста и продолжительность жизни массовых видов морских окуней рода *Sebastodes* в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов // Вестник КамчатГТУ. № 52. С. 64–73. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2020-52-64-73>

Кашкаров Б.Г. 1961. Траловый лов дальневосточного морского окуня. Петропавловск-Камчатский: Кн. ред. «Камчатской правды». 36 с.

Коваль М.В., Максименков В.В. 2010. Некоторые данные о морском зоопланктоне в районе Командорских островов // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 17. С. 5–11.

Коломейцев В.В., Максименков В.В. 2011. Гидрология и весенний зоопланктон в 2010 г. в районе Командорских островов // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 20. С. 5–11.

Лестев А.В. 1962. Новая тактика траления при лове окуня // Рыбное хозяйство. № 7. С. 17–22.

Лестев А.В. 1963. Некоторые вопросы уловистости и повреждаемости тралов при лове окуня // Изв. ТИНРО. Т. 49. С. 215–225.

Лестев А.В. 1964. Техника тралового лова окуня в Беринговом море // Тр. ВНИРО – Изв. ТИНРО. Т. 53 – Т. 52. С. 325–341.

Лисовенко Л.А. 1964. Распределение личинок тихоокеанского морского окуня *Sebastodes alutus* Gilbert в заливе Аляска // Тр. ВНИРО – Изв. ТИНРО. Т. 53 – Т. 52. С. 223–231.

Любимова Т.Г. 1964. Биологическая характеристика стада морского окуня *Sebastodes alutus* G. залива Аляска // Тр. ВНИРО – Изв. ТИНРО. Т. 53 – Т. 52. С. 213–221.

Любимова Т.Г. 1965. Основные этапы жизненного цикла морского окуня *Sebastodes alutus* Gilbert в зал. Аляска // Тр. ВНИРО – Изв. ТИНРО. Т. 58 – Т. 53. С. 95–120.

Мусеев П.А. 1955. Морские ерши, морские окуны (*Sebastodes*) // Географическое распространение рыб и других промысловых животных Охотского и Берингова морей. Тр. ИОАН СССР. Т. XIV. С. 51–52.

Мусеев П.А., Паракецов И.А. 1961. Некоторые данные по экологии морских ершей (сем. Scorpaenidae) северной части Тихого океана // Вопр. ихтиологии. Т. 1, № 1. С. 39–45.

Монахтина С.М., Терентьев Д.А. 2011. Промысел и размерно-возрастной состав уловов морских

- окуней (Sebastidae) в водах Восточной Камчатки в 2000–2008 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 20. С. 58–62.
- Новиков Н.П.** 1974. Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана : Моногр. М.: Пищ. пром-сть. 307 с.
- Орлов А.М.** 1996. Пространственное распределение и размерный состав наиболее массовых скорпеноидных (Scorpaenidae, Pisces) мезобентали Северных Курильских островов // Изв. ТИНРО. Т. 119: Экология нектона, нектобентоса и планктона дальневосточных морей. Под ред. В.П. Шунтова. Владивосток. С. 149–177.
- Паракецов И.А.** 1963. О биологии *Sebastodes alutus* Берингова моря // Тр. ВНИРО – Изв. ТИНРО. Т. 48 – Т. 50. С. 305–312.
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д.** 2014. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Тов-во науч. изданий КМК. 733 с.
- Паутов Г.П.** 1970. Распределение личинок тихоокеанского морского окуня (*Sebastodes alutus*) и состояние его запасов в Беринговом море // Исслед. по биол. рыб и промысл. океаногр. Вып. 4. С. 122–128.
- Паутов Г.П.** 1972. Некоторые особенности биологии тихоокеанского морского окуня (*Sebastodes alutus* Gilbert) Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 81. С. 91–115.
- Полтев Ю.Н.** 1999. Некоторые особенности биологии тихоокеанского клювача *Sebastes alutus* в районе Северных Курильских островов // Вопр. ихтиологии. Т. 39, № 2. С. 210–218.
- Полтев Ю.Н., Немчинов И.А.** 2000. Состав пищи тихоокеанского клювача *Sebastes alutus* в охотоморских водах Северных Курильских островов / Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских о-вов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: ВНИРО. С. 136–140.
- Полутов А.И.** 1960. Морские промысловые рыбы Камчатки. М.: Пищепромиздат. 32 с.
- Скалкин В.А.** 1964. Питание морских окуней в Беринговом море // Тр. ВНИРО–Изв. ТИНРО. Т. 49 – Т. 51. С. 151–166.
- Снытко В.А.** 1971. Тихоокеанский окунь Ванкуверо-Орегонского района (промыслово-биологическая характеристика) // Изв. ТИНРО. Т. 75. С. 56–65.
- Снытко В.А.** 1986. Морские окуни / Биологические ресурсы Тихого океана. М.: Наука. С. 281–310.
- Снытко В.А.** 2001. Морские окуни северной части Тихого океана : Моногр. Владивосток: ТИНРО-Центр. 468 с.
- Сорокин В.П.** 1958. О биологии размножения морских окуней *Sebastes marinus* L. и *Sebastes mentella* Travin в Баренцевом и Норвежском морях // Труды Совещаний. Вып. 8 / Акад. наук СССР, Ихиолог. комис.; гл. ред. Е.Н. Павловский. М.: Изд-во АН СССР. С. 158–170.
- Сорокин В.П.** 1964. Некоторые сведения о гаметогенезе и половом цикле тихоокеанских морских окуней (Scorpaenidae) (предварит. сообщение) // Матер. рыбохоз. исслед. Северного бассейна. Т. 4. С. 42–44.
- Токранов А.М.** 1998. Распределение и размерно-возрастной состав алеутского окуня *Sebastes aleutianus* (Scorpaenidae) в тихоокеанских водах Северных Курильских островов, Восточной Камчатки и западной части Берингова моря // Вопр. ихтиологии. Т. 38, № 6. С. 787–793.
- Токранов А.М.** 2004. Распределение и размерно-возрастной состав окуня клювача *Sebastes alutus* (Sebastidae) в тихоокеанских водах Северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки в конце XX – начале XXI веков // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 7. С. 207–214.
- Токранов А.М., Давыдов И.И.** 1997. Некоторые вопросы биологии северного морского окуня *Sebastes borealis* (Scorpaenidae) в тихоокеанских водах Камчатки и западной части Берингова моря. 1. Пространственно-батиметрическое распределение // Вопр. ихтиологии. Т. 37, № 6. С. 798–805.
- Токранов А.М., Новиков Р.Н.** 1997. Распределение и размерно-возрастной состав аляскинского шипощека *Sebastolobus alascanus* (Scorpaenidae) в тихоокеанских водах Камчатки и западной части Берингова моря // Вопр. ихтиологии. Т. 37, № 3. С. 316–322.
- Токранов А.М., Орлов А.М., Шейко Б.А.** 2005. Промысловые рыбы материкового склона прикамчатских вод. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 52 с.
- Фадеев Н.С.** 2005. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-Центр. 336 с.
- Федоров В.В.** 2000. Видовой состав, распределение и глубины обитания видов рыбообразных и рыб Северных Курильских островов / Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: ВНИРО. С. 7–40.
- Шейко Б.А., Федоров В.В.** 2000. Класс *Cephalaspidomorphi* – Миноги. Класс *Chondrichthyes* – Хрящевые рыбы. Класс *Holocephali* – Цельноголовые. Класс *Osteichthyes* – Костные рыбы / Каталог позвоночных животных Камчатки и сопредельных

- морских акваторий. Петропавловск-Камчатский: Камч. печатный двор. С. 7–69.
- Alverson D.L., Westrheim S.J.* 1961. A review of the taxonomy and biology of the Pacific Ocean perch and its fishery // Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Int. Expl. Mer. Vol. 150. P. 12–27.
- Chikuni S.* 1975. Biological study on the population of the Pacific ocean perch in the North Pacific // Bull. Far. Seas Fish. Res. Lab. № 12. P. 1–105.
- Chilton D.E., Beamish R.J.* 1982. Age determination methods for fishes studied by the groundfish program at the Pacific Biological Station // Can. Spec. Publ. Fish. and Aquat. Sci. № 60. P. 1–98.
- Gunderson D.R.* 1971. Reproduction patterns of Pacific ocean perch (*Sebastodes alutus*) off Washington and British Columbia and their relation to bathymetric distribution and seasonal abundance // J. Fish. Res. Bd Canada. Vol. 28, № 3. P. 417–425.
- Hanselman D.H., Heifetz J., Fujioka J., Ianelli J.N.* 2003. Gulf of Alaska Pacific ocean perch / Stock assessment and fishery evaluation report for the groundfish resources of the Gulf of Alaska as projected for 2004. North Pacific Fishery Management Council, Anchorage. P. 429–479.
- Love M.S., Bizzaro J.J., Cornthwaite A.M., Fable B.W., Maslenikov K.P.* 2021. Checklist of marine and estuarine fishes from the Alaska–Yukon Border, Beaufort Sea, to Cabo San Lucas, Mexico // Zootaxa 5053. P. 1–285. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5053.1.1>
- Love M.S., Yoklavich M.M., Thorsteinson L.K.* 2002. The rockfishes of the Northeast Pacific. Los Angeles and Berkeley, CA: University of California Press. 404 p.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K.* 2002. Fishes of Alaska. Bethesda, Maryland: Amer. Fish. Soc. 1037 p.
- Rooper C.N.* 2008. An ecological analysis of rockfish (*Sebastodes* spp.) assemblages in the North Pacific Ocean along broad-scale environmental gradients // Fish. Bull. Vol. 106. P. 1–11.
- Vasilets P.M.* 2015. FMS analyst – computer program for processing data from Russian Fishery Monitoring System. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.5186.0962>
- Westrheim S.J.* 1975. Reproduction, maturation, and identification of larvae of some *Sebastodes* (Scorpaenidae) species in the Northeast Pacific Ocean // J. Fish. Res. Bd Canada. Vol. 32, № 12. P. 2399–2411.
- REFERENCES**
- Antonov N.P. *Promyslovye riby Kamchatskogo kraya: biologiya, zapasy, promysel* [Commercially harvested species of fish of the Kamchatka Region: biology, stocks and fisheries]. Moscow: VNIRO, 2011, 244 p.
- Barsukov V.V.* Scorpaenidae family identification guide. *Trudy VNIRO – Izvestiya TINRO*, 1964, vol. 53 – vol. 52, pp. 233–266. (In Russian)
- Barsukov V.V.* Brief overview of the system of the subfamily of groupers (Sebastinae). *Journal of ichthyology*, 1981, vol. 21, no. 1, pp. 3–27.
- Barsukov V.V.* Annotated and illustrated check-list of rockfishes of the world. *Proceedings ZIN*, 2003, vol. 295, 319 p. (In Russian)
- Vasilets P.M., Terentyev D.A., Pyrkov V.N.* Analysis of spatial distribution of flounder catches in the waters adjacent and off Kamchatka for 2011–2016 on the data of the fisheries sectoral monitoring system. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2017, vol. 47, pp. 65–76. (In Russian)
- Vinnikov A.V., Terentyev D.A.* History, modern state and development trends of bottom longline fishery in the waters off Kamchatka (eastern part of the Sea of Okhotsk) in connection to the state of principal object of fishing. *Economic, social, legal and environmental problems of the Sea of Okhotsk and ways to solve*. Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatGTU, 2004, pp. 59–71. (In Russian)
- Vinnikov A.V., Terentyev D.A.* Species composition of catches and major biological characteristics of Pacific cod in the bottom longline catches near the Commander Islands in 1995–1997. *Pacific cod of the Far Eastern waters of Russia*. Moscow: VNIRO, 2013, pp. 151–158. (In Russian)
- Zolotov A.O., Zolotov O.G., Kurbanov Yu.K.* State of stocks and modern fishery of Atka mackerel *Pleuragrammus monopterygius* (Pallas, 1810) in the Olyutorsky-Navarinsky area of the Bering Sea. *Izvestiya TINRO*, 2020, vol. 200 (1), pp. 38–57. (In Russian)
- Zudina S.M., Ovcherenko R.T.* Determination of age and life span of mass species of sea bass of the genus *Sebastodes* in the Pacific waters of Kamchatka and the Northern Kuril Islands. *Bulletin of Kamchatka State Technical University*, 2020, № 52, pp. 64–73. (In Russian)
- Kashkarov B.G.* *Tralovy i lov dalnevostochnogo morskogo okunya* [Trawl fishing of Far Eastern rockfish]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Editorial board of “Kamchatskaya Pravda”, 1961, 36 p.
- Koval M.V., Maximov V.V.* Some data about the oceanic zooplankton in the area around the Commander Islands. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2010, vol. 17, pp. 5–11. (In Russian)
- Kolomeytsev V.V., Maximov V.V.* Hydrology and spring zooplankton in vicinity of Commander Islands in 2010. *The researches of the aquatic biological*

- resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2011, vol. 20, pp. 5–11. (In Russian)
- Lestev A.V. New trawling tactics for rockfish fishing. *Rybnoe Khozyaistvo*, 1962, № 7, pp. 17–22.
- Lestev A.V. Some issues of trawl catchability and damageability in rockfish fishing. *Izvestiya TINRO*, 1963, vol. 49, pp. 215–225. (In Russian)
- Lestev A.V. Trawl fishing techniques for rockfish in the Bering Sea. *Trudy VNIRO – Izvestiya TINRO*, 1964, vol. 53 – vol. 52, pp. 325–341. (In Russian)
- Lisovenko L.A. Distribution of larvae of Pacific ocean perch *Sebastodes alutus* Gilbert in the Gulf of Alaska. *Trudy VNIRO – Izvestiya TINRO*, 1964, vol. 53 – vol. 52, pp. 223–231. (In Russian)
- Lubimova T.G. Biological characterization of the Pacific ocean perch *Sebastodes alutus* G. stock of in the Gulf of Alaska. *Trudy VNIRO – Izvestiya TINRO*, 1964, vol. 53 – vol. 52, pp. 213–221. (In Russian)
- Lubimova T.G. Main stages of the Pacific ocean perch *Sebastodes alutus* Gibert life cycle in the Gulf of Alaska. *Trudy VNIRO – Izvestiya TINRO*, 1965, vol. 58 – vol. 53, pp. 95–120. (In Russian)
- Moiseev P.A. Thornyheads, roachfishes (*Sebastodes*). Geographical distribution of fishes and other commercial animals of the Sea of Okhotsk and the Bering Sea. *Proc. IO AS USSR*, 1955, vol. XIV, pp. 51–52.
- Moiseev P.A., Paraketsov I.A. Some data of the ecology of rockfishes (Scorpaenidae) from the northern part of the Pacific Ocean. *Journal of Ichthyology*, 1961, vol. 1 (1), pp. 39–45. (In Russian)
- Monakhtina S.M., Terentyev D.A. Fishery and size-age composition of rockfishes (Sebastidae) in the waters adjacent East Kamchatka in 2000–2008. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2011, vol. 20, pp. 58–62. (In Russian)
- Novikov N.P. *Promyslovye ryby materikovogo sklona severnoi chasti Tikhogo okeana* [Commercial Fish Species of the Continental Slope of the Northern Part of the Pacific Ocean]. Moscow: Pishchevaya prom-st, 1974, 307 p.
- Orlov A.M. Spatial distribution and size composition of the most mass Scorpaenoid fishes (Scorpaenidae, Pisces) in mesobenthos of North Kuril Islands. *Izvestiya TINRO*, 1996, vol. 119, pp. 149–177. (In Russian)
- Paraketsov I.A. On the biology of *Sebastodes alutus* of the Bering Sea. *Trudy VNIRO – Izvestiya TINRO*, 1963, vol. 48 – vol. 50, pp. 305–312. (In Russian)
- Parin N.V., Evseenko S.A., Vasilyeva E.D. Fishes of Russian Seas: Annotated Catalogue. Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2014, 733 p.
- Pautov G.P. Larvae distribution and stock condition of Pacific ocean perch (*Sebastodes alutus*) in the Bering Sea. *Issled. po biol. ryb i promysl. okeanogr.*, 1973, vol. 4, pp. 122–128.
- Pautov G.P. Some features of the biology of Pacific ocean perch (*Sebastodes alutus* Gilbert) of the Bering Sea. *Izvestiya TINRO*, 1972, vol. 81, pp. 91–115. (In Russian)
- Poltev Yu.N. Some features of the biology of Pacific ocean perch *Sebastodes alutus* in the area of the Northern Kuril Islands. *Journal of Ichthyology*, 1999, vol. 39 (2), pp. 210–218.
- Poltev Yu.N., Nemchinov I.A. Food composition of the Pacific ocean perch *Sebastodes alutus* in the Okhotomorsky waters of the Northern Kuril Islands. *Commercial and biological studies of fishes in the Pacific waters of the Kuril islands and adjacent areas of the Okhotsk and Bering seas in 1992–1998*. Moscow: VNIRO, 2000, pp. 136–140.
- Polutov A.I. *Morskiye promyslovye ryby Kamchatki* [Marine commercial fish of Kamchatka]. Moscow: Pishchevaya prom-st, 1960, 32 p.
- Skalkin V.A. Feeding of rockfishes in the Bering Sea. *Trudy VNIRO – Izvestiya TINRO*, 1964, vol. 49 – vol. 51, pp. 151–166.
- Snytko V.A. Pacific ocean perch of the Vancouver–Oregon area (fishery and biological characteristics). *Izvestiya TINRO*, 1971, vol. 75, pp. 56–65.
- Snytko V.A. *Morskie okuni, in Biologicheskiye resursy Tikhogo okeana* [Sea bass, in Biological Resources of the Pacific Ocean]. Moscow: Nauka, 1986, pp. 281–310.
- Snytko V.A. *Morskie okuni severnoi chaste Tikhogo okeana* [Rockfishes of the North Pacific]. Vladivostok: TINRO-Center, 2001, 468 p.
- Sorokin V.P. On the reproduction biology of sea bass *Sebastes marinus* L. and *Sebastes mentella* Travin in the Barents and Norwegian seas. O biologii razmnozheniya morskikh okuney *Sebastes marinus* L. i *Sebastes mentella* Travin v Barentsevom i Norvezhskom moryakh. *Tr. soveshchaniy Akad. nauk SSSR, Ikhtiolog. komis.* Moscow: AN SSSR, 1958, vyp. 8, pp. 158–170. (In Russian)
- Sorokin V.P. Some data on gametogenesis and sexual cycle of Pacific ocean perch (Scorpaenidae) (preliminary report). *Materialy rybohozyaitvennyh issledovanij Severnogo bassejna*, 1964, vol. 4, pp. 42–44.
- Tokranov A.M. Distribution and size-age composition of rougheye rockfish *Sebastodes aleutianus* (Scorpaenidae) in the Pacific waters of the Northern Kuril Islands, Eastern Kamchatka and the western part of the Bering Sea. *Journal of Ichthyology*, 1998, vol. 38 (6), pp. 787–793.

- Tokranov A.M. Distribution and size-age composition of the beak perch *Sebastodes alutus* (Sebastidae) in the Pacific waters of the Northern Kuril Islands and Southeastern Kamchatka in the late XXth – early XXIst centuries. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2004, vol. 7, pp. 207–214.
- Tokranov A.M., Davydov I.I. Some questions of the biology of the northern seabass *Sebastodes borealis* (Scorpaenidae) in the Pacific waters of Kamchatka and the western part of the Bering Sea. 1. Spatial bathymetric distribution. *Journal of Ichthyology*, 1997, vol. 37 (6), pp. 798–805.
- Tokranov A.M., Novikov R.N. Distribution and size-age composition of shortspine thornyhead *Sebastolobus alascanus* (Scorpaenidae) in the Pacific waters of Kamchatka and the western part of the Bering Sea. *Journal of Ichthyology*, 1997, vol. 37 (3), pp. 316–322.
- Tokranov A.M., Orlov A.M., Sheyko B.A. *Promyslovye rybi materikovogo sklona prikamchatskih vod* [Commercial fishes of the continental slope of the waters off Kamchatka]. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2005, 52 p.
- Fadeev N.S. Guide to biology and fisheries of fishes of the North Pacific Ocean. Vladivostok: TINRO-Center, 2005, 336 p.
- Fedorov V.V. Species composition, distribution and habitat depths of fishes and fish species of the Northern Kuril Islands. *Commercial and biological studies of fishes in the Pacific waters of the Kuril islands and Adjacent areas of the Okhotsk and Bering seas in 1992–1998*. Moscow: VNIRO, 2000, pp. 7–40.
- Sheiko B.A., Fedorov V.V. *Glava 1. Klass Cephalaspidomorphi – Minogi. Klass Chondrichthyes – Khryashchevy Ryby. Klass Holocephali – Tselenogolovye. Klass Osteichthyes – Kostnye Ryby*. [Chapter 1. Class Cephalaspidomorphi – Lampreys. Class Chondrichthyes – Cartilaginous Fishes. Class Holocephali – Chimaeras. Class Osteichthyes – Bony Fishes.]. Catalog of vertebrates of Kamchatka and adjacent waters. R.S. Moiseev, A.M. Tokranov (eds.). Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatsky Pechatniy Dvor, 2000, pp. 7–69 (166 p.) (In Russian)
- Alverson D.L., Westrheim S.J. A review of the taxonomy and biology of the Pacific ocean perch and its fishery. *Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Int. Expl. Mer.*, 1961, vol. 150, pp. 12–27.
- Chikuni S. Biological study on the population of the Pacific ocean perch in the North Pacific. *Bull. Far. Seas Fish. Res. Lab.*, 1975, № 12, pp. 1–105.
- Chilton D.E., Beamish R.J. Age determination methods for fishes studied by the Groundfish Program at the Pacific Biological Station. *Can. Spec. Publ. Fish. and Aquat. Sci.*, 1982, № 60, pp. 1–98.
- Gunderson D.R. Reproduction patterns of Pacific ocean perch (*Sebastodes alutus*) off Washington and British Columbia and their relation to bathymetric distribution and seasonal abundance. *J. Fish. Res. Bd Canada*, 1971, vol. 28, № 3, pp. 417–425.
- Hanselman D.H., Heifetz J., Fujioka J., Ianelli J.N. Gulf of Alaska Pacific ocean perch / Stock assessment and fishery evaluation report for the ground-fish resources of the Gulf of Alaska as projected for 2004. *North Pacific Fishery Management Council*, Anchorage, 2003, pp. 429–479.
- Love M.S., Bizzaro J.J., Cornthwaite A.M., Fable B.W., Maslenikov K.P. Checklist of marine and estuarine fishes from the Alaska–Yukon Border, Beaufort Sea, to Cabo San Lucas, Mexico. *Zootaxa* 5053, 2021, pp. 1–285. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5053.1.1>
- Love M.S., Yoklavich M.M., Thorsteinson L.K. The rockfishes of the Northeast Pacific. Los Angeles and Berkeley, CA: University of California Press, 2002, 404 p.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. *Fishes of Alaska*. Bethesda, Maryland: Amer. Fish. Soc., 2002, 1037 p.
- Rooper C.N. An ecological analysis of rockfish (*Sebastodes* spp.) assemblages in the North Pacific Ocean along broad-scale environmental gradients. *Fish. Bull.*, 2008, vol. 106, pp. 1–11.
- Vasilets P.M. FMS analyst – computer program for processing data from Russian Fishery Monitoring System, 2015. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.5186.0962>
- Westrheim S.J. Reproduction, maturation, and identification of larvae of some *Sebastodes* (Scorpaenidae) species in the Northeast Pacific Ocean. *J. Fish. Res. Bd Canada*, 1975, vol. 32, № 12, pp. 2399–2411.

Информация об авторах

Ю.К. Курбанов – зав. лабораторией морских рыб Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО), аспирант КамчатГТУ
Р.Т. Овчаренко – ст. специалист Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО)

Information about the authors

Yuri K. Kurbanov – Head of Marine Fish Lab. (KamchatNIRO); Graduate student KamchatGTU
Rinata T. Ovcherenko – Senior Specialist (KamchatNIRO)

Статья поступила в редакцию: 04.12.2023

Одобрена после рецензирования: 11.12.2023

Статья принята к публикации: 12.12.2023

Научная статья / Original article

УДК 599:639.2(265.5)

doi:10.15853/2072-8212.2023.71.92-109



ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ МОРСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И МОРСКОГО РЫБОЛОВСТВА В ПРИКАМЧАТСКИХ ВОДАХ (ПО МАТЕРИАЛАМ МОНИТОРИНГА В 2012–2022 ГГ.)

Корнев Сергей Иванович, Миронова Александра Михайловна

Камчатский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО), Петропавловск-Камчатский, Россия, kornev.s.i@kamniro.ru, mironova.a.i@kamniro.ru

Аннотация. Проведен анализ встречаемости морских млекопитающих на разных видах промысла водных биоресурсов, а также взаимодействия между морскими млекопитающими и морским рыболовством в Охотском и Беринговом морях и тихоокеанских водах, примыкающих к восточному побережью Камчатки и Курильских островов. Выполнена классификация видов морских млекопитающих по степени их зависимости от рыболовства.

Ключевые слова: морские млекопитающие, промысел, китообразные, ластоногие, сивуч, косатка, минтай, треска, сельдь, палтус белокорый, палтус черный

Благодарности: авторы благодарят НКО «Ассоциация добытчиков минтая» и лично ее президента Алексея Витальевича Буглака за финансирование НИР в 2017–2022 гг.; за содействие в работе и помощь наблюдателям — экипажи судов, работавшие на добыче минтая: «Поллукс», «Бакланово», «Мыс Олюторский», генерального директора АО «Океанрыбфлот» Евгения Аликовича Новоселова, экипаж судна «Бухта Преображения», ПАО Преображенская база тралового флота и ее генерального директора Сергея Ивановича Налабордина; а также сотрудников КамчатНИРО и КФ ТИГ ДВО РАН, принимавших участие в сборе материалов по взаимодействию ММ и рыболовства в 2017–2022 гг.: С.В. Агафонова, О.А. Белонович, А.Т. Бычкова, И.А. Блохина, А.И. Шевелева, Ю.К. Коробейникова, Ю.Б. Артюхина.

Для цитирования: Корнев С.И., Миронова А.М. Взаимодействие морских млекопитающих с морским рыболовством в прикамчатских водах (по материалам мониторинга в 2012–2022 гг.) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2023. № 71. С. 92–109.

INTERACTIONS BETWEEN MARINE MAMMALS AND HIGH SEAS FISHERIES IN KAMCHATKA WATERS (BASED ON MONITORING DATA FOR 2012–2022)

Sergey I. Kornev, Alexandra M. Mironova

Kamchatka Branch Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO), Petropavlovsk-Kamchatsky, Russia, kornev.s.i@kamniro.ru, mironova.a.i@kamniro.ru

Abstract. Occurrence of marine mammals in different types of fisheries and interactions between marine mammals and fisheries in the Okhotsk and Bering Seas and the Pacific waters adjacent to the eastern coast of Kamchatka and the Kuril Islands was analyzed. Classification of marine mammal species on their dependence from the fisheries has been made.

Keywords: marine mammals, fishing, cetaceans, pinnipeds, Steller sea lion, killer whale, walleye pollock, cod, herring, Pacific halibut, Greenland halibut

Acknowledgments: authors would like to thank NPO “Association of Pollock Producers” and personally its President Alexey V. Buglak for funding the Scientific Research Work in the period from 2017 to 2022, as well as the crews of pollock fishing vessels “Pollux”, “Baklanovo”, “Cape Olyutorsky”, as well as the General Director of JSC “Oceanrybflot” Evgeny A. Novoselov, the crew of the vessel “Bay Preobrazheniya”, PJSC Preobrazhenskaya Trawl Fleet Base and its General Director Sergey I. Nalabordin for collaboration and assistance to observers. We would also like to thank all staff of KamchatNIRO and KF TIG FEB RAS who participated in the collection of materials on the interaction of MMs and fisheries in the period from 2017 to 2022: S.V. Agafonov, O.A. Belonovich, A.T. Bychkov, I.A. Blokhin, A.I. Shevelev, Yu.K. Korobeinikov, Yu.B. Artyukhin.

For citation: Sergey I. Kornev, Alexandra M. Mironova. Interactions between marine mammals and high seas fisheries in Kamchatka waters (based on monitoring data for 2012–2022) // The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. 2023. Vol. 71. P. 92–109. (In Russian)

Морские млекопитающие (ММ), являясь вершиной трофической пирамиды в Мировом океане, нередко становятся конкурентами рыбо-

ловству при добыче некоторых видов водных биологических ресурсов (ВБР) (Бородин, Владимир, 2001; Barlow et al., 1994; Trites et al.,

1997; Jackson et al., 2001; Northridge, 2002; Angliss, Lodge, 2004; Kaschner, Pauly, 2005; Jusufovski et al., 2019; Tixier et al., 2021).

Проблема «морские млекопитающие – рыболовство» остро обозначилась в мире со второй половины XX в. В первую очередь, это связано с освоением человеком водных пространств, морей и началом активного рыболовства. Орудия лова: тралы, сети и другие приспособления, в которые попадает рыба, привлекают многих морских млекопитающих (Бурканов и др., 2017а; Fowler, 1982; Lowry et al., 1982; Northridge, Hofman, 1999; Jackson et al., 2001; Kaschner, Pauly, 2005).

В настоящее время по многим видам промысла с морскими млекопитающими зарегистрированы конфликтные взаимоотношения: например, между дельфинами, морскими свиньями, кашалотом, малым полосатиком с одной стороны и промыслом тунца, монарха, тресковых видов рыб с другой стороны (Northridge, 2002; Kaschner, Pauly, 2005; Jusufovski et al., 2019; Tixier et al., 2021); косаткой и промыслом палтусов (Корнев, 2002; Корнев и др., 2005, 2014; Корнев, Белонович, 2020; Белонович и др., 2023; Visser, 2000); ларгой и промыслом лосося сетями и ставными неводами (Бурканов, 1990; Корнев, 2019а; Корнев, Бычков, 2021; Корнев, Миронова, 2023); сивучем и промыслом минтая, трески, сельди и терпуга) (Корнев, 2002, 2019б, 2022; Бурканов и др., 2017б; Lowry et al., 1988).

Взаимодействие ММ с рыболовством некоторые авторы (Бородин, Владимиров, 2001; Корнев и др., 2022) вполне обоснованно предлагали разделить на три составных раздела: 1) конкуренция между ними за ресурсы морских гидробионтов (за одни и те же виды ВБР); 2) прямой ущерб рыболовству от ММ после выедания ВБР в орудиях рыболовства и их повреждения; 3) случайный прилов или гибель самих ММ от рыболовства и его орудий лова.

Основной целью данного исследования являлось изучение взаимодействия между ММ и морским рыболовством в Охотском и Беринговом морях и тихоокеанских водах, примыкающих к восточному побережью Камчатки и Курильских островов, а также классификация ММ по степени их зависимости от рыболовства.

По характеру взаимодействия с промысловыми судами и орудиями лова мы предложили разделить морских млекопитающих (ММ) на три условные группы: 1) активно взаимодействующие или являющиеся «нахлебниками»;

2) извлекающие выгоды от нахождения вблизи от промысловых судов во время их тралений; 3) избегающие промысловых судов, встречающихся во время миграций, транзитных проходов или в местах размножения (Корнев и др., 2022).

В свою очередь, рыболовство на ММ может оказывать как прямое воздействие (случайный прилов и гибель животных от орудия лова, травмы, полученные животными при промысле и т. д.), так и косвенное или опосредованное (вылов рыб и беспозвоночных, который может приводить к сокращению их запасов – объектов питания ММ, в районах кормления ММ и т. д.) (Никулин и др., 2004; Корнев, 2019б; Bradford et al., 2009).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Наблюдения по взаимодействию морских млекопитающих и различных видов промысла (при траловом промысле сельди и минтая и ярусном промысле трески и палтусов) проводились сотрудниками Камчатского филиала ФГБНУ «ВНИРО» (КамчатНИРО), а также Камчатского филиала ТИГ ДВО РАН с борта рыбопромысловых судов в период 2012–2022 гг. Наблюдения по взаимодействию ММ с промыслами проводились на 11 рейсах (табл. 1).

Все наблюдения по взаимодействию ММ с рыбными промыслами были выполнены подготовленными специалистами, являющимися сотрудниками лабораторий по изучению морских млекопитающих, либо получившими подробный инструктаж и освоившими методику таких наблюдений.

Наблюдения за присутствием морских млекопитающих вокруг промыслового судна проводились с верхнего мостика или с ходовой рубки (мостика) как невооруженным глазом, так и с использованием бинокля в течение всего светлого времени суток, за исключением ненастных дней. Суть наблюдений за присутствием морских млекопитающих у судна заключалась в осмотре акватории с интервалом в несколько минут («сканирование»). Каждое утро отмечали время начала наблюдений, видимость в километрах, облачность, волнение моря, зыбь. Если наблюдатель прерывал наблюдения более чем на 15 минут, отмечалось окончание наблюдений. Все изменения погодных условий подробно фиксировались. Если в акватории наблюдались морские млекопитающие, регистрировались время, координаты встречи, угол от курса судна, расстояние до

животных, видовая принадлежность животных, их количество и поведение. При проведении промысловых операций также регистрировали характер взаимодействия с судном или орудием лова (если имелось). Фотографирование морских млекопитающих выполнялось при помощи специального фотоаппарата длиннофокусным объективом с регистрацией координат.

Встречаемость ММ у судов рассчитывалась как отношение количества встреч ММ и количества животных к количеству суток, проведенных судном на промысле.

Косаток, встреченных на промысле гидробионтов, мы идентифицировали по седловидному пятну, имеющему уникальный рисунок для всей семьи животных (Бурдин и др., 2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Суммарное распределение ММ в водах, примыкающих к п-ову Камчатка, по взаимодействию с рыболовством приведено на рисунках 1 и 2.

Таблица 1. Наблюдения по взаимодействию морских млекопитающих и рыболовства, выполненные в 2012–2022 гг.

Table 1. Observations on the interaction of marine mammals and fisheries made in 2012–2022

Вид промысла Type of fishery	Море Sea	Название судна Vessel name	Сроки Dates	С/с на промысле Vessel-days on fishing	Наблюдатель Observer
Тrawl, минтай, сельдь Trawl, walleye pollock, herring Тrawl, минтай, сельдь, треска Trawl, walleye pollock, herring, Pacific cod	Охотское Sea of Okhotsk	БМРТ «Бакланово» BMRT "Baklanovo"	02.01.2017– 25.04.2017	105	Блохин И.А.* Blokhin I.A.
	Берингово Bering Sea	БМРТ «Мыс Олюторский» BMRT “Mys Olutorsky”	24.08.2019– 11.10.2019	45	Миронова А.М.* Mironova A.M.
	Берингово Bering Sea	БМРТ «Поллукс» BMRT "Polluks"	30.08.2021– 25.10.2021	41	Коробейников Ю.К.** Korobeibikov Yu.K.
Тrawl, минтай Trawl, walleye pollock	Берингово и северная часть Тихого океана Bering Sea and Northern Pacific Ocean	БМРТ «Бухта Преображения» BMRT "Bukhta Preobrazheniya"	31.08.2022– 18.11.2022	73	Шевелев А.И.** Shevelev A.I.
Ярус, черный палтус Longline, Pacific black halibut	Охотское Sea of Okhotsk	РС «Командор» RS "Komandor"	29.02.2012– 12.04.2012	41	Белонович О.А.* Belonovich O.A.
	Охотское Sea of Okhotsk	CPTM «Алдан» SRTM "Aldan"	01.02.2019– 14.05.2019	90	Агафонов С.В.* Agafonov S.V.
	Охотское Sea of Okhotsk	CPTM «Алдан» SRTM "Aldan"	05.02.2020– 11.04.2020	67	Бычков А.Т.* Bychkov A.T.
	Охотское Sea of Okhotsk	CPTM «Алдан» SRTM "Aldan"	05.02.2021– 08.04.2021	59	Бычков А.Т.* Bychkov A.T.
	Берингово Bering Sea	СЯМ «Тарпон» SYaM "Tarpon"	06.03.2019– 29.04.2019	29	Белонович О.А.* Belonovich O.A.
Ярус, треска, палтусы Longline, Pacific cod, halibuts	Берингово и северная часть Тихого океана Bering Sea and Northern Pacific Ocean	CPTM «Алдан» SRTM "Aldan"	13.04.2020– 10.05.2020	21	Бычков А.Т.* Bychkov A.T.
	Берингово Bering Sea	СЯМ «Бланкет» SYaM "Blanket"	13.03.2020– 08.08.2020	141	Миронова А.М.* Mironova A.M.
	Берингово Bering Sea	СЯМ «Калам» SYaM "Kalam"	30.10.2020– 17.12.2020	35	Миронова А.М.* Mironova A.M.

Примечание. *Сотрудники КамчатНИРО. **Сотрудники КФ ТИГ ДВО РАН.
Note. *Employees of KamchatNIRO. **Employees of KF TIG FEB RAS.

За весь период данного исследования на траловом промысле минтая, сельди и трески в Охотском море отмечено 203 встречи ММ, в Беринговом море – 480 встреч, а на промысле донными ярусами палтусов и трески в Беринговом море и тихоокеанских водах, примыкающих к п-ову Камчатка и Северным Курильским островам, отмечено 234 встречи ММ, в Охотском море – 101 встреча ММ (табл. 2, 3, 4, 5, 6).

Траловый промысел минтая, сельди и трески. Охотское море

Наблюдения на траловом промысле минтая и сельди были выполнены сотрудником КамчатНИРО И.А. Блохиным на БМРТ «Бакланово» в январе–апреле 2017 г. (Блохин, 2019). Всего судно находилось на промысле 105 суток (табл. 2).

Подавляющее большинство видов морских млекопитающих, встреченных в Охотском море на траловом промысле минтая и сельди в 2017 г., не проявляли какой-либо реакции или

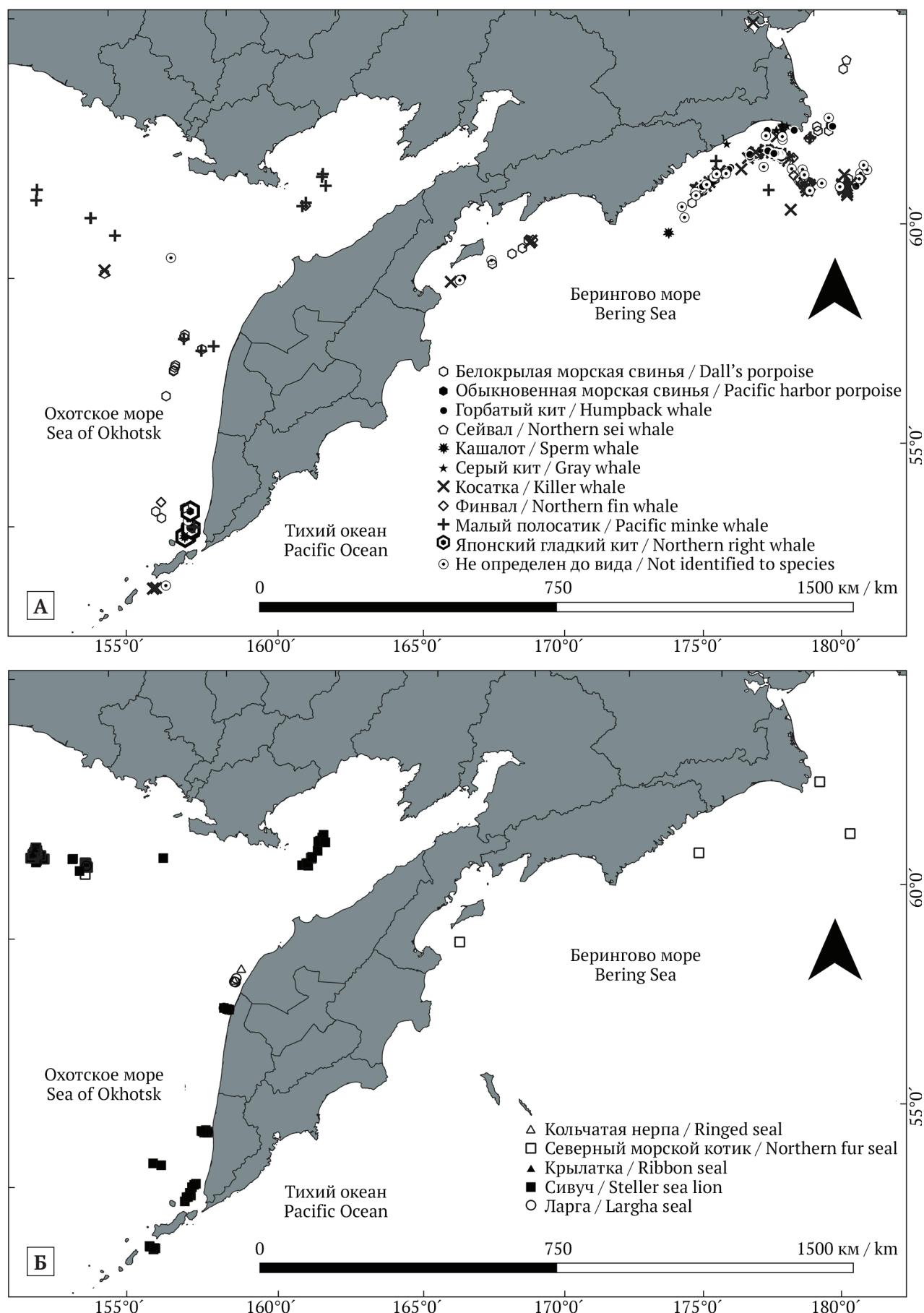


Рис. 1. Встречи ММ на промысле минтая и сельди трашовыми орудиями лова в 2012–2022 гг.: А) распределение встреч китообразных; Б) распределение встреч ластоногих
Fig. 1. MM encounters in the walleye pollock and herring trawl fisheries in 2012–2022: А) distribution of cetacean encounters; Б) distribution of pinniped encounters

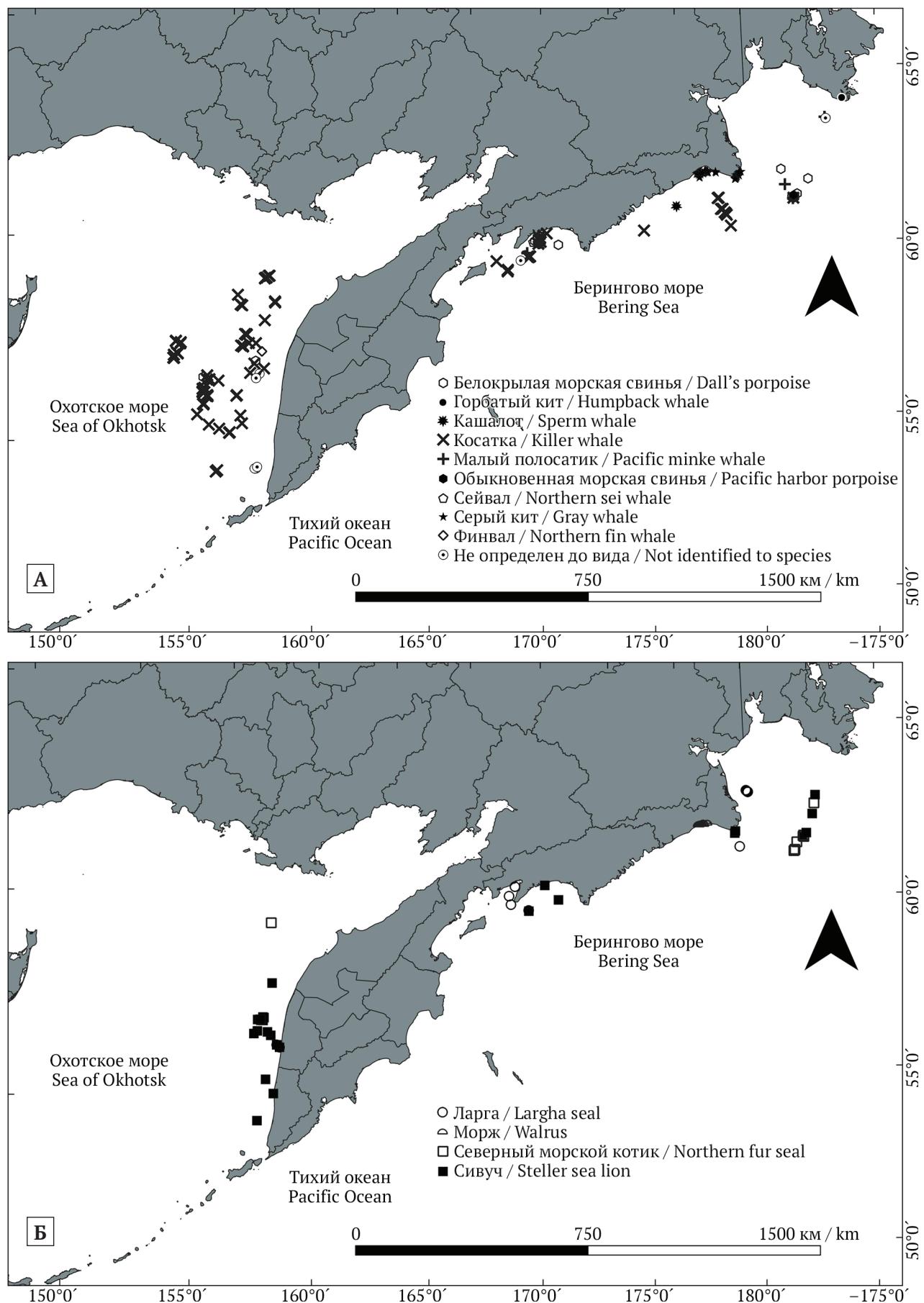


Рис. 2. Встречи ММ на промысле крючковыми ярусами в 2012–2022 гг.: А) распределение встреч китообразных; Б) распределение встреч ластоногих
Fig. 2. MM encounters in the longline fisheries in 2012–2022: A) distribution of cetacean encounters; B) distribution of pinniped encounters

Таблица 2. Встречаемость ММ на траловом промысле минтая в Охотском море от количества суток, проведенных судном на промысле в 2017 г. на БМРТ «Бакланово» с 02.01.2017 по 25.04.2017
Table 2. Occurrence of marine mammals in the walleye pollock trawl fisheries in the Sea of Okhotsk, depending on the number of vessel-days of the “Baklanovo” factory trawler spent fishing in 2017 from January 1 to April 25

Вид Species	Кол-во встреч Encount. number	Кол-во животных Animal number	Частота встречаемости на промысле, в сутки Occurrence frequency on fishing a day	Встречено живот- ных в сутки Encounters a day
Сивуч Steller sea lion	95	633	0,90	6,03
СМК NFS	27	50	0,26	0,48
Ларга Larga seal	19	278	0,18	2,65
Крылатка Ribbon seal	16	216	0,15	2,06
Акиба Bering ring seal	2	3	0,02	0,03
Малый полосатик Pacific minke whale	17	29	0,16	0,28
Японский кит Northern right whale	5	15	0,05	0,14
Финвал Northern fin whale	3	4	0,03	0,04
БМС Dall's porpoise	14	69	0,13	0,66
Косатка Killer whale	1	1	0,01	0,01
Кашалот Sperm whale	2	7	0,02	0,07
Кит (до вида не определен), Whale (not identified to species)	2	2	0,02	0,02
Всего / In total	203	1307	1,93	12,45

заметного интереса к работающим промысловым судам ни в процессе лова рыбы, ни в процессе ее обработки. По взаимодействию с судами на траловом лове минтая и сельди, сложившемуся в 2017 г., ММ можно разделить по трем условным группам. К первой группе (активно взаимодействующие или являющиеся «нахлебниками») мы относим только сивуча. Ко второй группе («извлекающие выгоды от нахождения вблизи от судов во время их тралений») можно отнести малого полосатика, северного морского котика (СМК). К третьей группе («избегающие промысловых судов») следует отнести все остальные виды ММ, которые были встречены на промысле: тихоокеанскую белокрылую морскую свинью (БМС), обыкновенную морскую свинью (ОМС), косатку, кашалота, финвала и японского гладкого кита, ларгу, крылатку и акибу.

Траловый промысел минтая, сельди и трески. Берингово море и тихоокеанские воды, примыкающие к Камчатке и Северным Курильским островам

Проанализировано три рейса — за 2019, 2021 и 2022 г. (табл. 3).

В 2019 г. в Беринговом море на промысле минтая, сельди и трески (наблюдатель А.М. Миронова) ММ, которых можно было бы отнести

к первой группе животных — «нахлебников», не отмечалось. Ко второй группе («извлекающие выгоды от нахождения вблизи от судов во время их тралений») в 2019 г. можно отнести два вида китов: горбача и малого полосатика. К третьей группе («избегающие судов или встреченные случайно») отнесены тихоокеанская белокрылая морская свинья, косатка, сиваль, серый кит, СМК, не определенный до вида кит (табл. 3).

С 10 по 21 сентября 2021 г., по данным наблюдателя Ю.К. Коробейникова, непосредственно при тралении на промысле минтая в Западно-Беринговоморской подзоне 19 раз отмечались косатки, численностью в группе до 12 особей. Эту же группу животных отмечал также другой наблюдатель, Ю.Б. Артюхин, находящийся на другом судне в этом же районе промысла. Впервые за годы наблюдений данный вид проявлял активность и взаимодействовал с работающим судном на траловом промысле минтая. Эти факты позволяют нам отнести косатку к первой группе зависимых животных («нахлебников») на данном промысле в Беринговом море. Косатки могли питаться как минтаем, так и многочисленным приловом, отмечавшимся у промыслового судна: стрелозубый палтус (видимо, азиатский и американский), скаты 2–3 видов, белокорый палтус, камбалы, бычки разных видов, красные

окуни (клювач, шипощеки), черный палтус. В 2021 г. также было зарегистрировано кормление косаток у судов, однако вид рыб не был определен наблюдателем.

Как было установлено по фотоснимкам, в 2021 г. эти две семьи косаток по-переменно отмечались в сентябре–октябре у двух судов, ведущих траловый промысел минтая (рис. 3). Обе семьи косаток, встреченные в 2021 г. севернее м. Наварин, в 2022 г. снова были отмечены приблизительно в этом же месте (в одной промысловой подзоне, у другого судна) наблюдателем А.И. Шевелевым (рис. 4). На рисунках 3 (Б, В) и 4 (А, Б, В) помечены косатки, принадлежащие к одним семьям, что видно по сходству рисунков седловидного пятна.

По-видимому, прекращение вылова палтусов из-за оскудения запасов этого биоресурса в Беринговом и Охотском морях повлекло за собой изменение в поведении косаток и привело к поиску альтернативных способов питания у рыболовных судов. В 2023 г. отмечено также питание косаток у ярусов, вылавливающих треску. Раньше косатки не подходили к судам, находящимся на промысле трески, и к судам, работающим с тралами.

Ко второй группе («извлекающих выгоды» от работающих судов) в 2021 г. можно отнести такие виды китов: горбатый кит и малый полосатик, которые отмечались у тралящего судна в непосредственной близости. Эти виды неоднократно были отмечены у орудий лова и в местах, где проходил промысел рыб. Вероятно, киты получали возможность легче обнаруживать или добывать себе корм рядом с тралом, в котором находилась пойманная рыба. К третьей группе («избегающие судов или встреченные случайно») в 2021 г. мы отнесли финвала, серого кита, моржа, СМК, БМС и ОМС и китов, вид которых не был определен.

В 2022 г. в Тихоокеанской подзоне Северо-Курильской зоны к активно взаимодействующим или относящимся к первой группе «нахлебников» следует отнести сивучей. Ко второй группе, как «извлекающим выгоду от нахождения

Таблица 3. Встречаемость ММ на траловом промысле минтая, сельди и трески в Беринговом море от количества суток, проведенных судном на промысле в 2019–2021, 2022 гг. Сроки промысла указаны в таблице 1
Table 3. Occurrence of marine mammals in the walleye pollock, herring and cod trawl fishery in the Bering Sea depending on the number of days the vessel spent fishing in 2019, 2021, 2022

Вид Species	Сроки промысла / Dates of fishing			
	24.08.2019–11.10.2019 (45 суток / 45 days)		30.08.2021–25.10.2021 (41 сутки / 41 days)	
Кол-во встреч Enc. Number of animals	Кол-во животных в сутки Enc. a day	Встречено животных в сутки Enc. a day	Встречено животных в сутки Enc. a day	Встречено животных в сутки Enc. a day
Сивуч / Steller sea lion	—	—	—	—
СМК / NFS	1	1	0,02	0,02
Морж / Walrus	—	—	—	—
Финвал / Fin whale	—	—	—	—
Сейвал / Sei whale	1	1	0,02	0,02
Горбатый кит Humpback whale	202	333	4,49	7,40
Малый полосатик Minke whale	28	36	0,62	0,80
Серый кит / Gray whale	2	7	0,04	0,16
БМС / Dall's porpoise	15	41	0,33	0,91
ОМС / PHP	—	—	—	—
Косатка / Killer whale	13	91	0,29	2,02
Кашалот / Sperm whale	—	—	—	—
Кит* / Whale*	6	7	0,13	0,16
Всего / In total	268	517	5,96	11,49
Примечание: 2022 – включая тихоокеанские воды, примыкающие к Камчатке и Северным Курильским островам. Кит* – не определенный до вида кит Note: 2022 – including Pacific waters adjacent to Kamchatka and the Northern Kuril Islands. Whale* – not identified to species				
Встречено животных в сутки Enc. a day				
31.08.2022–18.11.2022 (73 сутки / 73 days)				
Встречено животных в сутки Enc. a day				
Встречено животных в сутки Enc. a day				

вблизи от судов» во время промысловой активности, — косатку, к нейтральным — косатку и зубатых китов, не определенных до вида. Не все косатки реагируют одинаково на суда, работающие с тралами, поэтому их следует отнести к разным группам животных по предложенной нами классификации в каждом промысловом районе.

В 2022 г. в Карагинской подзоне Восточно-Камчатской зоны все встреченные во время промысла минтая ММ (горбач, финвал, тихоокеанская белокрылая морская свинья, ко-

сатка, северный морской котик, усатые и зубатые киты, не определенные до вида, неопознанные киты) были нейтральны к промыслу или никак не взаимодействовали с работающими судами.

По наблюдениям А.И. Шевелева, в 2022 г. в Западно-Беринговоморской зоне во время тралиния и переработки рыбы на промысле минтая косатки отмечены 10 раз в составе групп численностью до 12 животных. Эти звери отмечались приблизительно в тех же районах промысла, что и косатки, отмеченные в 2021 г. Поэтому



Рис. 3. Две семьи косаток, впервые отмеченные у тралящего судна в Беринговом море 21–22.09.2021. Фото Ю.Б. Артюхина
Fig. 3. Two families of killer whales encountered near trawling vessel in the Bering Sea first time on 21–22.09.2021.
Photo by Yu.B. Artyukhin

мы относим взаимодействие косаток на промысле минтая в 2022 г. к группе «нахлебников», или зависимых от промысла животных.

Во второй группе ММ в 2022 г. в Западно-Беринговоморской зоне, «проявляющих интерес к судну» либо каким-либо образом взаимодействующих с ним, в 2022 г. были финвал, малый полосатик, горбач, неопознанные виды зубатых и усатых китов. Финвал отмечался 14 раз от 1 до 3 животных на расстоянии от 100 м и до 2 км от работающего судна. Малый полосатик часто появлялся у судна у ваерных троек, подныривая под ними. Однако кормление кита у трала зафиксировано не было. В 2022 г. в Западно-Беринговоморской зоне были отмечены следующие ММ, нейтральные к промыслу (3-я группа): белокрылая морская свинья, северный морской котик, неопознанные виды зубатых и усатых китов.

В разных подзонах наблюдали разные реакции косаток на работающие суда, вероятно, это разные группы или семьи животных.

Лов донными ярусами черного палтуса (Охотское море)

Наблюдатель О.А. Белонович с 29 февраля по 12 апреля 2012 г. в Охотском море вела наблюдения за влиянием косаток на донный крючковый ярус при лове черного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides*), белокорого палтуса (*Hippoglossus hippoglossus*) при прилове трески (*Gadus macrocephalus*) и ската (*Bathyraja sp.*). Косатки у порядков зафиксированы 13 раз при среднем количестве в группе 6,4 (от 1 до 10) особей (Белонович, Бурканов, 2012). Из 41 суток промысла встречаемость косаток у ярусов составила 0,32 в сутки и 3,1 животных в одни сутки промысла (табл. 4).



Рис. 4. Две семьи косаток, повторно отмеченные у тралящего судна в Беринговом море 17.11.2022. Фото А.И. Шевелева

Fig. 4. Two families of killer whales encountered near trawling vessel in the Bering Sea repeatedly on 17.11.2022. Photo by A.I. Shevelev

Таблица 4. Встречаемость косаток и других ММ на промысле палтусов донным крючковым ярусом в Охотском море от количества суток, проведенных судном на промысле в 2012, 2019 гг. Сроки промысла указаны в таблице 1

Table 4. Occurrence of killer whales and other marine mammals in the halibut bottom longline fishery in the Sea of Okhotsk depending on the vessel-days spent fishing in 2012 and 2019

Вид Species	Сроки промысла / Dates of fishing							
	29.02.2012–12.04. 2012 (41 сутки / 41 days)				01.02.2019–14.05.2019 (90 суток / 90 days)			
Вид Species	Кол-во встреч Enc. number	Кол-во животных Number of animals	Встреч в сутки Encounters a day	Встречено животных в сутки Animals a day	Кол-во встреч Enc. number	Кол-во животных Number of animals	Встреч в сутки Encounters a day	Встречено животных в сутки Animals a day
Финвал Fin whale	–	–	–	–	1	1	0,01	0,00
Косатка Killer whale	13	127	0,32	3,1	32	144	0,36	1,60
Всего In total	13	127	0,32	3,1	33	145	0,37	1,61

В Охотском море «нахлебничество» косаток распространено во всех промысловых подзонах на сетном и ярусном лове черного палтуса с конца 1990-х годов по настоящее время (Корнев, 2002; Корнев и др., 2006, 2014; Корнев, Белонович, 2020; Белонович и др., 2023).

В 2019 г., по наблюдениям С.В. Агафонова, из 90 суток промысла косатки у орудий лова встречались 32 раза, встречаемостью 0,36 в сутки и 1,6 животных в сутки в течение промысла (табл. 4).

По наблюдениям А.Т. Бычкова, в 2020 г. из 67 суток промысла черного палтуса в Охотском море косатки присутствовали 18 раз (или 0,23 встречи в сутки), а в 2021 г., по данным того же наблюдателя, всего отмечено 4 встречи косаток (0,06 встреч в сутки и 0,22 животных за одни сутки промысла) (табл. 5).

Лов донными ярусами палтусов и трески в Беринговом море и тихоокеанских водах, примыкающих к п-ову Камчатка и Северным Курильским островам

В 2019 г. на промысле трески и палтусов в Беринговом море, по сведениям О.А. Белоно-вич, зависимыми от промысла и относящими-ся к «нахлебникам» были косатки, однако они объедали порядки только два раза из четырех, когда появлялись у работающего судна. Другие виды ММ не проявляли никакого интереса к работающему судну (табл. 6).

В 2020 г. сведения по взаимодействию ММ и работающего судна на ярусах собирали наблю-датели А.Т. Бычков и А.М. Миронова (табл. 6).

Косатки, взаимодействующие с промыслом, наблюдались лишь в районе, расположенному южнее мыса Наварин, на изобатах 145–200 ме-тров. За исследуемый период в данном районе

велся промысел трески с приловом палтусов и окуней.

В Беринговом море встреча косаток была единственный раз — 6 мая 2020 г. На первой кассете порядка № 39 также появились призна-ки нападения косаток — полное отсутствие черного палтуса, основного объекта промысла. На отдельных крючках имелись только остатки от жаберных крышек рыб, а сами тушки были сорваны косатками.

Присутствие косаток отмечалось 23 и 24 но-ября 2020 г. у судов, ведущих ярусный промы-сел трески к югу от мыса Наварин. После появ-ления косаток в уловах перестал попадаться белокорый палтус.

В 2020 г. зарегистрирован единственный слу-чай объедания улова трески сивучем непосред-ственно вблизи выборки порядка на протяжении 20 минут. Сивуч находился непосредственно вблизи выборки порядка из воды (1,5–2 м) и съе-дал треску, которая падала с крючков в воду. Ино-гда рыбаки падающую с крючков рыбу подхва-тывают снова баграми, поэтому такое поведение сивуча следует отнести к нахлебничеству.

Таким образом, «нахлебниками» на про-мысле трески и палтусов ярусами в Беринговом море в 2020 г. являлись только косатка и сивуч. Их присутствие у ярусов было непродолжи-тельный и встречалось всего от 4 до 20 раз, од-нако существенного влияния на промысел они не оказывали, поскольку основным объектом на промысле являлась треска, а палтусы лови-лись в прилове в небольшом количестве.

Остальные виды ММ, встреченные на дан-ном виде промысла в 2019–2020 гг. (табл. 6) в Беринговом море, интереса к работающим су-дам не проявляли.

Таблица 5. Встречаемость косаток и других ММ на промысле палтусов и трески донным крючковым яру-сом в Охотском море от количества суток, проведенных судном на промысле в 2020–2021 г.
Table 5. Occurrence of killer whales and other marine mammals in halibut and cod bottom longline fisheries in the Sea of Okhotsk, depending on the vessel-days spent fishing in 2020–2021

Вид Species	Сроки промысла / Dates of fishing							
	05.02.2020–11.04.2020 (67 суток / 67 days)				05.02.2021–08.04.2021 (59 суток / 59 days)			
	Кол-во встреч Enc. number	Кол-во животных Number of animals	Встреч в сутки Encounters a day	Встречено животных в сутки Animals a day	Кол-во встреч Enc. number	Кол-во животных Number of animals	Встреч в сутки Encounters a day	Встречено животных в сутки Animals a day
Сивуч Steller sea lion	3	5	0,04	0,07	17	51	0,29	0,86
CMK / NFS	1	1	0,01	0,01				
Ларга Largha seal	1	1	0,01	0,01	2	42	0,03	0,71
БКМС Dall's porpoise	2	5	0,03	0,07	—	—	—	—
Финвал Fin whale	1	2	0,01	0,03	—	—	—	—
Косатка Killer whale	18	45	0,27	0,67	4	15	0,07	0,25
Кит* / Whale*	3	8	0,04	0,12	3	3	0,05	0,05
Всего / In total	29	67	0,43	1,00	26	111	0,44	1,88

Примечание / Note: Кит* — не определенный до вида кит / Whale* not identified to species

Таблица 6. Встречаемость косаток и других ММ на промысле палтусов и трески донным крючковым ярусом в Беринговом море от количества суток, проведенных судном на промысле в 2019–2020 гг.
Table 6. Occurrence of killer whales and other marine mammals in the halibut and cod bottom longline fisheries in the Bering Sea, depending on the vessel-days spent fishing in 2019–2020

Вид Species	Сроки промысла / Dates of fishing							
	06.03.2019–29.04.2019 (29 суток / 29 days)				13.04.2020–10.05.2020; 13.03.2020– 08.08.2020; 30.10.2020–17.12.2020 (всего 197 суток / total 197 days)			
	Кол-во встреч Enc. number	Кол-во животных Number of animals	Встреч в сутки Encounters a day	Встречено животных в сутки Animals a day	Кол-во встреч Enc. number	Кол-во животных Number of animals	Встреч в сутки Encounters a day	Встречено животных в сутки Animals a day
Сивуч Steller sea lion	4	11	0,14	0,38	7	12	0,04	0,06
СМК / NFS	–	–	–	–	7	7	0,04	0,04
Ларга Largha seal	–	–	–	–	18	121	0,09	0,61
Морж / Walrus	–	–	–	–	15	41	0,08	0,21
Финвал / Fin whale	3	6	0,10	0,21	–	–	–	–
Сейвал / Sei whale	2	4	0,07	0,14	–	–	–	–
Серый кит Gray whale	–	–	–	–	131	149	0,66	0,76
Малый полосатик Pacific minke whale	1	2	0,03	0,07	3	3	0,02	0,02
Горбатый кит Humpback whale	–	–	–	–	1	1	0,01	0,01
БКМС Dall's porpoise	4	11	0,14	0,38	8	23	0,04	0,12
ОМС / PHP	–	–	–	–	1	1	0,01	0,01
Косатка Killer whale	5	43	0,17	1,48	20	97	0,10	0,49
Кашалот Sperm whale	–	–	–	–	1	1	0,01	0,01
Кит* / Whale*	–	–	–	–	3	5	0,02	0,03
Всего / In total	19	77	0,66	2,66	215	461	1,09	2,34

Примечание / Note: Кит* – не определенный до вида кит / Whale* not identified to species

Таблица 7. Суммарная таблица по видам «нахлебников» ММ, взаимодействующих с различными видами промысла ВБР в Охотском и Беринговом морях в 2012–2022 гг.
Table 7. Consolidated table of “parasite” species interacting with different types of fishery in the Sea of Okhotsk and Bering Sea in 2012–2022

Вид Species	Вид промысла / Fishery type					
	Трал (минтай) Trawl (walleye Pollock)		Ярус (палтуса) Longline (halibut)		Ярус (треска и прилов палтусов) Longline (Pacific cod and bycatch of halibuts)	
	ОМ	БМ	ОМ	БМ	ОМ	БМ и ТВ
Косатка Killer whale	–	+	+	+	+	+
Сивуч Steller sea lion	+	–	+	+	+	+

Примечание. ОМ – Охотское море, БМ – Берингово море, БМ и ТВ – Берингово море и тихоокеанские воды, примыкающие к Камчатке и Северным Курильским островам.
Note. OM – the Sea of Okhotsk, BM – the Bering Sea, BM and TV – the Bering Sea and the Pacific Ocean waters adjacent Kamchatka and the Northern Kuril Islands.

ММ-«нахлебники», которые не были встречены на траловом промысле минтая ни разу, это косатка в Охотском море и сивуч в Беринговом (табл. 7). На ярусном промысле палтусов и трески эти виды были отмечены как в Охотском, так и в Беринговом море (табл. 7).

ММ, взаимодействующие с различными видами промысла, представлены в таблице 8. ММ, являющиеся «нейтральными» к промыслу и оказавшиеся случайно у промысловых судов, отмечены в таблице 9.

Прилов и повреждения ММ на рыбном промысле

На траловом промысле за весь период наблюдений с 2012 по 2022 гг. случаев попаданий ММ в орудия лова было немного. В 2017 г. в

Охотском море на всем промысле отмечено попадание в тралы сивучей в количестве 4 особей, один зверь (взрослый секач) был живым ипущен в море без повреждений, 3 животных (все самцы-секачи) оказались мертвые (Корнев, 2019б). Пятого января 2023 г. мертвый взрослый самец сивуча был пойман в трал БМРТ «Бухта Преображения» в Северо-Охотоморской подзоне, а 12 апреля 2023 г. в этой же подзоне в трале обнаружен мертвый тюлень – крылатка. Вероятно, животные погибли в трале и были подняты на борт судна мертвыми.

На ярусном лове палтусов и других донных рыб исследователями отмечались ранее повреждения на теле китов, контактирующих с орудиями лова (Артюхин и др., 2010; Корнев и др., 2014). Отмечен случай гибели японского

Таблица 8. ММ, взаимодействующие с промыслом ВБР («извлекающие выгоду») в 2012–2022 гг.
Table 8. Marine mammals interacting with the ABR fishery (“profteteers”) in 2012–2022

Вид Species	Вид промысла / Type of fishery					
	Трап (минтай) Trawl (walleye pollock)		Ярус (палтуса) Lingline (halibut)		Ярус (треска и прилов палтусов) Longline (Pacific cod and bycatch of halibuts)	
	ОМ Sea of Okhotsk	БМ Bering Sea	ОМ Sea of Okhotsk	БМ Bering Sea	ОМ Sea of Okhotsk	БМ и ТВ Bering Sea and PO waters
Горбач Humpback whale	–	+	–	–	–	–
Кашалот Sperm whale	+	+	–	–	–	–
МП Minke whale	+	+	–	–	–	–
Финвал Fin whale	+	+	–	–	–	–
Сейвал Sei whale	+	+	–	–	–	–

Примечание. К «извлекающим выгоду от нахождения вблизи орудий лова» мы относили ММ, которые проявляли активность и кормовое поведение, но не были замечены непосредственно у орудий лова и не поедали рыбу и других гидробионтов из них.

Note. We considered “profiteers due to being near fishing gears” to include MM that exhibited activity and foraging behavior, but were not observed directly near the gears and did not steal fish or other hydrobionts from.

Таблица 9. Нейтральные виды ММ к промыслу ВБР и встреченные случайно в 2012–2022 гг.
Table 9. Neutral MM species to the ABR fishing, encountered by chance in 2012–2022

Вид Species	Вид промысла / Type of fishery					
	Трап (минтай) Trawl (walleye pollock)		Ярус (палтуса) Lingline (halibut)		Ярус (треска и прилов палтусов) Longline (Pacific cod and bycatch of halibuts)	
	ОМ Sea of Okhotsk	БМ Bering Sea	ОМ Sea of Okhotsk	БМ Bering Sea	ОМ Sea of Okhotsk	БМ и ТВ Bering Sea and PO waters
Японский кит Right whale	+	–	–	–	–	–
Серый кит Gray whale	–	+	–	+	–	+
БМС Dall's porpoise	+	+	+	+	+	+
OMC / PHP	+	+	+	+	+	+
Морж Walrus	–	+	–	–	–	+
CMK / NFS	+	+	+	–	–	+
Ларга Largha seal	+	+	+	+	–	–
Акиба Ringed seal	+	–	–	–	–	–
Крылатка Ribbon seal	+	–	–	–	–	–

Примечание. К нейтральным видам ММ к промыслу ВБР мы относили те, которые проходили транзитно или перпендикулярно движущемуся судну с орудиями лова или на большом расстоянии от него, обычно свыше 100 м и более, и никак не реагировали на орудия лова.

Note. Neutral MM species to the ABR fishery were those species that passed in transit or perpendicular to a moving fishing vessel or at a great distance from, usually over 100 m or more, and did not respond to fishing gear.

гладкого кита в дрифтерных сетях на юге Камчатки — у м. Лопатка (Kornev, 1994).

Косатки могут запутываться в ярусах (Matkin, Saulitis, 1994; Saulitis et al., 2000). На Аляске отмечено сообщение о находке на берегу пролива Принца Уильяма туши косатки с палтусовым крючком в желудке (Matkin, Saulitis, 1994).

В 2012–2022 гг. другие виды ММ в качестве прилова, кроме сивуча и крылатки, в ходе данного исследования не отмечались.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время, после прекращения промысла китов в 1986 г. в российских водах, в Северной Пацифике многими исследователями отмечается рост численности таких видов китов, как горбач, финвал, малый полосатик, кашалот, северный плавун и других (Бурдин и др.,

2009; Бурканов и др., 2017б; Корнев и др., 2006, 2012; Tamura, Fujise, 2002). Возможно, возросшая численность китообразных является одной из причин более частого их появления и вступления во взаимодействие с рыболовными судами. При этом большая часть встреченных китообразных у промысловых судов не проявляют интереса к орудиям лова и отмечаются как транзитные.

Известно, что наряду с зоопланктоном в рацион горбатых китов и финвала входят тихоокеанская сельдь и минтай (Kawamura, 1980; Lowry et al., 1988; Tamura and Fujise, 2002; Witteveen et al., 2006, 2008). Скорее всего, эти виды китов используют акваторию промыслового района для нагула и активно не взаимодействуют с промысловыми судами.

Таким образом, наши наблюдения показали, что морские млекопитающие могут прояв-

лять или не проявлять какого-либо взаимодействия с рыболовными судами. По нашей классификации, морские млекопитающие в Охотском и Беринговом морях и тихоокеанских водах, примыкающих к Камчатке, могут быть отнесены к трем категориям по отношению к рыболовным судам и орудиям лова: 1) зависимые, или «нахлебники»; 2) извлекающие выгоду; 3) нейтральные или пассивные.

На разных видах промысла и со временем некоторые виды могут переходить из одной относительной группы или становиться зависимыми от промысла. Например, косатки на траловом промысле минтая в Беринговом море становятся зависимыми от данного вида промысла, начиная с 2021 г. Малый полосатик в 2022 г. отмечался у тралящих судов в Беринговом море, и, вероятно, его поведение близко к тому, чтобы в будущем отнести его к нахлебникам, ранее этот вид проявлял лишь заинтересованность работающими судами и появлялся у них, но кормление рыбой наблюдатели не отмечали.

Большинство видов морских млекопитающих являются нейтральными к промыслу. В разной степени взаимодействующими с рыболовными судами и орудиями промысла за данный период исследований были некоторые виды крупных усатых китов и кашалот.

Сивуч и косатка — устоявшиеся за многие годы нахлебники на рыбном промысле — хотя и проявляли постоянство в своем поведении к промысловым судам и орудиям лова, но со временем могут также менять стратегию взаимодействия с ними и приспособливаться к питанию у судов, занимающихся другими способами добычи биоресурсов.

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

- Артюхин Ю.Б., Бурканов В.Н., Никулин В.С. 2010. Прилов морских птиц и млекопитающих на дрифтерном промысле лососей в северо-западной части Тихого океана. М.: Скорость цвета. 264 с.
- Белонович О.А., Бурканов В.Н. 2012. Влияние косаток (*Orcinus orca*) на ярусный промысел черного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides*) в Охотском море / Морские млекопитающие Голарктики: Сб. науч. тр. по матер. VII Междунар. конф. (Сузdalь, 24–28 сентября 2012 г.). Т. 1. С. 86–90.
- Белонович О.А., Бычков А.Т., Агафонов А.А., Шулежко Т.С. 2023. Влияние косаток (*Orcinus orca*) на ярусный промысел черного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides*) в Охотском море в 2019–2020 гг. / Морские млекопитающие Голарктики: Сб. науч. тр. по матер. XI Междунар. конф. (Москва, 01–05 марта 2021 г.). С. 27–32.
- Блохин И.А. 2019. О взаимодействии морских млекопитающих с рыболовными судами на промысле минтая и сельди в Охотском море в зимне-весенний период 2017 г. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 54. С. 7–22. doi: 10.15853/2072-8212.2019.54.7–22
- Бородин Р.Г., Владимиров В.А. 2001. Конфликт между морскими млекопитающими и рыболовством, задачи его исследования и пути решения / Результаты исследований морских млекопитающих Дальнего Востока в 1991–2000 гг.: Матер. к XVI Совещ. рабоч. группы по проекту 02.05.61 «Морские млекопитающие» (Санта Круз, США, 23–26 апреля 2001 г.). М.: ВНИРО. С. 211–216.
- Бурдин А.М., Филатова О.А., Хойт Э. 2009. Морские млекопитающие России: справ.-определитель. Киров: КФ ТИГ ДВО РАН. 208 с.
- Бурканов В.Н. 1990. Ларга (*Phoca largha*) прикамчатских вод и ее влияние на ресурсы лососей : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 26 с.
- Бурканов В.Н., Алтухов А.В., Белонович О.А., Усатов И.А., Фомин С.В. 2017б. Берингово море и акватория Восточной Камчатки как важный район рыболовства и место обитания сивуча: проблема существования / Сохранение биоразнообразия

- Камчатки и прилегающих морей : Сб. тез. Петропавловск-Камчатский. С. 225–230.
- Бурканов В.Н., Лоури Л.Ф., Веллер Д.В., Ривз Р.Р.** 2017а. Риск запутывания западно-тихоокеанских серых китов в орудиях рыболовства на Дальнем Востоке России. Рабоч. отчет, представлен в Междунар. союз охраны природы для Консультативной группы по западно-тихоокеанским серым китам. 31 с.
- Корнев С.И.** 2002. Морские млекопитающие и рыболовство в российских водах северо-западной части Тихого океана // Рыбное хозяйство. № 6. С. 44–45.
- Корнев С.И.** 2019а. Ларга (*Phoca largha*), ее влияние на ресурсы тихоокеанских лососей в устье р. Озерной (охотоморское побережье Камчатки) в 2017–2018 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 54. С. 58–73. doi: 10.15853/2072-8212.2019.54.58–73
- Корнев С.И.** 2019б. Промысел минтая (*Theragra chalcogramma*) и его влияние на сивуча (*Eumetopias jubatus*) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 54. С. 23–45. doi: 10.15853/2072-8212.2019.54. 23–45.
- Корнев С.И.** 2022. Синантропизация сивучи (*Eumetopias jubatus*, Schreber, 1776) на Камчатке в черте г. Петропавловска-Камчатского (итоги 20-летнего мониторинга) // Вестник КамчатГТУ. № 60. С. 98–122. doi: 10.17217/2079-0333-2022-60-98-122
- Корнев С.И., Белонович О.А.** 2020. Что влияет на вероятность объедания косатками (*Orcinus orca*) уловов черного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides*) донными сетями в Охотском море? / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Матер. XXI Междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский. С. 163–165.
- Корнев С.И., Белонович О.А., Никулин С.В.** 2014. Косатки (*Orcinus orca*) и промысел черного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides*) в Охотском море // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 34. С. 35–50.
- Корнев С.И., Бычков А.Т.** 2021. Предварительные сведения о влиянии ларги *Phoca largha* на промысел тихоокеанских лососей в Камчатском заливе в 2021 г. / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Матер. XXII Междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский. С. 128–134.
- Корнев С.И., Бычков А.Т., Миронова А.М.** 2022. Морские млекопитающие и промысел морских видов рыб в прикамчатских водах / Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии (XI Съезд Териологического общества при РАН) : Матер. конф. с междунар. участием. С. 165.
- Корnev С.И., Миронова А.М.** 2023. Ларга (*Phoca largha*) и промысел тихоокеанских лососей в Камчатском заливе в 2022–2023 гг. / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Матер. XXIV Междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский. С. 188–192.
- Корнев С.И., Мишиита Т., Саито Т., Хируда Х., Гусаков П.Б.** 2006. Результаты учета китообразных в северо-западной части Тихого океана в 2005 г. / Морские млекопитающие Голарктики : Сб. науч. тр. (Санкт-Петербург, 10–14 сентября 2006 г.). С. 256–260.
- Корнев С.И., Никулин В.С., Мамаев Е.Г., Белонович О.А.** 2012. Основные результаты исследований морских млекопитающих в 1960–2011 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 25. С. 219–240.
- Корнев С.И., Новиков Р.Н., Ходько А.Н.** 2005. Влияние косаток на промысел синекорого палтуса донными сетями / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : Матер. VI науч. конф. (29–30 ноября 2005 г.). Петропавловск-Камчатский. С. 161–163.
- Никулин В.С., Бурдин А.М., Бурканов В.Н.** 2004. Антропогенное воздействие на крупных китообразных в Камчатском регионе / Морские млекопитающие Голарктики. Сб. науч. тр. по матер. III Междунар. конф. (Коктебель, Крым, Украина, 11–17 октября 2004 г.). М.: Тов-во науч. изданий КМК. С. 428–432.
- Angliss R.P., Lodge K.L.** 2004. Alaska marine mammal stock Assessments, 2003 // NOAA Technical Memorandum NMFS-AFSC-144. NOAA, NMFS, Alaska Fisheries Science Center, Seattle, WA. P. 1–8.
- Barlow J., Baird R.W., Heyning J.E., Wynne K., Manwille A.M., Lowry L.F., Hanan D., Sease J., Burkanov V.N.** 1994. A review of cetacean and pinniped mortality in coastal fisheries along the west coast of the USA and Canada and the east coast of the Russian Federation // Gillnets and cetaceans. Report of the Intern. Whaling Commission. Special Issue. No. 15. Cambridge: IWC. P. 405–426.
- Bradford A.L., Weller D.W., Ivashchenko Y.V., Burdin A.M., Brownell R.L.** 2009. Anthropogenic scarring of western gray whales (*Eschrichtius robustus*) // Marine mammals science. Vol. 25 (1). P. 161–175.
- Fowler C.W.** 1982. Interactions of northern fur seals and commercial fisheries // Trans. N. Am. Wildl. Nat. Resour. Conf. Vol. 47. P. 278–292.
- Jackson J.B.C., Kirby M.X., Berger W.H., Bjorndal K.A., Botsford L.W., Bourque B.J., Bradbury R.H., Cooke R.,**

- Erlandson J., Estes J.A., Hughes T.P., Kidwell S., Lange C.B., Lenihan H.S., Pandolfi J.H., Peterson C.H., Steneck R.S., Tegner M.J., Warner R.R.* 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems // *Science, New Series*. Vol. 293, No. 5530 (Jul. 27, 2001). P. 629–638. doi: 10.1126/science.1059199
- Jusufovski D., Saavedra C., Kuparinen A.* 2019. Competition between marine mammals and fisheries in contemporary harvested marine ecosystems // *Mar Ecol. Prog. Ser.* 627:207–232. <https://doi.org/10.3354/meps13068>
- Kaschner K., Pauly D.* 2005. Competition between marine mammals and fisheries: Food for thought. In D.J. Salem & A.N. Rowan (Eds.). *The state of the animals III*. Washington, DC: Humane Society Press. P. 95–117.
- Kawamura A.* 1980. Review of food in Balaenopterid whales // *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* No. 32. P. 155–197.
- Kornev S.I.* 1994. A note on the death of a right whale (*Eubalaena glacialis*) off Cape Lopatka (Kamchatka) // *Gillnets and cetaceans. Report of the Intern. Whaling Commission. Special Issue. No. 15*. Cambridge: IWC. P. 443–444.
- Lowry L.F., Frost K.J., Calkins D.G., Swartzman G.L., Hills S.* 1982. Feeding habits, food requirements, and status of Bering Sea marine mammals // *Council Doc. #19. North Pacific Fishery Management Council, Anchorage, AK*. 292 p.
- Lowry L.F., Frost K.J., Loughlin T.R.* 1988. Importance of walleye pollock in the diets of marine mammals in the Gulf of Alaska and Bering Sea, and implications for fishery management // *Proceedings of the Intern. Symposium on the Biology and Management of Walleye Pollock. Alaska Sea Grant Report 89-1*, Univ. Alaska, Fairbanks, AK. P. 701–726.
- Matkin C.O., Saulitis E.L.* 1994. Killer whale (*Orcinus orca*) biology and management in Alaska. Report to the Marine Mammal Commission, Contract T75135023, 46 pp. (Available from Marine Mammal Commission, 1825 Connecticut Ave. NW, Washington, DC 20009).
- Northridge S.* 2002. Effects of fishing industry // *Encyclopedia of marine mammals*, Perrin W.F. Würsig B., Thewissen J.G.M., San Diego: Academic ed. Press. P. 442–447.
- Northridge S.P., Hofman R.J.* 1999. Marine mammal interactions with fisheries // *Conservation and Management of Marine Mammals*. Washington: Smithsonian Institution, 99–119. doi: 10.1007/s13280-018-1131-y
- Saulitis E., Matkin C., Barrett Lennard L., Heise K., Ellis G.* 2000. Foraging strategies of sympatric killer whale (*Orcinus orca*) populations in Prince William Sound, Alaska // *Mar. Mamm. Sci.* Vol. 16. P. 94–109.
- Tamura T., Fujise Y.* 2002. Geographical and seasonal changes of the prey species of minke whale in the Northwestern Pacific // *ICES Journal of Marine Science*. Vol. 59. P. 516–528.
- Tixier P., Lea M., Hindell M.A., Welsford D., Mazé C., Gourguet S., Arnould J.P.* 2021. When large marine predators feed on fisheries catches: Global patterns of the depredation conflict and directions for coexistence // *Fish and Fisheries*. Vol. 22 (1). P. 31–53. <https://doi.org/10.1111/faf.12504>
- Trites A.W., Christensen V., Pauly D.* 1997. Competition between fisheries and marine mammals for prey and primary production // *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*. Vol. 22. Pp. 173–187. doi: 10.2960/J.v22.a14
- Visser I.N.* 2000. Killer whale (*Orcinus orca*) interactions with longline fisheries in New Zealand waters // *Aquatic Mammals*. 26 (3). P. 241–252.
- Witteveen B.H., Foy R.J., Wynne K.M.* 2006. The effect of predation (current and historical) by humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) on fish abundance near Kodiak Island // *Alaska Fish. Bull.* Vol. 104. P. 10–20.
- Witteveen B.H., Foy R.J., Wynne K.M., Tremblay Y.* 2008. Investigation of foraging habits and prey selection by humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) using acoustic tags and concurrent fish surveys // *Marine Mammal Science*. Vol. 24 (3). P. 516–534.

REFERENCES

- Artyukhin Y.B., Burkanov V.N., Nikulin V.S. *Prilov morskikh ptits i mlekopitayushchikh na drifternom promysle lososei v severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana* [Accidental By-Catch of Marine Birds and Mammals in the Salmon Gillnet Fishery in the Northwestern Pacific Ocean]. Moscow: Skorost Tsveta, 2010, 264 p.
- Belonovich O.A., Burkanov V.N. Killer whales (*Orcinus orca*) depredation on the Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) long-line fisheries in the Sea of Okhotsk. *Marine Mammals of the Holarctic*, 2012, vol. 1, pp. 86–90. (In Russian)
- Belonovich O.A., Bychkov A.T., Agafonov A.A., Shulezhko T.S. Effect of killer whales (*Orcinus orca*) on longline fishery for Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Sea of Okhotsk in 2019–2020. *Marine Mammals of the Holarctic*, 2023, pp. 27–32. (In Russian)
- Blokhin I.A. On interactions between marine mammals and fishing fleet during winter-autumn wall-

- eye pollock and herring fishery campaign 2017 in the Sea of Okhotsk. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2019, vol. 54, pp. 7–22. (In Russian)
- Borodin R.G., Vladimirov V.A. Conflict between marine mammals and fishing, problems of its research and solutions. Results of studies of marine mammals of the Far East in 1991–2000: *Mater. to the XVI Meeting. working groups on the project 05/02/61 "Marine Mammals"* (Santa Cruz, USA, April 23–26, 2001). M.: VNIRO. Pp. 211–216. (In Russian)
- Burdin A.M., Filatova O.A., Hoyt E. *Morskiye mlekopitayushchiye Rossii: spravochnik-opredelitel* [Marine Mammals of Russia: a guidebook]. Kirov: Volgo-Vyatskoye Publishing House, 2009, 210 p.
- Burkanov V.N. *Larga (Phoca largha) prikamchatskikh vod i eye vliyanije na resursy lososey. Avtoreferat dissertacii kandidata biologicheskikh nauk* [Larga (*Phoca largha* Rall.) in Kamchatka Waters and Its Influence on Salmon Resource. Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation]. Moscow, 1990, 26 p.
- Burkanov V.N., Altuhov A.B., Belonovich O.A., Usatov I.A., Fomin S.V. The Bering Sea and the waters surrounding the East Kamchatka is an important fishing grounds and the Steller Sea lion habitat: co-existence problem. *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2023, pp. 252–230. (In Russian)
- Burkanov V.N., Lowry L.F., Weller D.W., Reeves R.R. Entanglement risk to western gray whales in Russian Far East fisheries. Paper SC/67a/HIM11 presented to the Scientific Committee of the International Whaling Commission, May 2017, 31 p. (In Russian)
- Kornev S.I. Marine mammals and fisheries in Russian waters of the northwestern part of the Pacific Ocean. *Rybnoye khozyaystvo*, 2002, no. 6, pp. 44–45. (In Russian)
- Kornev S.I. Largha seal (*Phoca largha*) and its influence on pacific salmon resources in the mouth of Ozernaya River (the Okhotsk Sea coast of Kamchatka) in 2017–2018. *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2019, vol. 54, pp. 58–73. (In Russian)
- Kornev S.I. Walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) fishery in the Sea of Okhotsk and its impact on Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*). *The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2019, vol. 54, pp. 23–45. (In Russian)
- Kornev S.I. Synantropization of Seller sea lion (*Eumetopias jubatus*, Schreber, 1776) in Kamchatka within the limits of Petropavlovsk-Kamchatsky (results of 20-year-long monitoring). *Vestnik Kamchat-GTU*, 2022, no. 6, pp. 98–122. (In Russian)
- Kornev S.I., Belonovich O.A. What affects the likelihood of killer whales (*Orcinus orca*) depredation on Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) bottom net fisheries in Sea of Okhotsk? *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2020, pp. 163–165. (In Russian)
- Kornev S.I., Belonovich O.A., Nikulin S.V. Killer whales (*Orcinus orca*) and Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) fishery in the Sea of Okhotsk. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2014, vol. 34, pp. 35–50. (In Russian)
- Kornev S.I., Bychkov A.T. Preliminary results of influence of Largha *Phoca largha* on pacific salmon fishery in Kamchatsky Harbor in 2021. *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2021, pp. 128–134. (In Russian)
- Kornev S.I., Bychkov A.T., Mironova A.M. Marine mammals and fishing of marine fish species in Kamchatka waters. *Mammals in a changing world: current problems of theriology* (XI Congress of the Theriological Society of the Russian Academy of Sciences): Mater. Conf. with international participation, 2022, p. 165. (In Russian)
- Kornev S.I., Mironova A.M. The largha seal *Phoca largha* and Pacific salmon fishery in Kamchatsky Gulf in 2022–2023. *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2023, pp. 188–192. (In Russian)
- Kornev S.I., Miyashita T., Saito T., Khiruda H., Gusakov P.B. Results of the census of cetaceans in the northwestern part of the Pacific Ocean in 2005. *Marine Mammals of the Holarctic*: Coll. scientific tr. (St. Petersburg, September 10–14, 2006), 2006, pp. 256–260. (In Russian)
- Kornev S.I., Nikulin V.S., Mamaev E.G., Belonovich O.A. General results of marine mammals research in 1960–2011. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean*, 2012, vol. 25, pp. 219–240. (In Russian)
- Kornev S.I., Novikov R.N., Khodko A.N. The influence of killer whales on the fishing of blue-skinned halibut with bottom nets. *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters*. Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2005, pp. 161–163. (In Russian)

- Nikulin V.S., Burdin A.M., Burkanov V.N. Anthropogenic impact on large cetaceans in the Kamchatka region. *Marine Mammals of the Holarctic*, 2004, pp. 428–432. (In Russian)
- Angliss R.P., Lodge K.L. Alaska marine mammal stock Assessments, 2003. *NOAA Technical Memorandum NMFS-AFSC-144*. NOAA, NMFS, Alaska Fisheries Science Center, Seattle, WA., 2004, pp. 1–8.
- Barlow J., Baird R.W., Heyning J.E., Wynne K., Manville A.M., Lowry L.F., Hanan D., Sease J., Burkanov V.N. A review of cetacean and pinniped mortality in coastal fisheries along the west coast of the USA and Canada and the east coast of the Russian Federation. *Gillnets and cetaceans*. Report of the Intern. Whaling Commission. Special Issue. No. 15. Cambridge: IWC, 1994, pp. 405–426.
- Bradford A.L., Weller D.W., Ivashchenko Y.V., Burdin A.M., Brownell R.L. Anthropogenic scarring of western gray whales (*Eschrichtius robustus*). *Marine mammals science*, 2009, vol. 25 (1), pp. 161–175.
- Fowler C.W. Interactions of northern fur seals and commercial fisheries. *Trans. N. Am. Wildl. Nat. Resour. Conf.*, 1982, vol. 47, pp. 278–292.
- Jackson J.B.C., Kirby M.X., Berger W.H., Bjorndal K.A., Botsford L.W., Bourque B.J., Bradbury R.H., Cooke R., Erlandson J., Estes J.A., Hughes T.P., Kidwell S., Lange C.B., Lenihan H.S., Pandolfi J.H., Peterson C.H., Steneck R.S., Tegner M.J., Warner R.R. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, New Series, 2001, vol. 293, no. 5530 (Jul. 27, 2001), pp. 629–638. doi: 10.1126/science.1059199
- Jusufovski D., Saavedra C., Kuparinen A. Competition between marine mammals and fisheries in contemporary harvested marine ecosystems. *Mar Ecol. Prog. Ser.*, 2019, 627:207–232. <https://doi.org/10.3354/meps13068>
- Kaschner K., Pauly D. Competition between marine mammals and fisheries: Food for thought. In D.J. Salem & A.N. Rowan (Eds.). *The state of the animals III*. Washington, DC: Humane Society Press. 2005, pp. 95–117.
- Kawamura A. Review of food in Balaenopterid whales. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* 1980, no. 32, pp. 155–197.
- Kornev S.I. A note on the death of a right whale (*Eubalaena glacialis*) off Cape Lopatka (Kamchatka). *Gillnets and cetaceans*. Report of the Intern. Whaling Commission. Special Issue. 1994, no. 15, Cambridge: IWC, pp. 443–444.
- Lowry L.F., Frost K.J., Calkins D.G., Swartzman G.L., Hills S. Feeding habits, food requirements, and status of Bering Sea marine mammals. *Council Doc.* #19. North Pacific Fishery Management Council, Anchorage, AK. 1982, 292 p.
- Lowry L.F., Frost K.J., Loughlin T.R. Importance of walleye pollock in the diets of marine mammals in the Gulf of Alaska and Bering Sea, and implications for fishery management. *Proceedings of the Intern. Symposium on the Biology and Management of Walleye Pollock*. Alaska Sea Grant Report 89-1, Univ. Alaska, Fairbanks, AK, 1988, pp. 701–726.
- Matkin C.O., Saulitis E.L. Killer whale (*Orcinus orca*) biology and management in Alaska. *Report to the Marine Mammal Commission*, Contract T75135023, 1994, 46 pp. (Available from Marine Mammal Commission, 1825 Connecticut Ave. NW, Washington, DC 20009).
- Northridge S. Effects of fishing industry. *Encyclopedia of marine mammals*, Perrin W.F., Würsig B., Thewissen J.G.M., San Diego: Academic ed. Press., 2002, pp. 442–447.
- Northridge S.P., Hofman R.J. Marine mammal interactions with fisheries. *Conservation and Management of Marine Mammals*. Washington: Smithsonian Institution, 1999, pp. 99–119. doi: 10.1007/s13280-018-1131-y
- Saulitis E., Matkin C., Barrett Lennard L., Heise K., Ellis G. Foraging strategies of sympatric killer whale (*Orcinus orca*) populations in Prince William Sound, Alaska. *Mar. Mamm. Sci.*, 2000, vol. 16, pp. 94–109.
- Tamura T., Fujise Y. Geographical and seasonal changes of the prey species of minke whale in the Northwestern Pacific. *ICES Journal of Marine Science*, 2002, vol. 59, pp. 516–528.
- Tixier P., Lea M., Hindell M.A., Welsford D., Mazé C., Gourguet S., Arnould J.P. When large marine predators feed on fisheries catches: Global patterns of the depredation conflict and directions for coexistence. *Fish and Fisheries*, 2021, vol. 22 (1), pp. 31–53. <https://doi.org/10.1111/faf.12504>
- Trites A.W., Christensen V., Pauly D. Competition between fisheries and marine mammals for prey and primary production. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 1997, vol. 22, pp. 173–187. doi: 10.2960/J.v22.a14
- Visser I.N. Killer whale (*Orcinus orca*) interactions with longline fisheries in New Zealand waters. *Aquatic Mammals*, 2000, 26 (3), pp. 241–252.
- Witteveen B.H., Foy R.J., Wynne K.M. The effect of predation (current and historical) by humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) on fish abundance near Kodiak Island. *Alaska Fish. Bull.*, 2006, vol. 104, pp. 10–20.
- Witteveen B.H., Foy R.J., Wynne K.M., Tremblay Y. 2008. Investigation of foraging habits and prey selection by humpback whales (*Megaptera novae-*

angliae) using acoustic tags and concurrent fish surveys. *Marine Mammal Science*, 2008, vol. 24 (3), pp. 516–534.

Информация об авторах

С.И. Корнев – канд. биол. наук,
зав. лабораторией Камчатского филиала
ВНИРО (КамчатНИРО)
А.М. Миронова – специалист Камчатского
филиала ВНИРО (КамчатНИРО)

Information about the authors

Sergey I. Kornev – Ph. D. (Biology),
Head of Lab. (KamchatNIRO)
Alexandra M. Mironova – Specialist
(KamchatNIRO)

Статья поступила в редакцию: 02.11.2023

Одобрена после рецензирования: 12.12.2023

Статья принята к публикации: 20.12.2023

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

Публикация статей для аспирантов бесплатна.

Решение о публикации принимается редакционной коллегией журнала после рецензирования, с учетом научной значимости и актуальности предоставленного материала. Статьи, отклоненные редколлегией, повторно не принимаются и не рассматриваются.

Редколлегия журнала оставляет за собой право изменять название статей по согласованию с авторами, а также вносить сокращения и иные редакционные правки в рукопись.

Положение об ответственности авторов

Авторы гарантируют, что направленный для публикации материал не был ранее опубликован на русском языке, а также не находится на рассмотрении в другом журнале.

Авторы гарантируют, что в предоставляемом материале соблюдены все авторские права: среди авторов указаны только те, кто сделал значительный вклад в исследование, все заимствованные фрагменты (текстовые цитаты, таблицы, рисунки и формулы) процитированы корректно, с указанием источников, позволяющих идентифицировать их авторов.

Авторы осознают, что факты научной недобросовестности, выявленные как в процессе рецензирования, так и после публикации статьи (плагиат, повторная публикация, раскрытие защищенных данных), могут повлечь не только снятие статьи с публикации, но и уголовное преследование со стороны тех, чьи права будут нарушены в результате обнародования текста.

Статьи авторов, которые не могут или не считают нужным нести ответственность за предоставляемые материалы, редакцией не рассматриваются.

Предоставление статей

В редакцию журнала направляются статьи обязательно и в электронном, и в печатном виде. На каждом листе печатного варианта — личная подпись автора и дата.

Электронные материалы должны содержать в отдельном виде следующие файлы:

- текстовый файл;
- файлы, содержащие иллюстрации (один рисунок — один файл. Графики и диаграммы — в Excel, таблицы — в формате Word, рисунки — TIF, JPEG, AI, EPS);
- файл с подписями.

Авторы обязаны сопровождать статью, направляемую в редакцию, двумя экземплярами подписанного соглашения о передаче авторского права (форма соглашения доступна для скачивания по ссылкам: http://www.kamniro.ru/soglosiye_avtor/ (статья с одним автором), http://www.kamniro.ru/soglosiye_soavtor/ (соавторство)).

Исправленные после замечаний рецензентов материалы принимаются по электронной почте (pressa@kamniro.ru).

Общие требования к оформлению рукописей

Текст

При наборе текста статьи использовать редактор MS Word, шрифт Times New Roman.

В начале текстового файла должны быть указаны следующие данные:

- рубрикация статьи по УДК;
- заголовок статьи (латинское обозначение объекта приводится полностью);

— фамилия, имя и отчество автора/авторов;

— название научного учреждения, город, страна, электронный адрес. Если авторов несколько, и они работают в разных учреждениях, то эти данные приводятся в том порядке, в каком расположены фамилии авторов;

— краткая аннотация (согласно ГОСТ Р 7.0.7–2021, не более 250 слов);

— ключевые слова (от 3 до 15), не используя обобщенные и многозначные слова, а также словосочетания, содержащие причастные обороты;

— благодарности (при необходимости);

— библиографическая запись для цитирования.

Далее в таком же порядке указываются сведения на английском языке.

Структура статьи должна быть выдержана в обязательном порядке и содержать разделы: введение, материал и методика, результаты и обсуждение, заключение, список источников, дополнительные сведения об авторе (авторах): должность, научная степень.

В тексте и таблицах в числах десятичные знаки отделяются запятой.

Таксоны: род и вид набираются курсивом.

Знаки: градус, минута (3 °C; 46°74' с. ш.), плюсминус (±), процент (%), промилле (‰), продецимилле (‰‰) и умножение (×) набираются символами.

Иллюстративный материал

Все рисунки должны быть пронумерованы в последовательности, соответствующей упоминанию в статье, и номерами привязаны к подрисунковым подписям. Нумерация рисунков сквозная.

Для обозначения осей графиков, легенды, начертания формул на графиках применять размер шрифта 11, начиная с большой буквы (Длина, Вес, и т. д.), с указанием через запятую размерности (кг, м). Оси должны быть четко видны (не пунктиром). На рисунок наносятся только цифровые и буквенные обозначения, все остальные пояснения — в подрисунковой подписи.

В таблицах допускаются только горизонтальные линии. Вертикальные линии можно использовать в заголовках граф.

Графический материал в электронной версии принимается как сканированный, так и рисованный на компьютере в черно-белом или цветном исполнении (оригиналы сканируются в режиме «градации серого» для черно-белых и в цветовой модели RGB для цветных с разрешением не менее 300 dpi, но не более 450 dpi на дюйм, сохраняются в файл JPG, качество «наилучшее», базовое(!)). При невозможности самостоятельного качественного сканирования оговорить с редакцией вариант предоставления оригинала.

Для растровых рисунков использовать формат TIF, JPEG (базовый) с разрешением 300 dpi, в режиме gray scale или RGB; векторные рисунки представляются в формате программы CorelDraw или в форматах EPS, AI.

Список источников

В список источников включаются только рецензируемые источники (статьи из научных журналов и монографий), используемые в тексте статьи. Если необходимо сослаться на статью в общественно-политической газете, текст на сайте или в блоге, следует поместить ссылку с информацией об источнике.

Ссылки на принятые к публикации, но еще не опубликованные статьи, должны быть помечены словами «в печати»; авторы должны получить от редакции, куда сдана статья, письменное разрешение для ссылки на такие документы и подтверждение того, что они будут опубликованы.

Информация из неопубликованных источников должна быть помечена ссылкой «неопубликованные данные/документы», авторы также должны получить письменное подтверждение от источника данных на использование таких материалов.

Список источников составляется в алфавитном порядке; сначала источники на русском языке, затем — на иностранном. Указываются только опубликованные работы, отмеченные ссылками в тексте.

В списке источников указываются фамилии всех авторов. В тексте, при ссылке на источник, в круглых скобках приводятся фамилия автора или двух авторов и год издания (Иванов, 1980; Иванов, Петров, 1980); если же авторов три и более, то приводится фамилия первого с пометкой «и др.» — для русских, «et al.» — для иностранных публикаций (Иванов и др., 1990; Ivanov et al., 1990).

Выходные данные источников литературы приводят в следующем порядке.

Для книг: фамилия и инициалы автора(ов) (курсив), год издания, название книги, место издания,издательство, количество страниц. Например:

Богатов В.В. 1994. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. 218 с.

Другие издательства: (М.-Л.: Изд-во АН СССР. Ч. 1. 466 с.), (Новосибирск: Наука. 221 с.), (Владивосток: ТИНРО-Центр. Т. 1. 580 с.), (М.: Мир. 740 с.), и т. д.

Для тезисов, докладов, материалов: фамилия и инициалы автора(ов) (курсив), год издания, название тезисов, две косые линии, (если конференция тематическая, то тема конференции), где и когда докладывались, место издания, издательство, количество страниц. Например:

Трифонова И.С. 1998. Водоросли фитопланктона как индикаторы эвтрофирования // Тез. докл. II съезда Русского ботанического о-ва «Проблемы бо-

таники на рубеже ХХ–XXI веков» (Санкт-Петербург, 26–29 мая 1998 г.). СПб.: Ботанический ин-т РАН. Т. 2. С. 118–119.

... // Материалы IV науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 18–19 ноября 2003 г.). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 71–76.

Для статей из сборников и журналов: фамилия и инициалы автора(ов) (курсив), год издания, название статьи, две косые линии, название сборника трудов (раскрытое), том, выпуск (номер), страницы, DOI.

Леванидов В.Я. 1976. Биомасса и структура донных биоценозов малых водотоков Чукотского полуострова // Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Тр. Биол.-почв. ин-та. Т. 36 (139). С. 104–122. doi: (№)

Новиков Н.П. 1974. Рыбы материкового склона северной части Тихого океана. М.: Пищ. пром-сть. 308 с.

Трувеллер К.А. 1979. Дифференциация популяции сельди *Clupea harengus* в Северном море по антигенам эритроцитов и электрофоретическим спектрам белков. Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 153 с.

ФИО автора. Год. Название статьи // Тр. Всес. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 141. С. 229–239.

... // Гидробиол. журн. Т. 28. № 4. С. 31–39.

... // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 3. С. 416–419.

... // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 21 (24). С. 285–294.

... // Сб. науч. тр. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 308. С. 85–100.

... // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 7. С. 261–269.

... // Журн. общ. биол. Т. XL. № 5. С. 689–697.

... // Альгология. Т. 12. № 2. С. 259–272.

... // Зоол. журн. Т. 47. Вып. 12. С. 1851–1856.

... // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. Т. 128. С. 768–772.

... // Вестник МГУ. Биология, почвоведение. № 3. С. 37–42.

По всем возникающим вопросам обращаться в редакцию журнала:

683000 Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18.

Тел.: 8 (4152) 41-27-01. E-mail: pressa@kamniro.ru.

ИЗДАТЕЛЬСТВО КАМЧАТСКОГО ФИЛИАЛА ФГБНУ «ВНИРО» («КАМЧАТИРО») ПРЕДЛАГАЕТ:



непосредственно с работой и окружающей природой, в других — посвящены романтике жизни на Севере, а известный генетик с мировым именем д. б. н. Н.В. Варнавская даже писала и публиковала научно-фантастические романы (его отрывок также представлен читателям).

Издание иллюстрировано исключительно черно-белыми архивными фотографиями, что усиливает эффект проникновения Прошлого в наши дни и повышает его достоверность. Использованы фотографии из лабораторных архивов, а также из частных собраний сотрудников КамчатНИРО: В.Ф. Бугаева, Т.Л. Введенской, М.А. Жилина, С.И. Корнева, И.И. Лагунова, А.В. Маслова, В.Ф. Севостьянова, О.В. Тимофеевой, С.А. Травина и других.

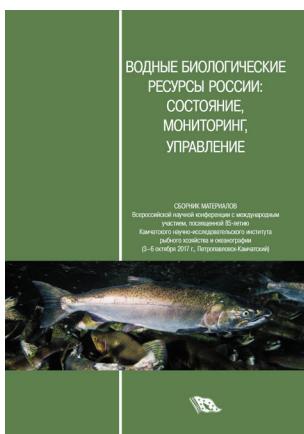
Открывает юбилейный альбом уникальная рукопись доктора биологических наук Фаины Владимировны Крогиус «Воспоминания о Камчатке и о создании научной работы» (1932–1985), найденная в 2016 г. в архиве Камчатского края и опубликованная впервые.

КамчатНИРО – 85 (1932–2017). Воспоминания. Стихи. Рассказы / Составители: В.Ф. Бугаев, М.В. Варкентин, Ю.А. Кудлаева. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2017. 280 с.

Издание посвящено 85-летнему юбилею Камчатского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО, КО ТИНРО, КоТИРХ — аббревиатуры организации в разные годы). В альбом включены воспоминания и записки бывших и настоящих сотрудников института, их друзей и близких, рассказывающие об истории КамчатНИРО и направлениях исследований, знакомящие с коллективом и повседневной работой, отражающие романтику и трудности работы ихтиологов, гидробиологов, генетиков, паразитологов, вирусологов, зоологов, экологов и представителей других редких профессий.

Все научные сотрудники — талантливые люди, поэтому в издание включены также их стихи и рассказы. В одних случаях эти произведения связаны

От редактора	4	СТИХИ
ВОСПОМИНАНИЯ		
Крогиус Ф.В. Воспоминания о Камчатке и о создании научной работы (1932–1985)	8	Дьяков Ю.П. Избранная поэзия 192
Полутов И.А. Избранные главы из книги воспоминаний «Давным-давно» (1995)	33	Бугаев В.Ф. Избранные стихи из сборника «На окраине России» 200
Акулин В.Н. Моя Камчатка. Шестидесятые годы	47	РАССКАЗЫ
Яцковский А.И. О камчатских ихтиологах: из книги «По горам и долинам Камчатки» (1959)	56	Басов Ю.С. Из книги «Дальневосточные рассказы» (2015) 210
Корягина (Бирман) Н.И. Воспоминания детства и юности о папе и сотрудниках КО ТИНРО	59	Варнавская Н.В. Отрывок из научно-фантастического романа «Скоморох, бегущий по звездам» (2011) 222
Нестеров Г.А. Воспоминания о лаборатории... (2001)	64	Егорова Т.В. Рыбное богатство Камчатки (1973) 228
Горчаков М.И. О камчатских ихтиологах: из книги «Цена каждого шага» (1974)	78	Николаев А.С. Из сборника рассказов «Чудо каждого дня...» (1995) 234
Введенская Т.Л. Воспоминания о десятилетнем счастье на оз. Кроноцком (1970–1979)	84	Николаев А.С. Запоздалый репортаж с Большерецкого тракта (2017) 243
Жилин М.Я. Озёрные отшельники	100	Остромов А.Г. Из сборника рассказов «По Камчатке — от мыса Лопатка до реки Хатырки» (1997) 246
Науменко Е.А. Полевые сезоны	108	Севостьянов В.Ф. Из сборника рассказов «Я в вечность торопился» (2006) 256
Бугаев В.Ф. Один взгляд и три вылазки на оз. Этамын	115	Челноков Ф.Г. «Покорение вулкана Камень» (1958) из книги «К вершинам Камчатки, России, планеты» 263
Дубынин В.А. На волне памяти...	127	Чугунков Д.И. Рассказ «Камчатка — Канада» из сборника «Норд-ост» (1980) 273
Карпенко В.И. Первый рейс в КамчатНИРО по теме	145	
Шагинян Э.Р. Лаборатории промысловых беспозвоночных — от создания до наших дней .	158	
Кляшторин Л.Б. Озерновский наблюдательный пункт: 1985–1986	165	
Виленская-Маркевич Н.И. Из книги «Воспоминания о камчатской жизни» (2007)	169	

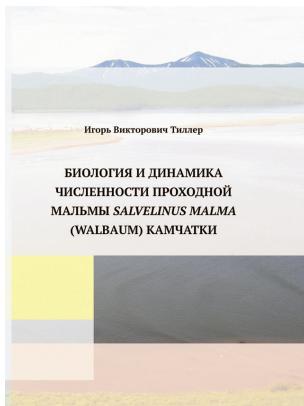


Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление. Сборник материалов Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 85-летию Камчатского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (3–6 октября 2017 г., Петропавловск-Камчатский). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2017. 398 с.— Научное электронное издание сетевого распространения: Размер файла 80Мб. Систем. требования: Intel; Microsoft Windows (XP, Vista, Windows 7,8, Mac OS); разрешение экрана не ниже 1024×768; PDF Reader.

DOI: 10.15853/978-5-902210-51-1. ISBN 978-5-902210-51-1

Сборник содержит материалы по следующим основным направлениям: воспроизведение и динамика запасов водных биологических ресурсов; методические аспекты мониторинга, оценки и прогнозирования состояния запасов водных биологических ресурсов, стратегии управления промыслом; популяционные и генетические исследования гидробионтов; условия среды обитания и экология гидробионтов; состояние и динамика водных сообществ в условиях возрастающего антропогенного воздействия; болезни гидробионтов и их профилактика; искусственное воспроизведение водных биологических ресурсов. Главный редактор — Ю.П. Дьяков, д. б. н., гл. н. с. КамчатНИРО.

Электронная версия доступна по ссылке: <http://www.kamniro.ru/files/2017.pdf>



Тиллер И.В. **Биология и динамика численности проходной *Salvelinus malma* (Walbaum) Камчатки.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2017. 96 с.

В монографии обобщены сведения, характеризующие биологию и динамику численности проходной мальмы Камчатки. Рассмотрены основные этапы жизненного цикла мальмы (сроки нереста, миграции, морской нагул). По материалам собственных исследований автором рассматриваются структура популяций и динамика ее элементов за многолетний период. Исследовано питание молоди мальмы в речной период жизни и взрослых рыб во время ската на морской нагул. Отмечено значительное потребление мальмой покатной молоди горбуши на северо-востоке Камчатки. Приведены данные о динамике вылова проходной мальмы на Камчатке. Проведена оценка смертности и состояния запасов этого вида на Камчатке.



Бугаев А.В. **Преднерестовые миграции тихоокеанских лососей в экономической зоне России.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2015. 416 с.

В представленной монографии рассмотрен заключительный этап морского периода жизни азиатских тихоокеанских лососей во время преднерестовых миграций в беринговоморских и тихоокеанских водах исключительной экономической зоны Российской Федерации (ИЭЗ РФ). Наблюдениями охвачен ряд 1995–2008 гг. В работе задействован массив многолетних данных, полученных в результате исследований, проводимых на дрифтерных судах в юго-западной части Берингова моря и северо-западной части Тихого океана. В сборе материала принимали участие сотрудники многих рыболово-промысловых НИИ Дальнего Востока и Москвы. Всего в работе использованы данные показателей контрольных уловов и биологических анализов, полученные в результате 177 рейсов российских и японских дрифтерных судов (7208 сетепостановок). Объектами исследований были пять видов тихоокеанских лососей — нерка, кета, горбуша, чавыча и кижуч. В процессе работы биоанализу подвергнуто около 140 тыс. рыб. Накопленная информация позволила рассмотреть важнейшие жизненные критерии созревающих тихоокеанских лососей — пространственно-временное распределение и динамику уловов, основные биологические показатели, питание, внутривидовую структуру преднерестовых скоплений, а также выявить основные факторы, определяющие характер их преднерестовых миграций. Систематизирован массив биологических данных на уровне рассматриваемого 14-летнего периода дрифтерных наблюдений. Проведен сравнительный анализ полученной информации в связи с заметным ростом численности лососей, который был отмечен во всех регионах Северной Пацифики в начале 2000-х годов. В книгу включено много первичных данных, позволяющих их использовать в дальнейших исследованиях. Она адресована научным сотрудникам, занимающимся вопросами биологии морского периода жизни тихоокеанских лососей, экологам, студентам высших учебных заведений, работникам рыболово-промышленных предприятий и силовых структур, контролирующих воспроизводство и добычу лососей.

новные биологические показатели, питание, внутривидовую структуру преднерестовых скоплений, а также выявить основные факторы, определяющие характер их преднерестовых миграций. Систематизирован массив биологических данных на уровне рассматриваемого 14-летнего периода дрифтерных наблюдений. Проведен сравнительный анализ полученной информации в связи с заметным ростом численности лососей, который был отмечен во всех регионах Северной Пацифики в начале 2000-х годов. В книгу включено много первичных данных, позволяющих их использовать в дальнейших исследованиях. Она адресована научным сотрудникам, занимающимся вопросами биологии морского периода жизни тихоокеанских лососей, экологам, студентам высших учебных заведений, работникам рыболово-промышленных предприятий и силовых структур, контролирующими воспроизводство и добычу лососей.



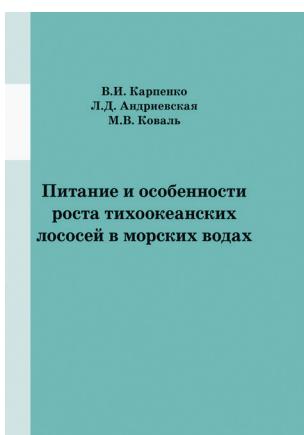
Современное состояние и методы изучения экосистем внутренних водоемов. Сборник материалов Всероссийской научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Игоря Ивановича Куренкова (7–9 октября 2015 г., Петропавловск-Камчатский). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2015. 235 с.

Один из основоположников пресноводной гидробиологии на Дальнем Востоке, Игорь Иванович был признанным ведущим специалистом в области изучения фауны лососевых нерестово-выростных водоемов. Он исследовал множество озер полуострова, и результатом стала уникальная работа — «Зоопланктон озер Камчатки». Изучение влияния вулканического тепла на биологическую продуктивность водных объектов воплотилось в идею фертилизации камчатских водоемов, которая затем была с успехом реализована, он также был «первооткрывателем» использования геотермальных вод при искусственном воспроизведстве лососей.

В честь И.И. Куренкова назван один из видов веслоногих ракообразных (*Eurytemora kurenkovi*), встречающийся в устьях камчатских рек и прибрежных озерах, и малощетинковый червь (*Spiroserpeta kurenkovi*), обитающий в озерах полуострова Камчатка. В окрестностях оз. Кроноцкого высокогорное бессточное озеро Крокур увековечило имена двух известных ученых — Е.М. Крохина и И.И. Куренкова.

Сборник содержит материалы по следующим основным направлениям: методы изучения внутренних водоемов; результаты применения методов прямого учета численности и математического моделирования в исследованиях пресноводных биоресурсов; условия обитания гидробионтов в экосистемах внутренних водоемов: гидрология, гидрохимия и геоморфология; сезонная и многолетняя динамика функционирования сообществ внутренних водоемов; биоразнообразие и продуктивность экосистем внутренних водоемов; антропогенное воздействие и проблемы сохранения экосистем внутренних водоемов; рыбохозяйственное использование внутренних водоемов для целей промышленного и любительского (спортивного) рыболовства, акклиматизации и аквакультуры.

Электронная версия доступна по ссылке: www.kamniro.ru/publishing/kamniro/sovremennoe_sostoyanie_i_metody_izucheniya_ekosistem_vnutrennih_vodoemov



Карпенко В.И., Андриевская Л.Д., Коваль М.В. **Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2013. 304 с.

Монография представляет собой обобщение накопленной в лаборатории морских исследований лососей ФГУП «КамчатНИРО» многолетней архивной информации, а также результатов собственных исследований питания и роста тихоокеанских лососей в морской период жизни. В течение 50-летнего периода изучения использована единая методика сбора, обработки и анализа трофологических материалов.

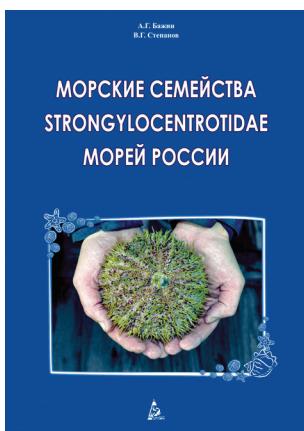
Описаны районы обитания лососей камчатских популяций и исследованы основные факторы среды, влияющие на их питание и рост в море. Для этого изучен состав пищи и оценены пищевые потребности пяти видов (горбуши, кеты, нерки, кижуча и чавычи) на отдельных этапах морского периода жизни. Изучена многолетняя динамика весового роста лососей, возвращающихся на нерест к побережью Камчатки. Исследованы межвидовые пищевые отношения лососей в море.



Материалы отчетной сессии ФГУП «КамчатНИРО» по итогам научно-исследовательских работ в 2012 г. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2013. 367 стр.

В сборник включены материалы, отражающие результаты исследований научных разных поколений. Отдельно представлены итоги работы всех лабораторий института в 2012 г.: обобщены данные, полученные в результате исследования морских промысловых рыб, тихоокеанских лососей, промысловых беспозвоночных, а также проведения биохимических, генетических, морфологических и учетных работ.

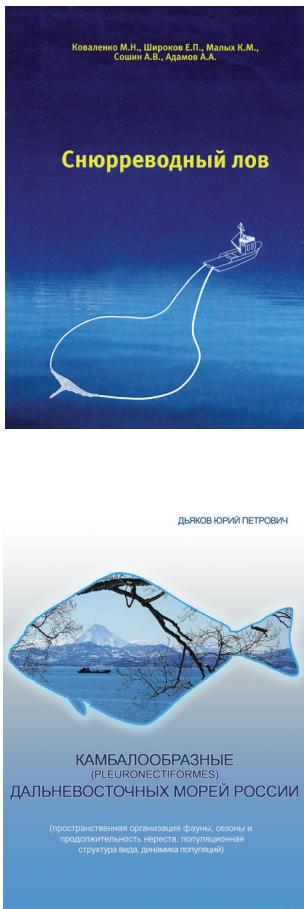
Сборник предназначен для специалистов рыбохозяйственных НИИ, рыбопромышленников, студентов профильных вузов, органов рыбоохраны.



Бажин А.Г., Степанов В.Г. **Морские семейства Strongylocentrotidae морей России.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2012. 196 с.

Монография посвящена описанию основных биологических особенностей морских ежей семейства *Strongylocentrotidae* морей России, их видового состава, распространения, морфологии и изменчивости, процессов размножения и развития, экологии. Кроме того, содержит материалы о практическом использовании, технологиях переработки и особенностях промысла морских ежей и о некоторых аспектах их использования в научных целях.

Книга адресована биологам, специалистам по добыче и обработке морского биологического сырья, а также студентам рыбохозяйственных, биологических и рыбопромысловых факультетов и всем, интересующимся природой моря.



Снурреводный лов. Под общ. ред. к.т.н., доцента М.Н. Коваленко / Коваленко М.Н., Широков Е.П., Малых К.М., Сошин А.В., Адамов А.А. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2012. 168 с.

В монографии рассмотрены вопросы становления и современного состояния технологии снурреводного лова с судов среднего, малого и малого маломерного классов на Камчатке. Работа представляет собой обобщение накопленной в лаборатории промышленного рыболовства ФГУП «КамчатНИРО» информации о снурреводном лове, а также результатов собственных исследований. Предназначена для специалистов добычи, судоводителей, конструкторов и научных сотрудников, занятых на промысле и проведении научно-исследовательских работ при лове донных видов рыб снурреводами с судов среднего, малого и малого маломерного флота, а также студентов, обучающихся по специальностям «Промышленное рыболовство» и «Промысловое судовождение».



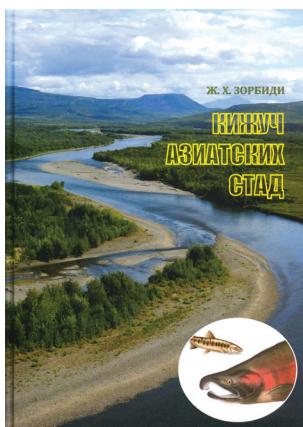
Дьяков Ю.П. Камбалообразные (PLEURONECTIFORMES) дальневосточных морей России (пространственная организация фауны, сезоны и продолжительность нереста, популяционная структура вида, динамика популяций). Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2011. 428 с.

В монографии обобщены сведения о географической изменчивости фауны камбал в водоемах, омывающих дальневосточные берега России, изложены результаты исследования ее пространственной структуры. Рассмотрены особенности сезонного батиметрического и термического распределения представителей камбалообразных рыб в различных районах. Проведена классификация различных типов их распределения по глубинам. Установлено образование камбалами комплексов видов, местообитания которых характеризуются близкими глубинными и температурными условиями. Исследована географическая изменчивость сроков нереста у 56 видов камбалообразных рыб. Высказана гипотеза о наличии у камбал северной части Тихого океана двух адаптивных стратегий нереста. Построена общая концепция популяционной структуры тихоокеанского черного палтуса. Даны характеристика динамики численности популяций пяти массовых видов камбал восточной части Охотского моря. На основе ряда наблюдений построены математические модели популяционного роста численности и биомассы этих рыб, а также формирования численности их поколений в зависимости от некоторых популяционных и внепопуляционных факторов.



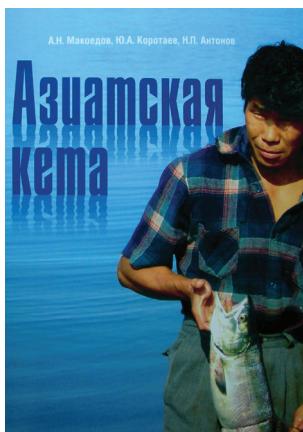
Сергеева Н.П., Варкентин А.И., Буслов А.В. **Шкала стадий зрелости гонад минтая.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2011. 92 с.

Минтай — наиболее значимый объект современного рыболовства в Дальневосточном регионе. На основании полученных авторами ранее результатов по исследованию особенностей полового созревания, оогенеза и сперматогенеза североохотоморского минтая приводится шкала стадий зрелости гонад минтая, включающая определение семи стадий, характеризующих развитие половых желез самок, и шести стадий — самцов. Дается описание величины и внешнего вида гонад, степени упругости, зернистости (самки), текучести семенной жидкости, ГСИ, состава и размеров ооцитов текущего фонда. Каждая выделенная стадия иллюстрируется характерным фотоизображением гонады в полости тела, извлеченной гонады, показаны вид ооцитов при просмотре с помощью бинокуляра и соответствующий стадии гистологический срез яичника и семенника. Также показаны изменения цвета и величины гонад в процессе созревания и нереста, характерные образы гонад разных стадий зрелости часто встречающихся оттенков цветов. Приводится словарь с пояснениями используемых терминов.



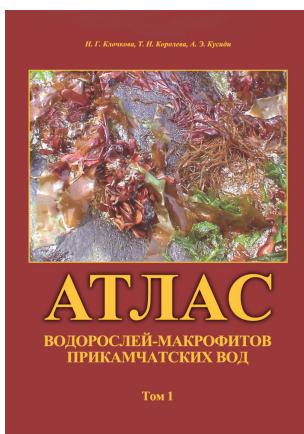
Зорбиди Ж.Х. **Кижуч азиатских стад.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2010. 306 с.

В монографии обобщены сведения о характере промысла азиатского кижуча *Oncorhynchus kisutch* в многолетнем аспекте и представлен ретроспективный анализ его особенностей за более чем 50-летний период. Приводятся данные официальной статистики берегового и японского морского промысла азиатского кижуча, сведения о вылове американских стад, результаты идентификации стад азиатского кижуча. Анализируются динамика численности, пропуск на нерестилища, состояние запасов в современный период и миграции кижуча в северо-западной части Тихого океана. Уточнены некоторые взгляды на характер его посткатадромных и преднерестовых миграций. По материалам собственных исследований и литературным источникам рассматриваются структура популяций и внутривидовая дифференциация кижуча, сроки нерестового хода, особенности нереста и экология развития в раннем онтогенезе, размерно-возрастной, половой состав нерестовых стад, качественные характеристики производителей и молоди. Выявлены изменения в структуре популяций кижуча, которые носят колебательный характер и, вероятно, вызваны не только изменениями условий среды, но и численностью самого вида. Особое внимание удалено результатам исследования биологии вида в естественных условиях. Представлены данные, характеризующие особенности экологии молоди кижуча в разных типах водоемов.



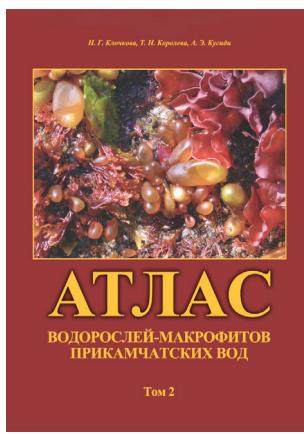
Макоедов А.Н., Коротаев Ю.А., Антонов Н.П. **Азиатская кета.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2009. 356 с.

Монографический обзор одного из наиболее ценных объектов рыболовства, кеты, в азиатской части ареала вида. Основное внимание сосредоточено на российских районах воспроизводства, поскольку более южные природные популяции кеты были почти полностью истреблены еще в начале XX века, отчего современный японский промысел ориентирован на лососей заводского происхождения. Приведены общая характеристика вида и основные этапы его изучения. Опираясь на собственные результаты исследований и литературные данные, подробно описана биология кеты из различных районов размножения. Рассмотрены особенности различных отрезков пресноводного и морского периодов жизни. Данная информация об истории развития и современном состоянии искусственного воспроизводства обсуждаемого вида тихоокеанских лососей. Рассмотрены абиотические, биотические, популяционные и антропогенные факторы, регулирующие численность и биомассу кеты. Приведены расчеты общей оценки выживаемости природных группировок данного вида. Большое внимание удалено вопросам, связанным с хозяйственным освоением азиатской кеты, и факторам, препятствующим рациональному ведению лососевого хозяйства в целом. Предложены рекомендации, направленные на устранение существующих недостатков.



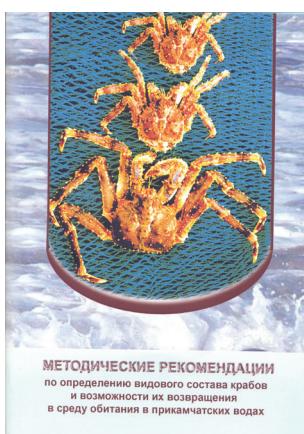
Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. **Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. Том 1.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2009. 218 с.

Даны описание и цветные иллюстрации внешнего вида и мест произрастания 32 зеленых (отдел Chlorophyta) и 58 бурых (отдел Phaeophyta) водорослей, встречающихся в прикамчатских водах. Специальную часть книги предваряют описание основных особенностей организации представителей отделов и характеристика местообитаний. В описаниях к видам указаны вариации формы, размеров и цвета слоевиц, их самые характерные морфологические и анатомические особенности. В эколого-биологическую характеристику включена информация об условиях произрастания, в том числе и антропогенном влиянии, сезонном развитии, распространении и ценотической роли вида в пределах камчатского района. Иногда описание распространения водорослей дается более широко: в пределах всех морей российского Дальнего Востока или Мирового океана. Для промысловых и массовых видов указаны возможные направления практического использования. Завершают книгу краткие сведения по состоянию промысла ламинарии в прикамчатских водах и очерк о благотворном влиянии на здоровье человека морских водорослей и продуктов их переработки.



Клочкова Н.Г., Королева Т.Н., Кусиди А.Э. **Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод. Том 2.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2009. 304 с.

Даны описание и цветные иллюстрации внешнего вида и мест произрастания 132 видов красных водорослей (отдел Rhodophyta), встречающихся в прикамчатских водах. Специальную часть книги предваряет описание основных особенностей организации представителей отделов. В описаниях к видам указаны вариации формы, размеров и цвета слоевиц, их самые характерные морфологические и анатомические особенности. В эколого-биологическую характеристику включена информация об условиях произрастания, сезонном развитии, распространении и ценотической роли вида в пределах камчатского района. Иногда описание распространения водорослей дается более широко. Для промысловых и массовых видов указаны возможные направления практического использования. В книгу включены краткие рекомендации, касающиеся сбора водорослей на морском берегу и изготовления из них гербария и препаратов для изучения внутреннего строения растений.



Шагинян Э.Р. **Методические рекомендации по определению видового состава крабов и возможности их возвращения в среду обитания в прикамчатских водах.** Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2009. 32 с.

Краткое пособие для определения видового состава, степени жизнедеятельности крабов, а также возможности их возвращения в естественную среду обитания при производстве промысловых, исследовательских работ, а также для оперативной оценки работниками природоохранных учреждений возможного ущерба при незаконном промысле. Кратко освещены вопросы размножения, питания, миграций и промысла основных промысловых крабов прикамчатских вод. Основное внимание удалено морфологическим особенностям рассматриваемых видов с целью их видовой идентификации в полевых условиях. Даются рекомендации по определению жизнеспособности крабов и целесообразности их выпуска в среду обитания. Пособие подкреплено хорошо выполненным иллюстрациями.

Для приобретения изданий необходимо выслать (факсом или электронной почтой) заявку, с указанием реквизитов, согласно которой будет выставлен счет на предоплату.

После оплаты счета заказанная литература отправляется почтой по указанному адресу.

Пересылка — за счет заказчика.

Адрес издательства Камчатского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («КамчатНИРО»)

683000 Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

Тел.: (4152) 412-701

E-mail: kamniro@vniro.ru

Научный рецензируемый журнал

**«Исследования водных биологических ресурсов Камчатки
и северо-западной части Тихого океана»**

Выпуск 71. 2023

ISSN 2072-8212

Журнал с 2010 года входит в Перечень ведущих рецензируемых научных изданий ВАК РФ.
С 29.12.2015 включен в новую редакцию Перечня

Главный редактор: А.В. Бугаев

Выпускающий редактор: Т.В. Борисова

Ответственный секретарь: М.В. Варкентин

Корректор: Т.В. Борисова

Перевод на английский: А.А. Шурыгина

Регистрационный номер ПИ № ФС 77-77203, дата регистрации 08.11.2019,
выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор)

Адрес редакции:

683000 Камчатский край, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18
Тел./факс: 8 (4152) 41-27-01. E-mail: kamniro@vniro.ru, pressa@kamniro.ru

Учредитель:

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»
Адрес учредителя: 105187, Москва, Окружной проезд, д. 19.
Тел.: 8 (499) 264-93-87. Факс: 8 (499) 264-91-87. E-mail: vniro@vniro.ru

Издатель:

Камчатский филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения
«Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»
«КамчатНИРО»
Адрес издателя: 683000 Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, д. 18.

Подписано в печать 25.12.2023. Дата выхода 29.12.2023, № 4 (71), 2023.

Формат 60×84/8. Печать офсетная.

Усл. печ. л.: 14,75. Заказ № КП00-898. Тираж 300 экз. Цена свободная.

Отпечатано в Типографии ООО «Камчатпресс».

Адрес: 683024 Петропавловск-Камчатский, ул. Кроноцкая, д. 12а.