

УДК 597.552.511(282.247.11)
DOI 10.19110/1994-5655-2021-5-29-34

Р.Р. РАФИКОВ, Д.М. ШАДРИН

**РАЗНООБРАЗИЕ ГАПЛОТИПОВ
ГЕНА COI ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS
GORBUSCHA* (WALBAUM, 1792)
БАССЕЙНА РЕКИ ПЕЧОРЫ**

*Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,
г. Сыктывкар*

rafikov@ib.komisc.ru

R.R. RAFIKOV, D.M. SHADRIN

**HAPLOTYPES DIVERSITY OF THE COI GENE
OF THE PINK SALMON *ONCORHYNCHUS
GORBUSCHA* (WALBAUM, 1792) IN THE
PECHORA RIVER BASIN**

*Institute of Biology, Federal Research Centre
Komi Science Centre, Ural Branch, RAS,
Syktuykar*

Аннотация

Впервые представлено общее морфологическое описание горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) из бассейна р. Печоры. Полученные значения показателей меристических признаков исследованных особей свидетельствуют о том, что они близки к типичной форме данного вида рыб. Анализ нуклеотидных последовательностей гена субъединицы 1 цитохромоксидазы, проведенный на основании собственных данных и информации из базы данных GenBank, позволил выявить 15 гаплотипов, семь из которых отмечены на приобретенной части ареала горбуши. Высказано предположение о возможном несоблюдении основных генетических эффектов «горлышка бутылки» и «основателя», характерных при заселении видом новой территории.

Ключевые слова:

*горбуша, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792), акклиматизация, распространение, Печора*

Abstract

Pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) is an anadromous epipelagic species that forms the basis of the Far East fishing industry. The result of the work on its acclimatization carried out in the second half of the XX century was the rapid expansion of the area, including the rivers of the European northeast of Russia. The findings of this species in the Pechora river basin, which is the largest river system in the area of distribution, allowed us to carry out a general morphological description of the pink salmon.

The obtained values of the meristic characteristics of the studied individuals indicate that they are close to the typical form of the pink salmon species. It is noted that the number of this species in the Pechora River is extremely unstable. The analysis of the nucleotide sequences of the cytochrome oxidase subunit 1 gene ($n = 71$), carried out on the basis of our own data and information from the GenBank database, revealed 15 haplotypes. The average number of nucleotide differences per site (nucleotide diversity - P_i) was 0.00303 ± 0.000024 . The transitions/transversions ratio corresponded to the value of 2.4. The haplotype diversity value (H_d) is 0.823. In 11 tissue samples of pink salmon caught in the watercourses of the European northeast of Russia, 7 haplotypes of the COI gene were found, which is a fairly high ratio. An increase in the sample size will lead to the identification of even greater diversity for the studied gene in the acquired part of the range of the studied species. It is suggested that the main genetic effects of the «bottleneck» and «founder», characteristic of the populating by this species of a new territory, may not be observed. The main reason is assumed to be a fair-

ly large number of individuals from different years of generations used in the process of introduction of pink salmon.

Введение

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) – проходной эпипелагический вид, обитающий в море на глубинах до 250 м, с арктическо-бореальным типом ареала, в нативную часть которого [1] входят бассейны морей Арктики (Лаптевых, Восточно-Сибирское и Чукотское) и северной части Тихого океана (Бофорта, Берингово, Охотское, Японское). Результатом работ по ее акклиматизации, проводимых в XX в. в бассейне Белого моря, явилось быстрое расширение ареала [2]. На сегодняшний день данный вид отмечен в реках на территории от Ямала до Британских островов и Исландии [3, 4]. Для горбуши характерны отсутствие жесткого хоминга и наличие альтернативного механизма – стрейнга, т.е. перераспределения нерестовых потоков между районами воспроизводства разных стад [5]. Это способствовало ее стремительному и широкому распространению на приобретенной части ареала. Информацию с детальным описанием истории акклиматизационных мероприятий, а также реки, в которые данный вид заходит на нерест, и примерную численность его стад для территории европейского Северо-Востока России можно найти в ранее опубликованной нами работе [6].

Направленная интродукция, или трансплантация, является одним из путей проникновения чужеродных видов за пределы их нативного ареала. Изучение морфологических, биологических и экологических характеристик популяций вселенцев представляет значительный интерес, поскольку способствует расширению представлений о процессах адаптации вида к новым условиям.

Изучение изменчивости, выявленной с помощью молекулярно-генетических маркеров (не только нейтральных), является необходимым этапом в понимании генетических процессов, происходящих при вселении вида на новую территорию [7]. При изучении беломорской горбуши ранее было показано снижение ее генетического разнообразия, определенное на основании данных о частотах аллелей различных генов и рестрикционного анализа мтДНК [8–10].

В последнее время широко используется метод секвенирования, предоставляющий информацию о нуклеотидном составе изучаемого гена, что позволяет получить более высокий уровень полиморфизма и уточнить выводы проведенных ранее исследований «биохимической» генетики. Одним из наиболее изученных считается ген, кодирующий 1 субъединицу фермента цитохромоксидазы (COI). Этот простой ген является широко распространенным филогенетическим маркером и обладает высокой стабильностью на видовом уровне (видоспецифичен), что определило его пригодность для ДНК-штрихкодирования живых организмов, в том числе

Keywords:

pink salmon, Oncorhynchus gorbuscha (Walbaum, 1792), *acclimatization, distribution, Pechora*

и рыб [11]. В опубликованных ранее работах по горбуше европейского Севера сведения о результатах секвенирования гена COI отсутствуют. Однако применение данного селективного маркера может дать нам дополнительную информацию о генетических процессах, происходящих при акклиматизации или саморасселении [10]. Применительно к исследуемому нами виду он характеризуется наибольшей представленностью в существующих на сегодня базах молекулярных данных (Genbank – <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/> и BOLD Systems – <https://www.boldsystems.org/>), чем остальные митохондриальные гены.

Цель данного исследования – описание счетных морфологических признаков и оценка генетического разнообразия горбуши р. Печоры на основании сравнения последовательностей гена COI.

Материал и методы

Отлов рыб произведен в русле р. Печоры в районе острова Малый Якшенский (66°07'41" с. ш. 52°33'18" в. д.). При выполнении мониторинговых работ в июле и августе 2017–2019 гг. применялись ставные жаберные сети с ячейей от 30 до 80 мм и высотой от 1,8 до 6 м, а также плавная сеть длиной 200 м и ячейей 45 мм. Поймано 6 экз. горбуши, для которых выполнен полный морфобиологический анализ по общепринятой методике [12]. Возраст рыб определен по чешуе [13, 14].

Пробы печеночной ткани фиксировали в 96 %-ном этиловом спирте. Тотальную ДНК удалось выделить из четырех образцов горбуши. Выделение ДНК проводили с помощью 10 %-ного раствора Chelex-100 в ddH₂O. Образец помещали в 15 мкл 10 %-ного раствора Chelex-100 и инкубировали в твердотельном термостате при температуре 55 °С в течение 30 мин. при периодическом перемешивании. Далее в течение 10 мин. инкубировался при температуре 99 °С. Выделенную ДНК хранили при температуре -20 °С. Для амплификации последовательности гена COI использовали праймеры Fish F1: 5'-TCAACCAA CCACAAAGACATTGGCAC-3' и Fish R2: 5'-TAGACT TCTGGGTGGCCAAAGAATCA-3' [11]. Амплификацию фрагмента проводили в реакционной смеси объемом 25 мкл, содержащей 5 мкл ScreenMix («Евроген», Россия), 5 мкл каждого праймера (0.3 мкМ) («Евроген», Россия), 9.0 мкл ddH₂O («Ambion», США) и 1.0 мкл геномной ДНК (1±100 нг).

Амплификацию проводили в термоциклере T-100 («Биорад», США) по следующей схеме: предварительная денатурация – 95 °С (5 мин); следующие пять циклов: 90 °С (30 сек), 45 °С (60 сек), 72 °С (90 сек); затем 27 циклов 90 °С (30 сек), 55 °С (45 сек), 72 °С (60 сек) и финальная элонгация – 72 °С (2 мин). Продукты реакции амплификации разде-

ляли методом электрофореза в 1,3 %-ном агарозном геле в 1х триацетатном буферном растворе с бромистым этидием. В качестве маркера длины фрагментов ДНК использовали 100 bp Ladder DNA marker (100 bp-3000 bp) («Thermo Scientific», ЕС). Визуализацию и изъятие продуктов амплификации осуществляли при помощи трансиллюминатора UVT-1 («Биоком», Москва). Для очистки полученного продукта реакции амплификации использовали набор CleanUp Standart («Евроген», Россия). Концентрацию ДНК и ПЦР продуктов измеряли на флуориметре Qubit 3 (Invitrogen, USA). Секвенирование проводили на базе центра коллективного пользования «Молекулярная биология» Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН на приборе НАНОФОР 05 (Россия) с использованием набора реагентов ABI Prism BigDye Terminator v. 3.1.

Сборку и множественное выравнивание нуклеотидных последовательностей осуществляли с применением алгоритма ClustalW в программе Mega X [15, 16]. Анализ по идентификации полученных последовательностей проводили с использованием ресурса BLAST (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) и BOLD Systems (<https://www.boldsystems.org/>). Полученные последовательности гена депонированы в базу данных GenBank и доступны под номерами: MZ723945-MZ723948.

Результаты и обсуждение

Данные опросов промышленных рыбаков свидетельствовали о существовании периодов с многочисленными стадами горбуши (тысячи особей), заходящей на нерест в р. Печора. Одним из таких был 2015 г., когда на тоне длиной в 1 км в магистральном русле реки попадалось до 10 экз. за сплавку. Поимки различных по плотности групп отмечались со второй половины июля и продолжались до конца августа. В последующие нечетные года (2017 и 2019) примерная численность заходящих в р. Печору рыб сократилась и оценивалась в сотни особей. В 2021 г. вновь отмечено увеличение количества мигрирующих на нерест производителей. Таким образом, численность горбуши в бассейне р. Печора является не стабильной и характеризуется значительными колебаниями.

За период наблюдений 2017 – 2019 гг. нам удалось отловить всего 6 экз., что позволило привести неполное морфологическое описание на основе меристических признаков смешанного по половому составу материала. Отличительным признаком горбуши является очень мелкая чешуя [2], что подтверждается нашими данными. Размах изменчивости количества прободенных чешуй (*ll*) в боковой линии составил 170–183 (176.7 ± 1.8), жаберных тычинок (*sp. br.*) – 30–34 (32.2 ± 0.6), позвонков (*vert.*) – 71–74 (72.0 ± 0.5). Количество лучей в спинном плавнике D III-V – 10–12 (11.2 ± 0.2), грудном P I – 14–17 (15.2 ± 0.5), брюшном V II – 9–10 (9.7 ± 0.2) и анальном A III-IV – 11–15 (13.0 ± 0.6). Стандартная длина (AC) в выборке колебалась от 412 до 517 мм (среднее – 466 мм), с общей массой тела рыб от 723 до 1 582 г (среднее – 1 162 мм). Возраст всех отловленных особей составил 1+. Соотношение полов равно – 50 % самок и 50 % сам-

цов. Выявленные морфологические характеристики горбуши р. Печоры соответствуют номинативной форме данного вида рыб или незначительно выходят за их пределы [2].

В результате анализа 60 образцов (банк данных NSBI) из нативной части ареала и 11 образцов из приобретенной части ареала (в том числе четыре образца из бассейна р. Печоры) удалось выявить 16 мутаций, сосредоточенных в 15 полиморфных сайтах (см. таблицу). Большая часть нуклеотидной изменчивости приходится на единичные замены (10 сайтов) и только пять сайтов содержат информативные замены нуклеотидов.

Среднее количество нуклеотидных различий на сайт (нуклеотидное разнообразие – P_i) составило $0,00303 \pm 0,000024$. Соотношение транзиций к трансверсиям соответствовало значению 2,4. Величина гаплотипического разнообразия (H_d) равна 0,823. Частота встречаемости гаплотипов убывает в ряду: № 5 (28 %), № 1 (25), № 3 (17), № 4 (11) и № 2 (4 %), остальные и вовсе отмечены единично. Большая часть использованных в анализе образцов (60) относится к американской части бассейна Тихого океана, что отразилось на картине распределения полученного разнообразия. Так, гаплотипы с №№ 1 по 5 являются наиболее распространенными и на 87 % представлены особями разных лет (как четных, так и нечетных) генераций из рек северо-западного побережья Северной Америки (от штата Вашингтон США до Аляски, включая Канаду). Также здесь отмечены гаплотипы с №№ 6 – 11 и 14, которые представлены единичными экземплярами.

Особи горбуши бассейна Белого [17] и Баренцева (наши данные) морей отнесены к гаплотипам № 1–4 ($n=8$). Кроме того, обнаружены единичные экземпляры рыб с гаплотипами №№ 12 и 13 (р. Кереть) и № 15 (р. Печора). Факт этих находок является интересным, однако рассуждать об их уникальности и, соответственно, какой-либо дифференциации стад горбуши на Европейском Севере преждевременно, ввиду небольшого объема материала, который был нам доступен. Известно, что скорость мутационного процесса в последовательностях, кодирующих ген COI, достаточно низка [17]. Это означает, что обнаруженные гаплотипы должны быть характерны и для рыб бассейна Охотского моря, где обитают донорские популяции, использованные при интродукции. Однако отсутствие депонированных в банках молекулярных данных подобных сведений не позволяет подтвердить наше предположение.

Проанализированные образцы тканей горбуши (11 экз.) дали возможность выявить целых семь гаплотипов гена COI для территории европейского Северо-Востока России, что является довольно высоким соотношением. Увеличение объема выборки приведет к выявлению еще большего разнообразия по исследованному гену на приобретенной части ареала изучаемого вида.

Проведенный анализ гаплотипического разнообразия последовательности гена COI горбуши позволяет предположить, что изменчивость, выявляемая с помощью селективных (находящихся под давлением отбора) маркеров, может не соответ-

Полиморфные сайты фрагмента гена COI образцов горбуши
Polymorphic sites of the COI gene fragment of pink salmon samples

Гаплотип	Номер полиморфного сайта и тип замены														
	22 S	37 S	47 S	211 S	265 P ₂	298 S	304 S	310 S	344 S	385 P ₂	409 P ₃	520 P ₂	535 P ₂	583 S	619 S
1	C	A	C	C	A	T	C	C	C	G	T	C	A	G	G
2	G	A	C	.	T	.	.
3	G	A
4	G	A	.	T	.	.	.
5	G	A	.	.	T	.	.
6	.	.	.	T
7	A	.	.	.	G	A	C	.	T	.	.
8	.	G	.	.	G	A	.	.	T	A	.
9	G	.	.	T	T	A	.	.	T	.	.
10	G	A	C
11	G	A	.	.	T	.	A
12	G	C	.	.	.	A
13	.	.	A	.	G	A	C	.	T	.	.
14	G
15	G	.	T	.	.	A

Условные обозначения: S – синглетные, P₂ – парсимоничные с двумя вариантами, P₃ – парсимоничные с тремя вариантами. Расшифровка образцов по гаплотипам: 1) MZ723946*, HQ712699, FJ998709, FJ998705, FJ998704, FJ998702, FJ998693, FJ998692, FJ998691, FJ998688, FJ998684, FJ998683, FJ998678, FJ998676, FJ998673, FJ998672, FJ998671, EU524203; 2) MZ723947*, MZ723948*, FJ998707; 3) HQ712701, GU440431, FJ998711, FJ998703, FJ998698, FJ998670, FJ998669, FJ998668, FJ998666, MG951608, MG951590, MG951589; 4) HQ712700, HQ712698, EU752127, FJ998706, FJ998699, FJ998665, MG951593, MG951591; 5) EU752128, EU752126, FJ998710, FJ998696, FJ998689, FJ998687, FJ998686, FJ998685, FJ998682, FJ998680, FJ998679, FJ998677, FJ998675, FJ998674, EU524208, EU524207, EU524206, EU524205, EU524204, EU524202; 6) FJ998708; 7) FJ998701; 8) FJ998700; 9) FJ998697; 10) FJ998667; 11) EU524209; 12) MG951588; 13) MG951587; 14) KX145377; 15) MZ723945*. * – образцы из бассейна р. Печоры.

Symbols: S – singlet, P₂ – parsimonious with 2 variants, P₃ – parsimonious with 3 variants. Decoding of samples by haplotypes: 1) MZ723946*, HQ712699, FJ998709, FJ998705, FJ998704, FJ998702, FJ998693, FJ998692, FJ998691, FJ998688, FJ998684, FJ998683, FJ998678, FJ998676, FJ998673, FJ998672, FJ998671, EU524203; 2) MZ723947*, MZ723948*, FJ998707; 3) HQ712701, GU440431, FJ998711, FJ998703, FJ998698, FJ998670, FJ998669, FJ998668, FJ998666, MG951608, MG951590, MG951589; 4) HQ712700, HQ712698, EU752127, FJ998706, FJ998699, FJ998665, MG951593, MG951591; 5) EU752128, EU752126, FJ998710, FJ998696, FJ998689, FJ998687, FJ998686, FJ998685, FJ998682, FJ998680, FJ998679, FJ998677, FJ998675, FJ998674, EU524208, EU524207, EU524206, EU524205, EU524204, EU524202; 6) FJ998708; 7) FJ998701; 8) FJ998700; 9) FJ998697; 10) FJ998667; 11) EU524209; 12) MG951588; 13) MG951587; 14) KX145377; 15) MZ723945*. * – samples from the Pechora River basin.

воват известным генетическим эффектам «горлышка бутылки» и «основателя», характерных при заселении видом новой территории.

В качестве основной причины предполагается достаточно большое количество особей из разных лет генераций, использованных в процессе интродукции горбуши. Известно, что работы по интродукции горбуши на европейский Север начаты в 1956 г. с перевозки ее икры из рек острова Сахалин на Тайбольский рыболовный завод в Мурманской области [18]. Однако промысловый возврат производителей оказался крайне нестабильным, что определило использование северных популяций горбуши в качестве донорских в ходе реализации второго этапа акклиматизации [19]. Так, с 1985 г. был начат систематический завоз икры партии из рек Ола и Яна. В результате этого в северо-европейском регионе сформировались самовоспроизводящиеся популяции горбуши разных генерализованных линий четных и нечетных лет нереста [20–22].

Закключение

Исследование ряда меристических признаков проанализированных особей горбуши р. Печоры позволяет сделать вывод о соответствии изученных экземпляров номинативной форме данного вида рыб.

Анализ нуклеотидных последовательностей гена COI небольшого числа особей горбуши позволил выявить на приобретенной части ее ареала семь гаплотипов из 15 известных на сегодняшний день. Наибольшая представленность сведений по горбуше из рек северо-западного побережья Северной Америки и полное отсутствие таковых для ее охотоморских популяций не позволяют сделать вывод об уникальности обнаруженных для рек Кереть и Печора гаплотипов. С высокой долей вероятности они могут быть обнаружены и в охотоморских (донорских) популяциях горбуши. Тем не менее, соотношение количества обнаруженных гаплотипов (n=7) и исследованных для этого особей (11 экз.) горбуши для указанных рек является достаточно высоким. Увеличение объема выборки приведет к выявлению большего разнообразия по исследованному гену на территории приобретенной части ареала.

Полученные нами результаты указывают на несоблюдение основных генетических эффектов «горлышка бутылки» и «основателя», характерных при заселении видом новой территории. Об этом свидетельствует и значительное количество разнообразного донорского материала, использованного в процессе интродукции горбуши [15]. Для дальнейшего продолжения работы необходим более

длительный и детальный сбор не только молекулярно-генетических данных, но и полного морфологического описания генераций горбуши как нечетных, так и четных лет нереста. Привлечение других молекулярных маркеров даст больше информации о популяционной структуре горбуши на приобретенной части ареала (европейский Северо-Восток России).

Данная работа выполнена в рамках государственного задания «Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения животных таежных и тундровых ландшафтов и экосистем европейского северо-востока России» № АААА-А17-117112850235-2.

Литература

1. Рыбы российских вод Японского моря: аннотированный и иллюстрированный каталог / А.С. Соколовский, В.А. Дударев, Т.Г. Соколовская, С.Ф. Соломатов. Владивосток: Дальнаука, 2007. 200 с.
2. Атлас пресноводных рыб России: в 2-х т. Т. 1 / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2003. 379 с.
3. Ретроспектива ихтиологических и гидробиологических исследований на Ямале / В.Д. Богданов, Е.Н. Богданова, О.А. Госькова, И.П. Мельниченко Екатеринбург, 2000. 88 с.
4. Сидоров Г.П., Решетников Ю.С. Лососеобразные рыбы водоемов европейского Северо-Востока. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 346 с.
5. Каев А.М., Животовский Л.А. О вероятном распределении горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* между районами воспроизводства разных стад в Сахалино-Курильском регионе // Вопросы ихтиологии. 2017. Т. 57. № 3. С. 264–274. DOI: 10.7868/S0042875217030080
6. Рафигов Р.Р., Захаров А.Б. Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) в реках европейского Северо-Востока России // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2019. Вып. № 2 (209). С. 16–20. [https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2019.2\(209\).3](https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2019.2(209).3)
7. Салменкова Е.А. Популяционно-генетические процессы при интродукции рыб // Генетика. 2008. Т. 44. № 7. С. 874–884.
8. Гордеева Н.В. Генетические изменения у горбуши, трансплантированной в бассейн Белого моря // Доклады Академии наук. 2002. Т. 384. № 4. С. 553–556.
9. Генетические изменения у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) в ходе акклиматизации в бассейне Белого моря / Н.В. Гордеева, Е.А. Салменкова, Ю.П. Алтухов, А.А. Махров, С.П. Пустовойт // Генетика. 2003. Т. 39. № 3. С. 402–412.
10. Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П. Акклиматизация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) на европейском Севере: данные рестрикционного анализа мтДНК // Генетика. 2004. Т. 40. № 3. С. 393–400.
11. Barcoding Australia's fish species / R.D. Ward, T.S. Zemlak, B.H. Innes, P.R. Last, P.D.N. Hebert // Philosophical Transactions of the Royal Society B 360. 2005. P. 1847–1857.
12. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат, 1966. 376 с.
13. Чугунова М.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: АН СССР, 1959. 164 с.
14. Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности роста рыб. М.: Наука, 2001. 279 с.
15. Thompson J.D., Higgins D.G., Gibson T.J. CLUSTAL W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice // Nucleic Acids Research. 1994. 22(22): 4673–4680. DOI: 10.1093/nar/22.22.4673
16. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms / S. Kumar, G. Stecher, M. Li, C. Knyaz, K. Tamura // Molecular Biology and Evolution. 2018. 35 (1): 1547–1549. DOI 10.1093/molbev/msy 096
17. Филогения лососевидных рыб (Salmonoidei) по данным анализа митохондриального гена COI (баркодинг) / В.С. Артамонова, О.В. Колмакова, Е.А. Кириллова, А.А. Махров // Сибирский экологический журнал. 2018. № 3. С. 293–310.
18. Азбелев В.В., Яковенко А.А. Материалы по акклиматизации горбуши в бассейне Баренцева и Белого морей // Труды ПИНРО. 1963. Вып. 15. С. 7–26.
19. Смирнов А.И. Дальневосточные лососи родов *Oncorhynchus* и *Salmo* (Salmonidae) как объекты интродукции и акклиматизации // Зоологический журнал. 1971. Т. 50. № 3. С. 393–407.
20. Аганов В.С. Жизненный цикл горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum), акклиматизируемой на Европейском Севере СССР // Вопросы ихтиологии. 1986. Т. 26. № 5. С. 779–794.
21. Кудерский Л.А. Избранные труды. Т. 4. Исследования по ихтиологии, рыбному хозяйству и смежным дисциплинам: Сборник научных трудов ФГНУ «ГосНИОРХ». Вып. 343. М.-СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. С. 47–65.
22. Дальневосточная горбуша в бассейне Белого моря (К 50-летию начала интродукции) / Е.А. Дорощева, А.П. Алексеев, О.В. Зелеников, В.М. Зеленков // Рыбное хозяйство. 2006. № 6. С. 71–74.

References

1. Ryby rossijskih vod Japonskogo morja: annotirovannyj i illjustrirovannyj katalog [Fish of the Russian waters of the Sea of Japan: annotated and illustrated catalog] / A.S. Sokolovskij, V.A. Dudarev, T.G. Sokolovskaya, S.F. Solomatov. Vladivostok: Dal'nauka, 2007. 200 p.
2. Atlas presnovodnyh ryb Rossii [Atlas of freshwater fish of Russia]: in 2 volumes. Vol. 1 / Ed. Yu.S. Reshetnikov. Moscow: Nauka, 2003. 379 p.
3. Retrospektiva ihtiologicheskikh i gidrobiologicheskikh issledovanij na Jamale [Retrospective of ichthyological and hydrobiological research in Yamal] / V.D. Bogdanov, E.N. Bogdanova,

- O.A. Gos'kova, I.P. Melnichenko. Ekaterinburg, 2000. 88 p.
4. Sidorov G.P., Reshetnikov Yu.S. Lososeobraznye ryby vodoemov evropejskogo Severo-Vostoka [Salmon-like fishes of water bodies of the European Northeast]. Moscow: Association of sci. publications KMK, 2014. 346 p.
 5. Kaev A.M., Zhivotovskiy L.A. O verojatnom raspredelenii gorbushi *Oncorhynchus gorbuscha* mezhdu rajonami vosproizvodstva raznyh stad v Sahalino-Kuril'skom regione [On the probable distribution of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* between the reproduction areas of different flocks in the Sakhalin-Kuril region] // Voprosy ihtologii [J. of Ichthyology]. 2017. Vol. 57. № 3. P. 264–274. DOI:10.7868/S0042875217030080
 6. Rafikov R.R., Zakharov A.B. Gorbusha *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) v rekah evropejskogo severo-vostoka Rossii [Pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) in the rivers of the European Northeast of Russia] // Bull. of Inst. of Biology, Komi Sci. Centre, Ural Branch, RAS. 2019. Issue 2 (209). P. 16–20. [https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2019.2\(209\).3](https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2019.2(209).3)
 7. Salmenkova E.A. Populacionno-geneticheskie processy pri introdukcii ryb [Population-genetic processes during fish introduction] // Genetika [Russian J. of Genetics]. 2008. Vol. 44. № 7. P. 874–884.
 8. Gordeeva N.V. Geneticheskie izmeneniya u gorbushi, transplantirovannoj v bassejn Belogo morja [Genetic changes in pink salmon transplanted into the White Sea basin] // Doklady akademii nauk [Doklady Biol. Sciences]. 2002. Vol. 384. № 4. P. 553–556.
 9. Geneticheskie izmeneniya u gorbushi *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) v hode akklimatizacii v bassejne Belogo morja [Genetic changes in pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) during acclimatization in the White Sea basin] / N.V. Gordeeva, E.A. Salmenkova, Yu.P. Altukhov, A.A. Makhrov, S.P. Pustovoi // Genetika [Russian J. of Genetics]. 2003. Vol. 39. № 3. P. 402–412.
 10. Gordeeva N.V., Salmenkova E.A., Altukhov Yu.P. Akklimatizacija gorbushi *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) na evropejskom Severe: dannye restrikcionnogo anazila mtDNK [Acclimatization of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) in the European North: mtDNA restriction data] // Genetika [Russian J. of Genetics]. 2004. Vol. 40. № 3. P. 393–400.
 11. Barcoding Australia's fish species / R.D. Ward, T.S. Zemlak, B.H. Innes, P.R.Last, P.D.N. Hebert // Philosophical Transactions of the Royal Society B 360. 2005. P. 1847–1857.
 12. Pravdin I.F. Rukovodstvo po izucheniju ryb [Fish study guide]. Moscow: Pishhepromizdat [Food Industry Publ.], 1966. 376 p.
 13. Chugunova M.I. Rukovodstvo po izucheniju vozrasta i rosta ryb [Guide for the study of the age and growth of fish]. Moscow: USSR Ac. Sci., 1959. 164 p.
 14. Dgebuadze Yu.Yu. Ekologicheskie zakonomernosti rosta ryb [Ecological patterns of fish growth]. Moscow: Nauka, 2001. 279 p.
 15. Thompson J.D., Higgins D.G., Gibson T.J. CLUSTAL W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. Nucleic Acids Research. 1994. 22(22): 4673–4680. DOI: 10.1093/nar/22.22.4673
 16. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms / S. Kumar, G. Stecher, M.Li, C.Knyaz, K.Tamura // Molecular Biology and Evolution. 2018. 35(1): 1547–1549. DOI 10.1093/molbev/msy096
 17. Filogenija lososevidnyh ryb (Salmonoidei) po dannym analiza mitohondrial'nogo gena COI (barkoding) [Phylogeny of salmonoid fish (Salmonoidei) based on mtDNA COI gene sequences (barcoding)] / V.S. Artamonova, O.V. Kolmakova, E.A. Kirillova, A.A. Makhrov // Sibirskij ekologicheskij zhurnal [Contemporary Problems of Ecology]. 2018. № 3. P. 293–310.
 18. Azbelev B.B., Yakovenko A.A. Materialy po akklimatizacii gorbushi v bassejne Barenceva i Belogo morej [Materials on the acclimatization of pink salmon in the basin of the Barents and White seas] // Trudy PINRO [Proc. of PINRO]. 1963. Issue 15. P. 7–26.
 19. Smirnov A.I. Dal'nevostochnye lososi rodov *Oncorhynchus* i *Salmo* (Salmonidae) kak ob'ekty introdukcii i akklimatizacii [Far Eastern salmon of the genera *Oncorhynchus* and *Salmo* (Salmonidae) as objects of introduction and acclimatization] // Zoologicheskij zhurnal [Russian J. of Zoology]. 1971. Vol.50. № 3. P. 393–407.
 20. Agapov V.S. Zhiznennyj cikl gorbushi *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum), akklimatiziruemoj na Evropejskom Severe SSSR [Life cycle of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) acclimatized in the European North of the USSR] // Voprosy ihtologii [J. of Ichthyology]. 1986. Vol. 26. № 5. P. 779–794.
 21. Kudrinsky L.A. Izbrannye trudy. T. 4. Issledovaniya po ihtologii, rybnomu hozjajstvu i smezhnym disciplinam: Sbornik nauchnyh trudov FGNU «GosNIORH» [Selected works. Vol. 4. Research on ichthyology, fisheries and related disciplines: Collection of sci. papers of the Federal State Sci. Res. Inst. of Lake and Fisheries]. Issue 343. Moscow-St.Petersburg: Tovarishhestvo nauchnyh izdanij KMK [Association of Sci. Publications KMK], 2015. P. 47–65.
 22. Dal'nevostochnaja gorbusha v bassejne Belogo morja (K 50-letiju nachala introdukcii) [Far Eastern pink salmon in the White Sea basin (To the 50th anniversary of the beginning of introduction)] / E.A. Dorofeeva, A.P. Alekseev, O.V. Zelennikov, V.M. Zelenkov // Rybnoe hozjajstvo [J. of Fishery]. 2006. № 6. P. 71–74.

Статья поступила в редакцию 26.08.2021.