

УДК 597:553.2:575

Л.Т. Бачевская  
(Институт биологических проблем Севера  
ДВО РАН, г. Магадан)

**ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ  
ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ  
КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA*  
НА РАННИХ СТАДИЯХ ОНТОГЕНЕЗА**

Исследована генетическая структура молоди искусственного и природного происхождения. Наблюдение за динамикой генетической структуры кеты искусственного воспроизводства на разных стадиях ее развития позволило отметить, что на более поздних этапах онтогенеза отбор направлен в пользу гетерозигот. У заводской молоди из исследованных популяций, выращиваемой в одинаковых условиях, генетический отбор имел разные характерные особенности. Он был направлен на сохранение их исторически сложившегося генетического облика. В то же время изучение заводской молоди кеты разных стадий онтогенеза позволило обнаружить общую тенденцию к увеличению показателей генетического разнообразия по мере ее развития.

**Bachevskaya L.G.** Forming the population-genetic structure of *Oncorhynchus keta* on early stages of ontogenesis in artificial environment // *Izv. TINRO*. — 2007. — Vol. 148. — P. 143–155.

Some problems of salmon's artificial reproduction are caused by neglect of their genetic structure. By this reason, interplant transportation of artificially impregnated hardroe between the rivers of Sakhalin, Kuril Islands, Magadan region, and Amur basin has extremely low efficiency or even negative effect for the populations. Genetic structure of *Oncorhynchus keta* juveniles received from the producers from different spawning grounds is analyzed at early stages of ontogenesis for revealing the forming mechanisms in artificial environment. The character of selection among fish, collected on the same day, both alive and dead, was studied. The genetic diversity was higher in the specimens taken alive. In early ontogenesis, a selection is directed against heterozygotes, but becomes less pronounced in late ontogenesis; so, the fish have higher genetic diversity on the late stages of ontogenesis. This tendency is common for the juveniles belonged to different populations, but each population has its own features of genetic structure forming directed to preservation of their existing genetic patterns, in spite of identical conditions of the hardroe incubation and keeping of the juveniles.

Besides, the juveniles of common origin raised at different hatcheries (Ola EPAB and Tauy LRZ) have different features of genetic structure, as well, that is supposedly caused by different temperature conditions of incubation. The Ola EPAB is characterized by sharp changes of the temperature between the period of hardroe incubation in July—September (7.3–8.8 °C) and the period of juveniles transition to active feeding in February—April (about 1.0 °C). The Tauy hatchery has stable temperature conditions. Unstable temperature conditions influence on both physiological development and genetic diversity of the juveniles making negative effect on the offspring quality and worsening their genetic abilities for adaptation in the natural habitat. The conclusion

is made that conditions of keeping for artificially reproduced fish should be closely related to the natural ones for its better survival.

Genetic structure of farmed fish was monitored for revealing its negative changes. The data on parental and filial generations of the artificially reproduced kulkutta population of the keta were compared. Genetic diversity of the young fish was lower than that one of the producers. In spite of high recurrence typical for artificial populations, this result is the evidence of negative genetic changes in the studied population.

Тихоокеанские лососи — ценные промысловые виды, имеющие сложную генетическую внутрипопуляционную структуру (Алтухов, 1974, 1983; Коновалов, 1980; Викторовский и др., 1986; Глубоковский, Животовский, 1986; Салменкова и др., 1986; Варнавская и др., 1988; Бачевская, 1992, 2003; Пустовойт, Макоедов, 1992; Пустовойт, 1993; Алтухов и др., 1997; Бачевская, Сафроненков, 2004; Волобуев и др., 2005). Снижение их численности определило необходимость строительства рыбоводных заводов на Дальнем Востоке. Несмотря на то что искусственное воспроизводство тихоокеанских лососей ставит перед собой цели, направленные на повышение их численности, рыбоводные процессы не всегда дают положительный результат. Одной из многих причин можно считать отсутствие практики своевременного использования научных данных, характеризующих генетическую структуру эксплуатируемых популяций. Методами популяционно-генетического анализа была обнаружена крайне низкая эффективность межзаводских перевозок искусственно оплодотворенной икры кеты между реками Сахалина, Курильских островов и Амуром (Алтухов, 1974; Алтухов и др., 1980; Салменкова и др., 1983).

Изучение североохотоморской кеты также показало, что рыбоводная деятельность, не учитывающая ее внутрипопуляционную генетическую структуру, играет отрицательную роль (Викторовский и др., 1986). В дальнейшем с помощью различных методов исследования североохотоморской кеты был показан низкий уровень эффективности рыбоводной деятельности лососевых заводов Магаданской области (Макоедов и др., 1994; Акиничева, Рогатных, 1996; Бачевская, Пустовойт, 1996; Хованский и др., 1998; Акиничева, 2001). Нельзя не отметить, что в некоторые годы (1990, 1993–1995) наблюдалось увеличение подходов кеты в реки североохотоморского побережья, что объяснялось влиянием рыбоводства. Но динамика подходов не отличалась стабильностью (Пустовойт, Хованский, 2000; Черешнев и др., 2002; Хованский, 2004). Накоплен большой научный материал, который позволил отметить, что для получения стабильно высоких возвратов лососей необходимо совершенствовать биотехнологию их разведения с учетом климатических особенностей региона (Чигиринский, 1985; Проскуренко, Марковцев, 1986; Марковцев, 1989; Макоедов и др., 1994; Рогатных и др., 1994; Семенов, Хованский, 1994; Хованский, 2004). Кроме того, для повышения эффективности лососеводства на данном этапе необходимо решить целый комплекс задач. Одной из них можно считать изучение генетической структуры тихоокеанских лососей на ранних стадиях онтогенеза. Этому направлению посвящено немало публикаций (Алтухов и др., 1987; Животовский и др., 1987; Ильина, 1987; Картавцев, 1990; Дуброва и др., 1994). В настоящий момент исследования подобного характера не теряют своей актуальности, так как дают возможность своевременно отметить негативные процессы в популяциях лососей, затронутых искусственным воспроизводством (Алтухов и др., 1987; Животовский и др., 1987; Ильина, 1987; Картавцев, 1990; Дуброва и др., 1994). Исследования, проводимые в настоящее время, направлены на выявление закономерностей и особенностей формирования генетической структуры у заводской молодежи кеты, полученной от производителей из разных нерестовых локальностей. Целью данной работы является обобщение результатов, полученных в процессе изучения генетической структуры заводской и естественной молодежи североохотоморской кеты.

Нами были исследованы 34 выборки молоди кеты искусственного происхождения на разных стадиях ее развития. Изучали молодь, которую выращивали в одинаковых и в разных температурных условиях, а также живую и мертвую кету (разных этапов онтогенеза) из одного водоема. Кроме того, генетическими исследованиями была охвачена молодь естественного происхождения из ольской, тауйской, кулькутинской популяций.

Полученный биологический материал обработан с помощью биохимического метода — электрофореза в полиакриламидном геле (7 %). Окраску полиакриламидных блоков проводили по методикам Г.П. Манченко (Manchenko, 1994). Анализировали изменчивость семи ферментных систем, кодируемых девятью полиморфными локусами: малатдегидрогеназа (дуплицированные изолюкусы sMDH-B1, 2\*), аспартатаминотрансфераза (дуплицированные изолюкусы sAAT-1, 2\*), 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (локус PGDH\*), лактатдегидрогеназа (локус LDH-A1\*), малик-энзим (локус sMEP-2\*), эстераза Д (локус ESTD\*), супероксиддисмутаза (локус SOD-1\*). Для изолюкусных пар sMDH-1, 2\*; sAAT-1, 2\* значения аллельных частот рассчитаны исходя из предположения о полиморфизме только одного локуса в каждой паре, что приемлемо при невысокой частоте встретившихся вариантов и подтверждено при расчете методом максимального правдоподобия (Waples, 1988). Принятое нами обозначение локусов и аллелей соответствует номенклатуре генов, кодирующих белки у рыб (Shaklee et al., 1990). Статистическая обработка полученных результатов проводилась с помощью пакета программ BIOSYS-2.

В 2000 г. осуществлены наблюдения за молодь заводского происхождения, которую перевозили с Ольской ЭПАБ и подращивали в садках, расположенных в бухте Веселой. За время эксперимента (информация получена от рыбоводов) отход молоди был незначительным, несмотря на то что условия содержания (соленость воды, ее температура) резко отличались от заводских. Нами были определены генетические параметры, характеризующие молодь на начальном этапе выращивания в садках и перед выпуском в открытое море. По мере роста молоди в садках ее генетическая структура практически не изменилась (табл. 1–3).

Для более полного представления о направлении отбора на разных стадиях развития заводской молоди изучали не только хорошо развивающихся особей, но и погибающих в процессе выращивания. С этой целью в 2003 г. были исследованы выборки молоди янской кеты (живой и мертвой), находящейся на разных этапах онтогенеза. Анализ распределения частот аллельных генов, обнаруженных у мертвой и живой молоди, позволил выявить достоверные различия только в выборках от 24.04.03 (ESTD\*,  $\chi^2 = 4,453$ ,  $p < 0,05$ ). Живая и мертвая янская молодь кеты более поздних сроков развития (14.05.03) не различалась. Мертвая молодь из выборок, собранных 24.04.03 и 14.05.03, достоверно различалась по ESTD\*, причем в последней выборке гетерозиготных особей обнаружено значительно меньше. Последний факт свидетельствует в пользу того, что на более поздних этапах онтогенеза отбор направлен в сторону гетерозигот. Для определения общих закономерностей в развитии заводской молоди наряду с янской кетой в 2003 г. были исследованы выборки живой и мертвой кулькутинской молоди. Сравнительный анализ частот аллельных генов, вычисленных для живой и мертвой кулькутинской молоди, позволил обнаружить достоверные различия между ними по локусам sAAT-1, 2\* ( $\chi^2 = 8,487$ ,  $p < 0,05$ ), ESTD\* ( $\chi^2 = 7,63$ ,  $p < 0,05$ ), LDH-A1\* ( $\chi^2 = 4,704$ ,  $p < 0,05$ ). Следует отметить, что и в данном случае живая молодь имела более высокий уровень генетического разнообразия по сравнению с мертвой (табл. 4, 5).

В связи с этим возникает вопрос, является ли увеличение гетерозиготности у молоди поздних сроков развития универсальным процессом для кеты всех локальностей или оно характерно только для рассмотренных популяций. Для ответа на него нами был проведен в 2004 г. эксперимент, в процессе которого

Таблица 1

Частоты аллелей полиморфных локусов (LDH-A1\*, sMDH-B1, 2\*)  
в выборках молоди кеты искусственного и естественного воспроизводства

Table 1

Frequencies of alleles of polymorphic locuses (LDH-A1\*, sMDH-B1, 2\*)  
in samples of young chum salmon

Водоем	Дата	N	LDH-A1*			sMDH-B1, 2*		
			*100	*110	Sp	*100	*110	Sp
Кулькuty	21.05.99	200	0,923	0,077	0,013	1,000	0,000	0,000
Кулькuty <sup>1</sup>	27.04.03	60	0,950	0,050	0,020	1,000	0,000	0,000
Кулькuty	27.04.03	66	0,871	0,129	0,029	1,000	0,000	0,000
Кулькuty	08.04.04	60	0,967	0,033	0,016	1,000	0,000	0,000
Кулькuty	28.05.04	80	0,963	0,037	0,015	0,994	0,006	0,006
Кулькuty <sup>2</sup>	02.09.05	67	0,940	0,060	0,021	1,000	0,000	0,000
Бухта Веселая	14.06.00	143	0,832	0,168	0,022	1,000	0,000	0,000
Бухта Веселая	29.06.00	144	0,847	0,153	0,021	1,000	0,000	0,000
Ола (Ланковая) <sup>2</sup>	23.05.02	102	0,922	0,078	0,019	0,995	0,005	0,005
Ола (Ланковая)	27.04.03	60	0,892	0,108	0,028	0,992	0,008	0,008
Ола (Ланковая)	08.04.04	60	0,908	0,092	0,026	1,000	0,000	0,000
Ола (Ланковая)	28.05.04	56	0,866	0,134	0,032	1,000	0,000	0,000
Ола (Ланковая) <sup>1</sup>	28.05.04	51	0,961	0,039	0,019	1,000	0,000	0,000
Ола <sup>2</sup>	14.05.04	56	0,866	0,134	0,032	1,000	0,000	0,000
Ольский лиман <sup>2</sup>	04.07.04	51	0,912	0,088	0,028	1,000	0,000	0,000
Ольский лиман <sup>2</sup>	19.07.04	38	0,947	0,053	0,026	1,000	0,000	0,000
Тауй <sup>2</sup>	15.05.02	84	0,911	0,089	0,022	1,000	0,000	0,000
Тауй (Хурен)	01.06.02	141	0,837	0,163	0,022	1,000	0,000	0,000
Тауй (Хурен) <sup>3</sup>	23.05.03	50	0,900	0,100	0,030	1,000	0,000	0,000
Тауй (Быстрый) <sup>3</sup>	23.05.03	87	0,948	0,052	0,017	1,000	0,000	0,000
Тауй (Быстрый)	23.05.03	52	0,913	0,087	0,028	1,000	0,000	0,000
Тауй (Хурен)	02.06.04	66	0,879	0,121	0,028	1,000	0,000	0,000
Яна	24.04.03	50	0,910	0,090	0,029	1,000	0,000	0,000
Яна <sup>1</sup>	24.04.03	50	0,900	0,100	0,030	1,000	0,000	0,000
Яна	14.05.03	50	0,890	0,110	0,031	1,000	0,000	0,000
Яна <sup>1</sup>	14.05.03	50	0,900	0,100	0,030	1,000	0,000	0,000
Яна	02.06.04	50	0,970	0,030	0,017	1,000	0,000	0,000
Яма	10.08.01	100	0,890	0,110	0,022	0,995	0,005	0,005
Яма	27.04.03	55	0,909	0,091	0,027	0,900	0,100	0,029
Яма (Черная речка)	08.04.04	60	0,833	0,167	0,034	1,000	0,000	0,000
Яма	08.04.04	66	0,977	0,023	0,013	1,000	0,000	0,000
Яма	28.05.04	64	0,891	0,109	0,028	1,000	0,000	0,000
Яма	02.06.04	60	0,883	0,117	0,029	1,000	0,000	0,000
Яма	06.06.04	60	0,900	0,100	0,027	1,000	0,000	0,000
Армань	02.06.04	60	0,850	0,150	0,033	1,000	0,000	0,000

*Примечание.* Здесь и далее Sp — стандартная статистическая ошибка.

<sup>1</sup> Выборки мертвой молоди.

<sup>2</sup> Выборки из естественного ската.

<sup>3</sup> Выборки молоди из бассейнов с подогревом воды.

исследовали кету разных стадий развития. Определены частоты аллелей для каждого из девяти локусов в шестнадцати выборках, относящихся к пяти популяциям кеты. Отмечено, что наиболее варьируют частоты аллельных генов, кодирующих лактатдегидрогеназу (0,833–0,977) и эстеразу Д (0,806–0,975). Малатдегидрогеназа оказалась полностью мономорфной во всех исследованных в 2004 г. выборках молоди кеты. Нами было определено, что для ольской молоди ранних стадий развития характерны более высокие значения частот аллельных генов по лактатдегидрогеназе и аспаратаминотрансферазе, а по эстеразе Д и малик-энзиму наблюдалась обратная картина. Кулькутинская молодь кеты имела свои особенности в распределении частот генов. Для молоди

Частоты аллелей полиморфных локусов (sMEP-2\*, PGDH\*)  
в выборках молоди кеты искусственного и естественного воспроизводства

Table 2

Frequencies of alleles of polymorphic locuses (sMEP-2\*, PGDH\*)  
in samples of young chum salmon

Водоем	Дата	N	sMEP-2*			PGDH*		
			*100	*110	Sp	*100	*110	Sp
Кулькuty	21.05.99	200	0,838	0,162	0,018	0,903	0,097	0,015
Кулькuty <sup>1</sup>	27.04.03	60	0,958	0,042	0,018	0,983	0,017	0,012
Кулькuty	27.04.03	66	0,955	0,045	0,018	0,970	0,030	0,015
Кулькuty	08.04.04	60	0,942	0,058	0,021	0,967	0,033	0,016
Кулькuty	28.05.04	80	0,956	0,044	0,016	0,931	0,069	0,020
Кулькuty <sup>2</sup>	02.09.05	67	0,955	0,045	0,018	0,940	0,060	0,021
Бухта Веселая	14.06.00	143	0,853	0,147	0,021	0,951	0,049	0,013
Бухта Веселая	29.06.00	144	0,875	0,125	0,019	0,958	0,042	0,012
Ола (Ланковая) <sup>2</sup>	23.05.02	102	0,917	0,083	0,019	0,941	0,059	0,016
Ола (Ланковая)	27.04.03	60	0,858	0,142	0,032	0,933	0,067	0,023
Ола (Ланковая)	08.04.04	60	0,867	0,133	0,031	0,950	0,050	0,020
Ола (Ланковая)	28.05.04	56	0,902	0,098	0,028	0,946	0,054	0,021
Ола (Ланковая) <sup>1</sup>	28.05.04	51	0,941	0,059	0,023	0,990	0,010	0,010
Ола <sup>2</sup>	14.05.04	56	0,902	0,098	0,028	0,973	0,027	0,015
Ольский лиман <sup>2</sup>	04.07.04	51	0,931	0,069	0,025	0,971	0,029	0,017
Ольский лиман <sup>2</sup>	19.07.04	38	0,961	0,039	0,022	0,961	0,039	0,022
Тауй <sup>2</sup>	15.05.02	84	0,940	0,060	0,018	0,964	0,036	0,014
Тауй (Хурен)	01.06.02	141	0,950	0,050	0,013	0,972	0,028	0,010
Тауй (Хурен) <sup>3</sup>	23.05.03	50	0,890	0,110	0,031	0,810	0,190	0,039
Тауй (Быстрый) <sup>3</sup>	23.05.03	87	0,931	0,069	0,019	0,971	0,029	0,013
Тауй (Быстрый)	23.05.03	52	0,933	0,067	0,025	0,942	0,058	0,023
Тауй (Хурен)	02.06.04	66	0,864	0,136	0,030	0,939	0,061	0,021
Яна	24.04.03	50	0,880	0,120	0,032	0,970	0,030	0,017
Яна <sup>1</sup>	24.04.03	50	0,860	0,140	0,035	0,920	0,080	0,027
Яна	14.05.03	50	0,870	0,130	0,034	0,940	0,060	0,024
Яна <sup>1</sup>	14.05.03	50	0,880	0,120	0,032	0,960	0,040	0,020
Яна	02.06.04	50	0,950	0,050	0,022	0,970	0,030	0,017
Яма	10.08.01	100	0,885	0,115	0,023	0,940	0,060	0,017
Яма	27.04.03	55	0,827	0,173	0,036	0,936	0,064	0,023
Яма (Черная речка)	08.04.04	60	0,917	0,083	0,025	0,908	0,092	0,026
Яма, Ольск. ЭПАБ	08.04.04	66	0,909	0,091	0,025	0,970	0,030	0,015
Яма, Ольск. ЭПАБ	28.05.04	64	0,922	0,078	0,024	0,977	0,023	0,013
Яма, Ольск. ЭПАБ	02.06.04	60	0,933	0,067	0,023	0,975	0,025	0,014
Яма, Янский ЛРЗ	06.06.04	60	0,950	0,050	0,020	0,950	0,050	0,020
Армань	02.06.04	60	0,967	0,033	0,016	0,942	0,058	0,021

этой популяции на ранних сроках развития были характерны более высокие показатели основного гена по эстеразе Д, а по остальным локусам значения частот аллельных генов в выборках практически не различались. Таким образом, несмотря на одинаковые условия инкубации икры и дальнейшего содержания молоди на Ольской ЭПАБ, генетический отбор у кулькутинской и ольской кеты имел разные характерные особенности и был направлен на сохранение исторически сложившегося генетического облика исследованных популяций. В то же время изучение заводской молоди кеты разных стадий онтогенеза позволило обнаружить общую тенденцию к увеличению показателей генетического разнообразия по мере ее развития (табл. 4, 5).

В 2004 г. также исследована молодь ямской кеты, полученная от производителей с разных нерестилищ. Надо отметить, что икра инкубировалась на разных заводах (Ольской ЭПАБ и Янском). Кета, появившаяся от производителей с

Таблица 3  
 Частоты аллелей полиморфных локусов (ESTD\*, sAAT-1, 2\*, SOD-1\*) в выборках молоди кеты искусственного воспроизводства  
 Table 3  
 Frequencies of alleles of polymorphic locuses (ESTD\*, sAAT-1, 2\*, SOD-1\*) in samples of young chum salmon

Водоем	Дата	N	ESTD*			sAAT-1, 2*			SOD-1*		
			*100	*90	Sp	*100	*90	Sp	*100	*200	Sp
Кулькuty	21.05.99	200	0,885	0,115	0,016	0,884	0,116	0,020	—	—	—
Кулькuty <sup>1</sup>	27.04.03	60	0,958	0,042	0,018	0,963	0,037	0,019	1,000	0,000	0,000
Кулькuty	27.04.03	66	0,856	0,144	0,031	0,852	0,148	0,039	1,000	0,000	0,000
Кулькuty	08.04.04	80	0,933	0,067	0,023	0,958	0,042	0,020	0,992	0,008	0,008
Кулькuty	28.05.04	80	0,825	0,175	0,030	0,944	0,056	0,021	1,000	0,000	0,000
Кулькuty <sup>2</sup>	02.09.05	67	0,828	0,172	0,033	0,974	0,026	0,015	1,000	0,000	0,000
Бухта Веселая	14.06.00	143	0,853	0,147	0,021	0,907	0,093	0,021	—	—	—
Бухта Веселая	29.06.00	144	0,875	0,125	0,019	0,885	0,115	0,024	—	—	—
Ола (Ланковая) <sup>2</sup>	23.05.02	102	0,936	0,064	0,017	0,944	0,056	0,017	1,000	0,000	0,000
Ола (Ланковая)	27.04.03	60	0,867	0,133	0,031	0,942	0,058	0,024	1,000	0,000	0,000
Ола (Ланковая)	08.04.04	60	0,900	0,100	0,027	0,879	0,121	0,035	1,000	0,000	0,000
Ола (Ланковая)	28.05.04	56	0,902	0,098	0,028	0,879	0,121	0,040	0,991	0,009	0,009
Ола (Ланковая) <sup>1</sup>	28.05.04	51	0,971	0,029	0,017	0,912	0,088	0,032	0,990	0,010	0,010
Ола <sup>2</sup>	14.05.04	56	0,902	0,098	0,028	0,933	0,067	0,027	1,000	0,000	0,000
Ольский лиман <sup>2</sup>	04.07.04	51	0,951	0,049	0,021	0,956	0,044	0,022	0,980	0,020	0,014
Ольский лиман <sup>2</sup>	19.07.04	38	0,961	0,039	0,022	0,914	0,086	0,040	1,000	0,000	0,000
Тай <sup>2</sup>	15.05.02	84	0,946	0,054	0,017	0,935	0,065	0,021	1,000	0,000	0,000
Тай (Хурен)	01.06.02	141	0,890	0,110	0,019	0,920	0,080	0,019	1,000	0,000	0,000
Тай (Хурен) <sup>3</sup>	23.05.03	50	0,880	0,120	0,032	0,875	0,125	0,041	1,000	0,000	0,000
Тай (Быстрый) <sup>3</sup>	23.05.03	87	0,897	0,103	0,023	0,917	0,083	0,025	1,000	0,000	0,000
Тай (Быстрый)	23.05.03	52	0,894	0,106	0,030	0,952	0,048	0,023	1,000	0,000	0,000
Тай (Хурен)	02.06.04	66	0,879	0,121	0,028	0,928	0,072	0,026	1,000	0,000	0,000
Яна	24.04.03	50	0,850	0,150	0,036	0,885	0,115	0,042	1,000	0,000	0,000
Яна <sup>1</sup>	24.04.03	50	0,770	0,230	0,042	0,880	0,120	0,039	1,000	0,000	0,000
Яна	14.05.03	50	0,920	0,080	0,027	0,890	0,110	0,040	1,000	0,000	0,000
Яна	14.05.03	50	0,860	0,140	0,035	0,920	0,080	0,032	1,000	0,000	0,000
Яна	02.06.04	50	0,940	0,060	0,024	0,960	0,040	0,021	0,990	0,010	0,010
Яма	10.08.01	100	0,850	0,150	0,025	0,930	0,070	0,021	0,990	0,010	0,007
Яма	27.04.03	55	0,873	0,127	0,032	0,895	0,105	0,036	1,000	0,000	0,000

Яма (р. Черная)	08.04.04	60	0,908	0,092	0,026	0,896	0,104	0,034	1,000	0,000	0,000
Яма, Ольск. ЭПАБ	08.04.04	66	0,902	0,098	0,026	0,913	0,087	0,030	0,985	0,015	0,011
Яма, Ольск. ЭПАБ	28.05.04	64	0,906	0,094	0,026	0,930	0,070	0,026	0,984	0,016	0,011
Яма, Ольск. ЭПАБ	02.06.04	60	0,875	0,125	0,030	0,917	0,083	0,029	1,000	0,000	0,000
Яма, Янский ЛРЗ	06.06.04	60	0,933	0,067	0,023	0,933	0,067	0,026	1,000	0,000	0,000
Армань	02.06.04	60	0,967	0,033	0,016	0,888	0,112	0,035	0,992	0,008	0,008

нерестилища Черная речка, среди всех ямских выборок имела наименьшие показатели частот аллельных генов, кодирующих LDH-A1\* и PGDH\*, и самый высокий уровень гетерозиготности. Отмечено, что для ямской кеты более поздних сроков развития характерны самые низкие значения аллельных частот по эстеразе Д, лактатдегидрогеназе. Таким образом, у ямской молоди, как и во всех предыдущих случаях, мы наблюдали увеличение генетического разнообразия по мере ее развития. Было показано генетическое различие по эстеразе Д между выборками ямской молоди одинаковых стадий развития, выращенных на Ольском и Янском заводах. Известно, что для Ольской ЭПАБ характерна высокая температура воды (7,3–8,8 °С) во время закладки икры на инкубацию (июль—сентябрь) и низкая (до 1,0 °С) при переходе молоди на активное питание (февраль—апрель), что негативно отражается на качестве мальков (Грачева, Хованская, 1994). На Янском рыбоводном заводе наблюдается более стабильный температурный режим.

Многими авторами было показано отрицательное влияние колебания температуры воды во время инкубации на физиологические показатели и выживаемость зародышей. Вполне вероятно, что нестабильные температурные условия не только оказывают влияние на физиологическое развитие молоди, но и являются причиной отмеченных нами генетических отличий. Косвенным подтверждением наших предположений могут быть обнаруженные ранее генетические различия у молоди кеты, выращенной в бассейнах с подогревом воды и без него (Бачевская и др., 2002). С целью накопления данных в этом направлении в 2002–2003 гг. проводилось наблюдение за молодью, полученной из икры производителей кеты р. Тауй (нерестилище Хурен). Молодь 2002 г. подращивалась в воде без подогрева, а кета 2003 г. содержалась в бассейне с подогревом. Исследованная молодь достоверно различалась по sMER-2\* ( $\chi^2 = 4,396$ ,  $p < 0,05$ ) и PGDH\* ( $\chi^2 = 29,36$ ,  $p < 0,05$ ). Несмотря на обнаруженные различия, не следует пренебрегать тем фактом, что в разные годы кета одной популяции может значительно различаться (Бачевская, 1992; Бачевская, Велижанин, 2003; Волобуев и др., 2005). В связи с этим нельзя однозначно утверждать, что обнаруженные нами генетические различия связаны с содержанием молоди в разных температурных условиях. В 2003 г. также исследовали заводскую молодь кеты, полученную из икры производителей с нерестилища, расположенного в ручье Быстром (р. Тауй). Материал был собран в один день, но представлен кетой, содержащейся в бассейнах с подогревом до 3,8 °С и без подогрева — при температуре около 2,0 °С. Между исследованными выборками тауйской молоди различий не обнаружено, тем не менее отмечено, что показатели аллельных частот по некоторым локусам значительно варьируют. Несмотря на отсутствие достоверных различий в рассмотренном случае, нельзя исключить того, что они могли бы проявиться в условиях содержания молоди при более значительной вариации температурного режима, какой, например, существует на Ольской ЭПАБ. В связи с этим исследования в данном направлении остаются актуальными и в настоящий момент, так как направлены на поиск оптимального режима выращивания, ко-

## Evaluation of heterozygosity in samples of young chum salmon

Водоем	Дата	Кол-во	LDH-A1*		sMDH-B1, 2*		sMEP-2*	
			h	Sh	h	Sh	h	Sh
Кулькuty	21.05.99	200	0,119	0,040	0,000	0,000	0,255	0,031
Кулькuty <sup>1</sup>	27.04.03	66	0,322	0,039	0,000	0,000	0,050	0,028
Кулькuty	27.04.03	60	0,306	0,038	0,000	0,000	0,061	0,029
Кулькuty	08.04.04	60	0,137	0,034	0,000	0,000	0,117	0,041
Кулькuty	28.05.04	80	0,217	0,053	0,013	0,012	0,063	0,027
Кулькuty <sup>2</sup>	02.09.05	67	0,183	0,050	0,000	0,000	0,060	0,029
Бухта Веселая	14.06.00	143	0,268	0,059	0,000	0,000	0,280	0,038
Бухта Веселая	29.06.00	144	0,039	0,027	0,000	0,000	0,236	0,035
Ола (Ланковая) <sup>2</sup>	23.05.02	102	0,268	0,059	0,010	0,010	0,108	0,031
Ола (Ланковая)	27.04.03	60	0,176	0,053	0,017	0,017	0,217	0,053
Ола (Ланковая)	08.04.04	60	0,105	0,050	0,000	0,000	0,167	0,048
Ола (Ланковая)	28.05.04	56	0,179	0,042	0,000	0,000	0,161	0,049
Ола (Ланковая) <sup>1</sup>	28.05.04	51	0,312	0,039	0,000	0,000	0,039	0,027
Ола <sup>2</sup>	14.05.04	56	0,200	0,057	0,000	0,000	0,161	0,049
Ольский лиман <sup>2</sup>	04.07.04	51	0,119	0,040	0,000	0,000	0,098	0,042
Ольский лиман <sup>2</sup>	19.07.04	38	0,322	0,039	0,000	0,000	0,079	0,044
Тауй <sup>2</sup>	15.05.02	84	0,306	0,038	0,000	0,000	0,071	0,028
Тауй (Хурен)	01.06.02	141	0,137	0,034	0,000	0,000	0,071	0,022
Тауй (Хурен) <sup>3</sup>	23.05.03	50	0,217	0,053	0,000	0,000	0,140	0,049
Тауй (Быстрый) <sup>3</sup>	23.05.03	87	0,103	0,033	0,000	0,000	0,115	0,034
Тауй (Быстрый)	23.05.03	52	0,173	0,052	0,000	0,000	0,135	0,047
Тауй (Хурен)	02.06.04	66	0,242	0,053	0,000	0,000	0,212	0,050
Яна	24.04.03	50	0,180	0,054	0,000	0,000	0,200	0,057
Яна <sup>1</sup>	24.04.03	50	0,200	0,057	0,000	0,000	0,240	0,060
Яна	14.05.03	50	0,220	0,059	0,000	0,000	0,260	0,062
Яна	14.05.03	50	0,200	0,057	0,000	0,000	0,240	0,060
Яна	02.06.04	50	0,060	0,034	0,000	0,000	0,100	0,042
Яма	10.08.01	100	0,200	0,040	0,010	0,010	0,210	0,041
Яма	27.04.03	60	0,182	0,052	0,018	0,018	0,273	0,060
Яма (р. Черная)	08.04.04	66	0,333	0,061	0,000	0,000	0,133	0,044
Яма, Ольск. ЭПАБ	08.04.04	64	0,045	0,026	0,000	0,000	0,152	0,044
Яма, Ольск. ЭПАБ	28.05.04	64	0,219	0,052	0,000	0,000	0,094	0,036
Яма, Ольск. ЭПАБ	02.06.04	60	0,233	0,055	0,000	0,000	0,100	0,039
Яма, Янский ЛРЗ	06.06.04	60	0,200	0,052	0,000	0,000	0,067	0,032
Армань	02.06.04	60	0,267	0,057	0,000	0,000	0,033	0,023

*Примечание.* Здесь и далее Sh — статистическая ошибка гетерозиготности.

<sup>1</sup> Выборки мертвой молоди.

<sup>2</sup> Выборки из естественного ската.

<sup>3</sup> Выборки молоди из бассейнов с подогревом воды.

торый необходим не только для улучшения товарного вида молоди, но и для сохранения исторически сложившегося генетического разнообразия популяций, затронутых искусственным воспроизводством.

Нами была изучена молодь естественного воспроизводства из нескольких популяций (тауйская, ольская, кулькутинская). Интересным представляется тот факт, что исследована молодь кулькутинской кеты естественного воспроизводства. Эта популяция создана искусственным путем. В качестве донора при ее формировании использовали производителей кеты ямской популяции. Нами проведено сопоставление генетической характеристики молоди естественного и искусственного воспроизводства из одних и тех же локальностей. Кулькутинская молодь естественного воспроизводства практически не отличалась от заводской кеты 2002–2004 гг. Тауйская кета заводского и



## Evaluation of heterozygosity in samples of young chum salmon

Водоем	Дата	Кол-во	PGDH*		ESTD*		sAAT-1, 2*		SOD-1*	
			h	Sh	h	Sh	h	Sh	h	Sh
Кулькuty	21.05.99	200	0,155	0,026	0,200	0,028	0,330	0,033	0,000	0,000
Кулькuty <sup>1</sup>	27.04.03	66	0,033	0,023	0,050	0,028	0,117	0,041	0,000	0,000
Кулькuty	27.04.03	60	0,061	0,029	0,197	0,049	0,288	0,056	0,000	0,000
Кулькuty	08.04.04	80	0,067	0,032	0,100	0,039	0,133	0,044	0,017	0,017
Кулькuty	28.05.04	80	0,138	0,039	0,325	0,052	0,225	0,047	0,000	0,000
Кулькuty <sup>2</sup>	02.09.05	67	0,030	0,021	0,254	0,053	0,104	0,037	0,000	0,000
Бухта Веселая	14.06.00	143	0,084	0,023	0,280	0,038	0,343	0,040	0,000	0,000
Бухта Веселая	29.06.00	144	0,069	0,021	0,236	0,035	0,403	0,041	0,000	0,000
Ола (Ланковая) <sup>2</sup>	23.05.02	102	0,059	0,023	0,088	0,028	0,118	0,032	0,000	0,000
Ола (Ланковая)	27.04.03	60	0,100	0,039	0,233	0,055	0,200	0,052	0,000	0,000
Ола (Ланковая)	08.04.04	60	0,100	0,039	0,167	0,048	0,283	0,058	0,000	0,000
Ола (Ланковая)	28.05.04	56	0,071	0,034	0,161	0,049	0,375	0,065	0,010	0,010
Ола (Ланковая) <sup>1</sup>	28.05.04	51	0,020	0,019	0,059	0,033	0,235	0,059	0,018	0,018
Ола <sup>2</sup>	14.05.04	56	0,054	0,030	0,161	0,049	0,196	0,053	0,000	0,000
Ольский лиман <sup>2</sup>	04.07.04	51	0,059	0,033	0,098	0,042	0,137	0,048	0,017	0,017
Ольский лиман <sup>2</sup>	19.07.04	38	0,026	0,026	0,026	0,026	0,342	0,077	0,000	0,000
Тауй <sup>2</sup>	15.05.02	84	0,024	0,017	0,107	0,034	0,214	0,045	0,000	0,000
Тауй (Хурен)	01.06.02	141	0,043	0,017	0,206	0,034	0,277	0,038	0,000	0,000
Тауй (Хурен) <sup>3</sup>	23.05.03	50	0,180	0,054	0,200	0,057	0,340	0,067	0,000	0,000
Тауй (Быстрый) <sup>3</sup>	23.05.03	87	0,057	0,025	0,161	0,039	0,264	0,047	0,000	0,000
Тауй (Быстрый)	23.05.03	52	0,115	0,044	0,173	0,052	0,192	0,055	0,000	0,000
Тауй (Хурен)	02.06.04	66	0,121	0,040	0,182	0,047	0,258	0,054	0,000	0,000
Яна	24.04.03	50	0,060	0,034	0,180	0,054	0,420	0,070	0,000	0,000
Яна <sup>1</sup>	24.04.03	50	0,120	0,046	0,340	0,067	0,280	0,063	0,000	0,000
Яна	14.05.03	50	0,080	0,038	0,160	0,052	0,400	0,069	0,000	0,000
Яна	14.05.03	50	0,080	0,038	0,280	0,063	0,280	0,063	0,000	0,000
Яна	02.06.04	50	0,060	0,034	0,120	0,046	0,160	0,052	0,017	0,017
Яма	10.08.01	100	0,120	0,032	0,240	0,043	0,240	0,043	0,010	0,010
Яма	27.04.03	60	0,127	0,045	0,218	0,056	0,309	0,062	0,000	0,000

Окончание табл. 5  
Table 5 finished

Водоем	Дата	Кол-во	PGDH*		ESTD*		sAAT-1, 2*		SOD-1*	
			h	Sh	h	Sh	h	Sh	h	Sh
Яма (р. Черная)	08.04.04	66	0,150	0,046	0,183	0,050	0,317	0,060	0,000	0,000
Яма, Ольск. ЭПАБ	08.04.04	64	0,061	0,029	0,167	0,046	0,318	0,057	0,013	0,012
Яма, Ольск. ЭПАБ	28.05.04	64	0,047	0,026	0,188	0,049	0,188	0,049	0,013	0,012
Яма, Ольск. ЭПАБ	02.06.04	60	0,050	0,028	0,250	0,056	0,267	0,057	0,000	0,000
Яма, Янский ЛРЗ	06.06.04	60	0,067	0,032	0,100	0,039	0,200	0,052	0,000	0,000
Армань	02.06.04	60	0,117	0,041	0,067	0,032	0,317	0,060	0,017	0,017

природного воспроизводства различалась по лактатдегидрогеназе ( $\chi^2 = 4,897$ ,  $p < 0,05$ ), эстеразе Д ( $\chi^2 = 4,128$ ,  $p < 0,05$ ). Такие различия могут быть обусловлены разными причинами, например принадлежностью молоди к различным сезонным расам, которые характерны для тауйской кеты. У молоди кеты, добытой в Ольском лимане в разные сроки, было обнаружено изменение частот аллельных генов, кодирующих некоторые локусы. Сравнительный анализ генетических показателей, полученных для молоди из Ольского лимана, позволил отметить более высокий уровень генетического разнообразия у кеты ранних сроков, что не соответствует отмеченному выше изменению гетерозиготности у заводской молоди. Такое несоответствие объясняется тем, что заводская молодь получена от производителей с конкретных нерестилищ. Она действительно генетически исследована на разных этапах онтогенеза. Ольская молодь, добытая в лимане, скорее всего представлена особями, скатившимися с разных нерестовых участков реки. Ее генетическая характеристика, по-видимому, отражает особенности пространственной структурированности.

Подводя итоги нашего исследования, можно констатировать следующее.

Каждая популяция обитает в исторически сложившихся условиях среды, при этом разные генные локусы в одних и тех же условиях могут испытывать воздействие различных форм отбора (Алтухов и др., 1987). Исследования заводской молоди показали, что у кеты одной и той же стадии развития по некоторым ферментным системам отбор направлен против гетерозигот, а по другим в их пользу. В то же время изучение заводской молоди кеты разных стадий онтогенеза позволило обнаружить общую тенденцию к увеличению показателей генетического разнообразия по мере ее развития. Ранее было отмечено, что цикл отбора, действующего на ранних стадиях онтогенеза у некоторых видов тихоокеанских лососей, направлен против гетерозигот, а поздних — в их пользу (Алтухов и др., 1987; Животовский и др., 1987; Бачевская и др., 2002). Наши исследования полностью согласуются с этим выводом и свидетельствуют о развитии заводской молоди в соответствии с данной закономерностью. В условиях рыбоводных заводов проводятся мероприятия, направленные на улучшение товарного вида молоди, например подогрев воды в бассейнах. Это вполне оправданно, если температурный режим приближен к естественным условиям среды обитания данного вида. В противном случае подогрев воды может привести к направленному отбору особей, менее жизнеспособных в природных условиях. В процессе исследований нами было отме-

чено, что, несмотря на равные условия, при которых осуществлялась инкубация икры и дальнейшее развитие молоди, генетический отбор в выборках из разных локальностей проходил неодинаково. Он был направлен на сохранение исторически сложившегося генетического облика исследованных популяций. Поддержание генетической структуры является залогом успеха искусственного воспроизводства. Для оценки ее состояния необходим постоянный генетический мониторинг молоди на разных этапах онтогенеза и родительского поколения. Только в этом случае можно своевременно определить негативные изменения, происходящие в популяциях, затронутых искусственным воспроизводством. К сожалению, целый ряд таких популяций исследуется фрагментарно.

## Литература

**Акиничева Е.Г.** Использование маркирования отолитов лососевых рыб для определения эффективности рыбоводных заводов // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. — Магадан, 2001. — С. 282–296.

**Акиничева Е.Г., Рогатных А.Ю.** Опыт мечения лососей на рыбоводных заводах посредством термического маркирования // Вопр. ихтиол. — 1996. — Т. 36, № 5. — С. 693–698.

**Алтухов Ю.П.** Генетические процессы в популяциях. — М.: Наука, 1983. — 279 с.

**Алтухов Ю.П.** Популяционная генетика рыб. — М.: Пищ. пром-сть, 1974. — 245 с.

**Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. и др.** Балансирующий отбор как возможный фактор поддержания единообразия аллельных частот ферментных локусов в популяциях тихоокеанского лосося — горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Генетика. — 1987. — Т. 23, № 10. — С. 1884–1896.

**Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т.** Популяционная генетика лососевых рыб. — М.: Наука, 1997. — 288 с.

**Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Рябова Г.Д., Куликова Н.И.** Генетическая дифференциация популяций кеты и эффективность некоторых акклиматизационных мероприятий // Биол. моря. — 1980. — № 3. — С. 23–38.

**Бачевская Л.Т.** Генетическая дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) североохотоморского побережья и некоторых рек Камчатки // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1992. — С. 42–52.

**Бачевская Л.Т.** Динамика популяционно-генетической структуры кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) североохотоморского побережья // Современные проблемы физиологии и экологии морских животных. — Апатиты, 2003. — С. 256–265.

**Бачевская Л.Т., Велижанин Е.С.** Динамика популяционно-генетической структуры кеты реки Тауй (северное побережье Охотского моря) // Вопр. рыб-ва. — 2003. — Т. 4, № 3(15). — С. 504–514.

**Бачевская Л.Т., Велижанин Е.С., Хованский И.Е.** Влияние искусственного воспроизводства на формирование популяционно-генетических параметров молоди кеты из рек северного побережья Охотского моря // Вопр. рыб-ва. — 2002. — Т. 3, № 2(10).

**Бачевская Л.Т., Пустовойт С.П.** Генетическое разнообразие популяций кеты *Oncorhynchus keta* из рек северного побережья Охотского моря и его изменение в условиях естественного и искусственного воспроизводства // Вопр. ихтиол. — 1996. — Т. 36, № 5. — С. 660–666.

**Бачевская Л.Т., Сафроненков Б.П.** Мониторинг генетической структуры индустриальной популяции кеты р. Кулькуты (северное побережье Охотского моря) // Проблемы естественного и искусственного воспроизводства рыб в морских и пресноводных водоемах: Тез. докл. — Ростов-на-Дону, 2004. — С. 12–13.

**Варнавская Н.В., Варнавский В.С., Вецлер И.И., Непомнящий К.Ю.** Особенности пространственной генетической дифференциации популяций нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) Начикинского, Двухъярточного, Дальнего и Ближнего озер (Камчатка) // Генетика. — 1988. — Т. 24, № 4. — С. 723–731.

**Викторовский Р.М., Бачевская Л.Т., Ермоленко Л.Н. и др.** Генетическая структура популяций кеты северо-востока СССР и проблемы рационального использования ее запасов // Биол. моря. — 1986. — № 2. — С. 51–59.

**Волобуев В.В., Бачевская Л.Т., Волобуев М.В., Марченко С.Л.** Популяционная структура кеты *Oncorhynchus keta* континентального побережья Охотского моря // *Вопр. ихтиол.* — 2005. — Т. 45, № 4. — С. 489–501.

**Глубоковский М.К., Животовский Л.А.** Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад // *Биол. моря.* — 1986. — № 2. — С. 39–44.

**Грачева М.Л., Хованская Л.Л.** Опыт искусственного воспроизводства лососей на Ольской ЭПАБ // *Биологические основы развития лососеводства в Магаданском регионе: Тр. ГосНИОРХ.* — 1994. — Вып. 308. — С. 62–74.

**Дуброва Ю.Е., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П. и др.** Влияние гетерозиготности родительских пар на межсемейную компоненту изменчивости длин тел потомства у горбуши // *Генетика.* — 1994. — Т. 30, № 3. — С. 411–418.

**Животовский Л.А., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А.** Селективные процессы по ферментным локусам у горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) // *Генетика.* — 1987. — Т. 23, № 10. — С. 1876–1883.

**Ильина Л.В.** Генотипические и аллельные частоты локуса лактатдегидрогеназы Ldh-B1 у молоди нерки на нерестилищах разных типов // *Генетика.* — 1987. — Т. 23, № 7. — С. 1284–1289.

**Картавец Ю.Ф.** Аллозимная гетерозиготность и морфологический гомеостаз у горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Pisces: Salmonidae) // *Генетика.* — 1990. — Т. 26, № 8. — С. 1399–1407.

**Коновалов С.М.** Популяционная биология тихоокеанских лососей. — Л.: Наука, 1980. — 236 с.

**Макоедов А.Н., Бачевская Л.Т., Рогатных А.Ю. и др.** Влияние рыбоводных мероприятий на состояние популяций кеты рек северного побережья Охотского моря // *Биологические основы развития лососеводства в Магаданском регионе: Тр. ГосНИОРХ.* — 1994. — Вып. 308. — С. 243–256.

**Марковцев В.Г.** Региональные особенности организации разведения лососей // *Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока.* — Владивосток, 1989. — С. 75–84.

**Проскуренок И.В., Марковцев В.Г.** Основные принципы совершенствования процесса искусственного разведения дальневосточных лососей // *Биол. моря.* — 1986. — № 2. — С. 27–32.

**Пустовойт С.П.** Генетическая гетерогенность нерестового стада нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) р. Камчатки // *Генетика.* — 1993. — Т. 29, № 5. — С. 807–818.

**Пустовойт С.П., Макоедов А.Н.** Генетическая и фенетическая изменчивость популяций нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // *Генетика.* — 1992. — Т. 28, № 6. — С. 141–149.

**Пустовойт С.П., Хованский И.Е.** Генетическое разнообразие смешанных популяций тихоокеанских лососей и проблемы его сохранения при искусственном воспроизводстве // *Вопросы взаимосвязи естественных и искусственных популяций лососей: Науч. докл. Рос.-амер. конф. по сохранению лососевых.* — Хабаровск, 2000. — С. 891.

**Рогатных А.Ю., Яковлев К.А., Бойко И.А. и др.** Проблемы и перспективы рационального сочетания искусственного и естественного воспроизводства тихоокеанских лососей в Магаданской области // *Биологические основы развития лососеводства в Магаданском регионе: Тр. ГосНИОРХ.* — 1994. — Вып. 308. — С. 257–264.

**Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П., Викторовский Р.М. и др.** Генетическая структура популяций кеты, размножающихся в реках Дальнего Востока и Северо-Востока СССР // *Журн. общ. биол.* — 1986. — Т. 42, № 4. — С. 529–549.

**Салменков Е.А., Омельченко В.Т., Победоносцева Е.Ю. и др.** Популяционно-генетический анализ эффективности перевозки икры курильской кеты на юго-западный Сахалин // *Генетика.* — 1983. — Т. 19, № 10. — С. 1660–1667.

**Семенов К.И., Хованский И.Е.** Состояние и перспективы лососеводства в Магаданской области // *Биологические основы развития лососеводства в Магаданском регионе: Тр. ГосНИОРХ.* — 1994. — Вып. 308. — С. 3–9.

**Хованский И.Е.** Эколого-физиологические и биотехнологические факторы эффективности лососеводства. — Хабаровск: Хабар. кн. изд-во, 2004. — 417 с.

**Хованский И.Е., Фомин А.В., Рогатных А.Ю., Хованская Л.Л.** Анализ хозяйственно-экономической деятельности рыбоводных заводов Магаданской области, проблемы и перспективы регионального лососеводства // *Северо-Восток России: проблемы экономики и народонаселения: Тез. докл. науч. конф.* — Магадан, 1998. — С. 100–101.

**Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В.** Лососевидные рыбы Северо-Востока России. — Владивосток: Дальнаука, 2002. — 490 с.

**Чигиринский А.И.** Культивирование тихоокеанских лососей: принципиальные вопросы организации и развития исследований // Биол. моря. — 1985. — № 3. — С. 20–24.

**Manchenko G.P.** Detection of enzymes on electrophoretic gels: A handbook. — Boca Raton, FL: CRC Press. Inc., 1994. — 440 p.

**Shaklee J.B., Allendorf F.W., Morizot D.C., Whitt G.S.** Gene nomenclature for protein-coding loci in fish // Transact. of the Amer. Fish. Soc. — 1990. — Vol. 119, № 1. — P. 2–15.

**Waples R.S.** Estimation of allele frequencies at isoloci // Genetics. — 1988. — Vol. 118. — P. 371–384.

*Поступила в редакцию 15.12.06 г.*