

УДК 597.553.2.575.174

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ АЗИАТСКОЙ КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* (SALMONIDAE, SALMONIFORMES) И ДИНАМИКА ГЕНОФОНДОВ САХАЛИНСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ПРИ ИСКУССТВЕННОМ ВОСПРОИЗВОДСТВЕ

© 2008 г. Е. А. Салменкова*, В. Т. Омельченко**, К. И. Афанасьев*, Г. А. Рубцова*

*Институт общей генетики РАН – ИОГЕН РАН, Москва

** Институт биологии моря Дальневосточного отделения РАН – ИБМ, Владивосток

* E-mail: salm@vigg.ru

Поступила в редакцию 06.06.2007 г.

На основе анализа аллозимной изменчивости получены оценки генетического разнообразия популяций кеты *Oncorhynchus keta* разных районов Сахалина, Итурупа, р. Анадырь. Эти оценки вместе с ранее опубликованными нашими данными по кете бассейна Амура и рек северного побережья Охотского моря демонстрируют хорошо выраженную региональную генетическую дифференциацию на азиатской части ареала. Внутрорегиональный уровень межпопуляционного генетического разнообразия максимален в пределах Сахалина ($G_{ST} = 6.6\%$) и мал на Итурупе ($G_{ST} = 0.9\%$) и северном побережье Охотского моря ($G_{ST} = 0.6\%$). Межпопуляционное генетическое разнообразие сахалинской кеты почти соизмеримо с разнообразием всего пула исследованных азиатских популяций ($G_{ST} = 7.6\%$), поэтому должно быть в более полной мере представлено в базах данных, предназначенных для генетической идентификации смешанных стад. Показано, что характер и степень генетической дифференциации между популяциями кеты основных рыболовных заводов, расположенных в разных районах Сахалинской области и связанных между собой многочисленными перевозками оплодотворенной икры, существенным образом не изменились в течение примерно 20-летнего периода наших наблюдений, что свидетельствует о невысокой эффективности таких трансплантаций.

Кета *Oncorhynchus keta* – один из наиболее важных промысловых видов лососевых на Дальнем Востоке России, являющийся также ценным объектом искусственного воспроизводства. Искусственное воспроизводство кеты, как и других тихоокеанских лососей, представляет собой пастбищное лососеводство, при котором большая часть жизни рыб проходит в природе вне контроля завода; на многих водоемах оно сочетается с естественным нерестом. Поэтому в задачи искусственного воспроизводства входит не только поддержание и/или увеличение промысловых запасов, но и сохранение адаптивного потенциала вида, основу которого составляет его генетическое разнообразие и эволюционно сложившаяся популяционно-генетическая структура. Рациональное управление промыслом, как и мероприятия, направленные на сохранение популяций, также невозможны без конкретной информации о внутривидовой генетической подразделенности, о генетических особенностях, позволяющих дифференцировать и идентифицировать популяции и выяснять пути их морских миграций. В связи с этим понятна необходимость детального изучения генетического разнообразия и его пространственного распределения у лососей.

Популяционно-генетические исследования кеты с использованием в качестве генетических маркеров белкового (ферментного, или аллозимного) полиморфизма были развернуты в 1970-х гг. в Сахалино-Курильском регионе (Алтухов, 1974; Алтухов и др., 1980). Было установлено, что основные нерестовые популяции кеты различаются воспроизводящимися в ряду лет характерными частотами генов, а в процессе нерестового хода в крупную реку наблюдается определенная генетическая гетерогенность стада. С помощью аллозимных маркеров были исследованы результаты межзаводских перевозок искусственно оплодотворенной икры и показана их очень низкая эффективность (Алтухов и др., 1980; Салменкова и др., 1983, 1986; Altukhov, Salmenkova, 1987). К настоящему времени на основе аллозимной изменчивости накоплена информация о генетических характеристиках популяций кеты по многим районам ареала (обзоры: Алтухов и др., 1997; Seeb, Crane, 1999; Altukhov et al., 2000; Варнавская, 2006; и др.). В российской части ареала исследованы с разной степенью тщательности популяции Сахалина, Приморья, Амура, северного побережья Охотского моря, Камчатки, о-ва Итуруп (Алтухов и др., 1980; Викторовский и др., 1986; Салмен-

кова и др., 1986, 1992, 1994, 2007; Бачевская, 1992; Омельченко и др., 1992, 1994; Бачевская, Пустовойт, 1996; Макоедов, 1999; Ефремов, 2001; Варнавская, 2006; и др.). В ряде работ изучена также изменчивость митохондриальной ДНК в некоторых азиатских популяциях кеты (Брыков и др., 2003; Sato et al., 2004; Полякова и др., 2006), а в последнее время начаты популяционные исследования кеты с помощью микросателлитных локусов ДНК (Chen et al., 2005; Афанасьев и др., 2006; Small et al., 2006).

В настоящей работе, опираясь на собственные данные о генетических характеристиках популяций кеты рыболовных заводов Сахалина в 1980-е гг. (Салменкова и др., 1986, 1992), мы провели сравнительный анализ, сопоставив эти данные с современным, на начало 2000-х гг., состоянием генофонда тех же популяций. За этот период на Сахалине происходили межзаводские перевозки оплодотворенной икры, численность заводских популяций претерпевала значительные колебания; кроме того, существенно возросла общая численность нагуливающих в океане стад кеты и других видов лососей вследствие наращивания мировых масштабов искусственного воспроизводства, особенно воспроизводства кеты в Японии (Kaeriyama, 2004). Одновременно мы использовали наши новые материалы, полученные с расширенным набором аллозимных маркеров в отношении как ранее, так и впервые исследованных популяций для анализа генетических отношений среди азиатских популяций кеты.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для анализа собран из популяций кеты разных районов Сахалина, Итурупа (Курильские о-ва), бассейна Амура, северного побережья Охотского моря, р. Анадырь. Многие выборки были собраны на лососевых рыболовных заводах (ЛРЗ). Большая часть материала представлена новыми выборками последних лет, для анализа привлечены также наши опубликованные данные (табл. 1).

Экстракты белков из тканей, приготовленные согласно рекомендациям (Aebersold et al., 1987), подвергали электрофоретическому анализу в крахмальном и полиакриламидном гелях с использованием нескольких буферных систем, применяемых для анализа изоферментов (Peacock et al., 1965; Ridgway et al., 1970; Shaw, Prasad, 1970; Aebersold et al., 1987). Соответствующие локусы и аллели обозначали согласно принятой для рыб номенклатуре (Shaklee et al., 1990).

Выборки исследовали по 24–32 ферментным локусам, часть которых оказалась мономорфной. Для популяционно-генетического анализа были отобраны 13 полиморфных локусов с частотой

встречаемости основного аллеля не более 0.990 и хорошо воспроизводимой изменчивостью (табл. 2). Частоты аллелей для изолюков *sAAT-1,2** и *sMDH-B1,2** рассчитывали, предполагая полиморфным один из локусов в каждой паре, т.е. соответственно *sAAT-1** и *sMDH-B1**. В локусе *PGM-1**, содержащем нулевой аллель, из-за невозможности четко идентифицировать все гомо- и гетерозиготные генотипы, рассчитывали частоту нулевого аллеля извлечением корня квадратного из доли соответствующих гомозиготных (полное отсутствие активности) генотипов в популяции. Полученные таким путем частоты аллелей локуса *PGM-1** вошли в анализ генетической изменчивости популяций и расчет генетических дистанций. В анализе всей совокупности популяций с включением ранее опубликованных данных были использованы 9 общих для всех выборок локусов (т.е. из перечисленных в табл. 2 локусов отсутствовали *G3PDH-2**, *sIDHP-2**, *PEPB-1**, *PGM-1**).

Оценки частоты аллелей, соответствия наблюдаемого распределения генотипов теоретически ожидаемому по Харди–Вайнбергу, среднего числа аллелей на локус, гетерозиготности, неравновесия по сцеплению, теста хи-квадрат на межпопуляционную гетерогенность и генетических дистанций по Кавалли-Сфорца и Эдвардсу (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967) получены с помощью пакета программ BIOSYS-1. Соответствие наблюдаемых распределений генотипов теоретически ожидаемым и межпопуляционную гетерогенность аллельных и генотипических частот отдельных локусов проверяли также с помощью псевдовероятностного теста (Zaykin, Pudovkin, 1993). Коррекцию уровня значимости множественных статистических тестов проводили по Вейру (1995). Межгрупповую компоненту генетического разнообразия, а также оценки стандартных генетических дистанций между популяциями определяли по Неи (Nei, 1978) с помощью программ, составленных в ИОГен РАН Б.А. Калабушкиным. На основе оценок генетических дистанций проведена кластеризация исследованных популяций невзвешенным парно-групповым методом (UPGMA) и многомерное шкалирование с помощью пакета программ SYSTAT. Бутстреп-оценки ветвей консенсусного древа получали из 500 повторностей, используя программы PHYLIP 3.6a (<http://evolution.gs.washington.edu/phylip.html>).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Частоты аллелей исследованных локусов, среднее число аллелей на локус и величины средней гетерозиготности для неопубликованных ранее выборок приведены в табл. 2 и 3.

Статистический анализ фактических и теоретически ожидаемых при равновесии Харди–Вайн-

Таблица 1. Материал, использованный в анализе

Водоем (ЛРЗ)	Годы сбора	Размер выборки, экз.	Анализ		Источник информации
			по 13 локусам	по 9 локусам	
Восточный Сахалин					
р. Тымь (Адо-Тымовский ЛРЗ)	1991	150	+	+	наши данные
	2003	100	+	+	»
	2004	100	+	+	»
Юго-восточный Сахалин					
р. Большой Такой (Соколовский ЛРЗ)	2003	140	+	+	»
	2004	100	+	+	»
р. Большой Такой (Березняковский ЛРЗ)	2004	100	+	+	»
р. Ударница (Охотский ЛРЗ)	2003	100	+	+	»
	2004	100	+	+	»
Юго-западный Сахалин					
р. Калининка (Калининский ЛРЗ)	2003	100	+	+	»
	2004	100	+	+	»
р. Заветинка (Сокольниковский ЛРЗ)	2004	100	+	+	»
Южный Сахалин					
р. Таранай (Таранайский ЛРЗ)	2003	100	+	+	»
	2004	100	+	+	»
Северный Сахалин					
р. Чингай	1992	100		+	Омельченко и др., 1994
р. Лангры	1992	100		+	»
р. Волчанка	1992	116		+	наши данные
р. Большая	1992	116		+	»
Остров Итуруп					
р. Курилка (Курильский ЛРЗ)	2004	100	+	+	»
р. Рыбацкая	2004	100	+	+	»
р. Рейдовая (Рейдовый ЛРЗ)	2004	100	+	+	наши данные
оз. Сопочное	2004	100	+	+	»
оз. Куйбышевское	2004	100	+	+	»
Северное побережье Охотского моря					
р. Яма	2000, 2002	240	+	+	Салменкова и др., 2007
р. Тауй	2002	137	+	+	»
р. Ола (Ольский ЛРЗ)	2000–2002	298	+	+	»
р. Яна	2002	98	+	+	»
р. Кулькуты	2000, 2002	198	+	+	»
Бассейн Амура					
р. Манома	1990	88		+	Салменкова и др., 1994
р. Биджан (Биджанский ЛРЗ)	1990	100		+	»
р. Тунгуска	1990	104		+	»
Чукотка					
р. Анадырь	1994, 1995	130	+	+	»*

Примечание. * – выборка анадырской кеты предоставлена А.Н. Макоедовым (ЧукотТИНРО).

Таблица 2. Частоты аллелей полиморфных локусов в популяциях кеты *Oncorhynchus keta*

Локусы, аллели	Популяции										
	АДТ03	АДТ04	КАЛ03	КАЛ04	СКН04	СОК03	СОК04	БЕР04	ТАР03	ТАР04	ОХТ03
<i>sAAT-1*</i>											
*100	0.885	0.860	0.843	0.840	0.850	0.831	0.890	0.835	0.885	0.805	0.896
*118	0.115	0.140	0.157	0.160	0.150	0.165	0.105	0.165	0.115	0.195	0.104
*90	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.004	0.005	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>ALAT*</i>											
*100	0.735	0.745	0.631	0.565	0.680	0.694	0.695	0.780	0.755	0.725	0.818
*90	0.265	0.255	0.369	0.435	0.320	0.306	0.305	0.220	0.245	0.275	0.182
<i>ESTD*</i>											
*100	0.835	0.810	0.146	0.185	0.170	0.657	0.705	0.735	0.525	0.520	0.594
*82	0.165	0.190	0.854	0.815	0.830	0.343	0.295	0.265	0.475	0.480	0.406
<i>G3PDH-2*</i>											
*100	0.880	0.914	0.903	0.852	0.895	0.890	0.811	0.837	0.832	0.865	0.906
*90	0.105	0.071	0.097	0.122	0.105	0.106	0.128	0.127	0.168	0.135	0.094
*125	0.015	0.015	0.000	0.026	0.000	0.004	0.061	0.036	0.000	0.000	0.000
<i>mIDHP-1*</i>											
*100	0.934	0.905	0.889	0.900	0.885	0.892	0.940	0.915	0.875	0.892	0.814
*70	0.066	0.095	0.111	0.100	0.115	0.100	0.060	0.080	0.125	0.108	0.175
*120	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.008	0.000	0.005	0.000	0.000	0.011
<i>sIDHP-2*</i>											
*100	0.555	0.590	0.657	0.680	0.625	0.521	0.520	0.565	0.670	0.655	0.479
*40	0.280	0.290	0.273	0.245	0.255	0.328	0.320	0.315	0.270	0.270	0.340
*25	0.060	0.035	0.066	0.075	0.105	0.105	0.090	0.060	0.050	0.055	0.144
*90	0.100	0.085	0.005	0.000	0.000	0.046	0.070	0.060	0.010	0.015	0.027
*70	0.005	0.000	0.000	0.000	0.015	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	0.011
<i>LDH-A1*</i>											
*100	0.922	0.960	0.995	0.985	1.000	0.963	0.945	0.960	0.940	0.948	0.932
*250	0.078	0.040	0.005	0.015	0.000	0.037	0.055	0.040	0.060	0.052	0.068
<i>sMDH-B1*</i>											
*100	0.995	0.990	0.788	0.737	0.785	0.868	0.875	0.925	0.842	0.880	0.853
*120	0.000	0.000	0.015	0.010	0.000	0.020	0.020	0.010	0.010	0.000	0.021
*93	0.005	0.010	0.005	0.010	0.000	0.000	0.010	0.000	0.005	0.015	0.016
*80	0.000	0.000	0.192	0.243	0.215	0.112	0.095	0.065	0.143	0.105	0.110
<i>mMEP-2*</i>											
*100	0.805	0.830	0.874	0.837	0.815	0.836	0.825	0.865	0.850	0.790	0.814
*120	0.165	0.120	0.091	0.097	0.090	0.130	0.120	0.125	0.135	0.128	0.149
*90	0.030	0.050	0.035	0.066	0.095	0.034	0.055	0.010	0.015	0.082	0.037
<i>MPI*</i>											
*100	0.950	0.930	1.000	1.000	0.995	0.983	0.990	0.970	1.000	0.975	0.974
*90	0.050	0.070	0.000	0.000	0.005	0.017	0.010	0.030	0.000	0.025	0.026
<i>PEPB-1*</i>											
*100	0.990	0.980	0.948	0.938	0.925	0.938	0.950	0.975	0.934	0.961	0.943
*60	0.010	0.015	0.052	0.057	0.075	0.062	0.050	0.025	0.066	0.039	0.057
*76	0.000	0.005	0.000	0.005	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>PGDH*</i>											
*100	0.955	0.946	1.000	0.990	0.995	0.992	0.990	0.965	0.990	0.979	0.984
*92	0.045	0.054	0.000	0.010	0.005	0.008	0.010	0.035	0.010	0.021	0.016
<i>PGM-1*</i>											
*100	0.668	0.682	0.858	0.729	0.714	0.759	0.733	0.773	0.755	0.798	0.856
*null	0.332	0.318	0.142	0.271	0.286	0.241	0.267	0.227	0.245	0.202	0.144

Таблица 2. Окончание

Локусы, аллели	Популяции									
	ОХТ04	СОП04	РЕЙ04	КУР04	РЫБ04	КУЙ04	АДТ91	БОЛ92	ВОЛ92	АНА95
<i>sAAT-1*</i>										
*100	0.885	0.904	0.915	0.904	0.945	0.930	0.897	0.874	0.900	0.892
*118	0.115	0.096	0.085	0.096	0.055	0.070	0.103	0.126	0.100	0.108
*90	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>ALAT*</i>										
*100	0.735	0.818	0.730	0.869	0.825	0.740	0.780	0.608	0.667	0.775
*90	0.275	0.182	0.270	0.131	0.175	0.260	0.220	0.392	0.333	0.225
<i>ESTD*</i>										
*100	0.615	0.591	0.720	0.682	0.660	0.670	0.853	0.730	0.750	0.900
*82	0.385	0.409	0.280	0.318	0.340	0.330	0.147	0.270	0.250	0.100
<i>G3PDH-2*</i>										
*100	0.850	0.844	0.828	0.856	0.883	0.840	0.922	0.847	0.869	0.915
*90	0.150	0.146	0.146	0.134	0.107	0.145	0.075	0.153	0.131	0.070
*125	0.000	0.010	0.026	0.010	0.010	0.015	0.003	0.000	0.000	0.015
<i>mIDHP-1*</i>										
*100	0.865	0.796	0.745	0.727	0.823	0.750	0.927	0.788	0.760	0.635
*70	0.135	0.204	0.255	0.273	0.172	0.250	0.073	0.212	0.235	0.365
*120	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	0.000	0.000	0.000	0.005	0.000
<i>sIDHP-2*</i>										
*100	0.530	0.429	0.440	0.506	0.474	0.435	0.587	н.д.	н.д.	0.395
*40	0.310	0.301	0.390	0.326	0.370	0.385	0.282			0.333
*25	0.120	0.260	0.150	0.136	0.120	0.170	0.034			0.167
*90	0.030	0.000	0.000	0.005	0.000	0.000	0.097			0.104
*70	0.010	0.010	0.020	0.027	0.036	0.010	0.000			0.000
<i>LDH-A1*</i>										
*100	0.960	0.809	0.808	0.788	0.866	0.765	0.930	0.949	0.910	0.930
*250	0.040	0.191	0.192	0.212	0.134	0.235	0.070	0.051	0.090	0.070
<i>sMDH-B1*</i>										
*100	0.869	0.949	0.927	0.935	0.970	0.939	0.993	0.990	0.991	0.990
*120	0.020	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.010	0.009	0.000
*93	0.015	0.005	0.026	0.025	0.015	0.010	0.007	0.000	0.000	0.010
*80	0.096	0.046	0.047	0.040	0.015	0.051	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>mMEP-2*</i>										
*100	0.810	0.660	0.677	0.566	0.612	0.727	0.793	0.717	0.745	0.754
*120	0.150	0.129	0.152	0.177	0.149	0.086	0.140	0.212	0.225	0.208
*90	0.040	0.211	0.171	0.258	0.239	0.187	0.067	0.071	0.030	0.038
<i>MPI*</i>										
*100	0.970	0.980	0.980	0.985	1.000	0.990	0.927	0.895	0.884	0.936
*90	0.030	0.020	0.020	0.015	0.000	0.010	0.073	0.105	0.116	0.064
<i>PEPB-1*</i>										
*100	0.955	1.000	0.992	1.000	1.000	1.000	0.993	н.д.	н.д.	0.886
*60	0.045	0.000	0.008	0.000	0.000	0.000	0.000			0.096
*76	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.007			0.021
<i>PGDH*</i>										
*100	0.977	1.000	0.995	1.000	1.000	0.990	0.957	0.939	0.965	0.975
*92	0.023	0.000	0.005	0.000	0.000	0.010	0.043	0.061	0.035	0.025
<i>PGM-1*</i>										
*100	0.827	0.553	0.548	0.487	0.470	0.480	0.615	н.д.	н.д.	0.750
*null	0.173	0.447	0.452	0.513	0.530	0.520	0.385			0.250

Примечание. АДТ – Адо-Тымовский ЛРЗ, КАЛ – Калининский ЛРЗ, СКН – Сокольниковский ЛРЗ, СОК – Соколовский ЛРЗ, БЕР – Березняковский ЛРЗ, ТАР – Таранайский ЛРЗ, ОХТ – Охотский ЛРЗ, СОП – оз. Сопочное, РЕЙ – Рейдовый ЛРЗ, КУР – Курильский ЛРЗ, РЫБ – р. Рыбацкая, КУЙ – оз. Куйбышевское, БОЛ – р. Большая, ВОЛ – р. Волчанка, АНА – р. Анадырь; н.д. – нет данных.

Таблица 3. Показатели генетической изменчивости по 13 полиморфным локусам в выборках кеты *Oncorhynchus keta* (в скобках стандартная ошибка)

Популяция, год	Среднее число аллелей на локус	Средняя гетерозиготность	
		фактическая	ожидаемая по Х-В*
Адо-Тымовская, 1991	2.4 (0.2)	0.217 (0.045)	0.220 (0.048)
Адо-Тымовская, 2003	2.5 (0.3)	0.216 (0.049)	0.226 (0.049)
Адо-Тымовская, 2004	2.4 (0.2)	0.223 (0.046)	0.222 (0.046)
Калининская, 2003	2.3 (0.3)	0.211 (0.050)	0.214 (0.049)
Калининская, 2004	2.4 (0.2)	0.244 (0.049)	0.248 (0.049)
Сокольниковская, 2004	2.2 (0.2)	0.234 (0.048)	0.241 (0.049)
Соколовская, 2003	2.8 (0.3)	0.242 (0.054)	0.253 (0.052)
Соколовская, 2004	2.6 (0.2)	0.238 (0.046)	0.251 (0.053)
Березняковская, 2004	2.5 (0.2)	0.233 (0.047)	0.232 (0.047)
Таранайская, 2003	2.4 (0.3)	0.244 (0.047)	0.247 (0.046)
Таранайская, 2004	2.4 (0.3)	0.243 (0.044)	0.254 (0.048)
Охотская, 2003	2.7 (0.3)	0.237 (0.049)	0.249 (0.051)
Охотская, 2004	2.5 (0.3)	0.252 (0.051)	0.254 (0.051)
Сопочное оз., 2004	2.3 (0.3)	0.267 (0.062)	0.282 (0.062)
Рейдовая, 2004	2.4 (0.2)	0.277 (0.058)	0.290 (0.058)
Курильская, 2004	2.3 (0.3)	0.287 (0.065)	0.283 (0.062)
Рыбацкая, 2004	2.3 (0.3)	0.248 (0.063)	0.255 (0.063)
Куйбышевское оз., 2004	2.3 (0.2)	0.276 (0.055)	0.284 (0.059)
Анадырь, 1994–1995	2.3 (0.2)	0.285 (0.055)	0.274 (0.053)
Волчанка, 1992**	2.2 (0.2)	0.254 (0.050)	0.252 (0.048)
Большая, 1992**	2.1 (0.2)	0.240 (0.053)	0.243 (0.054)

Примечание. * – несмещенная оценка по Неи (Nei, 1978); ** – оценки по 10 локусам (см. табл. 2).

берга распределений генотипов в популяциях показал их соответствие в подавляющем большинстве случаев. С использованием псевдовероятностного теста значимое несоответствие (дефицит гетерозигот) обнаружено для изолюкусных пар *sAAT-1,2** в популяциях Калининской ($p < 0.05$) и Соколовской ($p < 0.05$) и *sMDH-B1,2** – в Охотской ($p < 0.05$) в 2003 г., что, возможно, связано с полиморфизмом обоих изолюкусов; относительно высокие значения частоты альтернативных аллелей в этих популяциях допускают такое объяснение. Несответствие наблюдается также в локусе *LDH-A1** в популяциях Охотской ($p < 0.05$) и Таранайской ($p < 0.05$) в 2003 г., а также в локусах *ALAT** в популяции оз. Сопочное ($p < 0.05$) и *G3PDH-2** в популяции р. Рыбацкая ($p < 0.05$) в 2004 г. Поправки на множественные сравнения делают все найденные отклонения статистически незначимыми.

В выборках из сахалинских, курильских и анадырской популяций (табл. 3) оценки средней на локус ожидаемой и фактической гетерозиготности существенно не различаются. Величины ожидаемой гетерозиготности варьируют от 0.214 (выбор-

ка Калининского ЛРЗ, 2003 г.) до 0.290 (Рейдовый ЛРЗ, 2004 г.); среди наименьших и величина гетерозиготности в адо-тымовской популяции. В курильских популяциях величина гетерозиготности в среднем выше (0.277), чем в сахалинских (0.242). Для популяций сахалинских ЛРЗ между выборками 2003 и 2004 г. не найдено достоверных различий; обнаруженное лишь в калининской популяции различие этих лет по суммарному тесту на гетерогенность оказалось незначимым после применения поправки на множественные тесты. Поэтому при сравнительном анализе популяций разных регионов мы использовали для популяций сахалинских ЛРЗ объединенные за 2003–2004 гг. данные. Не обнаружено гетерогенности по аллельным частотам (с помощью суммарного χ^2 -теста) и в парах популяций в 2004 г. таких заводов, как Соколовский и Березняковский, воспроизводящих стадо кеты одной р. Найба, или Калининский и Сокольниковский, географически очень близких друг к другу, а также Охотский и Таранайский, очевидно, в связи с перевозками икры с первого на второй, хотя в 2003 г. две последние популяции достоверно различаются ($p < 0.01$).

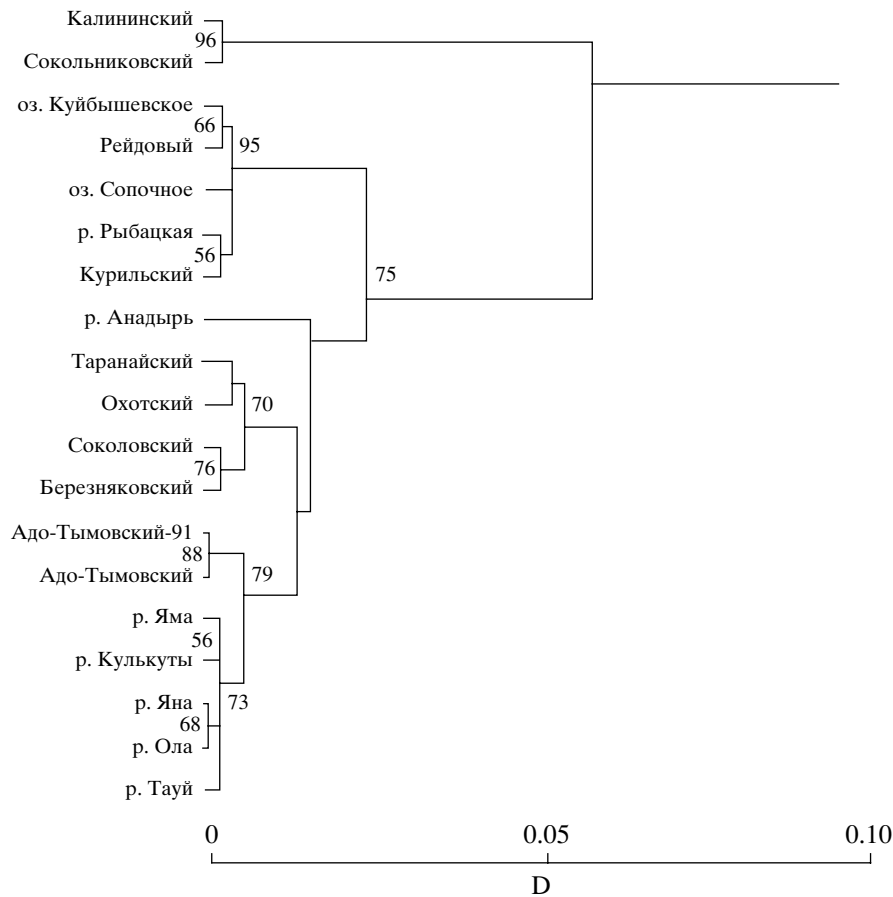


Рис. 1. Дендрограмма (UPGMA) популяций азиатской кеты *Oncorhynchus keta* на основе несмещенных оценок стандартных генетических дистанций (D) Неи (Nei, 1978), рассчитанных по 13 полиморфным локусам. На ветвях дендрограммы приведены их бутстреп-оценки, превышающие 50% из 500 повторностей.

Во всей рассматриваемой совокупности сахалинских, курильских и анадырской популяций наблюдается высоко значимая гетерогенность аллельных частот как по отдельным локусам, так и при суммировании по локусам χ^2 -тестов ($p \leq 0.001$). Высока гетерогенность и в совокупности, включающей только сахалинские популяции ($p \leq 0.001$). Гетерогенность группы курильских популяций выявляется только суммарным тестом ($p = 0.001$).

Генетические взаимоотношения среди популяций кеты были исследованы с помощью кластерного анализа. Его результаты, полученные методом невзвешенной парногрупповой связи (UPGMA) на основе генетических дистанций Неи (Nei, 1978) и хордовых дистанций Кавалли-Сфорца и Эдвардса (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967) по 13 локусам в совокупности, включающей сахалинские (объединенные по годам), курильские, анадырскую и ранее исследованные нами 5 североохотоморских популяций, принципиально не различались, поэтому здесь приведена только одна из дендрограмм (рис. 1). Дендрограмма показывает хорошо дифференцированные кластеры популяций юго-западного (калининская и сокольникова), юго-восточного, вместе с южным, (соколова, бе-

резняковская, охотская, таранайская) Сахалина; восточносахалинская адо-тымовская популяция, представленная очень сходными выборками 1991 и 2003–2004 гг., кластеризуется вместе с группой североохотоморских; отдельный кластер образуют курильские популяции; относительное положение анадырской популяции на дендрограмме статистически неустойчиво. В целом все популяции, за исключением адо-тымовской, кластеризуются по региональному, географическому принципу. Как уже отмечалось ранее (Салменкова и др., 1992), наиболее дифференцирована от остальных юго-западная сахалинская группа. Генетическое сходство калининской популяции с существенно меньшей по величине сокольниковской объясняется не только их тесной географической близостью, но, очевидно, и тем, что численность последней часто поддерживалась за счет перевозок икры калининской кеты на Сокольниковский ЛРЗ. Среди юго-восточных и южных сахалинских популяций в последние десятилетия также происходили многочисленные межзаводские перевозки оплодотворенной икры, и этим в определенной степени может обуславливаться их генетическое сходство. Однако, скорее всего, эти по-

Таблица 4. Общее (H_T), внутривидовое (H_S) и относительное межвидовое (G_{ST}) генетическое разнообразие кеты *Oncorhynchus keta* азиатской части ареала

Регионы (число популяций)	Число включенных в анализ полиморфных локусов	Генетическое разнообразие		
		H_T	H_S	G_{ST} , %
Сахалин, исключая северный, (8), Итуруп (5), северное побережье Охотского моря (5), р. Анадырь (1)	13	0.2687	0.2532	5.75 (3.28 – м/р) (2.47 – м/п)
Сахалин, исключая северный, (8) и о. Итуруп (5)	13	0.2719	0.2567	5.60
Сахалин, исключая северный, (8)	13	0.2519	0.2386	5.29
Остров Итуруп (5)	13	0.2800	0.2770	0.84
	9	0.2489	0.2468	0.90
Северное побережье Охотского моря (5)	13	0.2495	0.2480	0.61
	9	0.1990	0.1978	0.62
Сахалин, включая северный, (12)	9	0.2312	0.2158	6.64
Сахалин, включая северный, (12), Итуруп (5), северное побережье Охотского моря (5), бассейн Амура (3), р. Анадырь (1)	9	0.2337	0.2159	7.59 (4.88 – м/р) (2.71 – м/п)

Примечание. Все величины G_{ST} значимо отличны от нуля, т.к. каждая группа значимо гетерогенна; м/р – среднее межрегиональное генетическое разнообразие, м/п – среднее межпопуляционное разнообразие внутри регионов.

пуляции и ранее были довольно сходными в силу их географической близости, а значит, высокой вероятности общего происхождения и общей эволюционной истории. Вероятно, общностью происхождения объясняется и генетическое сходство адо-тымовской популяции с североохотоморской группой.

В пределах рассматриваемой совокупности на межпопуляционную дифференциацию, оцененную в величинах G_{ST} по 13 локусам, приходится 5.75% общего генетического разнообразия, причем среди региональных оценок G_{ST} максимальная величина (5.29%) наблюдается на Сахалине (без 4 северных популяций), а минимальная (0.61%) – в группе североохотоморских популяций (табл. 4). Популяции кеты Итурупа также слабо генетически дифференцированы, $G_{ST} = 0.84\%$, притом, что среди них есть как речные, так и озерные. Как уже говорилось выше, в курильской группе в целом суммарный χ^2 -тест на гетерогенность аллельных частот статистически значим, но все попарные межпопуляционные тесты оказываются статистически незначимыми после применения поправки на множественность тестов. Между озерными и речными популяциями Итурупа каких-либо различий по изученным локусам не найдено, что может говорить о наличии между ними определенного генетического обмена. Характер кластеризации внутри курильской группы (рис. 1) не согласуется с географическим взаиморасположением соответствующих рек и озер, следовательно, генетический обмен происходит не только между соседними популяциями.

Дополнив рассмотренную группу нашими более ранними данными по популяциям кеты северного Сахалина (из рек Волчанка, Большая, Лангры, Чингай) и осенней кеты бассейна Амура (притоки Манома, Биджан и Тунгуска), мы проанализировали весь массив по 9 общим исследованным локусам методами кластерного анализа и многомерного шкалирования. Оба метода также демонстрируют географический, или региональный характер пространственной генетической дифференциации; на рис. 2 мы приводим результат многомерного шкалирования как более наглядный. По первой компоненте наиболее дифференцированы друг от друга сахалинские юго-западные и амурские популяции, остальные географические группировки локализуются более компактно между ними. Вторая компонента дифференцирует североохотоморскую, всю сахалинскую и курильскую группы. Отметим, что анадырская кета в координатах первой и второй компонент располагается между курильской и северосахалинской группами, но хорошо отделяется от всех остальных по четвертой компоненте (график не приводится), очевидно, благодаря своим отличиям по аллельным частотам локусов *ESTD** и *mIDHP-1** (см. табл. 2). Величина коэффициента межпопуляционной дифференциации G_{ST} для всей совокупности азиатской кеты (по 9 общим локусам) равна 7.59%, из которых 4.88% приходится на различия между регионами и 2.71% – на различия между популяциями внутри регионов (табл. 4).

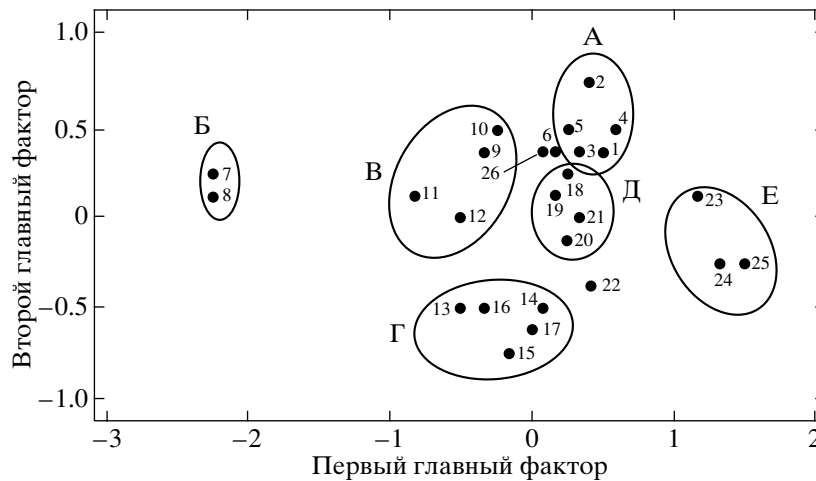


Рис. 2. Генетическая дифференциация популяций кеты *Oncorhynchus keta* в координатах главных факторов на основе несмещенных оценок стандартных генетических дистанций Неи, рассчитанных по 9 общим полиморфным локусам. А – популяции северного побережья Охотского моря (реки: 1 – Яма, 2 – Тауй, 3 – Кулькуты, 4 – Ола, 5 – Яна), Б – популяции юго-западного Сахалина (ЛРЗ: 7 – Калининский, 8 – Сокольниковский), В – популяции юго-восточного и южного Сахалина (ЛРЗ: 9 – Соколовский, 10 – Березняковский, 11 – Таранайский, 12 – Охотский), Г – популяции о. Итуруп (13 – оз. Сопочное, 14 – Рейдовый ЛРЗ, 15 – Курильский ЛРЗ, 16 – р. Рыбацкая, 17 – оз. Куйбышевское), Д – популяции северного Сахалина (реки: 18 – Лангры, 19 – Чингай, 20 – Волчанка, 21 – Большая), Е – популяции бассейна Амура (23 – р. Манома, 24 – р. Тунгуска, 25 – Биджанский ЛРЗ). Выборки 6 и 26 принадлежат популяции Адо-Тымовского ЛРЗ, восточный Сахалин, соответственно за 2003–2004 и 1991 г.; выборка 22 – популяция р. Анадырь, Чукотка.

В сахалино-курильской группе, кроме северо-сахалинских, остальные исследованные сахалинские и две курильские популяции кеты поддерживаются рыбоводными заводами (см. табл. 1) уже на протяжении ряда десятилетий. Характерной чертой лососевого рыбоводства являются межзаводские перевозки искусственно оплодотворенной икры при нехватке производителей на заводских “базовых” реках или с целью увеличения численности тех или иных стад. Ранее, при исследовании результатов таких мероприятий с помощью аллозимных маркеров была показана крайне низкая эффективность подобных трансплантаций (Altukhov, Salmenkova, 1987). Аналогичные результаты были получены и для многочисленных случаев трансплантаций лососей в Северной Америке (Withler, 1982).

Во второй половине 1990-х гг. в Сахалинской области оплодотворенную икру перевозили с Охотского ЛРЗ, где подходы кеты были очень большими, на Адо-Тымовский, Соколовский, Березняковский и Таранайский ЛРЗ. Помимо этого, на первые 3 ЛРЗ перевозили икру также из бассейна р. Поронай (с Буюкловского и Побединского ЛРЗ), а на Таранайский ЛРЗ – с юго-западного Сахалина – с Сокольниковского (1998 г.) и Ясноморского (2000 г.) ЛРЗ. При успешной приживаемости вселенцев должно произойти значительное сокращение генетических различий между соответствующими популяциями. Сравнение показателей внутри- и межпопуляционного генетического разнообразия представлено для группы, включающей Адо-Тымовский, Соколовский, Ка-

лининский и Охотский заводы, с использованием настоящих данных и наших данных об аллельных частотах 8 аллозимных локусов в этих стадах кеты за 1980-е гг. (табл. 5).

Видно, что в рассматриваемой группе за этот период несколько возросло общее генетическое разнообразие за счет увеличения внутривнутрипопуляционной компоненты H_S , а относительное межпопуляционное разнообразие G_{ST} сократилось. Этого следовало ожидать как проявления непосредственных результатов межзаводских перевозок, когда в базовую реку завода возвращается некоторое количество рыб первого поколения от завезенной икры или их потомков второго поколе-

Таблица 5. Динамика показателей генетического разнообразия в группе популяций кеты *Oncorhynchus keta* сахалинских лососевых рыбоводных заводов (Адо-Тымовского, Калининского, Соколовского, Охотского) по данным о 8 аллозимных локусах

Годы исследования	Генетическое разнообразие		
	общее (H_T)	внутрипопуляционное (H_S)	межпопуляционное (G_{ST} , %)
1980-е	0.2464 ± 0.0105	0.2261 ± 0.0102	8.24
2003	0.2702 ± 0.0109	0.2507 ± 0.0100	7.19
2004	0.2646 ± 0.0110	0.2472 ± 0.0103	6.57

Примечание. Для H_T и H_S даны стандартные ошибки, полученные из соответствующих внутриллокусных вариантов (по Nei, 1978).

ния. Как было показано ранее (Салменкова и др., 1983), коэффициент такого возврата намного ниже, чем в родную реку, и в последующих поколениях возврат таких вселенных рыб обычно затухает. Насколько достоверны сдвиги во времени популяционно-генетических параметров, приведенных в табл. 5? К сожалению, дать оценку ошибки величины G_{ST} (по Chakraborty, 1974) затруднительно из-за сильной корреляции популяционных частот аллелей между разными годами. Если опираться на внутрилукусные варианты и ошибки величин H_T и H_S (по Nei, 1978), то соответствующие расчеты показывают, что эти величины в разные годы достоверно не различаются. На этом основании очевидно, что и величины G_{ST} (поскольку $G_{ST} = (H_T - H_S)/H_T$) также достоверно не различаются.

Тем не менее, не исключено, что после межпопуляционных перевозок примесь вселяемых “чужеродных” генофондов в те или иные реципиентные популяции в какой-то мере может иметь место. Теоретически следы смешения разных генофондов можно выявить с помощью анализа генотипических данных на неравновесие по сцеплению, или неслучайную ассоциацию аллелей разных локусов (Nei, Li, 1973; Waples, Smouse, 1990). Такой анализ был проведен во всех выборках из сахалинских и курильских популяций 2003 и 2004 г., где проверялось отклонение от случайной парной комбинации между 9 полиморфными локусами (из 13 локусов в этот анализ не вошли изолюкусы *MDH-B1,2** и *sAAT-1.2**, а также слабополиморфный локус *PGDH** и локус с нулевым аллелем *PGM-1**). Во всех выборках, кроме Соколовского ЛРЗ (2004 г.) и из оз. Куйбышевское, найдено от 1 до 5 парных комбинаций локусов с вероятностью нулевой гипотезы $p < 0.05$ (табл. 6). В целом в курильских популяциях, куда “чужой” икры не завозилось, таких парных комбинаций заметно меньше, чем в затронутых многочисленными перевозками заводских сахалинских популяциях. Поскольку этот анализ включал множественные тесты, мы проверили статистическую значимость его результатов с помощью подхода, основанного на аддитивности величин отдельных χ^2 -тестов (Урбах, 1975), т.е. для каждой популяции суммировали по всем парам локусов значения χ^2 -тестов и степеней свободы (табл. 6). В итоге статистически существенным оказалось неравновесие по сцеплению лишь в выборке из популяции Охотского ЛРЗ в 2003 г. ($p < 0.01$). Действительно, на Охотский ЛРЗ с 1970-х и вплоть до середины 1980-х гг. завозилось большое количество икры кеты с Калининского, Курильского, Соколовского ЛРЗ, поэтому могла произойти некая интрогрессия соответствующих генов. Однако в выборке следующего, 2004 г., из популяции Охотского ЛРЗ суммарный тест незначим. Близким к значимому ($0.1 > p > 0.05$) сум-

марный тест оказался в выборке из популяции Таранайского ЛРЗ в 2003 г., когда вернувшаяся на нерест кета, состоявшая преимущественно из рыб 5-летнего возраста (по сведениям САХНИРО), представляла собой потомков смешанной генерации 1998 г.; тогда на завод была завезена икра с Охотского и Ясноморского заводов (соответственно 37 и 51% общего объема заложенной на инкубацию икры). Результаты этих анализов, по видимому, объясняются невысокой мощностью данного теста. Отметим, что при анализе по микросателлитным локусам в той же выборке 2003 г. с Таранайского ЛРЗ обнаруживается как достоверный дефицит гетерозигот, так и значимое неравновесие по сцеплению, но в отличие от результатов по аллозимам, не обнаруживается неравновесия в выборке с Охотского ЛРЗ (Афанасьев и др., 2006). Возможно, тест на основе данных по микросателлитным локусам более эффективен при выявлении смешанного генофонда в первом поколении (таранайская выборка 2003 г.), чем в более отдаленных поколениях (охотская выборка 2003 г.).

Итак, при анализе азиатских популяций кеты по генам, кодирующим аллозимную изменчивость, обнаруживается хорошо выраженная генетическая дифференциация между группами популяций разных географических регионов: Сахалина, Итурупа, северного побережья Охотского моря (Магаданской области), Анадыря, бассейна Амура. Внутри разных регионов уровень межпопуляционной генетической дифференциации варьирует, причем в совокупности всех сахалинских популяций он максимален, тогда как в итурупском или магаданском регионах – весьма невелик. В наиболее подробно исследованном сахалинском регионе очень значительно различаются между собой группы популяций юго-западного, южного (юг и юго-восток), восточного и северного (север и северо-запад) Сахалина. Межпопуляционное генетическое разнообразие сахалинской кеты по величине почти соизмеримо с разнообразием всего пула исследованных азиатских популяций. Оценки внутривидового генетического разнообразия (средней на локус гетерозиготности) наиболее высоки в курильских популяциях.

Результаты настоящей работы позволяют говорить о том, что Сахалино-Курильский регион в целом является средоточием большей части генетического разнообразия азиатской кеты. В связи с этим стоит отметить, что в работах, связанных с генетической идентификацией региональной или популяционной принадлежности смешанных морских промысловых стад кеты, Сахалин в исходных базах данных представлен лишь небольшим числом районов (см. например, Sato et al., 2004; Seeb et al., 2004), т.е. отражена лишь какая-то часть генетического разнообразия сахалинской кеты, и соответственно ее вклад в результа-

Таблица 6. Неравновесные межлокусные комбинации в популяциях кеты *Oncorhynchus keta*

Популяции	Годы	Неравновесные комбинации локусов	Уровень значимости (p)
Адо-Тымовский ЛРЗ	2003	<i>sIDHP-2*/G3PDH-2*</i> По сумме всех пар локусов	0.0004 >0.60
	2004	<i>mMEP-2*/PEPB-1*</i> По сумме всех локусов	0.0016 >0.60
Калининский ЛРЗ	2003	<i>mMEP-2*/LDH-A1*</i>	0.0015
		<i>mMEP-2*/PEPB-1*</i>	0.0032
	2004	<i>G3PDH-2*/ALAT*</i> По сумме всех пар локусов	0.0146 >0.50
		Нет По сумме всех пар локусов	– >0.80
Сокольниковский ЛРЗ	2004	<i>mMEP-2*/ESTD*</i>	0.0308
		<i>ALAT*/MPI*</i> По сумме всех пар локусов	0.0368 >0.08
Соколовский ЛРЗ	2003	<i>sIDHP-2*/G3PDH-2*</i>	0.0352
		<i>PEPB-1*/ESTD*</i> По сумме всех пар локусов	0.0500 >0.60
Березняковский ЛРЗ	2004	Нет	–
		<i>sIDHP-2*/LDH-A1*</i> <i>sIDHP-2*/ESTD*</i> <i>mIDHP-1*/ESTD*</i> <i>mMEP-2*/LDH-A1*</i> <i>LDH-A1*/MPI*</i> По сумме всех пар локусов	0.0095 0.0374 0.0493 0.0315 0.0227 >0.40
Охотский ЛРЗ	2003	<i>sIDHP-2*/mMEP-2*</i>	0.0001
		<i>LDH-A1*/MPI*</i> По сумме всех пар локусов	0.0394 <0.01
	2004	<i>sIDHP-2*/ESTD*</i>	0.0052
		<i>G3PDH-2*/PEPB-1*</i> По сумме всех пар локусов	0.0243 >0.10
Таранайский ЛРЗ	2003	<i>sIDHP-2*/PEPB-1*</i>	0.0030
		<i>LDH-A1*/PEPB-1*</i> По сумме всех пар локусов	0.0001 >0.05, <0.10
	2004	<i>sIDHP-2*/G3PDH-2*</i>	0.0044
		<i>mIDHP-1/ESTD*</i> <i>mMEP-2*/ESTD*</i> <i>G3PDH-2*/ALAT*</i> По сумме всех пар локусов	0.0336 0.0343 0.0418 >0.70
Рейдовый ЛРЗ	2004	<i>G3PDH-2*/ALAT*</i> По сумме всех пар локусов	0.0500 >0.20
Курильский ЛРЗ	2004	Нет	–
		По сумме всех пар локусов	>0.50
оз. Сопочное	2004	<i>sIDHP-2*/LDH-A1*</i>	0.0125
		<i>LDH-A1*/ALAT*</i> По сумме всех пар локусов	0.0244 >0.40
р. Рыбацкая	2004	<i>mMEP-2*/G3PDH-2*</i> По сумме всех пар локусов	0.0091 >0.20
оз. Куйбышевское	2004	Нет	–
		По сумме всех локусов	>0.99

ты такого анализа явно занижен. Очевидно, совокупность летней и осенней кеты бассейна Амура, с учетом наших (Салменкова и др., 1994) и других (Варнавская, 2006) данных, также представляет собой одну из важных “ветвей” азиатского генофонда вида, хотя ее численность сильно подорвана. Кета р. Анадырь сходна с северосахалинскими популяциями (рис. 2). Здесь мы не анализировали кету Приморья, которая, по более ранним нашим (Омельченко и др., 1992) и другим (Варнавская, 2006) материалам об “аллозимных” (ядерных) генах, близка генетически к юго-восточным сахалинским популяциям. Но согласно данным о митохондриальной ДНК, она представляет собой отдельную филогенетическую ветвь (Полякова и др., 2006), включающую, по-видимому, и японские популяции (Sato et al., 2004).

Многочисленные перевозки искусственно оплодотворенной икры кеты между рыболовными заводами не изменили существенным образом генетического своеобразия, свойственного заводским популяциям разных регионов Сахалинской области. Ранее было показано, что возврат от перевезенной икры на порядок меньше нативного возврата (Салменкова и др., 1983; Altukhov, Salmenkova, 1987), так как потомство перевезенной рыбы менее приспособлено и хуже выживает в новых условиях. Характер дифференциации, т.е. типичные различия по аллельным частотам наиболее дифференцирующих локусов (например, *sMDH-B1**, *ESTD**, *LDH-A1** и других) между курильскими, юго-западными, восточными и южными сахалинскими популяциями, связанными многими межзаводскими перевозками икры, сохраняется в течение примерно 20-летнего периода наших наблюдений (Алтухов и др., 1980; Салменкова и др., 1986, 1992). Возможно, перевозки несколько сгладили генетические различия, если когда-то они были больше, между такими популяциями южного Сахалина, как соколовская и охотская или охотская и таранайская. Что касается последней, то она имеет очень малую собственную численность по сравнению с генетически близкой ей охотской популяцией, и перевезенная охотская кета, очевидно, будет некоторое время возвращаться в р. Таранай. Поскольку соответствующие статистические тесты по аллозимным (но не по микросателлитным) данным не выявляют однозначно у таранайской кеты смешанного генофонда, можно предполагать, что естественный отбор довольно быстро убирает несвойственные местной популяции генотипические комбинации по функционально нагруженным локусам, характерные для перевозившейся сюда кеты Ясноморского ЛРЗ (ясноморская, как и сходные с ней калининская и сокольниковская, составляют генетически наиболее своеобразную группу популяций юго-западного Сахалина, см. рис. 1, 2). Все сказанное на новом материале под-

тверждает, что приживаемость “чужой” кеты и, следовательно, эффективность межзаводских перевозок кеты в целом очень невелика.

Таким образом, рельефная популяционно-генетическая структура региональных комплексов азиатской кеты, особенно выраженная у кеты Сахалина и, как было показано, сохраняющаяся в поколениях при существующем антропогенном давлении, должна учитываться в рациональном управлении хозяйственным использованием этого ценного вида, особенно в организации искусственного воспроизводства и охраны его популяций.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность А.М. Каеву и Д.Ю. Аркашову (СахНИРО) за помощь в сборе популяционного материала на Итурупе, а также Т.Н. Любаевой и С.В. Сидоровой (Сахалинрыбвод) за возможность ознакомиться с материалами рыболовной статистики.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программ фундаментальных исследований Президиума РАН “Динамика генофондов растений, животных и человека”, “Биоразнообразие России и динамика генофондов”, Программы фундаментальных исследований ОБН РАН “Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами”, Программы поддержки ведущих научных школ (грант НШ-8596.2006.4), гранта РФФИ 05-04-49232.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П. 1974. Популяционная генетика рыб. М.: Пищ. пром-сть, 247 с.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. 1997. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 289 с.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Рябова Г.Д., Куликова Н.И. 1980. Генетическая дифференциация популяций кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) и эффективность некоторых акклиматизационных мероприятий // Биол. моря. № 3. С. 23–38.
- Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Малинина Т.В. и др. 2006. Микросателлитная изменчивость и дифференциация популяций кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum), воспроизводимых сахалинскими рыболовными заводами // Генетика. Т. 42. № 12. С. 1694–1702.
- Бачевская Л.Т. 1992. Генетическая дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) североохотоморского побережья и некоторых рек Камчатки // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 42–45.
- Бачевская Л.Т., Пустовойт С.П. 1996. Генетическое разнообразие популяций кеты *Oncorhynchus keta* из рек северного побережья Охотского моря и его изменения в условиях естественного и искусственного воспроизводства // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 5. С. 660–666.

- Брыков В.А., Полякова Н.Е., Прохорова А.В. 2003. Филогенетический анализ кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в азиатской части ареала, основанный на изменчивости митохондриальной ДНК // Генетика. Т. 39. № 1. С. 75–82.
- Варнавская Н.В. 2006. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 488 с.
- Вейр Б. 1995. Анализ генетических данных. М.: Мир, 399 с.
- Викторовский Р.М., Бачевская Л.Т., Ермоленко Л.Н. и др. 1986. Генетическая структура популяций кеты Северо-Востока СССР и проблемы рационального использования ее запасов // Биол. моря. № 2. С. 51–59.
- Ефремов В.В. 2001. Генетическая изменчивость и дифференциация популяций кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) юга Дальнего Востока // Генетика. Т. 37. № 3. С. 365–372.
- Макоедов А.Н. 1999. Кариология, биохимическая генетика и популяционная феноетика лососевых рыб Сибири и Дальнего Востока: сравнительный аспект. М.: УМК Психология, 291 с.
- Омельченко В.Т., Салменкова Е.А., Афанасьев К.И. 1992. Генетическая структура популяций кеты Приморья // Генетика. Т. 28. № 5. С. 102–113.
- Омельченко В.Т., Салменкова Е.А., Иванов А.Н. и др. 1994. Генетическая идентификация происхождения кеты *Oncorhynchus keta*, облавливаемой морским промыслом у северо-западного Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 34. № 6. С. 820–826.
- Полякова Н.Е., Семина А.В., Брыков В.А. 2006. Изменчивость митохондриальной ДНК кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и ее связь с палеогеологическими событиями в северо-западной части Пацифики // Генетика. Т. 42. № 10. С. 1388–1396.
- Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П., Викторовский Р.М. и др. 1986. Генетическая структура популяций кеты, размножающейся в реках Дальнего Востока и Северо-Востока СССР // Журн. общ. биол. Т. 47. № 4. С. 529–549.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Алтухов Ю.П. 1992. Геногеографическое исследование популяций кеты, *Oncorhynchus keta* (Walbaum), в азиатской части видового ареала // Генетика. Т. 28. № 1. С. 76–91.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Победоносцева Е.Ю. и др. 1983. Популяционно-генетический анализ эффективности перевозки икры курильской кеты на юго-западный Сахалин // Генетика. Т. 19. № 10. С. 1660–1666.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Политов Д.В. и др. 2007. Генетическое разнообразие североохотоморских популяций кеты с естественным и искусственным воспроизводством // Биол. моря. Т. 33. № 4. С. 299–308.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Рослый Ю.С. и др. 1994. Генетическая дифференциация кеты бассейна Амура // Генетика. Т. 30. № 4. С. 518–528.
- Урбах В.Ю. 1975. Статистический анализ в биологических и медицинских исследованиях. М.: Мир, 295 с.
- Aebersold P.B., Winans G.A., Teel D.J. et al. 1987. Manual for starch gel electrophoresis: a method for the detection of genetic variation. NOAA Tech. Rept. NMFS 61, 19 p.
- Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A. 1987. Stock transfer relative to natural organization, management, and conservation of fish population // Population genetics and fishery management. Seattle, London: Univ. Wash. Press. P. 333–343.
- Altukhov Yu.P., Salmenkova E.F., Omelchenko V.T. 2000. Salmonid fishes: Population biology, genetics and management. Oxford: Blackwell Sci., 368 p.
- Cavalli-Sforza L.L., Edwards A.W.F. 1967. Phylogenetic analysis: Models and estimation procedures // Amer. J. Human Genet. V. 19. P. 233–257.
- Chakraborty R. 1974. A note on Nei's measure of genetic diversity in substructured population // Humangenetik. V. 21. P. 85–88.
- Chen J.-P., Sun D.-J., Dong C.-Z. et al. 2005. Genetic analysis of four wild chum salmon *Oncorhynchus keta* populations in China based on microsatellite markers // Environ. Biol. Fish. V. 73. P. 181–188.
- Kaeriyama M. 2004. Evaluation of carrying capacity of Pacific salmon in the North Pacific Ocean for ecosystem-based sustainable conservation management // Workshop on application of stock identification in defining marine distribution and migration of salmon. Tech. Rept. NPAFC. № 5. P. 1–4.
- Nei M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distances from a small numbers of individuals // Genetics. V. 89. № 3. P. 583–590.
- Nei M., Li W.H. 1973. Linkage disequilibrium in subdivided populations // Genetics. V. 75. P. 213–219.
- Peacock A.C., Bunting S.L., Queen K.G. 1965. Serum protein electrophoresis in acrylamide gel: patterns from normal human subjects // Science. V. 147. P. 1451–1452.
- Ridgway G.L., Shernburne S.W., Lewis R.D. 1970. Polymorphism in the serum esterases of Atlantic herring // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 99. P. 47–151.
- Sato S., Kojima H., Ando J. 2004. Genetic population structure of chum salmon inferred from mitochondrial DNA sequence variation // Environ. Biol. Fish. V. 69. P. 37–50.
- Seeb L.W., Crane P.A. 1999. High genetic heterogeneity in chum salmon in Western Alaska, the contact zone between northern and southern lineages // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 128. P. 58–87.
- Seeb L.W., Crane P.A., Kondzela C.M. et al. 2004. Migration of Pacific rim chum salmon on the high seas: insights from genetic data // Environ. Biol. Fish. V. 69. P. 21–36.
- Shaklee J.B., Allendorf F.W., Morizot D.C., Whitt G.S. 1990. Gene nomenclature for protein-coding loci in fish // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 119. P. 2–15.
- Shaw C.B., Prasad B. 1970. Starch gel electrophoresis of enzymes – a compilation of recipes // Biochem. Genet. V. 4. P. 297–320.
- Small M.P., Frye A.E., Von Bargen J.F., Young S.F. 2006. Genetic structure of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) populations in the lower Columbia River: are chum salmon in Cascade tributaries remnant populations? // Conserv. Genetics. V. 7. P. 65–78.
- Waples R.S., Smouse P.E. 1990. Gametic disequilibrium analysis as a means of identifying mixtures of salmon populations // Amer. Fish. Soc. Symp. V. 7. P. 439–458.
- Withler F.C. 1982. Transplanting Pacific salmon // Canad. Tech. Rept. Fish. Aquat. Sci. № 1079. P. 1–27.
- Zaykin D.V., Pudovkin A.I. 1993. Two programs to estimate significance of chi-square values using pseudo-probability tests // J. Heredity. V. 84. № 2. P. 152.