

Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА ЛОСОСЕВЫХ РЫБ

Наука
1997

ВВЕДЕНИЕ

Популяционная генетика, зародившаяся в начале нашего столетия, сосредоточила главные усилия на динамике эволюционного процесса. Отклонения от равновесия Харди-Вайнберга теоретически исследовались во всевозможных аспектах, поэтому эффекты основных микроэволюционных факторов (случайный дрейф генов, миграция, мутация, отбор), как порознь, так и во взаимодействии были детально охарактеризованы. Однако практическое приложение этих моделей к реальным природным популяциям оказалось весьма ограниченным из-за отсутствия соответствующих данных. Имеется в виду информация, во-первых, о системах генетического полиморфизма, так как популяционная генетика имеет дело прежде всего с популяциями генов; во-вторых, о популяциях как дискретных внутривидовых самовоспроизводящихся группировках, исторически и географически охарактеризованных; в-третьих, об их демографических параметрах, т.е. о численности, миграциях, половой и возрастной структурах.

Разумеется, не всегда и не о всех видах можно получить такие сведения, но там, где они доступны, их необходимо вовлекать в популяционно-генетический анализ. Этот подход и соответствующая ему логика положены в основу настоящей книги. В главе 1 конспективно рассмотрены основные теоретические принципы популяционной генетики. Глава 2 посвящена обзору систематики, популяционной биологии и демографии лососей. В главе 3 обобщаются данные о системах наследственного полиморфизма белков и нуклеиновых кислот. Особое место занимают главы 4 и 5, в которых дана феноменология внутри- и межпопуляционной генетической дифференциации и обсуждаются механизмы, ответственные за поддержание биохимического полиморфизма в популяциях. Это рассмотрение выходит за рамки популяционной генетики лососевых и, как нам представляется, имеет более общее значение, особенно в контексте дискуссии между селекционистами и нейтралистами. В главе 6 исследуются генетические последствия антропогенных воздействий на популяции, рассматриваются возможности популяционной генетики в управлении лососевым хозяйством.

Заключительная часть книги суммирует содержание предшествующих глав.

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ГЕНЕТИКИ

Прежде чем мы перейдем к анализу генетических процессов в популяциях лососей, напомним в самых общих чертах основные теоретические принципы популяционной генетики, важные для понимания и адекватной оценки содержания этой и последующих глав. Дело в том, что среди направлений современной генетики и биологии в целом генетика популяций занимает особое место, будучи наиболее формализованной областью исследования. В ней давно существует и продолжает совершенствоваться количественная теория тех естественных факторов, под давлением которых облик популяций либо остается неизменным, либо меняется в последовательных поколениях, вызывая сопряженные изменения биологически важных свойств. Иными словами, в популяционной генетике имеются *математические модели*. Модели могут быть в той или иной мере адекватными или вовсе неадекватными природе, но они важны потому, что позволяют определенным образом спланировать исследование и, кроме того, если мы наблюдаем соответствие между природной ситуацией и моделью, то получаем возможность количественной оценки происходящих в популяциях изменений и прогнозирования их возможных последствий.

Поскольку за последние десятилетия на эту тему опубликовано множество различных работ – от отдельных небольших статей до внушительных, в сотни страниц, монографий, мы рассмотрим в настоящем разделе только главные популяционно-генетические термины, подходы и модели, опираясь на основополагающие работы Райта (Wright, 1931, 1951; и др.), Нила и Шелла (1958), Эрлиха и Холма (1966), Добржанского (Dobzhansky, 1970), Кимуры и Оты (Kimura, Ohta, 1971; Kimura, 1983), Кавалли-Сфорца и Бодмера (Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971), Неи (Nei, 1975), Ли (1978) и на ряд других источников, оговоренных в тексте.

1.1. ОЦЕНКА ЧАСТОТ ГЕНОВ

В первом приближении *популяцию* можно определить как *совокупность свободно скрещивающихся особей с общим генным фондом* (Ф. Добржанский). Поскольку число сегрегирующих локусов генома велико, понятны те трудности, которые встают перед исследователем, когда он пытается дать достаточно полное описание этой совокупной наследственной информации. Вместе с тем, очевидно, как бы эти трудности ни были велики, имеется только один путь такого описания – через

определение частот аллельных генов каждого единичного локуса. Зная этот параметр и наблюдая за его динамикой во времени (пространстве), мы получаем возможность количественной оценки протекания генетического процесса в популяции под действием определенных внешних и внутренних факторов.

Существует несколько тщательно разработанных методов оценки частот генов в популяциях, из которых мы рассмотрим здесь два, приложимых к случаю кодоминантного наследования и наследования с доминированием. Рассматривается ситуация для пары аллелей единичного аутосомного локуса.

Отсутствие доминирования. Предположим, что из N диплоидных особей N_1 несут аллель A , N_2 – гетерозиготы AB и N_3 – гомозиготы BB , так что $N_1 + N_2 + N_3 = N$, а общее число генов $2N$. Каждая гомозигота AA имеет два гена A , а каждая гетерозигота AB – лишь один такой ген. Следовательно, общее число генов A в изучаемой группе равно $2N_1 + N_2$, а доля (частота) этого гена

$$pA = (2N_1 + N_2) / 2N = (N_1 + \frac{1}{2} N_2) / N.$$

Точно так же определяется частота гена B :

$$qB = (2N_3 + N_2) / 2N = (N_3 + \frac{1}{2} N_2) / N,$$

так что $p + q = 1$. Тот же прием приложим и к случаю полиаллельных локусов.

Конечно, полное обследование природных популяций, как правило, невозможно и приходится иметь дело с выборками. Поэтому именно от их величины и зависит надежность оценки частоты гена. Она должна характеризоваться наименьшей ошибкой, или дисперсией, т.е. удовлетворять так называемому критерию эффективности. Необходимая величина выборки, таким образом, зависит от генетической структуры популяции и может быть установлена предварительным исследованием. Наиболее надежные результаты дает метод "прямого подсчета" генов, который был разработан Р. Фишером и которым мы пользовались в приведенном выше примере.

Если же имеет место **доминирование** одного аллеля (A) над другим (a), то в популяции присутствуют лишь два различных фенотипа и среди них только один фенотип – гомозигота по рецессивному аллелю aa – соответствует генотипу. К такой генетической ситуации метод прямого определения частоты аллеля неприменим, и приходится делать допущение, что популяция находится в равновесии согласно *правилу Харди–Вайнберга* (см. следующий раздел), т.е. распределение генотипов в условиях свободного скрещивания соответствует коэффициентам разложения бинома Ньютона: $p^2 + 2pq + q^2 = 1$.

Отсюда ясно, что для получения эффективной оценки частоты рецессивного гена мы должны извлечь корень квадратный из доли особей

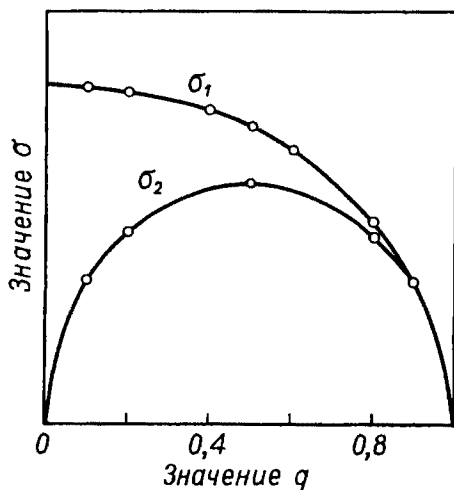


Рис. 1.1. Распределение стандартных ошибок двух оценок частоты гена для случая одной пары аллелей в отсутствие доминирования (по: Нил, Шелл, 1958)

$\sigma_1 = \sqrt{(1 - q^2) / 4N}$ – частота гена найдена извлечением корня квадратного из доли гомозиготного генотипа; $\sigma_2 = \sqrt{q(1 - q) / 2N}$ – частота того же аллеля определена методом прямого счета

aa в нашей выборке: $qa = \sqrt{N_3/N}$. Соответственно $pA = 1 - q$. В принципе этот же метод может быть использован для оценок частоты аллеля и в отсутствие доминирования, однако он дает наименее смещенные оценки лишь при высоких значениях частот (рис. 1.1).

Более специальные случаи определения частот генов (множественные аллели, сцепленные локусы) читатель сможет найти в книге Ч. Ли (1978) и в ряде других работ по теоретической популяционной генетике.

1.2. ПРАВИЛО ХАРДИ-ВАЙНБЕРГА

Популяционная генетика исследует закономерности сохранения и преобразования генотипической структуры популяций во времени и в пространстве. Теоретическая основа такого рассмотрения – правило Харди–Вайнберга. Оно отражает состояние неизменности генетического состава свободно скрещивающейся (панмиктической), неограниченной по численности популяции, существующей вне среды. В таком бесструктурном сообществе пропорции генотипов (а, стало быть, и частоты генов в аутосомном локусе с парой аллелей A и a) приходят к точке равновесия уже в следующем за свободным скрещиванием поколении.

Поскольку свободное скрещивание означает не что иное как случайное объединение гамет, легко убедиться, что такая комбинация $p(A)$ и $q(a)$ спермиев и $p(A)$ и $q(a)$ яйцеклеток при $p + q = 1$ дает неизменное распределение $p^2AA + 2pqAa + q^2aa = 1$.

Яйцеклетки	Спермии	
	$p(A)$	$q(a)$
$p(A)$	p^2	pq
$q(a)$	pq	q^2

Таблица 1.1. Типы скрещиваний и соотношения генотипов в потомстве популяции, находящейся в генетическом равновесии

Тип скрещивания	Частота скрещиваний	Соотношение генотипов среди потомков		
		AA	Aa	aa
$AA \times AA, (p^2 \times p^2)$	p^4	p^4	0	0
$AA \times Aa, 2(p^2 \times 2pq)$	$4p^3q$	$2p^3q$	$2p^3q$	0
$Aa \times Aa, (2pq \times 2pq)$	$4p^2q^2$	p^2q^2	$2p^2q^2$	p^2q^2
$AA \times aa, 2(p^2 \times q^2)$	$2p^2q^2$	0	$2p^2q^2$	0
$Aa \times aa, 2(2pq \times q^2)$	$4pq^3$	0	$2pq^3$	$2pq^3$
$aa \times aa, (q^2 \times q^2)$	q^4	0	0	q^4
Суммарно для популяции	1,00	p^2	$2pq$	q^2

Соответствующие алгебраические выкладки, иллюстрирующие поддержание равновесия Харди–Вайнберга, приведены в табл. 1.1. Так как речь здесь идет об аутосомных генах, реципрокные скрещивания (т.е. типа $\delta AA \times \text{♀} Aa$ или $\delta Aa \times \text{♀} AA$ и др.) объединены и, следовательно, девять возможных вариантов скрещивания могут быть сведены к шести при $p + q = 1$.

Понятно, что такое равновесное соотношение генотипов задается симметрией самого процесса распределения аллельных генов по гаметам самцов и самок и свободного комбинирования формирующихся в процессе размножения родительских пар. Отсюда ясно, что в отсутствие возмущающих воздействий на популяцию неограниченной численности характерные для нее частоты генотипов и генов остаются неизменными в неограниченно долгом ряду поколений – так сказать, абсолютный ноль генетической динамики. Но подобные идеальные популяции практически не встречаются в природе, ибо всегда существуют естественные факторы, сдвигающие их с точки равновесия, нарушающие их стабильность – случайный дрейф генов, мутации, миграция и естественный отбор. Это так называемые факторы эволюции, к рассмотрению которых мы и перейдем.

1.3. СЛУЧАЙНЫЙ ДРЕЙФ ГЕНОВ

Случайный генетический дрейф – стохастические изменения частот генов в последовательных поколениях в силу ограниченной численности любой реальной популяции. Но особенно важно существование разрыва между общей численностью популяции и той ее частью, которая передает генофонд следующему поколению: репродуктивная (N_r), а тем более генетически эффективная (N_e) величина популяции (и вида в целом) практически всегда существенно меньше ее общей численности (N_t) (Wright, 1931; Fisher, 1930; Серебровский, 1927; Дубинин, 1931; Ромашов, 1931; Дубинин, Ромашов, 1932; Колмогоров, 1935).

Из процесса воспроизводства исключены крайние возрастные группы, на величину N_e влияют такие параметры популяции, как соотношение полов в репродуктивный период, индивидуальная изменчивость плодовитости, периодические колебания численности и др.

1. *Соотношение полов и колебания численности.* Если репродуктивная часть популяции представлена N_m — самцами и N_f — самками, то эффективная величина

$$N_e = 4N_m N_f / (N_m + N_f). \quad (1)$$

При сильных отклонениях долей самцов и самок от равновесного соотношения величина N_e больше зависит от малочисленного пола. Тот же эффект имеет место, если средняя величина N_e определяется для совокупности популяций, рассеянных по пространству и отличающихся численностью, или же для одной и той же популяции при колебаниях во времени (поколениях) числа скрещивающихся в ней особей (Wright, 1938). В случае циклических колебаний на интервале n поколений $N_e = \tilde{N}$, где

$$\tilde{N} = n / \sum_{i=1}^n 1 / N_i, \quad (2)$$

т.е. N_e соответствует *гармонической средней*. Например, если эффективная численность пяти поколений одной популяции составляет 10, 10^2 , 10^3 , 10^4 и 10^5 , то средняя гармоническая величина N_e соответствует лишь 45 особям.

2. *Изменчивость индивидуальной плодовитости.* При стабильной численности популяции (среднее число потомков, достигших репродуктивного возраста, на одну пару родителей $k = 2$) и индивидуальной вариации числа гамет (k), продуцируемых родительским поколением (N),

$$N_e = (4N - 2) / (V_k + 2), \quad (3)$$

где V_k — варианса величины k .

Когда число потомков распределено в соответствии с законом Пуассона ($\bar{k} = V_k = 2$), генетически эффективная величина популяции примерно равна ее репродуктивной численности, $N_e \approx N_r$. Однако в большинстве природных популяций $V_k > k$, поэтому N_e всегда меньше N_r . По оценкам Кроу и Мортон (Crow, Morton, 1955), отношение N_e/N_r для многих организмов соответствует приблизительно 0,75. Имеются, однако, основания считать эту оценку максимальной, так как в тех случаях, когда такого рода определения осуществлялись на реальных популяциях, разрыв оказывался значительно больше (Cavalli-Sforza et al., 1964; Kerster, 1964; Tinkle, 1965; Рычков, 1968; Kerster, Levin, 1968). Отношение N_e/N_r в популяциях человека составляет 0,30 (Rychkov, Shereemet'eva, 1979), а в популяциях лососей еще меньше, порядка 10% (см. гл. 2).

Дж. Кроу (Crow, 1954; Crow, Morton, 1955; Kimura, Crow, 1963)

ввел понятия "инбридинговая эффективная величина" [inbreeding effective number, $N_e(f)$] и "дисперсионная эффективная величина" [variance effective number, $N_e(v)$] популяции:

$$N_e(f) = (N_{t-2}\bar{k} - 2) / (\bar{k} - 1 + V_k / \bar{k}), \quad (4)$$

где N_{t-2} — число особей два поколения назад; k — число гамет, вносимых ими; V_k — варианса k .

При постоянной численности популяции $N_{t-2} = N$, $k = 2$ и, следовательно:

$$N_e(f) = (4N - 4) / (V_k + 2). \quad (5)$$

Ясно, что при достаточно большом N это равенство существенно не отличается от равенства (3).

Дисперсионная эффективная величина

$$N_e(v) = p(1 - p) / 2V_{\delta p}, \quad (6)$$

где p и $(1 - p)$ — частоты любой пары аллелей в популяции; $V_{\delta p}$ — случайная (выборочная) варианса генных частот в данном поколении:

$$V_{\delta p} = p(1 - p) / 2N. \quad (7)$$

Очевидно, если оценки N_e формулами (1)–(4) делаются по результатам полевых наблюдений за численностью, соотношением полов и другими демографическими параметрами реальной популяции, то формула (6) отражает подход к определению величины N_e популяции через анализ генетических параметров в предположении селективной нейтральности изучаемых аллельных генов. В принципе "variance effective number" в условиях стационарности есть не что иное, как соотношение между случайной вариансой частот генов и эффективной величиной популяции; эта теория была развита в 30-х годах С. Райтом.

Все предыдущие оценки N_e были получены для случая неперекрывающихся поколений. При перекрывании поколений во времени, согласно Неи и Имазуми (Nei, Imaizumi, 1966a, b), $N_e = \tau N_a$, где N_a — число особей, достигающих ежегодно среднего репродуктивного возраста, а τ — продолжительность поколения, или средний репродуктивный возраст.

Если популяция стабильна, то $N_a = Nbp$, где N — общий размер популяции, b — скорость рождения за год, а p — вероятность достижения репродуктивного возраста новорожденным индивидуумом.

Изменение частоты гена, обусловленное ошибкой выборочности при формировании гамет, образующих следующее поколение, носит случайный, стохастический характер. Именно поэтому в оценке влияния дрейфа генов на генетическую структуру популяции возможен лишь вероятностный подход, позволяющий определить только вероятность локализации соответствующего изменения в том или ином диапазоне генных частот. Такие ненаправленные флуктуации зависят иск-

лючительно от величины N_e и, согласно С. Райту, описываются выражением (7).

Распределение вероятностей всех возможных значений q в ряду поколений ограниченной по численности популяции приближается к нормальному, и конечная судьба аллеля – фиксация ($q = 1$) или утрата ($q = 0$); процесс этот необратим.

Процесс случайного генетического дрейфа был впервые смоделирован Н.П. Дубининым и Д.Д. Ромашовым (1932), проводившими "тиражи" с разноцветными шарами, имитировавшими различные аллели в популяции свободно скрещивающихся организмов в отсутствие отбора. Авторы использовали статистическую модель популяции и показали весь ход утраты (или фиксации) аллелей при генетическом дрейфе в зависимости от эффективной величины популяции.

Процесс убыли генетического разнообразия (гетерозиготности) популяции в отсутствие отбора может быть описан уравнением, позволяющим в ряде случаев реконструировать время эволюции:

$$H_t = H_0(1 - 1/2N_e)^t,$$

где H_0 и H_t – концентрация гетерозигот в нулевой точке процесса и в момент времени t , а N_e – эффективная численность популяции.

Колебания генных частот при дрейфе совершенно случайны, однако этот процесс после некоторого числа поколений приобретает "направленность": частоты более редких аллелей в каждом последующем поколении с большей вероятностью уменьшаются (процесс утраты), тогда как частоты частых аллелей увеличиваются (процесс фиксации).

Величина возможных изменений случайной вариации генных частот в поколениях одной популяции имеет тот же смысл, что и в случае с совокупностью многих популяций, примерно равных по численности и имевших в поколении t_0 одинаковую частоту аллеля q_0 . В следующем поколении частоты генов в каждой популяции изменятся случайным образом и станут q_i . При этом средняя частота гена $\bar{q}$ для совокупности останется равной q_0 , однако межпопуляционная вариация увеличится и в поколении t

$$V_q = p_0q_0[1 - (1 - 1/2N_e)^t]. \quad (9)$$

В конце концов все популяции станут гомозиготными и межгрупповая вариация достигнет максимума, $V_q = p_0q_0$, т.е. в одних популяциях аллель A придет к состоянию фиксации, а в других будет утрачен; вместе с тем средняя частота аллеля по-прежнему останется неизменной. Таким образом, при случайном дрейфе генов процесс изменения вероятностей распределения их частот зависит только от двух факторов – эффективной величины популяции и продолжительности процесса, измеряемой числом поколений. Когда эффективный размер популяции мал, распределение довольно быстро становится U-образным.

Моделирование случайного генетического дрейфа на экспериментальных популяциях *Drosophila melanogaster* было выполнено Бури

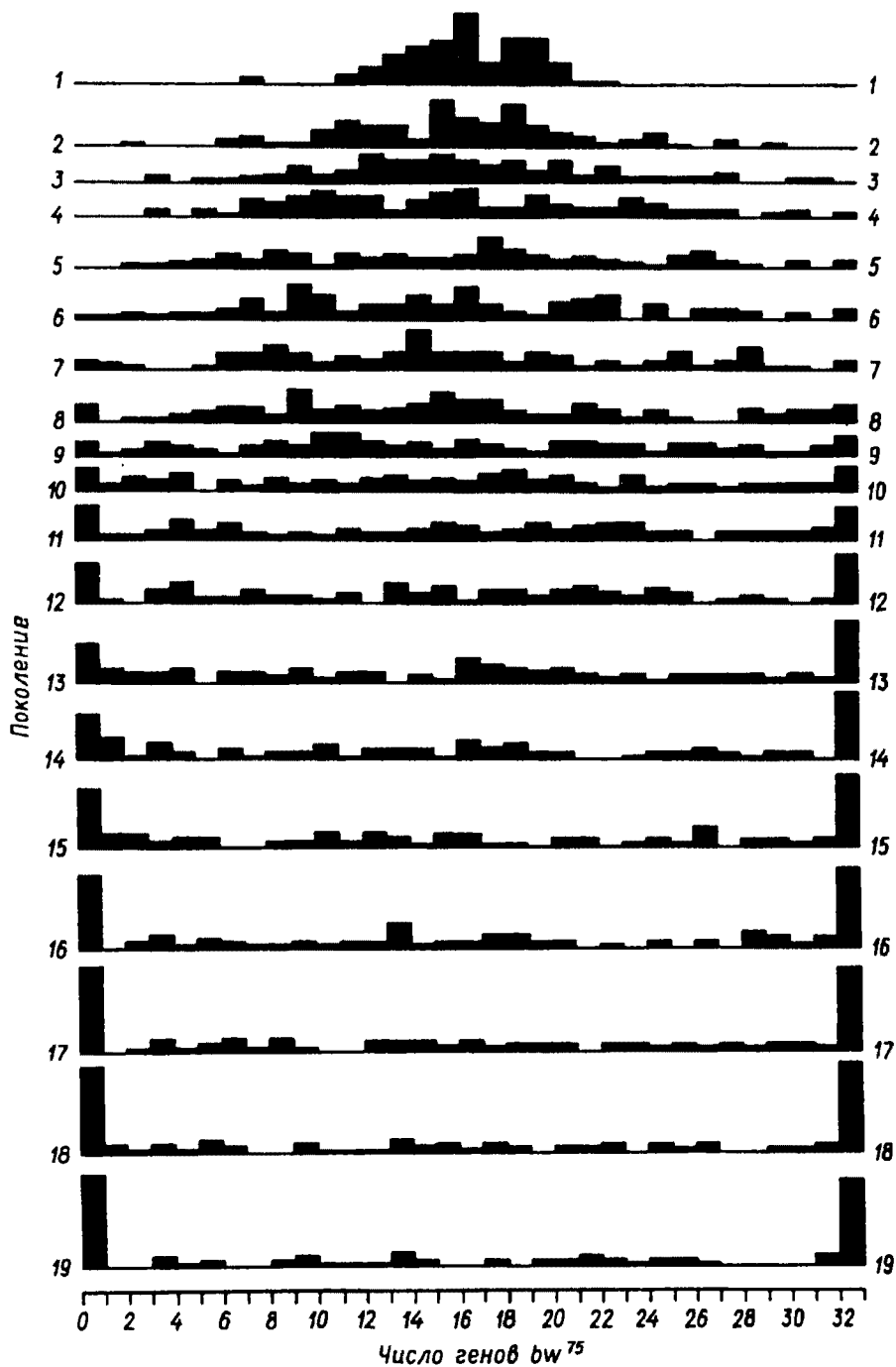


Рис. 1.2. Распределение частоты гена bw^{75} в поколениях 100 экспериментальных популяций *Drosophila melanogaster* (Buri, 1956)

(Buri, 1956), исследовавшим распределение частот аллелей bw и bw^{75} локуса "brown" в 19 последовательных поколениях 100 линий мух численностью 16 особей каждая. Была получена картина, весьма близкая к ожидавшейся (рис. 1.2).

Увеличение гомозиготности популяции в процессе случайного генетического дрейфа указывает на его прямую связь с инбридингом, так как в ограниченной по численности популяции возрастает во времени неслучайная ассоциация гамет. В силу этого отклонение от панмиксии становится все более существенным; одновременно это же означает возрастание степени "кровного" родства членов популяции.

Популяция с инбридингом для удобства анализа может рассматриваться как состоящая из двух частей, одна из которых полностью инбредна, а другая полностью панмиктична. При таком рассмотрении вероятность объединения двух гамет A в условиях свободного скрещивания есть p^2 , тогда как при инбридинге она должна быть больше на некоторую положительную величину ε , т.е. $p^2 + \varepsilon$. Точно так же вероятность объединения гамет a есть $q^2 + \varepsilon$, а вероятность объединения A с a составляет $2pq - 2\varepsilon$.

При генетическом равновесии коэффициент инбридинга (= коэффициенту корреляции между объединяющимися гаметами) $F = \varepsilon/pq$, т.е. $\varepsilon = Fpq$. Доли зигот, таким образом, равны

AA	Aa	aa	
$Q_1 = p^2 + Fpq;$	$Q_2 = 2pq(1-F);$	$Q_3 = q^2 + Fpq$	(10)
при $Q_1 + Q_2 + Q_3 = 1$.			

1.4. МУТАЦИЯ И МИГРАЦИЯ ГЕНОВ

Мутации – это ненаправленные случайные изменения генетического материала, происходящие спонтанно или под влиянием особых физических, химических и биологических факторов. Спонтанный мутационный процесс – главный источник появления новых аллелей, приводящий к увеличению генетического разнообразия популяции.

Поскольку подавляющее большинство вновь возникающих мутаций вредны для организма (Muller, 1950), возникает естественный вопрос: почему в популяциях обнаруживается значительное количество аллелей самых разнообразных генных локусов? Очевидно, такое разнообразие может поддерживаться за счет какой-то доли селективно-нейтральных аллелей. С другой стороны, вновь возникающие аллели, не проявляя вредного эффекта в гетерозиготах, постепенно, шаг за шагом, могут включаться в генофонд вида, словно губка впитывающего их на протяжении всей его длительной эволюции (Четвериков, 1926). В последнем случае мутации – это "сырье" для естественного отбора, который "подгоняет" их к древним аллельным генам "дикого типа", уже прошедшим "шлифовку" эволюцией. Однако здесь рассматривается только динамика нейтральных мутаций как процесс, способный вызвать откло-

Таблица 1.2. Вероятность потери нейтрального мутантного гена
(по: Fisher, 1930)

Покоче- ние, n	Вероятность потери, l_n	Вероятность сохранения, $1 - l_n$	Покоче- ние, n	Вероятность потери, l_n	Вероятность сохранения, $1 - l_n$
1	0,3679	0,6321	31	0,9411	0,0589
2	0,5315	0,4685	63	0,9698	0,0302
3	0,6259	0,3741	127	0,9847	0,0153
4	0,6879	0,3121	...		
5	0,7319	0,2681	...		
6	0,7649	0,2351	...		
7	0,7905	0,2095	∞	1,0000	0,0000
...					

нения генетической структуры популяции от равновесия Харди-Вайнберга (детали см.: Кимура, 1985).

Судьба единичной мутации впервые была проанализирована Р. Фишером (Fisher, 1930), который показал, что при постоянном размере популяции (среднее число потомков на семью $k = 2$) вероятность полной потери мутантного гена в первом же поколении равна приблизительно 0,37. Если этот ген не будет утрачен в первом поколении, то снова подвергнется риску потери во втором поколении и т.д., так что предельная вероятность потери равна 1 (табл. 1.2).

Так как потеря вновь возникающих мутаций – необратимый процесс, подавляющее их большинство не имеет шансов закрепиться в популяции.

Следует, однако, учесть, что мутации постоянно, в каждом поколении, появляются вновь, и вполне вероятно, что так называемые новые мутации неоднократно возникали и раньше. Когда частота аллеля в популяции низка, его мутирование в другой аллель обнаружить практически невозможно. Только по достижении ощутимой частоты приходится считаться с давлением мутационного процесса. Так, если μ – скорость мутирования от аллеля A к аллелю a , а ν – скорость обратного мутирования, то величина изменения частоты гена на поколение

$$\Delta q = \mu p \text{ (прирост)} - \nu q \text{ (убыль)}. \quad (11)$$

Следовательно, увеличение или уменьшение частоты гена за поколение определяется относительной величиной ее прироста или убыли. Например, если в данный момент прирост больше убыли, то q растет. Но так как с ростом q ее убыль νq также увеличивается, то это может продолжаться лишь до точки равновесия, после чего в поколениях уже не будет наблюдаться никаких изменений частоты гена, т.е. в точке равновесия ($\hat{p}, \hat{q}$) $\Delta q = 0$. Следовательно,

$$\Delta q = 0 = \mu(1 - \hat{q}) - \nu\hat{q}, \text{ а } \hat{q} = \mu / (\mu + \nu). \quad (12)$$

Точно так же, решая это уравнение относительно p , получаем $\hat{p} = v / (\mu + v)$.

Это равновесие устойчиво, причем равновесная частота аллеля q не зависит от исходной его концентрации и определяется только соотношением скоростей прямого и обратного мутирования: если в некотором поколении $q > \hat{q}$, то частота гена будет снижаться в последующих поколениях, если же $q < \hat{q}$, то, напротив, она будет возрастать.

Когда величина q отклоняется от $\hat{q}$, Δq за поколение, задаваемое формулой (11), можно выразить через отклонение $(q - \hat{q})$.

Если в соответствии с (12) записать $\mu = (\mu + v)\hat{q}$, то

$$\Delta q = \mu(1 - q) - vq = -(\mu + v)(q - \hat{q}). \quad (13)$$

Таким образом, скорость приближения к равновесию пропорциональна отклонению фактического значения величины q от ее равновесного значения $\hat{q}$.

Обсуждая влияние мутационного процесса на генетическое равновесие в популяции, следует учесть два важных обстоятельства: во-первых, скорость прямых генных мутаций на порядок величины выше, чем скорость обратных мутаций; во-вторых, хотя темп мутирования может быть существенно различен для разных локусов, величина μ чрезвычайно низка – в среднем порядка $10^{-5} - 10^{-6}$ на ген за поколение. Последнее означает, что *при описании генетической структуры популяций любого вида по любому из известных в настоящее время менделирующих генов эффектом вновь возникающих мутаций можно пренебречь в сравнении с такими факторами популяционной динамики, как естественный отбор, случайный дрейф и миграция генов.*

Миграция – важный фактор популяционной динамики, так как каждая популяция в природе существует не сама по себе (за исключением случаев крайней изоляции), а во взаимодействии через обмен генами с другими такими же группировками. Понятно, что если иммигранты отличаются генетически от принимающей их популяции, то они способны вызвать соответствующее изменение частоты гена за поколение:

$$\Delta q = -m(q - q_m) = -mq + mq_m, \quad (14)$$

где m – число иммигрантов, деленное на величину принимающей их популяции со свойственной ей частотой гена (q), а q_m – частота гена у иммигрантов.

Полученное выражение тождественно уравнению (13), отражающему последствия прямого и обратного мутирования; чтобы убедиться в этом, достаточно заменить константу m на mq , v на $mp = m(1 - q)$, а $m + v$ – на m . Точно так же при равной интенсивности притока и оттока генов в популяции устанавливается стационарный процесс.

К вопросу о значении миграции генов мы вернемся позднее, при

рассмотрении эффектов естественного отбора и объединенного действия известных эволюционных факторов на генетическую структуру популяций лососей. Проблемы мутационного процесса рассматриваться не будут.

1.5. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР

Естественный отбор рассматривается в теории популяционной генетики как важнейший фактор эволюции, вызывающий адаптивные изменения в генетической структуре популяций. Эти изменения – результат относительных вкладов разных генотипов из размножающейся части популяции в генофонд следующего поколения за счет их дифференциального воспроизведения или выживаемости.

Если бы популяции обитали в пространстве с неограниченными ареалом и ресурсами, а в любой момент времени t рождаемость a превышала бы смертность b на некоторую постоянную величину r , то численность популяции непрерывно росла бы по экспоненте

$$N_t = N_0 e^{rt}, \quad (15)$$

где параметр $r = a - b$, обозначающий коэффициент прироста численности популяции, носит название *мальтузианского параметра*; он был введен в теорию естественного отбора Р. Фишером (Fisher, 1930). Но так как в природе ресурсы и пространство всегда ограничены, а коэффициент r не остается величиной постоянной, экспоненциальная зависимость может наблюдаться лишь на ограниченных отрезках времени (и пространства), сменяясь в конце концов S-образной логистической кривой

$$N_t = k / (1 + C_0 e^{-rt}), \quad (16)$$

где k – максимальное число особей, способное жить в данной конкретной среде, а константа $C_0 = (k - N_0)/N_0$ – корректирующий фактор – "сопротивление среды" приросту популяции (рис. 1.3).

Приведенные на рисунке кривые динамики численности относятся к моделям популяций с *непрерывным временем*, т.е. с перекрывающимися поколениями, и чаще всего находят применение в экологии. В генетике популяций для количественного описания естественного отбора преимущественно используются модели с *дискретным временем* (неперекрывающиеся поколения) и обычно оперируют с аналогичной величиной – *райтовской приспособленностью* w . Так, если N_t – число взрослых особей в поколении t , k и v – их плодовитость и жизнеспособность и $w = kv$, то прирост численности в некотором поколении

$$\Delta N_t = N_{t+1} - N_t = (w - 1)N_t \text{ и } N = w^t N_0. \quad (17)$$

Следовательно, $w^t = N_t/N_0$, т.е. приспособленность популяции в некоторый момент времени равна отношению ее численностей в последующем и предыдущем поколениях (в стабильной среде и при неизменном значении w).

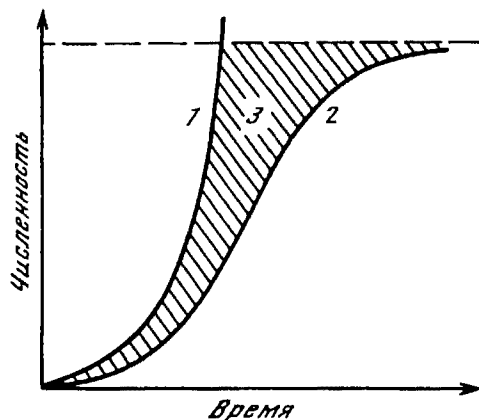


Рис. 1.3. Теоретические кривые роста популяции

1 — экспонента; 2 — логистическая кривая; 3 — "сопротивление" среды

Таким образом, параметр w также имеет важный биологический смысл: при $w > 1$ размер популяции возрастает, при $w < 1$ — уменьшается и при $w = 1$ — остается неизменным.

В теории естественного отбора, развитой благодаря трудам Р. Фишера, С. Райта и Дж.

Холдейна, приспособленность генотипов чаще всего принимается постоянной в течение всего цикла отбора, и важны не столько абсолютные, сколько относительные ее значения. Речь идет лишь об изменении соотношения генотипов, что весьма удобно при изучении динамики частот генов. В этом смысле символ w_i обозначает относительную приспособленность i -го генотипа, т.е. величину, отражающую его репродуктивный вклад в генофонд следующего поколения через дифференциальную плодовитость или рождаемость в сравнении с другими генотипами при стабильной численности популяции.

Если с таких позиций рассмотреть последствия отбора генотипов в однолокусной двухаллельной популяции, то частоты генов после одного цикла отбора изменятся так, как это показано на табл. 1.3.

Ясно, что в условиях отбора лишь некоторые генотипы могут иметь относительную приспособленность, равную единице, и, следовательно, средняя приспособленность сегрегирующей популяции всегда меньше единицы (т.е. меньше приспособленности "оптимального" генотипа):

$$\bar{w} = fw_i = p^2w_1 + 2pqw_2 + q^2w_3. \quad (18)$$

Дальнейшая судьба популяции, т.е. ее эволюция в направлении утраты ($p = 0, q = 1$) или фиксации ($p = 1, q = 0$) аллеля A , или же переход к стационарному состоянию, когда оба аллеля сохраняются, зависит от относительных значений w_i генотипов. Если $w_1 > w_2 \geq w_3$ или, напротив, $w_3 > w_2 \geq w_1$, то популяция неизбежно придет к тривиальным равновесным (стационарным) состояниям ($p = 1, q = 0$ или $q = 1, p = 0$) вследствие так называемого *направленного отбора*. Нетривиальная равновесная точка ($0 < p < 1$) достигается, если $w_1 < w_2 > w_3$ или $w_1 > w_2 < w_3$, т.е. когда приспособленность гетерозиготы больше или меньше приспособленностей гомозигот. В обоих случаях, несмотря на продолжающееся давление отбора, в популяции никаких генетических изменений не происходит. Однако только в первом случае ("*сверхдоминирование*") будет иметь место стабильное соотношение генотипов

Таблица 1.3. Изменение частот генов в популяции после одного поколения отбора

Генотип	Частота до отбора	Относительная приспособленность	Частота после отбора	Новые частоты генов	Частота генотипов до отбора
A_1A_1	p^2	w_1	p^2w_1	$p' = \frac{p^2w_1 + pqw_2}{\bar{w}}$	p^2
A_1A_2	$2pq$	w_2	$2pqw_2$		$2p'q'$
A_2A_2	q^2	w_3	q^2w_3	$q' = \frac{pqw_2 + q^2w_3}{\bar{w}}$	q^2
Сумма	1		$\bar{w}$		1

Примечание. $w_2 = 1$, $w_1 = 1 - s_1$, $w_3 = 1 - s_2$, где s – коэффициент отбора.

при равновесной частоте

$$\hat{p} = \frac{w_3 - w_2}{(w_1 - w_2) + (w_3 - w_2)}. \quad (19)$$

Этот тип отбора носит название *стабилизирующего*, или *балансирующего*.

Когда же гетерозигота менее приспособлена, нежели обе гомозиготы, то равновесное состояние популяции оказывается неустойчивым и ген с большей частотой "смещается" в направлении к фиксации, тогда как ген с меньшей частотой – к утрате. Этот тип отбора носит название *дизруптивного*, или *разнообразящего*. На рис. 1.4 показано, как изменяется средняя приспособленность популяции в этих случаях.

Скорость приближения популяции к точке равновесия зависит от интенсивности отбора ($s = 1 - w$) и определяется величиной изменения частоты гена за поколение (Δp) на основе выражений для p' и q' (см. табл. 1.3).

$$\Delta p = p' - p = \frac{pq}{\bar{w}} [p(w_1 - w_2) + q(w_2 - w_3)]. \quad (20)$$

В качестве числового примера можно рассмотреть популяцию $0,25AA : 0,50Aa : 0,25aa$, движущуюся к равновесным частотам $\hat{p} = 0,60$, $\hat{q} = 0,40$ под давлением отбора в следующих четырех ситуациях:

(1, 3, 0) (3, 7, 1) (8, 10, 7) (101, 103, 100).

Понятно, что эти типы отбора сильно отличаются друг от друга. Если в первом случае генотип aa летален, а репродуктивный вклад гетерозиготы Aa резко превышает таковой гомозиготы AA , то четвертый тип отбора свидетельствует лишь о весьма незначительных различиях в приспособленности генотипов. Вторая и третья модели занимают промежуточное положение между двумя крайними. Характер изменений частоты гена в этих четырех ситуациях показан в табл. 1.4.

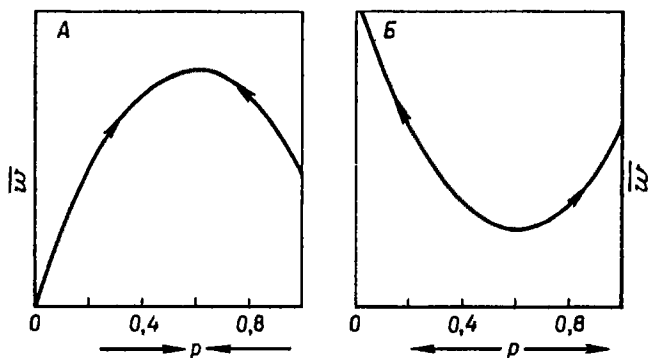


Рис. 1.4. Средняя приспособленность популяции как функция генных частот (Li, 1967)

А: $w_1 = 2, w_2 = 4, w_3 = 1, \bar{w} = 2p^2 + 8pq + q^2$. Точка 0,6 на параболe соответствует максимуму приспособленности – стабильное равновесие, тривиальные равновесные точки ($p = 1, 0$) нестабильны;

Б: $w_1 = 3, w_2 = 1, w_3 = 4, \bar{w} = 3p^2 + 2pq + 4q^2$. Точка 0,6 соответствует минимуму приспособленности. Нестабильное равновесие, так как под давлением дизруптивного отбора популяция движется в направлении генных частот $p = 0, 1$; эти тривиальные равновесные состояния устойчивы

Видно, что в первом случае скорость приближения популяции к равновесной точке очень велика, в последнем случае – ничтожно мала. Когда $p = 1$ или 0 , то $\Delta p = p' - p = 0$ [см. формулу (20)] и популяция пребывает в тривиальных условиях равновесия. Фактор pq в равенстве (20) показывает также, что скорость приближения к точке равновесия достаточно велика при промежуточных значениях частот и становится тем меньше, чем меньше величины p и q .

Обратимся еще раз к рис. 1.4, чтобы убедиться, что средняя приспособленность популяции $\bar{w}$ под давлением отбора всегда возрастает вплоть до ее максимального значения в состоянии равновесия. Это правило, известное как "*фундаментальная теорема естественного отбора*", было сформулировано Р. Фишером в 1930 г. и первоначально звучало так: "Скорость возрастания приспособленности некоторого организма в некоторое время равна генотипической variance его приспособленности в это же время". В 1941 г. была сделана новая редакция: "Скорость увеличения средней приспособленности популяции равна генетической variance (ее аддитивной компоненте. – Ю.А.) приспособленности этой популяции".

Р. Фишер обосновал это положение для моделей с непрерывным временем и логарифмической приспособленностью. Ч. Ли (Li, 1967) распространил его на модели популяций с неперекрывающимися поколениями.

Фундаментальная теорема естественного отбора Р. Фишера имеет ряд ограничений (Левинс, 1968; Ратнер, 1977; Животовский, 1981). В популяциях с инбридингом, при частотно-зависимом отборе¹, за счет му-

¹ Частотно-зависимый отбор – одна из форм балансирующего отбора (см.: Ли, 1978), когда приспособленность генотипа увеличивается с уменьшением его частоты в популяции, и наоборот.

Таблица 1.4. Частота гена после одного поколения отбора в зависимости от коэффициентов приспособленности генотипов (из: Ли, 1978)

Тип отбора	Величины коэффициентов приспособленности			Исходная частота гена, p	Частота гена после отбора, p'	Величина изменения $\Delta p = p' - p$
	w_1	w_2	w_3			
I	1	3	0	0,5000	0,57143	0,07143
II	3	7	1	0,5000	0,55556	0,05556
III	8	10	7	0,5000	0,51429	0,01429
IV	101	103	100	0,5000	0,50123	0,00123

таций и рекомбинаций генов приспособленность популяции может снижаться и, стало быть, отбор способен привести популяцию к вымиранию.

Однако теорема Фишера справедлива при неизменных значениях приспособленностей генотипов (Животовский, 1984). Очевидно, нативные популяции, существующие сегодня, уже достигли максимума адаптации на прошлых, недоступных нашему изучению этапах эволюции и с тех пор поддерживают динамическое равновесие с окружающей средой. Совокупность таких адаптаций к той конкретной среде, с которой популяции сталкивались в прошлом, оказывается "записанной" в их наблюдаемой ныне генотипической структуре. Это запас их генетической пластичности в условиях изменяющейся среды.

Рассмотренная выше адаптивная эволюция генетической структуры однолокусной двухаллельной популяции представляет собой заведомое упрощение. Каждая природная популяция бисексуальных видов эволюирует одновременно по множеству локусов, среди которых могут быть и полиаллельные генетические системы. Соответствующие генотипы могут взаимодействовать самым различным образом, гены могут быть сцепленными¹ или же их комбинации оказываются случайными под действием отбора. Все это создает целый ряд дополнительных трудностей, и нельзя не согласиться с мнением, что для полного количественного описания генетических процессов в популяциях под давлением отбора практически нет адекватного математического аппарата. Тем не менее имеющиеся модели уже сегодня оказываются исключительно полезными, позволяя определенным образом планировать исследования и давать количественную оценку получаемым результатам. За всей этой информацией мы отсылаем читателя к ряду источников, где соответствующие проблемы и задачи разобраны с достаточной полнотой (например: Wright, 1969, 1977, 1978; Ли, 1978; Левонтин, 1978а; Животовский, 1984; Кимура, 1985).

Генетический груз популяций. Постоянное давление мутаций и миграции генов, а также выщепление биологически менее приспособлен-

¹ В случае тесного сцепления ситуация может быть сведена к однолокусной, и такой комплекс совместно наследующихся генов рассматривается как *суперген*.

ных генотипов по сбалансированным полиморфным локусам создает проблему так называемого *генетического груза*, имеющую первостепенное научное и практическое значение.

Понятие генетического груза введено Меллером в начале 50-х годов (Muller, 1950), однако первые работы, открывшие насыщенность природных популяций неприспособленными мутантными фенотипами, выщепляющимися в каждом поколении из внешне нормальных особей, были сделаны еще в 20–30-х годах (Четвериков, 1926; Timofeeff-Ressovsky Н., Timofeeff-Ressovsky N., 1927; Дубинин и др., 1934; Дубинин и др., 1937; см. также: Dobzhansky, 1970).

В работе "Наш груз мутаций" Меллер (Muller, 1950) показал, что слабо вредящие мутантные гены способны нанести популяции больший ущерб, чем мутантные гены с сильным негативным эффектом. Кроме того, он предположил, что каждый из нас является носителем по крайней мере восьми вредных генов, скрытых в гетерозиготном состоянии.

Мортон, Кроу и Меллер (Morton et al., 1966) определили объем генетического груза у человека через исследование инбредной депрессии. Ими был намечен подход к оценке относительного вклада в общий объем наследственной отягощенности процессов мутации (*мутационный груз*) и расщепления (*сегрегационный груз*) генов; в последнем случае имеются в виду локусы, полиморфизм в которых поддерживается за счет отборного преимущества гетерозигот.

Хотя в проблеме генетического груза много нерешенных вопросов (см.: Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971; Кимура, 1985), сама концепция представляет принципиальный интерес для количественной оценки интенсивности отбора и как параметр, связанный с приспособленностью популяции. С этой точки зрения заслуживает внимания следующее определение, данное Дж. Кроу (Crow, 1958): генетический груз популяции соответствует той доле, на которую приспособленность популяции оказывается меньше приспособленности оптимального генотипа.

В этом случае для модели с дискретным временем генетический груз

$$L = (w_{\max} - \bar{w}) / w_{\max} \quad (21)$$

где $w_{\max}$ – приспособленность лучшего (оптимального) генотипа, а $\bar{w}$ – средняя приспособленность популяции.

Очевидно, этот подход можно легко реализовать при расчете сегрегационного груза, возникающего при сверхдоминировании.

Запишем символически однолокусную двухаллельную популяцию с соответствующими константными и положительными коэффициентами отбора:

Генотип	AA	AB	BB
Приспособленность	$w_1(1 - s_1)$	w_2	$w_3(1 - s_2)$
Частота	p^2	$2pq$	q^2

При случайном скрещивании равновесие достигается, когда $s_1p = s_2q$, и, следовательно, равновесные частоты

$$\hat{p} = s_2 / (s_1 + s_2); \quad \hat{q} = s_1 / (s_1 + s_2).$$

Общая величина груза соответствует снижению приспособленности популяции за счет селективной элиминации обоих типов гомозигот, т.е. $s_1\hat{p}^2 + s_2\hat{q}^2$ и, следовательно,

$$L_{OD} = s_1 \frac{s_2^2}{(s_1 + s_2)^2} + s_2 \frac{s_1^2}{(s_1 + s_2)^2} = \frac{s_1 s_2}{s_1 + s_2}. \quad (22)$$

Общий груз популяции, сегрегирующей по n локусов,

$$L_T = 1 - e^{-\sum l_i}$$

где l_i — величина груза в i -м локусе.

В подходах к оценке величины сегрегационного (сбалансированного) груза важное значение приобретает вопрос о числе локусов, полиморфизм которых может поддерживаться в популяции на основе сверхдоминирования. Совершенно очевидно, что максимальный генетический груз однолокусная двухаллельная популяция будет нести тогда, когда обе гомозиготы летальны; в этом случае в каждом поколении гибнет 50% потомков.

Если гомозиготы не летальны, то груз, естественно, уменьшается, однако и в этом случае существуют ограничения на число сверхдоминантных генов в зависимости от коэффициентов отбора и численности популяции.

Чтобы поддерживать свою численность стабильной, популяция должна иметь избыточную плодовитость для компенсации груза. Кимура и Ота (Kimura, Ohta, 1971) рассчитали в зависимости от величины популяции N и числа сверхдоминантных локусов n , во сколько раз ($e^{\bar{L}}$) плодовитость наиболее приспособленного гетерозиготного генотипа должна быть больше популяционной средней:

$$\bar{L} = \sqrt{\sum_{i=1}^n \left(\frac{s_1 \cdot s_2}{s_1 + s_2} \right)^2} \times 2 \log_e(0,4N). \quad (23)$$

Если $s_1 = s_2 = 0,01$, $N = 1000$ и $N = 25000$, то $\bar{L} = \sqrt{0,46} = 0,68$, а $e^{\bar{L}} = 1,97$. Эта величина вполне реалистична и соответствует большинству природных ситуаций (например, для млекопитающих). Однако при $s_1 = s_2 = 0,1$ и неизменных остальных условиях сегрегационный груз уже исключительно велик ($\bar{L} = \sqrt{46} = 6,8$), так как максимально приспособленная особь должна продуцировать в $e^{6,8} = 898$ раз больше потомков в сравнении с популяционной средней. Ясно, что такого размаха плодовитости нет в популяциях большинства видов. К этой

проблеме мы вернемся в гл. 4 и 5, когда будем рассматривать наши данные о роли отбора в поддержании биохимического полиморфизма в популяциях лососей.

Сегрегационный груз – это та постоянная "цена" в виде появляющихся в каждом поколении менее приспособленных генотипов, которую популяция вынуждена платить за свое стабильное существование в точке максимума приспособленности.

При направленном отборе он обычно рассматривается как важнейший фактор адаптивной эволюции, связанной с замещением "менее приспособленных" аллелей – общий объем генетического груза еще более возрастает за счет так называемого *груза замещения* ("substitutional load" – термин М. Кимуры). Проблема была впервые поставлена и математически исследована Дж. Холдейном (Haldane, 1957, 1960). Его логика в решении этой задачи близка той, что лежит в основе расчета числа сверхдоминантных локусов в равновесной популяции. Согласно расчетам Холдейна, число смертей, сопутствующих изменению вектора отбора, не связано с его интенсивностью, а определяется исключительно исходной частотой p неблагоприятного аллеля. Тем не менее число поколений, на которое распределяется элиминация, зависит от интенсивности отбора.

Если эффекты генов аддитивны, то субституционный груз в одном поколении для единичного локуса $L_{Si} = -2\log p_0$.

При $p = 0,5$ связь между интенсивностью отбора и числом поколений, необходимых для замещения аллеля, приблизительно описывается равенством $s = 30/n$, где 30 – "цена" единичного генного замещения. Эта величина показывает, во сколько раз в процессе отбора общее число смертей во всех поколениях превышает число особей в данном конкретном поколении. Если положить $s = 0,1$, что соответствует 10%-ной селективной смертности на поколение, то $n = 300$, т.е. в процессе адаптивной эволюции для замещения одного аллельного гена необходимо около 300 поколений. Таким образом, скорость эволюции, по Холдейну, должна быть очень небольшой, а число одновременно эволюирующих генов достаточно мало для того, чтобы при условиях, оговоренных выше, не произошло резкого снижения приспособленности, угрожающего жизни популяции. Дж. Холдейн предполагал, что для возникновения нового вида достаточно аллельных замещений в 1000 локусах, на что потребуется не менее 300 тыс. поколений; число одновременно эволюирующих генов не должно превышать 12 (см. также: Kimura, 1960a, b).

Скорость видообразования, согласно этой модели, в общем согласуется с палеонтологическими данными о темпах эволюции, по крайней мере, у млекопитающих. Однако известно много примеров чрезвычайно быстрого видообразования, что находится в противоречии с расчетами Дж. Холдейна (Майр, 1968, 1974; Dobzhansky et al., 1977; Алтухов, 1989a; см. также: Coyne, 1992; Fontdevila, 1992; Hurst, 1992; Orr, 1995; Gavrillets, Hustings, 1996; Slatkin, 1996).

Выше мы рассмотрели модели генетической динамики популяции

под давлением известных микроэволюционных факторов, действующих порознь друг от друга. В реальных условиях, однако, эти факторы, например дрейф и миграция генов, действуют одновременно, т.е. природные популяции, как правило, не являются однородными по своей внутренней структуре, а представляют собой исторически сложившиеся совокупности полуизолированных субпопуляций. Субпопуляции постоянно обмениваются друг с другом генетическим материалом, подвержены случайному дрейфу генов, равно как и давлению различных форм отбора.

Для описания этих более реалистичных ситуаций в популяционной генетике создано несколько оригинальных моделей; важная заслуга в разработке этой области принадлежит Сьюэллу Райту (Wright, 1931, 1938, 1943a, b, 1951; и др.), Масатоши Неи (Nei, 1975, 1987) и ряду других авторов (Kimura, 1953; Kimura, Weiss, 1964; Malecot, 1955, 1967; Bodmer, Cavalli-Sforza, 1968; Maruyama, 1970, 1971, 1972; Nagylaki, 1985; Rannala, Hartigan, 1995).

Подразделенность популяции на субпопуляции ограниченного размера приводит к важным последствиям в смысле влияния на особенности генетического процесса в такой совокупности. Обратимся к рассмотрению этого фактора.

1.6. ВЛИЯНИЕ ПОДРАЗДЕЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ НА ЕЕ ГЕНЕТИЧЕСКУЮ СТРУКТУРУ

Подразделенность и инбридинг. Эффект Валунда. Валунд (Wahlund, 1928, цит. по: Li, 1955) впервые показал, что если большая популяция подразделена на K панмиктических групп, то в такой совокупности наблюдается эффект, подобный последствиям инбридинга в неподразделенной популяции: доля гомозигот возрастает на величину межпопуляционной дисперсии частот генов за счет уменьшения доли гетерозигот.

Действительно, если мы обозначим через q_i частоту гена в i -й группе ($p_i + q_i = 1$), а через q – частоту этого же гена в подразделенной популяции, то характерные для нее средняя частота гена и ее дисперсия будут

$$\bar{q} = \sum q_i / K, \quad V_q = \sum (q_i - \bar{q})^2 / K = \left(\sum q_i^2 / K \right) - \bar{q}^2. \quad (28)$$

Соответственно частоты зигот (генотипов) равны

$$\begin{aligned} AA: \sum p_i^2 / K &= p^2 + V_q, \\ Aa: \sum p_i q_i / K &= 2pq - 2V_q, \\ aa: \sum q_i^2 / K &= q^2 + V_q. \end{aligned} \quad (29)$$

Сопоставляя частоты генотипов в выражении (29) с их частотами в популяции, характеризующейся коэффициентом инбридинга (10), полу-

чим соотношение

$$V_q = F_q(1 - q) \text{ или } F = V_q / \bar{q}(1 - \bar{q}). \quad (30)$$

Поскольку величина F характеризует подразделенную популяцию в целом, то соответствующие частоты генотипов в ней равны частотам, которые были бы свойственны *отдельной* инбредной популяции. Иными словами, "подразделенность популяции на отдельные скрещивающиеся группы формально эквивалентна наличию инбридинга во всей популяции" (Ли, 1978, с. 467).

Степень такой дифференциации прямо связана с размахом меж-популяционных различий генных частот – чем сильнее генетически различаются субпопуляции, тем больше значение дисперсии V_q .

Принципиальный вклад в описание локальной дифференциации частот генов в подразделенной популяции в терминах F -статистики был внесен С. Райтом (Wright, 1943а, б, 1951), который обосновал несколько F -коэффициентов как показателей меры генетической дифференциации:

1) F_{IT} – коэффициент инбридинга особи относительно целой (T) популяции;

2) F_{IS} – коэффициент инбридинга особи относительно субпопуляции (S), к которой она принадлежит;

3) F_{ST} – коэффициент инбридинга субпопуляции относительно всей подразделенной популяции.

Соотношение между этими величинами задается равенством

$$F_{IT} = F_{ST} + (1 - F_{ST})F_{IS}. \quad (31)$$

Все эти индексы отражают отклонения от панмиксии вследствие корреляции объединяющихся гамет и, в конечном счете, определяются соотношением гомозиготных и гетерозиготных генотипов. Эквивалентом F_{ST} -статистики Райта является G_{ST} -статистика М. Неи (Nei, 1975), связывающая общее (H_T) и внутривидовое (H_S) генное разнообразие следующей формулой:

$$G_{ST} = (H_T - \bar{H}_S) / H_T. \quad (32)$$

Здесь

$$H_T = 1 - \sum \bar{p}_i^2,$$

$$\bar{H}_S = 1 / n \sum H_S,$$

$$H_S = 1 - \sum p_{is}^2,$$

где p_{is} – частота i -го аллеля в субпопуляции S , $\bar{p}_i$ – средняя частота аллеля во всей подразделенной популяции, состоящей из n субпопуляций. Таким образом, $\bar{H}_S$ есть средняя гетерозиготность субпопуляций, а H_T – гетерозиготность всей подразделенной популяции как если бы она представляла единое панмиктическое сообщество.

F_{ST} -статистика С. Райта, будучи мерой генетической подразделенности популяции и одновременно мерой инбридинга особей в субпопуляции, несет важный биологический смысл; в стационарных условиях она отражает баланс процессов дифференциации и интеграции популяционных генофондов.

Коэффициент F_{ST} , описываемый выражением (30), был предложен С. Райтом еще в 1943 г. и с тех пор неоднократно использовался при анализе распределений частот генов в природных подразделенных популяциях (Cavalli-Sforza et al., 1964; Nei, Imaizumi, 1966a, b; Рычков, 1969; Алтухов, 1974; Алтухов и др., 1975a, б). Он представляет большой интерес, так как позволяет вычлениить некоторые важные влияния популяционной подразделенности на генетическую структуру. Для этой цели С. Райт предложил две оригинальные модели популяций: "островная модель" и "изоляция расстоянием".

Островная модель. Известны два варианта островной модели популяции: 1) подразделенность вида на множество свободно скрещивающихся внутри себя субпопуляций генетически эффективного объема N , каждая из которых с равной вероятностью и с одинаковой интенсивностью m обменивается генами с любой другой; 2) большая панмиктическая популяция ("материк"), окруженная множеством изолированных, генетически дифференцированных малых колоний ("острова"), каждая из которых получает гены с "материка" с интенсивностью m на поколение. Эффектами обратной миграции можно пренебречь.

Мерой случайной дифференциации субпопуляций в такой системе служит межгрупповая вариация генных частот

$$V_q = \frac{\bar{q}(1-\bar{q})}{4N_e m + 1} \quad (33)$$

и, следовательно, условие равновесия между дрейфом и миграцией генов в терминах F_{ST} -статистики может быть записано как

$$F_{ST} = 1/(4N_e m + 1). \quad (34)$$

Более строгое решение относительно V_q задается формулой (Wright, 1943a)

$$V_q = \frac{\bar{q}(1-\bar{q})}{2N_e - (2N_e - 1)(1-m)^2}. \quad (35)$$

При малых значениях m ($m \ll 1$) различие между (33) и (34) несущественно.

Таким образом, условием локальной дифференциации генных частот служит параметр $N_e m$. Иными словами, решающее значение имеет не коэффициент миграции и не величина популяции сами по себе, а их произведение, равное числу особей, принимаемых популяцией за поколение, и служащее мерой абсолютной интенсивности генных миграций.

Как следствие взаимодействия дрейфа и миграции мы имеем вероятностное распределение частот генов. В любой момент времени T оно представляет функцию от $\Delta q = -m(q - q_T)$ как меры систематического давления миграции и $V_{\delta q} = [q(1 - q)]/2N_e$ – выборочной вариации частоты гена в одном поколении за счет изоляции, т.е. случайного дрейфа (Wright, 1938):

$$\Phi(q) = (C/V_{\delta q}) \exp[2 \int (\Delta q/V_{\delta q}) dq].$$

Общая формула стационарного распределения частот генов в островной модели представляет β -функцию плотности вероятности следующего вида:

$$\Phi(q) = \frac{C}{q(1-q)} e^{4N \int \frac{\Delta q}{q(1-q)} dq}, \quad (37)$$

где C – нормирующий множитель, подбираемый так, чтобы

$$\int_0^1 \Phi(q) dq = 1$$

$$C = \frac{\Gamma(4Nm)}{\Gamma(4Nm q) \Gamma[4Nm(1-q)]}.$$

В зависимости от того, каким сочетанием случайных и систематических факторов задается распределение (37), оно принимает вид:

а) при уравнивании случайного дрейфа генов их миграцией

$$\Phi(q) = q^{4Nm\bar{q}-1} (1-\bar{q})^{4Nm(1-\bar{q})-1}, \quad (38)$$

где p и q – частоты аллелей в субпопуляциях; $\bar{p}$ и $\bar{q}$ – средние частоты аллелей для подразделений популяции как целого; N – эффективная численность популяции; m – коэффициент миграции;

б) при объединенном эффекте воздействия изоляции, миграции и отбора

$$\Phi(q) = C\bar{w}^{2N} q^{4Nm\bar{q}-1} (1-q)^{4Nm(1-\bar{q})-1}, \quad (39)$$

где все обозначения те же, что и в предыдущем выражении, а $\bar{w}$ – средняя внутрилукусная приспособленность популяции, определяемая через суммирование приспособленностей генотипов с учетом их частот (см. формулу (18)).

Соотношения между давлениями случайных и систематических факторов эволюции на генетическую структуру популяций могут быть весьма различны, в связи с чем соответствующие стационарные распределения генных частот принимают различную форму (рис. 1.5).

Стационарные распределения могут описывать: 1) распределения частот аллелей многих локусов в одной и той же популяции в случае нейтральности или при примерно одинаковом давлении отбора на каж-

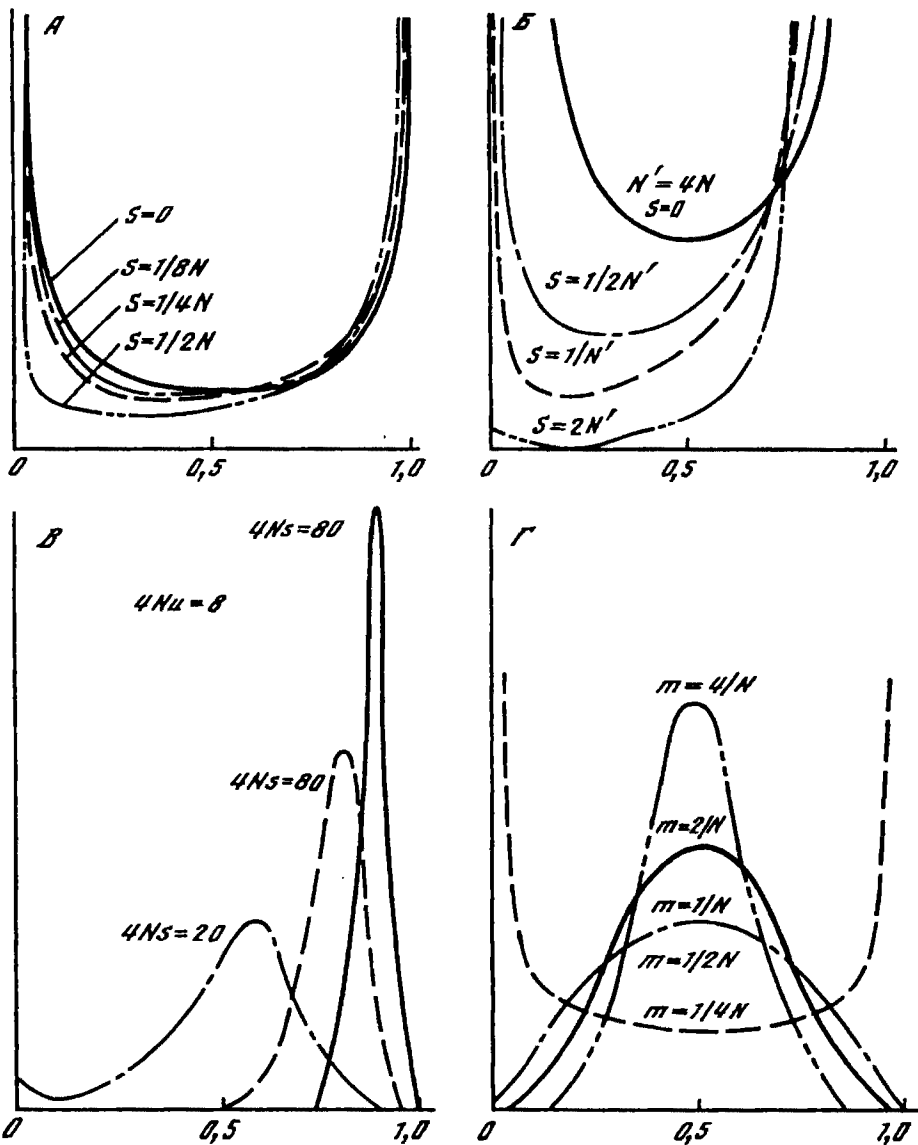


Рис. 1.5. Равновесные (стационарные) распределения генных частот при различных соотношениях между величиной популяций и давлением миграций, мутаций и отбора (Wright, 1931)

По оси абсцисс – частота гена, по оси ординат число субпопуляций. А – распределение для малых, полностью изолированных популяций под давлением отбора; Б – распределение при тех же самых коэффициентах отбора, как и на рис. А, но величина популяций вчетверо больше ($N' = 4N$); В – равновесное распределение частот мутантных аллелей при $u = 2/N$, s , как и в случае А, $N' = 40N$; Г – взаимодействие между дрейфом и миграцией гена при его средней частоте 0,5. U-образное распределение, отражающее фиксацию аллелей во многих популяциях, наблюдается лишь при $m = 1/4N$, т.е. когда за четыре поколения популяции принимают или отдают не более одного мигранта

дый локус; 2) распределения генных частот какого-либо локуса в последовательных поколениях одной и той же стационарной популяции; 3) распределение частот аллелей одного (или нескольких) локусов в совокупности полностью или частично изолированных популяций. При условии селективной нейтральности генов все три типа распределений математически эквивалентны.

В островной модели величина коэффициента миграции генов не зависит от степени удаленности популяций. Райт (Wright, 1943a) и Малеко (Malecot, 1955; 1967) математически исследовали также популяцию, в которой интенсивность обмена между субпопуляциями зависит от расстояния. Эта модель носит название "**изоляция расстоянием**" (isolation by distance) и предполагает популяцию, непрерывно распределенную на большой территории, существенно превышающей радиус индивидуальной активности особи в репродуктивный период. Особенности локальной дифференциации в такой системе зависят от эффективной репродуктивной величины или "соседства" (the neighbourhood), откуда случайно происходят родители, а также от размерности ареала. В частности, на одномерном ареале, если его протяженность достаточно велика, локальная дифференциация рано или поздно возникает независимо от величины соседства (N_N). Однако на плоскости (двумерный ареал) возможность такой дифференциации много меньше.

Согласно С. Райту (Wright, 1951), размер соседства приблизительно соответствует числу генетически эффективных особей внутри круга, радиус которого равен удвоенному стандартному отклонению σ протяженности миграции в одном направлении в данном поколении (или — что то же — дистанции между местами рождения родителей и потомков).

Дифференциация очень велика, когда $N_N = 20$, намного меньше, но все же достаточно выражена при $N_N = 200$ и почти соответствует панмиксии, когда $N_N \approx 2000$.

М. Кимура (Kimura, 1953; см. также: Kimura, Weiss, 1964) предложил другую модель популяционной структуры. Она носит название "лестничная модель" ("the stepping stone model") и представляет ситуацию, промежуточную между райтовской островной моделью и моделями непрерывно распределенных популяций Райта и Малеко.

Лестничная структура миграции генов. В этой модели, как и в островной, рассматривается совокупность колоний, однако обмен особями происходит только между соседними колониями и, таким образом, непосредственно зависит от удаленности колоний друг от друга.

При равновесии межпопуляционная варiances генных частот

$$V_q = \frac{\bar{p}(1-\bar{p})}{2N_e(2N_e-1)\left\{1-2R_1R_2/(R_1+R_2)\right\}}, \quad (40)$$

где $R_1 = [(1+\alpha)^2 - (2\beta)^2]^{1/2}$; $R_2 = [(1-\alpha)^2 - (2\beta)^2]^{1/2}$, в которых $\alpha = (1 - m_1)(1 - m_\infty)$ и $\beta = m_1(1 - m_\infty)/2$; в этих уравнениях m_1 — интенсивность локальных миграций между смежными колониями (short range migration), а m_∞ — давление миграции генов извне на всю совокупность колоний

(long range migration – соответствует коэффициенту m островной модели С. Райта). Когда $m_1 = 0$, $\alpha = 1 - m_\infty$, $\beta = 0$, и выражение (40) сводится к формуле С. Райта (33). Островная модель Райта, таким образом, представляет собой частный случай лестничной модели в отсутствие обмена генами между соседними колониями.

В случаях, когда m_1 много больше m_∞ , формула (40) сводится к

$$V_p = \frac{\bar{p}(1 - \bar{p})}{1 + 4N_e\sigma\sqrt{2m_1m_\infty}} \quad (41)$$

в предположении, что $m_\infty \ll m \ll 1$.

Стандартизованная генетическая дисперсия в этом случае

$$F_{ST} = \frac{V_p}{\bar{p}(1 - \bar{p})} = \frac{1}{1 + 4N_e\sigma\sqrt{2m_\infty}}, \quad (42)$$

где $\sigma = \sqrt{m_1}$, поскольку $m_1 = \sqrt{m}$ – дисперсия миграции на расстоянии, большем, чем один "шаг".

Согласно формуле, полученной Кимурой и Вайссом (Kimura, Weiss, 1964), в стационарном состоянии в отсутствие отбора дисперсия частот генов может быть также найдена из выражения

$$V_p = \frac{\bar{p}(1 - \bar{p})}{1 + 4N_e m [1 - r(1)]}, \quad (43)$$

где $r(1)$ – корреляция генных частот между смежными субпопуляциями.

В лестничной модели, как и при изоляции расстоянием, тенденция к локальной дифференциации сильно зависит от размерности ареала. В одномерной модели коэффициент корреляции генных частот между колониями, согласно Кимуре и Вайссу (Kimura, Weiss, 1964), убывает с расстоянием по экспоненте и описывается формулой

$$r(d) = e^{-\left(\sqrt{\frac{m_\infty}{m_1}}\right)d},$$

где d – расстояние между субпопуляциями (в "шагах").

Математический аппарат усложняется в случае анализа двумерной или трехмерной моделей, когда каждая колония обменивается генами с четырьмя или шестью соседними колониями (Kimura, Ohta, 1971). Для наших целей достаточно подчеркнуть, что локальная дифференциация генных частот при прочих равных условиях максимальна в случае одномерности, быстро уменьшаясь при увеличении числа размерностей. Эта зависимость наглядно выявляется при исследовании генетической корреляции $r(d)$ между колониями в зависимости от расстояния между ними. При увеличении расстояния корреляция быстро падает, что особенно выражено в случае с трехмерной моделью (рис. 1.6). В соответствии с расчетами Кимуры и Маруямы (Kimura, Maruyama, 1971), в двумерной лестничной модели локальная дифференциация ярко выражена

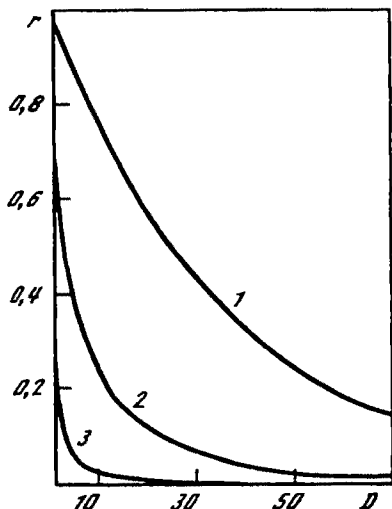


Рис. 1.6. Уменьшение корреляции $r(D)$ между частотами генов в колониях с увеличением расстояния (D) между ними (Kimura, Weiss, 1964)

$m = 0,1$; $m_{\infty} = 4 \times 10^{-5}$; 1, 2, 3 — одно, два и три измерения соответственно

при $Nm < 1$, а при $Nm > 4$ популяция ведет себя уже как панмиктическая единица.

Для одномерного случая условие локальной дифференциации $Nm < k/\pi^2$, где k — число субпопуляций (Maruyama, 1970). Таким образом, кроме размерности ареала, в популяциях с лестничной структурой локальная генетическая дифференциация зависит как от интенсивностей "ближней" и "дальней" миграции (параметр m_{∞} может объединять все возможные стабилизирующие факторы: мутационный процесс, миграцию из константного внешнего генного пула, отбор), так и от величины колоний и их числа.

Из предпринятого рассмотрения моделей подразделенных популяций следует вывод, что их генетические свойства, более адекватно отражая природные ситуации, много богаче в сравнении с простейшей моделью бесструктурной панмиктической популяции.

Суть теории стационарных распределений еще раз подчеркивает тот важный факт, что хотя отдельные факторы и способны вызывать направленные генетические изменения, взаимодействие этих факторов друг с другом (например, прямые и обратные миграции, дрейф и миграция генов и т.п.) в конечном счете приводит к реципрокному балансу, порождая стационарный тип динамики генных частот. Такая устойчивость может быть особенно велика при одновременном действии на популяцию всех известных факторов эволюции. Еще одна важная особенность подразделенности, также исследованная теоретически, способность подразделенных популяций поддерживать значительно большее генетическое разнообразие в сравнении с панмиктическими популяциями сопоставимого размера (Wright, 1951; Kimura, 1968; Maruyama, 1971; см. также Nagylaki, 1989). Считается, что именно такое разнообразие и позволяет подразделенной популяции более эффективно реагировать на изменения среды и вслед за ними изменять свою генотипическую структуру — тезис, играющий решающую роль в эволюционной концепции

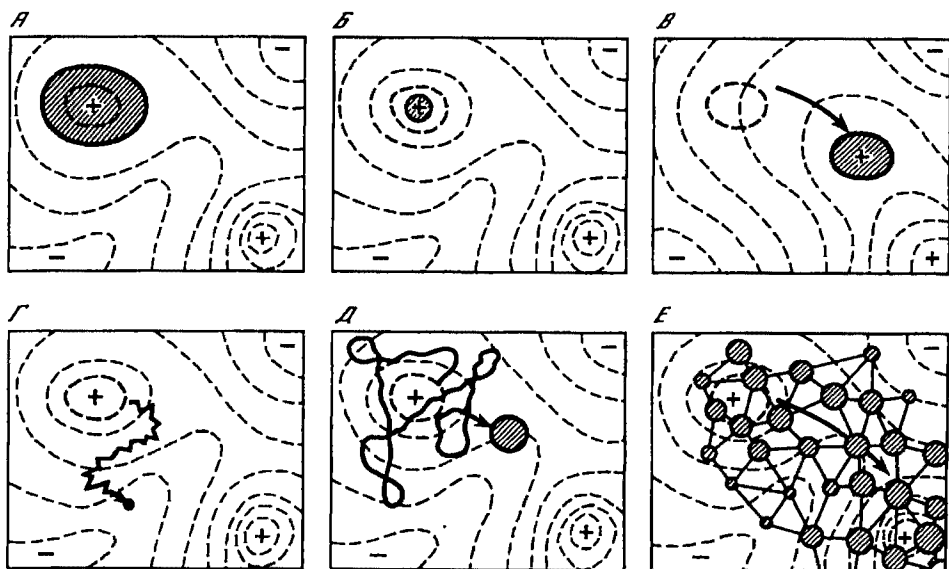


Рис. 1.7. Двумерные контурные карты С. Райта с адаптивными "пиками и инадаптивными "впадинами" в поле генных комбинаций, занимаемом популяциями различных типов (Wright, 1932)

Изолинии соответствуют различным уровням адаптации: жирная пунктирная линия – "стартовое" положение популяции; стрелки – направление эволюции. А – уменьшение давления отбора (или усиление темпов мутирования) приводит к увеличению генетической изменчивости и снижению средней приспособленности. Эволюционная пластичность популяции (= вида) достаточно велика, и при росте численности она может занять нижние склоны другого, более высокого адаптивного пика, а затем и захватить его целиком ($4N\mu$, $4Ns$ очень велики); Б – последствия усиления отбора (или ослабления темпа мутирования). Диапазон генетической изменчивости сужается под давлением отбора, средняя приспособленность популяции растет. Соответственно ее эволюционная пластичность уменьшается, снижаются шансы на захват соседнего пика ($4N\mu$, $4Ns$ очень велики); В – резкие изменения адаптивного ландшафта – пики превращаются во впадины и наоборот. Итог геистического процесса определяется исключительно интенсивностью отбора и темпами изменения среды. Популяция, занимавшая до этих сдвигов небольшой адаптивный пик и не располагавшая достаточным запасом генетической прочности (изменчивости), может остаться во впадине и вымереть ($4N\mu$, $4Ns$ велики); Г – последствия резкого сокращения численности и тесного гибридинга. Популяция спускается с адаптивного пика, и в силу дрейфа ее генетический пул испытывает случайные флуктуации, которые, однако, приводят в конце концов к изогаметации и, как правило, к вырождению ($4N\mu$, $4Ns$ очень малы); Д – популяция средней величины, испытывающая умеренное давление мутаций, приводящее к увеличению генетического разнообразия. Популяция смещается с адаптивной вершины, однако далеко от нее уйти не может. Это означает, что захват какого-либо нового адаптивного пика был бы исключительно медленным процессом ($4N\mu$, $4Ns$ имеют промежуточные значения между крайними ситуациями); Е – популяция на обширном арсале подразделена на множество взаимодействующих субпопуляций, эволюционирующих за счет миграций быстро и в основном неадаптивно. Оказавшись в окрестностях какого-либо адаптивного пика, какая-либо популяция может освоить его. Увеличив свою численность, она начнет "вливать" соответствующие гены в другие популяции, и весь вид как целое может оказаться "перетянутым" в зону этого нового пика. Такая картина рассматривается как эволюционно-оптимальная в смысле сохранения генетической изменчивости и способностей к дальнейшим преобразованиям ($4N\mu$ имеет промежуточное значение)

С. Райта, известной под названием "теория смещающегося равновесия" (balance shift theory), в которой "поверхность" $\bar{w}$ изображается топографической картой с вершинами и долинами на едином ландшафте генных комбинаций (рис. 1.7). В этой модели важнейшее заключение состоит в том, что "эволюционный процесс зависит от постоянно сме-

щающегося, но никогда не исчезающего состояния баланса между факторами стабильности и изменений и что наиболее благоприятное условие для этого – наличие тонко подразделенной структуры, в которой изоляция и перекрестная коммуникация поддерживаются в соответствующем равновесии" (Wright, 1951).

Наша дальнейшая задача – сопоставить эту концепцию с тем, что наблюдается в природе. Модели подразделенных популяций особенно интересны при изучении генетических процессов в популяциях лососей, представляющих, как будет продемонстрировано в следующей главе, сложнотруктурированные популяционные системы.

Вопрос о том, как именно происходит взаимодействие между факторами стабильности и изменений, является одним из самых сложных в биологии. В настоящее время нет единого мнения о том, что такое стабильность и что такое изменение. Стабильность может означать сохранение структуры популяции в течение длительного времени, а изменение – изменение этой структуры. Однако, если мы рассмотрим популяцию в течение длительного времени, мы обнаружим, что она не остается неизменной. Она изменяется, и эти изменения могут быть вызваны различными факторами. Например, изменения могут быть вызваны изменениями в окружающей среде, изменениями в численности популяции, изменениями в генетической структуре популяции и т.д. Таким образом, стабильность и изменение – это не абсолютные понятия, а относительные. Они зависят от того, что мы рассматриваем и в течение какого времени. В биологии стабильность и изменение – это два противоположных, но взаимосвязанных процесса. Они существуют одновременно и взаимодействуют друг с другом. Стабильность не означает, что ничего не происходит, а изменение не означает, что все разрушается. Стабильность и изменение – это два аспекта одного и того же процесса. Они являются двумя сторонами одной медали. Стабильность – это состояние покоя, а изменение – это состояние движения. Стабильность и изменение – это два противоположных, но взаимосвязанных процесса. Они существуют одновременно и взаимодействуют друг с другом. Стабильность не означает, что ничего не происходит, а изменение не означает, что все разрушается. Стабильность и изменение – это два аспекта одного и того же процесса. Они являются двумя сторонами одной медали. Стабильность – это состояние покоя, а изменение – это состояние движения.

ЕСТЕСТВЕННАЯ ИСТОРИЯ, БИОЛОГИЯ И ДЕМОГРАФИЯ ЛОСОСЕВЫХ

Популяционная биология видов семейства *Salmonidae* в силу их большого экономического значения изучена, пожалуй, лучше, чем многих других видов. Написано большое число монографий, обзоров, книг (Foerster, 1968; Ricker, 1972; Двинин, 1952; Hoar, 1976; Neave, 1952, 1958; Hart, 1973; Смирнов, 1975; Aro, Shepard, 1967; Коновалов, 1980; Рухлов, 1982; Бирман, 1985; Зелинский, 1985; Pacific Salmon Life Histories, 1991; Глубоковский, 1995; и др.). Опираясь на эти и другие публикации, мы рассмотрим далее только те черты естественной истории, биологии и демографии лососевых, которые непосредственно связаны с темой нашей книги.

2.1. СИСТЕМАТИКА И ПРОИСХОЖДЕНИЕ

В существующей классификации лососевые рыбы объединены в подсемейство *Salmoninae*, и вместе с подсемействами сигов (*Coregoninae*) и хариусов (*Thymallinae*) входят в семейство *Salmonidae* подотряда *Salmonoidei* отряда *Salmoniformes* (Nelson, 1984).

Многие отечественные специалисты относят лососей, сигов и хариусов к самостоятельным семействам, поскольку, образуя одну полиплоидную ветвь, они тем не менее представляют независимые линии развития (Norden, 1961; Дорофеева, 1982, 1985; Решетников, 1980; Соин, 1980; Иванков, 1985).

Семейство лососевых включает семь родов: благородные лососи *Salmo*; тихоокеанские лососи *Oncorhynchus*; гольцы *Salvelinus*; ленки *Brachymystax*; таймени *Hucho*; эндемичный род *Salmothymus* и недавно описанный новый род (и новый вид) — эндемик центральной Чукотки *Salvethymus* (*S. svetovidovi* Chereshev, Skorpetz, 1989) (Черешнев, Скопец, 1990).

Наиболее убедительные палеонтологические находки свидетельствуют, что современные виды лососевых возникли в поздне третичное время (в плиocene), и широко распространились в плейстоцене (Берг, 1940; Владимиров, 1946; Kimmel, 1975; Smith, 1975; Яковлев, 1961, 1964), т.е. несколько миллионов лет тому назад. Предполагается, что лососевые ведут свое начало от сельдевидных (Никольский, 1971).

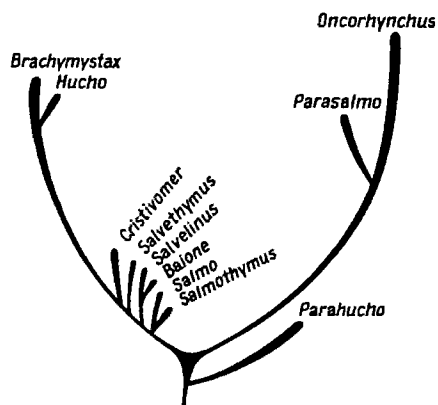
Большинство исследователей считают, что лососевые сформировались в пресноводных водоемах (Чернавин, 1921; Берг, 1948а; Владимиров, 1948; Neave, 1958; Vladykov, 1963), хотя некоторые авторы предполагали и морское происхождение (Smitt, 1895; Зенкевич, 1933 — цит.

по: Глубоковский, 1995; Шмидт, 1947). Эволюции и происхождению лососевых посвящено большое число работ, в которых на основании сравнительно-морфологических, кариологических и молекулярно-генетических данных построены схемы филогенетических связей между родами (Norden, 1961; Simon, 1963; Дорофеева, 1982; Викторовский, 1978; Васильев, 1985; Глубоковский, Глубоковская, 1981; Глубоковский, 1995; Олейник, 1994). Одна из последних филогенетических схем представлена на рис. 2.1. Практически все авторы признают наиболее эволюционно "продвинутыми" род *Salmo* и сильно специализированный род *Oncorhynchus*, положение же других родов нередко дискутируется.

Мы сосредоточим внимание на двух наиболее изученных во всех отношениях родах – *Salmo* и *Oncorhynchus*. К роду тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* относят кету *O. keta* Walbaum, горбушу *O. gorbuscha* Walbaum, нерку *O. nerka* Walbaum, чавычу *O. tshawytscha* Walbaum, кижуча *O. kisutch* Walbaum и симу *O. masou* Brevoort. Род благородных лососей *Salmo* представлен благородным, или атлантическим, лососем *S. salar* L. (называемым на европейском Севере России семгой), кумжей *S. trutta* L. и до недавнего времени включал также тихоокеанских форелей: стальноголового лосося, или радужную форель *S. gairdneri* Richardson (и ее камчатские формы *S. penshinensis* и микижу *S. mykiss*) и лосося Кларка *S. clarki* Richardson. Тихоокеанскую ветвь *Salmo* выделяют в подрод или род *Parasalmo* (Vladykov, 1963; Behnke, 1972; Дорофеева, 1985; Глубоковский, Глубоковская, 1981; и др.). Недавно тихоокеанских форелей предложено относить к роду *Oncorhynchus*, а всем формам радужной форели присвоить новое название *O. mykiss* (Smith, Stearley, 1989), однако эта классификация получила признание далеко не всех ихтиологов (см. например, Дорофеева, 1994; Глубоковский, 1995).

Считается, что род *Oncorhynchus* произошел от предка тихоокеанских *Salmo*, по мнению Нива (Neave, 1958) – от предка современного вида *S. gairdneri*, а, согласно Дорофеевой (1892), предковой формой мог служить эндемик Охотского моря, близкий к *S. mykiss*. Исследуя проблему эволюции тихоокеанских лососей, Нив (Neave, 1958), а позднее Глубоковский и Глубоковская (1981) приходят к выводу, что благоприятные условия для дивергенции и быстрого видообразования в этом роде возникали в периоды плейстоценовых регрессий океана, вызывавших географическую изоляцию дальневосточных морей (Линдберг, 1972), а также в результате похолодания климата и оледенений, приводивших к значительным разрывам ареалов. В такие периоды ареалы лососевых, как считают Глубоковский и Глубоковская (1981), смещались на юг, что способствовало обособлению американских и азиатских стад. После разделения видов внутривидовая дивергенция также была неразрывно связана с аналогичными процессами, происходившими в позднем плейстоцене и создававшими длительную изоляцию отдельных частей вида в ледниковых рефугиумах.

Рис. 2.1. Филограмма высших таксонов лососевых рыб (из: Глубоковский, 1995)



Анализ самых разнообразных признаков, в том числе ядерной и митохондриальной ДНК, показал, что наиболее древним и во многих отношениях сходным с *Salmo* видом является сима; ближе всех к ней находятся кижуч и чавыча. Более обособлены от них и сходны между собой кета, горбуша и нерка (Дорофеева, 1982; Глубоковский, Глубоковская, 1981; Горшков и др., 1979; Utter et al., 1973; Tsuyuki, Roberts, 1966; Yamanaka et al., 1967; Олейник, 1994), причем два последних вида по многим признакам считаются наиболее эволюционно продвинутыми (Simon, 1963; Викторовский, 1978; Глубоковский, Глубоковская, 1981; Глубоковский, 1995).

Одна из ключевых особенностей генезиса лососевых – их полиплоидное (тетраплоидное) происхождение. Впервые эта идея была высказана Свердсоном (Svärdson, 1945). Решающие же доказательства получены в конце 60-х–начале 70-х годов при изучении количества ДНК, генных маркеров и цитологических особенностей представителей сем. *Salmonidae*. Основная роль принадлежит здесь Сузуму Оно с сотрудниками (Ohno et al., 1968, 1969; Ohno, 1970a, в, 1974), которые выдвинули гипотезу о полиплоидии, имевшей место у предка лососевых. Авторы опирались на следующие факты: 1) содержание ДНК на клетку у лососевых составляет около 80% от такового млекопитающих и примерно вдвое превышает эту величину у филогенетически родственных групп рыб 2) лососевые имеют обычно около 100 хромосомных плеч, т.е. вдвое больше, чем у родственных групп рыб; 3) в мейотических препаратах половых клеток разных видов лососей обычно наблюдаются мультиваленты; 4) у лососей встречается большое число дублированных ферментных локусов.

Обзор цитогенетических и биохимических исследований, подтвердивших гипотезу о полиплоидии лососевых, сделан Аллендорфом и Торгардом (Allendorf, Thorgaard, 1984). Рассматривая и обобщая соответствующие экспериментальные данные, они приходят к выводу, что лососи, скорее всего, являются автополиплоидами, процесс диплоидизации у которых еще не завершен. Существует, однако, и другой взгляд на происхождение лососевых. Имеются доказательства, что эта группа имела аллотетраплоидного предка, т.е. возникла гибридогенно (Bailey et al., 1969, 1970; Massaro, Markert, 1968; Wilkins, 1970; Алтухов и др., 1970, 1972; Алтухов, 1974; Бушуев и др., 1975; Васильев, 1977, 1985; Reinitz, 1977; Омельченко, Герасименко, 1981).

По-видимому, компромиссным является мнение Васильева (1977), подтверждаемое новыми цитологическими данными (Lozano et al., 1992)

о том, что полиплоиды такого типа должны быть *сегментными тетраплоидами*, т.е. геномы исходных видов, участвовавших в гибридизации, очень сходны, поэтому возможна конъюгация с образованием тетравалентов между хромосомами, относящимися к разным геномам.

На некоторых проявлениях тетраплоидии в генетической изменчивости лососевых мы остановимся подробнее в дальнейшем (см. гл. 3).

2.2. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ: НЕРЕСТОВЫЕ И НАГУЛЬНЫЕ АРЕАЛЫ

Тихоокеанские лососи. Природные популяции тихоокеанских лососей встречаются только в бассейне Тихого океана и имеют разные по протяженности нерестовые ареалы на Азиатском и Северо-Американском континентах.

Наиболее обширен ареал кеты (рис. 2.2). Она заходит на нерест почти во все реки побережья, от среднего Хонсю и Корейского полуострова на юге до р. Лены на севере, а в Северной Америке обитает от залива Монтерей до р. Маккензи (Смирнов, 1975; Sano, 1966; Salo, 1991). Популяции кеты наиболее многочисленны в бассейне Амура, в реках материкового побережья Охотского моря, Северного Сахалина, Камчатки, бассейнов Анадыря и Юкона, в реках Аляски и Британской Колумбии.

Ареал горбуши лишь немногим меньше ареала кеты, и районы их массового размножения перекрываются (Смирнов, 1975; Ishida, 1966; Neave et al., 1976; Takagi et al., 1981). Наиболее велика численность нерестовых стад горбуши в реках Сахалина, материкового побережья Охотского моря, Камчатки (особенно западной), в бассейне Амура, Анадыря, а на американском побережье – от рек залива Пьюджет-Саунд до севера Аляски.

Ареал нерки уже, чем у кеты и горбуши, и в основном связан с районами, имеющими озера в составе речных бассейнов (Ricker, 1966, 1972; Foerster, 1968; Смирнов, 1975; French et al., 1976). Именно поэтому особенно многочисленные популяции нерки обитают на североамериканском побережье – от Берингова пролива до р. Кламат (Южная Калифорния). На азиатском побережье нерка доходит до реки Анадырь, особенно ее много в районе Камчатки, восточной и западной, на северном побережье Охотского моря встречается до р. Охоты, входит в реки Командорских, Курильских островов и Северного Хоккайдо. На Сахалине, в Приморье и Амуре нерка отсутствует.

Следующее место по протяженности ареала среди тихоокеанских лососей занимает кижуч. В Азии он встречается от р. Анадырь до рек лимана Амура, заходит в реки Командорских, Алеутских, Курильских островов, Восточного Сахалина, Северного Хоккайдо и особенно многочислен в р. Камчатке. На американском побережье кижуча значительно больше, и встречается он от залива Нортон на Аляске до залива Монтерей в Калифорнии (Смирнов, 1975; Godfrey et al., 1975; Sandercock, 1991).

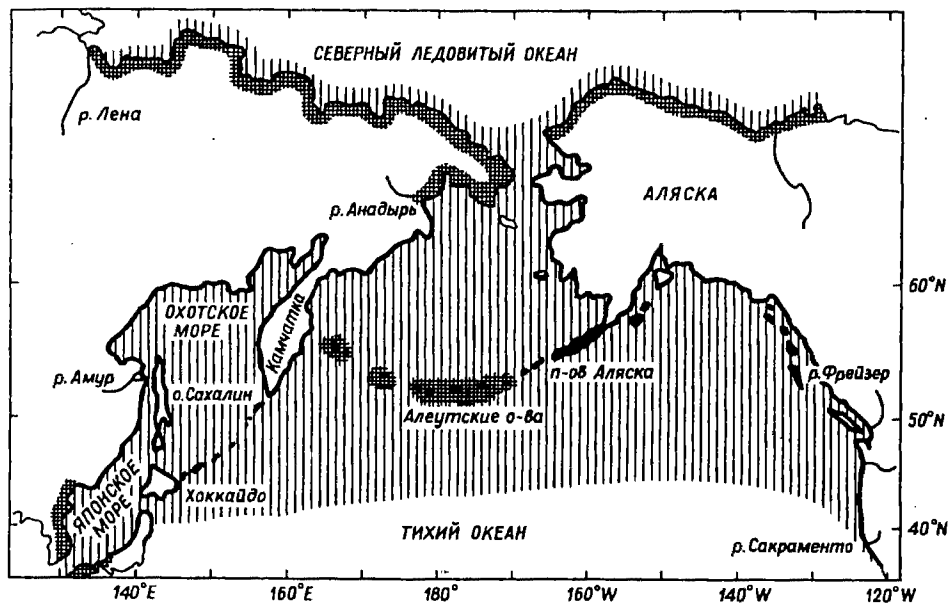


Рис. 2.2. Нагульный (штриховка в полоску) и нерестовый ареалы кеты (жирная линия – непрерывный, штриховка в клетку – прерывистый) (из: Salo, 1991)

Почти такой же по величине ареал имеет чавыча, однако она менее многочисленна и нерестится главным образом в крупных реках и в их больших притоках. Азиатская чавыча встречается преимущественно в реке Камчатке. Основная ее масса размножается на американском побережье и сосредоточена в реках Сакраменто, Колумбия, Фрейзер; в небольших количествах встречается на севере, вплоть до побережья Ледовитого океана (Смирнов, 1975; Major et al., 1978; Healey, 1991).

Сима обитает только на азиатском побережье Тихого океана и в целом имеет более южный ареал по сравнению с остальными видами рода. Нерестится в реках Японского архипелага, Приморья, Сахалина, т.е. наиболее многочисленна в бассейне Японского моря. Южная граница ее обитания проходит у 38° с.ш., севернее Амура она встречается очень редко (Смирнов, 1975; Kato, 1991).

Кета и горбуша – наиболее многочисленные виды рода.

Скатившаяся в море молодь кеты, горбуши и нерки проводит от нескольких недель до месяца в прибрежной зоне. Миграции этих видов в первое лето в море очень сходны, но кета и горбуша оказываются в море несколько позднее нерки (Neave, 1966a, b). Дальнейшее распределение в морских акваториях и пути миграции этих видов лососей к настоящему времени неплохо изучены с помощью мечения, анализа состава уловов по структуре чешуи, паразитам-меткам и другими методами (см. обзоры: International North Pacific Fisheries Commission, Bulletins № 31, 34, 35, 38, 40, 43; Коновалов, 1971, 1980; Бирман, 1981, 1985; Pacific Salmon Life Histories, 1991). Выяснилось, что разные стада,

как правило, имеют свое характерное распределение и тип миграции в океане, повторяющиеся из года в год.

Так, горбуша американского происхождения из южных районов движется в северном и западном направлениях, перемещаясь "против часовой стрелки" и заполняя к лету следующего года весь Аляскинский залив и прилегающие к нему с востока (у Алеутских островов) и с юга акватории, а также юго-восток Берингова моря. Горбуша, родившаяся в Амуре, реках Приморья и Западного Сахалина, зимует и нагуливается в северной половине Японского моря и районах Тихого океана и Охотского моря, прилегающих к Хоккайдо и Южным Курилам. Горбуша из остальных регионов азиатского побережья выходит в Тихий океан и занимает акваторию к юго-востоку от Курильской гряды вплоть до 42° с.ш. и 175° в.д., а из более северных районов побережья – еще более восточную часть Тихого океана – до 155° в.д., перемещаясь в основном в направлении по часовой стрелке. В ходе преднерестовой миграции горбуша в ряде мест продвигается севернее своих репродуктивных районов, затем поворачивает и движется на нерест с севера на юг, например, вдоль берегов Западного Сахалина, Западной Камчатки, Юго-Восточной Аляски и Британской Колумбии.

Стада кеты азиатского и американского происхождения на первом году жизни не уходят далеко из прибрежий и не соприкасаются друг с другом в океане. Весной и летом следующего года азиатская кета передвигается в более северные районы, далеко проникая в Берингово море и используя в это время его кормовые ресурсы. Американская кета движется при этом в западном направлении вдоль Восточных Алеутов и в небольшом количестве проникает в Берингово море. На зимовку кета разных возрастных групп уходит в более южные районы, заполняя залив Аляска и акваторию к югу от Алеутских островов, вплоть до 140° з.д. В этих районах перекрываются зимовальные ареалы азиатской и американской кеты. Миграция в северном направлении в летнее время и откочевка в более южные районы зимой повторяются у кеты несколько раз, пока она не созреет и в последнее лето не уйдет из северных районов к местам нереста.

Нерка для зимовки использует огромную акваторию в северной части Тихого океана южнее Командорских и Алеутских островов, распространяясь с севера на юг от 51° до 46° с.ш. и с запада на восток примерно от 165° до 174° з.д. Для нагула она смещается в летний период в богатые кормом более северные районы залива Аляски, к Командорско-Алеутской гряде и в Берингово море, вплоть до 60° с.ш. Как отмечает Коновалов (1980), для нерки камчатского, бристольского и тихоокеанско-аляскинского комплексов стад характерно сильное перекрывание как мест нагула, так и зимовки, хотя границы этих районов специфичны.

Чавыча, скатившаяся молодь в море, первые лето и осень проводит недалеко от побережья и уходит в открытый океан зимой. В дальнейшем она распространяется на обширных территориях Берингова и Охотского морей и на всей северной части Тихого океана примерно до 40° с.ш. на юг (Major et al., 1978; Healey, 1991, рис. 19, 28). При

этом, как полагает Хили, азиатская чавыча концентрируется к западу от 180°, а более многочисленная американская проходит на запад примерно до 160° в.д. Чавыча океанского типа, нерестящаяся в американских реках южнее п-ва Аляска, нагуливается значительно ближе к побережью (Healey, 1991).

Пути нагульных миграций кижуча пролегают примерно в тех же районах Тихого океана, что и у чавычи, но он редко проникает севернее 60°. Азиатские стада кижуча распространяются на восток до 177° и на юг до 45°, а американские на запад до 177° в.д. и на юг до 43° (Manzer et al., 1965; Godfrey et al., 1975; Sandercock, 1991).

Незрелая сима нагуливается летом и до середины осени в Охотском море, в северной части Японского моря и у тихоокеанской стороны Курильских островов. С похолоданием она мигрирует на зимовку в Японское море, а частично, видимо, зимует у тихоокеанского побережья Хонсю (Kato, 1991).

Наиболее распространенный из тихоокеанских форелей вид *Oncorhynchus mykiss*, как уже говорилось, по последней классификации объединяет американскую и азиатскую формы, т.е. прежних *Salmo gairdneri* (стальноголовый лосось, или радужная форель), *S. penshinensis* и *S. mykiss* (камчатская семга и микижа). Анадромный стальноголовый лосось в репродуктивный период обитает в реках Северной Америки от п-ова Аляска до Центральной Калифорнии. Жилые (речные и озерные) формы вида обитают на западном побережье и в прилегающих внутренних районах Америки (MacCrimmon, 1971; Sutherland, 1973; цит. по: Okazaki, 1986a). Эти формы интродуцированы и искусственно культивируются на всех континентах. Азиатские формы – жилая и проходная – обитают в северных районах Восточной Азии, главным образом на Камчатке, а также на Командорских островах и в некоторых реках охотоморского побережья (Берг, 1948б; Savvaitova, 1975). В период нагульной миграции анадромные формы встречаются как в западной части Тихого океана – в основном к югу от Алеутской гряды и к востоку от Курильской гряды, – так и в восточной его части – к югу от залива Аляска (Okazaki, 1986a).

Красногорлый лосось Кларка *Oncorhynchus clarki* – политипический вид, состоящий из прибрежного подвида *O.c. clarki* и нескольких подвигов или форм, обитающих во внутренних водоемах западной части Северной Америки. Нерестовый ареал прибрежного подвида, включающего анадромную и жилую формы, простирается по западному побережью Северной Америки от Калифорнии до Аляски (De Witt, 1954; Scott, Crossman, 1973; обе работы цит. по: Campton, Utter, 1987; Allendorf, Leary, 1988); жилые формы населяют озера и участки рек, расположенные выше преград, препятствующих миграции. Анадромная форма не мигрирует для нагула в открытый океан, а остается в прибрежье в течение 3–6 месяцев, не уходя далее, чем на 100 км от устья "родной" реки (Wydosky, Whitney, 1979; цит. по: Campton, Utter, 1987). В пресную воду рыбы возвращаются как для размножения (зрелые), так и для зимовки (незрелые).

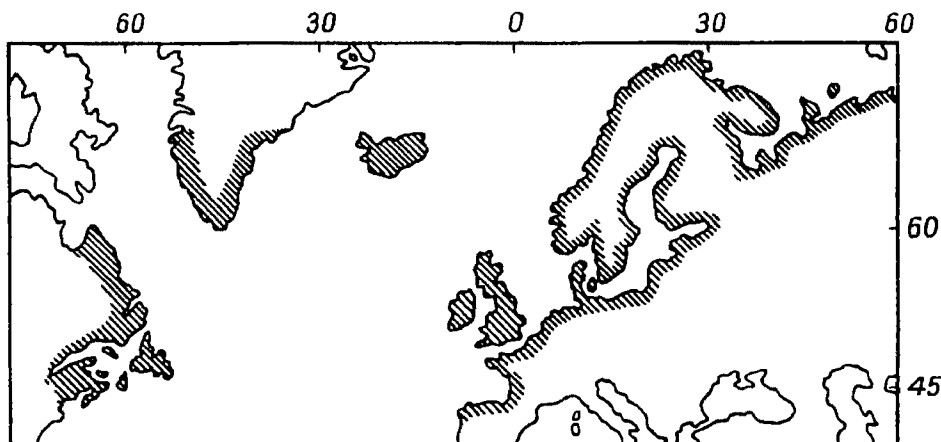


Рис. 2.3. Нерестовый ареал атлантического лосося (из: Vladykov, 1963)

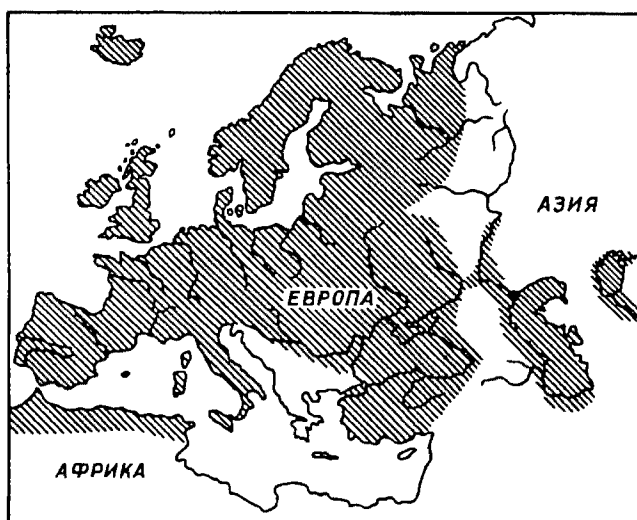


Рис. 2.4. Естественный ареал кумжи (из: MacCrimmon, Marshall, 1968)

Все исследователи связывают миграции разных видов тихоокеанских лососей с морскими и океанскими течениями: Ойясио, Аляскинским, Субарктическим и др. Обращает на себя внимание, что районы морских и океанских миграций многих азиатских популяций лососей в целом значительно протяженнее, чем у американских, и смещены к американскому побережью, особенно у кеты, что обусловлено, вероятнее всего, более мягкими климатическими условиями этих мест в зимний период.

Благородные лососи. Благородный, или атлантический, лосось *Salmo salar* обитает по обе стороны Атлантического океана (рис. 2.3). В Европе в репродуктивный период он встречается от р. Кары (Карское море) до р. Дуэро (север Португалии) и в бассейне Балтийского моря; на Североамериканском континенте – от р. Гудзон на юге до Гудзонова пролива и зал. Унгава. На север лосось распространяется до 68° с.ш., обитая в реках Исландии и юга Гренландии (Берг, 19486; Vladykov,

1963; Зелинский, 1985). Кроме проходной, атлантический лосось имеет пресноводную жилую форму, которая обитает в озерах, а для нереста заходит во впадающие в озеро реки (Берг, 19486; Никольский, 1971).

Северо-американские популяции атлантического лосося нагуливаются в районе западной Гренландии, на Ньюфаундлендском шельфе и в море Лабрадор, где и зимуют. С мест зимовки весной часть особей идет к местам нереста, а часть снова мигрирует на нагул в северные акватории. Европейские популяции нагуливаются у Западной Гренландии и в Норвежском море, причем большая доля рыб из юго-западной части ареала мигрирует к Западной Гренландии, а лососи Северо-Восточной Европы – в Норвежском море. Лососи российского севера нагуливаются главным образом в Норвежском море (Бакштанский и др., 1991).

Естественный ареал кумжи *Salmo trutta* (рис. 2.4), согласно работам конца девятнадцатого–начала двадцатого века, простирался от Исландии на севере до Алжира на юге и от атлантического побережья на западе до северных склонов Гималаев на востоке. В настоящее время ее некогда сплошной ареал представлен рядом локальных анадромных и пресноводных популяций (MacCrimmon, Marshall, 1968; MacCrimmon et al., 1970; Никольский, 1971), приуроченных к различным морским и озерным бассейнам, в том числе Баренцева, Белого, Балтийского, Черного и Каспийского морей на территории России.

Большинство ныне существующих естественных и искусственных популяций произошло либо от европейской проходной кумжи (*S. trutta trutta*), либо от кумжи жилой (*S. trutta fario*), либо от *S. trutta levenensis* из Шотландии и Северной Англии (MacCrimmon et al., 1970).

Кумжа не совершает значительных миграций в открытом море и первый год морского периода может жить в эстуарии или заходить в реки на зимовку (Никольский, 1971). Кумжа, нерестящаяся в реках бассейна Балтийского моря, может мигрировать почти по всей его акватории (Skrochowska, 1969).

2.3. РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ

Инстинкт родного дома. Как атлантические, так и тихоокеанские лососи обладают способностью после длительных океанских миграций возвращаться на нерест в места своего рождения, т.е. обладают инстинктом родного дома – *хомингом* (от англ. home). Это явление привлекало внимание многих исследователей (Hasler, 1966; Hartman, Raleigh, 1964; Ricker, 1972; Hasler, Scholz, 1983; Nordeng, 1977; Stabell, 1984; Quinn, 1984, 1990, 1993; Homing and Straying in Salmon, 1994; и др.). Здесь надо сказать, что хоминг является фундаментальной поведенческой характеристикой зоологических видов (см., например: Соколов, 1991; Madison, 1969; Petras, 1967; Baker, 1978; Meylan, 1982; Pezzack, Duggan, 1986; Carr, 1986), и речь может идти лишь о его большей или меньшей выраженности в разных группах. Отклонения от строгого хоминга, т.е. возврат для размножения не к местам рождения,

а в другие водоемы, называется *стрэингом* (от англ. stray – сбиться с пути, заблудиться).

Лососевые издавна поражали человека именно точным хомингом: нерестовые стада обнаруживают строгую приуроченность к одному и тому же нерестовому водоему или даже отдельному нерестилищу. Благодаря хомингу стало возможным искусственное воспроизводство лососевых с выпуском молоди в природные водоемы. Хоминг создает предпосылки для сильной внутривидовой дифференциации соответственно истории и географии видового ареала. Эта изоляция в период нереста, усиленная сложным репродуктивным поведением, способствует формированию множества репродуктивных популяций или локальных стад, рассеянных на громадных пространствах (см., например: Ricker, 1972; Коновалов, 1980). Оценки интенсивности стрэинга или точности хоминга соответственно, извлеченные из доступной нам литературы, представлены в табл. 2.1. Она включает информацию о шести видах рода *Oncorhynchus* и двух видах рода *Salmo*. При ее составлении мы стремились использовать данные для популяций, испытывающих минимальные воздействия со стороны человека, так как, не зная исторически сложившихся уровней стрэинга (соответственно хоминга), нельзя понять последствия различных типов антропогенного давления, нарушающего этот демографический параметр вида. Из табл. 2.1 следует, что методы оценки интенсивности стрэинга были неодинаковыми. В большинстве случаев осуществлялось мечение молоди и только у нерки, радужной форели и кумжи метили производителей. Разброс средних величин составляет от 1,25% для кижуча до 8,1% для радужной форели. Из-за несовершенства использованных методов приведенные оценки стрэинга, скорее всего, завышены. На это, например, может указывать тщательный эксперимент Хартмана и Рэли (Hartman, Raleigh, 1964). Изучая интенсивность стрэинга у самцов нерки в период нереста в озерах Брукс и Карлук на Аляске, авторы метили рыб, перевозили их на "чужие" нерестилища, а затем следили за их возвращением на исходные нерестовые участки. Авторы сделали важное наблюдение: *если рыба не достигала некоего критического уровня половой зрелости, она с поразительной точностью возвращалась на свое нерестилище*. Большой экспериментальный материал позволил заключить, что не менее 97% рыб вернулись на "свои" нерестовые участки. Мы проанализировали эти данные, и, исключив из анализа некоторые противоречивые результаты, получили коэффициент стрэинга 2%, т.е. точность возврата – 98%. Аналогичные эксперименты, выполненные в 1978–1979 гг. с неркой оз. Азабачьего, дали примерно ту же оценку (Ильин и др., 1983).

Весьма близкие оценки известны и для других видов лососевых. Так, у радужной форели около 94% особей в первый раз нерестятся в "родных" водоемах, а на второй и третий годы на места привычного нереста возвращаются уже 99,6% рыб (Lindsey et al., 1959). Обнаружено, что около 97% производителей лосося Кларка свой второй репродуктивный сезон проводят на тех же нерестовых участках, где

Таблица 2.1. Оценки интенсивности стрейнга лососей

Вид	Интенсивность стрейнга, %	Метод оценки, район	Литературный источник
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	3-4	Выпуск меченых мальков с завода и учет возврата (Канада)	Bams, 1976
	0,4	Аналогичный метод (Канада)	Boyd, 1964
	0,1-11,5	Выпуск меченых мальков с завода, не завозившего "чужой икры", и учет возврата меток (Курильский р/з, Россия)	Омельченко, Вялова, 1990 (обзор)
Среднее	3,2		
<i>O. keta</i>	6-8	Нет данных	Foid, 1981; Freitag, Ward, 1981 (обе работы цит. по: Кляшторин, 1989)
	2-10	Выпуск меченых мальков с заводов и учет возврата меток (Япония)	Sakano, 1960 (цит. по: Okazaki, 1982b)
	5,3	Выпуск меченых мальков из инкубаторов и учет возврата меток (Канада)	McQuarrie, Bailey, 1980 (цит. по: Quinn, 1993)
Среднее	6,1		
<i>O. nerka</i>	3	Мечение и перевозки производителей в бассейне озера (Канада)	Hartman, Raleigh, 1964
	0,59	Эксперименты с мечением производителей (Канада)	Foerster, 1968
	3	Наблюдения за нерестом кокани (Канада)	Vernon, 1957
	0-5,3	Мечение и перевозки производителей в бассейне озера (Россия)	Ильин и др., 1983
Среднее	2,3		
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	0,5	Учет возврата в места выпуска меченой молоди (США)	Donaldson, Allen, 1957
	2	Мечение молоди природных и заводских популяций и учет возврата меток (Канада)	Labelle, 1992
Среднее	1,25		
<i>O. tshawytscha</i>	8,4	Обзор экспериментов по выпуску меченой молоди с заводов в бассейн р. Колумбии (США)	Major et al., 1978
	10	Аналогичный метод (США)	Sholes, Hallock, 1979
	1,4	Аналогичный метод (США)	Quinn, Fresh, 1984

Таблица 2.1 (окончание)

Вид	Интенсивность стрейнга, %	Метод оценки, район	Литературный источник
	3,2–10,3	Выпуск меченой природной и заводской молоди и учет возврата меток (США)	McIsaak, 1990 (цит. по: Quinn, 1993)
Среднее	6,6		
<i>Salmo salar</i>	0–2	Эксперименты с мечением (западное и балтийское побережье Швеции)	Carlin, 1969
	2,7–3	Мечение смолтов, учет возврата меток (Британия, Ирландия)	Thorpe, Mitchell, 1981
	4,1	Обзор экспериментов с мечением молоди и выпуском ее в "родные" реки (Исландия, Шотландия, Канада)	Stabell, 1984
	11,5	Обзор экспериментов с выпуском выращенной на заводах молоди (Норвегия, Исландия, Канада)	Stabell, 1984
Среднее	3,9		
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	6 (1-й год), 0,4 (2-й и 3-й годы)	Учет возврата меток к месту первого нереста в последующие годы (Канада)	Lindsey et al., 1959
	23	Мечение взрослых особей и перевозка в бассейне озера	Kwain, 1981
	3	Аналогичный метод (оз. Верхнее, Канада)	Swanson, 1985 (цит. по: Kruger, May, 1987b)
Среднее	8,1		
<i>Salmo trutta</i>	0,1	Учет возврата меченых производителей к местам первого нереста в последующие годы (Шотландия)	Stuart, 1957 (цит. по: Hartman, Raleigh, 1964)
	6,0	Выпуск меченых смолтов и учет возврата меток (Швеция)	Carlin, 1965 (цит. по: Svårdson, Fagerstrom, 1982)
Среднее	3,1		

отметали икру впервые (Core, 1957). Из 1131 исследованных кокани – жилой формы нерки – отложили икру на чужих нерестилищах менее 3% особей (Vemom, 1957).

Как оценить биологическое значение полученных величин? Очевидно, это можно сделать только на основе концепций популяционной генетики, трансформировав интенсивность стрейнга в коэффициенты генных миграций.

С учетом высказывавшихся сомнений (Мина, 1978), следует подчеркнуть, что мы никогда не считали количественные оценки хоминга

у нерки или других близких ей по характеру структурированности видов в точности соответствующими величине коэффициента миграции в его строгом популяционно-генетическом смысле. Однако такого рода наблюдения представляют принципиальный интерес и дают естественную основу для оценки степени изоляции субпопуляций. Кроме того, очевидно, если при использовании этих оценок и допускается некоторая ошибка, то только в сторону завышения коэффициента миграции, поскольку интенсивность "механической" миграции генов, как правило, оказывается выше их эффективной миграции (Wallace, 1966; 1979; Ehrlich, Raven, 1969; Raven, 1979).

Мы полагаем, что уровни стрэинга, приведенные в табл. 2.1, представляют верхние оценки возможных генных миграций. Экспериментальные данные для лососей подтверждают, что генетическая миграция действительно меньше уровня стрэинга. Например, генетический обмен, оцениваемый с помощью аллозимных маркеров, между двумя популяциями нерки оказался менее 1%, что соответствовало наименьшим оценкам стрэинга с помощью мечения (Quinn et al., 1987). В исследовании, проведенном на трех популяциях кеты, показано, что интенсивность стрэинга меченых рыб была примерно на порядок выше уровня обмена генами (Tallman, Healey, 1994).

Имеется несколько гипотез, объясняющих явление хоминга у лососевых. В последние годы получили распространение две из них: 1) гипотеза импринтинга, т.е. запоминания запаха "родной" реки во время покатной миграции вкупе с ориентацией по солнцу при навигации в открытом море (Hasler, Wisby, 1951; Hasler, Scholz, 1983) и 2) феромоновая гипотеза (Nordeng, 1977), основанная на способности рыб различать запах особей своего вида и даже своей генетической линии и предпочитать его. Она опирается на наличие определенных генетических особенностей и разновременность миграции отдельных популяций, обитающих в одной речной системе.

Анализируя многочисленные данные относительно роли обоняния, наследственности и экологических особенностей хоминга лососевых, Стабелл (Stabell, 1984) приходит к выводу, что эти данные подтверждают феромоновую гипотезу. В ее пользу свидетельствуют и результаты других исследований (Quinn, Tolson, 1986; Groot et al., 1986).

О генетической основе хоминга говорят прямые эксперименты Бэмса (Bams, 1976), показавшего, что у межпопуляционных гибридов горбуши (трансплантированные $\times$ нативные рыбы) хоминг был хуже, чем у нативной популяции, но лучше, чем у чистой трансплантированной группы.

Меньший возврат в родную реку и больший стрэинг найдены и у искусственно разводимых *S. salar* по сравнению с нативными (Vivert, Laurent, 1972; цит. по: Stabel, 1984). Причиной такого явления предполагается высокая вероятность образования межпопуляционных гибридов при искусственном воспроизводстве и существовании в данной реке нескольких нерестовых субпопуляций.

Quinn (1984) предлагает рассматривать хоминг и стрэинг как эволюционные альтернативы вида: хоминг обеспечивает его максималь-

ную адаптацию к относительно стабильной среде, а стрэинг – расселение вида и избегание катастрофически изменяющейся среды. Оба типа жизненной стратегии – хоминг и стрэинг – находятся в некоем динамическом равновесии с доминированием хоминга (см. также: Bakshantsky, 1980; Thorpe, 1994).

Как будет показано ниже (см. гл. 4), в популяционно-генетическом смысле хоминг и стрэинг – это те механизмы, которые обеспечивают равновесие между процессами дифференциации и интеграции популяций и регулируют соотношение внутри- и межпопуляционного генного разнообразия. Искусственное нарушение этого соотношения может приводить к отрицательным генетическим последствиям (Altukhov, Salmenkova, 1994).

Моноцикличность и полицикличность размножения. У атлантических лососей часть особей погибает после первого нереста, тогда как остальные способны размножаться повторно. Последние, определяемые термином "*остаток*", в разных популяциях могут составлять различную долю. Как правило, она выше в озерных популяциях (Зелинский, 1985), а, например, у печорской семги насчитывает 5–6%, причем представлена преимущественно самками (Антонова, 1976). Для некоторых популяций семги в настоящее время отмечается снижение доли повторно нерестующих особей (Антонова, Чуксина, 1985; Кулида, 1985). Созревающие в пресной воде самцы – *карлики* – после первого нереста могут нереститься повторно, либо оставаясь в пресной воде, либо уходя в море для нагула и затем возвращаясь (Лейзерович, Мельникова, 1979; Зелинский, 1985).

У тихоокеанских форелей большинство рыб погибают после нереста, но встречаются и повторно (вплоть до 3–4 раз) нерестующие особи (Smith, Stearley, 1989; Павлов, 1989).

Наконец, для всех тихоокеанских лососей типична моноцикличность, или однократный нерест, после которого они погибают. Исключения достаточно редки и встречаются лишь у видов с длительным пресноводным периодом. Так, например, нерка, кижуч, чавыча и сима имеют карликовые пресноводные формы самцов с повторным нерестом (Смирнов, 1975; Крогиус, Крохин, 1956; Ricker, 1972) (см. табл. 2.2).

У тихоокеанских лососей, как и у других биологических видов, продолжительность поколения определяется средним возрастом всех участвующих в размножении рыб. Продолжительность поколений и степень их перекрывания во времени и в пространстве относятся к основным демографическим параметрам. Информацию о них дает анализ возрастной структуры размножающейся части популяции.

Возрастная структура. Возраст особи у лососевых складывается из пресноводного (от выклева из икринки до ската в море) и морского (нагул в морской воде вплоть до захода в реку на нерест) периодов. Существует несколько разных обозначений возраста, указывающих либо общую продолжительность жизни, либо продолжительность каждого из периодов. В последнее время в литературе чаще используют обозначение в виде двух цифр, представляющих число зим, прове-

Таблица 2.2. Наличие карликовых и пресноводных (жилых) форм у лососевых

Вид	Созревание в пресной воде (на стадии рагг), пол, возраст	Нерест карликов в пресной воде		Нагул в море после нереста на стадии рагг	Наличие пресноводных (жилых) форм
		одно-кратный	повтор-ный		
Горбуша	Нет	Нет	Нет	Нет	Возникла после интродукции в Великие озера
Кета	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет
Нерка	Самки, самцы 1.0, 2.0, 3.0, 4.0	Есть	?	Нет	а) кокани (репродуктивно изолированы от проходной формы), самки и самцы; б) карлики (остаточная, "residual") форма, исключительно или преимущественно самцы, размножается с проходной формой.
Чавыча	Самцы (редко) 0.0, 1.0	Есть	Есть	Есть	Карлики
Кижуч	Самки, самцы (редко) 1.0, 2.0, 3.0	?	Нет	Нет	Карлики
Сима	Самцы 1.0, 2.0, 3.0	Есть	Есть	?	Карлики; речные и озерные формы
Стальноголо-вый лосось	Самцы	Есть	?	?	Карлики; речные и озерные формы
Атлантический лосось	Самцы 0.0, 1.0, 2.0, 3.0	Есть	Есть	Есть	Речные карлики и озерные формы
Кумжа	Самцы 1.0–7.0	Есть	Есть	?	Карлики; речные и озерные формы

Примечание. Таблица составлена по данным: Vladykov, 1963; Foerster, 1968; Osterdahl, 1969; Ricker, 1972; Thorpe, 1975; Савваитова, 1975; Смирнов, 1975; Крогнус, 1979, 1981; Nealey, 1986; Павлов, 1989; Pacific Salmon Life Histories, 1991.

денных соответственно в пресной и в морской воде, например, 1.1, 1.2, 0.3. В таких обозначениях сочетание 1.1 соответствует трехлетним рыбам, 1.2 и 0.3 – четырехлетним и т.д. Здесь мы используем тот же принцип.

У лососевых продолжительность того и другого периодов сильно варьирует как между видами, так и внутри видов (кроме горбуши).

Среди видов рода *Oncorhynchus* горбуша имеет самую простую возрастную структуру, скатываясь в море вскоре после выхода из гнезда, созревая и нерестясь на втором году жизни. Нерестовые популяции горбуши состоят только из особей возраста 0.1, а ее поколения представлены линиями четных и нечетных лет, практически неперекрывающимися во времени. Генетический обмен между ними практически исключен. Длительность поколения составляет 2 года. Хотя есть отдельные сообщения о поимке единичных мелких половозрелых экземпляров горбуши в возрасте менее года, ясно, что это редчайшие исключения (Иванков и др., 1975; 1987; Ефанов, Кочнева, 1980; Foster et al., 1980). Представления о нересте горбуши из естественных популяций в трехлетнем возрасте (Anas, 1959; Лапин, 1964, 1971; Turner, Bilton, 1968) не имеют убедительного подтверждения. Лишь у горбуши, трансплантированной на Кольский полуостров и в Великие озера и размножающейся в пресной воде, появились отдельные особи 3-летнего возраста (Бакштанский, 1962; Kwain, Chappel, 1978). Максимально сокращенные периоды жизни в пресной воде и в море, двухлетняя цикличность и одновозрастной состав – характерные видовые признаки горбуши.

Кета, подобно горбуше, вся скатывается в море на первом году жизни, но находится в море дольше. Максимальный возраст созревания, наблюдавшийся у единичных особей – 0.6–0.7 лет. Более 95% нерестовых стад составляют рыбы 3–5-летнего возраста (возрастные группы 0.2–0.4), причем в большинстве районов преобладают особи возраста 0.3 – от 60 до 90%, т.е. длительность поколения в среднем составляет 4 года. Однако как и у других видов, возрастной состав зависит от широты: в северных районах на нерестилищах больше четырех-пятилетних рыб, на юге пропорционально больше трехлеток (Salo, 1991).

У *симы* и *кижуча* время пребывания в море в среднем короче, а пресноводный период жизни, по сравнению с кетой, длиннее – 1–2, очень редко 3 года. В популяциях кижуча обнаружено до десяти возрастных групп, но из них только две доминируют – 1.1 и 2.1, причем основная часть популяции кижуча живет в море один год. Зафиксированная максимальная продолжительность жизни – 5 лет. У *симы* обнаружено восемь возрастных групп, основу же анадромной части популяции составляют трех-четырёхлетки – 1.1, 1.2, 2.1. У *симы* доля рыб, проводивших в море два года, больше, чем у кижуча, хотя основная масса нагуливается в море один год (Смирнов, 1975; Коновалов, 1980; Sandercock, 1991; Salo, 1991).

Более сложная возрастная структура у *чавычи* и *нерки*. Для чавычи известно 14 возрастных групп. Молодь ее может скатываться в море сеголетками (морской, или океанский, тип) или проводить в реке до двух лет (речной тип), а жизнь в море продолжается от 1 до 5 лет. Максимальная продолжительность жизни – 7 лет, доминируют возрастные классы 0.3, 0.4, 1.2, 1.3, 1.4 (Вронский, 1972; Healey, 1991).

У *нерки* насчитывается 21 возрастная группа, поскольку в пресной

воде она может жить от нескольких месяцев до 4 лет, а нагуливаться в море от 1 до 3 лет. Максимальная продолжительность жизни единичных рыб – 8 лет, а доминируют в нерестовых популяциях рыбы с 1–2 пресноводными и 1–3 морскими годами, т.е. возрастные классы 1.2, 2.2, 1.3 и 2.3 (Foerster, 1968; Смирнов, 1975; Коновалов, 1980; Burgner, 1991). Средняя длительность поколения у нерки варьирует по ареалу, насчитывая обычно 4–5 лет.

Стальноголовый лосось (микижа) в пресной воде проводит 1–4 года и в море 0–3 года, образуя 15 возрастных групп. Преобладает возраст 2.1, 3.1, 2.2, 3.2; максимальный возраст – 7 лет (3.3) (Okazaki, 1986a; Savvaitova, 1975; Savvaitova, Maksimov, 1969; Sheppard, 1972).

Атлантический лосось проводит в пресной воде до ската в море 1–5 лет и нагуливается в море от нескольких месяцев до 5 лет (Зелинский, 1985). Максимальный абсолютный возраст – 12 лет. В связи с неоднократным нерестом (до 4–5 раз; Берг, 1935) с промежуточными и морскими нагулами в 1–2 года число возрастных групп и классов очень велико. Например, в Печоре, где обитает крупнейшее стадо семги, найдено 24 возрастных категории, относящиеся к 8 годовым классам – от 4 до 11-летних рыб (Антонова, 1976). Большинство анадромных мигрантов относятся к двум-трем возрастным классам (Jarvi, 1948; Азбелев, 1960; Антонова, 1976; Gardner, 1976; Мартынов, Кузнецов, 1985; Кулида, Дерев, 1985; Неклюдов, 1985; Зелинский, 1985). Озерный лосось (нагуливающийся не в море, а в озере) по возрастной структуре принципиально не отличается от анадромной формы, в его нерестовых популяциях довольно много повторно нерестующих рыб.

Прходная кумжа живет в пресной воде от 3 до 7 лет, в море от 1 до 4 лет, а в озере и до 7 лет. В море она не совершает значительных миграций и первый год после ската может жить в эстуарии (Никольский, 1971; Дирин, 1980). Ручьевая форма, не скатывающаяся в море, на Европейском Севере обычно живет 5–7 лет (Ершов, 1985), в реках Армении – до 8 лет (Владимиров, 1948).

В возрастной структуре лососей прослеживаются некоторые общие закономерности, отчасти свойственные и другим видам рыб.

1. У всех лососей наблюдается увеличение продолжительности жизни от южных популяций к северным.

2. Скорость созревания самцов и самок различна. В наиболее быстро растущих и рано созревающих возрастных классах преобладают самцы вплоть до 100%, например, среди так называемых "джеков" (jacks) у кижуча (возраст 1.0), возвращающихся на нерест через 4–6 месяцев морского нагула (Sandercock, 1991); у нерки в возрастных классах 1.1 и 2.1 (Foerster, 1954a; Коновалов, 1980); у кеты в возрастных классах 0.1 и 0.2 (Sano, 1966); у чавычи в группах 0.1 и 0.2 (Healey, 1991); среди тинды, или грилзов (grilse) у атлантического лосося, нагуливающих только одну зиму в море (Gardner, 1976; Халтурин, 1978; Зелинский, 1985).

3. Наличие карликовых форм, созревающих на стадии пестрятки, рагг, в пресной воде. Это особенно характерно для семги, кумжи,

симы, реже встречается у нерки, стальноголового лосося и крайне редко у чавычи и кижуча (табл. 2.2).

4. Возрастной состав разных популяций одного вида неодинаков, а в одной популяции он несколько варьирует в поколениях. Но, как правило, одна или две возрастные группы в популяции преобладают. Прекрасной иллюстрацией сказанного может служить крупное стадо нерки реки Фрейзер (Северная Америка), для которого учет возрастной структуры, численности и других демографических показателей проводился ежегодно с 1915 по 1960 г. (Killick, Clemens, 1963). Здесь доля возрастной группы 1.2 (4-леток) постоянно доминировала, колеблясь от 65 до 99% (в среднем 89,3%). Средняя же доля каждого из имевшихся остальных 3 возрастных классов составила $(100-89,3) : 3$, т.е. 3,6%. Эту величину можно рассматривать как оценку средней степени перекрывания поколений в популяции нерки р. Фрейзер.

Сало (Salo, 1991) приводит сводку возрастной структуры большого числа нерестовых популяций кеты с охватом всего видового ареала. Кроме самых южных азиатских и американских популяций, где довольно велика доля возраста 0.2, в остальных популяциях преобладает возраст 0.3, в среднем составляющий 60% всех учтенных рыб. Средняя по ареалу доля каждого из остальных встречающихся четырех возрастов, отражающая среднюю степень перекрывания поколений у кеты, — 9,8% (наш расчет). Подсчитанная таким же образом соответствующая оценка для чавычи, по данным Хили (Healey, 1991) о популяциях рек Юкон и Фрейзер, равна также 9–10%.

По данным Притчард (Pritchard, 1940), у кижуча в Британской Колумбии наблюдались семь возрастных классов, но 97,9% из 6312 изученных рыб принадлежали возрасту 1.1. В р. Колумбии из 4 найденных возрастных классов 84% составлял класс 1.1 (Marr, 1944, цит. по: Sandercock, 1991). Средняя доля недоминирующего возраста, по этим данным, составляет от 0,35 до 5,3%. Таким образом, из приведенных оценок следует, что степень перекрывания поколений у тихоокеанских лососей в среднем по ареалу или в крупной популяционной системе составляет около 6%.

В то же время чем ниже уровень иерархии внутривидовой подразделенности, тем больше размах изменчивости возрастной структуры. У нерки, возрастная структура которой особенно подробно исследовалась, среди популяций 8 основных озерных систем Бристольского залива доминируют возраста 2.2, 1.2 или 1.3, а средняя доля недоминирующего возрастного класса колеблется по пространству от 4,5 до 22%; среди пяти ручьевых субпопуляций в системе озера Алекнагик аналогичный показатель колеблется от 9 до 25% (расчет по данным: Rogers, 1987, приведенным в обзоре: Burgner, 1991), а среди субпопуляций в озере Азабачьем от 10 до 22,5% (Коновалов, 1980). Соответственно и степень перекрывания поколений на низших уровнях иерархии внутривидовой подразделенности также выше и изменчивее.

Стоит обратить внимание на то, что *степень перекрывания поколений соизмерима с интенсивностью стрэинга*. Это очень важное обстоя-

ительство, так как и стрэинг, и степень перекрывания поколений суть механизмы обмена генами между структурными компонентами популяционных систем, разобщенных во времени и в пространстве. Из изложенного выше следует, что по мере роста уровня популяционной иерархии интенсивность обмена генами уменьшается (см. также: Алтухов, 1989а). Небезынтересно, что сходный результат демонстрирует и попытка оценить на основе аллозимных данных интенсивность генной миграции на разных уровнях популяционной системы у горбуши (Zhivotovsy et al., 1994).

Соотношение полов и размерная структура. Как правило, для лососевых видов в целом за нерестовый сезон характерно равновесное соотношение полов. Вместе с тем, подобно возрастной структуре, соотношение полов значительно варьирует на низших уровнях популяционной иерархии – по пространству и во времени (см., напр., для кеты – Алтухов, 1974; Altukhov, 1981; для нерки – Foerster, 1954в; Алтухов и др., 1975а; Коновалов, 1980; для горбуши – Hunter, 1959; Иванов, 1968; Енютина, 1972; и др.). Как уже упоминалось, в связи с разной скоростью созревания самцов и самок их соотношение различается в разных возрастных классах. Так, в нерестовом стаде в самых младших возрастных классах резко преобладают, вплоть до 100%, самцы, особенно среди карликов, созревающих в пресной воде. Поэтому у симы, нерки, атлантического лосося, кумжи, радужной форели, где ощутима доля карликовых самцов, в проходной части популяции существенно преобладают самки (Skrochowska, 1969; Крогиус, 1979; Ершов, 1985; Зелинский, 1985; Okazaki, 1986а; Kato, 1991).

У тихоокеанских лососей в начале нерестового хода в реку наблюдается обычно преобладание самцов, примерное равенство полов в середине и ближе к концу хода – преобладание самок (рис. 2.5; Shapovalov, Taft, 1954; Pacific Salmon Life Histories, 1991). У семги, идущей на нерест в реку Печору, вначале мигрируют в основном самки, затем доля самцов увеличивается (Антонова, 1976). Повторно нерестующая печорская семга на 80% состоит из самок, а нерестующая в третий раз (единичные экземпляры) вся представлена самками.

Более разнообразная возрастная структура самцов сопряжена со значительно большей изменчивостью размеров тела. У самцов многих видов распределение по длине тела оказывается би- и даже тримодальным, тогда как самкам свойственна унимодальность. Особенно явно такая картина прослеживается у нерки (Алтухов, 1983а; 1989а; Алтухов, Варнавальская, 1983; рис. 2.6). У моноциклических лососей с наступлением полового созревания рост прекращается (Alm, 1959), поэтому быстро созревающие рыбы, а это, как уже говорилось, в основном самцы, образуют когорту мелких половозрелых особей. Для них характерен быстрый рост на ранних стадиях развития в пресноводный период (Foerster, 1954в; Крогиус, 1972; 1978; Saunders et al., 1982; Алтухов, Варнавальская, 1983; Thorpe, 1986).

Размеры рыб как адаптивный признак хорошо "пришлифованы" естественным отбором к характеру нерестовых рек: в крупных реках лосося обычно крупнее и упитаннее, что позволяет им покрывать

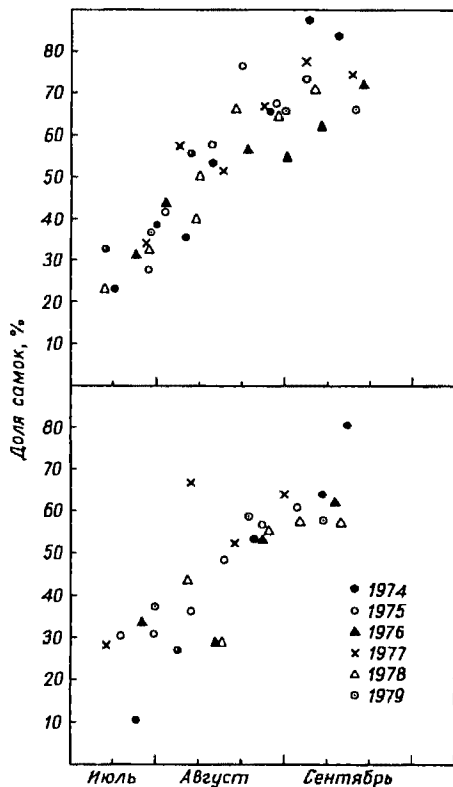


Рис. 2.5. Динамика соотношения полов в выборках горбуши из рек Фирсовки (вверху) и Лесной (внизу) (Южный Сахалин) на протяжении нерестового хода в 1974–1979 гг.

энергетические затраты (в реке лососи прекращают питаться) на пути к нерестилищам (Ricker, 1972; Смирнов, 1975; Beacham, 1984). Существенное влияние на размеры оказывает общая численность нагуливающих в океане стад, в том числе и стад близких видов как пищевых конкурентов, температурные и другие климатические факторы в нагульный период (Бирман, 1985; Healey, 1986; Pacific Salmon Life Histories, 1991), а также промысел, особенно селективный (Ricker, 1981; Healey, 1986; Бирман, 1985; Алтухов, 1983a, 1989a, 1994; Алтухов, Варнавская, 1983; Nelson, Soule, 1987).

Экология размножения и репродуктивное поведение. К периоду

нереста лососи приобретают брачный наряд, специфичный для разных видов. Это способствует их этологической репродуктивной изоляции в условиях свойственного им перекрывания нерестовых ареалов.

Размножаются лососи в реках и озерах (иногда в эстуариях рек), закапывая оплодотворенную икру в песчано-галечно-гравийном грунте, в местах с хорошо выраженным выходом грунтовых вод или подрусловым потоком (Aro, Shepard, 1967; Смирнов, 1975). При этом отмечается склонность разных видов и внутривидовых группировок к использованию характерных для них нерестовых участков. Так, кета в основном предпочитает участки рек с выходом грунтовых вод, сохраняющих и зимой необходимые для нее температуры. Летняя амурская кета размножается в руслах рек и притоках с подрусловым потоком, т.е. в условиях, предпочитаемых и горбушей, но нерестилища последней располагаются обычно выше по течению, чем у летней кеты, хотя иногда могут и перекрываться. Как отмечает Смирнов (1975), такие типичные нерестилища горбуши на больших площадях имеют сходный гидрологический режим и на них воспроизводятся чрезвычайно многочисленные популяции. Осенью горбуша нерестится вблизи выходов грунтовых вод, иногда в ключах.

Сима поднимается на нерест в верховья рек и мелкие притоки. Нерка может нереститься в верховьях крупных рек, но в основном использует для нереста литораль озер, а также ключи, ручьи и речки,

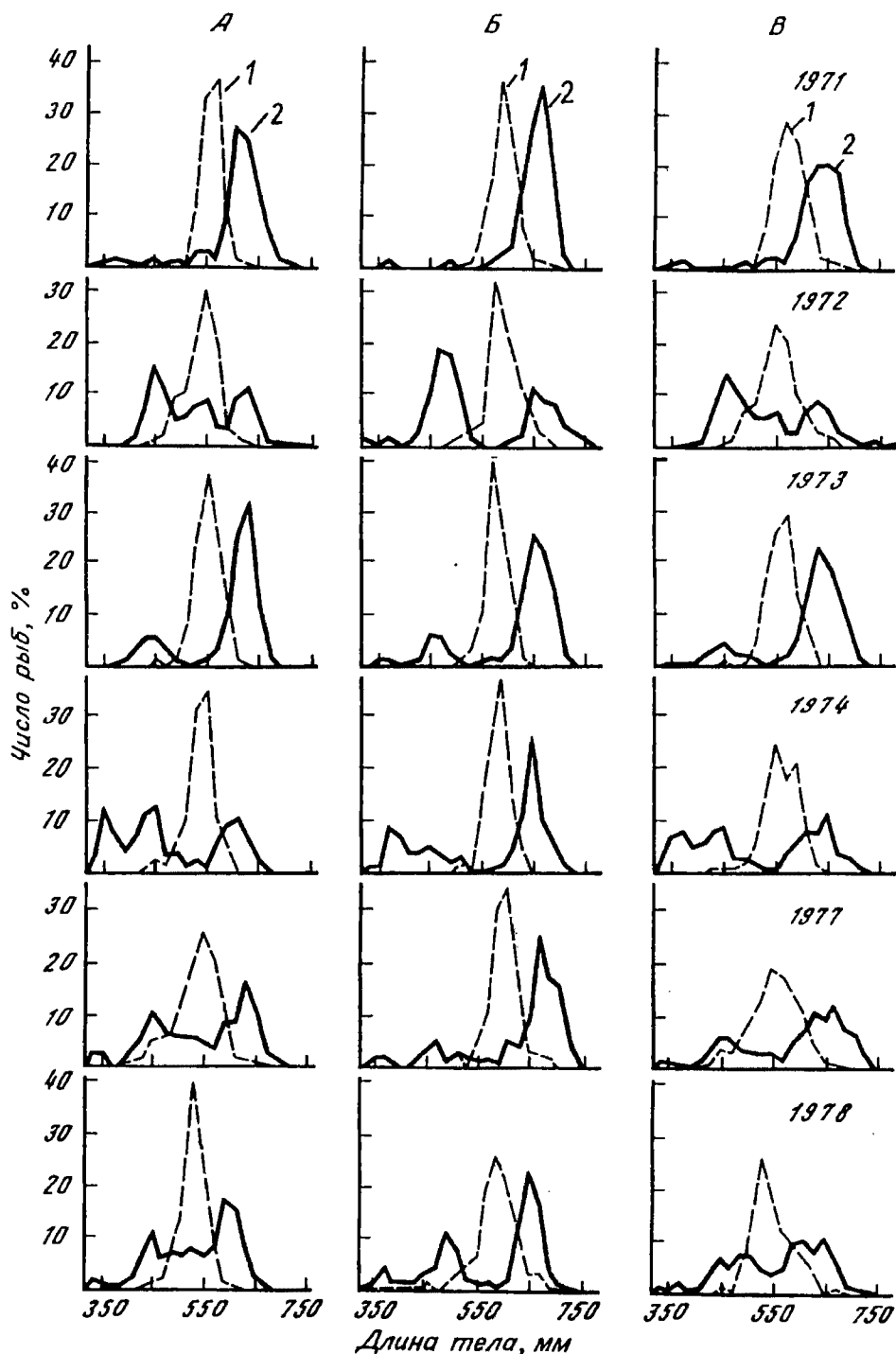


Рис. 2.6. Распределение длины тела самок (1) и самцов (2) в размножающейся части системы субпопуляций нерки оз. Азабачьего

А – весенняя раса; Б – летняя раса; В – стадо в целом. Величина выборок (в экз.): 1971 г. – 542, 1972 г. – 654, 1973 г. – 793, 1974 г. – 676, 1977 г. – 800, 1978 г. – 1090. Построено по данным С.М. Коновалова

впадающие в озера. Как правило, ее нерестилища также привязаны к выходам грунтовых вод. Кижуч нерестится в реках, или притоках, ключах, часто на мелких участках с небольшим течением. Чавыча выбирает относительно глубоководные участки с быстрым течением и крупнокаменистым грунтом (Смирнов, 1975; Коновалов, 1980).

Нерест у атлантического лосося принципиально не отличается от нереста тихоокеанских лососей, будучи приурочен лишь к несколько большим глубинам.

Большинство лососей размножаются в конце лета и главным образом осенью, но поздние стада кеты, кижуча и осенней чавычи нерестятся и зимой. Стальноголовый лосось и лосось Кларка откладывают икру преимущественно в конце зимы и весной (Павлов, 1989).

Для лососей характерна полигамия. Самки во время нереста обычно откладывают икру порциями в течение нескольких дней, причем каждый раз вокруг самки образуется "гнездовая группа", в которую входят 1–2 лидирующих и несколько сателлитных самцов. Самцы, как правило, также участвуют в нересте с несколькими самками, переходя из одной гнездовой группы в другую (Hanson, Smith, 1967; McCart, 1969; Симонова, 1975; Коновалов, 1980; Helle, 1981; Чебанов, 1979, 1982; Foote, 1988). Как пишет Хелли (Helle, 1981), иногда икра одной самки горбуши или кеты оплодотворяется более чем десятком самцов.

Хотя у многих лососей обычно наблюдают селективные (избирательные) скрещивания, т.е. предпочтение самкой крупных самцов, однако при определенных условиях (таких, как слишком мелководные нерестилища или маловодные годы, определенные соотношения размеров и половых групп и др.) весьма успешно участвуют в нересте и мелкие самцы (Чебанов, 1979; Коновалов, 1980; Алтухов, Варнавальская, 1983; Паренский, Ковалев, 1983; Gross, 1985; Паренский, 1992).

У сима, тихоокеанских форелей и особенно широко у атлантических лососей в нересте участвуют и карликовые самцы (Зелинский, 1985; Смирнов, 1975; Okazaki, 1986a; Kato, 1991). Зелинский (1985) отмечает, что у атлантического лосося по характеру полового созревания различают три типа самцов: карликовые самцы, погибающие после однократного или многократного созревания в пресной воде; карликовые самцы, созревающие и нерестящиеся в пресной воде и способные затем после ската в море возвращаться половозрелыми для повторного нереста; самцы, созревающие только после морского нагула. Информация о наличии и некоторых чертах карликовых форм у лососей дана в табл. 2.2.

2.4. ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА

Еще до проникновения подходов и методов популяционной генетики в ихтиологию накапливалась информация о внутривидовой неоднородности у рыб. Формировались представления о подразделенности вида на группировки, приуроченные к разным географическим локальностям и отличающиеся самыми разнообразными морфологическими и экологическими признаками (Heincke, 1898; Gilbert, 1914–1925, цит. по: Коно-

валов, 1971; Schmidt, 1917, 1930; детали см.: Алтухов, 1974). Позднее стали развиваться представления об адаптивной природе таких различий и их наследственной основе (см.: Кирпичников, 1933, 1935, 1943; Алтухов, 1969а, 1974; Ricker, 1972). Среди различных терминов для обозначения внутривидовых группировок у рыб наибольшее распространение получили "локальное стадо" или "локальная популяция" (в англоязычной литературе часто используется эквивалентный термин "stock", который был введен еще в 1938 г. на конференции по лососевым в Канаде (Анон, 1939, цит. по: Ricker, 1972).

Необходимо, однако, обсудить вопрос о термине "стадо", используемом в книге. Дело в том, что в англоязычной и русскоязычной литературе смысл его различен. Западные авторы под стадом подразумевают такую наименьшую самовоспроизводящуюся популяционную единицу, которую у нас чаще всего называют *субпопуляцией*, или *элементарной популяцией*, относя к стаду исторически сложившуюся систему подобных популяций, в той или иной мере изолированных друг от друга временем и(или) пространством в репродуктивный период (детали см.: Лебедев, 1967; Алтухов, 1974; Altukhov, 1981).

Впервые определение рыбного стада дал в 1962 г. К.П. Янулов, и оно представляется нам плодотворным по сей день: "Стадо – группа рыб, в достаточной степени обособленная в отношении района обитания, морфоанатомических и биологических особенностей. Особи, образующие стадо, должны иметь более или менее ярко выраженное родство, которое может поддерживаться, с одной стороны, путем обмена наследственными признаками между отдельными мелкими биологическими единицами (популяциями), входящими в его состав, а с другой – в результате отсутствия значительного потока наследственных признаков со стороны других генетических группировок. Существенной чертой стада является то, что его обилие (численность и биомасса) определяется факторами среды (биогенной и абиогенной), действующими в пределах границ стада и, следовательно, влияющими на пополнение запасов, рост и смертность внутри него" (Янулов, 1962, с. 285–286). Именно таковы изолированные стада лососевых, размножающихся, благодаря развитому хомингу, в определенных, всегда одних и тех же реках и озерах.

Согласно Риккеру (Ricker, 1972), консервативная оценка общего числа стад лососевых на обоих берегах Тихого океана может составить около 10 тыс. и более.

Наиболее крупные внутривидовые подразделения обычно связывают с географическими районами нерестового или нагульного ареалов. Например, у азиатской горбуши по районам нагула выделяют япономорское, тихоокеанское и охотоморское стада (Гриценко, 1981; Ефанов, 1989). У атлантического лосося – западно-атлантическую, восточно-атлантическую и балтийскую группы (Stahl, 1987). Лососи одного вида из разных речных или озерных бассейнов различаются многими биологическими параметрами (Ricker, 1972; Смирнов, 1975; Бирман, 1981; Thorpe, 1986; Beacham et al., 1987, 1988; Дирин, 1980; Pacific

Salmon Life Histories, 1991; и мн. другие). Для многих видов характерно наличие в одном крупном бассейне сезонных рас, например, летняя и осенняя расы амурской кеты; ранние и поздние подходы горбуши в некоторых регионах; яровая и озимая или летняя и осенняя расы у нерки во многих озерах; весенняя, летняя и осенняя расы у чавычи и т.д. (Берг, 19486; Иванков, 1967; 1971; Ricker, 1972; Смирнов, 1975; Гриценко, 1981; Бирман, 1981; Коновалов, 1981; Foerster, 1968; Pacific Salmon Life Histories, 1991).

Сейчас уже многими исследованиями доказано, что природные локальные стада лососей далеки от панмиксии и представляют собой иерархически организованные популяционные системы (Altukhov, 1971, 1981, 1990; Алтухов, 1973, 1974; Салменкова, 1989; Altukhov, Salmenkova, 1981, 1991). Хорошо известно, что субпопуляционная структура таких популяций упорядочена во времени и пространстве. На примере разных видов лососевых можно показать, как во время нерестовой миграции из океана в реки и озера мигрируют группы субпопуляций, из поколения в поколение и из года в год воспроизводящие одну и ту же картину биологической динамики. Например, у кеты и горбуши в начале нерестового хода преобладают самцы, в середине хода соотношение полов выравнивается, а в конце нерестовой миграции преобладают самки (см. рис. 2.5) (Bakkala, 1970; Енютина, 1972; Алтухов, 1974). У горбуши на Юго-Восточной Аляске наблюдаются три основных подхода, сформировавшиеся на основе температурных адаптаций. Они различаются и микрогеографически: ранний подход идет в материковые реки, замерзающие зимой, поздний подход – в более прогревающиеся реки на островах с морской стороны, а средний – в реки на островах с материковой стороны (Sheridan, 1962). У нерки во многих водоемах четко разделены во времени ранне- и позднемигрирующие группы субпопуляций, получившие название весенней и летней рас, а внутри рас прослеживаются начало, середина и конец подхода (Foerster, 1968; Коновалов, 1980; Killick, 1955, цит. по: Burgner, 1991). Число подобных примеров легко умножить. Такая темпоральная или пространственная изоляция популяций хорошо скоррелирована с их уникальными биологическими чертами (Алтухов, 1974; Алтухов и др., 1980).

2.5. ОБЩАЯ, РЕПРОДУКТИВНАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКИ ЭФФЕКТИВНАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ ЛОСОСЕВЫХ

Об общей численности лососевых позволяет судить статистика промысловых уловов. Гроот и Марголис (Groot, Margolis, 1991) указывают, что общий ежегодный вылов тихоокеанских лососевых в последние годы составляет примерно 800 тыс. т, что в пересчете на численность соответствует 200–300 млн. рыб. Извлечения из этой же сводки по отдельным видам дают следующие величины уловов (табл. 2.3).

Таблица 2.3. Мировые уловы тихоокеанских лососевых
(из: Pacific Salmon Life Histories, 1991)

Вид	Годы	Среднегодовой вылов, млн рыб	Вид	Годы	Среднегодовой вылов, млн рыб
Горбуша	1978–1981	160	Кижуч	1952–1976	~ 12
Кета	1978–1981	45,8	Сима (у Хоккайдо и Хонсю)	1970–1977	~ 1
Нерка	1978–1981	41,2			
Чавыча	1970–1979	~ 5–6			

Следовательно, общая численность взрослых тихоокеанских лососей, включая рыб, не изымаемых промыслом, возможно, в 1,5–2 раза больше (промысел изымает 50–80% идущих на нерест рыб) (Аро, Shepard, 1967; Foerster, 1968; Ricker, 1972). О численности стальноголового лосося можно судить по данным Шепарда (Shepard, 1972), который оценил ее примерно в 1,5 млн особей на американском побережье Тихого океана. Общие уловы атлантического лосося составляют ≈ 12–14 тыс. т (Алексеев, 1988), что соответствует 2–3 млн взрослых особей.

Численности отдельных речных популяций варьируют от нескольких сотен до нескольких сотен тысяч особей. Богатейшую информацию о численности практически всех учтенных нерестовых популяций пяти видов тихоокеанских лососей в Британской Колумбии дают Аро и Шепард (Аро, Shepard, 1967; как пример, рис. 2.7, 2.8). Британская Колумбия – это большой регион в центре ареалов лососей на американском побережье, где насчитывается более 1500 нерестовых рек, озер, притоков, поэтому здесь, очевидно, можно наблюдать типичные характеристики популяций.

Если проанализировать приводимые авторами очень подробные карты распределения численностей за 1951–1962 гг., то можно извлечь следующие данные (табл. 2.4).

Таким образом, малые популяции у всех видов преобладают; наиболее многочисленны популяции горбуши, наименее – чавычи.

Приводимые оценки представляют в данном случае величины *репродуктивной* численности популяций (N_r), т.е. количество особей, принимающих непосредственное участие в размножении. Особый интерес представляют оценки *генетически эффективной* численности популяций (N_e), которая передает генофонд следующему поколению и фактически всегда меньше репродуктивной численности, так как на нее влияют такие параметры популяции, как соотношение полов в репродуктивный период, индивидуальная изменчивость плодовитости, периодические колебания численности и др. Как показано в гл. 1, именно

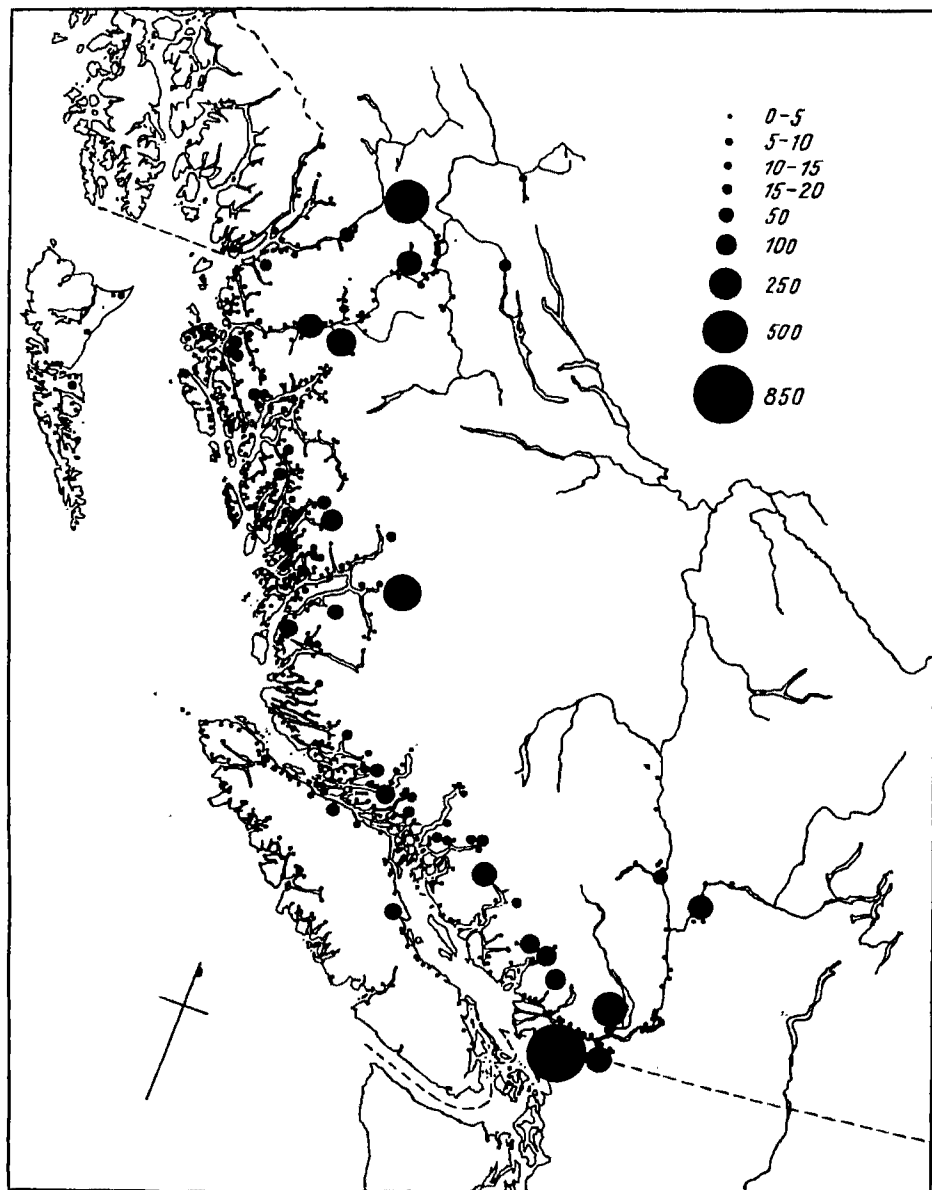


Рис. 2.7. Средняя ежегодная численность производителей (тыс. рыб) горбуши поколений нечетных лет в реках Британской Колумбии в 1951–1961 гг. (из: Aro, Shepard, 1967)

эффективная численность определяет характер и динамику генетических процессов в популяциях.

Что касается лососевых, то у тихоокеанских видов, как мы видели выше, средняя степень перекрывания поколений невелика и ею в ряде случаев при расчетах N_e можно пренебречь. Однако в конкретных популяциях при значительной доле недоминирующих возрастных классов степень перекрывания поколений может быть весомой. В таком

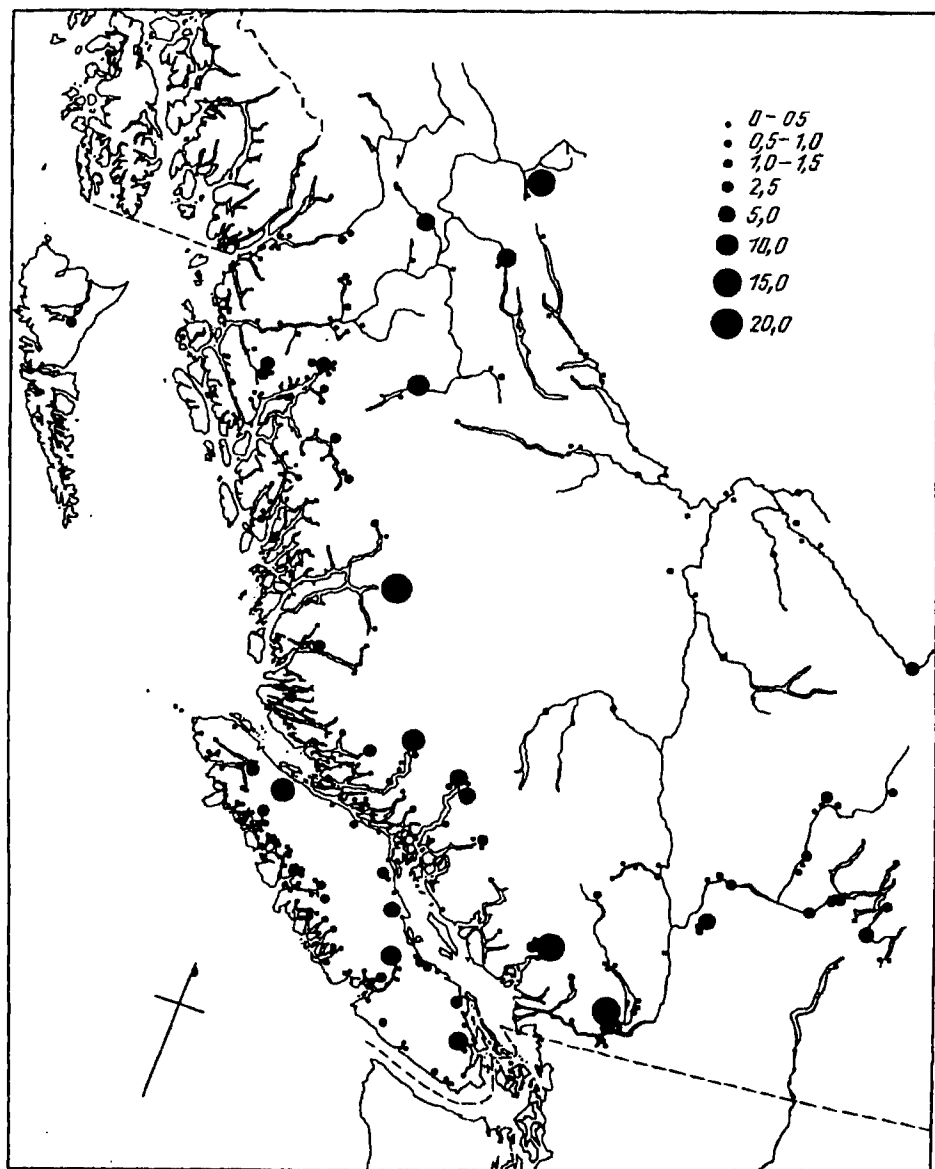


Рис. 2.8. Средняя ежегодная численность производителей (тыс. рыб) чавычи в реках Британской Колумбии в 1951–1962 гг. (из: Aro, Shepard, 1967)

случае, как показано Уэллсом (Waples, 1990a, b), эффективная величина популяции на поколение (в его обозначении) эквивалентна gN_b , где g – продолжительность поколения (средний возраст созревания), а N_b – эффективное число производителей в данном году (что аналогично приведенной выше формуле Ней и Имазуми; см. гл. 1). Уэллс (Waples, 1990a, b) и Таджима (Tajima, 1992) предлагают различные статистические методы для оценки величины N_b на основе временной изменчивости аллельных частот в поколениях одной популяции.

Таблица 2.4. Характеристика численности популяций тихоокеанских лососей Британской Колумбии (обработка данных Aro, Shepard, 1967)

Вид	Число обследованных локальностей	Диапазон численности популяций, тыс. особей	Доля "малых" популяций, %
Горбуша	1115	От менее 5 до 850	78,4
Кета	835	От менее 1 до 75	78,7
Нерка	298	От менее 1 до 400	77,2
Кижуч	857	От менее 1 до 50	95,8
Чавыча	269	От менее 0,5 до 20	95,2

Для атлантического лосося Л'Аби-Лунд (L'Abée-Lund, 1989) оценил величину g для расчета N_e с перекрыванием поколений как равную 4,4. Этот же автор, исследовавший всю популяцию атлантического лосося в одной из норвежских рек (вся популяция целиком была умерщвлена обработкой ротеноном для предотвращения распространения паразита *Gyrodactylus salaris*), определил величины N_b и N_e с учетом соотношения полов и вклада в размножение большей фракции половозрелых карликовых самцов. N_b оказалось равным 71,7 особям, а N_e на поколение — 315 при общей численности половозрелых рыб в реке равной 2543 особям, т.е. $N_e/N_r = 0,124$.

Из литературы о тихоокеанских лососях нам известны лишь две попытки определить эффективную численность, предпринятые для заводских популяций. По оценкам Саймона с сотр. (Simon et al., 1986), с учетом соотношения полов, средней и дисперсии размера семьи, у кижуча N_e составила около 150 особей, что соответствует примерно 3% средней многолетней численности производителей, возвращающихся на завод Бик Крик (бассейн р. Колумбия). По данным Киджима и Фуджио (Kijima, Fujio, 1984) для 37 заводских популяций кеты в Японии, средняя величина N_e равна 949, т.е. около 35% средней численности возвращающихся в реку производителей.

Мы оценили эффективный размер в естественно размножающихся субпопуляциях нерки оз. Азабачьего (Камчатка) (Алтухов и др., 1975а, б), методом прямого подсчета производителей и соотношения полов на нерестилищах. N_e в этом случае оказалась равной примерно 200 особям, что составляло 10% среднего за несколько лет числа производителей на отдельном нерестилище. Анализ данных Марриотта (Marriott, 1964) о численностях производителей в ручьях и чашах бассейна р. Вуд на Аляске дал близкую оценку N_e , равную 174 особям, т.е. около 3,6% средней численности нерестовых субпопуляций (Алтухов, 1989а).

Исходя из этих оценок и принимая, что величина 20% от N_r по-видимому, не очень далека от верхних значений N_e , мы обработали материалы сводки Аро и Шепарда (Aro, Shepard, 1967) по учету численностей 5 видов тихоокеанских лососей Британской Колумбии.

Полученные результаты представлены в табл. 2.5, которая содержит сведения о числе учтенных популяций, а также о геометрической и

Таблица 2.5. Оценки репродуктивной (N_R) и эффективной (N_e) величин популяции у лососевых (по демографическим данным)

Вид	Число изученных популяций	N_R (среднее $\pm SE$)		N_e 20% гармонического среднего N_R	Литературный источник
		Геометрическое	Гармоническое		
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (Канада)	874	3870 $\pm$ 22,1	3300 $\pm$ 22,2	660	Aro, Shepard, 1967
<i>O. keta</i> (Канада)	835	1392 $\pm$ 9,0	850 $\pm$ 9,1	170	Тот же
<i>O. tshawytscha</i> (Канада)	269	480 $\pm$ 5,5	343 $\pm$ 5,6	69	"
<i>O. nerka</i> (Канада)	298	1809 $\pm$ 56,9	1100 $\pm$ 57,3	220	"
<i>O. kisutch</i>	857	800 $\pm$ 4,2	630 $\pm$ 4,2	126	"
<i>Salmo salar</i> (Норвегия)	17	279	63	52	Hesthagen, Hansen, 1991

гармонической средней их репродуктивной численности (N_r). Величины N_e найдены как соответствующие 20% гармонической средней N_r , т.е. дана консервативная оценка. Поскольку для "четного" и "нечетного" поколений горбуши величины N_e практически не различаются, мы сочли возможным объединить данные для обоих поколений. Кроме того, из табл. 2.5 видно, что среди тихоокеанских лососей минимальная N_e свойственна чавыче, а максимальная – горбуше. Оценка N_e для *S. salar* сделана по данным о промысловых уловах в реках Норвегии, с учетом перекрывания поколений.

Подводя итог изложенному выше о репродуктивной биологии лососей, и прежде всего видов рода *Oncorhynchus*, подчеркнем их особенности, которые наиболее важны в контексте генетики популяций.

Во-первых, моноцикличность, что вкупе с фактом резкого преобладания в репродуктивной структуре многих стад лишь одной возрастной группы препятствует существенному перекрыванию поколений во времени.

Во-вторых, инстинкт родного дома, способствующий не только макрогеографической, но и микрогеографической изоляции, вплоть до уровня субпопуляций, привязанных к разным типам нерестилищ.

В-третьих, относительно небольшая эффективная численность локальных субпопуляций, не исключая умеренного случайного дрейфа генов во времени и пространстве.

Все эти моменты будут более детально рассмотрены в соответствующих разделах книги (гл. 4, 5), посвященных внутри- и межпопуляционной генетической дифференциации у лососей. Ее количественные оценки возможны, однако, лишь на основе явления генетического полиморфизма видов, ставшего доступным анализу благодаря успехам биохимической и молекулярной генетики. Рассмотрим эти данные.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ БЕЛКОВ И НУКЛЕИНОВЫХ КИСЛОТ

Генетическая изменчивость особей, составляющих популяцию, в конечном счете сводится к изменчивости молекулярной структуры индивидуальных ДНК. Часть этой изменчивости проявляется в первичной структуре непосредственных продуктов генов – белков – и связанных с ними систем антигенов организма.

3.1. БЕЛКИ

Не останавливаясь подробно на описании определяющей роли ДНК в механизме наследственности (отсылаем читателя к сводкам: Harris, 1977; Айала, Кайгер, 1987; Льюин, 1987), напомним несколько основных положений относительно генетического контроля синтеза белков и их наследственной изменчивости.

1. Молекула ДНК является носителем информации о первичной структуре всех белков организма.

2. Аминокислотная последовательность конкретного белка непосредственно отражает последовательность нуклеотидов соответствующего гена (участка ДНК или генного локуса).

3. Один структурный ген (цистрон), как правило, кодирует синтез одной полипептидной цепи¹.

4. Многие белки с четвертичной структурой (например, гемоглобин, различные ферменты) состоят из нескольких полипептидных цепей или субъединиц, кодируемых разными генными локусами.

5. Определенные мутационные изменения нуклеотидной последовательности гена приводят к заменам отдельных аминокислот соответствующего белка, что можно регистрировать по изменению свойств белковой молекулы.

Индивидуальные различия на уровне белка выявляются либо иммунологическими тестами, либо методами электрофореза. В иммунологических работах, проводившихся на рыбах в 50–60-е годы, была обнаружена индивидуальная изменчивость эритроцитарных антигенов (группы крови). С их помощью появилась возможность выявлять дискретные молекулярно-генетические различия между особями, а по соотношению числа особей, относящихся к разным генетическим типам, – и различия

¹ Известны случаи перекрывающихся и альтернативных генов, когда один ген является одновременно частью другого гена, или отдельная последовательность ДНК принимает участие в кодировании разных белков (см., например, Льюин, 1987).

между популяциями или их компонентами (см.: Алтухов и др., 1964, 1969а, б; Алтухов, 1969а, 1974; de Ligny, 1969; Hodgins, 1972; Utter, 1991). Однако уже в 60-х годах иммунологические тесты в популяционных исследованиях были практически вытеснены методами электрофоретического разделения генетически детерминированных и отличающихся зарядом вариантов молекул одного и того же белка. Для электрофореза использовали гели-носители (из агара, крахмала, полиакриламида и др.) с последующим их гистохимическим окрашиванием на ферментативную активность или другие специфические свойства белковой молекулы (Hunter, Markert, 1957). Этот метод, названный методом зимограмм, оказался более простым и удобным, поскольку дал возможность разделять варианты белков, в том числе ферментов, непосредственно из жидкостей или экстрактов тканей организма и таким образом выявлять генетический полиморфизм у любых биологических видов. Как правило, индивидуальные варианты белков, встречающиеся у особей одной популяции, наследуются строго в соответствии с законами Менделя, причем обычно наследование соответствует кодоминантному, т.е. в гетерозиготе активны оба аллельных гена. Очевидно, такая изменчивость прямо подпадает под определение генетического полиморфизма, данное еще Э. Фордом (Ford, 1940, с. 498) и трактующее это явление как наличие в одной и той же популяции *"двух или более хорошо различимых форм, способных появляться в потомстве одной самки и встречающихся с частотой, достаточно высокой для того, чтобы исключить поддержание самой редкой из них повторяющимися мутациями"*.

Целый ряд структурных генов высших организмов и прежде всего локусы, ответственные за синтез белков с ферментативной активностью, представляют собой множественные цистроны. Множественность соответствующих структурных генов адекватна множественности синтезируемых под их контролем белков, и это явление, как правило, регистрируется методом электрофореза.

Генетически детерминированные молекулярные формы одного и того же фермента, отличающиеся по первичной структуре, получили название *изоферментов*, или *изозимов* (Hunter, Markert, 1957; Markert, Moller, 1959; Корочкин и др., 1977). Изоферменты, кодируемые аллелями одного и того же гена и отражающие внутривидовой полиморфизм, предложено называть *аллозимами* (Prakash et al., 1969).

Гены, кодирующие синтез изоферментов, проявляют обычно дифференциальную активность в различных тканях. Если в одной и той же ткани, на одной и той же стадии ее развития функционируют два (или более) соответствующих локусов, а кодируемый ими белок построен из нескольких субъединиц, т.е. имеет четвертичную структуру, то в таких изоферментных системах формируются "гибридные" молекулы, легко обнаруживаемые электрофоретически.

Так, например, у многих видов животных изоферменты малатдегидрогеназы (димер) и лактатдегидрогеназы (тетрамер) кодируются в одной ткани как минимум парой независимых локусов каждый

и соответственно при электрофоретическом разделении выявляются три и пять зон ферментативной активности, образовавшихся в результате свободной ассоциации двух субъединиц в одном случае в димерные, а в другом – в тетрамерные молекулы. Мутация по любому из локусов, отражающаяся на суммарном заряде молекулы, увеличивает множественность изоферментов, однако генетическая интерпретация такого рода изменчивости при кодоминантном типе наследования трудностей не представляет (рис. 3.1). Некоторые затруднения возможны при одновременной изменчивости нескольких локусов, контролирующих данный фермент в одной и той же ткани, и совпадении подвижностей некоторых белковых зон в геле. В подобном случае необходимо исследовать другие ткани, в которых эти генные локусы различаются экспрессией. Основное затруднение бывает связано с наличием так называемых ноль-аллелей, когда синтез субъединицы или вовсе не происходит, или же продукт образуется, но не обладает ферментативной активностью. Вместе с тем понятно, что эффект такого гена может быть надежно зарегистрирован в гомозиготе по отсутствию зоны ферментативной активности на электрофореграмме. В гетерозиготном состоянии соответствующий аллель может быть обнаружен только в случае неполного доминирования (кодоминантности) нормального аллеля ("эффект дозы").

Первая работа, продемонстрировавшая наследственный биохимический полиморфизм у лососевых, появилась в 1969 г. (Hodgins et al., 1969). Это исследование было выполнено на нерке с использованием электрофореза сыворотки крови в крахмальном геле с последующим гистохимическим окрашиванием на активность фермента лактатдегидрогеназы (ЛДГ).

Каждая особь нерки имела один из трех встретившихся в выборке фенотипов ЛДГ, что, как предположили авторы, отражало наличие двух аллелей в локусе *LDH-B**. Анализ нескольких выборок разной географической локализации показал, что они отличались частотами аллелей.

Однако посемейный анализ проведен еще не был, и генетическая информация основывалась на общих принципах биохимической генетики и по аналогии с другими видами животных. С тех пор генетико-биохимическими исследованиями охвачены многие сотни видов из всех главных таксонов. Число открытых и в той или иной степени охарактеризованных полиморфных генетических систем измеряется десятками у наиболее изученных в этом отношении видов (Корочкин и др., 1977; Nevo et al., 1984; Алтухов, 1983а, 1989а; Глазко, Созинов, 1993; Ward et al., 1994), в том числе у лососевых (May, 1980, 1992; Shaklee et al., 1990в, с; Jorde, 1994; Салменкова, 1973).

В связи с тетраплоидным происхождением геном лососевых дуплицирован, что нашло отражение в повышенной множественности белковых и изоферментных систем этих рыб. Показано, что в процессе эволюции от общего тетраплоидного предка лососевые утратили около 50% дублицированных генов (Allendorf et al., 1975; Allendorf, Thorgaard, 1984), т.е. продукты таких генов невозможно обнаружить. Другие

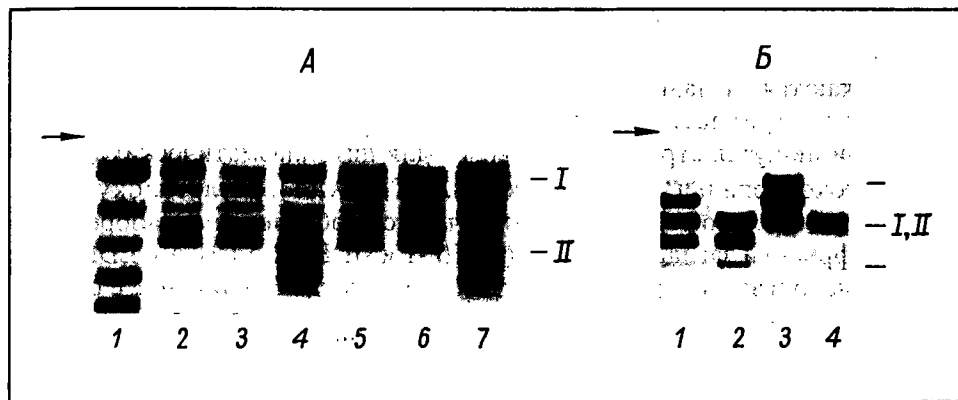


Рис. 3.1. Электрофоретические варианты лактатдегидрогеназы сыворотки крови нерки (А) и малатдегидрогеназы мышц горбуши (Б)

А: I – locus *LDH-B1**; II – locus *LDH-B2**; полиморфизм обусловлен аллельными вариантами локуса *LDH-B2**; генотипы 1 – 120/120; 2, 3, 5, 6 – 100/100; 4, 7 – 100/120; Б: изолокусы *MDH-B1,2**, генотипы 1 – 75/127; 2 – 100/127; 3 – 100/75; 4 – 100/100

дуплицированные гены дивергировали настолько, что их белковые продукты, сохранив свою функцию, например, ферментативную активность, приобрели те или иные различия в структуре, позволяющие разделять их методами электрофореза. Часть же дуплицированных локусов не дивергировала, по крайней мере настолько, что их продукты невозможно разделить электрофоретически.

Например, у радужной форели из 33 исследованных белковых локусов по 10 не удалось выявить дубликацию; 15 локусов сохранили типичную для дубликации экспрессию и ныне полностью "диплоидизированы", т.е. сегрегируют по дисомному типу; 8 локусов, сохранив дубликацию, не проявляют никакой дивергенции (Allendorf, Thorgaard, 1984).

Последний тип локусов, сохранившихся в ходе диплоидизации и представленных практически идентичными аллелями, которые однозначно нельзя отнести к какому-то одному из двух локусов, названы *изолокусами*, а их общие аллели *изоаллелями*.

Относительно детального описания генетической интерпретации изменчивости белков, выявляемой электрофоретическими методами, отсылаем читателя к работе Уитера и др. (Uiter et al., 1987). Приводим также типичные для лососевых электрофоретические белковые варианты, кодируемые разными генами и выявленные в наших исследованиях (см. рис. 3.1 и 3.2).

Остановимся на описании последней номенклатуры генов, кодирующих белки рыб. Она была предложена Комитетом по номенклатуре Американского ихтиологического общества и получила сейчас широкое распространение (Shaklee et al., 1990a). Здесь мы придерживаемся этой номенклатуры.

1. Поскольку обозначения генов совпадают с обозначениями соответствующих им белков (ферментов), начнем с них. Для обозначения ферментов сохраняются сокращенные названия, рекомендованные Ко-

митетом по номенклатуре при Международном биохимическом союзе (IUBNC, 1984, Enzyme nomenclature. Acad. Press. Orlando, Florida). Они изображаются заглавными буквами (LDH, PGM, ADA и т.п.). При известной внутриклеточной локализации фермента перед его аббревиатурой пишутся строчные буквы: *s* – для цитоплазматических и *m* – для митохондриальных ферментов (*sAAT*, *mAAT*). Мультилокусные ферменты, т.е. изоферменты, обозначаются добавлением к аббревиатуре цифры или заглавной буквы (*sIDHP-1* и *sIDHP-2*; *LDH-A* и *LDH-B*). Буквы используются только в тех случаях, когда ортология с соответствующими ферментами других таксонов хорошо установлена. Термины *ортология* и *паралогия* обычно используются для описания молекулярной гомологии. *Ортология* отражает межвидовую гомологию (например, гены, кодирующие субъединицу *LDH-A* у разных видов рыб), а *паралогия* отражает общность эволюционного происхождения (например, субъединицы *LDH-A*, *-B* и *-C* у одного и того же вида). Если информация об ортологии отсутствует, то в обозначениях локусов используются цифры (*MEP-1*, *MEP-2*, *MEP-3*), причем для лососевых нумерация возрастает по мере увеличения миграционной подвижности в геле от анода к катоду. Пока ортология установлена для 4 изоферментных систем: креатинкиназы *СК-A*, *СК-B*, *СК-C* и *СК-D*; глюкозофосфатизомеразы *PGI-A*, *-B*, *-C*; лактатдегидрогеназы *LDH-A*, *-B*, *-C*; цитоплазматической малатдегидрогеназы *sMDH-A*, *sMDH-B*.

Гены, кодирующие ферменты или их субъединицы, обозначаются той же аббревиатурой. Для различения обозначений генов и белков первые рекомендуется писать курсивом и отмечать "звездочкой" (*MP1** – генетический локус, кодирующий фермент маннозофосфатизомеразу). Для многолокусных систем используется цифровая нумерация: *LDH-A1** и *LDH-A2**, *LDH-B2**, в том числе для изолокусов лососевых – *sAAT-1,2**; *sMDH-A1,2**; *sMDH-B1,2**. Для регуляторных локусов используется суффикс *r* – *PGM-1r**. Аллели рекомендуется обозначать величиной относительной электрофоретической подвижности, которая соотносится с подвижностью самого частого аллеля, принимаемой за 100, например, аллели *LDH-A1*100* и *LDH-A1*140* или просто аллели **100* и **140* в соответствующем контексте. Если продукт аллеля мигрирует от старта к катоду, его подвижность обозначается числом со знаком минус: *–*100*, *–*80*.

Для удобства таксономических сравнений рекомендуются также буквенные или цифровые обозначения аллелей, начиная от "а" или 1 с увеличением соответственно электрофоретической подвижности к аноду.

Для аллелей, связанных с количественными вариантами, предложены обозначения **QO* (отсутствие активности продукта, нуль-аллель), **QL* (уменьшение концентрации или активности продукта) и **QE* (увеличение концентрации или активности продукта).

Ниже дано описание полиморфных изоферментных систем и соответствующих им локусов, наиболее детально исследованных у лососей.

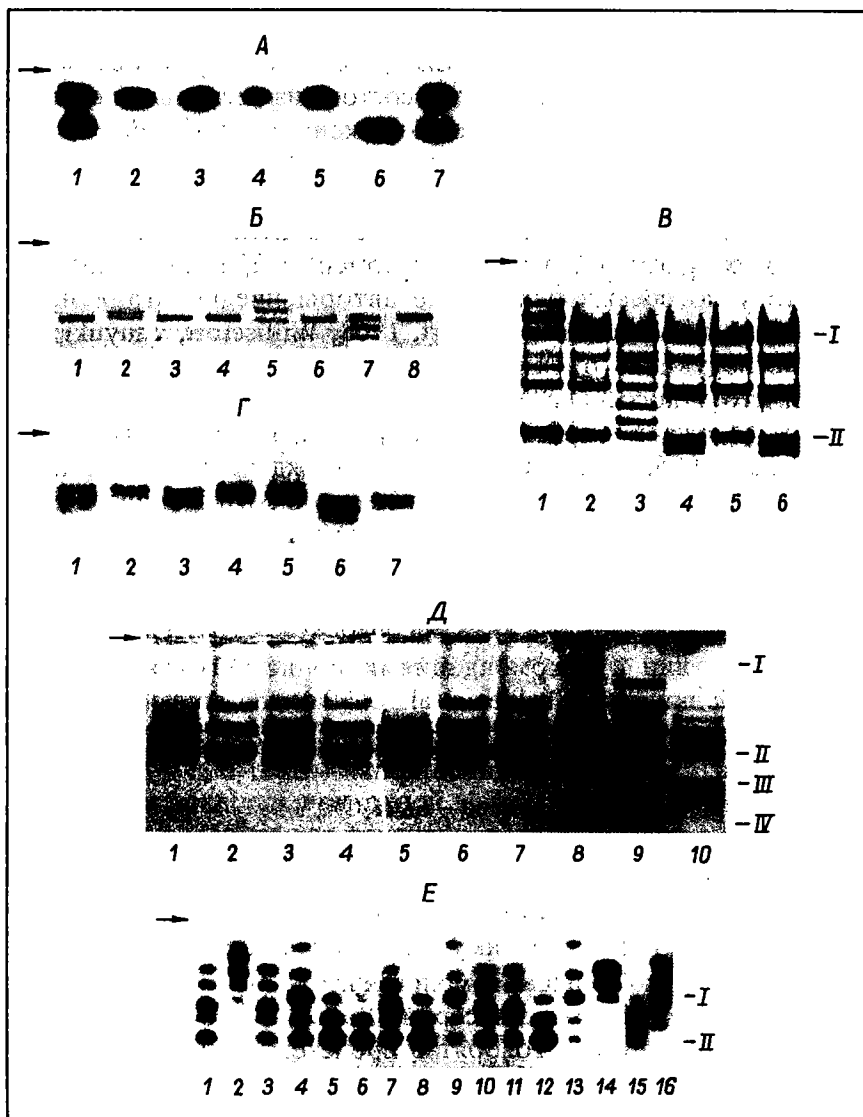


Рис. 3.2. Примеры полиморфных ферментных систем у лососевых

А – фосфоглюкомутаза у иерки, мышцы; мономер, кодируется локусом *PGM-2** с двумя аллелями; геоти́пы: 1, 7 – 100/135; 2–5 – 100/100; 6 – 135/135 (крахмальный гель, буфер по: Poulick, 1957); Б – 6-фосфоглюконатдегидрогеназа горбуши, эритроциты, мышцы; димер, кодируется локусом *PGDH** с 3 аллелями; геоти́пы: 1, 3, 4, 6, 8 – 100/100; 2 – 100/94; 5 – 100/89; 7 – 100/106 (полиакриламидный гель, буфер по: Peacock et al., 1965); В – фосфогексонизомераза горбуши, сердце; кодируется двумя полиморфными локусами *PGI(GPI)-A** (II) и *PGI-B** (I); геоти́пы: 1 – 100/100/100/60; 2, 5 – 100/100/100/100; 4, 6 – 100/110/100/100; 3 – 100/80/100/100 (метод см. Б); Г – аспаратаминотрансфераза кеты, мышцы; димер, кодируется двумя изолюкусами *AAT-1,2**; геоти́пы: 2, 4, 5, 7 – 100/100/100/100; 1, 3 – 100/100/100/118; 6 – 100/118/100/118 или 118/118/100/100 (полиакриламидный гель, буфер по: Peacock et al., 1965); Д – лактатдегидрогеназа кеты, мышцы; тетрамер, кодируется четырьмя локусами – *LDH-A1** (I) с двумя аллелями и мономорфными *LDH-A2** (II), *LDH-B1** (III) и *LDH-B2** (IV); геоти́пы: 1, 8, 10 – 100/250; 2–4, 6, 7, 9 – 100/100; 5 – 250/250; (полиакриламидный гель, буфер по: Peacock et al., 1965). Из-за перекрывания подвижностей ряда фракций в гетерозиготном варианте вместо ожидаемых 15 полос наблюдается 8–9 полос; Е – изоцитратдегидрогеназа кеты, печень; кодируется двумя локусами – мономорфным *IDHP-1** (I) и более активным *IDHP-2** (II) с четырьмя аллелями; геоти́пы: 1, 3, 7, 10, 11 – 100/43; 2 – 43/25; 4, 9, 13 – 100/25; 5, 6, 8, 12 – 100/100; 14 – 3/43; 15 – 100/8; 16 – 3/8 (крахмальный гель, буфер по: Cross, P. vn. 19 1)

3.1.1. Ферменты с тетрамерной четвертичной структурой

Лактатдегидрогеназа (ЛДГ, LDH, Е.С.: 1.1.1.27) лососевых представлена сложной системой, которая состоит из нескольких серий изоферментов, обладающих хорошо выраженной тканевой специфичностью. Такая множественность, по мнению большинства исследователей, как уже говорилось, связана с тетраплоидной природой лососевых, и, следовательно, с дубликацией генов. Если у млекопитающих, птиц и многих других животных изоферменты ЛДГ кодируются 3 локусами, то у лососевых некоторые авторы предполагали наличие 8 локусов и более (Massaro, Markert, 1968; Williscroft, Tsuyuki, 1970). Однако последующие биохимические и генетические исследования показали, что у лососевых система изоферментов ЛДГ кодируется 5 локусами (Алтухов и др., 1970; Bailey et al., 1976; Lim, Bailey, 1977; Allendorf et al., 1975; Рябова-Сачко, 1977). Каждый из локусов контролирует синтез соответствующей полипептидной субъединицы, а объединение последних в гомо- и гетеротетрамеры различного состава формирует сложный изозимный спектр ЛДГ. На рис. 3.3 представлены фотография изоферментной системы ЛДГ в тканях глаза у трех разных особей нерки.

В соответствии с рекомендациями по номенклатуре локусов, кодирующих белки рыб (Shaklee et al., 1990a), для локусов мышечной ЛДГ предложены обозначения *LDH-A1** и *LDH-A2**, для локусов ЛДГ сердца, печени, глаза, эритроцитов крови – *LDH-B1** и *LDH-B2**, для локусов специфической ЛДГ глаза – *LDH-C**.

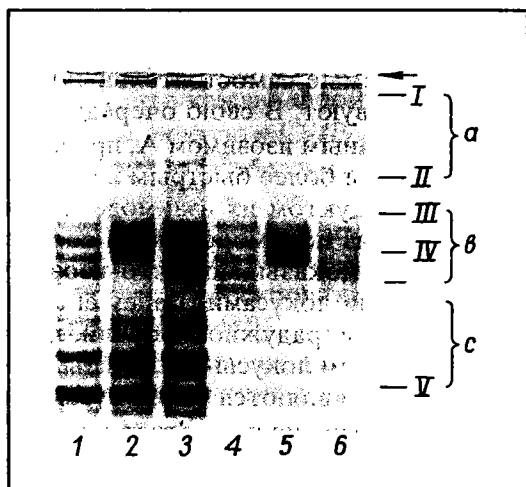
В ряде исследований показана гомология кинетических, биохимических и иммунологических свойств изозимов серии А лососей изозиму ЛДГ мышечной ткани (M_4) млекопитающих и птиц, а изозимов серии В – соответственно изозиму сердечной ткани (H_4). Кроме того, показана значительно бóльшая гомология изозимов внутри одной серии, чем между изозимами разных серий (Bailey, Wilson, 1968; Massaro, Markert, 1968). Эти факты говорят о происхождении серии изозимов ЛДГ у лососей путем дубликации локусов "мышечного" и "сердечного" изозимов при полиплоидизации.

Интересно, что тетраплоидия закрепила у большинства лососей как бы константную гетерозиготность по локусам *LDH-A1** и *-A2**, *LDH-B1** и *-B**, чего нельзя сказать о локусе *LDH-C**. Характер полиморфизма этого локуса, выявленного у кумжи, не свидетельствует о его дубликации (см., например, Guyomard, Krieg, 1983; Taggart, Ferguson, 1984b, 1986).

Здесь следует отметить, что у симы вместо серии изозимов В во всех тканях имеется только один изозим B_4 , а у кунджи вместо серии изозимов серии А – один изозим A_4 . По-видимому, продукты дублированных генов *LDH-B1** и *LDH-B2** симы и генов *LDH-A1** и *LDH-A2** кунджи не отличаются зарядом либо один из генов-дубликатов каждой пары по каким-то причинам неактивен (Utter et al., 1973; Рябова-Сачко, 1977).

Рис. 3.3. Фотография изоферментов лактатдегидрогеназы нерки в тканях глаза (1–3) и кишечника (4–6)

Наиболее медленная серия изоферментов (а) кодируется локусами *LDH-A1** (I) и *LDH-A2** (II), в глазу видны лишь два медленных изофермента. Более быстрая серия изоферментов (b) кодируется локусами *LDH-B1** (III) и *LDH-B2** (IV), последний локус имеет более быстрый аллельный вариант, представленный в обоих тканях. Самая быстрая серия изоферментов (с), представленная в тканях глаза (1–3), образована в результате взаимодействия продуктов локусов *LDH-C** (IV), *LDH-B1** и *LDH-A2** (из: Сачко, 1973)



Сорбитолдегидрогеназа (СДГ, SDH, синоним L-идитолдегидрогеназа, IDDH, EC: 1.1.1.14) наиболее активна в тканях печени, где экспрессируются два локуса у видов *Salmo* и *Oncorhynchus* (Allendorf et al., 1975; May, 1980; Okazaki, 1986b; Elo et al., 1994), а у *Salvelinus*, вероятно, один локус (May et al., 1979b). Продукты двух локусов могут иметь одинаковую, как у горбуши, или очень близкую, как у семги, подвижность в геле и тогда представлены одной зоной активности. У кеты и симы эти продукты различаются подвижностью и образуют в геле 5 изоформ. Полиморфизм встречается в обоих локусах, например, у семги (Elo et al., 1994).

Малик-энзим, или НАДФ-зависимая малатдегидрогеназа (МЭ, MEH, EC.1.1.1.40) исследована у многих видов лососевых (Allendorf et al., 1977; Cross et al., 1979; Stoneking et al., 1979; May, 1980; Салменкова, Омельченко, 1983; Семенова, Слынько, 1988; Ермоленко и др., 1988; Kijima, Fujio, 1980a; Okazaki, 1986b; Shaklee et al., 1990b). Показано, что система МЭ представлена у лососей двумя формами – растворимой, или цитоплазматической *s*-формой и митохондриальной *m*-формой. У кеты, горбуши и других видов, где МЭ исследовался более детально, в тканях печени, почек, ретине присутствует только *s*-форма, в сердце и мышцах – обе формы. Характер полиморфизма в системе *m*-МЭ говорит о том, что она является продуктом двух локусов, нередко сильно различающихся активностью и обозначенных *mMEP-1** и *mMEP-2** (по порядку движения белковых молекул к аноду). Соответственно *s*-МЭ кодируется локусом *sMEP-1**, продукты которого не взаимодействуют с *m*-МЭ.

3.1.2. Ферменты с димерной четвертичной структурой

Система изозимов **малатдегидрогеназы** (МДГ, MDH, EC:1.1.1.37) описана у нескольких видов лососевых (Bailey et al., 1969; Слынько, 1971, 1976; Алтухов и др., 1972; Allendorf et al., 1977; May et al., 1979b;

Aspinwall, 1974) и включает наименее подвижную митохондриальную форму – *m*-МДГ и более подвижную цитоплазматическую *s*-МДГ, контролируемые самостоятельными локусами, продукты которых не взаимодействуют. В свою очередь, *s*-МДГ представлена, как правило, более медленным изоимом А, преобладающим обычно в ткани печени, мозга, глаза, и более быстрым изоимом В, преобладающим в мышцах, а также продуктом их взаимодействия – гетеродимером АВ. Генетический анализ полиморфизма и соотношение активностей изоимов у гетерозигот показывают, что изоимы АА и ВВ кодируются самостоятельными локусами (Bailey et al., 1970). Известно, что у горбуши, нерки, чавычи, радужной форели, лосося Кларка оба локуса дуплицированы, причем локусы-дубликаты фиксированы по одному и тому же аллелю, т.е. являются изолокусами – *sMDH-A1,2** и *sMDH-B1,2** (прежнее обозначение соответственно *MDH-1,2* и *MDH-3,4*) (Aspinwall, 1974в; Слынько, 1976; Allendorf, 1975; May, 1980; Салменкова, Омельченко, 1983б; Shaklee, Phelps, 1990). У кумжи и семги локусы *sMDH-A1** и *-A2** фиксированы по разным аллелям (Allendorf et al., 1977; Cross, Ward, 1980). Анализ скрещиваний у горбуши показывает наличие полиморфизма в каждом из изолюкусов *sMDH-B1,2** (наши данные). Нередко на фореграмме трудно отделить друг от друга изменчивость локусов, контролирующих изоимы А и В. В таких случаях рекомендуется провести электрофорез одних и тех же образцов в различных буферных системах, подбирая оптимальные для разделения соответствующих вариантов (Allendorf, 1975).

Аспаратаминотрансфераза (синоним глутамат-оксалоацетат-трансаминаза, ААТ (ГОТ), ЕС:2.6.1.1). Изоимная система ААТ включает, как и МДГ, цитоплазматическую (*s*) и митохондриальную (*m*) формы, представленные каждая продуктами нескольких локусов, специфичных для различных тканей (May, 1980; May et al., 1980; Shaklee et al., 1990b). В мышцах и сердце у исследованных видов лососей присутствует изолюкусная пара *sAAT-1,2** с характерной для изолюкусов картиной полиморфизма. Специфические локусы имеются в глазу (*sAAT-3**) и в печени (*sAAT-4**). В этих же тканях (кроме глаза) у ряда видов удастся обнаружить и более "медленные" изоимы – продукты митохондриальных локусов (Shaklee et al., 1990b). В скрещиваниях показано псевдосцепление локусов *sAAT-1** и *sAAT-2** (см. раздел 3.14) (Allendorf, Utter, 1976; Wright et al., 1980).

У кеты, лосося Кларка, ручьевого гольца в экспериментах по наследию найден полиморфизм каждого из изолюкусов *sAAT-1,2** (May et al., 1975).

Изоцитратдегидрогеназа (ИДГ, IDHP, ЕС:1.1.1.42), подобно МДГ и ААТ, имеет митохондриальную и цитоплазматическую формы. Более "медленная" при электрофоретическом анализе *m*-ИДГ локализована главным образом в мышцах, сердце и глазу, где наименее активна. Более быстрая *s*-ИДГ преобладает в печени, почках, глазу, желудке или пилорических придатках, в малых концентрациях обнаруживается

и в других тканях (Reinitz, 1977; Kijima, Fujio, 1977; May, 1980; Салменкова, Омельченко, 1983а; Гагальчий, 1988; Shaklee, Phelps, 1992; Cross, Payne, 1977; May et al., 1979b; Allendorf et al., 1975; 1977). Анализ проведенных исследований показывает, что каждая форма *s*- и *m*-ИДГ кодируется двумя локусами. Как правило, локусы *mIDHP-1** и *-2** кодируют субъединицы с разной подвижностью и образуют три изозима (иногда из-за резкого преобладания активности одной из субъединиц в геле видно только 2 зоны активности, например, в мышцах у кеты или у радужной форели).

У одних видов, например у кеты, экспрессированные в печени локусы *sIDHP-1** и *-2**, как и локусы *m*-формы ИДГ, также дают "трехполосный" фенотип (Алтухов и др., 1980). У других видов, например у чавычи, 2-локуса *s*-ИДГ продуцируют совпадающие по заряду субъединицы, о чем свидетельствуют обнаруживаемые в печени гетерозиготные варианты с характерным соотношением активности полос 9:6:1. Другими словами, эти локусы фиксированы по общему аллелю, т.е. являются изолокусами *sIDHP-1,2** (их прежнее обозначение – *IDHP-3,4** или *IDHP-3**) (Shaklee, Phelps, 1992). Интересно, что в мышечной ткани проявляются многие, хотя и не все из гетерозиготных вариантов, отмеченных у тех же рыб в печени (или глазу), но уже с соотношением активностей 1:2:1. Это означает, что в мышечных клетках активен лишь один из изолокусов, и, таким образом, есть возможность после одновременного анализа различных тканей определить отдельно изменчивость каждого изолокуса.

Альфа-глицерофосфатдегидрогеназа (α -ГДГ, G3PDH, EC:1.1.1.8) по данным разных авторов кодируется у различных видов лососей 2–3 локусами (Engel et al., 1971; Aspinwall, 1973; Слынько, 1978; Donnelly et al., 1979; Салменкова, Омельченко, 1983б; Семенова, Слынько, 1988; May, 1980; Allendorf et al., 1977; May et al., 1979b; Okazaki, 1982b, 1986b; и др.). В мышцах наиболее активен локус *G3PDH-1**, в сердце достаточно активны, для выявления полиморфизма, локусы *G3PDH-2** и *-3**. Полиморфизм в 1-м и 2-м локусах обычен для многих видов. Характер полиморфизма и сегрегации в потомстве от индивидуальных скрещиваний показывает отсутствие дупликации в этих локусах.

Фосфоглюкоизомераза (синоним глюкозофосфатизомераза, ФГИ или ГФИ, PGI или GPI, EC: 5.3.1.9) у всех исследовавшихся видов лососей кодируется тремя локусами (Allendorf et al., 1977; May, 1980; May et al., 1979b; Grant et al., 1980; Okazaki, 1982b; 1986b; Donnelly et al., 1979; Shaklee et al., 1990b). Изозим, контролируемый локусом *GPI-3** (синоним *GPI-A**; в нашей работе на горбуше был обозначен *GPI-3**, см.: Картацев и др., 1990) и отличающийся наибольшей подвижностью в геле, активен в печени, сердце, мышцах, глазу. Два других локуса кодируют изозимы с меньшей подвижностью (*GPI-B*) главным образом в мышцах; они могут представлять собой либо изолокусную пару *GPI-B1,2** (например, у горбуши, Shaklee et al., 1990b), либо отличаться своими продуктами (например, у симы, Okazaki, 1986b). Субъединицы, контролируемые всеми тремя локусами, взаимодействуя между собой, обра-

зуют гетеродимеры. Шекли и сотр. (Shaklee et al., 1990b) предложили определять у горбуши изменчивость каждого отдельного локуса пары *GPI-B1,2** путем одновременного анализа их полиморфизма в мышцах и сердце. Оказалось, что в мышцах изменчивость *GPI-B1,2** типична для изолюкусов, т.е. активности аллозимов в гетерозиготных вариантах находятся в соотношениях, соответствующих одной, двум или трем дозам альтернативного аллеля (примерно как 9:6:1, 1:2:1 и 1:6:9). У тех же особей в сердце аналогичные гетерозиготные варианты либо имеют соотношение активностей 1:2:1, либо вообще отсутствуют. Такая ситуация возможна только в том случае, если в сердце экспрессирован один из двух изолюкусов; зная его изменчивость, а также суммарную изменчивость обоих изолюкусов в мышцах, можно определить принадлежность каждого из вариантов к отдельному изолюкусу.

У чавычи в локусе *GPI-1** (или, возможно, в *GPI-3**) обнаружен аллель, не связанный с изменением подвижности белковой молекулы, а блокирующий взаимодействие между субъединицами локусов *GPI-1** и *GPI-3**.

Супероксиддисмутаза (синоним тетразолиевая оксидаза, СОД, SOD, EC:1.15.1.1) находится под контролем двух локусов – *mSOD** и *sSOD**. Локусы контролируют синтез митохондриальной и цитоплазматической форм этого фермента, не имеющих ясной тканевой специфичности у большинства видов (Utter et al., 1976, 1984; Okazaki 1982b, 1986b; May, 1980; Shaklee et al., 1990b; Allendorf et al., 1977). Некоторые симпатрично обитающие близкие виды лососей (например, кета и горбуша) четко отличаются подвижностью этого фермента в геле. Используя свойство SOD спонтанно проявляться в геле со многими дегидрогеназами, при электрофоретическом анализе мальков или молодых удобно контролировать таким образом их видовую принадлежность, так как ее визуальное определение порой затруднительно.

Эстераза Д (ЭСТД, ESTD, EC:3.1.1.1), расщепляющая эфирную связь искусственного флуорогенного субстрата (обычно метилумбеллиферилацетата), активна в тканях мышц, печени и в сыворотке крови. Кодировается одним (возможно, двумя) недуплицированным локусом, полиморфным у многих видов лососей (Ермоленко, Рудминайтис, 1984; Семенова, Слынько, 1988; Shaklee et al., 1990b; Салменкова и др., 1986).

6-Фосфоглюконатдегидрогеназа (ФГД; PGDH, EC:1.1.1.44) кодируется у лососевых одним недуплицированным локусом. Активна в эритроцитах, мышцах, сердце, печени; полиморфна у многих видов лососей (Donelly et al., 1979; Салменкова, Омельченко, 1982, 1983b; Okazaki, 1982b, 1986b; May, 1980; Utter et al., 1978).

Креатинфосфокиназа (синоним креатинкиназа, СК, EC:2.7.3.2), составляет значительную долю общего водорастворимого белка в скелетных мышцах. Система изозимов СК контролируется как минимум 3 локусами. Два из них – *СК-1** и *СК-2**, экспрессируются в мышцах, а в тканях глаза кроме них обнаружен дополнительный локус *СК-3** (May, 1980; Allendorf et al., 1977; Utter et al., 1979; Taggart, Ferguson,

1984в; Taggart et al., 1981; Cross, Ward, 1980). Продукт последнего обладает наибольшим отрицательным зарядом.

Анализ изозимной системы СК у десяти различных видов лососевых и эксперименты по скрещиванию (Utter et al., 1979) показали, что гетеродимеры не образуются ни между продуктами разных локусов, ни между аллельными продуктами одного локуса. Продукт каждого аллеля локусов *СК-1** и *СК-2** на электрофореграммах представлен в виде двух полос, вероятно, вследствие стабильной посттрансляционной модификации полипептидной цепи. В результате у видов рода *Salmo* и у *O. masou* эти локусы образуют трехполосный фенотип из-за совпадения подвижностей одной из полос, соответствующей каждому локусу, а у других видов рода *Oncorhynchus* – четырехполосный фенотип. У кумжи, например, аллельные варианты локуса *СК-2** отличаются только соотношением активностей полос (Allendorf et al., 1977; Taggart, Ferguson, 1984; Семенова, Слынько, 1988).

Аланинаминотрансфераза (синоним глутамат-пируват-трансаминаза, GPT, последнее обозначение ALAT, ЕС:2.6.1.2). Среди лососевых полиморфизм этого фермента впервые был исследован у нерки (Grant et al., 1980). Один из локусов оказался полиморфным, с четырьмя аллелями. К настоящему времени полиморфизм по этому локусу, экспрессированному в мышцах и сердце, обнаружен у горбуши (Shaklee et al., 1991) и кеты (Салменкова и др., 1994; Kondzela et al., 1994).

Глутатионредуктаза (GR, синоним GSR, ЕС:1.6.4.2) активна в мышцах и глазу. Кодировается, вероятно, одним локусом; типичный для димерных молекул полиморфизм описан у чавычи (Utter et al., 1989).

Гуаниндезаминаза (GDA, ЕС:3.5.4.3) активна в печени. Проявляет интенсивный полиморфизм у горбуши (Shaklee et al., 1990b, 1991).

Пептидазы (PER, ЕС:3.4.11...13). В аллозимном анализе лососей используются пептидазы, которые расщепляют дипептиды глицил-лейцин (пептидазы А и С), фенилаланил-пролин (пептидаза D), лейцил-тирозин (пептидаза LT) и трипептид лейцил-глицил-глицин (пептидаза В). Полиморфные варианты свидетельствуют о димерной природе молекул пептидаз. Все они контролируются самостоятельными локусами, причем для отдельных пептидаз у разных видов насчитывается от 1 до 3 локусов (Utter et al, 1978; Okazaki, 1982b; Beacham et al., 1985a, b; Варнавская, 1992; Bartley et al., 1992a, b). Пептидаза, расщепляющая дипептид гли-лей, кодируется двумя генами: локусом *PERA**, экспрессированным во всех исследованных тканях (мышцах, сердце, печени, глазу), и локусами *PERC**, экспрессированным только в глазу. Пептидаза D кодируется локусами *PERD**, также активными и в разных тканях, в том числе и глаза. Пептидаза, контролируемая локусом *PER-LT**, активна в основном в мышцах и сердце. Практически у всех исследованных видов лососей те или иные гены пептидаз оказались полиморфными.

Триозофосфатизомераза (ТФИ, ТРІ, ЕС:5.3.1.1). К настоящему времени открыто до 4 генов, кодирующих изозимную систему ТФИ

в тканях мышц, сердца и глаза у кеты, чавычи, горбуши (Shaklee et al., 1990b; Wilmot et al., 1992), а также в печени у атлантического лосося (Galvin et al., 1994). Полиморфны обычно 1–2 локуса.

3.1.3. Ферменты и другие белки с мономерной структурой

Фосфофруктомутаза (ФГМ, PGM, EC:5.4.2.2) – один из первых ферментов наряду с ЛДГ, для которого был описан генетический полиморфизм у лососей (Roberts et al., 1969; Utter, Hodgins, 1970). К настоящему времени его изменчивость исследована у многих лососевых (Utter et al., 1972, 1984; Алтухов и др., 1975a; Салменкова, Омельченко, 1978; May et al., 1975; May, 1980; Donnelly et al., 1979; Grant et al., 1980; Kijima, Fujio, 1980; Okazaki, 1986b; Koljonen, 1989; Allendorf et al., 1977; Shaklee et al., 1990b; и др.). Фермент активен в печени, мышцах, глазу, сердце и, возможно, в других тканях. Две зоны активности, соответствующие локусам *PGM-1** и *PGM-2**, наиболее активны в мышцах и сердце, другая зона проявляется преимущественно в глазу и печени, – это локус *PGM-3**. У чавычи последний обозначен в виде изолюкусной пары *PGM-3,4** в соответствии с характером изменчивости (Shaklee et al., 1990b).

В локусе *PGM-1**, представленном на фореграмме зоной с наибольшей катодной подвижностью (при pH, близком к нейтральному), был обнаружен нулевой аллель у нерки (Utter et al., 1984) и кеты (Winans et al., 1994; Салменкова, Омельченко, неопубликованные данные). У симы (Okazaki, 1986b) и чавычи (Bartley et al., 1992a) полиморфны все три локуса.

Аллендорф и сотр. (Allendorf et al., 1982) открыли ген, который регулирует экспрессию локуса *PGM-1** (по последней классификации соответствует локусу *PGM-3**) в печени радужной форели. Результаты экспериментальных скрещиваний подтвердили наличие регуляторного гена, обозначенного *PGM1-t** (последнее обозначение *PGM-1r**), с аддитивным типом наследования, который обеспечивает различия особей по экспрессии локуса печеночной ФГМ. Аналогичный регуляторный локус для этого фермента был выявлен и у атлантического лосося (Verspoor, 1988). В дальнейшем удалось продемонстрировать, что аллель *PGM1-t(b)* (обозначение авторов), обеспечивающий высокую активность ФГМ в печени, обладает плейотропным действием: его носители развиваются более стабильно и растут быстрее, по сравнению с особями, у которых отсутствует (или крайне мала) экспрессия локуса печеночной ФГМ (Allendorf et al., 1983; Ferguson et al., 1987).

Эстеразы (ЭСТ, EST, EC:3.1.1.-). Активность этих ферментов, выявляемых в геле обычно с помощью искусственных субстратов, содержащих эфирные связи, найдена в самых разных тканях. Эстеразы контролируются несколькими отдельными локусами. Так, у кумжи и арктического гольца в мышцах экспрессируются 3 локуса (Allendorf et al., 1977). В одном из них описан полиморфизм, который наблюдается у кумжи и в мышцах, и в сыворотке крови (Семенова, Слынько, 1988;

Таблица 3.1. Ферменты и кодирующие их генетические локусы, исследованные в популяциях горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
Аспаргатаминотрансфераза	<i>mAAT-1*</i>	4	мс	Р
2.6.1.1	<i>mAAT-2*</i>	2	мп	Р
	<i>sAAT-1,2*</i>	4	мс	Р
	<i>sAAT-3*</i>	4	г	П
	<i>sAAT-4*</i>	4	п	П
Кислая фосфатаза	<i>ACP-1*</i>	1	п	М
3.1.3.2	<i>ACP-2*</i>	1	п	М
Аденозиндезаминаза	<i>ADA-1*</i>	3	м	Р
3.5.4.4.	<i>ADA-2*</i>	5	мст	П
Алкогольдегидрогеназа	<i>ADH*</i>	1	п	М
1.1.1.1				
Аконитатгидратаза	<i>mAH-1*</i>	3	мс	Р
4.2.1.3	<i>mAH-2*</i>	2	мс	Р
	<i>mAH-3*</i>	3	мс	Р
	<i>mAH-4*</i>	5	мс	П
	<i>sAH-1*</i>	4	пмс	П
	<i>sAH-2*</i>	1	мсп	М
	<i>sAH-3*</i>	1	мсп	М
Аденилаткиназа	<i>AK*</i>	2	мг	Р
2.7.4.3				
Аланинаминотрансфераза	<i>ALAT*</i>	6	мс	П
2.6.1.2				
Креатинкиназа	<i>CK-A1*</i>	4	м	Р
2.7.3.2	<i>CK-A2*</i>	5	м	Р
	<i>CK-B*</i>	2	г	Р
	<i>CK-C1*</i>	2	г	П
	<i>CK-C2*</i>	3	г	Р
Цитохром-в-редуктаза	<i>CYBR*</i>	4	г	П
1.6.2.2				
Энолаза	<i>ENO*</i>	1	м	М
4.2.1.11				
Эстераза D	<i>ESTD*</i>	1	м	М
3.1.1.-				
Фруктозо-бифосфатальдолаза	<i>FBALD-3*</i>	1	г	М
4.1.1.13	<i>FBALD-4*</i>	1	г	М
Формальдегиддегидрогеназа	<i>FDHG*</i>	3	пм	П
1.2.1.1				
Фумаратгидратаза	<i>FH*</i>	2	м	Р
4.2.1.2				

Таблица 3.1 (продолжение)

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
бета-Ацетилгалактозо-аминидаза 3.2.1.53	<i>bGALA*</i>	1	п	М
Гуаниндезаминаза 3.5.4.3	<i>GDA*</i>	8	п	П
Глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназа 1.2.1.12	<i>GAPDH-1*</i>	1	м	М
	<i>GAPDH-2*</i>	1	с	М
	<i>GAPDH-3*</i>	1	с	М
	<i>GAPDH-4*</i>	1	г	М
	<i>GAPDH-5*</i>	1	г	М
Глюкозо-6-фосфатизомераза 5.3.1.9	<i>GPI-A*</i>	5	м	Р
	<i>GPI-B1*</i>	5	м	Р
	<i>GPI-B2*</i>	3	см	П
Глицерол-3-фосфатдегидрогеназа 1.1.1.8	<i>G3PDH-1*</i>	6	мс	П
	<i>G3PDH-2*</i>	1	с	М
	<i>G3PDH-3*</i>	1	с	М
Глутатионредуктаза 1.6.4.2	<i>GR*</i>	3	пп	Р
бета-Глюкуронидаза 3.2.1.31	<i>bGUS*</i>	1	м	М
Гидроксиацилглутатионгидратаза 3.1.2.6	<i>HAGH*</i>	4	мс	П
l-Идитолдегидрогеназа 1.1.1.14	<i>sIDDH*</i>	1	п	М
Изоцитратдегидрогеназа 1.1.1.42	<i>mIDHP-1*</i>	4	мс	Р
	<i>mIDHP-2*</i>	2	мс	Р
	<i>sIDHP-1*</i>	6	пп	П
	<i>sIDHP-2*</i>	1	п	М
Лактатдегидрогеназа 1.1.1.27	<i>LDH-A1*</i>	2	мп	П
	<i>LDH-A2*</i>	1	м	М
	<i>LDH-B1*</i>	4	мст	Р
	<i>LDH-B2*</i>	4	мпт	Р
	<i>LDH-C*</i>	3	г	Р
Малатдегидрогеназа 1.1.1.37	<i>mMDH-1*</i>	2	мс	Р
	<i>mMDH-2*</i>	1	с	М
	<i>sMDH-A1,2*</i>	7	пстм	Р
	<i>sMDH-B1,2*</i>	7	мст	Р
Малик-энзим	<i>mMEP-1*</i>	3	мс	Р

Таблица 3.1 (окончание)

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
1.1.1.40	<i>mMEP-2*</i>	3	мспг	Р
	<i>sMEP*</i>	1	мспг ^а	М
Маннозофосфатизомераза	<i>MPI*</i>	3	мст	П
5.3.1.8				
Нуклеозидтрифосфатпи- рофосфатаза	<i>NTP*</i>	2	мп	Р
3.6.1.19				
Пептидазы				
3.4.-.-				
гли-лей	<i>PEPA*</i>	3	мспг	Р
	<i>PEPC*</i>	1	г	М
лей-гли-гли	<i>PEPB-1*</i>	4	мспг	Р
	<i>PEPB-2*</i>	1	мст	М
фен-про	<i>PEPD-1*</i>	2	ст	Р
	<i>PEPD-2*</i>	5	мспг	П
лей-тир	<i>PEP-LT1*</i>	1	мс	М
	<i>PEP-LT2*</i>	4	мсп	П
6-Фосфоглюконатдегидро- геназа	<i>PGDH*</i>	6	мст	П
1.1.1.44				
Фосфоглицераткиназа	<i>PGK-1*</i>	2	пмст	Р
2.7.2.3	<i>PGK-2*</i>	3	пмст	Р
Фосфоглюкомутаза	<i>PGM-1*</i>	1	мст	М
5.4.2.2	<i>PGM-2*</i>	5	смг	П
Пируваткиназа	<i>PK-1*</i>	1	с	М
2.7.1.40	<i>PK-2*</i>	1	мст	М
Пурин-нуклеозидфосфо- рилаза	<i>PNP-1*</i>	1	г	М
2.4.2.1	<i>PNP-2*</i>	1	г	М
Супероксиддисмутаза	<i>mSOD*</i>	3	с	Р
1.15.1.1	<i>sSOD-1*</i>	2	пм	Р
	<i>sSOD-2*</i>	2	сп	Р
Триозофосфатизомераза	<i>TPI-1*</i>	3	птс	Р
5.3.1.1	<i>TPI-2*</i>	4	ст	Р
	<i>TPI-3*</i>	2	мст	Р
	<i>TPI-4*</i>	2	ст	Р
Ксантинооксидаза	<i>XO*</i>	1	п	М
1.1.3.22				

Примечание. Локусы: М – мономорфный, Р – полиморфный с частотой основного аллеля > 0,95, П – полиморфный с частотой основного аллеля < 0,95. Ткани: м – мышцы, с – сердце, п – печень, г – глаз.

Таблица составлена по данным: Салменкова, Омельченко, 1983а, б; Garret et al., 1988; Shaklee et al., 1990b; 1991. Олейник, 1994; Shaklee, Varnavskaya, 1994.

Таблица 3.2. Ферменты и кодирующие их генетические локусы, исследованные в популяциях кеты *Oncorhynchus keta*

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
Аспаратаминотрансфераза	<i>mAAT-1*</i>	2	мсп	П
2.6.1.1	<i>mAAT-2*</i>	2	пс	П
	<i>sAAT-1,2*</i>	4	мс	П
	<i>sAAT-3*</i>	4	г	П
	<i>sAAT-4*</i>	?	п	Р
Кислая фосфатаза	<i>ACP-1*</i>	2	п	Р
3.1.3.2				
Аденозиндезаминаза	<i>ADA-1*</i>	?	гсп	Р
3.5.4.4	<i>ADA-2*</i>	1	мгс	М
Алкогольдегидрогеназа	<i>ADH*</i>	1	п	М
1.1.1.1				
Аконитатгидратаза	<i>mAH-1,2*</i>	3	сп	Р
4.2.1.3	<i>mAH-3*</i>	2	сп	П
	<i>mAH-4*</i>	3	с	Р
	<i>sAH*</i>	3	п	Р
Аденилаткиназа	<i>AK*</i>	1	м	М
2.7.4.3				
Аланинаминотрансфераза	<i>ALAT*</i>	4	м	П
2.6.1.2				
Креатинкиназа	<i>CK-A1</i>	3	м	Р
2.7.3.2	<i>CK-A2*</i>	3	м	Р
	<i>CK-B*</i>	2	г	Р
	<i>CK-C1*</i>	3	г	Р
	<i>CK-C2*</i>	2	г	Р
Диафороза	<i>DIA*</i>	1	с	М
1.6.4.3				
Энолаза	<i>ENO-1*</i>	1	?	М
4.2.1.11	<i>ENO-2*</i>	1	?	М
Эстераза	<i>EST*</i>	1	п	М
3.1.1.-				
Эстераза D	<i>ESTD*</i>	3	мс	П
3.1.1.-				
Фруктозобифосфатальдолаза	<i>FBALD-3*</i>	1	?	М
4.1.4.13	<i>FBALS-4*</i>	1	?	М
Формальдегиддегидрогеназа	<i>FDHG*</i>	2	п	Р
1.2.1.1				
Фумаратгидратаза	<i>FH*</i>	3	мп	П
4.2.1.2				
β-Галактозидаза	<i>βGAL*</i>	?	п	П
3.2.1.23				

Таблица 3.2 (продолжение)

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
б-Ацетилгалактозо-аминидаза 3.2.1.53	<i>bGALA*</i>	4	п	П
Глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназа 1.2.1.12	<i>GAPDH-1*</i>	1	м	М
	<i>GAPDH-2*</i>	2	с	П
	<i>GAPDH-3*</i>	2	см	П
	<i>GAPDH-4*</i>	1	г	М
	<i>GAPDH-5*</i>	3	г	Р
Гуаниндезаминаза 3.5.4.3	<i>GDA*</i>	?	п	П
Н-Ацетил-б-глюкозоаминидаза 3.2.1.30	<i>bGLUA*</i>	2	п	П
Глюкозо-6-фосфатизомераза 5.3.1.9	<i>GPI-A*</i>	3	мст	Р
	<i>GPI-B1,2*</i>	3	мс	Р
Глицерол-3-фосфатдегидрогеназа 1.1.1.8	<i>G3PDH-1*</i>	3	мс	Р
	<i>G3PDH-2*</i>	3	см	П
	<i>G3PDH-3*</i>	2	см	Р
	<i>G3PDH-4*</i>	1	см	М
Глутатионредуктаза 1.6.4.2	<i>GR*</i>	?	гс	М
б-Глюкуронидаза 3.2.1.31	<i>GUS*</i>	1	п	М
Гидроксиацилглутатионгидратаза 3.1.2.6	<i>HAGH*</i>	1	м	М
1-Идитолдегидрогеназа 1.1.1.14	<i>IDDH-1*</i>	2	п	Р
	<i>IDDH-2*</i>	3	п	Р
Изоцитратдегидрогеназа 1.1.1.42	<i>mIDHP-1*</i>	4	мс	П
	<i>mIDHP-2*</i>	1	мс	М
	<i>slDHP-1*</i>	4	п	Р
	<i>slDHP-2*</i>	7	п	П
Лактатдегидрогеназа 1.1.1.27	<i>LDH-A1*</i>	4	м	П
	<i>LDH-A2*</i>	1	м	М
	<i>LDH-B1*</i>	3	мгс	Р
	<i>LDH-B2*</i>	4	пмг	П
	<i>LDH-C*</i>	2	г	Р
Лактоилглутатионлиаза 4.4.1.5	<i>LGL*</i>	2	м	Р

Таблица 3.2 (продолжение)

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
а-Маннозидаза 3.2.1.24	<i>aMAN*</i>	1	пгс	М
Малатдегидрогеназа 1.1.1.37	<i>mMDH-1*</i> <i>mMDH-2*</i> <i>mMDH-3*</i> <i>sMDH-A1*</i> <i>sMDH-A2*</i> <i>sMDH-B1,2*</i>	1 2 3 4 3 6	мстп мс ? пгс пгс смтп	М Р Р П Р П
Малик-энзим 1.1.1.40	<i>mMEP-1*</i> <i>mMEP-2*</i> <i>sMEP-1*</i> <i>sMEP-2*</i>	? 3 3 1	м мс мпс м	Р П П М
Маннозофосфатизомераза 5.3.1.8	<i>MP1*</i>	4	пгс	П
Нуклеозидтрифосфатпи- рофосфатаза 3.6.1.19	<i>NTP*</i>	2	м	П
Пептидазы 3.4.-.-				
гли-лей	<i>PEPA*</i>	3	мг	Р
лей-гли-гли	<i>PEPB-1*</i> <i>PEPB-2*</i>	6 2	пмг мс	П П
фен-про	<i>PEPD-1*</i>	2	мс	Р
лей-тир	<i>PEP-LT*</i>	4	мп	П
6-Фосфоглоконатдегид- рогеназа 1.1.1.44	<i>PGDH*</i>	5	пмг	П
Фосфоглицераткиназа 2.7.2.3	<i>PGK-1*</i> <i>PGK-2*</i>	2 1	мгс мгс	Р М
Фосфоглокомутаза 5.4.2.2	<i>PGM-1*</i> <i>PGM-1r*</i> <i>PGM-2*</i> <i>PGM-3,4*</i>	2 2 4 ?	мгс мгс мгс п	П П Р П
Пируваткиназа 2.7.1.40	<i>PK-1*</i> <i>PK-2*</i>	1 2	с с	М Р
Пурин-нуклеозидфосфо- рилаза 2.4.2.1	<i>PNP*</i>	1	г	М
Супероксиддисмутаза 1.15.1.1	<i>mSOD*</i> <i>sSOD-1*</i> <i>sSOD-2*</i>	1 2 1	? гм ?	М Р М
Триозофосфатизомераза 5.3.1.1	<i>TPI-1*</i> <i>TPI-2*</i>	3 2	гсм гсм	Р Р

Таблица 3.2 (окончание)

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
Ксантиндегидрогеназа 1.2.3.2	<i>TPI-3*</i>	3	гсм	Р
	<i>TPI-4*</i>	3	гсм	Р
	<i>XDH*</i>	1	г	М

Примечание. Локусы: М – мономорфный, Р – полиморфный с частотой основного аллеля > 0,95, П – полиморфный с частотой основного аллеля < 0,95. Ткани: м – мышцы, с – сердце, п – печень, г – глаз.

Таблица составлена по данным: Okazaki, 1982b; Салменкова и др., 1992; Kondzela et al., 1994; Phelps et al., 1994a; Wilmot et al., 1994; Winans et al., 1994.

Таблица 3.3. Ферменты и кодирующие их генетические локусы, исследованные в популяциях нерки *Oncorhynchus nerka*

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
Аспаратаминотрансфераза 2.6.1.1.	<i>mAAT-1*</i>	2	мс	П
	<i>mAAT-2*</i>	2	п	Р
	<i>sAAT-1,2*</i>	3	мс	Р
	<i>sAAT-3*</i>	2	г	Р
	<i>sAAT-4*</i>	1	п	М
Кислая фосфатаза 3.1.3.2	<i>ACP-1*</i>	1	п	М
	<i>ACP-2*</i>	1	п	М
Аденозиндезаминаза 3.5.4.4	<i>ADA-1*</i>	2	м	Р
	<i>ADA-2*</i>	3	м	Р
Аконитатгидратаза 4.2.1.3	<i>mAH-1,2*</i>	2	мсп	Р
	<i>mAH-3*</i>	2	мс	П
	<i>mAH-4*</i>	1	мс	М
	<i>sAH-1*</i>	1	мсп	М
	<i>sAH-2*</i>	3	мсп	Р
	<i>sAH-3*</i>	?	гм	Р
Аденилаткиназа 2.7.4.3	<i>AK*</i>	?	гм	Р
Аланинаминотрансфераза 2.6.1.2	<i>ALAT-1*</i>	?	с	Р
	<i>ALAT-2*</i>	5	мс	П
Альдолаза 4.1.2.7	<i>ALD-4*</i>	1	г	М
Креатинкиназа 2.7.3.2	<i>CK-A1</i>	2	м	Р
	<i>CK-A2*</i>	1	м	М
	<i>CK-B*</i>	2	г	Р
	<i>CK-C1*</i>	1	г	М

Таблица 3.3 (продолжение)

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
Энолаза	<i>CK-C2*</i>	1	г	М
4.2.1.11	<i>ENO*</i>	1	п	М
Эстераза	<i>EST-2,3*</i>	1	м	М
3.1.1.-				
Эстераза D	<i>ESTD*</i>	1	м	М
3.1.1.-				
Фруктозобифосфатальдолаза	<i>FBALD-3*</i>	1	г	М
4.1.4.13	<i>FBALD-4*</i>	2	г	Р
Формальдегиддегидрогеназа	<i>FDHG*</i>	1	м	М
1.2.1.1				
Фумаратгидратаза	<i>FH*</i>	2	м	Р
4.2.1.2				
б-Ацетилгалактозоаминидаза	<i>bGALA*</i>	1	п	М
3.2.1.53				
Глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназа	<i>GAPDH-1*</i>	1	м	М
1.2.1.12	<i>GAPDH-2*</i>	1	с	М
	<i>GAPDH-3*</i>	1	с	М
	<i>GAPDH-4*</i>	2	г	Р
	<i>GAPDH-5*</i>	1	г	М
Гуаниндезаминаза	<i>GDA-1*</i>	1	п	М
3.5.4.3	<i>GDA-2*</i>	1	п	М
N-Ацетил-б-глюкозоаминидаза	<i>bGLUA*</i>	1	мп	М
3.2.1.30	<i>(HEX)</i>			
Глиоксалаза-I	<i>GLO I*</i>	1	п	М
4.4.1.5				
Глиоксалаза II	<i>GLO II*</i>	1	п	М
3.1.2.6				
Глюкозо-6-фосфатизомераза	<i>GPI-A*</i>	4	м	П
5.3.1.9	<i>GPI-B1,2*</i>	3	м	П
Глицерол-3-фосфатдегидрогеназа	<i>G3PDH-1*</i>	2	м	Р
1.1.1.8	<i>G3PDH-2*</i>	1	с	М
	<i>G3PDH-3*</i>	1	с	М
Глутатионредуктаза	<i>GR*</i>	1	г	М
1.6.4.2				

Таблица 3.3 (продолжение)

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
Гидроксиацилглютатион-гидратаза 3.1.2.6	<i>HAGH*</i>	1	мс	М
Изоцитратдегидрогеназа 1.1.1.42	<i>mlDHP-1*</i> <i>mlDHP-2*</i> <i>slDHP-1*</i> <i>slDHP-2*</i>	2 2 3 3	мс мс пп пп	Р Р Р П
Инозинтрифосфатаза 3.6.1.19	<i>ITP-1,2*</i>	1	м	М
Лактатдегидрогеназа 1.1.1.27	<i>LDH-A1*</i> <i>LDH-A2*</i> <i>LDH-B1*</i> <i>LDH-B2*</i> <i>LDH-C*</i>	1 2 3 3 3	м м смг мпг г	М Р Р П Р
Малатдегидрогеназа 1.1.1.37	<i>mMDH-1*</i> <i>mMDH-2*</i> <i>sMDH-A1*</i> <i>sMDH-A2*</i> <i>sMDH-B1,2*</i>	2 1 3 1 4	с с лгс лсг мсг	Р М Р М П
Малик-энзим 1.1.1.40	<i>mMEP-1*</i> <i>mMEP-2*</i> <i>sMEP-1*</i> <i>MEP-3*</i>	2 1 2 1	мс мсгг м м	П М П М
Маннозофосфатизомераза 5.3.1.8	<i>MPI*</i>	2	см	П
Нуклеозидтрифосфатпи-рофосфатаза 3.6.1.19	<i>NTP*</i>	1	м	М
Пептидазы 3.4.-.-				
гли-лей	<i>PEPA*</i> <i>PEPC*</i>	2 2	мспп г	Р П
лей-гли-гли	<i>PEPB-1*</i> <i>PEPB-2*</i>	1 1	мсг мсг	М М
фен-про	<i>PEPD-1*</i> <i>PEPD-2*</i>	1 2	сг мспп	М Р
лей-гли-лей	<i>PEP-LGL*</i>	1	м	М
лей-тир	<i>PEP-LT1*</i> <i>PEP-LT2*</i>	1 3	мс мс	М П
6-Фосфоглюконатдегидро-геназа 1.1.1.44	<i>PGDH*</i>	3	мс	П

Таблица 3.3 (окончание)

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
Фосфоглицераткиназа	<i>PGK-1*</i>	2	мст	Р
2.7.2.3	<i>PGK-2*</i>	1	мст	М
Фосфоглюкомутаза	<i>PGM-1*</i>	4	мст	П
5.4.2.2	<i>PGM-2*</i>	4	мст	П
	<i>PGM-3,4*</i>	4	мс	П
Пируваткиназа	<i>PK-1*</i>	1	с	М
2.7.1.40	<i>PK-2*</i>	2	мст	Р
Пуриннуклеозидфосфорилаза	<i>PNP-1*</i>	1	г	М
2.4.2.1	<i>PNP-2*</i>	1	г	М
Супероксиддисмутаза	<i>mSOD*</i>	1	с	М
1.15.1.1	<i>sSOD*</i>	3	п	Р
	<i>sSOD-1*</i>	1	п	М
	<i>sSOD-2*</i>	1	п	М
Триозофосфатизомераза	<i>TPI-1*</i>	1	сг	М
5.3.1.1	<i>TPI-2*</i>	1	сг	М
	<i>TPI-3*</i>	2	сг	Р
	<i>TPI-4*</i>	1	сг	М
Ксантиноксидаза	<i>XO*</i>	1	п	М
1.1.3.22				

Примечание. Локусы: М – мономорфный, Р – полиморфный, частота основного аллеля > 0,95, П – полиморфный, частота основного аллеля < 0,95. Ткани: м – мышцы, с – сердце, п – печень, г – глаз.

Таблица составлена по данным: Utter et al., 1984; Wood et al., 1994; Varnavskaya et al., 1994a; Олейник. 1994.

Таблица 3.4. Ферменты и кодирующие их генетические локусы, исследованные в популяциях чавычи *Oncorhynchus tshawytscha*

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
Аспаратаминотрансфераза	<i>mAAT-1*</i>	3	мс	Р
2.6.1.1	<i>mAAT-2*</i>	3	мсп	П
	<i>mAAT-3*</i>	2	мс	Р
	<i>sAAT-1,2*</i>	3	мс	П
	<i>sAAT-3*</i>	2	г	Р
	<i>sAAT-4*</i>	3	п	П
Кислая фосфатаза	<i>ACP-1*</i>	1	мп	М
3.1.3.2	<i>ACP-2*</i>	1	м	М

Таблица 3.4 (продолжение)

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
Аденозиндезаминаза	<i>ADA-1*</i>	3	м	П
3.5.4.4	<i>ADA-2*</i>	1	м	М
Алкогольдегидрогеназа	<i>ADH*</i>	2	п	Р
1.1.1.1				
Аконитатгидратаза	<i>mAH-2*</i>	2	гс	П
4.2.1.3	<i>mAH-2*</i>	2	гп	Р
	<i>mAH-3*</i>	2	мс	Р
	<i>mAH-4*</i>	4	мс	П
	<i>sAH*</i>	3	пмг	П
Аланинаминотрансфераза	<i>ALAT*</i>	2	мс	П
2.6.1.2				
Креатинкиназа	<i>CK-A1</i>	1	м	М
2.7.3.2	<i>CK-A2*</i>	?	м	П
	<i>CK-B*</i>	1	г	М
	<i>CK-C1*</i>	1	г	М
	<i>CK-C2*</i>	4	г	Р
Диафороза	<i>DIA*</i>	1	м	М
1.6.4.3				
Эстераза	<i>EST-1*</i>	1	м	М
3.1.1.-	<i>EST-2*</i>	1	м	М
Эстераза D	<i>ESTD*</i>	3	мг	Р
3.1.1.-				
Фруктозобифосфатальдолаза	<i>FBALD-4*</i>	1	г	М
4.1.4.13				
Формальдегиддегидрогеназа	<i>FDHG*</i>	1	м	М
1.2.1.1				
Фумаратгидратаза	<i>FH*</i>	1	мс	М
4.2.1.2				
β-Галактозидаза	<i>βGAL*</i>	1	п	М
3.2.1.23				
β-Ацетилгалактозоаминидаза	<i>βGALA*</i>	4	п	П
3.2.1.53				
Глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназа	<i>GAPDH-5*</i>	1	г	М
1.2.1.12	<i>GAPDH-6*</i>	1	г	М
N-Ацетил-β-глюкозоаминидаза	<i>βGLUA*</i>	1	п	М
3.2.1.30				

Таблица 3.4 (продолжение)

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
Глюкозо-6-фосфатизомераза 5.3.1.9	<i>GPI-A*</i> <i>GPI-B1*</i> <i>GPI-B2*</i> <i>GPI-B1r*</i>	1 ? 3 2	мгс м м м	М Р П П
Глицерол-3-фосфатдегидрогеназа 1.1.1.8	<i>G3PDH-1*</i> <i>G3PDH-2*</i> <i>G3PDH-3*</i> <i>G3PDH-4*</i>	1 1 1 1	м м м м	М М М М
Глутатионредуктаза 1.6.4.2	<i>GR*</i>	2	мгп	П
б-Глюкуроиндаза 3.2.1.31	<i>bGUS*</i>	1	м	М
Гидроксиацилглутатионгидратаза 3.1.2.6	<i>HAGH*</i>	3	пмг	Р
l-Идитолдегидрогеназа 1.1.1.14	<i>IDDH-1*</i> <i>IDDH-2*</i>	2 3	п п	П П
Изоцитратдегидрогеназа 1.1.1.42	<i>mIDHP-1*</i> <i>mIDHP-2*</i> <i>sIDHP-1*</i> <i>sIDHP-2*</i>	1 2 7 4	мгс м мгп пп	М П Р П
Лактатдегидрогеназа 1.1.1.27	<i>LDH-A1*</i> <i>LDH-A2*</i> <i>LDH-B1*</i> <i>LDH-B2*</i> <i>LDH-C*</i>	2 1 ? 4 3	м м сг пг г	П М П Р П
а-Маннозидаза 3.2.1.24	<i>MAN*</i>	1	п	М
Малатдегидрогеназа 1.1.1.37	<i>mMDH-1*</i> <i>mMDH-2*</i> <i>sMDH-A1,2*</i> <i>sMDH-B1,2*</i>	2 2 4 4	мг мс гм мг	П П П П
Малик-энзим 1.1.1.40	<i>mMEP</i> <i>sMEP-1*</i> <i>sMEP-2*</i>	1 3 2	м спм мгтс	М П П
Маннозофосфатизомераза 5.3.1.8	<i>MPI*</i>	2	гмп	П
Пептидазы 3.4.-.- гли-лей	<i>PEPA*</i> <i>PEPC*</i>	2 1	мгс г	П М

Таблица 3.4 (окончание)

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
лей-гли-гли	<i>PEPB-1*</i>	4	мгсп	П
	<i>PEPB-2*</i>	1	г	М
фен-про	<i>PEPD-2*</i>	3	мг	Р
лей-тир	<i>PEP-LT*</i>	2	мс	П
6-Фосфоглюконатдегидрогеназа	<i>PGDH*</i>	3	мгп	П
1.1.1.44				
Фосфоглицераткиназа	<i>PGK-1*</i>	1	п	М
2.7.2.3	<i>PGK-2*</i>	2	мгп	П
Фосфоглюкомутаза	<i>PGM-1*</i>	3	мгс	П
5.4.2.2	<i>PGM-2*</i>	4	мгп	П
	<i>PGM-3*</i>	2	гпм	П
	<i>PGM-4*</i>	6	гпм	П
Пируваткиназа	<i>PK-1*</i>	1	м	М
2.7.1.40	<i>PK-2*</i>	1	м	М
Супероксиддисмутаза				
1.15.1.1	<i>mSOD-1*</i>	2	смп	П
	<i>sSOD-1*</i>	4	гм	П
Триозофосфатизомераза	<i>TPI-1*</i>	1	см	М
5.3.1.1	<i>TPI-2*</i>	3	см	П
	<i>TPI-3*</i>	3	г	П
	<i>TPI-4*</i>	4	мгпс	П

Примечание. Локусы: М – мономорфный, Р – полиморфный с частотой основного аллеля > 0,95, П – полиморфный с частотой основного аллеля < 0,95. Ткани: м – мышцы, с – сердце, п – печень, г – глаз.

Таблица составлена по данным: Bartley et al., 1992a; Wilmot et al., 1992.

Таблица 3.5. Ферменты и кодирующие их генетические локусы, исследованные в популяциях кижуча *Oncorhynchus kisutch*

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
Аспаратаминотрансфераза	<i>AAT-1*</i>	1	мп	М
	<i>AAT-2</i>	2	мп	П
2.6.1.1				
	<i>AAT-3*</i>	2	мп	П
Алкогольдегидрогеназа	<i>ADH*</i>	2	п	П
1.1.1.1				
Аконитатгидратаза	<i>АН-1*</i>	3	п	П
4.2.1.3	<i>АН-2*</i>	1	м	М
	<i>АН-3*</i>	1	м	М

Таблица 3.5 (продолжение)

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
Аденилаткиназа	<i>AK-1*</i>	1	мг	М
2.7.4.3	<i>AK-2*</i>	1	мг	М
Креатинкиназа	<i>CK-A1</i>	1	мг	М
2.7.3.2	<i>CK-A2*</i>	2	мг	П
	<i>CK-C2*</i>	2	мг	П
	<i>CK-4*</i>	1	мг	М
	<i>CK-5*</i>	1	мг	М
Диафараза	<i>DIA*</i>	1	м	М
1.6.4.3				
Эстераза	<i>EST-1*</i>	1	м	М
3.1.1.-	<i>EST-2*</i>	1	м	М
Эстераза D	<i>ESTD*</i>	1	м	М
3.1.1.-				
Фруктозобифосфатальдо- лаза	<i>FBALD*</i>	1	г	М
4.1.4.13				
Формальдегиддегидроге- наза	<i>FDHG*</i>	1	м	М
1.2.1.1				
Ъ-Ацетилгалакто- зоаминидаза	<i>bGALA*</i>	2	п	П
3.2.1.53				
Глюкозо-6-фосфат- изомераза	<i>GPI-A*</i>	4	м	П
	<i>GPI-B1*</i>	1	м	М
5.3.1.9	<i>GPI-B2*</i>	3	м	П
Глицерол-3-фосфат- дегидрогеназа	<i>G3PDH-1*</i>	1	м	М
1.1.1.8	<i>G3PDH-2*</i>	1	м	М
	<i>G3PDH-3*</i>	1	м	М
l-Идитолдегидрогеназа	<i>IDDH-1*</i>	2	п	П
1.1.1.14	<i>IDDH-2*</i>	1	п	М
Изоцитратдегидрогеназа	<i>mIDHP-1*</i>	2	мгп	П
1.1.1.42	<i>mIDHP-2*</i>	2	мгп	П
	<i>sIDHP-1*</i>	4	мгп	П
	<i>sIDHP-2*</i>	4	мгп	П
Лактатдегидрогеназа	<i>LDH-A1*</i>	1	мгп	М
1.1.1.27	<i>LDH-A2*</i>	1	мгп	М
	<i>LDH-B1*</i>	2	мгп	Р
	<i>LDH-B2*</i>	2	мгп	П
	<i>LDH-C*</i>	1	мгп	М
Малатдегидрогеназа	<i>sMDH-A1*</i>	1	мп	М
1.1.1.37	<i>sMDH-A2*</i>	1	мп	М

Таблица 3.5 (окончание)

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
	<i>sMDH-B1,2*</i>	3	мп	П
Малик-энзим	<i>MEP-1*</i>	1	м	М
1.1.1.40	<i>MEP-2*</i>	1	м	М
	<i>MEP-3*</i>	1	м	М
Маннозофосфатизомераза	<i>MPI*</i>	3	мпт	П
5.3.1.8				
Пептидазы				
3.4.-.-				
гли-лей	<i>PEPA*</i>	4	м	П
	<i>PEPC*</i>	3	г	П
лей-гли-гли	<i>PEPB-1*</i>	1	м	М
фен-про	<i>PEPD*</i>	3	м	П
6-Фосфоглюконат-дегидрогеназа	<i>PGDH*</i>	2	мп	П
1.1.1.44				
Фосфоглицераткиназа	<i>PGK-1*</i>	1	мп	М
2.7.2.3				
Фосфоглюкомутаза	<i>PGM-1*</i>	2	мп	П
5.4.2.2	<i>PGM-2*</i>	2	мп	П
Супероксиддисмутаза	<i>SOD*</i>	1	п	М
1.15.1.1				
Трансферрин	<i>TFN*</i>	4	к	П
1.2.3.2				

Примечания. Локусы: М – мономорфный, Р – полиморфный с частотой основного аллеля > 0,95, П – полиморфный с частотой основного аллеля < 0,95. Ткани: м – мышцы, с – сердце, п – печень, г – глаз, к – сыворотка крови.

Таблица составлена по данным: Bartley et al., 1992b; Олейник, 1994.

Таблица 3.6. Ферменты и кодирующие их генетические локусы, исследованные в популяциях сибы *Oncorhynchus masou*

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
Аспаргатаминотрансфераза	<i>mAAT-1*</i>	2	м	?
2.6.1.1	<i>mAAT-2*</i>	1	м	М
	<i>sAAT-1*</i>	3	п	?
	<i>sAAT-2*</i>	1	п	М
	<i>sAAT-3*</i>	1	г	М
Алкогольдегидрогеназа	<i>ADH*</i>	2	п	П
1.1.1.1				

Таблица 3.6 (продолжение)

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
Аконитатгидратаза	<i>AH-1*</i>	1	м	М
4.2.1.3	<i>AH-2*</i>	2	м	П
	<i>AH-3*</i>	2	м	П
Аденлаткиназа	<i>AK*</i>	1	м	М
2.7.4.3				
Креатинкиназа	<i>CK-A1</i>	1	м	М
2.7.3.2	<i>CK-A2*</i>	1	м	М
Диафороза	<i>DIA*</i>	1	м	М
1.6.4.3				
Эстераза	<i>EST-1*</i>	1	м	М
3.1.1.-	<i>EST-2*</i>	1	м	М
Эстераза D	<i>ESTD*</i>	6	м	П
3.1.1.-				
Формальдегиддегидрогеназа	<i>FDHG*</i>	1	м	М
1.2.1.1				
Глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназа	<i>GAPDH-1*</i>	1	м	М
1.2.1.12	<i>GAPDH-2*</i>	1	м	М
Глюкозо-6-фосфатизомераза	<i>GPI-B1*</i>	3	м	Р
5.3.1.9	<i>GPI-B2*</i>	2	м	Р
	<i>GPI-A*</i>	3	мг	Р
	<i>GPI-4*</i>	2	м	?
Глицерол-3-фосфатдегидрогеназа	<i>G3PDH-1*</i>	3	м	Р
1.1.1.8	<i>G3PDH-2*</i>	1	м	М
	<i>G3PDH-3*</i>	2	м	?
l-Идитолдегидрогеназа	<i>IDDH-1*</i>	3	п	П
1.1.1.14	<i>IDDH-2*</i>	1	п	М
Изоцитратдегидрогеназа	<i>mIDHP-1*</i>	2	м	?
1.1.1.42	<i>mIDHP-2*</i>	1	м	М
	<i>slDHP-1*</i>	2	п	П
	<i>slDHP-2*</i>	6	м	П
Лактатдегидрогеназа	<i>LDH-A1*</i>	1	м	М
1.1.1.27	<i>LDH-A2*</i>	1	м	М
	<i>LDH-B1*</i>	2	м	Р
	<i>LDH-B2*</i>	2	мг	?
	<i>LDH-C*</i>	2	г	?
Малатдегидрогеназа	<i>mMDH-1*</i>	1	м	М
	<i>sMDH-A1,2*</i>	5	п	П
	<i>sMDH-B1,2*</i>	4	м	П
Малик-энзим	<i>MEP-1,2*</i>	4	м	П
1.1.1.40	<i>MEP-1*</i>	3	м	П
	<i>MEP-2*</i>	1	гм	М
	<i>MEP-3*</i>	2	м	?
Манннзофосфатизомераза	<i>MPI*</i>	3	гм	П
5.3.1.8				
Октанолдегидрогеназа	<i>ODH*</i>	2	п	?
1.1.1.73				
Пептидазы				
3.4.-.-				

Таблица 3.6 (окончание)

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
гли-лей	<i>PEPA*</i>	1	гм	М
	<i>PEPC*</i>	1	гм	М
лей-гли-гли	<i>PEPB-1*</i>	3	г	П
6-Фосфоглюконатдегидрогеназа	<i>PGDH*</i>	2	гм	Р
1.1.1.44				
Фосфоглюкомутаза	<i>PGM-1*</i>	4	м	П
5.4.2.2	<i>PGM-2*</i>	2	м	Р
	<i>PGM-3*</i>	3	п	?
	<i>PGM-4*</i>	1	м	М
Супероксиддисмутаза	<i>SOD*</i>	2	п	П
1.15.1.1				

Примечания. Локусы: М – мономорфный, Р – полиморфный с частотой основного аллеля > 0,95, П – полиморфный с частотой основного аллеля < 0,95. Ткани: м – мышцы, п – печень, г – глаз.

Таблица составлена по данным: Nakajima et al., 1986; Okazaki, 1986b; Северцов (неопубл.); Омельченко и др., 1991; Олейник, 1994.

Таблица 3.7. Ферменты и кодирующие их генетические локусы, исследованные в популяциях атлантического лосося *Salmo salar*

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
Аспартаминотрансфераза	<i>mAAT-1*</i>	1	м	М
	<i>mAAT-2*</i>	1	п	М
2.6.1.1	<i>sAAT-1*</i>	1	м	М
	<i>sAAT-2*</i>	2	м	П
	<i>sAAT-3(4)*</i>	4	п	П
Кислая фосфатаза	<i>ACP*</i>	1	п	М
3.1.3.2				
Аденозиндезаминаза	<i>ADA-1*</i>	1	м	М
3.5.4.4	<i>ADA-2*</i>	2	п	Р
	<i>ADA-3*</i>	1	мт	М
Алкогольдегидрогеназа	<i>ADH*</i>	2	п	Р
1.1.1.1				
Аденилаткиназа	<i>AK-1*</i>	1	м	М
2.7.4.3	<i>AK-2*</i>	1	м	М
Аминопептидаза	<i>AP-1*</i>	1	мт	М
2.6.1.2	<i>AP-2*</i>	1	мт	М
Креатинкиназа	<i>CK-A1*</i>	3	м	П
2.7.3.2	<i>CK-A2*</i>	1	м	М
	<i>CK-A3*</i>	1	м	М
Диафараза	<i>DIA*</i>	2	п	?
1.6.4.3				
Эстераза	<i>EST-1*</i>	1	м	М
3.1.1.-	<i>EST-2*</i>	1	п	М
	<i>EST-3*</i>	1	гм	М

Таблица 3.7 (продолжение)

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
Эстераза D	<i>EST-4*</i>	1	п	М
3.1.1.-	<i>ESTD*</i>	2	м	П
Глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназа	<i>GAPDH-1*</i>	1	м	М
1.2.1.12	<i>GAPDH-2*</i>	1	г	М
Глиоксалаза	<i>GLO*</i>	2	м	Р
4.4.1.5				
Глицерол-3-фосфатдегидрогеназа	<i>G3PDH-1*</i>	1	м	М
1.1.1.8	<i>G3PDH-2*</i>	2	мчл	?
	<i>G3PDH-3*</i>	1	п	М
	<i>G3PDH-4*</i>	1	п	М
Глюкозо-6-фосфат-изомераза	<i>GPI-A*</i>	6	мчл	П
5.3.1.9	<i>GPI-B1,2*</i>	5	мл	П
I-Идитолдегидрогеназа	<i>IDDH-1,2*</i>	4	п	П
1.1.1.14	<i>IDDH-1*</i>	3	п	П
	<i>IDDH-2*</i>	2	п	П
Изоцитратдегидрогеназа	<i>IDHP-1*</i>	1	м	М
1.1.1.42	<i>IDHP-2*</i>	1	п	М
	<i>IDHP-3*</i>	3	пчл	П
	<i>IDHP-4*</i>	2	п	М
Лактатдегидрогеназа	<i>LDH-A1*</i>	1	м	М
1.1.1.27	<i>LDH-A2*</i>	1	млг	М
	<i>LDH-B1*</i>	1	млг	М
	<i>LDH-B2*</i>	1	лмлг	М
	<i>LDH-C*</i>	1	г	М
Малатдегидрогеназа	<i>mMDH-1*</i>	1	мл	М
1.1.1.37	<i>mMDH-2*</i>	1	мл	М
	<i>sMDH-A1*</i>	2	п	П
	<i>sMDH-A2*</i>	1	п	М
	<i>sMDH-B1,2*</i>	6	м	П
	<i>sMDH-B1*</i>	3	м	П
	<i>sMDH-B2*</i>	1	мл	М
Малик-энзим	<i>mMEP-1*</i>	1	мс	М
1.1.1.40	<i>mMEP-2*</i>	3	млс	П
	<i>sMEP*</i>	1	мл	М
Мышечные белки	<i>MP-1*</i>	1	м	М
	<i>MP-2*</i>	1	м	М
	<i>MP-3*</i>	1	м	М
Маннозофосфатизомераза	<i>MP1*</i>	1	м	М
5.3.1.8				
Октанолдегидрогеназа	<i>ODH*</i>	1	п	М
1.1.1.73				
6-Фосфоглюконатдегидрогеназа	<i>PGDH*</i>	2	мл	Р
1.1.1.44				
Фосфоглюкомутаза	<i>PGM-1*</i>	2	м	П
5.4.2.2	<i>PGM-2*</i>	2	гм	?
	<i>PGM-1r*</i>	2	п	П

Таблица 3.7 (окончание)

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
Пероксидаза 1.11.1.7	<i>PX-2*</i>	3	с	П
Супероксиддисмутаза 1.15.1.1.	<i>mSOD*</i>	1	п	М
	<i>sSOD*</i>	1	пмчл	М
Трансферрин	<i>TF*</i>	2	к	П
Триозофосфатизомераза 5.3.1.1	<i>TPI-3*</i>	2	п	П
Трипсин	<i>TRP-1*</i>	3	р	П
	<i>TRP-2*</i>	2	р	П
	<i>TRP-3*</i>	1	р	М
Ксантиндегидрогеназа 1.2.3.2	<i>XDH*</i>	1	?	М

Примечания. Локусы: М – мономорфный, Р – полиморфный, частота основного аллеля > 0,95, П – полиморфный, частота основного аллеля < 0,95. Ткани: м – мышцы, с – сердце, п – печень, г – глаз, к – сыворотка крови, ч – чешуя, л – плавник, р – пилорические придатки.

Таблица составлена по данным: Cross, Ward, 1980; Verspoor, 1988; Koljonen, 1989; Vuorinen, Berg, 1989; Jordan, Youngson, 1991; McElligot, Cross, 1991; Kazakov, Titov, 1991, 1993; Torrisen et al., 1993; Elo et al., 1994; Galvin et al., 1994; Skaala, Jorstad, 1994; Казаков, Титов, 1995.

Таблица 3.8. Ферменты и кодирующие их генетические локусы, исследованные в популяциях радужной форели *Oncorhynchus mykiss*

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
Аспартатаминотрансфераза 2.6.1.1	<i>mAAT-1*</i>	2	мс	Р
	<i>sAAT-1,2*</i>	5	мс	Р
	<i>sAAT-3*</i>	3	г	Р
Аденозиндезаминаза 3.5.4.4	<i>ADA-1*</i>	6	мг	Р
	<i>ADA-2*</i>	5	м	Р
Алкогольдегидрогеназа 1.1.1.1	<i>ADH*</i>	4	п	П
Аконитатгидратаза 4.2.1.3	<i>mAH-1*</i>	2	см	Р
	<i>mAH-2*</i>	2	смг	Р
	<i>mAH-3*</i>	3	см	Р
	<i>mAH-4*</i>	2	с	Р
	<i>sAH*</i>	4	п	П
Аланинаминотрансфераза 2.6.1.2	<i>ALAT*</i>	3	мс	П
Креатинкиназа 2.7.3.2	<i>CK-A1*</i>	3	м	Р
	<i>CK-A2*</i>	2	м	Р
	<i>CK-C1*</i>	3	г	Р
	<i>CK-C2*</i>	3	г	Р
Фруктозобифосфатаза 3.1.1.11	<i>FBP*</i>	2	?	П

Таблица 3.8 (продолжение)

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
Фумаратгидратаза 4.2.1.2	<i>FH*</i>	3	м	Р
Глицеральдегид-3- фосфатдегидрогеназа 1.2.1.12	<i>GAPDH-3*</i>	3	см	Р
N-Ацетил-б-глюкозо- аминидаза 3.2.1.30	<i>bGLUA*</i>	4	п	Р
Глициратдегидрогеназа 1.1.1.29	<i>GLYDH-1,2*</i>	3	м	П
Глицерол-3- фосфатдегидрогеназа 1.1.1.8	<i>G3PDH-1*</i>	4	м	П
	<i>G3PDH-2*</i>	2	м	Р
	<i>G3PDH-3*</i>	2	мс	П
Глюкозо-6-фосфат- изомераза 5.3.1.9	<i>GPI-B1*</i>	3	м	Р
	<i>GPI-B2*</i>	3	м	Р
	<i>GPI-A*</i>	4	м	П
Гидроксацилглю- татионгидратаза 3.1.2.6	<i>HAGH*</i>	4	мс	П
I-Идитолдегидрогеназа 1.1.1.14	<i>IDDH-1*</i>	4	п	Р
	<i>IDDH-2*</i>	3	п	П
Изоцитратдегидрогеназа 1.1.1.42	<i>mIDHP-1*</i>	2	мс	Р
	<i>mIDHP-2*</i>	4	мс	П
	<i>sIDHP-1,2*</i>	12	пг	П
Лактатдегидрогеназа 1.1.1.27	<i>LDH-A1*</i>	2	м	Р
	<i>LDH-A2*</i>	1	м	М
	<i>LDH-B1*</i>	3	гм	Р
	<i>LDH-B2*</i>	3	гм	П
	<i>LDH-C*</i>	2	г	П
Малатдегидрогеназа 1.1.1.37	<i>mMDH-1,2*</i>	3	см	Р
	<i>mMDH-3*</i>	3	смт	Р
	<i>sMDH-A1,2*</i>	6	псм	Р
	<i>sMDH-B1,2*</i>	8	см	П
Малик-энзим (NAD+) 1.1.1.38	<i>ME*</i>	2	см	Р
Малик-энзим (NADP+) 1.1.1.40	<i>mMEP-1*</i>	4	м	Р
	<i>sMEP-1*</i>	7	мс	П
	<i>sMEP-2*</i>	4	п	Р
Маниозофосфатизомераза 5.3.1.8	<i>MPI*</i>	4	сгпм	П
Нуклеозид-3-фосфат- пирофосфатаза 3.6.1.19	<i>NTP*</i>	4	м	П
Пептидазы 3.4.-.-				
гли-лей	<i>PEPA*</i>	5	мспг	П
	<i>PEPC*</i>	3	г	П
лей-гли-гли	<i>PEPB-1*</i>	4	мспг	П
	<i>PEPB-2*</i>	3	м	П
фен-про	<i>PEPD*</i>	3	мсг	П

Таблица 3.8 (окончание)

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
лей-тир	<i>PEP-LT*</i>	3	м	П
лей-ала	<i>PEP-LA*</i>	2	мс	Р
6-Фосфоглюконатдегидрогеназа	<i>PGDH*</i>	1	пмг	М
1.1.1.44				
Фосфоглицераткиназа	<i>PGK-2*</i>	6	мст	П
2.7.2.3				
Фосфоглюкомутаза	<i>PGM-1*</i>	4	мг	Р
5.4.2.2	<i>PGM-1r*</i>	2	г	Р
	<i>PGM-2*</i>	4	мг	П
Пурин-нуклеозид-фосфорилаза	<i>PNP*</i>	2	г	П
2.4.2.1				
Пара-альбумин	<i>PALB-1,2*</i>	2	к	П
Супероксиддисмутаза	<i>mSOD*</i>	2	см	П
1.15.1.1	<i>sSOD-1*</i>	3	пмс	П
Триозофосфатизомераз	<i>TPI-1*</i>	2	мст	Р
5.3.1.1	<i>TPI-2*</i>	2	мст	Р
	<i>TPI-3*</i>	4	мст	П
	<i>TPI-4*</i>	3	мст	Р

Примечания. Локусы: М – мономорфный, Р – полиморфный, частота основного аллеля > 0,95, П – полиморфный, частота основного аллеля < 0,95. Ткани: м – мышцы, с – сердце, п – печень, г – глаз, к – сыворотка крови.

Таблица составлена по данным: Campton, Johnston, 1985; Okazaki, 1986a; Krueger, May, 1987b; Berg, Gall, 1988; Reisenbichler, Phelps, 1989; Phelps et al., 1994a.

Таблица 3.9. Ферменты и кодирующие их генетические локусы, исследованные в популяциях кумжи *Salmo trutta*

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
Аспаратаминотрансфераза	<i>sAAT-1,2*</i>	3	мс	П
2.6.1.1				
	<i>sAAT-4(3)*</i>	3	п	П
Кислая фосфатаза	<i>ACP-1*</i>	1	?	М
3.1.3.2	<i>APC-2*</i>	1	?	М
Аденозиндезаминаза	<i>ADA-1*</i>	1	мст	М
3.5.4.4	<i>ADA-2*</i>	1	мст	М
Алкогольдегидрогеназа	<i>ADH*</i>	1	п	М
1.1.1.1				
Аконитатгидратаза	<i>AH-1*</i>	1	с	М
4.2.1.3	<i>AH-2*</i>	1	с	М
Аденилаткиназа	<i>AK*</i>	1	м	М
2.7.4.3				
Аланинаминотрансфераза	<i>ALAT*</i>	1	м	М
2.6.1.2				

Таблица 3.9 (продолжение)

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
Диафороза 1.6.4.3	<i>DIA-1*</i>	3	нг	П
Креатинкиназа 2.7.3.2	<i>CK-A1(2)*</i> <i>CK-C1*</i>	3 2	м г	П П
Эстераза 3.1.1.-	<i>EST-1*</i> <i>EST-2*</i> <i>EST-3*</i> <i>EST-5*</i>	1 3 2 2	п ? ? м	М П ? П
Фруктозобифосфатаза 3.1.3.11	<i>FBP-1*</i>	3	п	П
Фумаратгидратаза 4.2.1.2	<i>FH-1,2*</i>	5	м	П
бета-Галактозидаза 3.2.1.23	<i>βGAL-2*</i>	3	п	П
N-Ацетил-β-глюкозо-аминидаза 3.2.1.30	<i>βGLUA</i>	2	п	П
Гуаниндезаминаза 3.5.4.3	<i>GDA*</i>	1	п	М
Глицератдегидрогеназа 1.1.1.29	<i>GLYDH-1,2*</i>	3	п	П
Глюкозо-6-фосфат-дегидрогеназа 1.1.1.49	<i>G6PDH-2*</i>	2	?	?
Глюкозо-6-фосфат-изомеразы 5.3.1.9	<i>GPI-B1*</i> <i>GPI-B2*</i> <i>GPI-A*</i>	2 5 4	м м мг	П П П
Глицерол-3-фосфатдегидрогеназа 1.1.1.8	<i>G3PDH-1(2)*</i> <i>G3PDH-3*</i>	4 1	м ?	П М
l-Идитолдегидрогеназа 1.1.1.14	<i>IDDH-1*</i> <i>IDDH-2*</i>	3 2	п п	П П
Изоцитратдегидрогеназа 1.1.1.42	<i>iIDHP-1*</i> <i>iIDHP-2*</i> <i>IDHP-3,4*</i>	5 2 1	гнм пг п	П П М
Лактатдегидрогеназа 1.1.1.27	<i>LDH-A1*</i> <i>LDH-A2*</i> <i>LDH-B1*</i> <i>LDH-B2*</i> <i>LDH-C*</i>	3 1 2 1 4	м м п мг г	П М П М П
Глиоксалаза-1 4.4.1.5	<i>GLO1 (LGL)*</i>	1	?	М
α-Маннозидаза 3.2.1.24	<i>αMAN*</i>	3	п	П
Малатдегидрогеназа 1.1.1.37	<i>sMDH-A1*</i> <i>sMDH-A2*</i> <i>sMDH-B1*</i> <i>sMDH-B2*</i>	2 3 6 2	сп сп мгс мг	Р П П П
Малик-энзим 1.1.1.40	<i>MEP-1*</i> <i>MEP-2*</i>	3 2	м м	П П

Таблица 3.9 (окончание)

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
	<i>MEP-3*</i>	2	мс	?
	<i>MEP-4*</i>	2	мс	?
Маннозофосфатизомераза 5.3.1.8	<i>MPI-2(1)*</i>	3	мпс	П
Пара-альбумин Пептидазы 3.4.-.- лей-гли-гли лей-тир	<i>PALB-1,2*</i>	1	к	М
	<i>PEPB*</i>	2	м	Р
	<i>PEP-LT*</i>	2	мпг	Р
6-Фосфоглюконатдегидрогеназа 1.1.1.44	<i>PGDH-1*</i>	1	с	М
	<i>PGDH-2*</i>	2	м	П
Фосфоглюкомутаза 5.4.2.2	<i>PGM-1*</i>	2	м	П
	<i>PGM-2*</i>	2	м	П
Пурин-нуклеозидфосфорилаза 2.4.2.1	<i>PNP*</i>	1	?	М
Супероксиддисмутаза 1.15.1.1	<i>SOD-1*</i>	3	мп	П
	<i>SOD-2*</i>	3	?	П
Трансферрин Ксантиндегидрогеназа 1.2.3.2	<i>TF*</i>	3	к	П
	<i>XDH*</i>	1	п	М

Примечания. Локусы: М – мономорфный, Р – полиморфный, частота основного аллеля > 0,95, П – полиморфный, частота основного аллеля < 0,95. Ткани: м – мышцы, с – сердце, п – печень, г – глаз, к – сыворотка крови, н – мозг.

Таблица составлена по данным: Taggart, Ferguson, 1984в; Vuorinen, Piironen, 1984; Krueger, May, 1987а; Ferguson, 1989; Jorde et al., 1991; Skaala, 1992; Hansen et al., 1993; Jorde, 1994; Presa, et al., 1994; Riffel et al., 1995.

Таблица 3.10 Ферменты и кодирующие их генетические локусы, исследованные в популяциях лосося Кларка *Salmo clarki*

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
Аспартаминотрансфераза 2.6.1.1	<i>sAAT-1,2*</i>	3	м	П
	<i>sAAT-3*</i>	1	г	М
Алкогольдегидрогеназа 1.1.1.1	<i>ADH*</i>	2	п	П
Креатинкиназа 2.7.3.2	<i>CK-1,2*</i>	1	м	М
Глюкозо-6-фосфат-изомеразы 5.3.1.9	<i>GPI-A*</i>	1	мп	М
	<i>GPI-B1*</i>	3	м	П
	<i>GPI-B2*</i>	4	м	Р

Таблица 3.10 (окончание)

Фермент, номер К.Ф.	Локусы	Число аллелей	Ткань	Уровень изменчивости
Глицерол-3-фосфат-дегидрогеназа	<i>G3PDH-1*</i>	2	м	Р
1.1.1.8	<i>G3PDH-2*</i>	1	м	М
l-Идитолдегидрогеназа	<i>IDDH-1,2*</i>	3	п	П
1.1.1.14				
Изоцитратдегидрогеназа	<i>mIDHP-1,2*</i>	1	м	М
1.1.1.42	<i>sIDHP-1,2*</i>	4	п	П
			п	
Лактатдегидрогеназа	<i>LDH-A1,2*</i>	1	м	М
1.1.1.27	<i>LDH-B1*</i>	3	мг	Р
	<i>LDH-B2*</i>	2	мг	Р
	<i>LDH-C*</i>	1	г	М
Малатдегидрогеназа	<i>MDH-A1,2*</i>	3	п	Р
1.1.1.37	<i>MDH-B1,2*</i>	4	м	П
Малик-эзим	<i>MEP-1,2*</i>	1	м	М
1.1.1.40	<i>MEP-3*</i>	1	мп	М
	<i>MEP-4*</i>	2	п	Р
Маинозофосфатизомераза	<i>MPI*</i>	2	г	П
5.3.1.8				
Пептидазы				
3.4.-.-				
гли-лей	<i>PEPA*</i>	3	мг	П
лей-гли-гли	<i>PEPB*</i>	1	г	М
6-Фосфоглюконатдегидрогеназа	<i>PGDH*</i>	3	мп	П
1.1.1.44				
Фосфоглюкомутаза	<i>PGM*</i>	2	м	П
5.4.2.2				
Супероксиддисмутаза	<i>SOD*</i>	2	п	П
1.15.1.1				

Примечания. Локусы: М – мономорфный, Р – полиморфный, частота основного аллеля > 0,95, П – полиморфный, частота основного аллеля < 0,95. Ткани: м – мышцы, п – печень, г – глаз.

Таблица составлена по данным: Campton, Utter, 1987.

Nyman, 1970). У гольца один из локусов, обозначенный *EST-2**, также полиморфен (Nyman, 1972; Anderson et al., 1983; Осинев и др., 1996). Своеобразная картина полиморфизма эстераз описана в печени нерки и горбуши (Муске, 1988). Следует, однако, упомянуть, что еще в 1974 г. Аттер с сотр. (Utter et al., 1974) отметили, что молекулы эстераз склонны к модификациям с изменением заряда и к онтогенетическим изменениям, поэтому трактовка их полиморфизма требует определенной осторожности.

Аденозиндезаминаза (ADA, EC:3.5.4.4) кодируется двумя локусами *ADA-1** и *ADA-2** (Cross, Ward, 1980; May et al., 1980, 1982; Stoneking et al., 1981; Kobayashi et al., 1984; Utter et al., 1984; Shaklee et al., 1990b). У

чавычи их экспрессия почти одинакова в тканях мышц, печени, глаза и сердца; полиморфизм найден в обоих локусах (Kobayashi et al., 1984).

Трансферрин (Tf). Среди белков неферментной природы он привлек наибольшее внимание. Трансферрин – это белок сыворотки крови, транспортирующий железо. Полиморфизм трансферрина описан у радужной форели (Utter et al., 1972), кижуча (Utter et al., 1970), семги (Molter, 1970) и у ручьевого гольца (Wright, Atherton, 1970).

В табл. 3.1–3.10 представлены сводки данных о всех исследованных белковых локусах и уровнях их изменчивости у различных видов лососевых.

3.1.4. Наследование и сцепление

Многочисленные эксперименты по наследованию электрофоретически выявляемых вариантов биохимических локусов (табл. 3.11) показали:

1) генетическую основу вариантов, связанную с аллельным полиморфизмом генов (локусов), кодирующих синтез конкретных ферментов;

2) менделевское кодоминантное наследование аллелей практически для всех исследованных локусов, за исключением регуляторного локуса *PGM-1r**, контролирующего экспрессию локуса *PGM** в печени, между аллелями которого (+) и (–) обнаружены доминантно-рецессивные отношения;

3) дисомный характер наследования у всех изучавшихся видов лососей. Имевшиеся в литературе сообщения о тетрасомном наследовании некоторых локусов не подтвердились (Allendorf, Utter, 1973; May, 1980). Это означает, что у лососей произошла диплоидизация тетраплоидного генома за счет дивергенции гомологичных генов и хромосом. Однако ряд фактов показывает, что процесс диплоидизации у лососей еще не завершен. Проявляется это в отклонениях от случайной сегрегации и появлении неожиданных генотипов в потомстве отдельных скрещиваний (May et al., 1980). По дублицированным локусам, имеющим общие аллели, т.е. по изокусам, нередко обнаруживается так называемое "псевдосцепление", выражающееся в избытке неродительских (рекомбинантных) генотипов в потомстве возвратных скрещиваний с участием дигетерозиготных самцов. В потомстве дигетерозиготных самок такого не наблюдается (Davisson et al., 1973; Morrison, Wright, 1966; Wright et al., 1975, 1980; May et al., 1979b, 1980; Taggart, Ferguson, 1984в; и др.). Отклонения от дисомного наследования и псевдосцепление рассматриваются как проявление "остаточной тетрасомии" вследствие спаривания гомеологичных мультивалентов в мейозе (Wright et al., 1983).

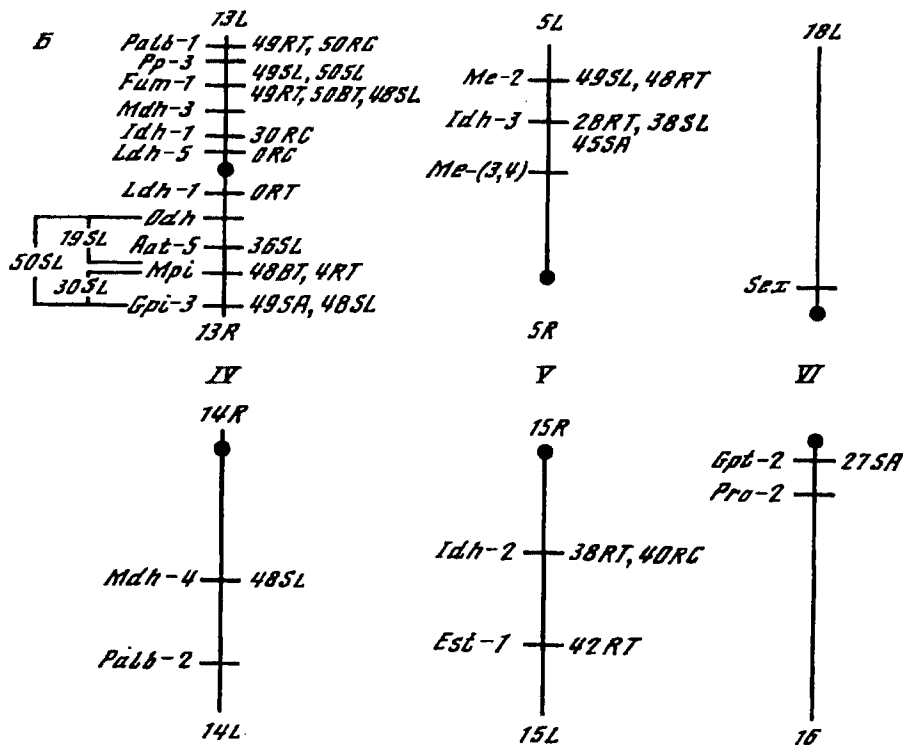
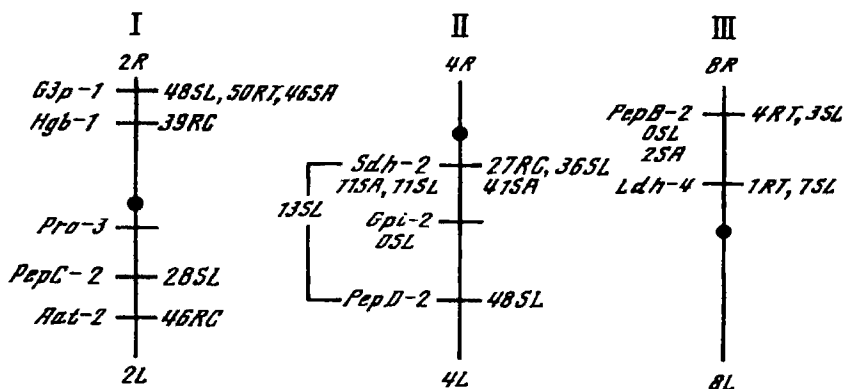
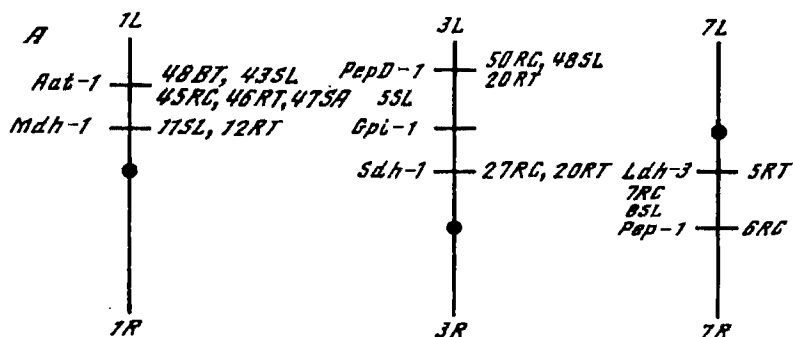
Сцепление, называемое также совместной сегрегацией (joint segregation), или ассоциацией ферментных локусов, исследовалось у многих видов лососей и их гибридов. Наличие у лососей большого числа хромосом (у разных видов число плеч варьирует от 50 до 100; Васильев, 1985) затрудняет подобные исследования. Для этих целей удобнее использовать плодовые гибриды, повышенная гетерозиготность которых

Таблица 3.11. Полиморфные белки, для которых показано в экспериментах на лососевых менделевское наследование электрофоретических вариантов с кодоминантной экспрессией соответствующих генов

Вид	Белки	Кодирующие локусы	Литературный источник
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	ADA, CK, FBP, G3PDH, IDDH, IDHP, LDH, MDH, MEP, PGDH, PGI, PGK, PGM, SOD, TF	ADA-1, CK-1, FBP, G3PDH-1, -2(3), IDDH-1, IDHP-1, 2, IDHP-3, 4, LDH-B1, -B2, LDH-C, LDH-A1, MDH-B1, 2, MEP-2, PGDH, PGI-2, PGK, PGM-2, PGM-1r, SOD-2, TF	Allendorf, 1975; Allendorf, Thorgaard, 1984; Danzmann et al., 1985; May, 1980; Reinitz, 1977; Ropers et al., 1973; Utter et al., 1972, 1979; Wright et al., 1975
<i>O. gorbuscha</i>	G3PDH, IDHP, MDH, MEP, PGDH, PGI, PGM	MDH-A1, 2, MDH-B1, 2, IDHP-3, 4, G3PDH-2(1), MEP-2, PGDH, PGI-3, PGM-2	Aspinwall, 1973, 1974a; Donnelly et al., 1979; Галальчий, 1988; Johnson, 1979; Картавец и др., 1990; Саменкова, Омельченко, 1983б; Allendorf et al., 1975; Алтухов, 1974; Картавец и др., 1985; May et al., 1975; Сачко, 1973; Слынько, 1971; наши неопубл. данные
<i>O. keta</i>	AAT, ESTD, LDH, MDH, MEP, PGDH	AAT-1, 2, ESTD, LDH-A1, MDH-B1, 2, MEP-2, PGDH	Кирпичников, 1977; Utter et al., 1973
<i>O. nerka</i>	LDH, PGM	LDH-B2, PGM-2	Кирпичников, 1977; Utter et al., 1973
<i>O. tshawytscha</i>	AAT, ADA, IDHP, IDDH, MDH, MPI, SOD	AAT-1, 2, AAT-3, ADA, IDHP-1, -2, IDDH-2, MDH-B1, 2, MPI, SOD-1	Kobayashi et al., 1984; May, 1980; Shaklee, Phelps, 1992

Таблица 3.11 (окончание)

Вид	Белки	Кодирующие локусы	Литературный источник
<i>O. kisutch</i>	CK, IDDH, LDH, MDH, PGI,	CK-1, IDDH-1, LDH-B2, MDH-A1(2), MDH-B1 2, PGI-2	Bailey et al., 1970; May, 1980
<i>Salmo salar</i>	AAT, IDDH, IDHP, MDH, MEP, PGI, PGM, TF	AAT-3, IDDH-1 2, IDHP-1, MDH-B1 2, MEP-2, PGI-1 2, PGI-3, PGM-2, TF	Møller, 1970; Crozier, Moffett, 1990; Skaala, Jørstad, 1994
<i>S. trutta</i>	AAT, CK, DIA, G3PDH, IDDH, IDHP, LDH, MDH, MPI, PGI, SOD	AAT-1 2, AAT-4, CK-2, DIA, G3PDH-2(1), IDDH-1, IDHP-1, -2, LDH-A1, LDH-C, MDH-A1, -A2, MDH-B1 2, MPI, PGI-2, -3, SOD-1	Bailey et al., 1970; Guyomard, Krieg, 1983; May, 1980; Семенова, Слынько, 1988; Stähl, Ryman, 1982; Taggart, Ferguson, 1984в
<i>Salvelinus fontinalis</i>	ADA, AAT, ADH, CK, G3PDH, GUS, IDDH, IDHP, DIA, GPT, LDH, MEP, MDH, MPI, ODH, PGI, TF	AAT-1 2, AAT-4, ADA-1, ADH, CK-1, DIA, G3PDH-1, -2, GPT, GUS, IDDH, IDHP-3, LDH-B1, LDH-B2, MDH-1, MDH-B1 2, MEP-1, -2, MPI, PGI-2, SOD, TF	May et al., 1979b; 1980; Morrison, Wright, 1966; Stoneking et al., 1979; Wright, Atherton, 1970; Wright et al., 1980



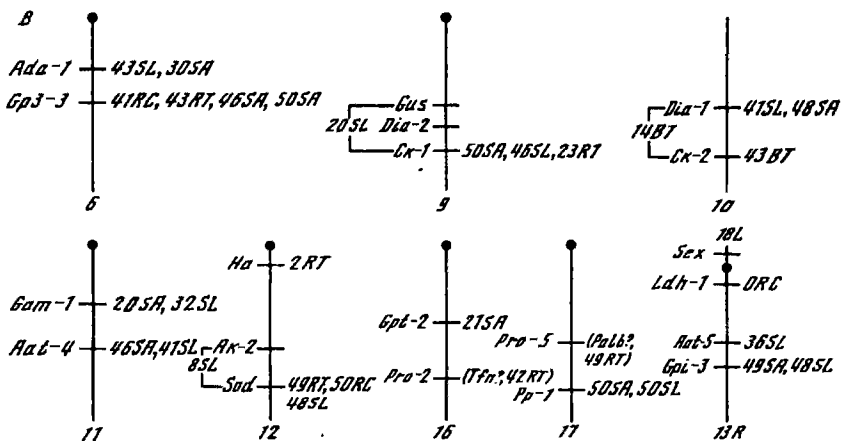


Рис. 3.4. Карта-схема групп классического, сопровождаемого псевдосцеплением (А, Б), и групп классического сцепления (В) у ряда видов, межвидовых (плодовитых в F_1) и возвратных гибридов лососевых (из: May, Johnson, 1990)

Группы классического сцепления обозначены арабскими цифрами и изображены вертикальными линиями (хромосомы) с кружками (центромеры). Группы псевдосцепления обозначены римскими цифрами, соединяющими отдельные группы классического сцепления. Плечи метацентрических хромосом обозначены L и R. Расстояния (в сантиморганах) даны для каждого вида на основании частот межгенных рекомбинаций у самок (цифры слева от хромосом) или на основании частот генцентромерных рекомбинаций (цифры справа от хромосом). Сокращенные названия видов: RT – *Oncorhynchus mykiss*, CT – *O. clarki*, RC – *O. mykiss* × *O. clarki*; BT – *Salmo trutta*, ST – *Salvelinus fontinalis*, SL – *S. fontinalis* × *S. namaycush*; SA – *S. fontinalis* × *S. alpinus*. Соответствие приведенных авторами обозначений генов принятым сейчас обозначениям: AAT-1 и AAT-2 = *sAAT-1,2**, Mdh-1 = *sMDH-A1**, G3p-1 и G3p-3 = *G3PDH-1** и *G3PDH-3**, Pro-3 = Protein (?), PepC = *PEPC**, PepD = *PEPD**, Gpi-1 и Gpi-2 = *GPI-B1,2**, Gpi-3 = *GPI-A**, Sdh-1 и -2 = *IDDH-1** и -2*, Ldh-1 = *LDH-A1**, Ldh-3 = *LDH-B1**, Ldh-4 = *LDH-B2**, Ldh-5 = *LDH-C**, Pep1 – *PEPA-1**, PepB = *PEPB**, Palb1 и -2 = *PALB1** и -2*, Pp = PP (inorganic pyrophosphatase), Mdh-3 и -4 = *sMDH-B1,2**, Fum1 = *FH**, Odh = *ODH**, Mc-(3,4) = *sMEP-1,2**, Idh-2 = *miDHP-2**, Est1 = *EST1**, Gpi-2 = *ALAT2**, Ada-1 = *ADA-1**, Aat-4 = *AAT-4**, Gam-1 = *bGALA**, Ha = *bGLUA**, Ak-2 = *AK-2**, Sod = *SOD**, Sex – ген, определяющий фенотипическое проявление пола

резко увеличивает число локусов, которые можно проверить на совместную сегрегацию.

Обзоры исследований по сцеплению генов у лососей сделаны в ряде работ (May et al., 1979a,b, 1982; May, 1980; Wright et al., 1983; Johnson et al., 1987; May, Johnson, 1990). Для видов родов *Oncorhynchus* и *Salmo* упомянем еще ряд работ (Donelly et al., 1979; Салменкова, Омельченко, 1983б; Taggart, Ferguson, 1984в; Seeb, Seeb, 1986; Картавец и др., 1990). У наиболее интенсивно исследовавшихся видов – *S. trutta* и *O. mykiss* и у гибридов между видами близкого рода лососевых *Salvelinus fontinalis* × *S. namaycush*, *S. fontinalis* × *S. alpinus* выявлено 18 групп сцепления для ферментных локусов (May, Johnson, 1990) (рис. 3.4, А, Б, В). Примечательно, что группы сцепления оказались, как правило, общими для всех исследованных видов и гибридов. Показано, что разные группы классического, или истинного сцепления связаны между собой "псевдосцеплением". Причиной его, вероятнее всего, является факультативное образование мультивалентов и направленное расхождение хромосом. Видно также, что некоторые группы сцепления сами дублированы, например, группы 3 и 4, 7 и 8, частично 13 и 14. Дублиро-

ванные же локусы связаны только псевдосцеплением, классического сцепления между ними нет.

Эти факты, во-первых, еще раз подтверждают, что геном лососевых возник путем тетраплоидизации, а не за счет тандемных дупликаций. Во-вторых, показывают, что происходившие после тетраплоидизации генома робертсоновские слияния затрагивали негомологичные хромосомы (слияния гомологов привели бы к классическому сцеплению дублированных локусов). В-третьих, консерватизм большинства групп сцепления и псевдосцепления среди разных видов лососей указывает на то, что соответствующие робертсоновские слияния предшествовали отделению видов от общего предка. Отметим, что были выявлены и специфические для отдельных видов группы сцепления. Так, у гольца *S. alpinus* среди многих проверявшихся генов *LDH-1**, *AAT-5** и *GPI-3** оказались тесно сцепленными с локусом *SEX-1**, определяющим фенотипическое проявление пола (May et al., 1989). У радужной форели *O. mykiss* локус *SEX-1** проявил сцепление с локусами *HEX-2** и *SOD-1** (Allendorf et al., 1994). При этом в параллельных экспериментах на других видах лососей не удалось найти сцепление каких-либо ферментных локусов с полом, поэтому предполагается, что оно специфично лишь для радужной форели и арктического гольца. У этих видов, по-видимому, произошло робертсоновское слияние хромосомного плеча, ответственного за определение пола, с соответствующей аутосомой уже в ходе самостоятельной эволюции видов (May et al., 1989).

Мы уже говорили о том (см. гл. 2), что вопрос об авто- или аллотетраплоидном происхождении лососевых окончательно не решен. Сейчас предполагается, что общий предок лососевых мог быть сегментным тетраплоидом, в геноме которого имелись как авто-, так и аллотетрасомы. Действительно, сегментная аллотетраплоидия может объяснить, почему одни дублированные локусы в той или иной степени дивергировали, тогда как другие у всех видов сохранились недивергировавшими. Изначальные различия при гибридизации древних диплоидных видов, на основе которой мог возникнуть тетраплоидный геном предка лососевых, как и последовавшая затем эволюционная дивергенция, вероятно, обусловили подобную дифференциацию дублированных локусов (Johnson et al., 1987). Укажем также, что последствия автотетраплоидии и аллотетраплоидии различны в смысле влияния на системы генов, кодирующих белки: при аллотетраплоидии (и в меньшей степени при сегментной тетраплоидии) из-за генетических различий между видами в мультимерные комплексы могут объединяться весьма разошедшиеся по первичной структуре полипептидные цепи, создавая особый тип взаимодействия генов. Если у автотетраплоидов множественность белковых продуктов создается за счет генетического полиморфизма, т.е. взаимодействия аллельных генов, то у аллотетраплоида, помимо этой системы, важнейший вклад вносят межлокусные взаимодействия, приводя к формированию новых продуктов; общий уровень множественности генов и константной гетерозиготности у амфидиплоидов особенно велик.

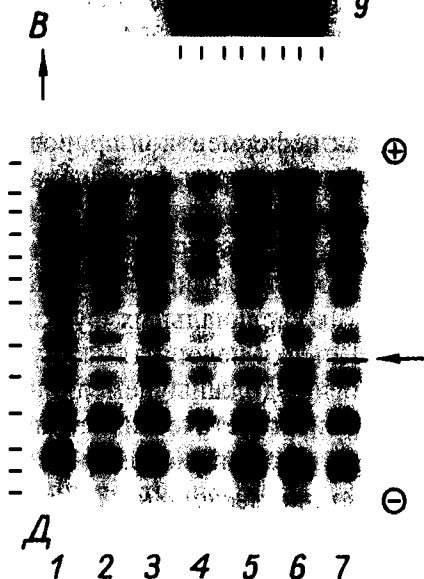
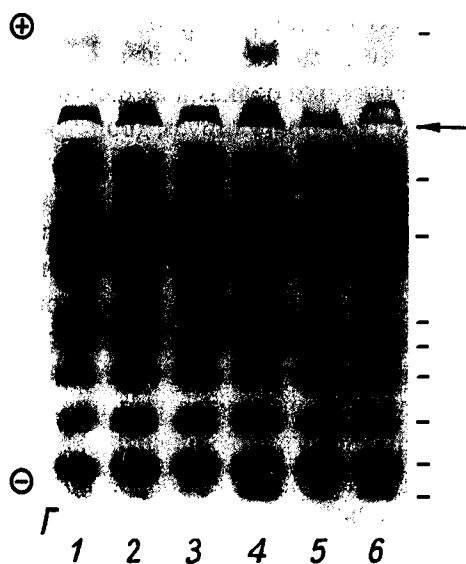
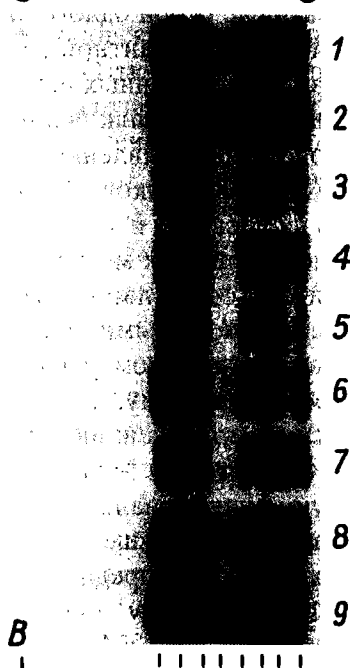
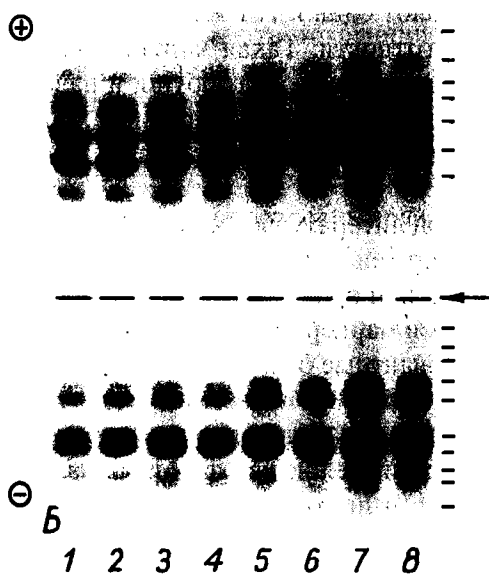
3.1.5. Видовая специфичность множественных белков

Для ряда множественных белковых систем лососевых обнаружено два важных свойства. Во-первых, инвариантность (мономорфизм) на обширных ареалах и, во-вторых, видоспецифичность в пределах ряда родов. В качестве примера такого мономорфизма можно привести данные о гемоглобинах кеты и горбуши, исследованных в 1968 г. методом электрофореза в агаровом геле (рис. 3.5, А, В). Видно, что все исследованные особи одного вида имеют один и тот же генотип, соответствующий константной гетерозиготности. Такая картина наблюдается во всех изученных нами популяциях кеты и горбуши и наводит на мысль, что мы сталкиваемся с неким природным явлением, прямо противоположным явлению генетического полиморфизма (Алтухов, 1969б; Алтухов, Рычков, 1972).

Эти наблюдения и данные мировой литературы в конце 60 – начале 70-х годов привели к мысли о том, что генетическое содержание вида не сводится к одной лишь изменчивости, и при биохимическом подходе наряду с полиморфными генетическими маркерами в популяциях всегда обнаруживаются мономорфные, инвариантные белки.

Вероятно, потому, что такие признаки не позволяют изучать генетическую дивергенцию популяций, они остаются вне поля зрения исследователей. Между тем каждый белок несет в организме ту или иную функциональную нагрузку, и поэтому факт генетической инвариантности большей части генома требует специального анализа. Такой анализ был предпринят нами несколько лет назад (Алтухов, 1969б, 1974; Altukhov, 1970; Алтухов, Рычков, 1972; Алтухов и др., 1972; Омельченко, 1974), на основе чего была сформулирована гипотеза, по-видимому, удовлетворительно объясняющая генетическое разнообразие природных популяций по различным белкам как ферментной, так неферментной природы. Наш подход постулирует двойственность в структурно-функциональной организации генома эукариот. В этой системе взглядов полиморфизм белков рассматривается как относительно нейтральная изменчивость, связанная с "минорными" адаптивными свойствами вида, а генетически мономорфные белки – как маркеры таких кардинальных функций, нормальная изменчивость которых биологически недопустима; мутации по этой части генома, приводя к патологии, должны немедленно отбрасываться отбором, особенно на ранних онтогенетических стадиях.

Генетический мономорфизм был определен как *"отсутствие изменчивости заведомо наследственного признака на всем видовом ареале или же наличие в пределах вида редких дискретных вариантов с частотой, не исключающей их поддержание повторяющимися мутациями"* (Алтухов, Рычков, 1972; Алтухов, 1989а). Наше определение носит условный характер, будучи, по сути, зеркальным к фордовскому определению полиморфизма. Однако оно представляется нам существенным, потому что подчеркивает реальность генетического мономорфизма как природного явления, характеризующего вид в целом, и предполагает



обнаружение такой инвариантности на любом структурном уровне организации живого.

Если реальность биохимического полиморфизма не вызывает сомнений, то признание реальности явления генетического мономорфизма требует специальной аргументации. Не исключается, что такая инвариантность может быть просто отражением недостаточности объема выборки, свойством отдельной популяции, или следствием недостаточной разрешающей способности метода. Нуждается в доказательствах и тезис об абсолютной связи генетически мономорфного белка с жизне-способностью организма.

Благодаря работам, проделанным в последние годы как нашей группой, так и другими исследователями, эти затруднения теперь преодолены.

1. Можно считать установленным, что генетическую инвариантность, регистрируемую при электрофорезе белков, нельзя во всех случаях приписать недостаточному разрешению метода. Действительно, использование более совершенных методов анализа, например, электрофореза в крахмальном геле не меняет сделанного ранее вывода о мономорфизме того или иного белка. На рис. 3.5 (Б, Д) даны фореграммы тех же гемоглобинов кеты и горбуши соответственно, изученные методом крахмального электрофореза. Ясно видно, что здесь число гемоглобиновых зон значительно превышает обнаруженное в агаровом варианте электрофореза, однако нет такой индивидуальной изменчивости, которая могла бы соответствовать картине генетического полиморфизма. Электрофорез в полиакриламидном геле дает такую же картину инвариантности, но выявляет несколько меньшее число компонентов (Омельченко, 1974).

Более того, из анализа первичной структуры ферментов известно, что каталитический центр нередко оказывается неизменным, тогда как функционально менее значимые участки молекулы варьируют. Так, у разных видов позвоночных каталитический центр фермента лактат-дегидрогеназы, слагаемый 12 аминокислотными остатками, во всех исследованных случаях тождествен (Kaplan, 1965). Полностью инвариантны остатки гистидина, локализованные в функционально наиболее важных позициях α - и β -цепей глобиновой молекулы: такой мономорфизм для многих групп позвоночных поддерживается на протяжении 500 млн. лет их естественной истории (Jukes, 1971). Замена любого из этих гистидинов тирозином вызывает у человека гемоглобинопатию.

←

Рис. 3.5. Множественные молекулярные формы белков у тихоокеанских лососей

А – гемоглобины 11 экз. кеты, *Oncorhynchus keta*. Электрофорез в агаровом геле, медиал-вероналовый буфер, pH 8,6; Б – гемоглобины 8 экз. кеты. Электрофорез в крахмальном геле, боратная буферная система, pH 8,5; В и Д – то же для нескольких экземпляров горбуши *O. gorbuscha*. Такая множественность гемоглобинов лососевых обусловлена наличием семи-восьми различных субъединиц, формирующих тетрамерные молекулы (Wilkins, 1970; Tsuyuki, Ronald, 1970); Г – водорастворимые белки хрусталика глаза (кристаллины) у кеты. Электрофорез в агаровом геле. На всех фотоснимках видно, что отсутствует индивидуальная изменчивость числа или положения отдельных белковых компонентов – мономорфизм

Число подобных примеров легко увеличить (см.: Kimura, Ohta, 1973; Berger, Weber, 1974).

Р. Левонтин в докладе на XIV Международном генетическом конгрессе показал, что дальнейшее усовершенствование методов выявления наследственных вариаций на молекулярном уровне не меняет вывода о существовании двух групп генных локусов, ответственных за белковый синтез. "Можно считать за правило, что локусы, которые выявляются как полиморфные при одном способе анализа, увеличивают аллельное разнообразие и при использовании более совершенных методов, тогда как локусы, которые выглядят как мономорфные при обычном электрофорезе, остаются мономорфными и при более тонком анализе" (Левонтин, 19786, с. 465).

В исследованиях тканевых белков насекомых и млекопитающих методом двумерного электрофореза обнаружена настолько низкая генетическая изменчивость, что был сделан вывод о необходимости пересмотра предыдущих оценок уровней полиморфизма и гетерозиготности природных популяций (Brown, Langley, 1979; Lee et al., 1979; McConkey et al., 1979; Walton et al., 1979; Racine, Langley, 1980). Согласно этим данным, доля полиморфных генов не превышает 11%, а средняя гетерозиготность составляет всего лишь 1—4%.

Следует напомнить, что весьма близкий результат был получен еще в 1971 г. (Алтухов и др., 1972), когда мы сознательно включили в электрофоретический анализ несколько групп ранее не исследовавшихся белков, а не ограничились лишь одними ферментами. Р. Левонтин (1978а), к сожалению, счел это за недостаток работы, тогда как на самом деле такой прием позволил впервые выявить белковые системы, характеризующиеся крайне низкими уровнями генетической изменчивости.

2. Можно считать доказанным, что генетический мономорфизм представляет собой не только популяционное явление, но и явление, характеризующее вид в целом. Это особенно надежно установлено для *Homo sapiens*, представители всех главных рас которого изучены на сегодняшний день по достаточно большому числу белковых маркеров генов и по крайней мере некоторые из них оказываются мономорфными на всем видовом ареале (Nei, Roychoudhury 1974). Нашей лабораторией, с учетом данных американских, канадских и японских коллег, получены доказательства мономорфности некоторых белковых систем для тихоокеанских лососей. Этот вывод основывается на электрофоретическом анализе нескольких тысяч образцов, собранных на обширных пространствах как азиатского, так и американского побережий Северной Пацифики (Алтухов, 19696, 1974, 1977; Алтухов, Рычков, 1972; Алтухов, Салменкова, Омельченко и др., 1972; Омельченко, 1974; Салменкова и др., 1986; Tsuyuki et al., 1965; Koch et al., 1964; Wilkins, 1968; Yamanaka et al., 1967). По мере расширения исследований различных видов по разнообразным белковым маркерам генов (см. обзор: Nevo et al., 1984) реальность существования генетически мономорфных систем становится все более очевидной (см. также: Coulthart et al., 1984).

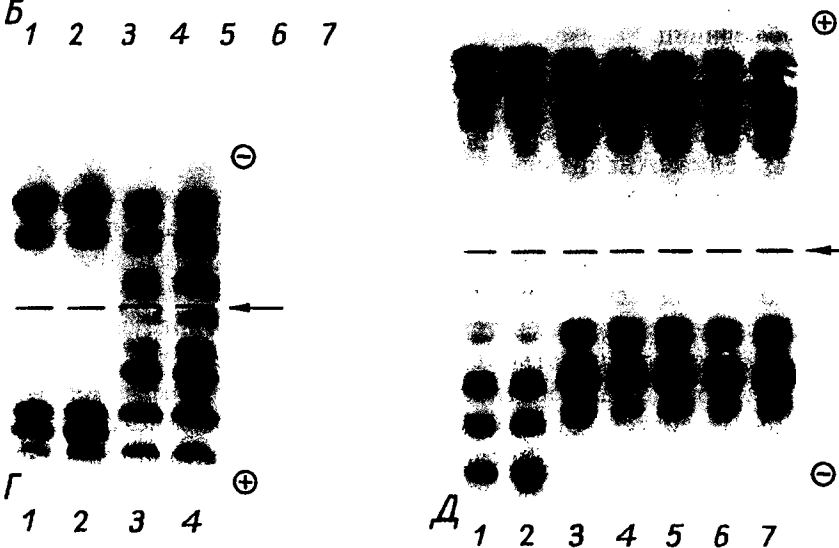
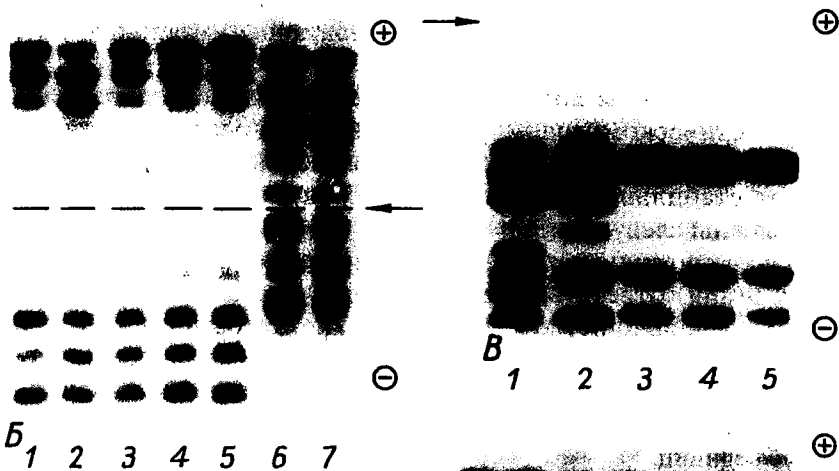
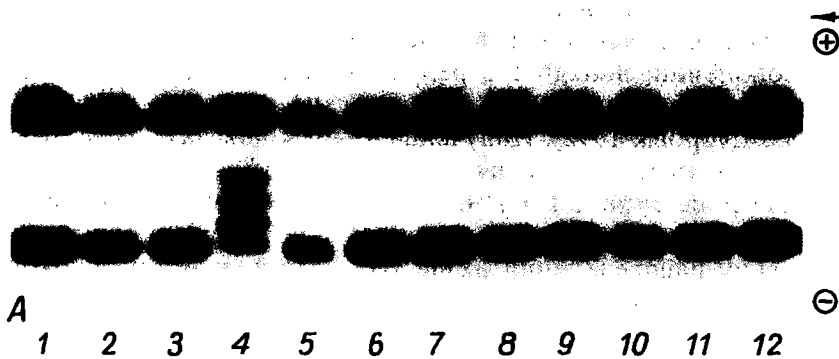
3. Получены прямые доказательства связи генетически мономорфных систем с жизнеспособностью организма. Установлено, что лишь небольшая часть из общего числа генных мутаций, возникших в данном поколении, попадает в репродуктивную часть популяции и передаются по поколениям как относительно нейтральные (Алтухов и др., 1985; Дуброва, 1992). Получение прямых доказательств отрицательного селективного значения редких электрофоретических вариантов белка позволяет по-новому подойти к объяснению эксцесса в популяциях различных видов соответствующих аллелей при аппроксимации эмпирических распределений их частот математической функцией, предполагающей нейтральность белкового полиморфизма. Ю.Е. Дуброва (1980) проделал необходимый анализ, и аппроксимация оказалась более удовлетворительной при принятии нашей модели, согласно которой существование редких аллелей в популяции в значительной мере отражает баланс между отбором и спонтанным мутационным процессом.

За последние годы получены данные, не только подкрепляющие вывод о генетическом мономорфизме вида как реальном природном явлении, но и проливающие свет на те механизмы, которые поддерживают стабильность фенотипа на белковом уровне. Среди них наиболее важны следующие.

Давление отсекающего отбора. Если белок имеет четвертичную структуру и(или) ответствен за наиболее существенные функции, то подавляющее большинство мутаций должно относиться к категории "запрещенных", т.е. элиминироваться отбором на самых ранних онтогенетических стадиях. Это мутации, затрагивающие активный центр фермента или же участки молекулы, которые важны в процессе ассоциации субъединиц.

Особенности организации генетического материала. Если в белковом синтезе имеется механизм коррекции, устранения мутаций, то очевидна его особая роль в поддержании стабильности первичной структуры белка. Анализ связи между тонкой структурой эукариотических генов и уровнями их изменчивости может вылиться в важную область исследования. С нашей точки зрения, принципиально важно для выяснения биологического значения генетического мономорфизма вида еще одно обстоятельство: значительную инвариантность нередко обнаруживают такие белковые системы, которые характеризуются исключительной множественностью структурных компонентов. В качестве примера можно еще раз обратиться к электрофореграммам мономорфных белковых систем, описанных нами для тихоокеанских лососей, являющихся, как указывалось выше, аллотетраплоидной группой (рис. 3.5). В чем механизм такой толерантности к спонтанным мутациям дублированных генов, кодирующих синтез изофункциональных белковых семейств, сейчас еще неясно.

В чисто функциональном плане объяснение этому явлению было дано: максимальное дублирование генетической информации у эукариот осуществляется пропорционально ее биологической значимости. Другими словами, наиболее важные функции могут кодироваться множе-



ственными цистронами, что обеспечивает организму преимущества широкой адаптации в нормально флуктуирующей среде без выщепления слабо приспособленных гомозигот (Алтухов, Рычков, 1972; Алтухов, 1974, 1977).

В самом деле, если тихоокеанские лососи – амфидиплоиды или сегментные аллотетраплоиды (Алтухов, 1974; Алтухов, Салменкова, Омельченко и др., 1972; Бушуев, 1973; Бушуев и др., 1975; Васильев, 1977; Омельченко, Герасименко, 1981; Johnson et al., 1987), то в отношении гомологичных генов, отличающихся по первичной структуре и полученных от разных предков, они, равно как и другие группы такого же происхождения, являются константными гетерозиготами. Соответственно в случае с мультимерными белками их формирование осуществляется через взаимодействие заметно дивергировавших субъединиц, кодируемых разными генными локусами, а не аллелями того же самого гена.

Возможно, именно к таким комплексам отбор предъявляет особенно жесткие требования, в связи с чем уровни полиморфизма у аллополиплоидов невелики (Алтухов и др., 1972; Салменкова, Волохонская, 1973; Салменкова, Омельченко, 1978).

Факт пониженной изменчивости мультимерных белков у человека отмечен Гаррисом с сотрудниками (Harris et al., 1977), причем речь идет не просто о мультимерных белках, а лишь о тех из них, которые кодируются разными локусами и формируют гибридные молекулы.

Нет сомнений, что множественность одноименных белков, демонстрирующих мономорфизм вида как целого, – результат дупликации генетического материала, вызванной неравным кроссинговером и полиплоидией.

Как выяснилось, мономорфные множественные системы оказались нагруженными видовой специфичностью, ведя себя как истинные видовые признаки (рис. 3.6). Во всех изученных группах лососевых, за исключением группы проблематичных видов гольцов, виды внутри рода легко идентифицируются по множественным мономорфным белковым системам, подкрепляя тем самым типологические представления о виде.

Такого же рода подход позволил внести вклад и в ряд спорных вопросов видовой идентификации (таксономии) лососевых, что можно показать на ряде примеров. С помощью анализа мономорфных водорастворимых белков мышечной ткани и ряда ферментов было установлено очень близкое сходство между видами *Salmo gairdneri* и *S. mykiss* (Рябова, Гончарова, 1981). Более поздние исследования, включавшие анализ биологических, экологических, аллозимных и кариологических характеристик и анализ митохондриальной ДНК, подтвердили гене-

Рис. 3.6. Видовая специфичность, обнаруживаемая при электрофоретическом исследовании множественных гемоглобинов рыб семейства *Salmonidae*

А: 1–3 и 5–12 – *Oncorhynchus keta*; 4 – *O. kisutch* (электрофорез в агаровом геле); Б: 1–5 – *Salvelinus leucomaenis*, 6, 7 – *O. gorbuscha* (электрофорез в крахмальном геле); В: 1 – *O. gorbuscha*, 2 – гибрид *O. gorbuscha* × *O. masou*; 3–5 – *O. masou* (электрофорез в агаровом геле); Г: 1, 2 – *O. keta*; 3, 4 – *O. gorbuscha*; Д: 1, 2 – *Salvelinus leucomaenis*; 3–7 – *O. keta* (электрофорез в крахмальном геле)

тическую близость этих форм и возможность их объединения в рамках одного вида (Фролов, 1981; Горшкова, Горшков, 1985; Okazaki, 1986a; Шедько, 1991; Осинов, Павлов, 1993). Напомним, что вид, объединявший *S. mykiss* и *S. gairdneri*, был включен в род тихоокеанских лососей и получил название *Oncorhynchus mykiss* (Smith, Stearley, 1989).

Спорную в систематическом плане группу гольцов рода *Salvelinus*, обитающих в нижнем течении р. Камчатки и в южной части Курильских островов, одни авторы относили к арктическому гольцу *S. alpinus* (Савваитова, 1973; Савваитова, Мовчан, 1973), другие – к мальме *S. malma* (Берг, 19486; Behnke, 1972). Характерные электрофоретические типы мономорфных гемоглобинов у гольцов этих районов сходны с таковыми проходной и ручьевой форм мальмы Сахалина. Их отличия по гемоглобиновым электрофореграммам от арктического гольца позволяют считать рассматриваемую группу мальмой (Омельченко, 1975). Это подтверждают и кариологические различия между *S. alpinus* из Швеции и различными формами мальмы Дальнего Востока (Nygren et al., 1971; Викторовский, 1975; Викторовский, Глубоковский, 1977).

3.2. ДНК

3.2.1. Полиморфизм ДНК и методы его исследования

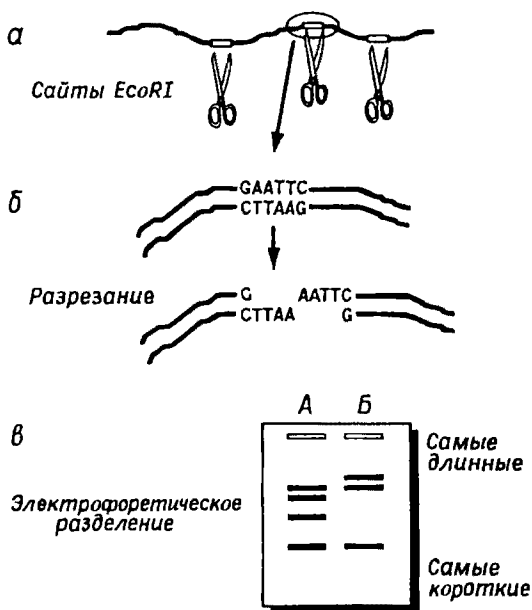
Хотя аллозимы и другие полиморфные белки остаются наиболее удобными и широко применяемыми маркерами генетической изменчивости, в последнее десятилетие все большее внимание уделяется исследованию изменчивости на уровне самой ДНК (см. обзоры в "Molecular Genetics in Fisheries", 1995).

Полиморфизм ДНК возникает, во-первых, вследствие точковых мутаций в виде единичных нуклеотидных замен, а во-вторых, в результате тех или иных ошибок при репликации ДНК в виде инсерций или делеций от одного до сотен и тысяч нуклеотидов.

Возможность исследования такой изменчивости появилась в связи с большими успехами в технике анализа ДНК и прежде всего благодаря открытию и выделению из бактериальных источников разнообразных рестриктирующих эндонуклеаз (рестриктаз). Эти ферменты разрезают ДНК в местах локализации специфических последовательностей; полученные при этом фрагменты разной длины разделяют с помощью электрофореза в гелях и анализируют далее тем или иным способом, вплоть до определения их нуклеотидной последовательности (рис. 3.7). Принципиально важным оказалось и открытие метода полимеразной цепной реакции (PCR – в англоязычной литературе) (Mullis et al., 1986; Saiki et al., 1988). С его помощью осуществляется амплификация фрагментов из минимальных количеств ДНК, содержащихся в каплях крови, чешуе, коже, костях, кусочках плавников или других тканей, в том числе из частично деградировавших молекул ДНК. Как оказалось, такой анализ возможен и с ДНК, выделяемой из долго сохранявшихся (например, музейных) образцов, вплоть до палеонтологических остатков (Pääbo, 1989; Beckenbach, 1991; Poinar, 1993).

Рис. 3.7. Схемы расщепления ДНК рестрикционным ферментом и электрофоретического разделения образовавшихся фрагментов

(а) Изображенная молекула ДНК имеет три участка (сайта), узнаваемых рестриктазой *EcoRI*. Каждый участок ДНК, в котором находится нуклеотидная последовательность GAATTC (показаны светлыми прямоугольниками), будет расщепляться этой рестриктазой, как показано в (б). Образовавшиеся в данном случае четыре фрагмента разделяют в агарозном геле ("профиль" А в (в)). Если в популяции имеется альтернативный аллель, у которого отсутствует данный "сайт рестрикции" (обведенный кружком в (а)), то два средних фрагмента ("профиля" А) не образуются, вместо них в "профиле" Б присутствует один более крупный фрагмент (из: Park, Moran, 1994)



Известно, что ДНК клетки содержится в ядре и в митохондриях и соответственно подразделяется на ядерную и митохондриальную (англ. nDNA и mtDNA). У костных рыб размер ядерного генома составляет от 0,3 до 4 млрд. пар оснований (Ohno, 1974a), а размер митохондриального генома – 16–18 тыс. пар оснований (Park, Moran, 1994). Вся ДНК состоит также из кодирующих и не кодирующих областей. В геноме млекопитающих только 1% ДНК кодирует синтез белков (Park, Moran, 1994) и является поэтому более консервативной его частью. Некодирующая область более вариабельна, так как в гораздо меньшей степени подвержена селективным ограничениям. ДНК содержит как уникальные, неповторяющиеся ("single-copy" или scnDNA), так и различные многократно повторяющиеся (от нескольких до тысяч раз и более) последовательности; на долю последних в геноме млекопитающих приходится около 30% (Alberts et al., 1983).

Значительная часть повторяющейся ДНК, называемая сателлитной, состоит из *тандемно* повторенных копий неких основных ("core") последовательностей длиной от 2 до нескольких тысяч пар оснований. Мутации типа инсерций/делеций изменяют число повторов, т.е. общую длину такой многокопийной последовательности. Подобная изменчивость, наблюдаемая в разных частях генома (хромосомах) и у разных индивидуумов, получила рабочее название "варьирующего числа тандемных повторов" (VNTR).

В семействах таких тандемных повторов различают *минисателлиты*, состоящие из повторяющихся копий длиной от десяти до сотни нуклеотидов каждая (Jeffreys et al., 1985a,b; Taggart, Ferguson, 1990) и *микросателлиты*, повторяющиеся копии которых обычно имеют длину от 1 до 4, иногда 6 нуклеотидов (Tautz, 1989; Wright, Bentzen, 1994;

Park, Moran, 1994). Минисателлитный локус может насчитывать несколько сот повторов, микросателлитный локус – до ста повторов.

Генетическими маркерами могут служить также повторяющиеся, но рассеянные по геному (нетандемные) короткие и длинные последовательности (соответственно англ. SINE и LINE – short and long interspersed repetitive elements) (Singer, 1982).

Значительной изменчивостью обладают и межгенные спейсеры, отделяющие друг от друга повторяющиеся пары генов в мультигенных семействах, которые кодируют рибосомальные 28S и 18S РНК. Нетранскрибируемые спейсеры, в отличие от сильно консервативных рибосомальных генов, накапливают мутации и весьма успешно могут использоваться для анализа изменчивости ДНК (Arnheim, 1983).

Скорости спонтанного мутирования мини- и микросателлитных локусов составляют около 10^{-2} – 10^{-4} на локус за поколение, что гораздо больше, чем у аллозимных генов – 10^{-6} (Nei, 1987). Соответственно и гетерозиготность более чем на порядок превышает аллозимную, достигая по минисателлитам почти 100% (Jeffreys et al., 1988; Huang et al., 1992). Таким образом, если дивергенция по аллозимным генам (селективно нейтральным) обуславливается только дрейфом, то по мини- и микросателлитным локусам – и мутациями, и дрейфом (Ward, Grewe, 1994).

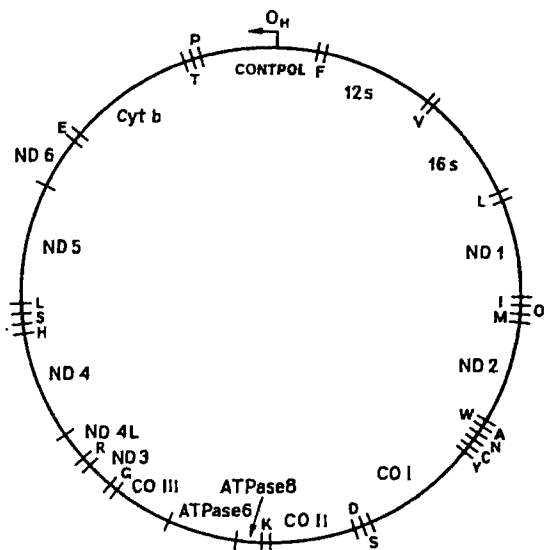
Митохондриальная ДНК (мтДНК) также относится к типу повторяющейся ДНК, поскольку клетка может содержать сотни митохондрий. МтДНК позвоночных – это замкнутая кольцевая молекула. Определение полной нуклеотидной последовательности мтДНК человека и ряда других видов позвоночных показало существенную консервативность в порядке расположения некоторых уникальных генов (Beckenbach, 1991). МтДНК содержит более тридцати различных генов, в том числе два рибосомальных гена, гены 22 транспортных РНК, 13 генов, кодирующих белки, и имеет некодирующую контрольную область, называемую D-петлей, участвующую в репликации (Ferris, Berg, 1987; Beckenbach, 1991) (рис. 3.8). Та же организация генов мтДНК была найдена и у рыб, например, у нескольких видов *Salmo* и *Oncorhynchus* (Davidson et al., 1989a; Thomas, Beckenbach, 1989).

МтДНК является гаплоидной, т.е. все митохондрии особи содержат, как правило, только один тип ДНК (хотя есть и исключения, называемые гетероплазмией – Arnason, Rand, 1992). Поскольку митохондрии наследуются цитоплазматически, а цитоплазма передается через самку, мтДНК наследуется только по материнской линии (Gyllenstein et al., 1985; Avise, Vrijenhoek, 1987). В частности, материнское наследование мтДНК показано у гибрида симы с горбушей (Гинатулина, Максимович, 1994).

Для большинства организмов не отмечено случаев рекомбинации митохондриальных геномов, т.е. наследование мтДНК происходит по клональному типу (Avise, 1994). Поэтому эффективный размер популяции для мтДНК составляет 1/4 от такового для ядерных генов (Nei, Tajima, 1981). Это означает большую подверженность мтДНК дрейфу и

Рис. 3.8. Схема кольцевой молекулы митохондриальной ДНК человека

Отдельными буквами обозначены гены 22 транспортных РНК; 12s и 16s обозначают гены двух рибосомальных РНК; показано расположение контрольной (control) области и начала репликации – Он. Другие символы обозначают 13 генов, кодирующих белки: ND = субъединицы 1–6 NADH-дегидрогеназы, CO = субъединицы I–III цитохромоксидазы, Cytb = цитохром-б. Гены, помеченные внутри круга, транскрибируются в направлении часовой стрелки, а помеченные вне круга – против часовой стрелки. Видно, что гены тРНК обычно фланкируют участки генов, кодирующих белки (из: Anderson et al., 1981)



воздействию эффекта популяционного "горлышка бутылки" на сокращение изменчивости. К тому же на высших позвоночных показано, что скорость нуклеотидных замен в мтДНК примерно в 5–10 раз выше, чем в ядерной ДНК (Moritz et al., 1987). Показано также, что наибольшее число мутационных событий происходит в D-петле, а наименьшее – в генах РНК (Cann et al., 1984; Ferris, Berg, 1987), хотя, возможно, это не является правилом для всех организмов. Например, у кумжи при секвенировании D-петли не удалось обнаружить каких-либо вариаций (Bernatchez et al., 1992). Скорость нуклеотидных замен в мтДНК млекопитающих равна примерно 1–2% за 1 млн. лет (Brown et al., 1979; Ferris et al., 1983).

Для более детального обзора методов анализа изменчивости ДНК отошлем читателя к обзорной статье Парк и Морана (Park, Moran, 1994) и многочисленным ссылкам в ней. Здесь же очень кратко перечислим основные методические приемы такого анализа.

Парк и Моран выделяют два принципиальных приема, которые лежат в основе большинства методов: 1) разделение смеси фрагментов ДНК для изоляции или визуализации наиболее интересующих нас определенных фрагментов и 2) воздействие на ДНК различными ферментами. Среди последних наиболее важными являются ферменты рестрикции, расщепляющие молекулы ДНК – рестриктирующие эндонуклеазы (рис. 3.7), полимеразы, используемые для синтеза новых цепочек ДНК на однонитевой ДНК-матрице, и лигазы, с помощью которых соединяются концы двух цепочек ДНК, например, в процессе клонирования.

Для разделения смеси фрагментов используется электрофорез в агарозном и полиакриламидном геле. Визуализация фрагментов осуществляется с помощью или концевое мечения радионуклидами и

последующей автордиографии, или окрашивания бромистым этидием. Надо отметить, что такой метод неудобен для разделения смеси множества фрагментов, получаемых из общей ядерной ДНК, и обычно применяется для анализа либо отдельного ее фрагмента, либо мтДНК.

Для визуализации нужного фрагмента ДНК среди остальных, присутствующих в геле, используется гибридизация со специфической пробой (или зондом) обычно методом Саузерна, так называемый Саузерн-блоттинг (Southern, 1975). Такая проба представляет собой нуклеотидную последовательность с радиоактивной или флуоресцентной меткой, комплементарную к интересующему нас фрагменту. Благодаря метке последующие процедуры позволяют визуализировать нужный фрагмент. Такого рода пробы сейчас изолированы из многих организмов, и некоторые из них достаточно успешно используются при изучении лососевых (см. ниже).

Таким образом, изменчивость ДНК, обусловленная заменой отдельных оснований или инсерциями и делециями, проявляется в конечном счете в том, что особи отличаются друг от друга типами рестрикционных фрагментов; это явление получило рабочее название "полиморфизма длин рестрикционных фрагментов" (ПДРФ или англ. RFLP – restriction fragment length polymorphism) (детали см. Dowling et al., 1990).

Метод полимеразной цепной реакции (PCR) в последние годы стал одним из важнейших в анализе полиморфизма на уровне ДНК. Это наиболее простой и быстрый метод для амплификации тех или иных последовательностей ДНК. Суть метода состоит в том, что подлежащий амплификации фрагмент ДНК (точнее каждая из двух его цепей) служит матрицей, на которой с помощью термостабильной полимеразы в присутствии праймеров (т.е. олигонуклеотидов, комплементарных к концевым последовательностям данного фрагмента) при определенном температурном режиме синтезируется комплементарная последовательность (детали см.: Mullis et al., 1986; Saiki et al., 1988; Innis et al., 1990). Реакция многократно повторяется в автоматическом режиме, причем каждый раз количество ДНК удваивается, и таким образом после 30 циклов репликации количество исходной ДНК увеличивается более, чем в миллион раз (рис. 3.9). Для амплификации ДНК используется также метод клонирования, который позволяет, в отличие от PCR, оперировать и с крупными фрагментами (более нескольких тысяч пар оснований) (детали см.: Datta et al., 1988). Клонирование включает встраивание с помощью лигазы желаемого фрагмента ДНК в самовоспроизводящиеся "конструкции", называемые векторами. Последние являются молекулами ДНК, которые способны проникать в бактериальную (или дрожжевую) клетку-хозяина, и многократно реплицироваться вместе с ней. В качестве таких молекул ДНК используются бактериальные плазмиды и фаги (рис. 3.10).

Амплифицированные фрагменты ДНК могут быть секвенированы, т.е. определена их полная нуклеотидная последовательность (Sanger et al., 1977).

Иногда успешным в выявлении полиморфных маркеров оказывается анализ так называемой случайно амплифицированной полиморфной

Рис. 3.9. Схема полимеразной цепной реакции (PCR)

1 – тепловая денатурация молекулы ДНК и ее охлаждение; 2 – короткие синтетические праймеры гибридизуются с каждой из комплементарных цепей; 3 – праймеры достраиваются с помощью термостабильной полимеразы, что приводит к удвоению молекулы-матрицы; 4 – цикл нагревания и охлаждения повторяют 20–40 раз; 5 – в каждом цикле вновь синтезированные цепи ДНК становятся матрицами для следующей репликации, обеспечивая амплификацию более чем в миллион крат первоначальной матричной последовательности (из: Park, Moran, 1994)

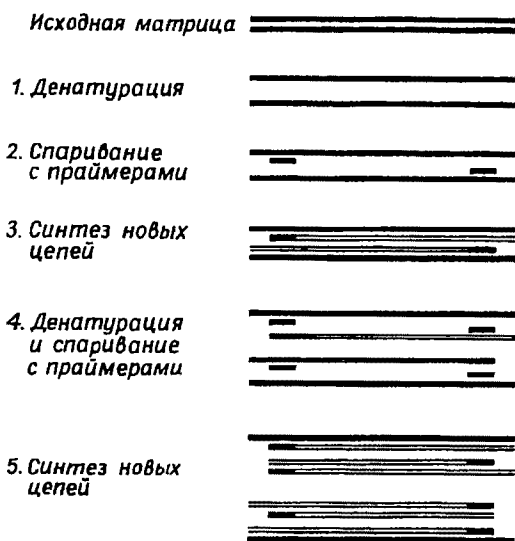
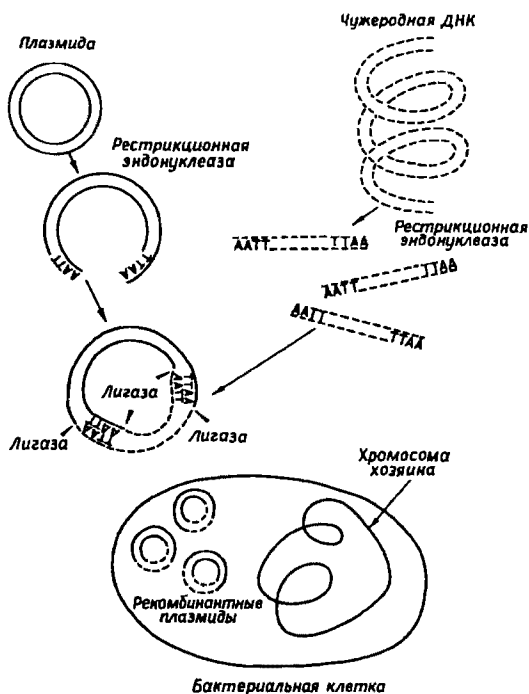


Рис. 3.10. Схема клонирования фрагмента ДНК

Рестрикционный фрагмент молекулы ДНК с помощью фермента лигазы сшивается с предварительно разрезанной плазмидой. Плазмида – внехромосомная мелкая кольцевая молекула ДНК бактерий или ДНК фага лямбда. Расщепление цепей плазмиды и чужеродной ДНК осуществляется одной рестриктазой, что обеспечивает комплементарность концевых последовательностей плазмиды и фрагментов ДНК и соединение таких "липких" концов. Рекомбинантная конструкция вводится в бактерию, где она размножается (амплифицируется) (из: Фогель, Мотульски, 1990)



ДНК (англ. RAPD – random amplified polymorphic DNA). Для этого используют праймеры со случайными последовательностями и с помощью PCR амплифицируют анонимные участки ДНК, которые затем изучаются методами электрофореза.

Методы амплификации интересующих фрагментов, главным образом метод PCR, используются для анализа и ядерной, и мтДНК (Beckenbach, 1991). В последнем случае создание праймеров облег-

чается, благодаря уже известным нуклеотидным последовательностям мтДНК ряда организмов и наличию в ней эволюционно консервативных генов. Например, таким образом были синтезированы праймеры для анализа географической изменчивости мтДНК в популяциях чавычи (Cronin et al., 1993). Специфическая амплификация отдельных участков мтДНК освобождает также от трудоемких процедур по ее отделению от ядерной ДНК.

Один из классов варьирующих в числе tandemных повторов (VNTR) – минисателлитные локусы – анализируют, осуществляя их гибридизацию с так называемой *пробой или зондом*, содержащим нуклеотидную последовательность, комплементарную последовательности повторов. Этот метод, получивший название "фингерпринтинга" ДНК, выявил огромную изменчивость соответствующих локусов среди различных видов (Jeffreys et al., 1988; Wright, 1993).

При использовании универсальных *мультилокусных проб*, первоначально разработанных для этого метода, одновременно выявляется много сходных локусов, находящихся, как правило, в гетерозиготном состоянии из-за большого числа аллелей. Это весьма сложные картины фрагментов ДНК, практически абсолютно специфичные для отдельных особей. Они очень удобны для идентификации родства или происхождения, но менее пригодны для изучения межпопуляционных различий из-за того, что почти невозможно установить принадлежность многочисленных аллельных вариантов к конкретному локусу и определить частоты аллелей. Тем не менее статистические подходы для определения гетерозиготности, генетических расстояний и мер разнообразия удалось разработать (Lynch, 1990; Jin, Chakraborty, 1994).

Сейчас создано большое количество *однолокусных проб* (SLP – single locus probe), в том числе и для лососевых (Taggart, Ferguson, 1990; Bentzen et al., 1991; Heath et al., 1994; Prodöhl et al., 1994). Это существенно упрощает окончательный анализ, поскольку наблюдаемая таким образом изменчивость – "профиль ДНК" – относится к конкретному локусу, соответствует менделевской и позволяет подсчитывать частоты аллелей, гетерозиготность и другие популяционные характеристики (Goldstein et al., 1995; Slatkin, 1995; Zhivotovsky, Feldman, 1995). Например, у семги, кумжи и чавычи с помощью специфических однолокусных проб показано дисомное менделевское наследование вариантов таких локусов в семьях; между некоторыми локусами обнаружено сцепление (Prodöhl et al., 1994; Withler et al., 1994; Taggart et al., 1995a).

Каждый микросателлитный локус, т.е. tandemный повтор 2–6 нуклеотидов, фланкирован уникальной последовательностью. Если она известна, то можно синтезировать праймер, комплементарный к ней, и затем с помощью PCR амплифицировать этот tandemный повтор. Таким путем достигается возможность анализировать далее только этот локус, определяя электрофорезом в полиакриламидном геле размер его "аллелей" с помощью набора стандартных фрагментов ДНК известной длины. Для микросателлитных локусов (GT)_n и (CT)_n, изолированных из геномной библиотеки кумжи, также показано менделевское наследо-

вание (Estoup et al., 1993). Синтезированные для их амплификации праймеры оказались пригодными и для радужной форели. Полиморфизм по "динуклеотидным" локусам позднее был найден у радужной форели (Sakamoto et al., 1994), у атлантического лосося (McConnell et al., 1995).

В заключение этого раздела необходимо сказать, что исследование ДНК-маркеров требует значительно больших затрат времени, труда и финансов, чем анализы аллозимов, хотя потенциально объем вскрываемой изменчивости также неизмеримо больше того, который обнаруживается аллозимными методами. Техника анализа ДНК-маркеров интенсивно развивается в направлении разработки более быстрых и менее трудоемких процедур (см., например: Hall, Nawrocki, 1995), и особенно в направлении их автоматизации. Автоматизированы, например, такие процессы, как синтез олигонуклеотидов, в том числе меченых (что очень важно для синтеза праймеров), амплификация (метод PCR), секвенирование. Создаются компьютерные базы данных по ДНК-маркерам и сопутствующей информации. Развиваются методы статистического анализа и его программного обеспечения для обработки информации, получаемой с помощью ДНК-маркеров (см. Ferguson et al., 1995). Все это обеспечивает условия для широкого и эффективного применения полиморфизма ДНК в популяционных, эволюционных и разнообразных рыбохозяйственных исследованиях уже в ближайшие годы. На некоторых результатах таких работ мы остановимся в следующем разделе, а также в главе 5 при рассмотрении межпопуляционной генетической дифференциации отдельных видов лососей.

3.2.2. Использование полиморфизма ДНК

в изучении популяционной изменчивости, в идентификации стад, аквакультуре, эволюционных и таксономических исследованиях

Митохондриальная ДНК. мтДНК – мощный генетический маркер дивергенции популяций. Степень выявляемого полиморфизма мтДНК, т.е. число гаплотипов, которые приравниваются к аллелям одного гена, зависит от количества исследованных рыб, числа и типов использованных эндонуклеаз. Биллингтон и Хеберт (Billington, Hebert, 1991) подчеркивают еще одно важное обстоятельство. Оно состоит в том, что мтДНК эволюирует со скоростью 1–2% мутаций за 1 млн. лет, и несложный расчет показывает, что дивергенция популяций, которые заселяли с конца плейстоцена освобождавшиеся от оледенения территории, должна быть очень слабой. А поскольку возможности анализа обычно позволяют исследовать лишь несколько процентов митохондриального генома, шанс выявить дивергенцию между близкими популяциями, возникшую уже после последнего расселения видов лососевых, кажется совсем малым. Гораздо вероятнее обнаружить ту дивергенцию, которая сформировалась в результате эффекта основателя или дрейфа генов в изолятах на основе уже существовавшего ранее полиморфизма мтДНК.

Как будет показано в главе 5, с помощью мтДНК хорошо различаются крупные региональные популяции лососей или их совокупности

(Bermingham et al., 1991; Cronin et al., 1993; Taylor et al., 1996; Brykov et al., 1996; Wilson et al., 1987), изолированные линии поколений у горбуши (Brykov et al., 1996; Полякова и др., 1996), поскольку в них, благодаря высокой численности, в течение очень длительного периода надежно сохраняются гаплотипы (гаплоидные генотипы) мтДНК, маркирующие происхождение от ранее дивергировавших предшественников.

Дивергенция на уровне ДНК обнаруживается и между такими внутривидовыми формами лососей, как жилая и проходная у *S. salar* (Palva et al., 1989; Birt et al., 1991), у *O. nerka* (Taylor et al., 1996), что говорит о существовании определенной репродуктивной изоляции между ними.

В связи с вчетверо меньшей величиной N_e по мтДНК, в сравнении с N_e по ядерным генам, для стирания межгрупповых различий на уровне мтДНК требуется соответственно и более значительный обмен генами. К тому же генный обмен через мигрирующих самцов неэффективен по отношению к мтДНК, так как она наследуется по материнской линии. Благодаря этим же обстоятельствам на уровне мтДНК можно продемонстрировать генетическую дифференциацию между близкими и даже симпатричными популяциями, например, у кеты (Гинатулина, Машкин, 1990; Ginatulina, 1992), горбуши (Полякова и др., 1992), чавычи (Adams et al., 1994), нерки (Taylor et al., 1996), атлантического лосося (O'Connell et al., 1995; Nielson et al., 1996), кумжи (Bembo et al., 1994; Ferguson et al., 1995).

Как подчеркивают Фергюсон и соавторы (1995), дифференциация может проявиться случайным образом (из-за малых величин N_e по мтДНК) в отдельных частях панмиксной популяции (например, в притоках одной реки). Неслучайный же характер дифференциации по мтДНК может быть подтвержден наличием ее временной стабильности.

Вследствие высокой чувствительности мтДНК к стохастическим процессам, свойственным небольшим популяциям, частоты ее гаплотипов могут варьировать в поколениях, что, например, отмечено в одной малой речной популяции кумжи в Дании (Hansen, Loeschcke, 1996).

Из изложенного выше понятно, почему популяционная изменчивость на уровне мтДНК, как правило, значительно превышает аллозимную изменчивость. Так, в цитированной выше работе Хансена и Лешке (1996) изменчивость между поколениями в малой популяции кумжи наблюдалась только по мтДНК, но отсутствовала по аллозимным частотам. Адамс и др. (Adams et al., 1994) приводят диапазоны оценок генетической идентичности (по: Nei, 1978) между различными популяциями и между временными подходами у чавычи: по мтДНК – от 0,454 до 0,998, а по аллозимным локусам – от 0,994 до 0,999. В отдельных исследованиях наблюдали, однако, противоположную ситуацию, например, популяции гольца *Salvelinus fontinalis* в водоемах Ньюфаундленда, различавшиеся по аллозимным локусам, были более сходными по мтДНК (Ferguson et al., 1991). Такой феномен может быть связан с тем, что выборка аллозимов представляет собой целую группу локусов, тогда как мтДНК – только один локус, который в данных

случаях мог зафиксировать определенные особенности в происхождении этих популяций. В некоторых популяциях кумжи анализ мтДНК и минисателлитной ДНК не выявил дополнительной дивергенции по сравнению с той, что наблюдалась по аллозимным локусам (Prodöhl, 1993; цит. по: Carvalho, Hauser, 1995). В одинаковой степени отличались по аллозимам и мтДНК популяции атлантического лосося в Уэльсе (O'Connell et al., 1995).

Значительная географическая изменчивость и материнский (клональный) тип наследования делают мтДНК весьма эффективным генетическим маркером различных заводских стад и линий. Некоторые гаплотипы мтДНК оказались специфичными, например, для нескольких заводских линий озерного и ручьевого гольцов, которые послужили источником для восстановления популяций этих видов в озере Онтарио (Danzmann et al., 1991; Grewe et al., 1993). Уникальные рестрикционные фрагменты, или частоты гаплотипов, резко отличающиеся от имеющихся в природных популяциях, были найдены в заводских (маточных) стадах и линиях у радужной форели (Palva, Palva, 1987), атлантического лосося (Palva et al., 1989), кумжи (Hynes et al., 1989; Gyllensten, Wilson, 1987). Такие маркеры позволяют надежно различать заводские стада и линии, идентифицировать их происхождение, оценивать эффективность их использования при различных интродукциях и в аквакультуре, проводить мониторинг генетических эффектов их взаимодействия с природными стадами (Billington, Hebert, 1991; Knox, Verspoor, 1991; Ferguson M., 1994). Например, анализ на основе мтДНК, в котором оценивался результат многолетней интродукции заводской молоди в природную популяцию кумжи, показал, что генетический вклад интродукции составил всего 2% против ожидавшихся 52–70% (Hansen et al., 1995).

Интересный результат получен при изучении мтДНК из 9 заводских популяций нескольких видов лососей и из 22 соседствующих природных популяций этих же видов в Калифорнии (Nielsen et al., 1994). Разнообразие в заводских популяциях оказалось заметно выше, чем в природных, подтвердив таким образом имевшиеся сведения о происхождении этих популяций из многочисленных и географически отдаленных источников.

Эффективно использование мтДНК и для выявления межвидовой гибридизации или интрогрессии генов от интродуцированных видов к местным, особенно вкупе с одновременным анализом аллозимных маркеров (Gyllensten et al., 1985; Gyllensten, Wilson, 1987; Allendorf, Leary, 1988). Такого рода работы были проделаны Гилленстеном и др. (1985) на гибридах двух близких подвидов лосося Кларка. Удалось выявить и определенную асимметрию в обмене генами между интродуцированными и местными видами (Forbes, Allendorf, 1991). На гибридах атлантического лосося с кумжей, пойманных в реках Канады и идентифицированных с помощью диагностических аллозимных и мтДНК-маркеров, продемонстрирована однонаправленность гибридизации, т.е. встречались только гибридные комбинации самка кумжи × самец лосося (McGowan, Davidson, 1992). Правда, позже в других районах были найдены и обратные комбинации (Hartley, 1996). Однонаправленность

родительских сочетаний наблюдалась и у гибридов форели Апаши и радужной форели (Dowling, Childs, 1992), а также в некоторых случаях взаимодействия окультуренных линий с природными популяциями (Ferguson M., 1994).

Среди таксономических исследований заслуживают внимания работы, в которых с помощью анализа мтДНК была показана большая близость тихоокеанских *Salmo gairdneri* и *S. clarki* к видам рода *Oncorhynchus*, нежели к видам атлантических *Salmo* (Berg, Ferris, 1984; Thomas et al., 1986; Gyllensten, Wilson, 1987). Эти результаты стали одним из аргументов в обосновании включения видов тихоокеанских *Salmo* в род *Oncorhynchus* (Smith, Stearley, 1989). Позднее аналогичные соотношения среди этих таксонов были установлены и в анализах отдельных фракций ядерной ДНК, в частности, рибосомальной (Phillips et al., 1992) и так называемых ретропозонов, или SINE (Murata et al., 1993, 1996). В то же время кладистский анализ с использованием мтДНК, аллозимов, разнообразных морфологических и биологических признаков, по мнению других исследователей, не позволяет давать столь однозначную трактовку систематических взаимоотношений этих групп (Олейник, 1994; Глубоковский, 1995) (см. гл. 2).

Ядерная ДНК. Не касаясь исследований ядерной ДНК, связанных с геносистематикой (см.: Медников и др., 1995), остановимся кратко на использовании мини- и микросателлитных локусов. Такого рода работы на лососевых начались совсем недавно, пока их немного, но можно говорить о большой перспективности применения этих локусов в качестве генетических маркеров, благодаря их свойствам, перечисленным ниже (Wright, 1993; Oreilly, Wright, 1995).

1. В геноме содержится очень большое число таких локусов.
2. Эти локусы относятся к некодирующим, и следовательно, селективно нейтральны (исключая случаи тесного сцепления с адаптивно значимыми локусами).
3. Для их анализа требуется очень малое количество крови или ткани, поэтому возможно прижизненное взятие образцов (пригодны также высохшая чешуя, отоциты).
4. Для этих локусов характерна быстрая эволюция и, следовательно, высокий уровень полиморфизма, т.е. числа аллелей, гетерозиготности, особенно для минисателлитов; среди микросателлитов встречается самый разный уровень полиморфизма.
5. Микро- и минисателлиты ("однолокусные") характеризуются, как правило, менделевским кодоминантным наследованием.
6. Микросателлиты одинаковы у близких видов.
7. Возможен их автоматизированный анализ.

С помощью анализа минисателлитной ДНК выделены крупные региональные группировки у кеты (Taylor et al., 1994) и нерки (Taylor et al., 1996; см. подробнее гл. 5).

Фингерпринты, полученные с применением созданной для чавычи пробы (B2-2), которая выявляла полиморфизм трех фрагментов ДНК, позволили провести идентификацию рыб из заводских и природных

популяций, и показать происхождение первых из конкретной природной популяции. Этот подход рекомендован для использования в масштабных работах по аквакультуре чавычи в Британской Колумбии (Withler et al., 1994).

По микросателлитным локусам найдены различия между средиземноморскими и атлантическими популяциями кумжи (Estoup et al., 1993).

Очень активно микросателлиты исследуются у атлантического лосося, для которого характерен низкий уровень полиморфизма по аллозимам и мтДНК. Недавно у этого вида выделено несколько таких локусов с очень высоким уровнем полиморфизма (до 38 аллелей в локусе и уровнем гетерозиготности до 0,9) (McConnell et al., 1995; Tessier et al., 1995). Ряд аллелей оказались специфичными для канадских и северо-европейских популяций, т.е. перспективны для определения состава смешанных уловов. Высокая степень полиморфизма делает эти локусы очень надежными маркерами для разграничения культивируемых и природных стад и для оценки степени интрогрессии генов от первых ко вторым.

Предполагается, что мини- и микросателлитные локусы найдут особенно широкое применение в аквакультуре в качестве таких генетических маркеров, которые ассоциированы с другими локусами генома, контролирующими хозяйственно важные признаки рыб. Такие локусы, активно исследуемые, например, у растений, получили название локусов количественных признаков (англ. QTL – quantitative trait loci). О перспективности такого рода работ свидетельствуют пока еще немногочисленные факты сцепления минисателлитных локусов у отдельных видов с полом (Prodöhl et al., 1994) или ассоциации с видимыми мутациями (Sakamoto et al., 1994).

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЛОСОСЕЙ

Продемонстрированные в главе 2 доказательства системной организации популяций лососевых, их подразделенности на множество субпопуляций различного иерархического уровня требуют специального подхода к изучению таких популяционных систем. Нельзя разобраться в генетических процессах, характерных для вида, не имея ясного представления о том, какой уровень его иерархии представлен в материале – система в целом или субпопуляция как ее структурный компонент. Чтобы соответствующая информация была надежной, необходимо выполнение по крайней мере трех условий.

Во-первых, популяция должна быть хорошо определена в историко-географическом смысле как нативная система, устойчиво воспроизводящаяся в поколениях.

Во-вторых, необходимо иметь достаточно полную информацию об особенностях ее внутренней субпопуляционной структуры.

В-третьих, сбор материала должен быть организован таким образом, чтобы по возможности максимально полно охватить субпопуляционную структуру системы в пространстве и во времени.

На сегодняшний день такого рода информация получена лишь для изолированной системы субпопуляций нерки, размножающихся в оз. Азабачьем. Обратимся к анализу соответствующих данных.

4.1. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ СИСТЕМЕ

Популяция нерки, размножающейся в небольшом, площадью $9 \times 14 \text{ км}^2$, оз. Азабачьем, в бассейне р. Камчатки, систематически исследовалась нами с 1971 г., после обнаружения хорошо электрофоретически различимого полиморфизма в аутосомных локусах *PGM-2** и *LDH-B1** (см. рис. 3.1, 3.2). Одновременно были получены оценки численности и соотношения полов в нерестовых субпопуляциях, что позволило определить параметр N_e (Алтухов, 1974; Алтухов и др., 1975а, б; Коновалов, 1980).

Кроме того, опираясь на данные Хартмана и Рэли (Hartmann, Raleigh, 1964), удалось получить приближенную, возможно, верхнюю оценку коэффициента генных миграций в подразделенной популяции нерки (см. гл. 2, с. 63).

Структура изученного нами стада представлена совокупностью субпопуляций, размножающихся как в ручьях и "чашах" ("весенняя раса"),

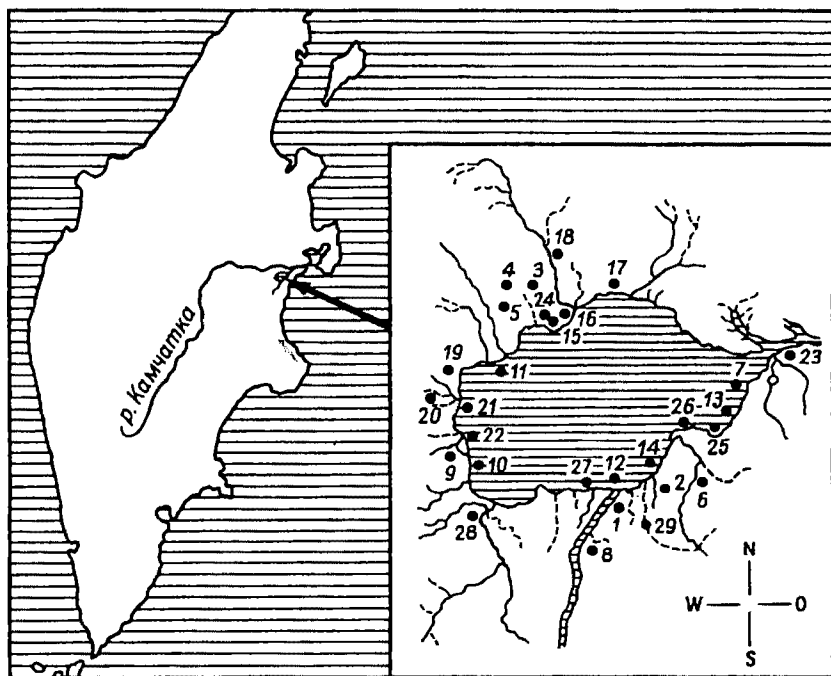
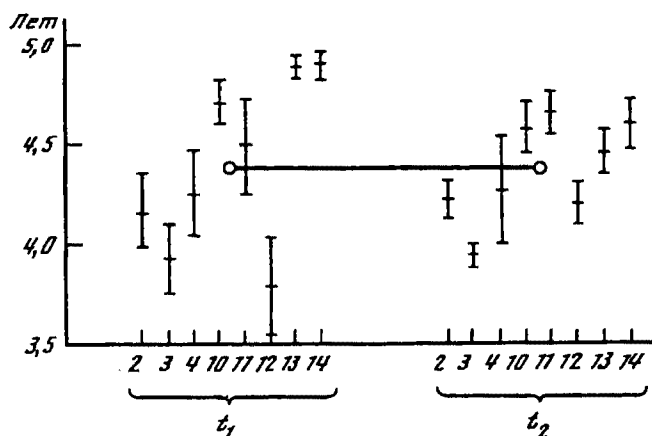


Рис. 4.1. Местоположение оз. Азабачьего в системе р. Камчатки (стрелка) и пространственная локализация нерестовых субпопуляций (1–29) нерки

Рис. 4.2. Средний возраст производителей нерки в отдельных субпопуляциях (черточки с удвоенными стандартными ошибками) и в стаде как целом (светлые кружки) для двух смежных поколений t_1 и t_2



связанных с озером, так и в его прибрежной литоральной зоне ("летняя раса", рис. 4.1, см. подробнее: Коновалов, 1980).

В течение нерестового сезона в озере может находиться порядка 30–40 элементарных популяций. За 11 лет исследованиями было охвачено 29 разных нерестовых участков, но поскольку многие из них изучены повторно, мы располагаем данными о биологической и генетической структуре 183 таких сообществ, разделенных временем или пространством.

Несмотря на подразделенность, нерестовым стадам нерки, если они не разрушены промыслом, свойственны значительная целостность и

устойчивость таких биологических параметров, как соотношение полов и средний возраст. При нередко наблюдаемом избытке самцов или самок на разных нерестилищах для стада в целом характерно соотношение полов, близкое к равновесному (Алтухов, 1974), и устойчивость среднего возраста производителей в поколениях (рис. 4.2).

Кроме того, как уже указывалось в главе 2, для всех видов рода *Oncorhynchus* и особенно для нерки характерна относительно небольшая численность нерестовых скоплений. Эти скопления рыб, размножающихся в мелководных ручьях, чашах или на литорали озера, доступны непосредственному наблюдению; возможны прямой подсчет производителей и определение соотношения полов. Помимо соотношения полов, на величину N_e в популяциях нерки определенное влияние могут оказывать и регуляторные механизмы, зависящие от плотности. Так, например, в годы с высокой численностью производители, позднее приходящие из моря, перекапывают нерестовые гнезда рыб, ранее достигших нерестилищ (Крогиус и др., 1969). Хотя роль последнего фактора пока детально не исследована, мы полагаем, что его влияние на репродуктивную структуру азабачинской нерки не могло быть значительным, так как из-за интенсивного морского промысла численность нерестовой части стада в годы наших наиболее детальных исследований была невелика и переполнения нерестилищ производителями не наблюдалось; большие возвраты стали отмечаться лишь с 1977 г., после введения 200-мильной экономической зоны. Кроме того, для ряда поколений, возвращавшихся на нерест, наблюдалось нарушение половой структуры как результат селективного давления промысла.

Поскольку равновесное соотношение полов – важный показатель "нативности" популяционной системы (Алтухов, 1974), оценку размножающейся части популяций нерки оз. Азабачьего следует давать, опираясь на соответствующий анализ лишь тех поколений, которые как целое характеризуются равновесным соотношением полов.

Если с учетом этого обстоятельства построить распределение численностей, наблюдавшихся за весь период исследований, то образуется ряд с модой в интервале 0–500 особей и с резко выраженной левосторонней асимметрией (рис. 4.3, А). Геометрическая средняя такого ряда составляет 266,5 для весенних субпопуляций, 350,2 – для летних и 332,4 – для всего стада. Эффективная величина популяции, найденная как гармоническая средняя с поправкой на соотношение полов, соответствует ≈ 200 особям.

Такая же обработка данных о численности производителей на ручьевых нерестилищах в бассейне р. Вуд (Аляска) приводит к аналогичному распределению (рис. 4.3, Б, по данным: Maggiott, 1964) и близкой оценке величины N_e – 174 особи; геометрическая средняя ряда равна 1504. Популяции нерки р. Вуд на протяжении всего периода их эксплуатации подвержены менее сильному давлению промысла, чем популяции оз. Азабачьего и других водоемов в бассейне р. Камчатки. Тем не менее оценки генетически эффективных численностей в обоих случаях оказываются весьма близкими с разницей лишь в дисперсии,

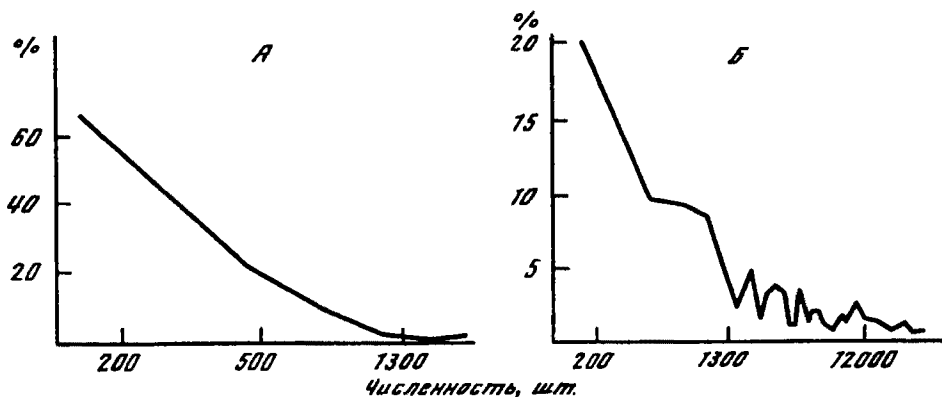


Рис. 4.3. Распределение численности 121 нерестовой субпопуляции нерки оз. Азабачьего на Камчатке (А) и 179 субпопуляций в бассейне р. Вуд на Аляске (Б) (по данным: Marriott, 1964)

которая для аляскинских нерестовых популяций оказывается примерно на порядок выше (2,193 против 0,118 для логарифмических значений).

Этот важный факт означает лишь то, что *промысел*, как и следовало ожидать, *оказывает наиболее значительное воздействие на многочисленные популяции*, тогда как величина N_e в большей мере зависит от малочисленных групп при изменчивости этого параметра во времени и в пространстве (см. раздел 1.3, равенство [2]).

Наша оценка средней эффективной численности локальной субпопуляции нерки хорошо согласуется и с оценкой, полученной из данных АРО и Шепарда (Aro, Shepard, 1967; гл. 2.5).

Рассмотрим теперь данные о генетических процессах как в отдельных субпопуляциях, так и в подразделенной популяции в целом. Очевидно, коль скоро мы имеем дело с совокупностью нерестовых субъединиц, необходимо было охватить биологическую и экологическую неоднородность азабачинского стада нерки не только в пространстве, но и во времени. Стандартные биологические анализы на одних и тех же нерестилищах повторялись из года в год. Одновременно в каждой выборке идентифицировали генотипы рыб по аллозимным локусам *LDH-B2** и *PGM-2**. В итоге получена уникальная информация, которая позволяет аппроксимировать эмпирические распределения субпопуляций в диапазонах частот генов обоих локусов математическими функциями С. Райта для островной модели популяционной структуры (см. гл. 1).

Вместе с тем из содержания главы 1 очевидно, что применение такого подхода возможно лишь в том случае, если заранее есть уверенность, что исследуемая ситуация действительно генетически стабильна. Косвенные аргументы в пользу устойчивости структуры популяции нерки оз. Азабачьего были рассмотрены выше. Стратиграфия четвертичных отложений Камчатки свидетельствует, что оз. Азабачье как водоем, мало отличающийся от современного,

Таблица 4.1. Стационарность основных популяционно-генетических параметров стада нерки оз. Азабачьего

Локус	Год исследования	K	n	$\bar{q}$	V_q	Тест χ^2 на гомогенность дисперсий (критерий Бартлета) (d.f.)	Тест χ^2 на гомогенность стада
LDH-B2	1971	14	737	0,65	0,0074	$2,69 < \chi^2_{0,05}(10) = 18,30$	50,18***
	1972	20	1022	0,61	0,0048		37,53***
	1973	21	1007	0,65	0,0078		65,11***
	1974	14	676	0,66	0,0076		45,59***
	1977	19	934	0,65	0,0085		69,34***
	1978	23	1244	0,65	0,0071		76,62***
	1979	14	846	0,65	0,0091		67,30***
	1980	17	843	0,67	0,0078		63,36***
	1981	11	2239	0,68	0,0073		137,22***
	1982	11	1380	0,67	0,0053		66,74***
Всего	1984	19	1408	0,64	0,0061		79,22***
		183	12336	0,66	0,0077		804,49***
PGM-2	1971	14	748	0,79	0,0028	$6,47 < \chi^2_{0,05}(9) = 16,90$	22,57**
	1972	20	1004	0,77	0,0019		21,76
	1973	21	981	0,79	0,0041		41,36**
	1974	13	627	0,79	0,0039		45,01**
	1977	19	936	0,81	0,0032		39,12**
	1978	23	1241	0,77	0,0025		35,78*
	1979	14	846	0,78	0,0018		17,05
	1980	17	831	0,77	0,0015		24,90
	1982	11	1363	0,79	0,0035		14,53
	1984	19	1353	0,76	0,0019		45,94***
Всего		171	9950	0,78	0,0028		317,31***

*P < 0,05. **P < 0,01. ***P < 0,001.

Примечание. K – число субпопуляций; n – число исследованных рыб; $\bar{q}$ – средняя частота гена; V_q – межгрупповая вариация частоты гена.

сформировалось уже по меньшей мере 7 тыс. лет назад и, по-видимому, тогда же было заселено (Брайцева, 1968; Куприна, 1970). Если оценить средний репродуктивный возраст азабачинской нерки в четыре-пять лет, то ясно, что за время существования стада в условиях изоляции сменилось более тысячи поколений – срок, достаточный для развития стационарного генетического процесса с учетом эффективной численности популяции.

Но, конечно, прямые доказательства генетической устойчивости популяции можно получить, лишь сопоставляя распределения генных частот на соответствующих временных "срезах" – "поперечных сечениях" через субпопуляционную структуру подразделенной популяции (Алтухов, Рычков, 1970). Как уже указывалось, нами сделано несколько таких срезов, позволяющих оценить распределения генотипических и генных частот не только в смежных, но и в последовательных поколениях (табл. 4.1).

Таблица 4.2. Фактические и ожидаемые (в скобках) распределения генотипов и частоты генов (q) локусов *LDH-B2** и *PGM-2** в субпопуляциях стада нерки оз. Азабачьего

Год	<i>LDH-B2</i>					
	ВВ	ВВ'	В'В'	n	qB	χ^2
1971	327 (321,1)	319 (330,7)	91 (85,2)	737	0,6601	0,92
1972	386 (375,4)	467 (488,0)	169 (158,6)	1022	0,6061	1,88
1973	427 (429)	461 (456,4)	118 (121,3)	1007	0,6529	0,10
1974	296 (295,5)	302 (302,9)	78 (77,6)	676	0,6612	0,01
1977	409 (403,6)	410 (420,8)	115 (109,6)	934	0,6574	0,61
1978	534 (518,3)	538 (569,4)	172 (156,3)	1244	0,6455	3,77
1979	373 (354,3)	349 (386,4)	124 (105,3)	846	0,6472	7,84**
Всего за семь лет	2752 (2695,7)	2846 (2958,6)	868 (811,7)	6466	0,6457	9,35**

Год	<i>PGM-2</i>					
	АА	АВ	ВВ	n	qA	χ^2
1971	465 471,7	258 244,6	25 31,7	748	0,7941	2,27
1972	589 593,6	366 356,8	49 53,6	1004	0,7689	0,67
1973	596 606,7	351 329,6	34 44,7	981	0,7864	4,14*
1974	378 393,3	253 222,3	16 31,4	647	0,7797	12,38**
1977	611 617,0	298 285,9	27 33,1	936	0,8119	1,70
1978	738 741,9	443 435,3	60 63,8	1241	0,7732	0,39
1979	517 513,3	284 291,4	45 41,3	846	0,7790	0,54
Всего за семь лет	3894 3936,6	2253 2167,9	256 298,5	6403	0,7841	9,85**

* $P < 0,05$. ** $P < 0,01$. *** $P < 0,001$.

Примечание. n – число проанализированных рыб. Здесь и далее генотипы *LDH-B2**: ВВ = 100/100, ВВ' = 100/120, В'В' = 120/120; генотипы *PGM-2**: АА = 100/100, АВ = 100/135, ВВ = 135/135.

Даже при беглом анализе табличного материала можно видеть отсутствие различий между поколениями разных лет в отношении как средних значений, так и межгрупповых вариантов аллельных частот обоих локусов, несмотря на постоянно обнаруживаемую генетическую неоднородность стада. Последняя оценивалась с помощью теста χ^2 по формуле

$$\chi^2 = \sum_1^k \frac{(q_i - \bar{q})^2 2n_i}{\bar{q}(1 - \bar{q})},$$

где i – порядковый номер субпопуляции; k – число субпопуляций; q_i – оценка частоты гена в i -й субпопуляции; $\bar{q}$ – средняя частота того же гена во всем стаде; n_i – объем выборки из i -й субпопуляции. Гетерогенность особенно хорошо выражена для локуса *LDH-B2**. По локусу *PGM-2** в 1972, 1979, 1980 и 1982 гг. значимая гетерогенность не наблюдалась, однако такого рода отклонение не может повлиять на сделанный вывод: чтобы считать гетерогенность доказанной, ее достаточно обнаружить по любому полиморфному локусу. Для других же генов, особенно если полиморфизм не выражен внешне и нет оснований допускать дифференциальную миграцию генотипов, межпопуляционная изменчивость может быть замаскирована давлением балансирующего отбора.

В самом деле, если мы снова обратимся к табл. 4.1, то увидим межлокусные различия вариантов: аллельные частоты в локусе *LDH-B2** более вариабельны по сравнению с локусом *PGM-2**, и такая картина устойчиво сохраняется на протяжении всего периода исследований. Более того, во всех случаях при анализе распределений генотипов фосфоглюкомутазы наблюдается или соответствие гаметических частот зиготическим, ожидаемым из уравнения Харди–Вайнберга, или даже избыток гетерозигот, как это характерно для распределений в выборках 1973, 1974 гг. и для суммарного распределения за весь период исследований (табл. 4.2). Эти факты весьма напоминают типичную картину сбалансированного полиморфизма, поддерживаемого за счет адаптивного преимущества гетерозигот. Вероятно, отбор того же типа влияет и на распределение генотипов *LDH-B2**, однако его интенсивность должна быть меньше, так как по этому локусу наблюдается систематическая нехватка гетерозигот – указание на эффект Валунда.

Таким образом, предварительный этап проделанной работы показывает, что несмотря на ярко выраженные межсубпопуляционные различия частот генов, система субпопуляций как целое остается генетически устойчивой в последовательных поколениях. Кроме того, существенные, из года в год повторяющиеся межлокусные различия вариантов частот генов указывают на неодинаковый вклад случайных (дрейф) и систематических (отбор) факторов в поддержание полиморфизма изученных локусов. Этот вопрос требует специального рассмотрения.

4.2. РОЛЬ ОТБОРА В ПОДДЕРЖАНИИ БИОХИМИЧЕСКОГО ПОЛИМОРФИЗМА

В настоящее время все еще продолжается дискуссия об адаптивном значении полиморфизма белков в природных популяциях, хотя с ее начала прошло уже более 30 лет. Открытие в 60-х годах огромной, ранее неизвестной изменчивости (Lewontin, Hubby, 1966; Harris, 1966) остро ставит вопрос о механизмах ее поддержания. Согласно одной из существующих точек зрения, белковый полиморфизм поддерживается различными формами балансирующего (стабилизирующего) отбора (см., например: Ayala et al., 1974a, b). Согласно другой точке зрения, эта изменчивость селективно нейтральна (Kimura, 1983), т.е. обладание тем или иным генотипом по любому белковому варианту не дает его носителю никаких адаптивных преимуществ. Объективное разрешение дискуссии между "селекционистами" и "нейтралистами" представляет не только академический интерес, но имеет принципиальное практическое значение. Действительно, если полиморфизм белков селективно нейтрален и представляет, как полагает Кимура (1985), переходную фазу молекулярной эволюции, то его можно использовать лишь для решения задач филогении и микросистематики. Если же он функционально "нагружен" и представляет собой не транзиторную, а стабильную фазу эволюции, то открывается уникальная возможность использования его в селекционных программах, и становится очевидной необходимость сохранения этой генетической изменчивости.

За последние годы был развит подход к оценке приспособительного значения полиморфизма белков, основанный на реализации четырех методов: 1) через анализ стационарных распределений частот генов в исторически сложившихся системах популяций, достаточно надежно характеризующихся в отношении таких параметров их репродуктивной структуры, как эффективная численность (N_e) и коэффициент миграции генов (m) (Рычков, 1975; Рычков и др., 1973; Рычков, Шереметьева, 1976; Алтухов, 1974; Алтухов и др., 1975a, б); 2) через анализ распределений генотипов аллозимных локусов на ранних и поздних стадиях онтогенеза в последовательных поколениях одной и той же популяции или в специально спланированных скрещиваниях (Алтухов, 1983a; Алтухов, 1989a; Алтухов и др., 1991); 3) через анализ сопряженной изменчивости полигенных адаптивно значимых морфофизиологических признаков и моногенных биохимических признаков (Алтухов, 1983a, 1985; Алтухов, Курбатова, 1990); 4) через сравнение наблюдаемой и демографически прогнозируемой межпопуляционной дифференциации (Рычков, Шереметьева, 1976; Рычков, Балановская, 1990). Рассмотрим соответствующие данные.

Анализ стационарных распределений. Исследуем эмпирические распределения частот аллелей локусов *LDH-B2** и *PGM-2** в репродуктивной части популяционной системы нерки оз. Азабачьего. Воспользуемся (см. раздел 1.6) стационарными функциями С. Райта (формулы 36 и 37) для аппроксимации эмпирических распределений субпопуляций в соответствующих диапазонах аллельных частот обоих локусов.

Чтобы построить теоретические кривые, необходимо располагать значениями N_e , $\bar{q}$ и m . Наш материал позволяет оценить два первых параметра, тогда как коэффициент миграции принят равным 2% с учетом приведенных выше данных (раздел 2.3).

Из теории стационарных распределений очевидно, что в случае неудовлетворительного соответствия эмпирических распределений ожидаемым, учитывающим только давление миграции и случайного дрейфа генов, есть основания предполагать давление отбора, измеряемого значением средней приспособленности $\bar{w}$.

Сопоставляя значения функции (36) (гл. 1) и эмпирического распределения при одних и тех же q , можно оценить величину $\bar{w}$, а затем рассчитать величины w_i для каждого отдельного генотипа. Это можно сделать несколькими методами. Здесь мы применили с небольшими изменениями тот же способ, что был использован ранее (Алтухов и др., 1975б). Распределения генных частот разбиваем на три интервала (для лактатдегидрогеназы: $\leq 0,60$; $\leq 0,70$; $\geq 0,70$; для фосфоглюкомутазы: $\leq 0,750$; $\leq 0,800$; $\geq 0,800$) и определяем фактические и ожидаемые, согласно нейтральной модели, вероятности пребывания субпопуляции (точки) в каждом из этих интервалов. Затем находим отношения соответствующих вероятностей. Извлекая корень степени $2N$ из полученных таким образом величин, рассчитаем значение w для каждого интервала. Используя формулу (18) (раздел 1.5, с. 18), составим систему из трех линейных уравнений с тремя неизвестными

$$\bar{w}_1 = w_{AA}\Phi_{11} + w_{AB}\Phi_{12} + w_{BB}\Phi_{13},$$

$$\bar{w}_2 = w_{AA}\Phi_{21} + w_{AB}\Phi_{22} + w_{BB}\Phi_{23},$$

$$\bar{w}_3 = w_{AA}\Phi_{31} + w_{AB}\Phi_{32} + w_{BB}\Phi_{33},$$

где $\bar{w}_1, \bar{w}_2, \bar{w}_3$ — величины средней внутрилокусной приспособленности соответственно для 1, 2 и 3-го интервалов; Φ_{ij} — ожидаемая, согласно нейтральной модели, доля j -го генотипа в i -м интервале, т.е.

$$\Phi_{11} = \sum_1^n q_i^2 \omega_i, \quad \Phi_{12} = \sum_1^n 2p_i q_i \omega_i, \quad \Phi_{13} = \sum_1^n p_i^2 \omega_i \text{ и т.д.,}$$

где n — число точек (q_i) в интервале; ω_i — взвешенная в пределах i -го интервала величина $\Phi(q)$. Решив приведенную выше систему уравнений, найдем оценки приспособленности генотипов.

Соответствующие расчеты, выполненные для всей совокупности нерестовых субпопуляций, показали, что при $m = 0,02$ в случае с локусом лактатдегидрогеназы наблюдается согласие между эмпирическим распределением субпопуляций и ожидаемым стационарным в предположении селективной нейтральности этого полиморфизма ($\chi^2 = 10,1 < \chi_{0,05}^2 = 12,6$; $d.f. = 6$; рис. 4.4). В то же время фактическое распределение субпопуляций в диапазоне частот генов фосфоглюкомутазы достоверно отличается от ожидаемого стационарного: $\chi^2 = 35,9 > \chi_{0,001}^2 = 16,3$; $d.f. = 3$ (рис. 4.4).

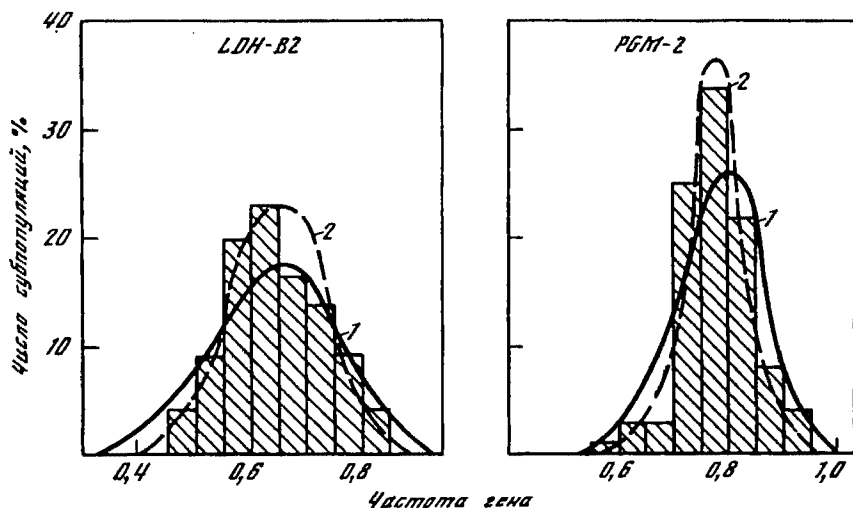


Рис. 4.4. Распределение нерестовых популяций нерки оз. Азабачьего в соответствующих диапазонах аллельных частот локусов лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутазы

В обоих случаях гистограммы – эмпирические распределения; 1 – ожидаемые на основе уравновешивания дрейфа генов миграцией; 2 – ожидаемые в предположении объединенных эффектов дрейфа, миграции и отбора. Остальные объяснения в тексте

Трактуя такое несоответствие как указание на давление отбора, определим значения приспособленностей генотипов:

$$w_{AA} = 0,942; \quad w_{AB} = 1,048; \quad w_{BB} = 0,861.$$

Принимая приспособленность гетерозиготы за 1, находим

$$w_{AA} = 0,942; \quad w_{AB} = 1,000; \quad w_{BB} = 0,822.$$

Эти оценки свидетельствуют, что генотипы локуса фосфоглюкомутазы находятся под сильным давлением отбора, направленного в пользу гетерозигот. Введение этого фактора в модель улучшает также аппроксимацию и для частот гена *LDH-B2**. В этом случае $w_{BB} = 0,98$; $w_{B'B'} = 1,00$ и $w_{B''B''} = 0,97$ (в нормированном виде) при $\chi^2 = 3,04 < \chi_{0,05}^2 = 12,6$; $d.f. = 6$ (рис. 4.4).

Поскольку точное определение интенсивности миграции генов для нативных популяций большинства видов (исключение составляют лишь популяции человека) – необычайно сложная и трудноразрешимая задача, полученные выше оценки коэффициентов приспособленности необходимо было проверить любым подходящим независимым способом. Таких приемов анализа может быть два. Во-первых, устойчивые различия в межпопуляционных вариансах аллельных частот двух изученных локусов могут быть использованы для предположения об их большей или меньшей нейтральности и соответственно для оценки параметра структуры Nm через межгрупповую, эмпирически найденную вариацию частот (см. формулу 30, гл. 1) в наиболее варьирующем локусе (*LDH-B2**); затем эта величина может быть использована в формуле (39, гл. 1). Во-вторых, поскольку для стада как целого обнаруживается

Таблица 4.3. Значения w_i генотипов локуса *PGM-2**, определенные различными методами

Способ определения w	Генотип	Значения w_i	Равновесная (стабионарная) частота, $\hat{q}$	Наблюдаемая средняя частота гена, $\bar{q}$
Через решение функций	AA	0,942		
С. Райта. Nm найдено по экологическим данным	AB	1,000	0,756	0,782
	BB	0,822		
Через решение функций	AA	0,937		
С. Райта. Nm найдено из дисперсии генных частот в локусе <i>LDH-B2*</i>	AB	1,000	0,766	0,782
	BB	0,799		
Через отношение фактических и ожидаемых численностей генотипов	AA	0,943		
	AB	1,000	0,782	0,782
	BB	0,796		

постоянство распределений частот генов *PGM-2** в поколениях с ясно выраженным избытком гетерозигот, имеется возможность определить значения w_i непосредственно из отношения фактических и ожидаемых (из уравнения Харди–Вайнберга) численностей генотипов.

Нами были использованы оба этих пути, и оба показали практически полное совпадение оценок w_i с приведенными выше. Одновременно мы видим фактическую идентичность оценок равновесной частоты $\hat{q}$ со средней частотой $\bar{q}$ аллеля в подразделенной популяции (табл. 4.3). Такого рода факты указывают на эффект сверхдоминирования в поддержании полиморфизма по локусу *PGM-2**.

Очевидно, это удалось обнаружить только благодаря заранее спланированной системе сбора материала, предполагающей длительное наблюдение за генетической структурой хорошо охарактеризованной нативной популяции. Но тот же подход позволяет пойти дальше и провести более детальный анализ распределения генотипов в последовательных поколениях системы популяций с учетом микрогетерогенности среды, характерной для нерестилищ различного типа (Рябова и др., 1978).

Общее представление о генетических параметрах субпопуляций, привязанных к различным нерестовым участкам, дает табл. 4.4. Из нее следует, что если по частоте аллеля *PGM-2** значительных различий между нерестилищами нет, то для локуса *LDH-B2** картина иная: по крайней мере при сравнении популяций чаш и ручьев с озерными популяциями видна выраженная локальная дифференциация.

При сопоставлении фактических и ожидаемых распределений генотипов лактатдегидрогеназы всюду прослеживается дефицит гетерозигот, особенно ощутимый для субпопуляций чаш и стада как целого. Характер распределения генотипов *PGM-2** иной: субпопуляциям чаш и ручьев свойствен избыток гетерозигот, в то время как распределение генотипов в озерных субпопуляциях не отличается от ожидаемого

Таблица 4.4. Фактические и ожидаемые распределения генотипов и частоты генов локусов *LDH-B2 и *PGM-2** в субпопуляциях нерки, предпочитающих различные типы нерестилищ (из: Алтухов, 1983а)**

Исследованные типы нерестилищ	<i>LDH-B2</i>					
	Генотип			<i>n</i>	<i>qB</i>	χ^2
	ВВ	В'В	В'В'			
Чаши	827	1080	413	2320	0,5892	3,41
	805,40	1123,08	391,52			
Ручьи	654	778	238	1670	0,6246	0,07
	652,41	783,18	235,41			
Суммарно	1481	1858	651	3990	0,6040	2,81
("весенняя" раса)	1455,66	1908,67	625,67			
Озеро	1253	957	200	2410	0,7185	0,82
("летняя" раса)	1244,02	974,96	191,02			
Стадо в целом	2734	2815	851	6400	0,6523	10,43**
	2723,2	2903,1	773,7			

Исследованные типы нерестилищ	<i>PGM-2</i>					
	Генотип			<i>n</i>	<i>qA</i>	χ^2
	АА	АВ	ВВ			
Чаши	1350	886	80	2316	0,7742	20,51**
	1388,10	809,79	118,11			
Ручьи	934	618	80	1632	0,7616	3,01
	946,72	592,56	92,72			
Суммарно	2284	1504	160	3948	0,7690	20,61**
("весенняя" раса)	2334,67	1402,66	210,67			
Озеро	1535	767	95	2397	0,8004	0,00
("летняя" раса)	1535,52	765,96	95,52			
Стадо в целом	3819	2271	255	6345	0,7809	13,32***
	3869,2	2171,2	304,6			

P* < 0,001. *P* < 0,0001.

из уравнения Харди–Вайнберга. Эти данные позволяют сделать обоснованное предположение о значительно большей подверженности балансирующему отбору генотипов локуса *PGM-2**, нежели *LDH-B2**, по крайней мере на чашах и в ручьях. Что же касается распределения генотипов *PGM-2** в озерных субпопуляциях, то в этом случае давление отбора не должно быть столь велико. Такого рода заключению соответствуют и оценки генетической вариации по локусу *PGM-2** (табл. 4.5), которая оказывается минимальной для чаш и ручьев и максимальной для озерных субпопуляций. Сопоставление вариантов по локусу *LDH-B2** вскрывает более рельефную дифференциацию между типами нерестилищ: максимальная изменчивость характерна для озерных субпопуляций, промежуточная – для ручьев и минимальная – для чаш; различия высокодостоверны.

Выявившаяся генетическая дифференциация популяций позволяет уточнить сделанный ранее вывод об интенсивности отбора по локусу

Таблица 4.5. Основные популяционно-генетические параметры стада нерки оз. Азабачьего, характерные для разных типов нерестилищ

Локус	Тип нерестилищ	K	n	$\bar{q}$	F_{ϕ}	V_q	Тест χ^2 на гомогенность дисперсий (d.f.)
LDH-B2	Чаша	4	2320	0,5892	Чаша-ручей 4,98*	0,0026	$8,62 > \chi^2_{0,05}(2) = 5,99$
	Ручей	32	1670	0,6246	Чаша-озеро 87,58**	0,0043	
	Озеро	48	2410	0,7185	Ручей-озеро 39,69**	0,0058	
PGM-2	Чаша	44	2316	0,7742	Чаша-ручей 0,78	0,0026	$1,46 > \chi^2_{0,05}(2) = 5,99$
	Ручей	31	1632	0,7616	Чаша-озеро 4,75*	0,0029	
	Озеро	48	2397	0,8004	Ручей-озеро 8,22**	0,0037	

* $P < 0,05$. ** $P < 0,01$. *** $P < 0,001$.

Условные обозначения. F_{ϕ} – оценка разности частот генов по критерию Фишера. Остальные обозначения – см. табл. 4.1.

LDH-B2* и допустить, что по крайней мере на чашах его давление может быть более значительным. Такое же соображение напрашивается и в отношении оценок w_i генотипов локуса фосфоглюкомутазы. Эту гипотезу можно проверить двумя путями: 1) через анализ корреляций частот генов на одних и тех же нерестилищах в последовательных поколениях (например, 1972–1977; 1973–1978; 1974–1979 гг.) и 2) через анализ стационарных распределений.

Значимая корреляция генных частот в последовательных поколениях одной и той же субпопуляции дает косвенную оценку направления отбора, так как очевидно, чем значительнее давление балансирующего отбора, тем больше должна быть повторяемость частот генов в одних и тех же субпопуляциях. Действительно, полученные результаты не противоречат этой модели: коэффициенты внутривидовой корреляции по локусу PGM-2* оказались достаточно ощутимыми и достоверными для чаш и ручьев (соответственно $r = 0,51$; $P < 0,05$ и $r = -0,81$; $P < 0,01$) и недостоверными для озерных нерестилищ ($r = -0,13$); по локусу LDH-B2* достоверная положительная связь обнаружена только для субпопуляций, размножающихся в чашах ($r = 0,47$; $P < 0,05$).

Любопытно, что если для популяций чаш корреляция по локусу PGM-2* оказалась положительной, то для субпопуляций ручьев ее знак

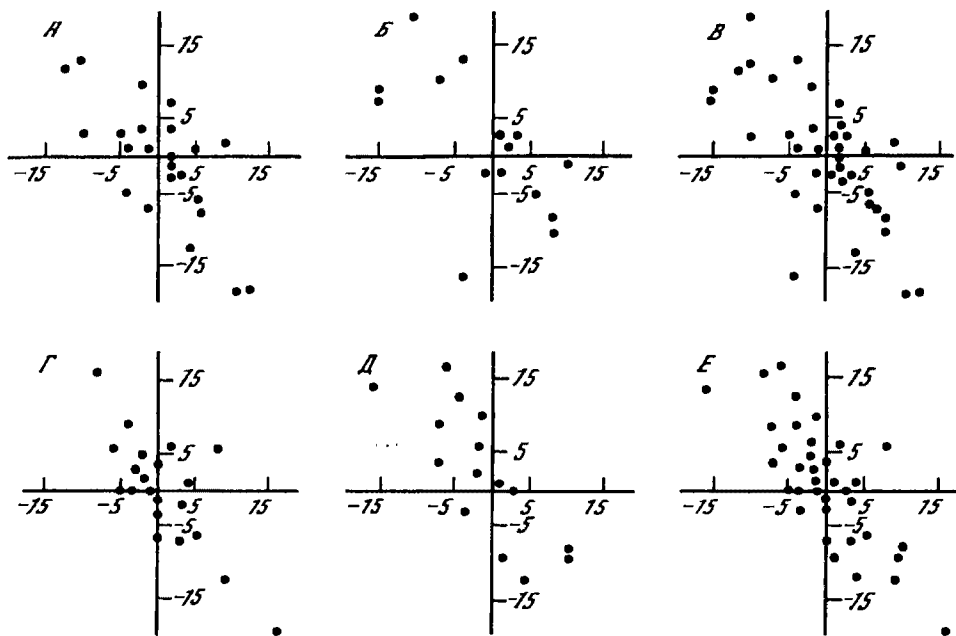


Рис. 4.5. Зависимость между отклонением частоты гена q_i от равновесной q в данном поколении ($q_i - \hat{q}$, абсцисса) и разницей между частотами генов в предыдущем и последующем поколениях той же субпопуляции ($q_{i+1} - q_i$, ордината)

$r_A = -0,70^{***}$, $r_B = -0,50$; $r_B = -0,62^{**}$, $r_{Г} = -0,87^{***}$; $r_{Д} = -0,77^{***}$; $r_E = -0,75^{***}$. А, Б, В – соответственно весенние, летние субпопуляции и стадо как целое, локус $LDH-B2^*$, Г, Д, Е – то же для локуса $PGM-2^*$. $^{**}p < 0,01$; $^{***}p < 0,001$

поменялся на обратный. Этому факту можно дать следующее объяснение: по-видимому, отбор носит универсальный характер и сдвигает аллельные частоты в каждой субпопуляции и в каждом поколении к точке равновесия (см. гл. 1), единой для всего стада и для такого целостного компонента его структуры, каким является, например, совокупность рано нерестящихся популяций (весенняя раса). Если эта модель справедлива, то надо ожидать, что различия между аллельными частотами в одних и тех же субпопуляциях в двух последовательных поколениях будут тем значительнее, чем дальше от равновесной точки находилась субпопуляция в предыдущем поколении. В этом случае если в предыдущем поколении частота аллеля была ниже равновесной, то в следующем поколении она должна увеличиться, если выше равновесной – уменьшиться.

И действительно, данные, представленные на рис. 4.5, находятся в согласии с этим ожиданием, удовлетворяя также всем сделанным выше предположениям о возможных различиях в давлении отбора на оба локуса соответственно типам нерестилищ. Мы ясно видим, что по более подверженному отбору локусу $PGM-2^*$ корреляция прослеживается для обеих рас, а сила связи по обоим локусам оказывается максимальной в случае весенненерестующих субпопуляций, испытывающих наиболее значительное селективное давление.

Таблица 4.6. Значения W_i приспособленностей генотипов нерки на различных нерестилищах

Исследуемая группа субпопуляций (типы нерестилищ)	Значения W_i по локусу					
	<i>LDH-B2</i>			<i>PGM-2</i>		
	BB	B'B	B'B'	AA	AB	BB
Чаши	0,90	1,00	0,86	0,94	1,00	0,80
Ручьи	0,98	1,00	0,97	0,91	1,00	0,72
Весенняя раса, суммарно	0,94	1,00	0,91	0,92	1,00	0,74
Озеро	—	—	—	0,99	1,00	0,97
Стадо в целом*	0,98*	1,00*	0,97*	0,94	1,00	0,79

*С учетом параметра N_m , найденного в экологических наблюдениях.

Определим теперь соответствующие коэффициенты приспособленности генотипов через аппроксимацию эмпирических распределений частот ожидаемыми стационарными; параметр $N_e m$ найдем из F_{ST} -статистики распределения частот гена *LDH-B2** в озерных субпопуляциях нерки (табл. 4.6). Полученные оценки значений w_i практически не отличаются от приводившихся выше.

Таким образом, использованные нами методы позволили получить совпадающие оценки коэффициентов приспособленности генотипов обоих локусов и, мало того, выявить также более тонкую генетическую дифференциацию популяций по типам нерестилищ. Эта дифференциация (и соответствующие различия w_i) хорошо согласуется с состоянием среды. По крайней мере даже в общем плане очевидно, что экологические условия в озере — "озерная среда" — более нейтральны по сравнению с ручьями и чашами с их менее устойчивым водным режимом и сопутствующими ему колебаниями температуры и других физико-химических параметров в различные сезоны года, и особенно в период, совпадающий с ранним онтогенезом нерки (эмбриональный период, ранние постэмбриональные стадии).

Естественно задаться вопросом, какие же параметры среды могут выступать как факторы отбора генотипов двух изученных локусов? Решение этой задачи может осуществляться разными путями, и один из них — отыскание связи между параметрами среды и частотами аллелей на разных стадиях онтогенеза. Хотя число таких характеристик может быть велико, а влияние их опосредовано (см., например: Nevo et al., 1984; Philipp et al., 1985), исследуем все же связь между частотами аллелей обоих локусов и такими физико-химическими особенностями нерестовых участков, как концентрация кислорода, pH и температура в нерестовых гнездах нерки.

Соответствующие оценки были сделаны в один из полевых сезонов (табл. 4.7). Обнаружено, что в то время как с концентрацией кислорода частоты аллелей обоих локусов никак не связаны, с температурой очевидна достоверная корреляция: для *PGM-2** $r_s = 0,60$ ($P < 0,05$) и для

Таблица 4.7. Физико-химические характеристики нерестилищ нерки оз. Азабачьего*

Тип нерестилища	Номер нерестилища	Дата отбора	Температура, °С	pH	Содержание кислорода, мг/л	
Чаша	2	20 августа	8,2	7,9	9,3	
		24 августа	8,2	7,9	10,3	
		1 сентября	8,1	7,8	9,8	
	3	20 августа	9,7	7,3	8,3	
		1 сентября	—	7,3	7,7	
	4	20 августа	8,8	7,2	8,9	
	5	20 августа	8,6	7,0	8,4	
		24 августа	8,6	7,1	8,6	
		1 сентября	8,7	7,1	8,5	
	15	20 августа	8,2	6,9	8,6	
	23	20 августа	8,5	7,6	9,7	
		1 сентября	8,4	7,6	10,1	
	24	20 августа	8,5	7,0	8,8	
		Среднее для чаш			8,54±0,12	7,36±0,10
Ручей	1	20 августа	8,3	8,1	11,3	
		24 августа	8,2	8,2	13,3	
	6	20 августа	9,1	8,1	10,4	
		1 сентября	9,1	8,1	10,9	
	8	20 августа	10,0	8,0	10,0	
		24 августа	9,8	8,1	9,1	
		1 сентября	9,9	8,0	9,3	
	18	20 августа	9,0	8,1	10,6	
	20	20 августа	10,1	8,1	8,6	
		Среднее для ручьев			9,17±0,24	8,10±0,06
	Среднее для весенней расы			8,83±0,14	7,68±0,09	9,65±0,25
	Озеро	11	20 августа	13,3	7,8	9,1
24 августа			13,1	7,9	9,1	
1 сентября			13,2	7,9	9,4	
13		24 августа	12,3	8,6	9,2	
		1 сентября	—	—	10,0	
14		20 августа	10,8	8,1	9,0	
		24 августа	10,7	8,1	9,4	
		1 сентября	10,7	8,0	10,1	
22		20 августа	13,0	7,8	8,6	
		24 августа	13,1	7,8	—	
		1 сентября	13,0	7,8	—	
25		20 августа	13,2	8,4	8,2	
		1 сентября	13,2	8,6	8,0	
Среднее для летней расы			12,47±0,31	8,07±0,09	9,10±0,20	

*Нумерация соответствует принятой на рис. 4.1.

*LDH-B2** $r_s = -0,85$ ($P < 0,001$). Выявленная связь напоминает клинальную – частоты аллелей как локуса *PGM-2**, так и (особенно) локуса *LDH-B2** градуально изменяются в соответствии со снижением температуры воды в нерестовых гнездах в направлении от озерных нерестилищ

к чашам. Достоверной связи между частотой аллеля *PGM-2** и значениями рН нерестилищ не обнаруживается, однако в случае с аллелем *LDH-B2** коэффициент корреляции оказывается равным 0,54, т.е. при данной величине выборки ($n = 14$) находится на пороге достоверности; этот вопрос должен быть изучен дополнительно. Важно было бы также выделить время действия отбора. По-видимому, он наиболее эффективен на самых ранних стадиях развития, так как в период катадромной миграции молоди присущие ей распределения генотипов уже практически не отличаются от соответствующего распределения у производителей (Новосельская и др., 1982). Более детально этот вопрос изучен на другом виде тихоокеанских лососей – горбуше (Алтухов и др., 1987).

Анализ распределений генотипов на ранних и поздних стадиях онтогенеза в последовательных поколениях одной и той же популяции.

Исследование проведено на ряде последовательных поколений стада, размножающегося в бассейне р. Найбы (юго-восточное побережье Сахалина). По аллозимным локусам (*MDH-3,4**, *PGM-2**, *GPDH**, *PGDH**, *MEP-2**) сравнивались распределения генотипов у взрослых рыб и молоди на ранней стадии развития (вскоре после вылупления из икринки). По всем изученным генам доля гетерозигот у производителей оказалась ощутимо выше, чем у личинок. Хотя различия между личинками и производителями невелики, они устойчиво воспроизводятся из поколения в поколение (рис. 4.6) и наблюдаются для разных популяций – как искусственно поддерживаемых, так и нативных (подробнее см.: Алтухов и др., 1987). Следовательно, обнаруженный нами отбор является балансирующим и носит циклический характер. Для оценки интенсивности отбора можно рассчитать коэффициенты приспособленности (жизнеспособности) генотипов отдельных локусов (w_i) или их различных парных комбинаций (w_{ij}) путем деления частот одно- и двух-локусных генотипов у производителей на соответствующие частоты у личинок. В табл. 4.8 приведены оценки w_i для личинок и родителей, относящихся к нечетному поколению, для которого были проанализированы наиболее крупные выборки. Из этих данных следует, что приспособленность гетерозигот выше приспособленности гомозигот по всем локусам, кроме *PGM-2**. Однако в последнем случае отклонение носит чисто статистический характер из-за крайней редкости одного из гомозиготных генотипов (по "медленному" аллелю). Через фактические распределения индивидуальной гетерозиготности, т.е. на основе частот классов рыб, гетерозиготных по одному, двум и более локусам, была рассчитана приспособленность таких полилокусных генотипов у производителей относительно личинок (табл. 4.9). Ее оценки также увеличиваются с возрастанием аллозимной гетерозиготности класса. Это означает, что возможность сверхдоминирования как механизма поддержания изменчивости по изученным локусам у горбуши не может быть исключена. Существенно, что приспособленности парных генотипических комбинаций оказываются весьма близки произведениям приспособ-

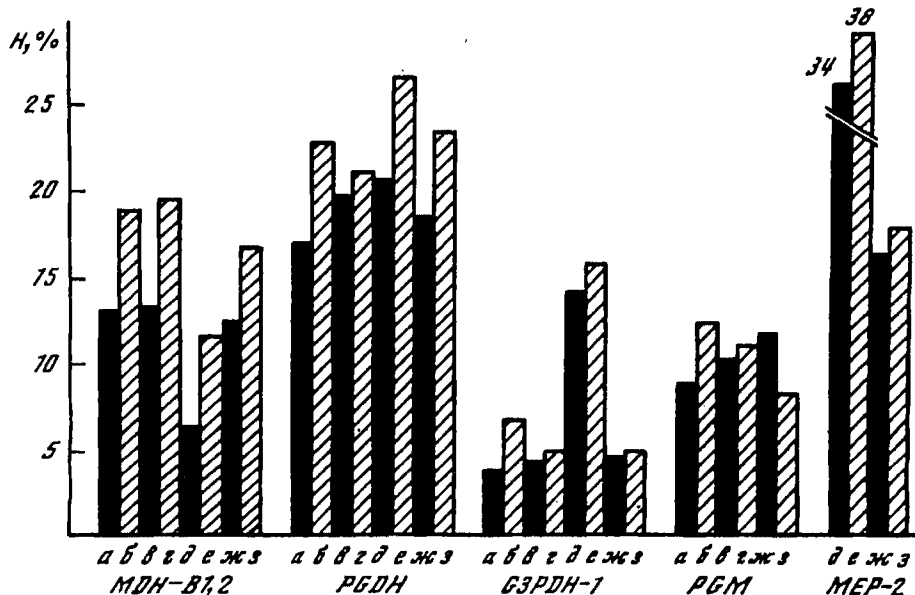


Рис. 4.6. Наблюдаемая гетерозиготность (в %) по нескольким аллозимным локусам у личинок (черные столбики) и производителей (заштрихованные столбики) в поколениях одной и той же популяции горбуши

а, в, д, ж – личинки от нереста производителей 1979, 1983, 1984, 1985 гг. соответственно; б, г, е, з – производители 1979, 1981, 1984, 1985 гг. соответственно. По критерию знаков различия между производителями и личинками статистически высокодостоверны. Величины суммарных выборок производителей и личинок равны соответственно 1614 и 2316 особям

особенностей генотипов отдельных локусов, т.е. $w_{ij} = w_i \times w_j$. Это свидетельствует в пользу мультипликативных эффектов изученных генов на приспособленность, хотя для окончательного вывода требуются дополнительные исследования.

Таким образом, сопоставление распределений генотипов на разных стадиях онтогенеза в последовательных поколениях одной и той же популяции указывает, по крайней мере у горбуши, на важную роль стабилизирующего отбора в поддержании белкового полиморфизма.

Обратимся теперь к третьему приему выявления адаптивной природы полиморфизма белков – через анализ сопряженной изменчивости моногенных и полигенных признаков.

Сопряженная изменчивость моногенных и полигенных признаков.

Особенность нашего подхода к этой проблеме – анализ распределения индивидуальной гетерозиготности вдоль кривой изменчивости отдельных адаптивно значимых количественных признаков или их совокупностей (Алтухов, 1983а, б). При этом учитывается то важное обстоятельство, что наиболее приспособленными (жизнеспособными) оказываются особи, близкие к популяционной средней (Bumpus, 1899; Weldon, 1901; McAtee, 1937; Дубинин, 1948; Капн, Penrose, 1951).

Предполагается, что если аллозимные локусы в той или иной мере вовлечены в процесс адаптации, то уровни индивидуальной гетеро-

Таблица 4.8. Приспособленности генотипов аллозимных локусов (W_i) у горбуши и их нормированные значения (W'_i) у производителей по отношению к личинкам

Генотип	MDH-3,4*		G3PDH*		PGDH*		PGM-2*	
	$W_i \pm s.e.$	W'_i	$W_i \pm s.e.$	W'_i	$W_i \pm s.e.$	W'_i	$W_i \pm s.e.$	W'_i
AA	0,92±0,02	0,63	0,98±0,01	0,58	0,94±0,03	0,71	0,98±0,02	0,65
AB	1,45±0,16	1,00	1,69±0,39	1,00	1,32±0,14	1,00	1,20±0,18	0,78
BB	—	—	—	—	0,57±0,26	0,43	1,53±2,00	1,00

*Обозначения генотипов условные: AA – преобладающая гомозигота, AB – сумма гетерозигот по всем аллелям, BB – альтернативная или следующая по частоте за преобладающей гомозигота. Средний на локус объем выборки: производители – 600, личинки – 1072.

Таблица 4.9. Распределения индивидуальной гетерозиготности по аллозимным локусам у производителей и личинок горбуши

Группа рыб	Частоты классов с разным числом гетерозиготных локусов на особь			n	Тест χ^2 на различие распределений у производителей и личинок ($df. = 3$)
	0	1	≥ 2		

Производители 0,495±0,016 0,391±0,016 0,114±0,015 606

Личинки 0,620±0,020 0,335±0,020 0,044±0,007 901

38,6*

* $P < 0,001$.

*Примечание. "Приспособленности" частотных классов у производителей по отношению к личинкам равны 0,80±0,04; 1,17±0,08 и 2,57±0,51 соответственно возрастанию индивидуальной гетерозиготности.

зиготности должны быть распределены неслучайным образом в поле изменчивости функционально значимых количественных признаков. Интегральная оценка генотипа каждой особи по совокупности биохимических маркеров с одновременным определением значения полигенного признака должна показать максимальный уровень гетерозиготности на краю кривой распределения количественного признака в случае гетеротической селекции (сверхдоминирование) или в центральной части такого распределения (при простых аддитивных эффектах генов). Этот прием оказался особенно эффективным при исследовании популяции нерки (Алтухов, 1983а; Алтухов, Варнавская, 1983). Выше мы уже приводили доказательства адаптивного преимущества гетерозигот по локусу PGM-2* у этого вида, сопоставляя эмпирические распределения популяций в диапазонах аллельных частот с теоретическими функциями Райта. Различия в коэффициентах приспособленности оказались столь значительными, что возник естественный вопрос о связи этих генотипических различий с такими признаками, которые обычно маркируют эффекты гетерозиса (например повышенную скорость роста и полового созревания). И, действительно, между внутривидовой дифферен-

циацией вида по этим признакам и аллозимной гетерозиготностью по локусам *LDH-B2** и, особенно, *PGM-2** устанавливается ясная связь.

Нерке свойственны половой диморфизм по размерам тела и сложное репродуктивное поведение, включающее систему селективных скрещиваний (см. гл. 2). В среднем самцы крупнее самок, но среди самцов встречается группа быстро растущих и рано созревающих мелких трехлетних рыб, проводящих в море один-два года. Показано (Hanson, Smith, 1967; McCart, 1969), что преимуществом при формировании брачных пар на нерестилищах обладают крупные самцы, проводившие в море более двух лет и составляющие, как правило, возрастную группу пяти-семилетних рыб. Однако в маловодные годы и на мелководных нерестовых участках репродуктивный успех сопутствует мелким самцам (возраст три-четыре года). Половозрелых трехлетних рыб, проводивших в море один год, канадцы и американцы называют джек, а на Камчатке их местное название – каюрки. Средний возраст самок – четыре-пять лет (Алтухов, Варнавская, 1983).

Важной биологической особенностью нерестовых популяций нерки является уникальная картина изменчивости производителей по длине тела: самки характеризуются унимодальным распределением, тогда как у самцов ясно выражена бимодальность (рис. 2.6).

Три легко выявляемые на нересте группы рыб – мелкие самцы, крупные самцы и самки – сравнивали в отношении уровней гетерозиготности по локусам *LDH-B2** и *PGM-2**. Работа была выполнена на нерке озер Азабачьего, Ближнего, Начикинского и Дальнего на Камчатке. Полученные данные показали, что самкам свойствен средний уровень гетерозиготности, в то время как для мелких самцов характерен максимальный уровень гетерозиготности, а для крупных самцов – минимальный (табл. 4.10). Этот результат подчеркивает, что самцы и самки у нерки представляют собой две адаптивные системы с максимальной дисперсией приспособленности, характерной для самцов. Высокая гетерозиготность мелких самцов хорошо коррелирует (Алтухов, Варнавская, 1983) со свойственным им ускоренным темпом роста и ранним половым созреванием (Крогиус, 1960, 1975). Вырисовывается ясная связь между повышенным уровнем гетерозиготности рыб одновременно по двум аллозимным генам и морфофункциональными признаками, отражающими гетерозис по скорости роста и полового созревания. Особенно высока гетерозиготность так называемых карликов, т.е. мелких самцов, не совершающих миграций в океан и всю свою жизнь проводящих в пресной воде (Кирпичников, Муске, 1981; Kirpichnikov, 1981; Алтухов, Варнавская, 1983).

Таким образом, опираясь на всю совокупность приведенных выше данных, сверхдоминирование нельзя исключить как один из механизмов, поддерживающих полиморфизм аллозимных локусов в природных популяциях исследованных видов лососей. Учитывая то обстоятельство, что число хромосом у горбуши достаточно велико ($2N = 52$; $NF = 104$), а выявленные генетические различия между молодью и производителями прослеживаются по всем изученным и не сцепленным аллозимным генам,

Таблица 4.10. Суммарные по локусам *LDH-B2** и *PGM-2** уровни гетерозиготности у особей разного пола в популяциях нерки (в соответствии с распределениями на рис. 2.6)

Год исследований	Самцы				Самки	
	"мелкие"		"крупные"		Величина выборки, экз.	Гетерозиготность
	Величина выборки, экз.	Гетерозиготность	Величина выборки, экз.	Гетерозиготность		
1971	62	0,74	205	0,62	275	0,63
1972	209	0,66	121	0,63	324	0,66
1973	71	0,69	331	0,65	391	0,67
1977	71	0,70	255	0,53	474	0,63
1978	202	0,61	317	0,60	571	0,65
1979	90	0,65	226	0,63	318	0,65
Суммарно	705	0,67	1455	0,61	2353	0,65

Примечание. Статистический анализ различий дает следующие результаты (критерий хи-квадрат):
 1) мелкие самцы – крупные самцы – 8,45 ($P < 0,01$); 2) крупные самцы – самки – 6,86 ($P < 0,01$);
 3) мелкие самцы – самки – 1,00 ($P > 0,05$).

можно с достаточным основанием предположить, что отбор действует именно на генотипы данных локусов, а не на какие-либо другие гены (или супергены), маркерами которых они выступают.

За последние 10 лет выполнено большое число работ, в которых предпринимались попытки обнаружить эффекты гетерозиса при анализе аллозимного полиморфизма у самых различных видов животных и растений. Результаты подавляющего большинства таких исследований суммированы в обзоре Э. Зоурса и Д. Фольтца (Zouros, Foltz, 1987), которые отмечают, что изучение корреляций индивидуальной аллозимной гетерозиготности с адаптивно нагруженными признаками дало как положительные, так и отрицательные результаты, так что в настоящее время обобщить имеющийся материал невозможно. Действительно, чтобы такое обобщение стало возможным, необходимо ответить по крайней мере на два вопроса. Первый: почему связи между изменчивостью количественных признаков и аллозимным полиморфизмом не всегда обнаруживаются? Второй: почему эти связи, если они обнаруживаются, оказываются сопряженными с весьма небольшим числом аллозимных генов?

При ответе на первый вопрос очень важно учитывать взаимодействия генотип × среда. Каждая популяция обитает в конкретной, исторически сложившейся среде, и разные генные локусы, как уже подчеркивалось, могут в одних и тех же условиях испытывать воздействие различных форм отбора или даже быть селективно-нейтральными. Только в достаточно жестких экологических условиях, когда одинаковый по направлению отбор затрагивает одновременно большое число полиморфных генов, устанавливаются искомые связи. Наиболее подходят для их выявления именно ранние стадии онтогенеза.

Как показывают наши исследования, для жизнеспособности популяции важное значение имеют *оптимальные* (промежуточные) *уровни генного разнообразия*, так как высокая гетерозиготность по совокупности аллозимных локусов, будучи сопряженной с наибольшей жизнеспособностью отдельной особи, может оказаться неблагоприятной для ее потомства и, следовательно, для приспособленности популяции в целом, поскольку значительное количество выщепляемых генотипов будет неадаптивно (Алтухов, 1989а). Высокие уровни полиморфизма и гетерозиготности способны привести к резкому возрастанию частоты генетической рекомбинации, в связи с чем гармоничные межлокусные взаимодействия станут невозможными. Вероятность нарушения кооперативности взаимодействующих генов должна быть особенно велика именно на ранних онтогенетических стадиях, когда в силу незрелости многих функциональных систем развивающегося организма его жизнеспособность зависит прежде всего от наиболее уязвимых звеньев в цепи метаболических процессов (Livshits, Kobylansky, 1985).

Если это допущение справедливо, следует ожидать определенных взаимосвязей между индивидуальной гетерозиготностью родителей и жизнеспособностью потомства (или ее дисперсией). Эта гипотеза была проверена на горбуше в различных типах скрещивания производителей с неодинаковыми уровнями индивидуальной гетерозиготности.

Было изучено восемь комбинаций родительских пар, охарактеризованных по локусам *MDH-3,4**, *GPDH**, *PGM-2**, *MEP-2**, что позволило ранжировать семьи с учетом уровней средней гетерозиготности. Искусственно оплодотворенную икру инкубировали в цехе одного из рыболовных заводов (Южный Сахалин), и на протяжении всего периода инкубации от стадии оплодотворенной икринки до покатной стадии регистрировали смертность. Между уровнем индивидуальной гетерозиготности по изученным аллозимным генам и длиной тела одновозрастных личинок обнаружена достоверная положительная связь, т.е. прослеживается гетерозис по скорости роста. В соответствии с ожиданием положительная корреляция обнаружена и между дисперсией длины тела личинок и уровнем аллозимной семейной гетерозиготности. Что же касается смертности потомства (суммарно за весь период инкубации и подращивания), то ее минимальный уровень характерен для личинок от среднегетерозиготных родителей, а максимальный — для потомства как высоко-, так и низкогетерозиготных пар (Алтухов и др., 1991). Эти данные находятся в согласии со всеми предыдущими доказательствами сильного давления стабилизирующего отбора на генотипы изученных ферментных локусов.

Наш следующий эксперимент включал 20 семей горбуши, отличавшихся уровнем гетерозиготности по набору из 8 аллозимных локусов (*G3PDH**, *MDH-3**, *MDH-4**, *MEP-2**, *PGDH*, *PGM-2**, *GPJ-3**, *FDHG**). Здесь также наблюдалась зависимость между гетерозиготностью и длиной тела молоди (на предпокатной стадии). Более детальный анализ показал, что эта связь обусловлена влиянием гетерозиготности на межсемейную компоненту изменчивости. Иначе говоря, средний размер

тела потомков в семье в существенной степени определяется уровнем семейной гетерозиготности. Причем, если семьи ранжировать по уровню средней гетерозиготности, то наиболее крупное (в среднем) потомство оказывается в группе семей с промежуточной величиной гетерозиготности, а более мелкое потомство в минимально и максимально гетерозиготных семьях (Дуброва, Салменкова, Алтухов и др., 1994; Dubrova et al., 1995; рис. 4.7).

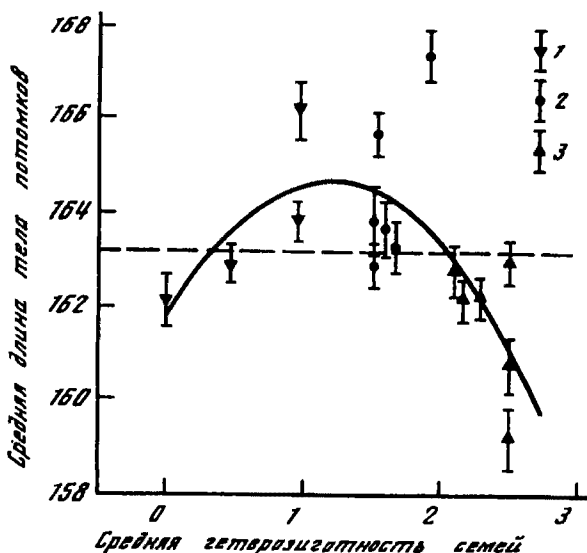
Особенно существенны различия между потомками, принадлежащими к семьям с промежуточным и высоким уровнем гетерозиготности. Средняя длина тела последних значительно ниже, по сравнению с потомками семей с промежуточным уровнем гетерозиготности. По-видимому, молодь, входящая в состав семей с промежуточным уровнем гетерозиготности, опережает в росте рыб из семей с высоким уровнем гетерозиготности. Этот результат противоречит предсказаниям гетеротической модели, и не исключает того, что в данном случае возможно эпистатическое взаимодействие генов. Оно свойственно гибридным и очень редким генотипическим комбинациям и способно влиять на характер зависимостей между индивидуальной гетерозиготностью и вариативностью количественных признаков (Дуброва, Гаврилец, 1989).

Как следует из наших данных, частота встречаемости родительских пар, подобных тем, которые дали семьи с высоким рангом гетерозиготности, в популяциях сахалинской горбуши равна примерно 0,05. То есть искусственно созданные в данном эксперименте семьи с высоким уровнем гетерозиготности потомства редко встречаются в природных популяциях горбуши. Уникальное сочетание аллелей рассмотренных полиморфных локусов может послужить основой для возникновения эпистатического взаимодействия, оказывающего влияние на изменчивость количественных признаков, в частности – на длину тела молоди. Дело, однако, в том, что в описанном эксперименте смертность на раннеэмбриональных стадиях была невелика. Эффекты же внутрипопуляционного гетерозиса, выявляемого по аллозимным генам, обнаруживаются в субоптимальных условиях окружающей среды (Алтухов, 1989б; Алтухов и др., 1991), поэтому вопрос о соотношении гетеротической модели и модели с эпистазом нуждается в дальнейшем исследовании.

Тем не менее рассматриваемые данные подтверждают ряд экспериментальных наблюдений, свидетельствующих в пользу гипотезы о среднем (а не максимальном) уровне генетического разнообразия, оптимальном для популяции, поддержание которого обусловлено действием стабилизирующего отбора (Алтухов, 1989а, б; Алтухов и др., 1987; Дуброва и др., 1990, 1991). Длина тела молоди рыб является адаптивно-значимым признаком, и особи с низкими значениями данного количественного признака характеризуются пониженной выживаемостью (Danzmann et al., 1988; Beacham, 1988). Наши результаты показывают, что снижение длины тела у молоди горбуши ассоциируется с высокой гетерозиготностью потомства. Следовательно, естественный отбор, устраняющий из популяции молодь с низкими значениями длины тела, оказывает при этом существенное влияние на генотипическое разнообразие популяции, приводя в конечном итоге к снижению гетерозигот-

Рис. 4.7. Связь между средней гетерозиготностью семей и длиной тела молоди

1 – семьи с низким уровнем гетерозиготности; 2 – семьи с промежуточным уровнем гетерозиготности; 3 – семьи с высоким уровнем гетерозиготности. Пунктирной линией обозначено среднее значение длины тела для всей исследованной молоди. Уравнение квадратичной регрессии: $y = 161,8 + 4,97x - 2,09x^2$; $F(2/13) = 6,03$; $P = 0,0140$



ности. Это вполне согласуется с данными нашего предыдущего эксперимента, в котором минимальные значения смертности наблюдались в семьях с промежуточным уровнем генетического разнообразия (Алтухов, 1989б; Картавцев и др., 1990; Алтухов и др., 1991).

В целом, если справедливо наше представление об адаптации как компромиссе между индивидуальной и популяционной составляющими этого процесса, следует ожидать наличия в природе по крайней мере нескольких механизмов, направленных на поддержание исторически сложившихся оптимальных уровней генного разнообразия, специфичных для разных популяций. Среди такого рода механизмов применительно к лососям особый интерес представляют *селективные скрещивания, субпопуляционная подразделенность и различные типы отбора, варьирующего в онтогенезе или у особей разного пола.*

Эти вопросы уже были рассмотрены выше. Но не меньшие возможности оценки адаптивного значения полиморфизма одновременно по многим биохимическим локусам открывает подход, основанный на сопоставлении их стандартизованных генетических вариантов с ожидаемой для нейтральной эволюции (если такая вариация определена на основе достаточно точных оценок параметра демографической структуры Nm) (Рычков, Шереметьева, 1976; Рычков, Балановская, 1990; Балановская, Рычков, 1990).

4.3. ВЫЯВЛЕНИЕ ЭФФЕКТОВ ОТБОРА ЧЕРЕЗ СОПОСТАВЛЕНИЕ ФАКТИЧЕСКОГО И ДЕМОГРАФИЧЕСКИ ПРОГНОЗИРУЕМОГО УРОВНЕЙ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ

Если имеет место равновесие между дрейфом и миграцией генов, то соответствующий коэффициент локальной генетической дифференциации, ожидаемой для селективно-нейтрального процесса и описываемой формулой (34) (см. гл. 1), можно обозначить как $\hat{F}_e$ и сравнить с эмпирически найденной из частот генов различных аллозимных (или ДНК) локусов величиной $\bar{F}_0$ (также: см. формулу (30)):

$$\bar{F}_0 = 1/K\Sigma F_i = 1/K\Sigma V_p/\bar{p}_i(1 - \bar{p}_i),$$

где K – число локусов, $\bar{p}_i$ и $(1 - \bar{p}_i)$ – средние аллельные частоты i -того локуса в тотальной подразделенной популяции, состоящей из n субпопуляций, а $V_p = 1/n\Sigma(p_i - \bar{p}_i)^2$ – дисперсия Валунда (см. гл. 1, формулу (28)).

Если в данный момент времени и в соответствующем участке видового ареала генный локус селективно-нейтрален, то $\bar{F}_0 \approx \hat{F}_e$. Если полиморфный ген эволюционирует под давлением стабилизирующего отбора, то $\bar{F}_0 < \hat{F}_e$, а при дизруптивном или разнонаправленном локальном отборе $\bar{F}_0 > \hat{F}_e$.

Как показано для коренных монголоидных популяций Сибири, протекающий в них генетический процесс, оцениваемый в среднем по совокупности полиморфных локусов, действительно соответствует селективно-нейтральному, так что $\bar{F}_0 = \hat{F}_e$ (Рычков, Шереметьева, 1976).

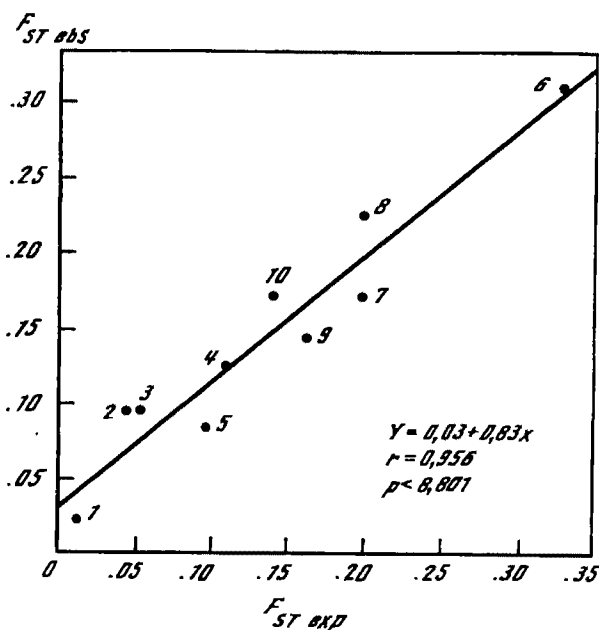
Вместе с тем на различных этапах процесса генетической дифференциации вида *Homo sapiens* селективное давление среды оказалось неодинаковым, и соотношение разных групп генов в генофонде изменилось со временем: одни гены, ведшие себя как адаптивно-значимые или, напротив, как селективно-нейтральные на ранних этапах развития системы народонаселения, поменяли свой ранг на более поздних этапах, тогда как ранг других остался неизменным (Балановская, Рычков, 1990). Любопытно, что ни один из полиморфных генных локусов не продемонстрировал устойчивой нейтральности к отбору на всем протяжении временного интервала, охваченного исследованием – с верхнего палеолита до наших дней (Рычков, Балановская, 1990; Балановская, Рычков, 1990).

Проделанный нами анализ позволил показать, что локальная генетическая дифференциация, оцениваемая в среднем на локус, соответствует селективно-нейтральной не только в случае с человеческими популяциями, но и при обращении к популяционным системам различных биологических видов вообще (Алтухов, 1995), включая лососевых (Aktukhov, Salmenkova, 1994).

Оценки N_e и коэффициентов генных миграций m получены нами из литературных источников и на основании собственного опыта (Алтухов,

Рис. 4.8. Соотношение наблюдаемого ($F_{ST_{obs}}$) и ожидаемого ($F_{ST_{exp}}$) уровней пространственной генетической дифференциации у различных видов

1 – горбуша, *Oncorhynchus gorbuscha*; 2 – нерка, *O. nerka*; 3 – чавыча, *O. tshawytscha*; 4 – семга, *Salmo salar* (для всех четырех видов лососей данные взяты из: Altukhov, Salmenkova, 1994); 5 – *Homo sapiens*, сибирский изолят (Рычков, Яшук, 1985); 6 – суслик, *Thomomys bottae* (Lidicker, Patton, 1987); 7 – мышь, *Mus musculus* (Petras, 1967; Lidicker, Patton, 1987); 8–9 – обезьяны, *Alouata seniculus* (Pope, 1992); 10 – морская черепаха, *Chelonia mydas* (Carr et al., 1992; Bowen et al., 1992; Karl et al., 1992) (из: Алтухов, 1995)



1974; Алтухов и др., 1975а; детали см.: Altukhov, Salmenkova, 1994). Их, конечно, можно рассматривать как приближенные, однако соответствие ожидаемых величин $\hat{F}_e$ фактически найденным $\bar{F}_0$ (из частот генов аллозимных локусов) оказалось вполне удовлетворительным. На рис. 4.8 эти соотношения показаны для нескольких биологических видов, включая лососей, чтобы продемонстрировать универсальный характер обнаруженной зависимости.

F_{ST} -статистика Райта (и, по сути, тождественная ей G_{ST} -статистика Ней) есть величина, авторегулируемая по достижении популяционной системой стационарного режима. В этих условиях устанавливается отрицательная обратная связь между величинами N и m : когда численность субпопуляций, слагающих структуру популяционной системы, уменьшается, интенсивность иммиграции генов из ядра системы возрастает, и наоборот.

Впервые такую неслучайную структуру миграций удалось обнаружить при исследовании генетических процессов в экспериментальной подразделенной популяции *Drosophila melanogaster*, соответствующей островной модели С. Райта. Оказалось, что чем меньше численность "островных" субпопуляций, тем больше приток генов в них с "континента", и наоборот (см. детали: Altukhov, 1990). Затем та же зависимость была прослежена на природных популяциях других видов, включая тихоокеанских лососей (Altukhov, Salmenkova, 1994).

Например, в системе циркумполярных популяций коренных жителей Сибири $N_e = 45$ и $m = 0,034$, тогда как в сибирском изоляте как целом $N_e = 200$ и $m = 0,01$ (Рычков, Шереметьева, 1976). У бабочки, *Euphydryas editha* отмечен очень высокий разлет особей, когда величина

колонии составляла около 100 особей (до 100%) и лишь 0–7,3% при величине колонии = 1500 особей (Gilbert, Singer, 1973; цит. по: Яблоков, 1987).

У чавычи между величиной стрейнга и числом производителей, возвращающихся на нерест, обнаружена отрицательная корреляция (Quinn, Fresh, 1984). У горбуши высокий стрейнг меченых рыб наблюдался в годы малой численности и низкий – при возврате многочисленных поколений (Золотарева, 1980).

Обнаруженная авторегуляция означает *поддержание устойчивого (оптимального) соотношения внутри- и межпопуляционной компонент генного разнообразия в популяционной системе*, т.е. баланс между инбридингом и аутбридингом. К чему приводят нарушения этого баланса, мы рассмотрим позднее, когда будем оценивать последствия различных антропогенных воздействий (промысла и искусственного воспроизводства) на лососевые стада (гл. 6).

Сейчас же обратим внимание на следующее важное обстоятельство: приведенные результаты, вместе с публиковавшимися ранее (Алтухов, 1983, 1989а; Altukhov, 1990) позволяют трактовать генетическую дивергенцию вида как авторегулируемый, ветвящийся процесс реорганизации генофонда предковой популяции по мере ее дифференциации на подчиненные подразделения в поколениях и по ареалу. В условиях нормально колеблющейся среды средняя частота гена, а по достижении фазы устойчивого равновесия и дисперсия в системе остаются инвариантными в отношении микроэволюционных преобразований, компенсирующих друг друга. Иными словами, *изолированная популяция, если она не исчезает в ходе истории, разворачивается "в самое себя", поддерживая динамическое равновесие с окружающей средой*.

Следовательно, эволюционно-оптимальная, по С. Райту (с. 46–47) структура на самом деле оказывается *генетически устойчивой*, более устойчивой в сравнении с панмиктической популяцией той же численности и того же генофонда. В свое время это было неоднократно показано как на экспериментальных подразделенных популяциях *Drosophila melanogaster* (Алтухов, Победоносцева, 1978, 1979а, б; Алтухов, Бернашевская, 1978, 1981; Алтухов и др., 1979), так и при компьютерном моделировании (Алтухов и др., 1984; Алтухов, Бланк, 1991, 1992; Бланк, Алтухов, 1992).

В качестве иллюстрации приведем примеры генетической динамики 10 модельных панмиктических (рис. 4.9а) и 10 подразделенных популяций (рис. 4.9, б) одинаковой численности (500 особей каждая). Подразделенные популяции соответствуют кольцевой лестничной модели и имеют следующую структуру: эффективная численность $N_e = 20$; число субпопуляций $K = 25$; коэффициент локальных генных миграций (short range migration, с. 43) $m = 0,03$.

Сравнение рис. 4.9, а и б показывает, что к 1000-му поколению эксперимента из 10 модельных панмиктических популяций "выродились" (т.е. стали полностью гомозиготными) 8, тогда как ни одна из подраз-

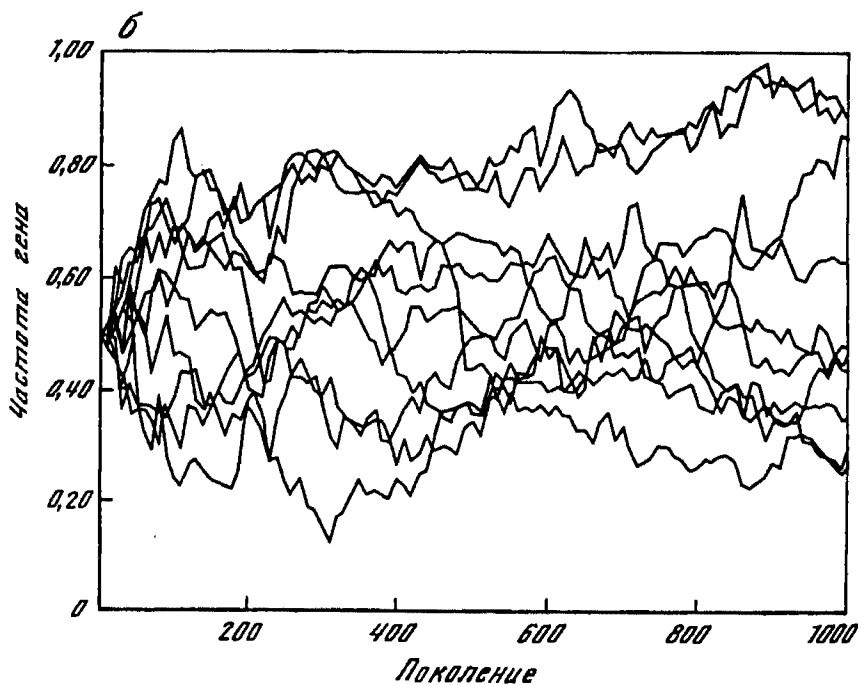
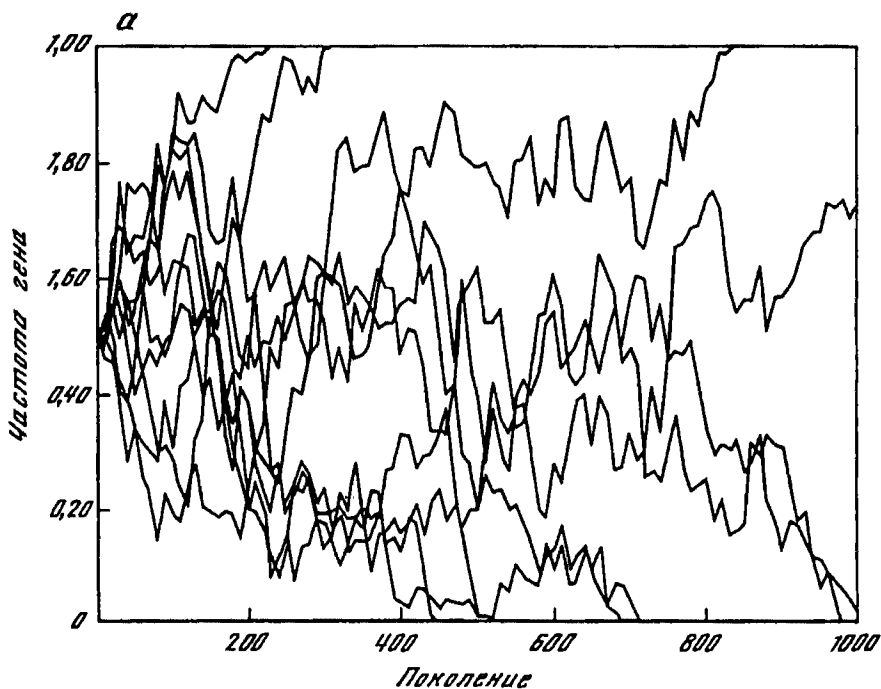


Рис. 4.9. Динамика частоты гена в поколениях десяти панмиктических (а) и десяти подразделенных (б) модельных популяций численностью 500 гаплоидных особей каждая

Подразделенная популяция соответствует кольцевой циркулярной модели со ступенчатой структурой генных миграций. Структура циркулярной модели: число субпопуляций $k = 25$, эффективная численность субпопуляций $N = 20$, коэффициент миграции генов $m = 0,03$

Таблица 4.11. "Время жизни" (в поколениях) панмиктических и подразделенных популяций, тождественных в отношении численности, до момента утраты 95/99% исходной гетерозиготности

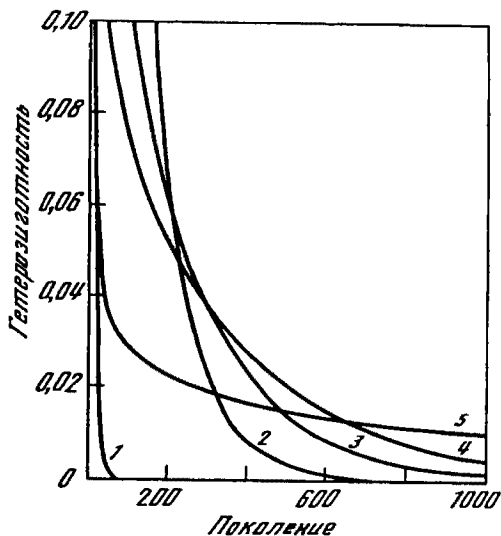
Численность субпопуляций, N	Количество субпопуляций, k	Подразделенность с коэффициентом генных миграций m						Панмиксия
		0,000	0,0005	0,001	0,005	0,010	0,030	
10	10	29/44	33/1119	40/1997	420/1336	440/957	364/628	299/459
20	25	59/90	81/4977	314/8251	1731/5341	1772/3801	1437/2464	1497/2301

деленных популяций той же численности ($N_e = 20$; $K = 25$; $m = 0,03$) не утратила генетического разнообразия. Если рассчитать "время жизни" панмиктических и равных им по величине подразделенных популяций, приняв за него число поколений, соответствующее потере 99% от исходного уровня гетерозиготности, то для первого случая эта оценка составит 2301 поколение, а для второго ($N_e = 25$; $K = 20$; $m = 0,005$) – 5341. Иными словами, *всего лишь наличие субпопуляционной структуры кольцевого типа с ограниченной интенсивностью генных миграций (порядка 0,5–1%) замедляет темп убыли генетической изменчивости так, как если бы эффективная численность панмиктической популяции удвоилась*. Различные сравнения такого рода даны в табл. 4.11.

На рис. 4.10 эта закономерность представлена в графической форме, демонстрирующей очевидные преимущества популяционной системы в сохранении генетического полиморфизма на длительных временных интервалах. Такой вывод важен для природоохранной биологии, ибо совершенно очевидна несоизмеримость ресурсов (величина ареала, количество пищи и т.п.), требуемых для достижения одинакового практического результата: в одном случае численность "минимальной жизнеспособной популяции" ("Жизнеспособность популяций: природоохранные аспекты", 1989) может быть, благодаря внутренней фрагментации, равна всего сотням, тогда как в другом – тысячам и более особей.

В теоретическом плане интересен тот факт, что процесс убыли генетической изменчивости за счет дрейфа генов в структурированной популяции, как и следовало ожидать, обратно пропорционален интенсивности генной миграции, и в первых десятках поколений оказывается выше, чем при панмиксии (рис. 4.10). Однако в дальнейшем картина меняется принципиально, и подразделенная популяция численностью всего 100 особей ($N_e = 10$; $K = 10$; $m = 0,001$) продолжает сохранять определенный уровень гетерозиготности на временном интервале, измеряемом сотнями поколений после момента "вырождения" бесструктурного сообщества (табл. 4.11, рис. 4.10; см. также: Kimura, Ohta, 1971).

Рис. 4.10. Темп убыви гетерозиготности в поколениях 10 изолятов численностью 10 особей каждый (1), панмиктической популяции численностью 100 особей (2) и трех подразделенных популяций той же суммарной численности ($N = 10$; $k = 10$), но различающихся интенсивностью генных миграций (3 — $m = 0,01$; 4 — $m = 0,005$; 5 — $m = 0,001$)



Устойчивость подразделенной популяции есть следствие формирования в ней неслучайной субпопуляционной структуры, реорганизация которой в "биологическом" времени, по крайней мере внешне, напоминает стационарный (точнее, квазистационарный) процесс — в линейно упорядоченных структурах появляются "волны" (рис. 4.11). Введение в модель фактора "дальней миграции" способно быстро стабилизировать процесс; он становится истинно стационарным (Бланк, Алтухов, 1992).

Приведенные факты с новых позиций подкрепляют сделанный ранее вывод о большей стабильности популяционной системы по сравнению с панмиктической, бесструктурной, популяцией (Алтухов, 1983а). Можно считать доказанным, что и в природе, и в эксперименте популяционная система, благодаря реципрокному балансу факторов эволюции, сохраняет в ряду поколений генетическую характеристику предковой популяции, хотя в отсутствие "ядра" системы эти частоты генов могут вовсе и не быть свойственными ныне живущим популяциям и реконструируются лишь в процессе усреднения по всем компонентам структуры (Рычков, 1973; Алтухов, 1989а). Но не только стохастическая регуляция ответственна за генетическую устойчивость подразделенных популяций. Как отмечалось выше, основной механизм поддержания такой устойчивости — отрицательная корреляция между численностью популяции и интенсивностью миграции генов в нее из общего генного пула системы.

Таким образом, внутривидовая генетическая дифференциация в условиях нормальной природной среды протекает в среднем по селективно-нейтральному типу и оказывается не цепью Маркова, в которой эволюция популяций не может быть прогнозируема далее, чем на одно поколение, а процессом с памятью. Память о генетических свойствах прапопуляции, оптимальном соотношении в ней гомо- и гетерозиготных генотипов сохраняется благодаря упорядочивающему воздействию иммиграции генов.

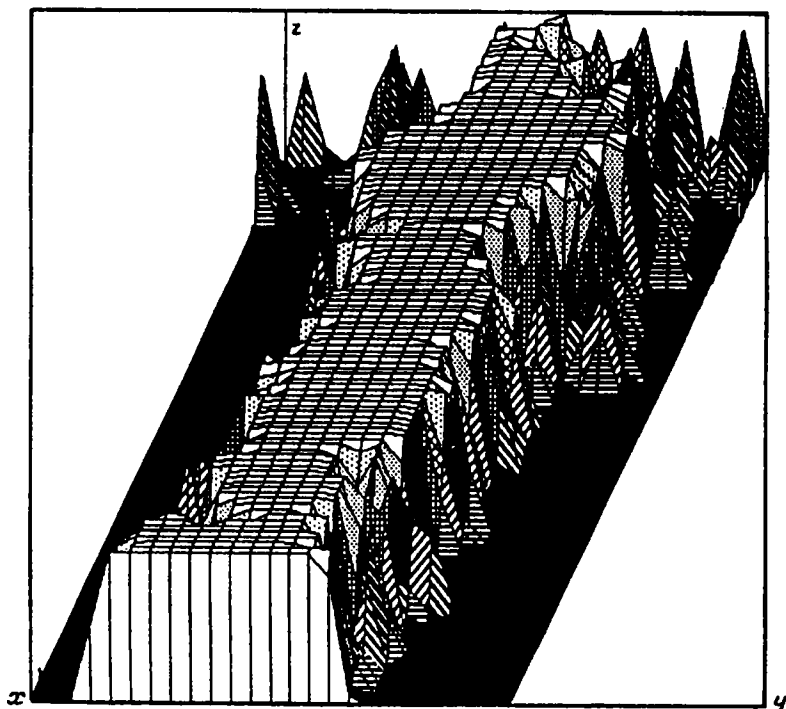


Рис. 4.11. Пространственно-временная динамика циркулярной популяционной системы со ступенчатой структурой генной миграции

Число субпопуляций $k = 25$; эффективная численность субпопуляции $N = 20$; коэффициент миграции генов $m = 0,03$. По оси x – время в поколениях (1–1000); y – номер субпопуляции; z – частота гена

Предлагаемая трактовка, принципиально отличаясь от традиционных взглядов теоретической популяционной генетики, нуждается в дополнительном рассмотрении. Оно будет сделано в главе 5. Здесь же необходимо еще раз подчеркнуть: состояние генетического оптимума, унаследованное нативной системой популяций от предкового генофонда, только и может рассматриваться как показатель нормы. Следовательно, *нормальный генетический процесс* можно определить как *такой тип воспроизводства видовых генофондов, при котором соотношение внутри- и межпопуляционной компонент генного разнообразия сохраняется на эволюционно-сложившемся оптимальном уровне, специфичном для каждого вида* (Алтухов, 1995). Понятно, что именно это соотношение и должно быть фундаментальной точкой отсчета при *генетическом мониторинге* популяционных систем, испытывающих антропогенные воздействия. Этот вопрос мы рассмотрим в главе 6, а сейчас обратимся к проблемам межпопуляционной генетической дифференциации, закономерности которой в полной мере не могут быть поняты без учета субпопуляционной подразделенности видов лососей.

МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ

Геногеографический анализ многих локальных популяций основных промысловых видов лососей вскрывает разнообразие картин пространственной генетической дифференциации – от пестрой мозаики частот генов у кумжи до почти полного их единообразия у горбуши.

Как интерпретировать такого рода данные, учитывая, что изученные локальные стада охарактеризованы с неодинаковой полнотой, по разному числу генов, в материале могут быть представлены разные уровни популяционной иерархии, а выборки собраны из популяций, различающихся по степени давления на них таких антропогенных воздействий, как промысел и искусственное воспроизводство?

Очевидно, чтобы объективно разобраться в этом разнообразии картин межпопуляционной наследственной изменчивости и определяющих ее процессов, необходимо учесть закономерности, вскрытые в предыдущей главе при изучении внутрипопуляционной генетической дифференциации.

Во-первых, факт селективной нейтральности аллозимного полиморфизма лишь в среднем по совокупности соответствующих генов при одновременной подверженности части из них различным формам отбора.

Во-вторых, возможность преобладания в выборке анализируемых локусов таких аллозимных генов, которые в данный момент времени либо в соответствующей точке пространства эволюционируют под давлением стабилизирующего или дизруптивного отбора.

В первом случае это будет приводить к единообразию аллельных частот или к нивелировке пространственной генетической дифференциации, во втором – к ее увеличению и, следовательно, к искажению различных филогенетических схем, основанных на теории генетических расстояний. Избежать такого рода ошибок можно, лишь работая с нативными популяциями или, по крайней мере, с теми из них, что еще не разрушены в полной мере антропогенными воздействиями. Очевидно, этому требованию в большей мере соответствуют популяции тихоокеанских лососей, а среди них – нерка, которая воспроизводится естественным путем в многочисленных пресноводных водоемах Американского и Азиатского континентов. Кета также используется в малой степени или вообще не используется в рыбоводстве в таких районах, как материковое побережье Охотского моря, п-ов Камчатка, Аляска, Британская Колумбия, бассейны рек Анадырь, Юкон. В других участках ареала, особенно в Японии, Сахалино-Курильском регионе уже на

протяжении десятилетий многие популяции кеты являются объектами интенсивного искусственного воспроизводства.

Чавыча воспроизводится естественным путем в азиатской части ареала, в водоемах Аляски, бассейне р. Юкон, многих реках Британской Колумбии, тогда как в более южных районах – Калифорнии, Орегоне в существенной степени с помощью рыбоводных заводов. Это позволяет сравнить особенности пространственной генетической изменчивости нативных и рыбоводных популяций (см. гл. 6). Особенно велико антропогенное давление на атлантических лососей – семгу и кумжу, что требует определенной осторожности при обращении к литературным данным о генетическом разнообразии их популяций.

С учетом этого обстоятельства мы рассмотрим сначала феноменологию внутривидового генетического разнообразия у различных видов лососей, а затем обсудим вклад факторов микроэволюции в его поддержание.

5.1. ФЕНОМЕНОЛОГИЯ ВНУТРИВИДОВОГО ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Кета. Чтобы более наглядно проиллюстрировать тезисы, сформулированные выше, рассмотрим пространственную изменчивость частот генов в самовоспроизводящихся популяциях кеты, размножающихся в речных системах Американского и Азиатского континентов. К настоящему времени исследована кета более чем из 300 локальностей в регионах, показанных на карте (рис. 5.1).

Оценки генетического разнообразия, представляемые в виде усредненной на локус гетерозиготности по аллозимным генам для разных регионов (H_T) и для отдельных популяций региона (H_S), а также оценки относительного межпопуляционного разнообразия (G_{ST}) даны в табл. 5.1. В среднем величина общей региональной гетерозиготности составляет 0,067.

В совокупности популяций кеты из района Аляски и Северо-Востока России, исследованных по 62 локусам, доля полиморфных генов насчитает примерно одну треть (при $P_{0,99}$, т.е. при условии пороговой частоты полиморфного локуса $P = 0,99$) или 24% при $P_{0,95}$ (Winans et al., 1994). В популяциях более южных районов эти оценки для 75 исследованных локусов составляют 41,5 и 26% соответственно (Phelps et al., 1994).

Уровни средней ожидаемой внутрипопуляционной гетерозиготности ($\bar{H}_S$) существенно колеблются от популяции к популяции. Так, среди исследованных нами дальневосточных локальных стад минимально гетерозиготными оказались популяции р. Амур, крупнейшие по численности на Дальнем Востоке ($\bar{H}_S = 0,090$), а максимально гетерозиготными – небольшие популяции, размножающиеся в малых реках о-ва Итуруп – Курилке, Рейдовой, Рыбацкой ($\bar{H}_S = 0,164$) (Салменкова и др., 1992).

Бичем с сотрудниками (Beacham et al., 1985a, 1987), изучая кету

Британской Колумбии, обнаружили самые высокие величины средней гетерозиготности по аллозимным локусам также среди небольших популяций северной части этого района и островов Королевы Шарлотты. В крупной же реке Фрейзер, где популяции гораздо многочисленнее, эта величина оказалась меньше. В бассейне р. Юкон уровень гетерозиготности отдельных популяций также оказался в среднем несколько меньшим, чем в малых реках Бристольского залива (Wilmot et al., 1994) или Британской Колумбии (Beacham et al., 1987).

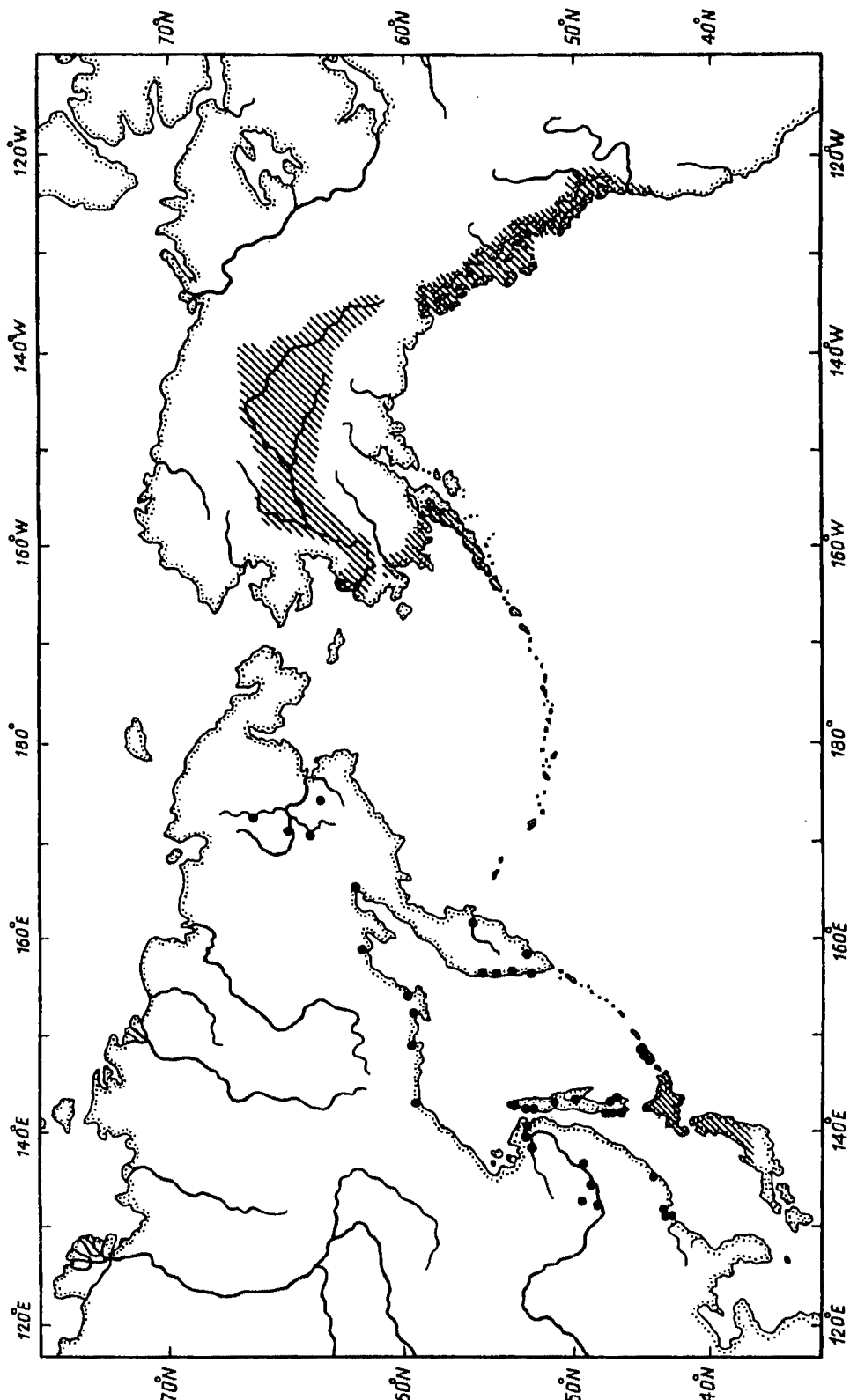
В настоящее время популяции кеты исследованы по многим аллозимным локусам почти по всему ареалу, что дает возможность судить об изменчивости различных генов. По данным авторов, цитированных выше, наиболее изменчивы локусы *ESTD** (частота основного аллеля варьирует по ареалу от 0,16 до 1,0, рис. 5.5), *slDHP-2** (от 0,23 до 0,74), *mAИ-3** (от 0,21 до 0,79), *LDH-A1** (от 0,55 до 1,0), *sAAT-3** (от 0,49 до 0,82), *sAAT-1,2** и *mAAT-1** (от 0,5 до 1,0). По максимально изменчивым локусам *ESTD**, *slDHP-2**, *mAИ-3**, *sAAT-3**, *mAAT-1** наиболее частыми в разных локальностях могут быть разные аллели. По большинству же локусов на всем ареале преобладает по частоте один и тот же аллель, и, как следует из ряда работ (Okazaki, 1982b; Winans et al., 1994; Wilmot et al., 1994), в которых исследовались одновременно азиатские и северо-американские популяции, основные аллели в них тождественны по электрофоретической подвижности. Таким образом, самые частые аллели большинства локусов (исключая указанные выше) универсальны в своем распространении в разных частях ареала.

В некоторых популяциях встречаются специфические редкие аллели. Так, для амурской кеты характерно наличие редкого аллеля *ESTD*118*, не обнаруженного в других локальностях. В популяциях Приморья с ощутимой частотой встречаются варианты в локусе *sMEP**, кодирующем более "быстрый" изозим (прежнее обозначение *MEP-3**), а в одной из этих популяций (р. Нарва) найден редкий вариант в мономорфном локусе *LDH-A2**. В популяции р. Тымь встречается редкий аллель в мономорфном локусе *LDH-B2** (Омельченко и др., 1991; Салменкова и др., 1992). Большое число редких аллелей разных локусов описано и в других популяциях кеты.

Степень изменчивости отдельных аллозимных генов сильно варьирует по ареалу, что находит отражение в величинах полокусной внутри- (H_S) и межпопуляционной (G_{ST}) изменчивости (табл. 5.2).

Как правило, исследователи отмечают стабильность аллельных частот аллозимных локусов в популяциях кеты на протяжении нескольких лет наблюдений.

Дендрограммы, построенные на основе генетических расстояний Неи (1972) между популяциями, как и распределение популяций в координатах главных компонент аллельной изменчивости, демонстрируют в основном региональный характер кластеризации. Например, на рис. 5.2 видно, как четко подразделяются по степени генетического сходства популяции Северо-Востока России и Японии. Однако в меньшем географическом масштабе нередки и исключения, когда отдельные



популяции попадают в кластеры "не своих" регионов, что также можно заметить на рис. 5.2; этот вопрос мы специально рассмотрим в разделе 5.2.

Дендрограмма и локализация в координатах главных компонент изученных нами дальневосточных популяций указывают на максимальное отличие трех стад Юго-Западного Сахалина (реки Калининка, Заветинка, Ясноморка) от всех остальных при значительном их сходстве между собой. Видны еще три компактные группы: в первой – популяции приморские, курильские и Юго-Восточного Сахалина; во второй – Анадыря, Пенжины, Северо-Западного и Восточного Сахалина, Амура; в третьей – северо-охотоморские, восточно- и западно-камчатские (рис. 5.3, 5.4).

Выраженная региональная генетическая дифференциация отмечается и в других частях ареала кеты (Beacham et al., 1987; Kondzela et al., 1994; Phelps et al., 1994; Wilmot et al., 1994). Степень внутрорегиональной межпопуляционной дифференциации сильно варьирует по ареалу. Особенно велико межпопуляционное генетическое разнообразие в группе российских стад кеты Япономорского бассейна (Приморье, Западный Сахалин) (Салменкова и др., 1992). В Японии (Okazaki, 1982b) изменчивость среди популяций Хонсю значительно выше, чем среди популяций Хоккайдо, так как последние более многочисленны и воспроизводятся преимущественно на рыбоводных заводах.

Результат иерархического анализа генного разнообразия в группе популяций Северо-Востока России, бассейна р. Юкон и рек Аляски, т.е. тех районов, где отсутствует искусственное воспроизводство и в большей мере, чем в других районах, сохранилась естественная генетическая структура, представлен в табл. 5.3 (по данным: Wilmot et al., 1994; Winans et al., 1994). Максимальная генетическая дивергенция обнаружена между континентами, а между региональными совокупностями популяций и между популяциями в регионах наблюдается примерно одинаковая степень дивергенции.

Один из уровней генетической дифференциации связан у кеты с ее темпоральной подразделенностью. В бассейнах таких крупных рек, как Амур и Юкон, кета представлена летней и осенней расами. Мы определили аллельные частоты ряда аллозимных локусов в популяциях амурской летней и осенней кеты и показали, что между расами имеются генетические отличия, стабильные на протяжении 7 лет исследования (Салменкова и др., 1994).

Продемонстрированы генетические различия между летней и осенней кетой р. Юкон, подтверждаемые при анализе ПДРФ мтДНК (Wilmot et al., 1994; Cronin et al., 1993), а также между летним, осенним и зимним нерестовыми подходами кеты на юге американского ареала –

Рис. 5.1. Локализации генетически исследованных популяций кеты на ареале

Точки – локализация выборок, исследованных в работах: Викторовский и др., 1986; Салменкова и др., 1986, 1992, 1994. Заштрихованы районы исследований из: Kijima, Fujio, 1979; Okazaki, 1982b, 1983; Beacham et al., 1985a, 1987; Kondzela et al., 1994; Park et al., 1993; Phelps et al., 1994; Taylor et al., 1994; Wilmot et al., 1994; Winans et al., 1994

Таблица 5.1. Оценки генетического разнообразия по аллозимным локусам у кеты *Oncorhynchus keta*

Регион	Число популяций (локальностей)	Число локусов (полиморфные)	H_T	H_S	G_{ST} %	Источник
Бассейн р. Юкон	17	54(24)	0,0644*	0,0628*	2,41*	Wilmoit et al., 1994
Побережье Бристольского залива	12	54(24)	0,0670*	0,0648*	3,21*	Тот же
Юго-Восточная Аляска	37	46(25)	0,0892*	0,0839*	2,24*	Kondzela et al., 1994
Северная и Центральная Британская Колумбия	24	46(25)	0,0891*	0,0859*	3,60*	Тот же
Юг Британской Колумбии	15	39(22)	0,0868*	0,0858*	1,01*	Phelps et al., 1994
Северо-Восток России	16	61(37)	0,0772*	0,0738*	4,28*	Winans et al., 1994
Восточная Камчатка и бассейн р. Анадырь	7	61(37)	0,0777*	0,0749*	3,63*	Тот же
Западная Камчатка и север охотоморского побережья	9	61(37)	0,0779*	0,0757*	2,84*	"
Восточная Камчатка и бассейн р. Анадырь	6	15(6)	0,0568	0,0550	3,31	Наши данные
Западная Камчатка и север охотоморского побережья	10	15(6)	0,0582	0,0566	2,65	Наши данные
Бассейн р. Амур	10	16(9)	0,0578	0,0566	2,23	Салменкова и др., 1994
Япония	17	61(37)	0,0770*	0,0760*	2,25*	Winans et al., 1994
Япония	43	22(13)	0,0418	0,0406	2,90	Okazaki, 1982b, 1983
Хоккайдо	14	22(13)	0,0420	0,0415	1,19	Тот же
Хонсю	29	22(13)	0,0412	0,0395	4,04	"

* Наш расчет по данным авторов.

Таблица 5.2. Оценка гетерозиготности (H_S) и уровня межпопуляционной дифференциации (G_{ST}) по ряду полиморфных локусов в различных регионах у кеты

Локус	Аляска, включая бассейн Юкона		Британская Колумбия		Северо-Восток России	
	H_S	G_{ST}	H_S	G_{ST}	H_S	G_{ST}
<i>mAAT-1</i>	0,176	0,031*	0,373	0,058*	0,080	0,081**
<i>sAAT-1,2</i>	0,192	0,017	0,182	0,013	0,253	0,023*
<i>ALAT</i>	0,169	0,018	0,276	0,031*	0,271	0,008
<i>ESTD</i>	0,452	0,096**	0,109	0,027*	0,249	0,056**
<i>mlDHP-1</i>	0,063	0,052**	0,124	0,048**	0,237	0,093**
<i>slDHP-2</i>	0,561	0,024*	0,687	0,036*	0,618	0,024*
<i>LDH-A1</i>	0,332	0,046*	0,062	0,019*	0,218	0,019
<i>sMDH-B1,2</i>	0,034	0,022*	0,092	0,021*	0,031	0,015
<i>mMEP-2</i>	0,264	0,047*	0,222	0,023*	0,317	0,048*
<i>MPI</i>	0,211	0,020	0,150	0,043**	0,180	0,006
<i>PGDH</i>	0,561	0,007	0,002	0,009	0,103	0,029*
<i>PEPB-1</i>	0,198	0,028*	0,438	0,026*	0,183	0,023*
<i>PEPLT</i>	0,051	0,040*	—	—	0,027	0,022*
<i>PEPA</i>	0,001	0,016	0,001	0,009	0,022	0,058**
G_{ST} среднее на локус, $\pm$ s.e.	0,033 $\pm$ 0,006		0,028 $\pm$ 0,040		0,036 $\pm$ 0,007	
Доверительные интервалы	0,021 – 0,046		0,019 – 0,036		0,021 – 0,051	

* Значение G_{ST} в пределах доверительных интервалов. ** Значение G_{ST} превышает доверительные интервалы; непомянутые значения G_{ST} меньше доверительных интервалов. Прочерк – данные отсутствуют.

Примечание. Таблица составлена по нашим оценкам, рассчитанным на основе данных: Wilmot et al., 1994; Kondzela et al., 1994; Winans et al., 1994.

Таблица 5.3. Подразделение генетической изменчивости в совокупности популяций кеты Северо-Востока России, Аляски и бассейна р. Юкон (45 выборов, 21 полиморфный локус; наш расчет по данным: Wilmot et al., 1994; Winans et al., 1994)

Уровень разнообразия	Абсолютное разнообразие	Относительное разнообразие, %
Общее, H_T	0,1619	100
Внутри популяций, H_S	0,1517	93,66
Между континентами, G_{ST3-4}		2,61
Между регионами на континентах, G_{ST2-3}		1,89
Между популяциями в регионах, G_{ST1-2}		1,84

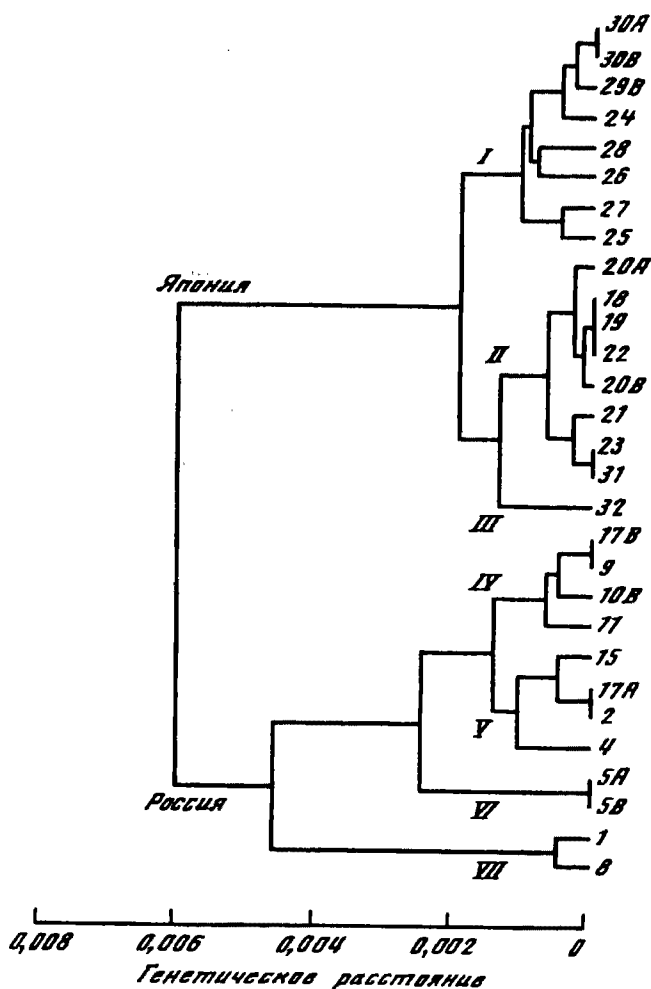


Рис. 5.2. Дендрограмма популяций кеты Северо-Востока России (1 – р. Анадырь; 2, 4, 5A, 5B – Восточная Камчатка; 8, 9, 10B, 11 – Западная Камчатка; 15, 17A, 17B – материковое побережье Охотского моря) и островов Японского архипелага (18, 19, 20A, 20B, 21, 24–29, 30A, 30B – Хоккайдо; 22, 23, 31, 32 – Хонсю)

Построена на основе частот аллелей 62 локусов (из: Wilians et al., 1994)

в реках шт. Вашингтон (Phelps et al., 1994). Интересно, что различия в аллельных частотах локусов *ESTD** и *mIDHP-1** между летней и осенней кетой найдены и в Амуре, и в Юконе (Салменкова и др., 1989; 1994; Wilmot et al., 1994).

Таким образом, с помощью аллозимных маркеров у кеты выявляется значительная внутривидовая генетическая дифференциация. Она прослеживается на макрогеографическом уровне – между региональными популяциями в азиатской и американской частях ареала, внутри региональных группировок – между популяциями отдельных рек, а в крупных реках – среди популяций, нерестящихся в разных притоках или изолированных временем размножения. Нельзя не отметить особенно высокий уровень генетической дивергенции в уже упоминавшейся совокупности популяций, нерестящихся в реках северной части бассейна Японского моря (Приморье и Западный Сахалин), среди которых особенно выделяется группа популяций Юго-Западного Сахалина (см. рис. 5.3 и 5.4; Салменкова и др., 1986, 1992; Омельченко и др., 1993).

Рис. 5.3. Дендрограмма популяций кеты, размножающихся в реках Сахалина (ВС, СЗС, ЮВС, ЮЗС – восточного, северо-западного, юго-восточного и юго-западного соответственно), Итурупа (К), Приморья (П), бассейнов Амура, Анадыря, восточной и западной Камчатки (ВК и ЗК), северного побережья Охотского моря (СО)

Построена на основе показателя сходства Животовского (1979) по аллельным частотам локусов *sMDH-B1.2**, *sAAT-1.2**, *LDH-A1**, *PGDH**, *mMEP-2**, *ESTD**

СО Гарманда
СО Охота
ВК Авача
ВК Камчатка
СО Ола
СО Яма
СО Тауй
ЗК Варовская
ЗК Хайрюзова
ЗК Большая
ЗК Ича
Амур, О
Амур, Л
ВС Пороной
ВС Тымь
СО Пенжина
Анадырь
СЗС Чингай
СЗС Лангры
К Рыбачья
К Курилка
К Рейдовая
ЮВС Ударница
ЮВС Найба
П Аввакумовка
П Барабашевка
П Нарва
П Рязановка
ЮЗС Калининка
ЮЗС Заветинка
ЮЗС Ясноморка

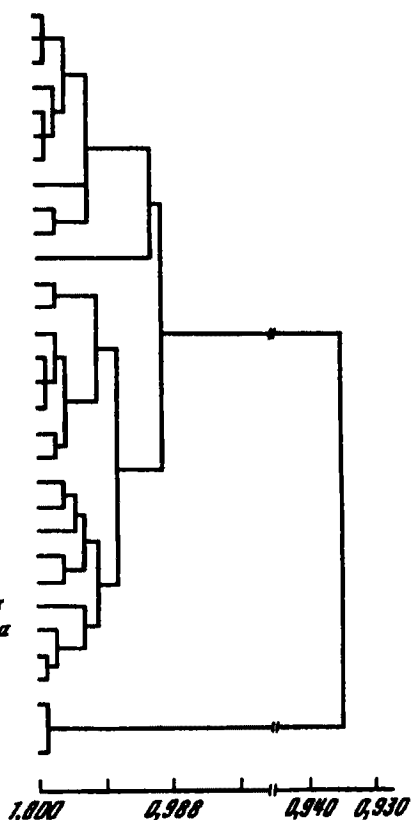
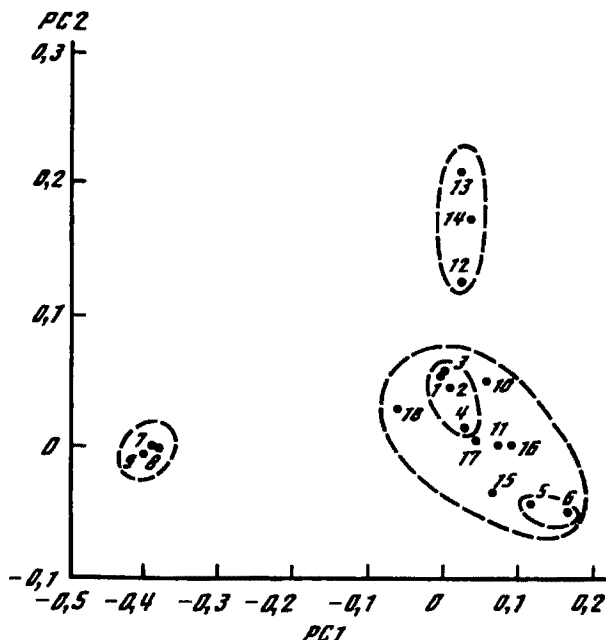


Рис. 5.4. Локализация популяций кеты Сахалина, Итурупа, Приморья и бассейна Амура в пространстве главных компонент изменчивости аллельных частот (PC1 – первая компонента – 67,8%, PC2 – вторая компонента – 13,7% изменчивости)

Реки: 1 – Нарва; 2 – Барабашевка; 3 – Рязановка; 4 – Аввакумовка; 5, 6 – Амур (летняя и осенняя расы); 7 – Калининка; 8 – Заветинка; 9 – Ясноморка; 10 – Лангры; 11 – Чингай; 12 – Курилка; 13 – Рейдовая; 14 – Рыбачья; 15 – Тымь; 16 – Пороной; приток Буюклинка; 17 – Найба; 18 – Ударница. Использованы локусы, перечисленные в подписи к рис. 5.3, плюс локус *mIDHP-1*



Генетическое своеобразие последних подтверждается и отличиями в гаплотипах мтДНК (Гинатулина, Машкин, 1990; Ginatulina, 1992).

Исследования кеты с использованием ПДРФ ДНК, подтвердили ее межпопуляционную генетическую неоднородность. О некоторых результатах таких работ мы уже упоминали. С помощью анализа мтДНК выявляется максимальная дифференциация между популяциями Японии, с одной стороны, и Британской Колумбии и штата Вашингтон, с другой, а популяции Северо-Востока России и Аляски занимают как бы промежуточное положение между ними (Park et al., 1993). В результате анализа изменчивости полиморфных локусов минисателлитной ДНК совокупность популяций кеты из разных точек ареала подразделяется на три основные региональные группы: 1) японские популяции; 2) Северо-Восток России и бассейн р. Юкон; 3) Юго-Восточная Аляска и Британская Колумбия (Taylor et al., 1994). Картина генетической кластеризации, как видим, очень сходна с той, что обнаруживается в анализе ПДРФ мтДНК. По мнению авторов, такое подразделение отражает историю послеледникового расселения кеты из трех основных рефугиумов: Берингии на севере, Каскадии на юге (нижняя часть бассейна р. Колумбии) и района Охотского моря. Интересно, что примерно такую же дифференциацию названных популяционных совокупностей можно наблюдать и по распределению аллельных частот весьма изменчивого локуса *ESTD** (рис. 5.5).

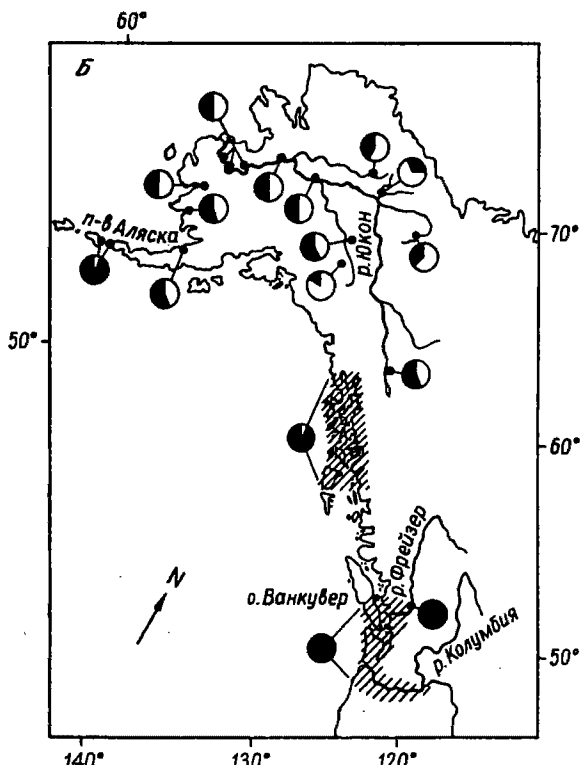
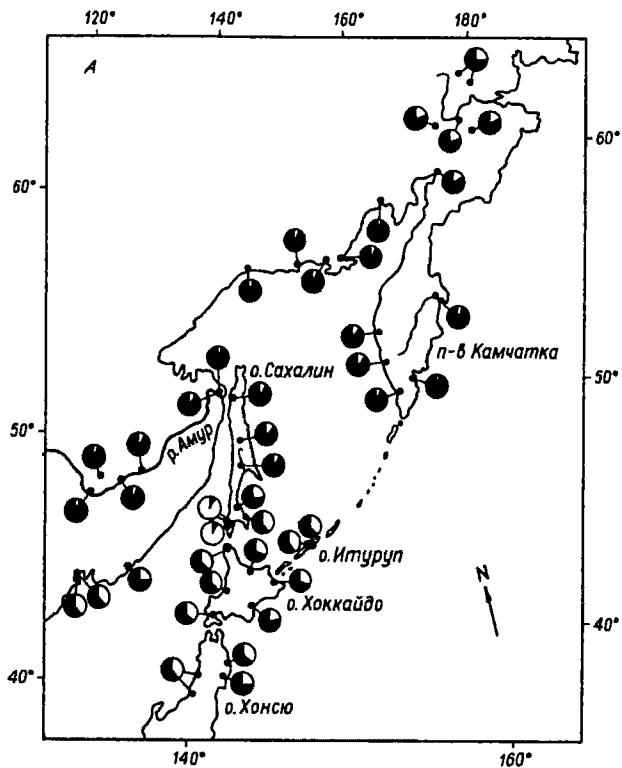
Горбуша. На рис. 5.6 показаны районы, в которых по совокупности аллозимных локусов охарактеризована структура генофондов популяций горбуши. Величины общего генного разнообразия H_T , его внутривидовой H_S и межпопуляционной G_{ST} компонент даны в табл. 5.4. Величины H_T и H_S составляют около 0,1, средняя величина G_{ST} для одной линии поколений – 1,8%, для двух линий поколений в целом – 2,1%, что несколько меньше, чем у кеты.

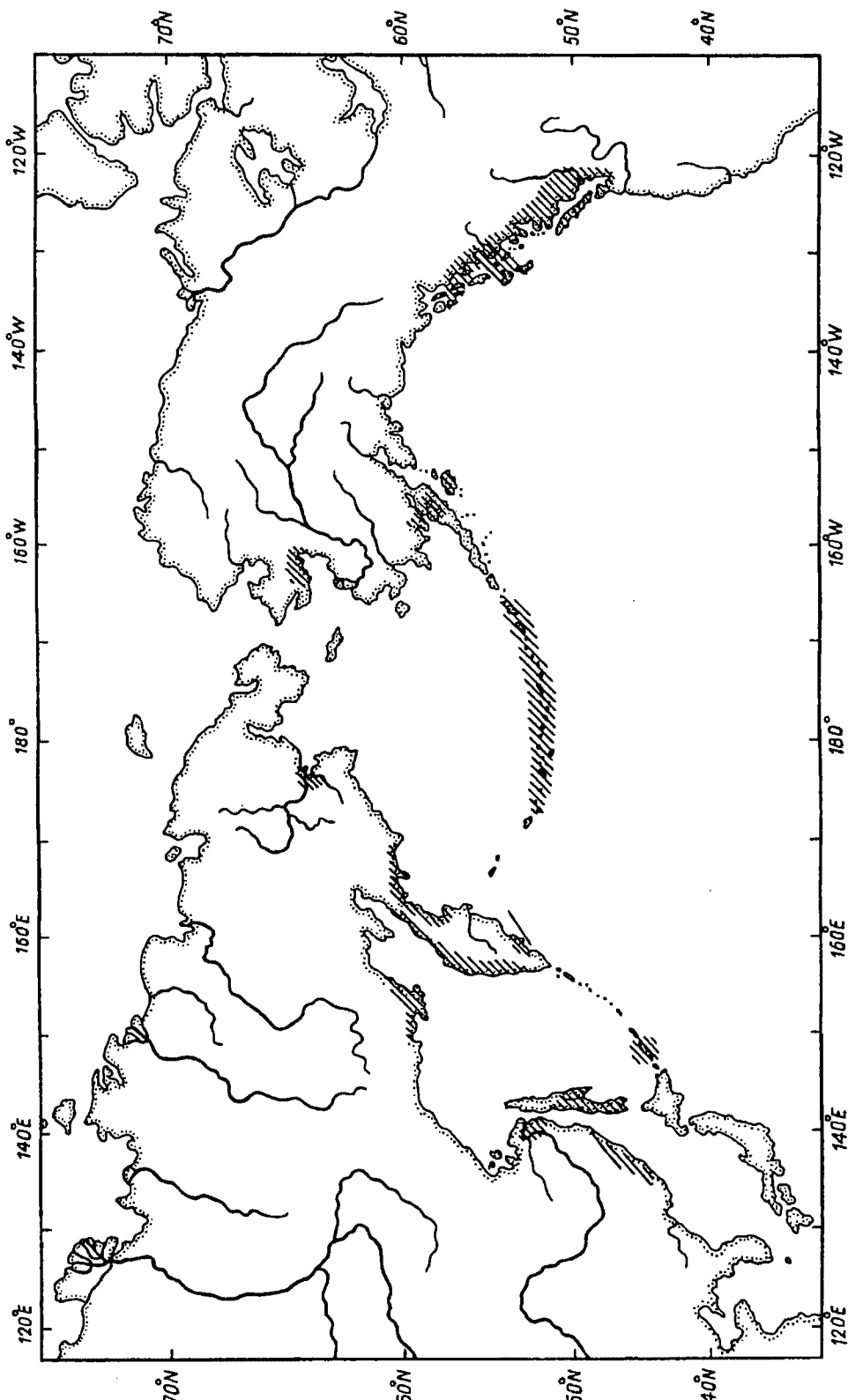
Для внутривидовой дифференциации горбуши наиболее характерно генетическое различие поколений, размножающихся в четные и нечетные годы, поскольку в силу двухлетней продолжительности жизни и моноцикличности такие линии поколений репродуктивно изолированы. По нашим оценкам, у горбуши Сахалино-Курильского региона на генетические различия между поколениями приходится более половины общей межпопуляционной изменчивости (Салменкова, 1989).

Впервые отличия между смежными поколениями по локусам, кодирующим два фермента – MDH и G3PDH, были отмечены у американской горбуши Эспинволлом (Aspinwall, 1974), а затем найдены по этим и другим генам в популяциях по всему ареалу: в Сахалино-Курильском регионе (Салменкова и др., 1981), в реках Северо-Востока России (Макоедов и др., 1993), Камчатки (Гагальчий, 1985, 1986), Британской Колумбии (Beacham et al., 1985b, 1988), штата Вашингтон (Shaklee, Varnavskaya, 1994). У азиатской горбуши в Сахалино-Курильском регионе такие различия наблюдаются фактически по всем исследованным локусам, но в большей мере выражены для *PGM-2**, *mMEP-1**, *PEPB-1** (Салменкова и др., 1981, Салменкова, 1989 и

Рис. 5.5. Распределение аллелей локуса ESTD* в популяциях кеты в азиатской (А) и американской (Б) частях ареала

Темный сектор соответствует частоте "быстрого" аллеля *100, светлый – частоте "медленного" аллеля *82 (или *90). Источники данных см. в табл. 5.1





неопубл. данные). В Британской Колумбии (Beacham et al., 1985b, 1988) линии поколений значимо отличались по 14 из 15 исследованных локусов, причем наибольшие различия были найдены по генам *mMEP-1**, *PGDH**, *PEPB-1**, *PGM-2**.

Примечательно, что различия в аллельных частотах между линиями поколений имеют однонаправленный характер практически по всему ареалу. Например, локус *PGM-2** повсеместно мономорфен (или встречаются очень редкие варианты) в четные годы, но полиморфен в нечетные; повсюду более высокие частоты основного аллеля наблюдаются по локусам *mMEP-1** (вплоть до фиксации в некоторых американских популяциях), *PGDH**, *G3PDH-1** и более низкие частоты по локусам *MDH-B1,2** в нечетные годы по сравнению с четными годами. По многим другим генам также можно отметить различия поколений в тех регионах, где проведены соответствующие исследования. Однотипность таких различий между поколениями горбуши демонстрируется и кластерным анализом, и анализом главных компонент изменчивости аллельных частот, четко подразделяющих линии поколений (Beacham et al., 1985b, 1988; Животовский и др., 1989) (рис. 5.7). В то же время однонаправленность генетических отличий поколений по всему ареалу указывает на единство происхождения "четной" и "нечетной" линии в азиатском и американском регионах (Салменкова, 1989). Генетические различия этих линий подтверждаются также исследованиями полиморфизма мтДНК (Полякова и др., 1996; Brykov et al., 1996) и хромосомного полиморфизма (Горшкова, Горшков, 1983; Горшкова и др., 1988).

Азиатские популяции горбуши отличаются от американских частотами общих и набором редких аллелей (Салменкова и др., 1981; Shaklee, Varnavskaya, 1994; Варнавская, 1992). Степень генетической дивергенции в единицах G_{ST} (по данным об аллозимных частотах 26 локусов в 15 американских и 8 азиатских популяциях "нечетного" поколения; Shaklee, Varnavskaya, 1994; наш расчет) между континентальными совокупностями популяций составляет 1,8%, а степень межпопуляционной дивергенции внутри этих групп, оцененная как взвешенная средняя, равна 2,3%. Однако в американской группе величина G_{ST} существенно выше, чем в азиатской, будучи равной 3,06% против 0,90%. Анализ пространственного распределения аллельных частот ферментных локусов обнаруживает региональную генетическую дифференциацию. Так, у азиатской горбуши популяции Сахалино-Курильского региона значимо дифференцированы от популяций Восточной и Западной Камчатки (Салменкова и др., 1981; Алтухов и др., 1983; Гагальчий, 1985, 1986). Найдены различия между группировками попу-

←

Рис. 5.6. Локализация генетически исследованных популяций горбуши (штриховка) на ареале (составлено по: Алтухов и др., 1983; Животовский и др., 1989; Салменкова и др., 1981; Картавцев, 1991; Гагальчий, 1985, 1986; Макоедов и др., 1993; Beacham et al., 1985b, 1988; Brykov et al., 1996; Gharrett et al., 1988; Shaklee et al., 1991; Varnavskaya, Beacham, 1992; Shaklee, Varnavskaya, 1994)

Таблица 5.4. Оценки генетического разнообразия по аллозимным локусам у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*

Регионы, поколения четных и нечетных лет	Число популяций (локальностей)	Число локусов (полиморфные)	H_T	H_S	$G_{ST} (F_{ST})$, %	Источник
Британская Колумбия – Пьюджет-Саунд						
нечетные годы	21	14(13)	0,1244*	0,1220*	1,7*	Beacham et al., 1985b
четные годы	4	12(9)	–	0,1320	–	Тот же
Британская Колумбия						
нечетные годы	51	18(15)	0,0964*	–	–	Beacham et al., 1988
четные годы	33	18(15)	0,1249*	–	–	Тот же
оба поколения		18(15)	–	–	(1,9)*	"
Британская Колумбия – штат Вашингтон						
нечетные годы	26	39(21)	0,1036*	0,1020*	2,0*	Shaklee et al., 1991
Алеуты – Аляска						
четные годы	19	17(17)	0,1140*	0,1100*	3,6	Gharrett et al., 1988
Восточная Камчатка						
нечетный год	8	16(12)	0,1038*	0,1030*	0,8*	Varnavskaya, Beacham, 1992
нечетный год	8	32(26)	–	–	(0,9)*	Shaklee, Varnavskaya, 1994
Сахалин – Курилы						
оба поколения	14	17(5)	0,0460	0,0450	2,2	Салменкова, 1989
Дальний Восток России						
оба поколения	33	4(4)	0,1220	0,1190	2,2	Животовский и др., 1989

* Наш расчет по данным авторов.

ляций Британской Колумбии, бассейна р. Фрейзер и залива Пьюджет-Саунд (Beacham et al., 1985b), а в самой Британской Колумбии группа популяций северного и центрального районов отличается от группы популяций южного района, заметно также генетическое своеобразие популяций из рек островов Королевы Шарлотты (см. рис. 5.7; Beacham et al., 1988). Популяции Алеутских островов, очень сходные между собой, отличаются от популяций Аляски (Gharrett et al., 1988).

Нередко внутрорегиональная генетическая дифференциация между речными популяциями горбуши оказывается меньше межрегиональной (Gharrett et al., 1988; Животовский и др., 1989; Картавцев, 1991). Внутри отдельных районов обычно нет связи между величиной генетического сходства и географической близостью, но такая связь проявляется, когда анализируются совокупности популяций из разных регионов (Beacham et al., 1985b, 1988; Калабушкин, Салменкова, 1988; Shaklee, Varnavskaya, 1994). Тем не менее даже при небольшом числе исследованных локусов, используя устойчивые оценки аллельных частот, усредненные по выборкам за несколько лет в пределах каждой линии поколений в Сахалино-Курильском регионе, удается показать, что выборки кластеризуются в соответствии с их географической принадлежностью (Калабушкин и

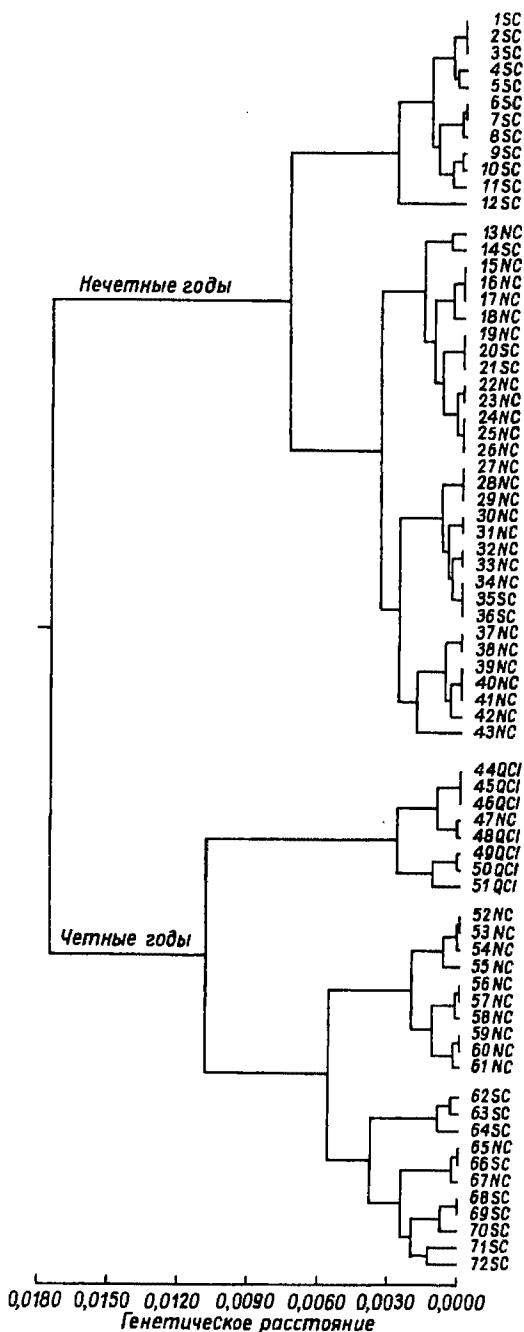


Рис. 5.7. Дендрограмма популяций горбуши Британской Колумбии (1-72), построенная на основе генетических расстояний Nei (1978)

SC – южное побережье; NC – северное и центральное побережья; QCI – острова Королевы Шарлотты (из: Beacham et al., 1988)

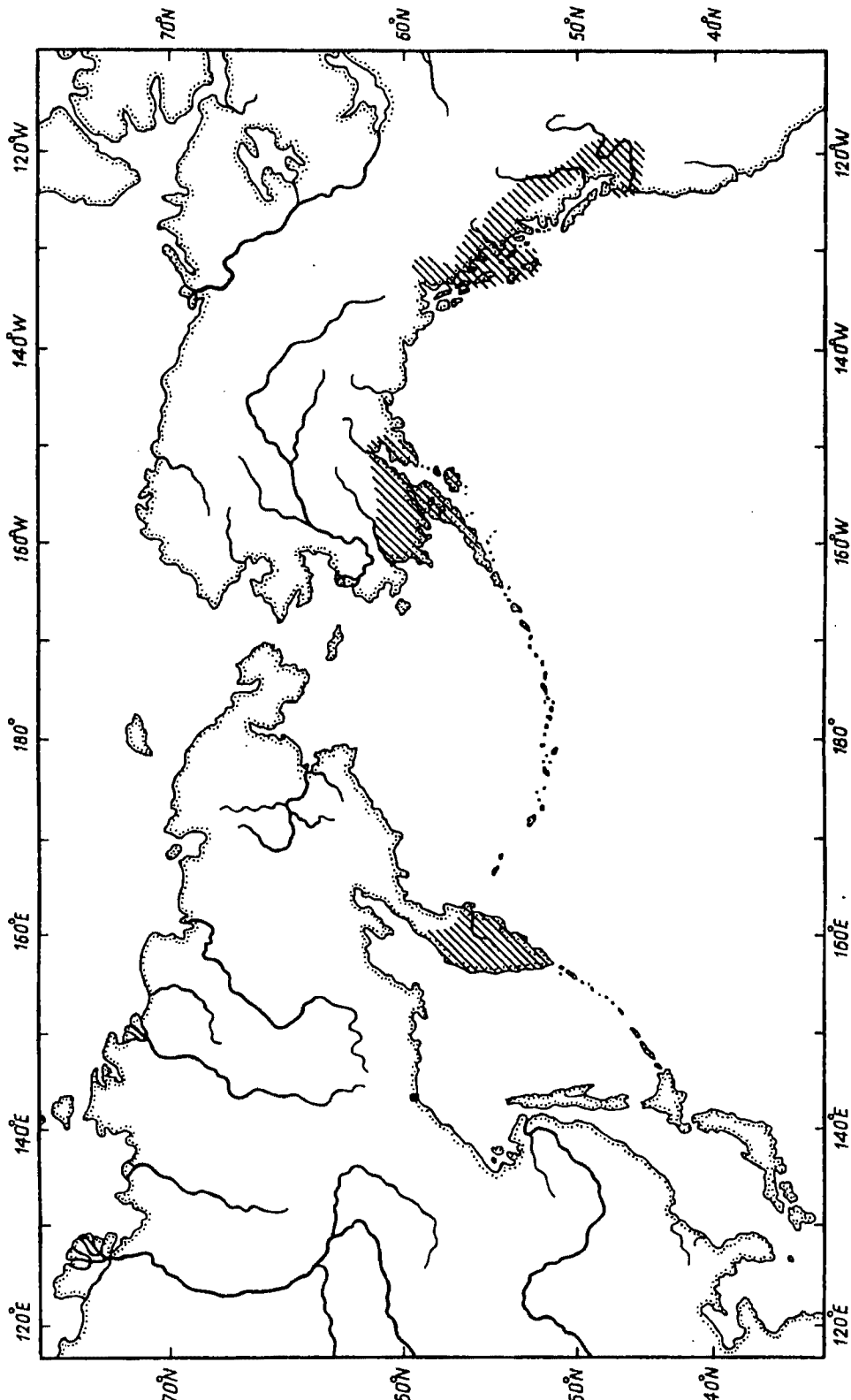


Таблица 5.5 Оценки генетического разнообразия по аллозимным локусам у нерки
Oncorhynchus nerka

Регион	Число популяций (локальностей)	Число локусов (полиморфные)	H_T	H_S	G_{ST} , %	Источник
Аляска (залив Кука)	13	26(6)	0,0460	0,0440	5,8	Ryman, 1983
Юго-Восточная Аляска–Британская Колумбия–штат Вашингтон	16	50(12)	0,0347	0,0313	9,6	Utter et al., 1984
Канада	12	33(14)	0,0470*	0,0446*	11,0*	Wood et al., 1994

* Наш расчет по данным авторов на уровне укрупненных выборок, соответствующих в основном популяциям рек и озер (см. табл. 5.8).

др., в печати). Небольшая, но ощутимая генетическая дифференциация наблюдалась и между ранним и поздним подходами горбуши в нерестовые реки Восточного Сахалина (Алтухов и др., 1983). Рыба этих подходов отличается местами нагула: ранняя нагуливается в Японском море, поздняя – в районе Тихого океана, примыкающем к южной части Курильской гряды (Ефанов, 1989).

Если у нерки и кеты изменчивость аллельных частот по ареалу или даже в пределах одного региона может достигать по некоторым локусам в единицах G_{ST} более 0,20, то у горбуши максимальные величины G_{ST} по отдельным локусам не превышают 0,072 (например для локуса *PEPLT** в группе популяций Британской Колумбии и штата Вашингтон, наш расчет по данным: Shaklee et al., 1991). Среди многих аллозимных генов, исследованных разными авторами, только по локусу *AAT-4** (экспрессированному в ткани печени) диапазон частоты одного из аллелей на ареале составляет от 0,3 до 0,7, т.е. в разных популяциях преобладает либо один, либо другой из двух основных аллелей (Shaklee, Varnavskaya, 1994); по другим локусам один и тот же аллель *100 является преобладающим на всем ареале. В целом же для горбуши характерна слабая пространственная дифференциация, минимальная среди видов тихоокеанских лососей (см. также раздел 5.3).

Нерка. Географическая локализация исследованных популяций нерки представлена на рис. 5.8. Уровень общего генного разнообразия, измерявшийся у нерки по большому числу локусов (не менее 17), по данным разных авторов, составляет в среднем 0,043 (см. табл. 5.5 и 5.15), что несколько меньше, чем у кеты, чавычи и горбуши. Относительно невысока и доля полиморфных локусов. Так, по данным Варнавской и др. (Varnavskaya et al., 1994a), среди 87 исследованных

←
Рис. 5.8. Локализация генетически исследованных популяций нерки (штриховка) на ареале (составлено по: Алтухов, 1974; Алтухов и др., 1975a,б; Кирпичников, Муске, 1981; Муске, 1983; Пустовойт, 1993; Bickham et al., 1995; Grant et al., 1983; Taylor et al., 1996; Utter et al., 1984; Wilmot, Burger, 1985; Varnavskaya et al., 1994a; Wood et al., 1994)

Таблица 5.6. Величины F_{ST} (в %) по аллозимным локусам среди популяций нерки (наш расчет по данным: Алтухов, 1989а; Кирпичников, Муске, 1981; Пустовойт, 1993, 1994; Withler, 1985; Varnavskaya et al., 1994а, в; Wood et al., 1994)

Уровень дифференциации (число популяций)	<i>LDH-B2*</i>	<i>PGM-2*</i>	<i>PGM-1*</i>	<i>ALAT*</i>	<i>mAAT-1*</i>
Между популяциями, исследованными по всем 5 локусам (41)	7,1	5,3	8,7	6,3	8,3
Между популяциями:					
Бристольского залива (22)	3,4	3,8	6,4	12,9	2,8
канадских водоемов (78)	25,4	4,9	26,3	12,4	—
Юго-Восточной Аляски и Британской Колумбии (14)	31,9	6,3	6,1	13,2	—
залива Кукок-вим, Аляска (5)	5,4	2,9	17,0	8,5	3,2
Западной Камчатки (11)	2,4	0,4	—	—	—
Восточной Камчатки (12)	22,3	3,3	—	—	—
реки Камчатки (7)	2,9	3,1	—	—	—
оз. Азабачьего (п-ов Камчатка) (171)	3,4	1,6	—	—	—

локусов только 14% были полиморфными на уровне $P_{0,99}$. Величины межпопуляционной генетической дивергенции у нерки значительно превышают таковые у кеты, горбуши и даже чавычи. У нерки так же, как и у других видов тихоокеанских лососей, не найдено таких полиморфных локусов, которые в отдельных локальностях были бы фиксированы по разным аллелям. Наиболее полиморфными в ареале, включающем Камчатку, Аляску, Британскую Колумбию, штат Вашингтон и бассейн р. Колумбия, являются локусы *LDH-B2**, *ALAT**, *PGM-1** и *PGM-2** (табл. 5.6). Уровень дифференциации наиболее значителен по локусам *LDH-B2** и *ALAT**, причем в разных районах он варьирует, будучи, например, среди популяций на Восточной Камчатке почти на порядок величины выше, чем на Западной Камчатке.

Генетическая дифференциация нерки, как и у других видов лососей, связана не только с пространственной, но и с временной подразделенностью на позднюю (летнюю) и раннюю (весеннюю) расы. Величина генетических различий между расами невелика, составляя в единицах G_{ST} от 0,002 до 0,04 в бассейнах различных озер (Varnavskaya et al., 1994а). Кластерный анализ, выполненный этими авторами по 7 наиболее полиморфным локусам, подразделяет все исследованные по ареа-

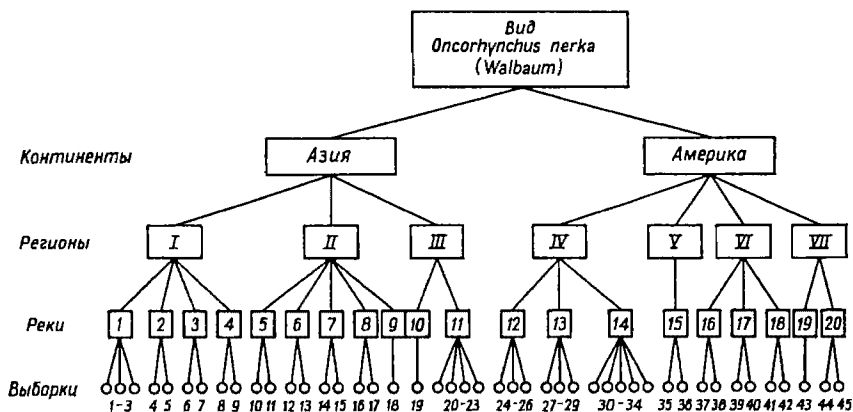


Рис. 5.9. Схема иерархии внутривидовой подразделенности у нерки

Регионы: I – Западная Камчатка; II – бассейны р. Камчатки; III – Восточная Камчатка; IV – залив Кука (Аляска); V – бассейн реки Скина (Север Британской Колумбии); VI – бассейн р. Фрейзер (Британская Колумбия); VII – южная часть американского ареала. Реки: 1 – Палаина (3 выборки, 1992 г.); 2 – Хайрюзова (2 выборки, 1988, 1992 гг.); 3 – Большая (две выборки, 1988, 1990 гг.); 4 – Озерная (две выборки, 1988, 1989 гг.); 5 – Камчатка (2 выборки, 1988, 1990 гг.); 6 – Андриановка (две выборки, 1988, 1990 гг.); 7 – Кирганик (две выборки, 1988, 1990 гг.); 8 – Кимитица (две выборки, 1988, 1990 гг.); 9 – Китильгина (одна выборка, 1988 г.); 10 – Авача (одна выборка, 1987 г.); 11 – Пахача (2 выборки, 1988 г. и 2 выборки, 1990 г.); 12 – Кенай (3 притока, 1975 г.); 13 – Суситна (3 притока, 1975 г.); 14 – Касилов (5 притоков в 1975, 1976 гг.); 15 – Скина (2 выборки, 1980, 1981 гг.); 16 – Фрейзер, верхнее течение (2 озера, 1982 г.); 17 – Фрейзер, среднее течение (озеро и приток, 1982 г.); 18 – Фрейзер, нижнее течение (озеро и приток, 1982 г.); 19 – Квиналт (1 выборка в 1982 г.); 20 – Колумбия (приток и озеро, 1981 г.). По данным: Пустовойт, 1993, 1994; Grati et al., 1983; Uter et al., 1984

лу популяции на три группировки: 1) Западной Аляски, 2) рек Фрейзер и Колумбии, 3) п-ова Камчатки и северной Британской Колумбии. Кластеризация канадских популяций, исследованных по 33 локусам, отличаясь некоторыми деталями, в общем согласуется с приведенной выше (Wood et al., 1994). В пределах каждого такого кластера также прослеживается значимая межпопуляционная гетерогенность.

Степень межпопуляционного генетического разнообразия у нерки не сопряжена с географической удаленностью популяций. Действительно, генетическая гетерогенность в пределах одного крупного речного бассейна может превышать гетерогенность между регионами, что было показано на примере пространственной изменчивости аллельных частот в локусе *LDH-B2** (Withler, 1985; Varnavskaya et al., 1994a,b). Мы проанализировали внутривидовую иерархию генного разнообразия у нерки по трем основным полиморфным локусам (*LDH-B2**, *PGM-2**, *ALAT**), используя популяции, исследованные в азиатской (п-ов Камчатка) и американской частях ареала, и выделив такие крупные реки, как Камчатка и Фрейзер в отдельные регионы (источники данных и структуру подразделения см. на рис. 5.9). Оказалось, что на разных уровнях внутривидового подразделения относительные величины генного разнообразия (G_{ST}) очень сходны, например, между реками в регионах – 2,49%; между регионами в пределах континента – 2,37% (детали см. раздел 5.4, табл. 5.7).

Таблица 5.7. Пространственная генетическая дифференциация на разных уровнях иерархии популяционной системы нерки *Oncorhynchus nerka*

Уровень общности	Показатель	Степень локальной генетической дифференциации	
		В единицах G_{ST}	В долях $G_{ST_{i-r}}$, %
Регионы (Азия и Америка)	G_{3-4}	0,0254	34
Субрегионы в рамках регионов	G_{2-3}	0,0237	32
Реки в субрегионах $G_{ST_{i-r}} = 0,074$	G_{1-2}	0,0249	34

Таблица 5.8. Подразделение генного разнообразия по 23 локусам в 78 локальных выборках из популяций нерки на территории Канады (по данным: Wood et al., 1994; наш расчет)

Уровень разнообразия	Абсолютное разнообразие	Относительное разнообразие, %
Общее, H_T	0,0719	100
Внутри выборок, H_S	0,0595	82,72
Между всеми выборками		17,28
Между районами		6,13
Между популяциями в районах		4,83
Между выборками в популяциях		6,32

Иерархический анализ последних данных по очень подробно исследованным популяциям нерки из рек и озер Канады показывает также очень близкие величины относительной генной дифференциации на разных уровнях популяционной структуры (табл. 5.8).

Анализ полиморфизма минисателлитной и митохондриальной ДНК в выборках, представляющих нерку нескольких озер Камчатки, водоемов Аляски и Британской Колумбии, выявляет кластеризацию популяций на две основные совокупности: северо-западную и южную (Bickham et al., 1995; Taylor et al., 1996). В первую входят популяции Камчатки, Западной Аляски и северной Британской Колумбии, в южную – популяции бассейнов рек Фрейзер и Колумбии. Фактически ДНК-маркеры демонстрируют почти такое же генетическое подразделение всей совокупности исследованных популяций нерки, что и маркеры аллозимные. Очевидно, несмотря на селективную нагруженность ряда аллозимных локусов нерки, пространственное распределение их аллелей в среднем в значительной мере отражает исторические процессы формирования современных популяций в послеледниковый период. Интересно, что по тем же ДНК-локусам жилая и анадромная формы нерки кластеризуются не самостоятельно, а в соответствии с географической принад-

лежностью распределяются между двумя основными кластерами – северо-западным и южным (Taylor et al., 1996). Это обстоятельство подтверждает точку зрения о полифилетическом происхождении жилой формы, имевшем место в разных участках ареала (Foote et al., 1989).

Чавыча. В настоящее время популяции чавычи исследованы только в северо-американской части ареала (рис. 5.10). В среднем величина общего генного разнообразия региональных популяционных систем чавычи составляет около 0,07 при сильных колебаниях величины внутри-популяционной гетерозиготности от 0,027 до 0,143. Среднее значение величины G_{ST} равняется 0,09 (см. табл. 5.9 и 5.15). Бартли и Гол (Bartley, Gall, 1990) сообщают о большом диапазоне доли полиморфных локусов (5,8–32,1%; $P_{0,99}$) в калифорнийских популяциях. Это связано с тем, что многие локусы полиморфны лишь в небольшом числе популяций и фиксированы по основному аллелю в остальных популяциях. Сходная картина наблюдается у чавычи и в других районах (Gharrett et al., 1987; Bartley et al., 1992a; Utter et al., 1989).

Наиболее гетерозиготны в популяциях чавычи северных районов локусы *AAT-3**, *ADA-1**, *sAH-1**, *MPI**, *SOD-1**, в более южных районах – те же локусы (кроме *AAT-3**), а также *PGK-2**, *PEPB-1**, *PGM-4**, *GPI-2** (Utter et al., 1989).

Распределение общих и специфических аллелей аллозимных локусов по ареалу, иерархический анализ генного разнообразия, кластерный анализ и анализ главных компонент аллозимной изменчивости популяций свидетельствуют о ее ясно выраженном региональном характере. В этом отношении чавыча не отличается принципиально от других видов тихоокеанских лососей. Так, среди популяций на участке тихоокеанского побережья Северной Америки – от севера Британской Колумбии до р. Сакраменто в Калифорнии – выделяется 9 основных генетически самостоятельных групп следующих районов: 1) бассейн р. Фрейзер; 2) реки, впадающие в залив Джорджия; 3) реки залива Пьюджет-Саунд; 4) побережье от о-ва Ванкувер до северной Калифорнии; 5) нижняя часть бассейна р. Колумбии; 6) средняя часть бассейна р. Колумбии; 7) р. Снейк; 8) р. Кламат; 9) р. Сакраменто. Популяции внутри каждой региональной группы также генетически различаются (Utter et al., 1989).

Аналогичная картина выявляется при анализе минисателлитной ДНК, оценивающим дивергенцию по числу рестрикционных фрагментов и частоте их аллельных вариантов. Различия имеют место, во-первых, между северной и южной группами популяций на территории от р. Юкон до р. Фрейзер. Во-вторых, по тем же характеристикам хорошо различаются популяции отдельных районов внутри северной и южной групп. В южной группе это популяции бассейна р. Фрейзер, юга материкового побережья Британской Колумбии, восточного и западного побережий о-ва Ванкувер; в северной группе – популяции северной материковой части Британской Колумбии, реки Скина и Юкон (Beacham et al., 1996).

Если обратиться к совокупности популяций чавычи на Аляске, где воспроизводятся природные стада, а антропогенное давление, в частнос-

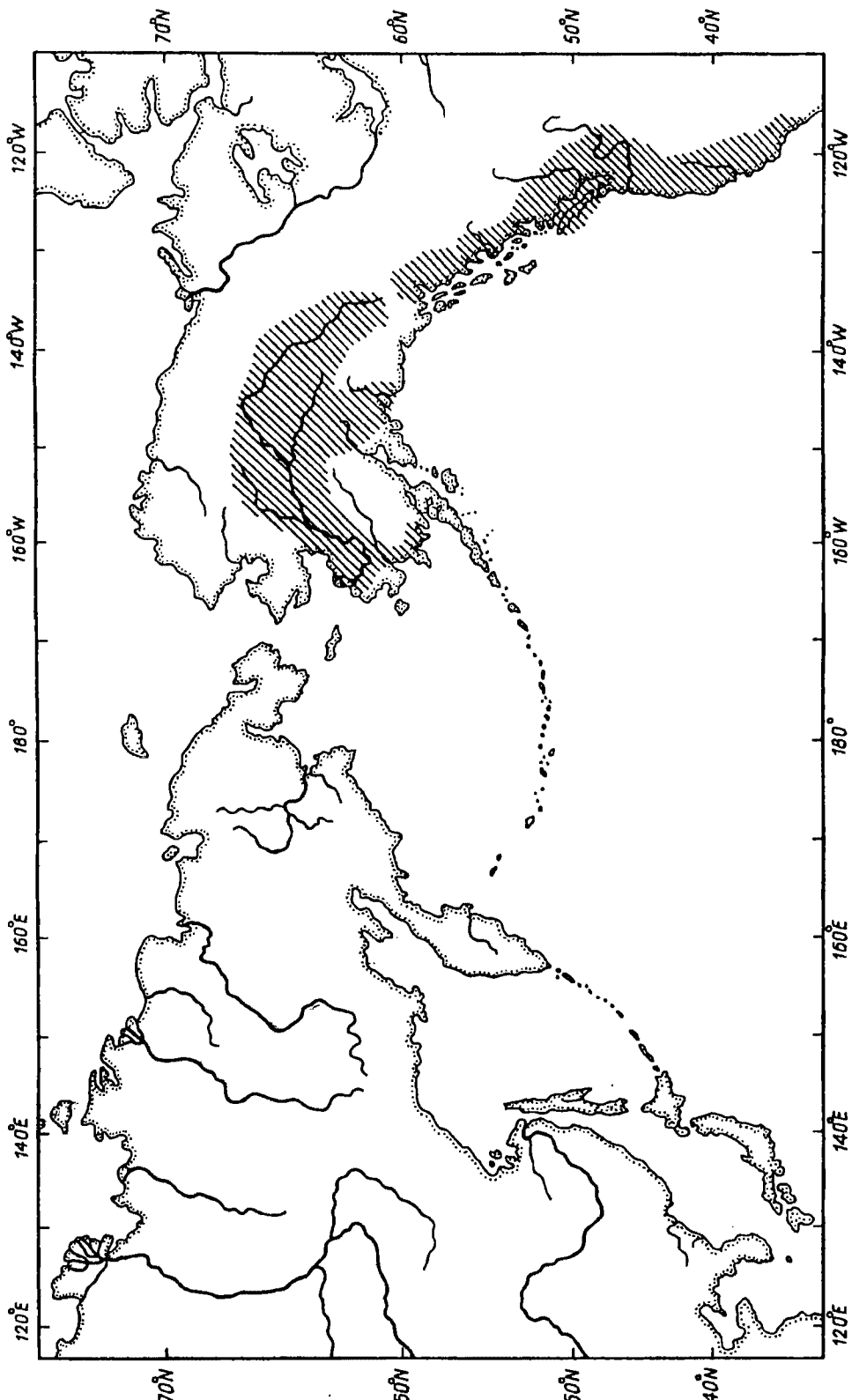


Таблица 5.9. Оценки генетического разнообразия по аллозимным локусам у чавычи
Oncorhynchus tshawytscha

Регион	Число популяций (локальностей)	Число локусов (полиморфные)	H_T	H_S	G_{ST} , %	Источник
Аляска	23	28(13)	0,0347	0,0327	5,90*	Gharrett et al., 1987
Бассейн р. Юкон	17	20(17)	0,0524*	0,0486*	7,36*	Beacham et al., 1989
Бассейн р. Юкон	16	22(21)	0,0963*	0,0911*	5,38	Wilmot et al., 1992
Северная Америка (от Британской Колумбии до Калифорнии)	65	25(25)	0,1161	0,1018	12,30	Utter et al., 1989
Британская Колумбия	7	25(25)	0,1110*	0,1030*	7,42*	Тот же
Калифорния	35	53(22)	0,0431	0,0355	14,36	Bartley, Gall, 1990
Калифорния – Орегон	37	78(47)	0,0620	0,0554	10,60	Bartley et al., 1992a

* Наш расчет по данным авторов.

ти, давление промысла не столь велико по сравнению с более южными регионами, то можно видеть, что величины относительного генного разнообразия между популяционными системами географических районов и между популяциями рек в районах очень сходны. Так, между тремя районами на Аляске величина G_{ST} равна 2,6%, тогда как между речными системами внутри районов – 3,3% (Charrett et al., 1987).

У чавычи выделяют два экологических типа в связи с различиями в пресноводном периоде жизни молоди: океанский тип, молодь которого мигрирует в море через 1–2 месяца жизни в пресной воде, и речной тип, молодь которого живет в пресной воде один-два года (Healey, 1983). Кроме того, во многих нерестовых водоемах у чавычи имеются темпорально изолированные расы – весенняя, летняя и осенняя. Генетическая дивергенция между разными типами молоди в одном водоеме была обнаружена по некоторым аллозимам (Carl, Healey, 1984), однако это пока единичный факт, требующий более подробного исследования. Для анадромных лососей характерна сильная генетическая компонента времени возврата на нерест, маркируемая аллозимными различиями между сезонными расами и внутривидовыми группировками у кеты, нерки, горбуши (Алтухов, 1974; Алтухов и др., 1975а, 1983а; Салменкова и др., 1989; Okazaki, 1982b; Кирпичников, Муске, 1981; см. также: Helle, 1981). У чавычи темпоральная или межрасовая

Рис. 5.10. Локализация генетически исследованных популяций чавычи (штриховка) на ареале (составлено по: Gharrett et al., 1987; Beacham et al., 1989; Utter et al., 1989; Bartley, Gall, 1990; Bartley et al., 1992a; Wilmot et al., 1992)

Таблица 5.10. Оценки генетического разнообразия по аллозимным локусам у кижуча *Oncorhynchus kisutch*

Регион	Число популяций (локальностей)	Число локусов (поллиморфные)	H_T	H_S	G_{ST} (F_{ST}), %	Источник
Штат Вашингтон (США)	12	55(21)	0,0210	0,0190	4,9	Reisenbichler, Phelps, 1987
Британская Колумбия	43	26(15)	—	0,0025*	(8,6)	Wehrhahn, Powell, 1987
Калифорния	27	45(23)	0,0380	0,0320	15,8	Bartley et al., 1992b

* Наш расчет по данным авторов.

генетическая дифференциация невелика: она составляет только 7,3% всей межпопуляционной компоненты генетического разнообразия (Utter et al., 1989). Наблюдаемая, как правило, региональная кластеризация темпоральных компонентов популяций говорит о том, что такие компоненты дивергировали на основе уже сформировавшейся ранее пространственной генетической дифференциации. Вместе с тем нельзя исключить и того, что в отдельных локальностях ранняя и поздняя сезонные расы чавычи могли произойти от разных прапопуляций в ходе послеледникового расселения вида из северного и южного рефугиумов (Adams et al., 1994).

Кижуч. Данные о районах исследования, количестве изученных популяций и их генетических характеристиках представлены в табл. 5.10. Для кижуча, как и для чавычи, пока отсутствует соответствующая информация об азиатских популяциях. Обращает на себя внимание более низкий уровень внутривидовой гетерозиготности кижуча по сравнению с другими видами тихоокеанских лососей, что отмечалось уже давно (Utter et al., 1973). Особенно низкая аллозимная гетерозиготность найдена в популяциях южной части Британской Колумбии (Wehrhahn, Powell, 1987). Этот факт объясняется тем, что, во-первых, в оценку гетерозиготности не включались наиболее полиморфные у кижуча локусы трансферрина и эстераз. Во-вторых, на территории Британской Колумбии, покрытой льдом в период последнего, Висконсинского, оледенения, популяции кижуча в процессе послеледникового расселения, вероятно, испытали особенно сильные сокращения численности, подвергаясь эффектам "горлышка бутылки", что могло привести к сокращению генетической изменчивости (Wehrhahn, Powell, 1987).

Величина межпопуляционной компоненты генного разнообразия G_{ST} в разных районах у кижуча довольно существенна и превышает соответствующие величины у кеты и горбуши, но соизмерима с оценками этого параметра у нерки и чавычи (табл. 5.15). Исследователи отмечают, что большой вклад во внутри- и межпопуляционную компоненты генного разнообразия вносит высокополиморфный локус трансферрина *TFN**, что было показано ранее Аттером с сотрудниками (Utter et al.,

1970). Интересно, что существенная межпопуляционная генетическая дифференциация кижуча сохраняется, несмотря на очень интенсивные межречные трансплантации, осуществлявшиеся во многих районах, особенно в Калифорнии, в целях искусственного воспроизводства и восстановления популяций (Bartley et al., 1992b). В частности, сохраняется клина с севера на юг, наблюдавшаяся Аттером и др. для частот аллеля *TFN*103*. Для отдельных генотипов *TFN** кижуча была показана устойчивость к бактериальному заболеванию почек (Suzumoto et al., 1977; Winter et al., 1980); носители разных генотипов *TFN** отличаются также скоростью роста и выживания (McIntyre, Johnson, 1977). Все эти факты указывают на селективное преимущество определенных трансферриновых генотипов (Bartley et al., 1992b), и, следовательно, генетическая структура природных популяций кижуча по локусу *TFN** могла формироваться под давлением отбора, скорее всего, разнобразящего. В изменчивость селективно нейтральных локусов вклад случайного дрейфа генов более значителен, поскольку у кижуча преобладают небольшие популяции (см. гл. 2, табл. 2.4). Межпопуляционный обмен генами, видимо, весьма ограничен, что убедительно иллюстрируется фактом резко выраженных генетических различий между стадами двух соседних калифорнийских рек: в одной из них кижуч оказался мономорфным, а в другой высокополиморфным по исследованным аллозимным локусам (Bartley et al., 1992b). Оценки потока генов по данным о частотах аллелей составляют 5–6 особей на поколение в пределах речных систем (Wehrhahn, Powell, 1987).

Первые исследования с использованием анализа минисателлитной ДНК показали малую эффективность этого метода для выявления у кижуча межрегиональной дифференциации и в то же время высокую эффективность для идентификации отдельных стад внутри региона (Miller et al., 1996).

Атлантический лосось. К настоящему времени с использованием белковых локусов исследована генетическая структура более чем 120 популяций лосося по всему ареалу – на территории Севера России, скандинавских стран, Британских островов, в Исландии, Франции, Испании, на атлантическом побережье Северной Америки (Ståhl, 1987; Elo, 1993; Казаков, Титов, 1995).

Величина общего и внутривидового генного разнообразия (табл. 5.11) у атлантического лосося, особенно у пресноводной формы, несколько меньше аналогичных величин, свойственных большинству видов тихоокеанских лососей. Высокополиморфных локусов у *S. salar* относительно немного. По данным Стула (Ståhl, 1987), доля полиморфных локусов составляет 23% общего числа (38) исследованных, причем несколько генов обладают лишь очень редкими аллелями в единичных популяциях. Наиболее полиморфны локусы *AAT-3**, *MEP-2**, *IDDH-1**.

Общая величина межпопуляционного генного разнообразия в регионах в среднем составляет 11,4%. На межрегиональный уровень, с учетом только природных популяций, на всем ареале приходится 28,4% изменчивости (Ståhl, 1987).

Таблица 5.11. Оценки генетического разнообразия по аллозимным локусам у атлантического лосося *Salmo salar*

Регион	Число популяций (локальностей)	Число локусов (полиморфные)	H_T	H_S	G_{ST} , %	Источник
Бассейны Балтийского моря, Восточной и Западной Атлантики (природные популяции, в среднем)	29	38(9)	0,029	0,027	6,4	Stähl, 1987
Финляндия (популяции морских бассейнов, в среднем)	20	25(6)	0,049*	0,044*	11,2	Koljonen, 1989
Финляндия (реки с притоками)	27	36(8)	0,038	0,035	6,4	Elo et al., 1994
Россия (бассейны Белого и Баренцева морей, природные популяции)	9	30(6)	0,078*	0,070*	10,0*	Казаков, Титов, 1992, 1995
Ньюфаундленд анадромные популяции	12	21(9)	0,0655*	0,063*	3,9*	Verspoor, 1994
пресноводные популяции	12	21(9)	0,0775*	0,054*	30,3*	Тот же

*Наш расчет по данным авторов.

Наиболее значительно различаются на макрогеографической шкале североамериканские и европейские комплексы популяций, а в европейском комплексе – северо-атлантическая и балтийская группы (рис. 5.11). В каждом из этих регионов наблюдается значительная генетическая дифференциация между группами популяций, принадлежащих отдельным гидрографическим бассейнам, между популяциями отдельных рек, между субпопуляциями, населяющими систему притоков одной реки (Stähl, 1987; Ryman, 1983; Verspoor, 1994; Elo et al., 1994; Казаков, Титов, 1995).

Используя массив данных по аллозимным аллелям для атлантического лосося Северо-Восточной Европы (территории бывшего СССР), включающей популяции разных морских бассейнов, озерных бассейнов и рек (Казаков, Титов, 1992), сопоставим величины генного разнообразия на разных уровнях иерархии (табл. 5.12). Оценки генного разнообразия между комплексами популяций разных морских бассейнов (10%) и между речными популяциями в пределах морского бассейна (7,8%) близки. Как и на обобщенном материале по популяциям всего ареала (Stähl, 1987), наибольшая генетическая дивергенция наблюдает-

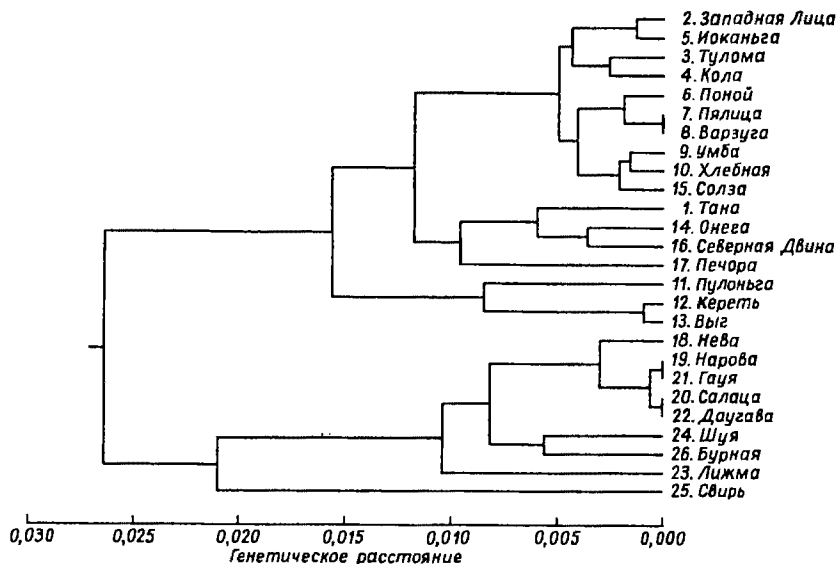


Рис. 5.11. Дендрограмма популяций атлантического лосося из северо-восточной части ареала, построенная на основе генетических расстояний по частотам аллелей 30 белковых локусов (из: Казаков, Титов, 1995)

ся между региональными подразделениями вида в разных морских бассейнах.

Европейский и американский комплексы популяций хорошо различаются частотами аллелей локусов *TFN**, *MDH-3**, *mMEP-2** (Verspoor, 1986, 1994; Blanco et al., 1992; Ståhl, 1987; Казаков, Титов, 1992, 1995), набором и частотами гаплотипов мтДНК (Bermingham et al., 1991), а также почти фиксированными и уникальными аллелями микросателлитных локусов ДНК (McConnell et al., 1995; Taggart et al., 1995b).

Мы уже говорили, что в европейском комплексе популяций балтийские стада можно надежно отличить по характерному спектру аллельных частот, особенно по локусам *MEP-2** и *IDDH-1** (Ståhl, 1987; Koljonen, 1989; Казаков, Титов, 1992, 1995). Популяции же бассейнов Баренцева и Белого морей выделяются полиморфизмом локуса *ESTD**, мономорфного не только во всех других районах, но и в популяциях рек Печоры, Северной Двины и Онеги, что сближает их с балтийскими популяциями (Семенова, Слынько, 1988; Казаков, Титов, 1995).

Среди популяций более западных районов Европы также отмечается генетическая дивергенция по аллельным частотам аллозимных локусов, а в последнее время и по микросателлитным локусам ДНК (Davidson et al., 1989a; Blanco et al., 1992; Moran et al., 1994; Sanchez et al., 1996).

Пресноводные популяции лосося из озер на территории Европы, подобно анадромным, также генетически разделяются на балтийский и восточно-атлантический кластеры в соответствии с принадлежностью мест их обитания к тем или иным морским бассейнам (Ståhl, 1987; Казаков, Титов, 1992, 1995). Степень генетической дифференциации

Таблица 5.12. Распределение генетического разнообразия в совокупности популяций *S. salar* северо-восточной Европы (наш расчет по данным: Казаков, Титов, 1992, об аллельных частотах локусов *sAAT-3**, *IDDH-1**, *IDHP-3**, *mMEP-2**, *ESTD*, *PEX-2**)

Уровень разнообразия	Абсолютное разнообразие	Относительное разнообразие, %
Общее, H_T	0,3722	100
Внутри речных популяций	0,3059	82,2
Между морскими бассейнами (Белого, Баренцева, Балтийского морей)		10,0
Между речными популяциями в пределах морского бассейна		7,8
между районами в пределах морского бассейна		5,2
между речными популяциями, внутри районов		2,6

среди изолированных пресноводных популяций гораздо выше, чем среди анадромных популяций того же района (Verspoor, 1994; табл. 5.11). Симпатрическое обитание пресноводной и анадромной форм не помешало существенной генетической дивергенции между ними по аллозимным и мтДНК-маркерам (Vuorinen, Berg, 1989; Birt et al., 1991). Эти наблюдения говорят об их репродуктивной изоляции, хотя в экспериментальных условиях не выявлено каких-либо этологических ограничений для их скрещивания и получена вполне жизнеспособная икра (Hutchings, Myers, 1985). Предполагается, что в природе репродуктивная изоляция этих форм поддерживается отбором на предпочтение различных мест и времени нереста и ассортативностью скрещиваний (Birt, et al., 1991). Общий характер региональной дифференциации пресноводного и анадромного лосося свидетельствует о полифилетическом происхождении пресноводных популяций (Stahl, 1987; Behnke, 1972; Казаков, 1993, Verspoor, 1994).

Характер зависимости между генетическими и географическими расстояниями в совокупности всех исследованных по ареалу популяций *S. salar* показывает, что эти параметры не связаны у популяций, принадлежащих одному бассейну или находящихся в одном географическом районе (Elo, 1993). Причиной этого может быть или структура миграций, или наличие селективного давления на исследованные аллозимные локусы, по которым определялось генетическое расстояние. Действительно, селективная значимость постулируется для одного из локусов – *mMEP-2**, аллельные частоты которого в популяциях оказались скоррелированными с географической широтой и температурными характеристиками нерестовых водоемов (Verspoor, Jordan, 1989; Verspoor et al., 1991), а генотипы отличались скоростью роста на стадиях пестрятки и смолта (Jordan, Youngson, 1991) и скоростью созревания (Jordan et al., 1990). Есть сведения о селективной нагруженности у атлантического лосося локусов трансферрина и трипсина (Verspoor, 1986; Torrissen et al., 1993). Не исключается действие отбора и по некоторым другим аллозимным генам, например, по *PGM-1** (Verspoor, 1994; Pollard et al., 1994).

Характер генетической дифференциации у атлантического лосося позволяет предполагать, что наиболее древней в эволюции вида была дивергенция между европейской и северо-американской группировками, а в дальнейшем каждая из них формировалась самостоятельно (Казаков и Титов, 1995). Тем не менее не исключено, что миграция и вселение лосося европейского происхождения в отдельные реки северо-американского побережья имели место. Такое предположение, выдвинутое Бенке (Behnke, 1980) в отношении колонизации атлантическим лососем о-ва Ньюфаундленд, находит подтверждение (хотя и не бесспорное) в генетических данных по аллозимам (Verspoor, 1994) и по мтДНК (Bermingham et al., 1991).

Практически весь современный ареал атлантического лосося был покрыт льдом в период последнего оледенения, окончившегося 10–15 тыс. лет назад (Ståhl, 1987; Казаков, 1993; Behnke, 1972). Освободившиеся ото льда водоемы вновь заселялись из популяций, которые сохранились в отдельных рефугиумах в Западной и Восточной Атлантике. Геологическая история Балтийского моря, представлявшего собой в период последнего оледенения ледниковое озеро, обусловила изоляцию вселившегося в него лосося от остальной Восточной Атлантики на протяжении почти 9 тыс. лет (Ståhl, 1987). За время столь длительной изоляции (≈ 2000 поколений) у балтийского лосося сложилась своя генетическая структура, отличающаяся от структуры остальных восточно-атлантических популяций. Генетическая дивергенция между современными популяциями *S. salar*, сформировавшаяся в послеледниковое время внутри регионов, определялась источником заселения, эффектами основателя и последующим взаимодействием дрейфа, ограниченной в силу жесткого хоминга миграции генов и селективными процессами по некоторым локусам.

Кумжа. Кумжа представляет собой детально исследованный в популяционно-генетическом плане вид лососей. Уровни общей гетерозиготности, внутри- и межпопуляционного генного разнообразия представлены в табл. 5.13.

А. Фергюсон (Ferguson, 1989) обобщил известные к концу 80-х годов данные о внутривидовой изменчивости кумжи. Наблюдаемая гетерозиготность популяций колеблется по ареалу от 0 до 0,122 (в среднем 0,047), а доля полиморфных локусов от 0 до 0,398 (в среднем 0,160).

Если величины общего генного разнообразия H_T вполне соизмеримы у кумжи и у других видов лососей, то величина региональной межпопуляционной компоненты генного разнообразия G_{ST} у нее значительно выше, достигая в группах популяций из водоемов Франции и Испании 53–64% (Krieg, Guyomard, 1985; Presa et al., 1994; Garcia-Marin et al., 1991). В целом же на атлантической части ареала кумжи межпопуляционное генное разнообразие составляет 60% (Ferguson, 1989).

Особенно значительна генетическая дифференциация между совокупностями популяций северных и южных районов на территории бывшего СССР (Осинов, 1984), Северо-атлантического и Средиземно-

Таблица 5.13. Оценки генетического разнообразия по аллозимным локусам у кумжи *Salmo trutta*

Регион	Число популяций (локальностей)	Число локусов	H_T	H_S	G_{ST} , %	Источник
Бассейн Белого моря	3	25	0,097*	0,092*	5,1*	Осинов, 1984
Швеция	38	35	0,040	0,025	36,7	Ryman, 1983
Франция, природные популяции	12	46	0,012	0,050	55,0	Krieg, Guyomard, 1985
Франция в целом	25	47	0,130	–	53,0	Presa et al. 1994
Атлантический бассейн	19	47	–	0,066	38,0	Тот же
Средиземноморский бассейн	6	47	–	0,021	50,0	"
Испания, природные популяции	24	25	0,085	0,031	64,0	Garcia-Marin, Pla, 1996
Испания (Астурия)	18	9	–	–	21,5	Moran et al., 1995

*Наш расчет по данным автора.

морского бассейнов на территории Западной Европы (Krieg, Guyomard, 1985; Presa et al., 1994; Estoup et al., 1993).

В северных популяциях показатель G_{ST} в целом ниже, чем в южных (табл. 5.13). Этот факт объясняется тем, что в южных регионах обитают популяции кумжи, гидрографически связанные с разными морскими бассейнами – северо-атлантическим и средиземноморским. Действительно, иерархический анализ показывает, что существенная часть межпопуляционной компоненты генного разнообразия обусловлена дифференциацией между совокупностями популяций, относящихся к этим основным морским бассейнам (табл. 5.14). Как видно из приведенных оценок G_{ST} , дифференциация популяций внутри "бассейновых" группировок выше, чем между самими группировками. Наиболее велика межпопуляционная изменчивость в этих районах по локусам *СК-2**, *GPI-2**, *MEP-1** и *-3**, а среди популяций северо-атлантического бассейна – по *PEP-LT**, *LDH-5** (*LDH-C**), *GPI-2**, *LDH-1**.

Еще более рельефной оказывается у кумжи генетическая дивергенция на микрогеографической шкале, т.е. между субпопуляциями, населяющими притоки одной реки, бассейн небольшого озера или залива (Ryman et al., 1979; Ryman, 1981, 1983; Ferguson, Mason, 1981; Ferguson, 1989; Махров и др., неопубл. данные). Генетическое своеобразие субпопуляций кумжи наблюдается и в отсутствие каких-либо изолирующих физических барьеров и нередко сопровождается хорошо

Таблица 5.14. Подразделение компоненты межпопуляционного генного разнообразия G_{ST} (%) в совокупностях природных популяций кумжи *Salmo trutta* Франции и Испании (из: Presa et al., 1994; Garcia-Marin, Pla, 1996)

Уровень разнообразия	Франция	Испания	Уровень разнообразия	Франция	Испания
Между морскими бассейнами	21,0	13,0	Между реками в пределах бассейнов	32,0	39,0

выраженной морфологической и экологической дифференциацией. Можно поэтому говорить о высокой степени хоминга у кумжи, обеспечивающего репродуктивную изоляцию субпопуляций.

В распределении аллелей отдельных локусов по ареалу кумжи наблюдаются определенные закономерности, отражающие, как полагают, историю происхождения современных популяций в ходе послеледникового заселения Северной Европы, начавшегося 10–15 тыс. лет назад (Ferguson, 1989). Предполагается, что картина географического распространения аллелей локуса *LDH-5** (*100 и *90) в определенной степени обусловлена историей этого заселения. Так, среди популяций кумжи, связанных с бассейнами Средиземного, Черного и Каспийского морей, в локусе *LDH-5* фиксирован аллель *100, тогда как в популяциях бассейнов Балтийского и Белого морей встречаются оба аллеля *100 и *90 (Осинов, 1984, 1988, 1990; Ferguson, 1989; Karakousis, Triantaphyllidis, 1990; Krieg, Guyomard, 1985; Garcia-Marin, Pla, 1996). Существует гипотеза, что Северная Европа заселялась двумя "расами" кумжи. Первая, по-видимому, более древняя, обладавшая аллелем *100, могла распространяться из рефугиума, находившегося в бассейне Бискайского залива. Вторая, более молодая раса, обладавшая аллелем *LDH-5*90*, могла расселяться из рефугиума(ов) в районе Балтийского или Белого морей и вытеснять в той или иной мере "древнюю" расу (Ferguson, Fleming, 1983; Hamilton et al., 1989). Таким образом, присутствие аллеля *90 в популяциях кумжи трактуется как указание на их, возможно, более позднее происхождение. Кроме того, не исключается, что аллель *90 имеет определенные селективные преимущества в ряде северных популяций (Henry, Ferguson, 1985; Ferguson, 1989; Зелинский, Груздев, 1992; Махров и др., 1994).

Недавние исследования мтДНК в различных популяциях кумжи, в том числе и в тех, которые отличаются аллельным составом локуса *LDH-5**, позволяют уточнить историю их формирования. Распределение гаплотипов дает основание предполагать, что в некоторых районах послеледниковое расселение кумжи могло быть более сложным, чем представляется по распределению аллелей локуса *LDH-5** (McVeigh et al., 1995; Hynes et al., 1996; Hansen, Loeschcke, 1996).

Кумжа, как мы уже отмечали в начале данного раздела, – один из наиболее изученных и изучаемых в популяционно-генетическом плане видов рыб, на котором отрабатывается применение новейших моле-

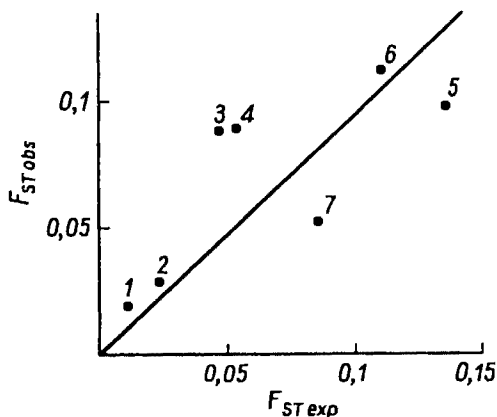


Рис. 5.12. Корреляция наблюдаемого (F_{ST_obs}) и ожидаемого (F_{ST_exp}) уровней пространственной генетической дифференциации у семи видов лососей

1 – *Oncorhynchus gorbuscha*; 2 – *O. keta*; 3 – *O. nerka*; 4 – *O. ishawytscha*; 5 – *O. kisutch*; 6 – *Salmo salar*; 7 – *S. trutta*. $y = 0,001 + 0,943x$; $r = 0,766$; $P < 0,05$. (По данным таблиц 2.1, 2.5, 5.15; для *S. trutta* использованы также данные: Jorde, Ryman, 1996)

кулярных методов анализа изменчивости (Ferguson et al., 1995). Именно для групп популяций кумжи из разных участков ареала, изучавшихся по аллозимным генам, получены также оценки межпопуляционной генетической изменчивости (F_{ST} , G_{ST}) на основе полиморфизма фрагментов мтДНК и минисателлитных локусов. Сравнение показывает, что оценки F_{ST} по аллозимным и минисателлитным локусам весьма сходны, но могут оказаться как сходными, так и отличающимися от оценок F_{ST} по мтДНК (с учетом гаплоидности митохондриального генома, для которого ожидаемые величины F_{ST} вдвое выше, чем для ядерного генома) (Ferguson et al., 1995; Laikre et al., 1995; Hansen, Loeschcke, 1996).

Интересно, что оценки F_{ST} , полученные для популяций кумжи по отдельным минисателлитным локусам (а минисателлиты считаются селективно-нейтральными участками генома), довольно близки между собой, как и должно быть для нейтральных маркеров (Ferguson et al. 1995). Следовательно, и усредненные по многим аллозимным генам величины F_{ST} , будучи сходными с соответствующими величинами по минисателлитам, также могут рассматриваться как оценки, отражающие уровень селективно-нейтральной дифференциации. Однако величины F_{ST} , полученные по отдельным аллозимным генам, в отличие от оценок по минисателлитам, варьируют гораздо сильнее, что, очевидно, служит указанием на разнообразие селективной значимости этих генов.

В какой мере оценки межпопуляционного генного разнообразия, полученные по совокупности аллозимных локусов, соответствуют величине селективно-нейтральной дивергенции популяций, обусловленной лишь случайным микроэволюционным фактором – дрейфом генов, можно проверить, сопоставив соответствующие показатели, наблюдаемые и ожидаемые из демографических характеристик популяций. Результаты подобного сопоставления для различных видов животных и человека мы уже приводили в гл. 4 (см. рис. 4.8), продемонстрировав вполне удовлетворительное соответствие между ожидаемыми и фактически найденными (по аллозимам) величинами локальной генетической дифференциации. Здесь такое же сопоставление проделано для

Таблица 5.15. Усредненные по регионам величины общего генного разнообразия H_T и его межпопуляционной компоненты G_{ST} у различных видов лососей (по данным таблиц 5.1, 5.4, 5.5, 5.9, 5.10, 5.11, 5.13)

Вид	H_T	G_{ST} , %
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	0,1044	1,80 – в пределах одной линии поколений 2,10 – общее для двух линий поколений
<i>O. keta</i>	0,0669	2,79
<i>O. nerka</i>	0,0426	8,80
<i>O. tshawytscha</i>	0,0737	9,05
<i>O. kisutch</i>	0,0295	9,77
<i>Salmo salar</i>	0,0562	11,37
<i>S. trutta</i>	0,0928	40,40

семи видов лососей с привлечением последней информации для уточнения оценок $F_{ST_{obs}}$ и $F_{ST_{exp}}$ (рис. 5.12). Соответствие между этими оценками, как видим, также достаточно убедительно.

Из табл. 5.15 видно, что среди исследованных нами видов общий уровень гетерозиготности варьирует примерно в 3 раза, тогда как межпопуляционная компонента изменчивости отличается между видами более чем на порядок. Представленные виды можно ранжировать по степени пространственной генетической дифференциации в следующий ряд: горбуша < кета < нерка < чавыча < кижуч < атлантический лосось < кумжа. Возникает вопрос: с чем связана эта видовая специфика и какими эволюционными силами она определяется?

Чтобы ответить на этот вопрос, в последующем изложении мы обобщим рассмотренный материал и попытаемся вычленить роль различных микроэволюционных факторов, ответственных за процессы, протекающие в генофондах изученных видов.

5.2. РОЛЬ СЛУЧАЙНЫХ И СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ ЭВОЛЮЦИИ В ПРОЦЕССАХ ВНУТРИВИДОВОЙ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ

Прежде всего необходимо напомнить то, что уже говорилось в предыдущей главе о подходе, позволяющем оценить вклад во внутривидовую генетическую дифференциацию селективно-нейтральной и адаптивной изменчивости, оцениваемых через сопоставление эмпирических значений $G_{ST}(F_{ST})$ с ожидаемыми для нейтральной эволюции, рассчитанными через параметр структуры $N_e m$ (раздел 4.3).

Мы уже видели, что величины G_{ST} для различных локусов сильно варьируют, неодинаковы они и для одних и тех же локусов в разных регионах. Если исходить из того, что средние величины $G_{ST}(F_{ST})$, полученные по совокупности различных генов, соответствуют уровню генетической дифференциации при селективно-нейтральном процессе, то,

как уже говорилось, гены с малыми величинами F_{ST} , скорее всего, испытывают действие стабилизирующего отбора, а с высокими F_{ST} — действие разнообразящего отбора. В табл. 5.2 приведены величины G_{ST} для отдельных генов в группах популяций кеты из разных регионов. Часть генов, характеризующихся величинами G_{ST} в пределах доверительных интервалов средних значений для всей совокупности локусов, являются, очевидно, наиболее близкими к селективно-нейтральным, тогда как гены с величинами G_{ST} , меньшими доверительных интервалов, относятся к испытывающим давление стабилизирующего отбора. Видно, что адаптивный статус гена варьирует по ареалу, т.е. в группе популяций одного района данный ген может подвергаться стабилизирующему отбору, а среди популяций другого района быть селективно-нейтральным или эволюировать под давлением дизруптивного (разнообразящего) отбора. Известно, что по селективно-нейтральным генам среди географически и исторически связанных популяций должны обнаруживаться эффекты изоляции расстоянием, т.е. увеличение степени генетических различий популяций с увеличением географического расстояния между ними. Такого рода эффекты Слаткин (Slatkin, 1993) предложил выявлять с помощью корреляции попарных межпопуляционных величин $N_e m$, получаемых из попарных же величин F_{ST} , с соответствующими им географическими расстояниями (используя оба параметра в логарифмической форме). При воздействии на локусы стабилизирующего отбора эффект изоляции расстоянием должен отсутствовать. Мы проанализировали таким образом зависимости между параметром $N_e m$, рассчитанным по различным группам локусов, и географическими расстояниями для пар более или менее линейно связанных популяций у ряда видов.

Для популяций горбуши из рек на побережье Восточной Камчатки, исследованных по 12 локусам (Varnavskaya, Beacham, 1992), такой анализ не выявляет изоляции расстоянием (рис. 5.13, В). Этот факт, очевидно, свидетельствует, что в выборке исследованных генов преобладали те, которые подвержены действию стабилизирующего отбора, подтверждая таким образом наши данные о наличии такого отбора по ряду аллозимных локусов у горбуши (Алтухов, 1983а, 1989а; Алтухов и др., 1987). Однако среди популяций горбуши на североамериканском побережье (юг Канады, данные: Shaklee et al., 1991) изоляция расстоянием прослеживается, если параметр $N_e m$ рассчитывается по всей совокупности 20 исследованных локусов (рис. 5.13, А) или по той же выборке локусов, которые анализировались в указанной выше работе на Восточной Камчатке (рис. 5.13, Г). В то же время изоляция расстоянием отсутствует при использовании в расчете $N_e m$ той группы генов, для которых были найдены минимальные величины F_{ST} (рис. 5.13, Б). Таким образом, эти данные позволяют считать, что стабилизирующий отбор действительно играет определяющую роль в пространственной изменчивости ряда аллозимных локусов при том, что их селективный ранг варьирует в разных частях ареала.

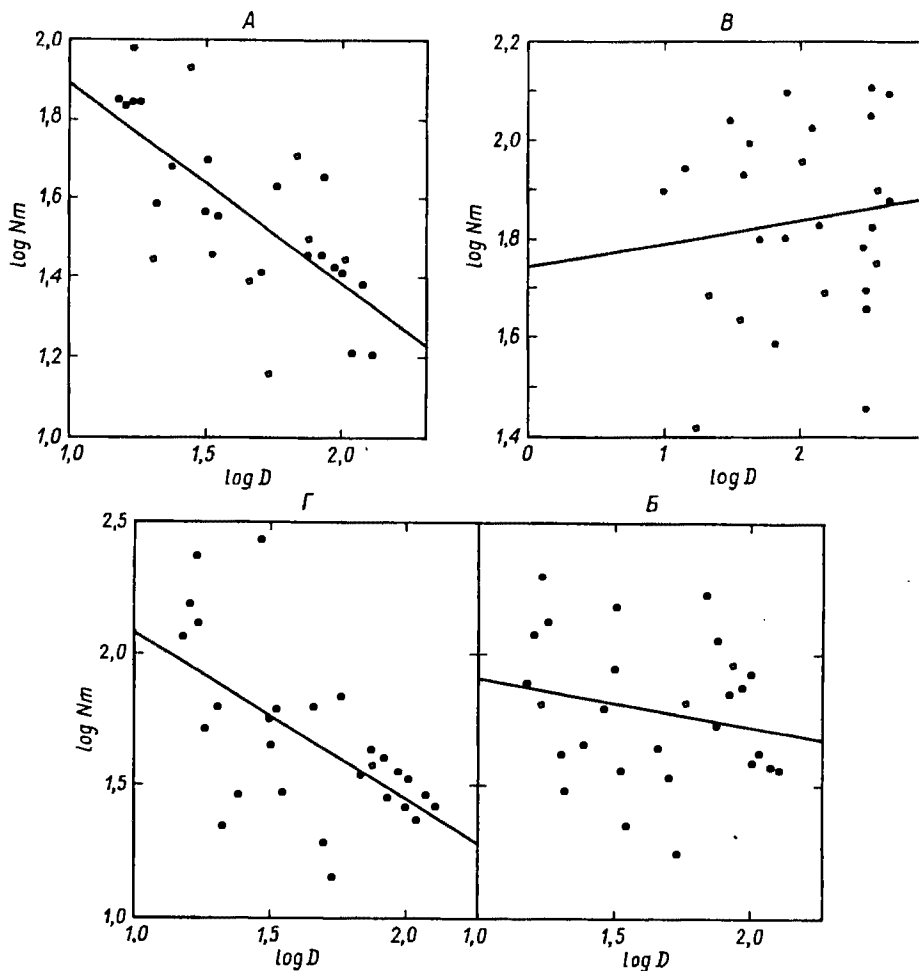


Рис. 5.13. Изоляция расстоянием между популяциями горбуши
 А – 8 популяций горбуши Британской Колумбии (для расчетов использованы данные Shackle, 1991).

Об изоляции расстоянием свидетельствует значимая корреляция между логарифмами попарных межпопуляционных величин Nm , вычисляемых на основе попарных оценок F_{ST} по совокупности 20 локусов, и логарифмами попарных географических межпопуляционных расстояний D (по: Slatkin, 1993); $y = 2,40 - 0,51x$, $r^2 = 0,51$. Б – зависимость между $\log D$ и $\log Nm$ для тех же популяций горбуши, что и на рис. А, но расчет Nm сделан по 4 локусам с минимальными значениями F_{ST} ; корреляция незначима, $y = 2,08 - 0,18x$, $r^2 = 0,043$. В – аналогичная зависимость для 8 популяций горбуши Восточной Камчатки, исследованных по 12 аллозимным локусам (для расчетов использованы данные Vamavskaya, Beacham, 1992); корреляция незначима, $y = 1,75 + 0,05x$, $r^2 = 0,128$. Г – зависимость между $\log D$ и $\log Nm$ для тех же популяций горбуши, что и на рис. А, но расчет Nm сделан по тем же 12 локусам, по которым исследовалась горбуша Восточной Камчатки (В); корреляция значима, $y = 2,55 - 0,60x$, $r^2 = 0,391$

Такого же рода анализ для группы популяций чавычи из притоков р. Юкон показывает высокодостоверную корреляцию между логарифмами попарных географических расстояний и величинами $N_e m$, найденными из значений F_{ST} , усредненных по 16 локусам (рис. 5.14, А). Если для оценки параметра $N_e m$ использовать только группу локусов

с минимальными значениями F_{ST} (находящимися вне доверительных интервалов среднелокусной оценки F_{ST}), то корреляция отсутствует, т.е. эффекты изоляции расстоянием не обнаруживаются (рис. 5.14, Б). Поскольку миграция между популяциями одинаково влияет на все локусы, то отсутствие изоляции расстоянием лишь для части локусов свидетельствует об их подверженности стабилизирующему отбору. Следовательно, и этот пример подтверждает роль стабилизирующего (балансирующего) отбора в формировании пространственной картины изменчивости по аллозимным генам.

В следующем параграфе мы рассмотрим, насколько такая трактовка применима для объяснения наблюдаемого на значительных участках ареала единообразия или слабой дифференциации аллельных частот ряда генов у горбуши. Здесь мы остановимся на так называемой "фило-географической составляющей" (по определению Avise et al., 1987) в пространственной генетической дифференциации, общей для разных видов тихоокеанских лососей. Этого вопроса, но в связи с атлантическими лососями, мы уже касались в соответствующих разделах.

Напомним, что для всех видов лососей (как, впрочем, и для других групп организмов), характерен региональный тип пространственной генетической изменчивости, особенно ярко выраженный у атлантических лососей. Крупномасштабная генетическая дифференциация у всех видов лососей в значительной степени обусловлена историей происхождения современных популяций, непосредственным образом связанной с ледниковым периодом (McPhail, Lindsey, 1970). В период последнего плейстоценового оледенения значительные участки ареалов тихоокеанских и атлантических лососей были покрыты льдами. Лишь немногочисленные популяции выжили в свободных ото льда рефугиумах. Вследствие изоляции у обитателей различных рефугиумов в ходе адаптивной и нейтральной эволюции формировались свои генетические особенности, шел процесс внутривидовой генетической дивергенции. После отступления ледника 10–15 тыс. лет тому назад сохранившиеся популяции вселялись в подходившие им экологические ниши. При этом вновь возникавшие популяции могли создаваться вселенцами из одного или нескольких различных источников-рефугиумов.

На Северо-Американском континенте во времена последнего (Висконсинского) плейстоценового оледенения основные рефугиумы, где сохранились популяции лососей, примыкали к ледниковому щиту на севере и на юге. Северный, или Берингский, рефугиум располагался на Аляске, занимая большую часть бассейна р. Юкон, на территории Берингова пролива и северной части Берингова моря, бывших в то время суши из-за регрессии уровня моря [так называемый Берингский мост, связывавший Азиатский и Северо-Американский континенты (Hopkins, 1967; Flint, 1971; Kontrimavichus, 1973)]. Южный рефугиум, или Каскадия, как уже отмечалось, находился в нижней части бассейна р. Колумбии (McPhail, Lindsey, 1970).

Предполагается также, что между основными – северным и юж-

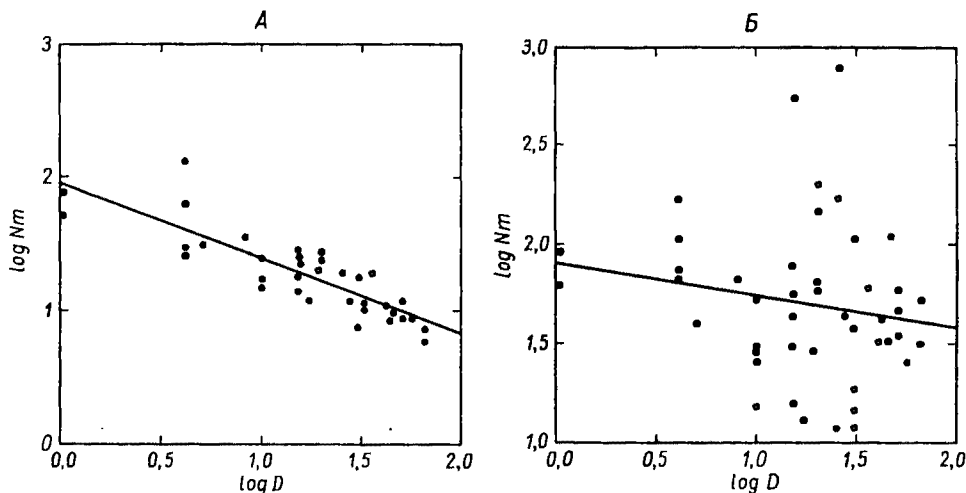


Рис. 5.14. Связь между $\log D$ и $\log Nm$ для 10 популяций чавычи, нерестящихся в притоках р. Юкон (расчет по данным: Wilmot et al., 1992)

А – для расчета Nm использованы 16 аллозимных локусов; корреляция значима, $y = 1,97 - 0,57x$, $r^2 = 0,729$; Б – аналогичная зависимость, но расчет Nm сделан по 4 локусам с минимальными значениями F_{ST} ; корреляция незначима, $y = 1,90 - 0,16x$, $r^2 = 0,032$ (подробнее см. текст и подпись к рис. 5.13)

ным – могли существовать дополнительные небольшие рефугиумы. Все они были изолированы друг от друга ледниковым щитом.

На северо-востоке России рефугиумы располагались в районе Анадырского залива и бассейна Анадыря, на некоторых небольших участках северного побережья Охотского моря, а ледник занимал почти весь п-ов Камчатку и большую часть материкового побережья Охотского моря. Сахалин, Итуруп, бассейн р. Амур и более южные районы последнему плейстоценовому оледенению не подвергались. Таким образом, на азиатской стороне рефугиумами могли служить район Анадыря, отдельные участки на территории Охотского побережья и районы к югу от п-ова Камчатка. У таких крупных рек, как Юкон и Амур, на протяжении плейстоцена происходили изменения стоков из-за смены фаз регрессии и трансгрессии моря, тогда как реки Анадырской низменности своих стоков сильно не изменяли (Линдберг, 1972; Беспалый, Глушкова, 1987; Черешнев, 1995).

Послеледниковое расселение лососей из рефугиумов послужило основой пространственной генетической дифференциации. Следы этого расселения маркируются генетическими особенностями популяций, начиная с географии отдельных аллозимных генов, например, аллелей локуса *ESTD** в североамериканских популяциях кеты (рис. 5.5, Б), локуса *LDH-B2** у нерки (Withler, 1985) или аллелей локуса *LDH-5** у кумжи и кончая мини- и микросателлитными локусами ДНК у различных видов (см. раздел 5.1).

Почти у всех видов тихоокеанских лососей – кеты, нерки, чавычи, отчасти горбуши – по совокупности аллозимных локусов и по ДНК-

маркерам наблюдается дифференциация между северным и южным комплексами североамериканских популяций. Определенное сходство обнаруживается между популяциями Аляски и северо-востока России, тогда как популяции, нерестящиеся в реках к югу от Британской Колумбии, или популяции (кеты) рек Японии от них обособлены (Varnavskaya, Beacham, 1992; Wood et al., 1994; Taylor et al., 1994; Bickham et al., 1993; Winans et al., 1994).

Характер пространственной генетической дифференциации вполне соответствует биогеографической гипотезе (McPhail, Lindsey, 1970, 1986; Lindsey, McPhail, 1986), согласно которой теперешние популяции Юкона, Анадыря и п-ова Камчатки произошли из общего Берингского рефугиума, а популяции более южных районов колонизовались вселенцами из южных рефугиумов.

Хотя большинство дальневосточных популяций кеты исследовано по относительно небольшому числу генных маркеров, однако и в этом случае удастся вскрыть большее сходство между отдаленными, но более древними популяциями, чем между древними и более молодыми популяциями из соседних районов (Салменкова и др., 1992). Именно с этим, как будет показано далее, оказываются связанными искажения региональной кластеризации популяций на основе генетических расстояний.

Анализ дендрограмм популяций кеты Дальнего Востока и Северо-Востока России (по собственным данным и данным Викторовского и др., 1986; Бачевской, 1990) показывает, что в основном прослеживается соответствие генетических и географических расстояний между стадами, но наблюдается и несколько исключений (рис. 5.3). Во-первых, кета рек Анадыря и Пенжины оказывается в одном кластере с далекими от нее сахалинскими популяциями. Во-вторых, популяции северного побережья Охотского моря кластеризуются с популяциями Восточной Камчатки, а не Западной, к которым они географически ближе. В-третьих, совершенно уникальны популяции кеты Юго-Западного Сахалина, не имеющие аналога среди других исследованных стад.

Попытаемся более детально проанализировать обнаруженное несоответствие географических и генетических расстояний между изученными популяциями с привлечением данных об истории формирования их ареала и на основе принципа популяционных систем.

Согласно этому принципу, суммарное генетическое разнообразие ныне живущих популяций соответствует некоему предковому генофонду, который можно реконструировать через усреднение частот генов по всем исследованным современным популяциям. Степень близости существующих ныне популяций к "прапопуляции", реконструированной таким образом, оценивали с помощью генетических расстояний Неи (Nei, 1975). Для большей выразительности результаты анализа представлены в графической форме в виде "полигонов", характеризующих обобщенный генетический облик прапопуляции и ряда современных популяций кеты (рис. 5.15).

Используя палеогеографические данные, известные для Сибири и Дальнего Востока (Баранова, Бискэ, 1964; Худяков и др., 1972;

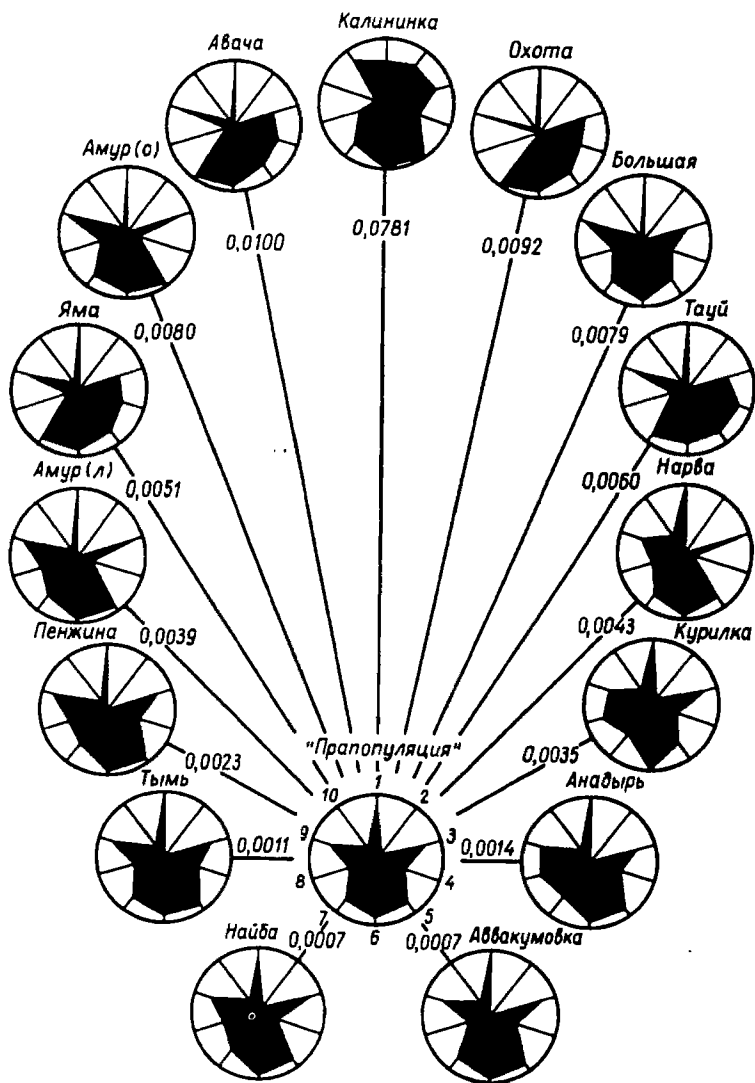


Рис. 5.15. Генетический облик реконструированной "прапопуляции" и ряда современных популяций кеты, размножающихся в азиатской части ареала

На радиусах отложены частоты следующих аллелей: 1, 2 – *sMDH-B1,2**, (100) и (75); 3, 4 – *sAAT-1,2**, (100) и (118); 5 – *LDH-A1**, (100); 6 – *PGDH**, (100); 7, 8 – *mMEP-2**, (100) и (124); 9, 10 – *ESTD**, (100) и (82). Интервал значений частот аллелей (от центра круга): 0,5–1 на радиусах 1, 3, 5, 6, 7; 0–0,5 на радиусах 2, 4, 8; 0–1 на радиусах 9, 10. На линиях, соединяющих исследуемые популяции с "прапопуляцией", – оценки генетических расстояний, по Ней (Nei, 1975)

Александров, 1973; Мелекесцев и др., 1974; Глушкова, 1984; Беспалый, Глушкова, 1987), можно показать, что как особенности ныне наблюдаемой межпопуляционной генетической дифференциации, так и отличие каждого из изученных стад от прапопуляции в основном согласуются с историей позднелейстоценовых оледенений. Как уже говорилось выше, в это время они были ясно выражены на Камчатке, побережье Охотского моря и отсутствовали в значительной части

бассейнов Анадыря и Пенжины. Воздействию ледников практически не были подвержены Амур, реки Сахалина, Приморья и Итурупа.

В полном согласии с этими данными, несомненно, более древние популяции соответствующих регионов оказываются генетически наиболее близки к реконструированной нами прапопуляции, тогда как более молодые стада Камчатки и северного побережья Охотского моря отстоят от нее существенно дальше. Полученный результат может быть интерпретирован как следствие сохранения протогенофонда в свободных от ледника рефугиумах, существовавших в конце четвертичного периода и населенных столь же крупными структурированными популяциями, как и современные. Такой анализ позволяет понять, почему искажается рассчитанное по известной формуле Неи¹ время дивергенции для группы популяций, наиболее близких к предковому генофонду или по отношению друг к другу. Эти популяции, как следует из палеогеографических данных, являются эволюционно более древними, но в полном противоречии с этим фактом расчет времени их независимого существования дает оценку всего лишь от 1300 до 6000 лет. Что касается генетического сходства между ныне живущими, географически далекими популяциями (в частности кета Анадыря и Пенжины, с одной стороны, и кета, Восточного Сахалина, с другой), то такое сходство может носить либо случайный характер из-за небольшой выборки изученных генов, либо отражать сходство адаптаций по этим генам, что, например, характерно для кеты Анадыря, попавшей в кластер *осенненерестующих популяций*. Любопытно, однако, что 80–90% анадырской кеты, которую по срокам нерестовой миграции и нереста относят к *летней расе* (Куликова, 1972; Смирнов, 1975), размножается на нерестилищах, питаемых грунтовыми водами (Путивкин, 1989), т.е. *типичных для осенней расы*, воспроизводящейся в реках Приморья, Сахалина и Курил.

Подобный подход можно применить и к осмыслению еще одного искажения – кажущейся древности популяций кеты Юго-Западного Сахалина, отделившихся от протогенофонда, согласно соответствующей оценке, 150 тыс. лет назад. Обращаясь к палеогеографическому материалу, можно заметить, что небольшие реки, где размножаются эти популяции, судя по схемам развития береговой линии Сахалина (Александров, 1973), претерпевали серьезные изменения своих размеров. Поэтому нельзя исключать недавнее происхождение существующих в них популяций кеты, связанное с принципом основателя или воздействием мощного селективного фактора. Роль принципа основателя представляется более вероятной, так как необычные для данного региона аллельные частоты отмечаются по нескольким локусам (*EST-D**, *MDH-B1,2**) (Салменкова и др., 1986, 1992), а также по специфическим гаплотипам такого нейтрального маркера, как мтДНК (Гинатулина, Машкин, 1990; Ginatulina, 1992).

¹ Связывающей время дивергенции (t) и генетическое расстояние (D) соотношением $t = 5 \times 10^6 D$ (Nei, 1987).

Между тем для ряда популяций реконструкция времени их дивергенции дает весьма правдоподобные оценки, согласно которым заселение кетой ряда камчатских и охотоморских рек могло произойти примерно 14–18 тыс. лет тому назад, что неплохо соответствует истории развития четвертичных оледенений Камчатки и северного побережья Охотского моря (Мелекесцев и др., 1974; Глушкова, 1984). Выполненный анализ следует рассматривать лишь как первое приближение к генетической реконструкции естественной истории популяций изучаемого нами вида. Чтобы такие реконструкции стали более завершенными, необходимы дальнейшие исследования как на путях детальной расшифровки популяционной структуры и прежде всего таких важнейших ее параметров, как эффективная величина популяции N_e и коэффициент генных миграций m , так и увеличения числа используемых в геногеографическом анализе аллозимных и ДНК-маркеров.

5.3. СХОДСТВО ЧАСТОТ АЛЛОЗИМНЫХ ГЕНОВ В ПРОСТРАНСТВЕННО РАЗОБЩЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ КАК СЛЕДСТВИЕ СТАБИЛИЗИРУЮЩЕГО ОТБОРА: ПРИМЕР С ГОРБУШЕЙ

В первом разделе этой главы мы уже обращали внимание на слабую генетическую дифференциацию горбуши из пространственно разобщенных локальностей в пределах поколений как четных, так и нечетных лет. Региональные значения F_{ST} (G_{ST}) у горбуши составляют всего 0,01–0,03, будучи в 2–5 раз ниже, чем у других видов рода *Oncorhynchus*.

Этот факт вкупе с некорректной трактовкой данных по мечению (когда выловленные в море меченые рыбы учитываются как свидетельство межпопуляционного обмена особями) стали основанием для гипотезы о значительных периодических межрегиональных миграциях горбуши (Глубоковский, Животовский, 1986, 1989). Было предложено рассматривать вид горбуши как систему "флуктуирующих стад", в которой границы, число и объем популяций подвержены периодическим изменениям, обусловленным флуктуациями интенсивности обмена особями между ними в связи с изменениями миграционных барьеров. При такой ситуации горбуша, как утверждается, не может иметь устойчивой популяционной структуры (Глубоковский, Животовский, 1986).

Пространственное сходство частот аллелей в рамках этих представлений объясняется взаимодействием процессов дифференцирующего по ареалу отбора и миграции, в значительной мере стирающей его эффекты (Животовский и др., 1987, 1989; Глубоковский и др., 1989).

Однако единообразие аллельных частот может быть не только следствием потока генов, но и результатом стабилизирующего (балансирующего) отбора, незначительно различающегося по интенсивности в разных локальностях (Алтухов, 1983а, 1989а; Алтухов и др., 1983, 1987). Его наличие уже было показано при сравнении генотипических

распределений, аллельных частот и уровней гетерозиготности по 5 несцепленным полиморфным ферментным локусам у молоди и половозрелых рыб в заводских и природных популяциях на Сахалине (см. гл. 4).

О факторах такого отбора в природе пока ничего не известно, но главное состоит в том, что, несмотря на значительное сходство или даже единообразие частот генов в пределах поколения в отдельных участках видового ареала, межрегиональная генетическая дифференциация в ряде случаев прослеживается достаточно легко (раздел 5.1). Степень различия (или сродства) варьирует в пространстве и, следовательно, при неизменности своего вектора отбор может различаться по интенсивности, приводя к множеству равновесных точек, локализованных в окрестностях одной и той же вершины адаптивного ландшафта, характерного для той или иной линии поколений.

Возникает, однако, вопрос: как объяснить устойчивые генетические различия по тем же самым локусам между поколениями горбуши четных и нечетных лет?

Не отвергая возможности столь же значительных различий в среде обитания этих двух генетически изолированных линий (например, плотностно-зависимый отбор – см.: Глубоковский, Животовский, 1989; Алтухов и др., 1987), мы все же считаем более вероятным влияние генного дрейфа в период изначальной дифференциации поколений ("принцип основателя"). Оказавшиеся свойственными исходным популяциям генетические различия сохранились в дальнейшем в репродуктивно изолированных линиях поколений четных и нечетных лет, благодаря их системной организации (баланс между дрейфом и миграцией генов).

Очевидно, ключевым пунктом в решении вопроса о вкладе различных микроэволюционных факторов в пространственную генетическую дифференциацию горбуши (как и любого другого вида) является оценка таких демографических параметров, как эффективная величина популяции и коэффициент генных миграций.

Наши оценки этих параметров были приведены в главе 2 (раздел 2.5). Несмотря на их приблизительный характер, при $N_e = 660$ особей и m порядка 0,032, ожидаемый для селективно-нейтрального процесса уровень локальной генетической дифференциации $F_{ST_e} = 0,012$ существенно не отличается от $F_{ST_0} = 0,018$, эмпирически найденного по совокупности многих полиморфных генов (см. также рис. 4.8, 5.12).

Как уже говорилось выше, когда выборка изученных локусов оказывается достаточно представительной, селективная нейтральность генетического процесса (в среднем на локус) устанавливается у горбуши и через выявление эффектов изоляции расстоянием для групп популяций, линейно связанных в географическом пространстве (рис. 5.13, А). Преобладание в выборке сверхдоминантных генов (с минимальными значениями F_{ST}) совершенно маскирует соответствующий эффект. Например, для тех же популяций горбуши, что и на рис. 5.13, А, при расчете величин F_{ST} по 4 локусам с минимальной дисперсией частот,

корреляция величин $\log N_m$ и $\log D$ незначима (рис. 5.13, В), т.е. эффекты изоляции расстоянием не обнаруживаются.

Предположению о крупных миграционных потоках противоречат такие факты и наблюдения как: 1) хорошо выраженная морфологическая и экологическая дифференциация многих изученных популяций (Горшков, 1988; Гриценко, 1981, 1990; Beacham, 1985; Beacham et al., 1988; Ефанов, 1989; Иванков, 1986; Иванков и др., 1996); 2) устойчивые отличия в динамике биологических и генетических характеристик (на протяжении ряда поколений) искусственно поддерживаемой и природной популяций, размножающихся в соседних реках (Алтухов и др., 1989а); 3) отличия географически близких речных популяций по паразитарной метке (Омельченко, Вялова, 1990); 4) демонстрация строгого хоминга у горбуши в экспериментах с генетическим мечением (Lane et al., 1990); 5) критический анализ данных по мечению, использованных авторами гипотезы "флуктуирующих стад", который показал, что оценки стрейнга горбуши сильно завышены (Омельченко, Вялова, 1990); в среднем по ряду данных величина стрейнга у горбуши соизмерима с аналогичной величиной для других видов лососей (Кляшторин, 1989; Altukhov, Salmenkova, 1994; табл. 2.1), к тому же эффективная миграция генов составляет лишь долю от интенсивности физической миграции особей; 6) наличие значимой генетической дифференциации между региональными популяциями, о чем уже говорилось, а в ряде случаев и между близкими речными популяциями (см. 5.1.).

Последние исследования авторов гипотезы "флуктуирующих стад" по моделированию динамики численности и генетической структуры популяций горбуши показывают, что даже слабый миграционный поток (от десятых долей до нескольких процентов) обеспечивает существующий невысокий уровень генетической дифференциации и смену доминирования численности в смежных поколениях (Животовский и др., 1996; Zhivotovsky et al., 1994). Если действительно миграция у горбуши столь невелика, то становится совершенно неоправданным постулат о происходящих из года в год изменениях границ, числа и объемов ее локальных стад.

Таким образом, нет никаких оснований рассматривать локальные стада горбуши как внеисторические и внепространственные формирования, недоступные дискриминации и прогнозированию, как это делают авторы гипотезы "флуктуирующих стад" (Животовский, Глубоковский, 1986, 1989). Такой взгляд не только научно ошибочен, но и опасен для практики, он не должен приниматься в расчет в лососевом хозяйстве, ибо противоречит исторически оправдавшимся подходам к прогнозированию промысла и деятельности рыбоводных заводов, бесспорно, способствовавших заметному увеличению численности ряда нерестовых стад горбуши (Хоревин, 1986; McKean, 1991).

Необходимо сказать также несколько слов о самой идее "флуктуирующего стада". *Более чем столетний мировой опыт изучения экологии, демографии, морфологии и генетики рыб ясно свидетельствует, что в природе нет нефлуктуирующих стад*, однако любая популяция

имеет свой исторически сложившийся биологический оптимум, определяемый ее предшествующей эволюцией и теперешним положением в экосистеме. Применительно к численности границы такого оптимума задаются ее минимальным и максимальным уровнями, устойчивые оценки которых могут быть получены только через усреднение результатов многолетних систематических наблюдений. Без знания зоны устойчивости системы ее рациональное хозяйственное использование (промысел, воспроизводство) крайне затруднено. К сожалению, систематические исследования такого рода, с широким охватом многих нерестовых популяций горбуши, по крайней мере у нас, отсутствуют, и в этом направлении необходимы тщательно спланированные исследования, опирающиеся на фундаментальные принципы концепции популяционных систем. Ведь любая популяционная система лососевых рыб, как это следует из предыдущей главы, не что иное, как *флуктуирующее стадо*. Его важнейшее свойство – *генетическая устойчивость в поколениях* – задается именно изменчивостью (флуктуациями) компонентов (субпопуляций разного уровня сложности), слагающих структуру системы.

Если игнорировать соответствующие факты и обобщения, то и в самом деле можно прийти к ошибочным выводам о соотносительном вкладе отбора, миграции и случайного дрейфа генов в пространственную дифференциацию вида. Еще более ярким, чем случай с горбушей, примером такого рода может служить дискуссия между селекционистами и нейтралистами о возможном числе сверхдоминантных генов и связанной с ним интерпретации единообразия аллельных частот аллозимных локусов, нередко наблюдаемого на громадных видовых ареалах. Можно привести много таких примеров, ситуация с горбушей лишь один из них.

Дело в том, что если опираться на оценки величин популяций (сотни тысяч и даже миллионы особей), даваемые в работах представителей как неоклассической, так и балансовой школ, то, как мы видели, объем сегрегационного груза и в самом деле оказывается непомерно велик даже при весьма незначительных коэффициентах отбора (см. раздел 1.5). Но таких гигантских *нативных* популяций в природе нет; в силу подразделенности они представлены множеством субпопуляций весьма ограниченного эффективного и общего объема. Эти популяции в ходе истории могут вымирать, снова восстанавливаться за счет реколонизации, испытывать сильные колебания численности в репродуктивный период. В этих условиях даже для вида в целом генетически эффективная численность (суммарная) оказывается намного ниже, чем это следует из прямых оценок (Macyuama, Kimura, 1980).

Вместе с тем представляется проблематичным подход, в котором при оценке уровней гетерозиготности берется в расчет общая численность вида, как правило, без учета его подразделенности на репродуктивно изолированные субпопуляции. Такой подход, по-видимому, возможен, если темп миграционного обмена генами между отдельными подразделениями вида заведомо выше темпа спонтанного мутационного

процесса. Но если эти величины становятся соизмеримыми (см., например: Larson et al., 1984), то оценки гетерозиготности или эффективного числа аллелей, ожидаемые в допущении их селективной нейтральности, должны делаться с учетом численности реальных изолированных популяций, а не вида как целого. В таких случаях, по-видимому, весьма нередких в природе, проблема сегрегационного груза уже не может стоять столь остро. Правда, в рамках дискуссии между "селекционистами" и "нейтралистами" отсутствие пространственной дифференциации нередко объясняют миграцией, и при этом считается, что достаточно буквально одного мигранта на поколение, чтобы стереть генетические различия на субпопуляционном уровне. Отсюда делается следующий логический шаг и утверждается, что коль скоро миграция столь эффективна, пространственные различия в генных частотах между отдельными выборками – это лишь отражение *гетерогенности среды* на ареале громадных панмиктических популяций. Следует, однако, указать, что такой вывод справедлив только для модели популяционной структуры Морана (Moran, 1959, 1973), в которой интенсивность обмена генами растет пропорционально числу субпопуляций. В природных популяционных системах картина иная: на одно-двумерном ареале как в случае "островной", так и "лестничной" структуры генных миграций их интенсивность или не зависит от числа субпопуляций, или находится в обратной к нему зависимости. Разумеется, гетерогенность среды отрицать нельзя, но нельзя также забывать и о том, что в природе взаимодействуют не случайные механические скопления особей, а реальные субпопуляционные единицы, характеризующиеся целостностью поведения и морфофизиологических свойств (см. гл. 2). Это следует и из результатов наших собственных исследований лососевых стад и из других работ, в которых биологии популяций уделяется должное внимание (Лебедев, 1967; Petras, 1967; Selander, 1970; Шилов, 1977; Яблоков, 1987).

Если опереться на эти данные, то можно показать, что у широкого круга организмов – от беспозвоночных до человека – оценки N_e (или величины "соседства") укладываются в интервал от 10 до 10^4 особей с резко выраженной левосторонней асимметрией распределения и модой в промежутке 10–200 особей (Алтухов, 1989,а; см. также: Lande, 1979). Даже при заведомо преувеличивающем допущении, что N_e составляет 75% репродуктивной численности популяции и примерно 30–40% общей численности, объем популяции, которым следует оперировать в формуле (23) (см. раздел 1.5) для определения сегрегационного груза (по крайней мере у многих видов), должен измеряться не десятками или сотнями тысяч особей, а значительно меньшей величиной. Ясно, что в таком случае сегрегационный груз резко сокращается, а число полиморфных локусов, поддерживаемых за счет селективного преимущества гетерозигот, значительно возрастает.

Результаты соответствующих определений величины $e^{\bar{L}}$ на основе реалистических оценок N и коэффициентов отбора в пользу гетерозигот для различного числа двухаллельных локусов, эффекты которых на

Таблица 5.16. Эксцесс плодовитости $e\bar{L}$ в зависимости от размера популяций, числа сверхдоминантных локусов и коэффициентов отбора против гомозигот

Число сверхдоминантных локусов	Размер популяций, число особей							
	100	200	500	1000	5000	10 000	50 000	100 000
$s_1 = s_2 = 0,05; \hat{p}^* = 0,5$								
100	1,97	2,10	2,27	2,37	2,65	2,77	3,04	3,16
500	4,56	5,23	6,17	6,92	8,84	9,74	12,03	13,11
1000	8,56	10,38	13,11	15,43	21,81	25,02	33,73	39,07
5000	121,71	187,41	315,61	454,58	984,79	1339,23	2610,90	3422,47
$s_1 = 0,01; s_2 = 0,09; \hat{p} = 0,1$								
100	1,28	1,30	1,34	1,36	1,42	1,44	1,49	1,51
500	1,73	1,81	1,92	2,01	2,19	2,27	2,45	2,52
1000	2,17	2,32	2,52	2,68	3,03	3,19	3,55	3,71
5000	5,63	6,58	7,94	9,05	11,96	13,35	16,98	18,72
$s_1 = s_2 = 0,1; \hat{p} = 0,5$								
100	3,89	4,39	5,09	5,64	7,02	7,66	9,25	9,99
500	20,84	27,38	38,07	48,95	78,19	94,97	144,87	171,81
1000	73,31	107,86	171,91	238,25	475,70	626,24	1137,81	1449,47
5000	14812	35124	99611	206640	969821	1793529	6816819	11713309
$s_1 = 0,01; s_2 = 0,19; \hat{p} = 0,05$								
100	1,29	1,32	1,36	1,39	1,45	1,47	1,53	1,55
500	1,78	1,87	2,00	2,09	2,29	2,37	2,57	2,66
1000	2,26	2,43	2,66	2,83	3,23	3,40	3,81	3,99
5000	6,20	7,30	8,90	10,23	13,72	15,42	19,88	22,03

* $\hat{p}$ – равновесная частота одного из аллелей.

приспособленность предполагаются мультипликативными, представлены в табл. 5.16. Оценки сделаны также для равновесных частот аллелей в предположении "симметричного" ($p = 0,5$) и "асимметричного" ($p \neq 0,5$) отбора (Алтухов, Дуброва, 1981). Мы видим, что при такой постановке задачи, ставшей возможной благодаря опыту многолетних полевых исследований, эксцесс плодовитости для наиболее приспособленной особи оказывается вполне биологически "осмысленным", и, следовательно, гипотеза о важной роли сверхдоминирования как механизма поддержания биохимической наследственной изменчивости популяций не может быть отвергнута. Это соображение становится еще более обоснованным, если учесть, что объем сегрегационного груза существенно уменьшается при асимметрии давления отбора, т.е. при равновесных частотах, значимо отличающихся от 0,5 (табл. 5.16).

Итак, совокупность рассмотренных материалов позволяет нам с достаточным основанием утверждать, что единообразие (или сходство) частот генов на ареалах *нативных* популяций следует относить также

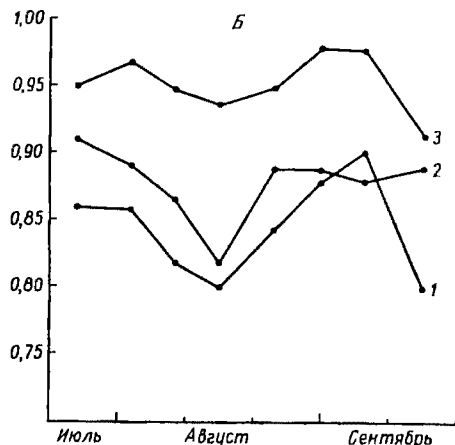
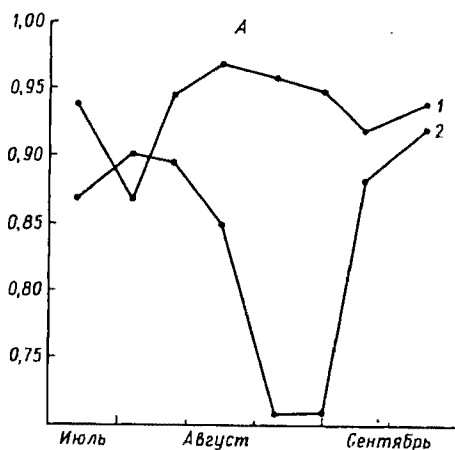
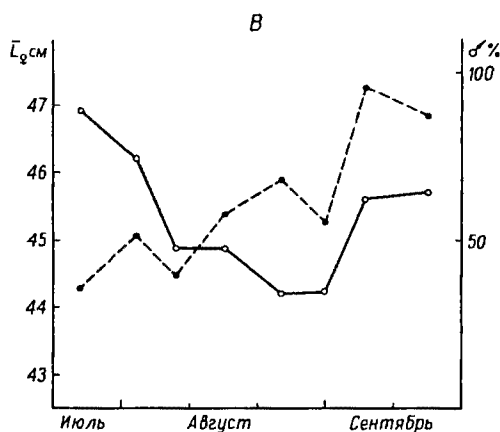


Рис. 5.16. Динамика частот аллелей ряда локусов (А, Б), доли самцов и длины тела самок (В, пунктирная и сплошная линии соответственно) в выборках горбуши в процессе ее нерестовой миграции в р. Бахура (Сахалин) в 1985 г.

А: 1 — *PGM-2** (тест на гетерогенность, $\chi^2 = 11,3$; $P > 0,4$); 2 — *PGDH** ($\chi^2 = 63,5$; $P < 0,001$); Б: 1 — *MDH-B1,2* ($\chi^2 = 10,05$; $P > 0,7$); 2 — *mMEP-2** ($\chi^2 = 4,4$; $P > 0,7$); 3 — *G3PDH** ($\chi^2 = 6,04$; $P > 0,5$); В — выборочные доли самцов гетерогенны, $\chi^2 = 50,0$; $df = 7$; $P < 0,001$. Средние размеры самок достоверно варьируют среди выборок: $F = 4,70$, $df_1 = 165$, $df_2 = 7$, $P < 0,05$



на счет балансирующего отбора, а не только давления генных миграций. Такой отбор, как показано в предыдущей главе, особенно значителен на ранних стадиях онтогенеза.

Селективная элиминация в пользу гетерозигот и приводит к тому, что заведомо репродуктивно изолированные локальные популяции оказываются генетически весьма близкими, почти не показывая пространственной дифференциации. Это можно проиллюстрировать нашими данными, полученными для популяций горбуши Сахалино-Курильского региона.

За ряд лет нами изучены 19 нерестовых стад, оказавшихся довольно близкими по частотам аллелей практически всех исследованных независимых аллозимных локусов; интересно, что генные частоты в них достаточно далеки от 0,5 (табл. 5.17; см. также: Алтухов, 1983; Алтухов, Салменкова, Омельченко и др., 1983). Значительное единообразие частот генов обнаружилось во многих случаях и при сравнении выборок, сделанных в различных, заведомо изолированных популяциях на протяжении всего периода нерестового хода в реки.

Таблица 5.17. Частоты наиболее распространенных аллелей аллозимных локусов в популяциях горбуши поколений нечетных лет Сахалино-Курильского региона

Популяции (реки)	Аллозимные локусы							
	<i>sMDH-B1,2</i> *		<i>G3PDH</i> *		<i>PGDH</i> *		<i>PGM</i> *	
	<i>n</i>	100	<i>n</i>	100	<i>n</i>	100	<i>n</i>	100
Большой Такой	1474	0,9012	1477	0,9722	1378	0,8763	1477	0,9425
Лесная	521	0,9080	520	0,9705	492	0,9000	521	0,9348
Фирсовка	1155	0,9147	1213	0,9701	1034	0,8861	1162	0,9329
Поронай с притоками	1358	0,9246	1329	0,9663	779	0,9025	1381	0,9375
Дудинка	196	0,9209	186	0,9680	197	0,9035	200	0,9400
Бахура	447	0,8909	447	0,9575	439	0,8773	449	0,9178
Лютюга с притоками	329	0,9360	329	0,9507	267	0,9104	329	0,9477
Покосная	285	0,8932	296	0,9633	258	0,8801	295	0,9238
Черная	277	0,9133	274	0,9524	164	0,9061	277	0,9518
Алика	80	0,8750	80	0,9500	79	0,8671	80	0,9063
Курилка с притоками	1276	0,9317	1275	0,9797	1118	0,8785	1277	0,9265
Рейдовая	86	0,9477	86	0,9593	90	0,8555	86	0,9302
Оля	99	0,9394	100	0,9750	84	0,9048	99	0,9798
Новоселовка	297	0,8970	295	0,9540	296	0,9210	297	0,9390

Ясно, что картина изменчивости достаточно демонстративна для того, чтобы воспользоваться лежащим на поверхности выводом о панмиксии как основной причине столь слабо выраженной генетической дифференциации.

Мы, однако, уже показали, что это не так.

Действительно, при расширении набора анализируемых аллозимных генов и увеличении числа изученных популяций из разных участков ареала удалось открыть более нейтральные локусы, по которым пространственная дифференциация оказалась существенно выше (Shaklee et al., 1991; Shaklee, Varnavskaya, 1994; Varnavskaya, Beacham, 1992).

Более того, при исследовании большого числа выборок из отдельной нативной популяции горбуши, сделанных в период нерестовой миграции, нередко удается обнаружить темпоральную изменчивость частот генов одних локусов на фоне отсутствия такой изменчивости в других. Это показано на примере естественной популяции горбуши р. Бахуры, которая была исследована в 1985 г. (рис. 5.16, А, Б; см. также рис. 5.3 в: Алтухов, 1989а). Такая темпоральная генетическая изменчивость, будучи скоррелированной с биологическими характеристиками рыб из отдельных выборок (рис. 5.16, В), ясно указывает, что у горбуши, как и других лососевых видов, наряду с региональным и речным уровнем популяционной иерархии, выявляется и элементарный ее уровень, представленный отдельными нерестовыми субпопуляциями, размножающимися в бассейне той же самой реки.

Аллозимные локусы

<i>mMEP-2*</i>		<i>GPI-A*</i>		<i>PEPD*</i>		<i>PEPB*</i>		<i>FDHG*</i>	
<i>n</i>	100	<i>n</i>	100	<i>n</i>	100	<i>n</i>	100	<i>n</i>	100
1223	0,8936	1585	0,9401	144	0,7570	144	0,9970	144	0,9760
792	0,8580	592	0,9330	200	0,6550	200	0,9850	200	0,9650
1265	0,8890	495	0,9390	—	—	—	—	—	—
673	0,8940	—	—	—	—	—	—	—	—
199	0,8945	—	—	—	—	—	—	—	—
698	0,8730	300	0,9463	20	0,6660	20	0,9800	100	0,9500
176	0,8542	—	—	—	—	—	—	—	—
100	0,8950	—	—	—	—	—	—	—	—
99	0,8990	150	0,9800	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
595	0,8970	500	0,9300	—	—	—	—	—	—
197	0,9110	—	—	—	—	—	—	—	—
100	0,9400	100	0,9350	—	—	—	—	—	—
197	0,8660	199	0,9730	—	—	—	—	—	—

Имеющиеся на сегодняшний день данные о полиморфизме мтДНК в отдельных популяциях горбуши пока не выявляют большей пространственной дифференциации по сравнению с известным ее уровнем по аллозимным генам в Сахалино-Курильском регионе (Полякова и др., 1992; Бруков et al., 1996), но свидетельствуют о значительном разнообразии на межрегиональном уровне. Мини- или микросателлитные маркеры у горбуши, насколько нам известно, еще не использовались в популяционном анализе. В отношении же некоторых видов морских рыб и других животных, у которых пространственная изменчивость по аллозимным генам была очень слабой или вообще отсутствовала, уже появилась информация, демонстрирующая рельефную популяционно-генетическую подразделенность, выявленную с помощью ДНК-маркеров (Karl, Avise, 1992; Crosetti et al., 1994; Pogson et al., 1995).

5.4. ВНУТРИВИДОВАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КАК ПРОЦЕСС С ПАМЯТЬЮ

В предыдущей главе отмечалось, что теоретическая популяционная генетика обычно рассматривает внутривидовую дифференциацию как марковский процесс, в котором эволюция популяции не может быть прогнозируема далее чем на одно поколение, а полиморфизм белков трактуется как переходную фазу молекулярной эволюции (см., например: Кимура, 1985; Левонтин, 1993; гл. 4). Однако рассмотренные в главе 4

и в разделе 5.2 данные противоречат такому взгляду: благодаря системной организации популяция удерживает стабильный уровень общего генного разнообразия, унаследованный от прапопуляции. Это происходит в силу реципрокного баланса микроэволюционных факторов и свидетельствует о том, что мы имеем дело с популяционным суперорганизмом, способным *сохранять генетическое разнообразие как память о предшествующих этапах своего развития* на протяжении десятков, сотен и тысяч поколений (Рычков, 1969, 1973; Алтухов, Рычков, 1970; Алтухов, 1974; Алтухов, Калабушкин, 1975; Алтухов, Победоносцева, 1978, 1979а, б).

Как показано исследованиями нативных популяций человека (Рычков, 1969, 1984; Рычков, Мовсесян, 1972; Rychkov, Sheremet'eva, 1977; Рычков, Ящук, 1986; Рычков и др., 1982; Шереметьева, Рычков, 1978), такая глубина генетической памяти открывает уникальную возможность реконструкции ее *структуры и объема*.

Структура памяти связана с постоянством общего генного разнообразия, благодаря постоянству средних значений генных частот в популяционной системе; их можно восстановить через соответствующее усреднение по всем ныне живущим субпопуляциям. *Объем памяти* определяется ходом накопления межпопуляционного генного разнообразия по мере формирования структуры популяционной системы во времени и в пространстве и поддается анализу с помощью F_{ST} -статистики С. Райта.

Возможность реконструкций первого типа (структура генетической памяти) неоднократно демонстрировалась ранее для популяционных систем различных видов, включая человека (Серебровский, 1935; Рычков, 1969; Рычков, Мовсесян, 1972; Алтухов, Рычков, 1970; Алтухов, Калабушкин, 1975; Алтухов, Победоносцева, 1978; см. также гл. 5 настоящей книги). Что касается реконструкций второго типа (объем памяти), то этот аспект до недавнего времени был развит лишь применительно к человеческим популяциям. Это, конечно же, неслучайно, так как их история исследуется совокупностью различных дисциплин и хорошо датируется фактами, не зависимыми от генетики. Разработанный метод генохронологии исторических событий во всех случаях дает оценки возраста изученных популяций, достоверно соответствующие радиоуглеродной датировке древних археологических стоянок или иным свидетельствам, сохраненным в исторических летописях (Рычков, 1984, 1986).

Более того, в динамике накопления межпопуляционного генного разнообразия обнаруживается не известная ранее закономерность, отражающая равновеликость его объемов на различных этапах формирования популяционной структуры и получившая название "генетической эквидистантности этапов этногенеза" (Рычков, Ящук, 1980, 1985).

При разработке данных о частотах многих генов в системах коренного населения Европы, Северной Азии и Америки одна и та же величина коэффициента генной дифференциации, выраженная в еди-

ниях G_{ST} , оказалась свойственной каждому уровню популяционной иерархии, безотносительно к его исторической древности. Однако это можно было продемонстрировать лишь в том случае, если вычленение региональных долей (G_{STi}) из общей генетической изменчивости системы (G_{STi-r}) проводилось в соответствии с этническими классификациями, независимыми от генетики, но вместе с тем выделяющими реальные уровни общности, складывавшиеся в ходе исторического развития подразделенной популяции (например, лингвистическая классификация, этноконфессиональная и др.; Рычков, Ящук, 1980). Равновеликость величин $F_{ST}(G_{ST})$ на разных уровнях иерархии системы означает существование *предела* в объеме генетического разнообразия, накапливаемого системой в ходе ее развития. С превышением этого уровня начинается новый этап эволюции.

Для других видов подобная организация первичного материала весьма затруднительна из-за отсутствия столь же надежных филетических систем, однако там, где удастся учесть естественно-исторические особенности формирования ареала и выделить соответствующие им уровни древности (=этапы сложения популяционной структуры), результат оказывается сопоставим с полученным для популяций человека (Алтухов, 1995). Такой прием замены исторического времени процесса формирования популяционной системы на математически эквивалентное пространство этого же процесса может быть проиллюстрирован на примере нерки, *Oncorhynchus nerka*, имеющей, как было показано, сложную популяционную структуру (см. рис. 5.9). Данные, приведенные в табл. 5.7, ясно показывают весьма сходную степень локальной генетической дифференциации для трех выделенных нами уровней иерархии.

Такую же закономерность мы уже отмечали и для чавычи *O. tshawytscha* на Аляске, у которой очень сходны оценки межпопуляционной компоненты генного разнообразия на уровнях региональных групп популяций и речных популяций внутри регионов (см. раздел 5.1). У атлантического лосося *S. salar* Северо-Восточной Европы очень близки величины генетической дифференциации между комплексами популяций отдельных морских бассейнов и между популяциями в пределах этих комплексов (табл. 5.12). У кеты северных районов азиатского и американского ареалов наблюдаются очень сходные оценки G_{ST} на уровнях региональных групп популяций и речных популяций внутри регионов (табл. 5.3).

Обращение к литературным источникам позволяет обнаружить ту же закономерность и для других видов, чья пространственная дифференциация была изучена одновременно по многим аллозимным генам. Так, например, у морского окуня *Lates calcalifer*, обитающего в водах Квинсленда (Австралия), значения G_{ST} для разных, выделенных нами, уровней общности весьма близки друг другу: локальности внутри субрегионов – 0,008; субрегионы внутри регионов – 0,012; регионы в пределах Квинсленда – 0,009 (расчет по данным: Shaklee, Salini, 1993).

У муравья *Myrmica rubra* $F_{ST} = 0,205$ между сайтами внутри локальностей и 0,199 – между локальностями (Seppo, Pamilo, 1995). То же обнаруживается для грызуна – луговой собачки *Synomys ludovicianus*, если оценивать дифференциацию субпопуляций ("wards") в пределах двух наиболее изученных популяций ["Capu" и "Port" в обозначениях автора (Chesser, 1983)]: в первом случае $F_{ST} = 0,0554$; во втором – 0,0541. Тожественны F_{ST} -статистики, оцененные из частот гаплотипов ПДРФ-генов ядерной ДНК для атланта-средиземноморской ($F_{ST} = 0,13$) и индо-тихоокеанской ($F_{ST} = 0,13$) совокупностей популяций зеленой черепахи, *Chelonia mydas* (Karl et al., 1992).

Анализ мировой литературы под соответствующим углом зрения убеждает, что число подобных примеров можно увеличить, но, к сожалению, ни в одной из известных публикаций не удастся пока найти такие данные, которые позволили бы построить независимую от генетики, исчерпывающую иерархическую классификацию популяций и выделить реальные, исторически сложившиеся уровни общности. Возможно, вскоре эта проблема привлечет к себе внимание специалистов, и недостающая информация станет появляться в печати.

Вместе с тем необходимо ещё раз подчеркнуть одно важное свойство F_{ST} -статистики С. Райта. Будучи мерой локальной генетической дифференциации и одновременно показателем структурного инбридинга в подразделенной популяции, этот коэффициент несет важный биологический смысл: он отражает соотношение гомо- и гетерозиготных генотипов в популяционной системе и, следовательно, такое же равновесие между инбридингом и аутбридингом, о котором уже говорилось в предыдущей главе книги, применительно к простейшей, элементарной популяции. В целом же на уровне популяционных систем устойчивое соотношение внутри- и межгрупповой компонент генного разнообразия свидетельствует о балансе процессов дифференциации и интеграции видового генофонда. Этот баланс удастся обнаружить лишь в специально спланированных исследованиях природных популяционных систем, еще не разрушенных в полной мере антропогенными воздействиями и воспроизводящих свои генофонды в естественном темпе. В главе 6 мы рассмотрим последствия различных типов нарушений равновесия, вызываемых промыслом и искусственным воспроизводством лососевых стад. Сейчас же необходимо ответить на вопрос: чем объясняется факт равновеликости значений $F_{ST}(G_{ST})$ -статистики на разных уровнях иерархии популяционных систем различных биологических видов, с одной стороны, и человеческих популяций, – с другой. Не является ли это сходство чисто внешним? Или за ним стоит некий универсальный регулирующий механизм?

По крайней мере, при исследовании эволюции популяционной системы коренных жителей Сибири показано, что такой механизм действительно существует, и его роль выполняет миграция генов, уменьшающаяся во времени по мере формирования каждого нового иерархического уровня структуры (Рычков, Ящук, 1980). При этом аргументируется, что рост численности системы сопряжен лишь с умно-

жением числа субпопуляций, тогда как их средняя эффективная численность остается неизменной на протяжении всей истории дифференциации гигантского сибирского изолята. Сопоставление соответствующих F_{ST} -статистик – эмпирической, рассчитанной по совокупности локусов ($F_0 = 0,0810$), и ожидаемой для селективно-нейтрального микроэволюционного процесса ($F_e = 0,0974$) – позволило оценить время достижения системой современного уровня генетического разнообразия, используя модель его экспоненциального роста:

$$\bar{F}_0 = F_e(1 - e^{-t/2N_e}).$$

Это время оказалось равным 19,5 тыс. лет (≈ 780 поколений) (Рычков, Яшук, 1980), что хорошо согласуется с радиоуглеродными датировками и недавней оценкой, основанной на полиморфизме митохондриальной ДНК.

Следовательно, в подразделенных популяциях человека постоянство долей тотальной $F_{ST}(G_{ST})$ на разных уровнях иерархии отражает продолжающийся и сегодня процесс генетической микродифференциации, следующей за пределом, отодвигающимся в ходе исторического развития системы народонаселения (Рычков, Яшук, 1980). Что же касается природных зоологических видов, то они, как предполагается, достигли эколого-генетического равновесия многие тысячелетия назад, и с тех пор, благодаря авторегуляции параметра $N_e m$, поддерживают структуру внутри- и межпопуляционной наследственной изменчивости на оптимальном уровне (Алтухов, 1983а, 1989а), отражающем их максимальную приспособленность к исторически сложившимся условиям естественного воспроизводства. Любопытно, что такая регуляция, по-видимому, имеет место даже у растительных видов, опыляемых насекомыми или птицами. Во всяком случае термин "optimal outcrossing distance", отражающий повышенную приспособленность потомков соответствующих родительских комбинаций у травянистого растения *Ipomopsis aggregata*, уже довольно давно и небезуспешно используется в ботанической литературе (см. детали: Waser, Price, 1989). Можно найти и более прямое доказательство, что и у растений, так же как и у животных, пространственная генетическая дифференциация оказывается практически одинаковой на сопоставимых уровнях естественной иерархии. Так, например, у того же многолетника *Ipomopsis aggregata* на уровне географических рас (=подвидов) значения $N_e m$, оцененные по G_{ST} -статистикам 18 аллозимных локусов, оказываются весьма близкими, если не тождественными: *I.a. aggregata* – 2,62; *I.a. formosissima* – 2,46; *I.a. attenuata* – 2,44 и т.д. (при среднем для 8 подвидов – 2,49) (Wolf, Solitis, 1992).

Наше допущение о том, что, в отличие от *Homo sapiens*, генетические процессы в нативных природных популяциях протекают по стационарному типу, находят подкрепление еще в одном факте: генохронологические датировки через параметры субпопуляционной структуры у природных видов не удаются. Оцениваемое из приведенной

выше формулы время существования популяции оказывается заведомо короче фактического. Так, для подразделенной популяции тихоокеанского лосося нерки в одном из камчатских озер оно составило ≈ 200 поколений или около 900–1000 лет. Между тем, это озеро как водоем, практически не отличающийся от современного, сформировалось по меньшей мере 5–7 тыс. лет тому назад и тогда же, по-видимому, было заселено (Алтухов, 1983а). Определяемое в данном случае время, скорее всего, отражает лишь длительность достижения популяционной системой генетического равновесия и одновременно свидетельствует о непродолжительности освоения природными популяциями ныне обитаемого ими пространства. Таким образом, в нашей модели предполагается не только уменьшение интенсивности генных миграций во времени, но и одновременный рост как числа субпопуляций, так и их эффективной численности вплоть до выхода системы на стационарный режим воспроизводства. Мы, однако, не исключаем и такой возможности, что в процессе экспоненциального роста численности природной популяционной системы среднее значение N_e ее локальной субпопуляции, как и у человека, все же остается величиной постоянной. В любом случае завершение формирования иерархических структурных уровней означает дальнейшее существование популяционной системы как бы вне исторического времени. Его оценка, разумеется, весьма приближенная, становится возможной лишь в рамках концепции "молекулярных часов" и теории генетических расстояний, как это было продемонстрировано на примере популяций кеты, размножающихся в российских реках Сибири и Дальнего Востока (раздел 5.2).

Хотя предлагаемая модель нуждается в дополнительной аргументации, она, тем не менее, подчеркивает следующее важное обстоятельство: поскольку коэффициент $F_{ST}(G_{ST})$ для каждого иерархического уровня популяционной структуры есть величина постоянная, ее можно рассматривать как показатель нормы (оптимума), соответствующий протеканию стационарного генетического процесса, а по степени и характеру отклонения региональных генофондов от средневидового оптимума прогнозировать и предотвращать неблагоприятные последствия таких отклонений. Иными словами, при осуществлении программ популяционного мониторинга открывается уникальная возможность "преодолеть" время через пространство, заменив длительные наблюдения за генетической структурой одной и той же группы популяций равномерным охватом видového ареала выборками с учетом его естественной истории.

Возможность реализации такого подхода мы рассмотрим в заключительной главе книги.

ПОСЛЕДСТВИЯ АНТРОПОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ НА ПОПУЛЯЦИИ ЛОСОСЕЙ: ГЕНЕТИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ

Прежде чем обратиться к популяциям лососей, следует напомнить, что за последнее столетие человеческая деятельность привела к исчезновению с лица Земли тысяч видов высших растений и животных. На грани вымирания находятся сотни уникальных пород домашних животных (World Conservation Strategy, 1980). По оценкам известных специалистов, к началу следующего тысячелетия биосфера может утратить до 10–15% составляющих ее видов (Biodiversity, 1988; Соколов, Шатуновский, 1995). Вызванный антропогенным воздействием темп вымирания превышает все, что известно на этот счет из палеонтологической летописи. Предотвратить (точнее, смягчить) разыгрывающуюся на наших глазах экологическую катастрофу возможно лишь на путях коренного пересмотра и решительного изменения всей стратегии взаимодействия человека с природой. Однако, предпринимая соответствующие усилия, надо ясно сознавать, что помимо самоочевидных неблагоприятных воздействий, таких как загрязнение среды и разрушение мест обитания, по крайней мере еще один, не столь явный, фактор ответствен за сокращение биоразнообразия – *нерациональная хозяйственная деятельность, игнорирующая генетическую подразделенность видов и структуру внутривидовой наследственной изменчивости* (Алтухов, 1994, 1995).

Эти обстоятельства негативно отразились и на состоянии запасов лососевых рыб. Так, Казаков (1990) и Андрияшева (1996) пишут, что за послевоенный период регистрируемый улов атлантического лосося в России сократился в 4 раза, промысловое значение практически потеряли реки Финского залива, карельского побережья Белого моря, Онежского и Ладожского озер; уловы беломорской семги упали в 5–6 раз. На грани исчезновения находятся пресноводный лосось, каспийская и черноморская кумжа. Подорваны запасы лосося в водоемах европейских стран, атлантического побережья США и Канады. Многие популяции уже утрачены или близки к полному вымиранию (см., например: Nesthagen, Hansen, 1991; обзоры: Вивер, Столт, 1992; Билак, 1992).

Запасы тихоокеанских лососей тоже сильно сократились, хотя и в несколько меньших масштабах. Об этом свидетельствует падение численности производителей лососевых на нерестилищах Дальнего Востока и других регионов, вплоть до полного исчезновения в отдельных реках (Петренко, 1983, цит. по: Андрияшева, 1996; Nehlson et

al., 1991; Riddell, 1993). Та же тенденция отражается и в цифрах вылова, достигшего, например, на дальневосточном побережье СССР в довоенном 1939 г. 770 тыс. т, но не превысившего за все послевоенные годы 306 тыс. т в рекордном 1949 г. (Чигиринский, 1993).

Отрицательные последствия сопровождают не только промысловую эксплуатацию биологических ресурсов, но и их искусственное воспроизводство, – картина, типичная для рыбного хозяйства (Алтухов, 1995). Поскольку нежелательные явления обнаруживаются лишь в процессе мониторинга внутривидового генетического разнообразия, именно этой проблеме и посвящена настоящая глава.

Следует сразу же подчеркнуть: хотя английское слово "мониторинг" уже давно бытует в мировой генетической литературе, принципы такого рода исследований нельзя признать достаточно разработанными. Это особенно относится к обоснованию *точки отсчета*, необходимой для оценки происходящих изменений и понимания их смысла. Мы определим задачу генетического мониторинга, рассмотрим теоретические подходы к ее решению, приведем примеры мониторинга лососевых популяций, испытывающих антропогенные воздействия. Прогноз неблагоприятных последствий антропогенного давления и практические рекомендации по их предотвращению будут даны в заключительной части главы.

6.1. ЗАДАЧА ГЕНЕТИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА И ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ЕЕ РЕШЕНИЮ

Задача генетического мониторинга – *долговременное слежение за состоянием популяционных генофондов, оценка и прогнозирование их динамики во времени и в пространстве, определение пределов допустимых изменений*. Однако любое прогнозирование осуществимо лишь на основе концепции *нормы – нормального состояния или нормального процесса* (см. 4.3). Только такой подход дает нам необходимую точку отсчета и позволяет понять механизмы негативного влияния человеческой деятельности на популяции, виды и целые экосистемы.

Как хорошо известно из теоретической популяционной генетики (гл. 1), четыре основных процесса, порознь или во взаимодействии определяют эволюцию популяций, вызывая различные их состояния: 1) случайный генетический дрейф; 2) миграция генов; 3) мутации генов; 4) естественный отбор.

Последствия дрейфа – убыль гетерозиготности и как результат – инбридинг (F), нарастающий в поколениях в пропорции $(1/2N_e)^t$, где t – число поколений, прошедшее с момента времени t_0 , когда гетерозиготность оценивалась величиной H_0 : $F_t = 1 - (1 - 1/2N_e)^t$. Соответственно $H_t = H_0(1 - 1/2N_e)^t$ (см. гл. 1).

Из этих простейших формул очевидно, что интенсивность дрейфа, приводящего к убыли генного разнообразия и чаще всего к деградации популяций, обратно пропорциональна величине N_e : чем меньше N_e , тем интенсивнее дрейф, и наоборот. В селекции животных и растений это

обстоятельство крайне важно, и специалисты знают, как надо организовать процесс воспроизводства, чтобы предотвратить отрицательные последствия кровнородственных скрещиваний (Falconer, 1960). Что же касается нативных природных популяций, то, как мы уже видели, эффекты случайного дрейфа генов компенсируются в них процессами *миграции* генов некоторой интенсивности m , т.е. природные популяции, как правило, не являются однородными по своей внутренней структуре, а представляют исторически сложившиеся *системы субпопуляций*, одновременно испытывающих воздействие и случайного дрейфа, и миграции генов, уравнивающих друг друга (гл. 4). Тем самым в норме снимаются отрицательные последствия инбридинга.

Согласно Сьюэллу Райту, такое равновесие для островной модели подразделенной популяции оценивается величиной структурного инбридинга субпопуляции S относительно всей подразделенной популяции $T - F_{ST}$ (гл. 1; формула (30)).

Зная коэффициент локальной генетической дифференциации, оцениваемый из параметров популяционной структуры, ожидаемой в условиях стационарного селективно-нейтрального процесса, можно сравнить эту величину с фактически наблюдаемой вариансой, оцениваемой из частот аллелей отдельных полиморфных локусов (гл. 4). Напомним, что если локус селективно-нейтрален, то $F_0 \approx F_e$. Этот вывод имеет принципиальное значение для организации популяционного мониторинга и оценки состояния региональных генофондов (Altukhov, Salmenkova, 1994; Алтухов, 1995; гл. 5). Действительно, как мы увидим дальше, любые ощутимые антропогенные воздействия, нарушающие популяционную структуру вида, быстро изменяют соотношение разных групп генов в генофонде, и эмпирическая F_{ST} -статистика начинает отличаться от ожидаемой для нейтрального процесса.

Устойчивое, эволюционно сложившееся соотношение внутри- и межпопуляционный компонент генного разнообразия, характерное для нативных самовоспроизводящихся популяционных систем, может, например, нарушаться при антропогенных воздействиях, когда интенсивность и/или направление генных миграций, или величина N_e существенно меняются. Так, резкое падение эффективной численности и обмена генами имеет место практически всегда, когда наносят вред местам размножения, что приводит к сокращению протяженности и разрывам (фрагментации) репродуктивных ареалов. В этих и подобных им случаях следует ожидать увеличения межпопуляционного (G_{ST}) и сокращения внутрипопуляционного (H_S) генного разнообразия. Напротив, чрезмерное перемешивание и взаимодействие ранее изолированных генофондов могут привести к возрастанию доли H_S в общем объеме генного разнообразия, проявлениям аутбридинга, т.е. снижению жизнеспособности гибридных комбинаций. Такие эффекты бывают особенно выражены в отношении комплексов генов, составляющих основу адаптивной генетической структуры вида и сопряженных с приспособительными морфофизиологическими признаками и свойствами (Алтухов, 1984; Templeton, 1986). Здесь на передний план выступает еще

один фактор динамики – естественный отбор, обычно рассматриваемый как наиболее систематический, ключевой в эволюции популяций. Их жизнеспособность оказывается напрямую связанной с приспособленностью генотипов. В случае повышенной приспособленности гетерозигот (сверхдоминирование) каждая популяция "платит" за адаптацию к конкретной среде выщеплением менее жизнеспособных гомозигот (так называемый "сегрегационный" генетический груз, гл. 4), однако в норме плата за адаптацию оказывается "приемлемой", поскольку соотношение гомо- и гетерозигот, как уже указывалось, авторегулируется через параметр структуры $N_e m$ и поддерживается на устойчивом уровне. Мало того, этот уровень является *оптимальным*: как *убыль гетерозиготности*, так и *ее чрезмерное нарастание неблагоприятны для нормального функционирования популяции* (гл. 4; см. также: Алтухов, 1989а, б).

Концепция оптимального генного разнообразия как условия благополучного существования популяций в нормально колеблющейся природной среде особенно важна в связи с их системной организацией. Зная *соотношение внутри- и межгрупповой компонент наследственной изменчивости* в условиях процессов нормального воспроизводства, либо непосредственно перед тем или иным антропогенным воздействием, мы действительно получаем уникальную возможность осуществить генетический мониторинг популяционной системы с учетом структуры ее генофонда как фундаментального параметра нормы и соответственно необходимой *точки отсчета* в оценке происходящих изменений.

Вместе с тем, чтобы получить надежную информацию, необходимо выполнить ряд требований, уже сформулированных в главе 4: хорошо определить популяцию в историко-географическом плане; детально описать особенности распределения субпопуляционной структуры системы *во времени и в пространстве*, так как эти два фактора в нормально протекающем генетическом процессе всегда взаимосвязаны (принцип эргодичности – см. Алтухов, 1974, с. 143); сбор материала надо организовать таким образом, чтобы субпопуляционная структура была максимально полно охарактеризована по совокупности заранее отобранных признаков.

Выбирая их, следует опереться на открывшуюся сравнительно недавно возможность – соединить методы и подходы *популяционной генетики* и *генетики количественной*, т.е. исследовать одновременно как моногенные, так и полигенные признаки (Алтухов, 1983а; Животовский, 1984; гл. 4.). *В субоптимальной среде или при достаточно жестком искусственном отборе обнаруживаются неслучайные связи между мультилокусной индивидуальной гетерозиготностью и значениями адаптивных количественных признаков* (Алтухов, 1989а, б) (см. гл. 4).

Таким образом, помимо выполнения подчеркнутого выше условия сбора материала – равномерного распределения выборок в пространстве (времени), в анализ должны быть вовлечены: *1) данные о демографической структуре каждой субпопуляции (пол, возраст, соот-*

ношение полов, численность, миграция и др.); 2) данные о весе, размерах и пропорциях тела исследуемых особей; 3) оценка генотипа особей по возможно большему числу полиморфных генных локусов, включая различные белковые системы и, если необходимо, системы полиморфизма ДНК (как ядерной, так и неядерной). Эта информация позволяет проанализировать распределения полигенных и моногенных признаков, исследовать их сопряженную изменчивость; оценить соотношение компонент генного разнообразия и понять состояние генетического процесса в той или иной популяции; вычленив вклад случайного генетического дрейфа, миграции генов и отбора – порознь, или в их взаимодействии (гл. 4, 5).

Из нашего рассмотрения выпал лишь один фактор – *давление мутаций*. Так как их вероятность для отдельных генов ничтожно мала (10^{-5} – 10^{-6} на ген за поколение), влиянием мутационного процесса в норме можно пренебречь. Вместе с тем в условиях загрязнения среды радионуклидами и мутагенами химической природы проблема *мониторинга мутационного груза* становится важнейшей, особенно для человеческих популяций (Алтухов, 1981б, 1983а, 1989а; Алтухов, Курбатова, 1984; Алтухов и др., 1985). Однако обсуждение этого вопроса выходит за рамки настоящей книги. Следуя ее главной цели, рассмотрим результаты приложения развитых выше принципов генетического мониторинга к популяционным системам лососевых, опираясь, главным образом, на наши собственные многолетние работы. В мировой литературе аналогичные данные стали появляться только в последнее время, хотя примеры долгосрочного слежения за генетическими характеристиками отдельных популяций в природных условиях имеются (см., например: Майр, 1968). Генетическая динамика, как правило, была сложной, однако в большинстве случаев отмечались временные тренды, трактуемые обычно как результат непрерывно текущего микроэволюционного (нередко адаптивного) процесса. Более внимательный анализ тех же ситуаций¹ показывает, однако, что наблюдавшаяся динамика могла носить чисто случайный характер, отражая факт игнорирования исследователями существующей субпопуляционной структуры, неравномерного охвата ее выборками. Поэтому следует признать, что только цикл многолетних работ, выполненных на популяциях тихоокеанских лососей, в наибольшей мере отвечает главной задаче генетического мониторинга и рассмотренным выше принципам ее реализации. В последние годы близкий подход стал осуществляться и другими исследователями на различных видах лососевых и других рыб (Казаков, Титов, 1992; см. также обзорные работы: Ryman, Utter, 1987; Hindar et al., 1991; Carvalho, 1993). Одно из главных наблюдений в этих программах мониторинга – *выявляемое по биохимическим маркерам снижение генного разнообразия искусственно поддерживаемых популяций по*

¹ За исключением очевидных сдвигов в случае с индустриальным меланизмом у береговой пяденицы и при адаптации некоторых вредителей сельскохозяйственных культур к инсектицидам.

сравнению с нативными (литературу см.: Андрияшева, 1996). Но не менее важно открытие отрицательных эффектов увеличения внутри-популяционного генного разнообразия, сопряженного с селективным промыслом и трансплантациями генофондов из одних участков видового ареала в другие. Рассмотрим эти данные.

6.2. ПРОМЫСЕЛ

В последние годы мировой вылов тихоокеанских лососей составил около 800 тыс. т в год (Pacific Salmon Life Histories, 1991; см. табл. 2.3).

Ретроспективный анализ промысловой статистики России, США, Канады и Японии, в чьих реках происходит естественное воспроизводство тихоокеанских лососей, показывает, что уловы значительно колеблются.

В довоенный период и вплоть до 50-х годов на Дальнем Востоке России ежегодно вылавливали в среднем 167,2 тыс. т лососевых. С начала 60-х до середины 70-х гг. происходит резкое падение среднегодового вылова до 34,8 тыс. т. С середины 70-х годов до настоящего времени наблюдается тенденция медленного увеличения уловов в основном за счет горбуши нечетного поколения в среднем до 105,8 тыс. т в год, достигающих в отдельные годы довоенного уровня.

За всю историю промысла основную долю в уловах лососевых на востоке и северо-востоке России составляли горбуша и кета, но если до конца 60-х годов кеты вылавливали довольно много, то с начала 70-х годов горбуша прочно заняла лидирующее положение. Кижуч, нерка и чавыча занимают второстепенное место в промысле, из них лишь уловы чавычи устойчиво растут во времени. Сима из-за малых уловов российской статистикой не учитывается. Более 80% уловов лососей, добываемых в России, приходится на камчатский и сахалино-курильский промысловые районы (Казарновский, 1989а).

Среднегодовой вылов тихоокеанских лососей в США несколько больший, чем в России, но не превышает 200 тыс. т. В его структуре значительное место занимают высокоценные виды – нерка (около 30%), кижуч и чавыча (немногим менее 20%), кета (около 15%), остальное приходится на горбушу. Наибольшее значение в промысле имеет штат Аляска, где добывается более 80% лососевых, далее следуют штаты Вашингтон, Орегон и Калифорния (Казарновский, 1986б).

Уловы лососевых в Канаде в послевоенный период не превышали 100 тыс. т в год. Их основу составляет горбуша – 40%, затем следуют нерка – 28%, кета – 18%, кижуч – 12%, чавыча – 7%. Основная часть тихоокеанских лососей Канады воспроизводится в речных системах Британской Колумбии, которая и является главным промысловым регионом (Казарновский, 1989в).

Японский лососевый промысел имеет давние традиции. С начала века до второй мировой войны он охватывал все побережье Дальнего Востока. В отдельные годы до 90% промысловых участков на акватории, охватывающей Приморье, Сахалин, охотоморское побережье и Камчатку, эксплуатировались исключительно японскими рыбаками.

Среднегодовой вылов в этот период превышал 200 тыс. т, а в рекордный, 1939, год было добыто более 529 тыс. т лососевых. После войны Япония лишилась важнейших районов рыболовства, и уловы резко упали. Однако с подписанием Сан-Францисского мирного договора и заключением японо-американо-канадской конвенции по вопросам рыболовства Япония вновь получила возможность промысла в открытой части Тихого океана и к 1955 г. сформировала мобильную отрасль лососевого рыболовства. С этого времени среднегодовые японские уловы лососевых, составляющие около 145 тыс. т, ни разу не опускались ниже сотысячной отметки. С начала семидесятых годов в уловах главное место занимает кета (Казарновский, 1987).

Среди главных промысловых видов тихоокеанских лососей к началу 80-х годов основные уловы горбуши приходились на долю СССР – более 40%, две трети мирового вылова кеты – на долю Японии, а три четверти вылова нерки на долю США (Heard, 1991).

Каковы же популяционно-генетические эффекты промыслового давления на стада лососевых? Чтобы понять происходящие при этом процессы, необходимо исходить из того, что природные популяции лососей – это сложно организованные, гетерогенные популяционные системы, дифференцированные на более мелкие, генетически различающиеся субпопуляции (гл. 2, 4).

Обнаружение такой системной организации популяций имеет принципиальное практическое значение. Очевидно, если мы хотим осуществлять рациональный промысел, имея дело с системой, то должны подходить к ней как к целому, с учетом ее внутренней структуры. Вместе с тем при проведении промысла обычно игнорируется субпопуляционная организация стад, вследствие чего происходит разрушение популяционных систем. Этого можно было бы избежать, равномерно облавливая стадо как целое, с непременным учетом пространственной субпопуляционной организации.

Столь, на первый взгляд, абстрактная схема получила прямые доказательства в изучении последствий промыслового воздействия на подразделенные популяции нерки, размножающейся в озерах Камчатки Начикинском, Ближнем и Дальнем (Алтухов, Варнаевская, 1983). Их выбор не был случайным и наряду с фактором доступности определялся еще и тем, что эти стада образуют естественный ряд, отражающий степень их подверженности давлению морского промысла в порядке его возрастания. Кроме того, исследуемые популяции, особенно дальнеозерская нерка, на протяжении десятилетий являются объектом систематических наблюдений (Крогиус, 1979), что дает в руки исследователя уникальную биологическую информацию. Рассмотрим эти данные более подробно.

Озера Ближнее и Дальнее – небольшие, расположенные рядом водоемы, сообщающиеся протоками с р. Паратункой, впадающей в Авачинскую губу Тихого океана (рис. 6.1). В 30-е годы стада имели близкую численность порядка 100 тыс. производителей (Крогиус, 1979). Молодь дальнеозерской нерки проводила в озере до 3–4 лет и до 3 лет в море, в силу чего репродуктивная часть стада была представлена

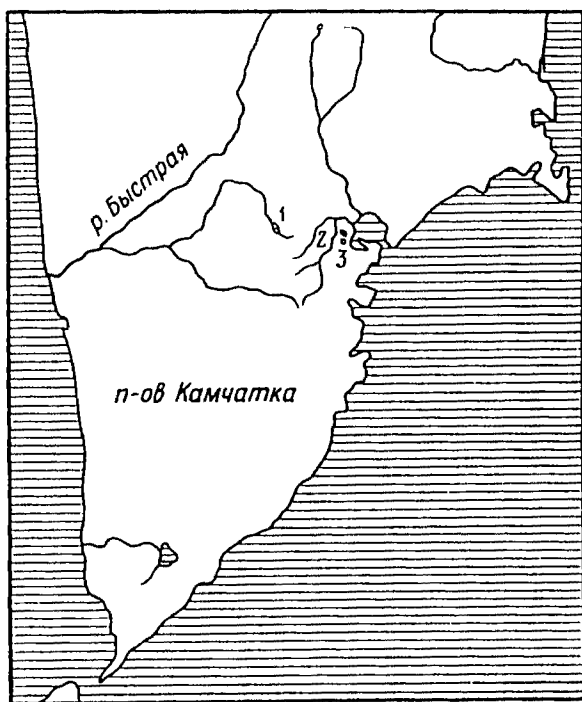


Рис. 6.1. Географическая локализация исследованных популяций нерки

1 – оз. Начикинское; 2 – оз. Ближнее; 3 – оз. Дальнее. В оз. Начикинском по локусам *LDH-B2** и *PGM-2** изучена генетическая структура 16 популяций, в оз. Ближнем – 5, в оз. Дальнем – 3

большим "набором" возрастных групп – до 15. Судя по имеющимся материалам (Крогиус, 1979), после 1947 г. состояние проходной части стада нерки оз. Дальнего резко изменилось. За последние 35 лет соотношение полов у проходной формы стало неравновесным (избыток самок), среди самцов возросла доля каюрок, численность популяции катастрофически снизилась, произошло "омоложение" стада. Одновременно возросла относительная численность жилой карликовой формы, представленной на 90% самцами, эта форма стала теперь преобладающей (табл. 6.1).

Значительные изменения произошли и в половозрастной структуре нерки оз. Ближнего: если в 30-е годы в стаде преобладали крупные самцы (2 и 3 года жизни в море), то в дальнейшем их доля значительно упала, тогда как доля каюрок резко увеличилась. Численность стада также сократилась, составляя в годы проведения исследований 10–12 тыс. производителей.

Озеро Начикинское существенно отличается от озер Ближнего и Дальнего несколько большими размерами, морфологией и гидрографией; молодь начикинского стада нерки скатывается по рекам Плотникова и Большой в Охотское море. Это стадо представляет собой типичную подразделенную популяцию, состоящую из многих нерестовых субпопуляций, которые слагают структуру весенней и летней рас. Анализ распределений производителей по длине тела и с учетом их пола показывает, что заметные изменения за прошедшие десятилетия затронули весеннюю расу, опять-таки за счет увеличения

Таблица 6.1. Средние значения ряда биологических характеристик стада нерки оз. Дальнего по периодам за 1935–1976 гг. (по: Крогиус, 1979)

Характеристика	Период			
	1935–1946	1947–1956	1957–1965	1966–1976
Численность зашедших в озеро производителей, тыс. экз.	62,6	10,0	5,7	1,6
Доля самок в проходной части стада, %	52	54	59	68
Доля "какюрок" среди проходных самцов, %	0,2	0,6	4,3	37,5
Численность карликов, нерестовавших в озере, тыс. экз.	14,9	7,6	5,8	5,3
Доля карликов среди всех самцов, %	26,0	49,4	74,2	88,8

частоты мелких самцов. Что же касается численности, то она, хотя и снизилась, однако не столь значительно, как в случае с дальнеозерским стадом.

Генотипы рыб идентифицировали по локусам *LDH-B2** и *PGM-2**. Основная задача работы заключалась в сравнении генетической структуры трех половозрастных групп рыб, одновременно участвующих в нересте: крупных и мелких самцов, а также самок. Целесообразность такого сравнения следует из данных раздела 4.2, когда для нерки оз. Азабачьего было показано, что минимальный и максимальный уровни гетерозиготности свойственны крупным и мелким самцам соответственно, в то время как самки обладают средней гетерозиготностью.

Близкая, но еще более рельефная картина была открыта для тех же самых трех нерестовых групп в озерах Начикинском, Ближнем и Дальнем (табл. 6.2).

1. У начикинской нерки суммарные распределения генотипов *LDH-B2** характеризуются достоверным дефицитом гетерозигот, соответствуя тому, что уже отмечалось ранее для нерки оз. Азабачьего. Такая картина связывается нами с эффектом Валунда по относительно нейтральному локусу в условиях генетической подразделенности стада. Распределения генотипов *PGM-2** не отличаются достоверно от ожидаемых по Харди-Вайнбергу или же имеет место избыток гетерозигот. Такая картина есть следствие отбора в пользу гетерозигот, что было детально проанализировано на примере с неркой оз. Азабачьего.

2. Подразделение выборки на группы рыб, различающихся по полу и возрасту, вскрывает ту же тонкую генетическую дифференциацию, что уже отмечалась в гл. 4 для нерки оз. Азабачьего: по локусу *PGM-2** у мелких самцов наблюдается статистически высокодостоверный эксцесс гетерозигот, при ясно выраженном их дефиците у крупных самцов и генотипическом равновесии у самок. По локусу *LDH-B2** – как более селективно-нейтральному – столь ощутимой дифференциации не

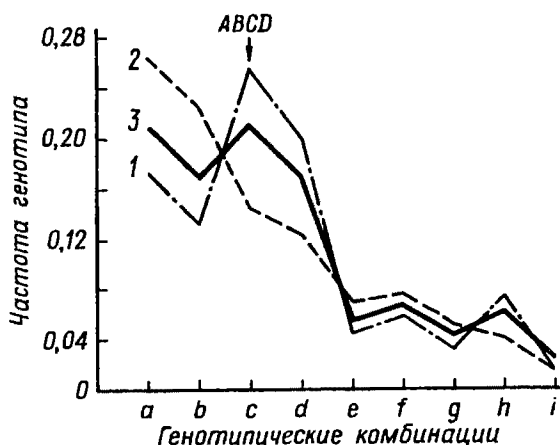
Таблица 6.2. Некоторые популяционно-генетические параметры для аллозимных локусов LDH-B2 и PGM-2 в различных половозрастных группах нерки в трех озерах п-ова Камчатки

Озерные популяции нерки и половозрастные группы	Размер выборки	LDH-B2				PGM-2			
		q	H	D	χ^2	q	H	D	χ^2
Начикинское озеро									
Мелкие самцы (43–56 см)	202	0,653	0,43	-0,06	0,72	0,648	0,55	+0,19	7,61*
Крупные самцы (57–73 см)	296	0,667	0,39	-0,11	3,57	0,687	0,35	-0,19	10,68**
Самки (50–69 см)	579	0,683	0,38	-0,12	8,11*	0,657	0,46	+0,02	0,30
Всего самцов и самок	1077	0,673	0,39	-0,11	11,95**	0,664	0,45	0,00	0,00
Ближнее озеро									
Мелкие самцы (31–39 см)	248	0,893	0,19	0,00	0,01	0,631	0,56	+0,20	10,30**
Крупные самцы (40–63 см)	104	0,986	0,03	+0,04	0,03	0,711	0,36	-0,11	1,25
Самки (43–59 см)	191	0,937	0,11	-0,11	0,38	0,654	0,47	+0,04	0,33
Всего самцов и самок	543	0,926	0,13	-0,06	1,64	0,655	0,49	+0,08	3,42
Дальнее озеро									
Проходная форма, весенняя раса (А)	28,30 (Б)	0,946	0,11	+0,05	0,09	0,783	0,30	-0,12	0,41
Проходная форма, летняя раса (А)	38,26 (Б)	0,895	0,21	+0,12	0,52	0,769	0,31	-0,13	0,46
Карлики	158	0,905	0,16	-0,04	0,28	0,646	0,62	+0,35	19,98**
В с е г о	224,214	0,908	0,17	-0,01	0,00	0,680	0,54	+0,23	11,77**
Примечание. (А) – по данным Кирпичникова и Ивановой (1977); (Б) – число рыб, проанализированных по локусам LDH-B2 и PGM-2. Условные обозначения. q – частота наиболее распространенного аллеля; H – наблюдаемая гетерозиготность; D – относительное отклонение наблюдаемой гетерозиготности от ожидаемой; χ^2 – тест на соответствие теоретическим распределений равновесным распределениям Харди–Вайнберга: * $P < 0,01$; ** $P < 0,001$.									

Примечание. (А) – по данным Кирпичникова и Ивановой (1977); (Б) – число рыб, проанализированных по локусам LDH-B2 и PGM-2. Условные обозначения: q – частота наиболее распространенного аллеля; H – наблюдаемая гетерозиготность; D – относительное отклонение наблюдаемой гетерозиготности от ожидаемой; χ^2 – тест на соответствие теоретических распределений равновесным распределениям Харди-Вайнберга: * $P < 0,01$; ** $P < 0,001$.

Рис. 6.2. Распределение частот парных генотипических комбинаций по локусам *LDH-B2** и *PGM-2** среди производителей нерки оз. Начикинского

1 – мелкие самцы; 2 – крупные самцы; 3 – самки. *a* – *BBAA*; *b* – *BB'AA*; *c* – *BB'AB*; *d* – *BBBB*; *e* – *BB'AA*; *f* – *BB'BB*; *g* – *B'B'AB*; *h* – *B'B'AA*; *i* – *B'B'BB*. Вероятность случайных различий между крупными и мелкими самцами, а также между мелкими самцами и самками $P < 0,05$. Генотипические комбинации ранжированы в порядке убывания их теоретической частоты



прослеживается, однако очевидны дефицит гетерозигот и у самок, и у крупных самцов, и равновесие по Харди-Вайнбергу у мелких самцов. Частота гетерозиготных генотипов оказывается максимальной в группах мелких самцов, достигая 55% по локусу *PGM-2**.

3. Точно такие же различия, свидетельствующие об избытке гетерозигот у мелких самцов, их недостатке у крупных самцов и промежуточном уровне гетерозиготности у самок, характерны и для распределений генотипов *PGM-2** нерки оз. Ближнего.

4. У карликовых самцов из оз. Дальнего наблюдается особенно значительный и высокодостоверный по отношению к теоретически ожидаемому эксцесс гетерозигот в локусе *PGM-2**. Эмпирическая частота гетерозиготных генотипов в этой группе рыб самая высокая – 62%.

Обнаруженная дифференциация свидетельствует об *оптимуме гетерозиготности у самок* и одновременно о *ее минимуме и максимуме у самцов* в соответствии с их естественной подразделенностью на две различающиеся по возрастной структуре группы (рис. 6.2; см. также рис. 2.5). Эти данные снова ясно показывают, что самцы и самки у нерки представляют собой две адаптивные системы с максимальной дисперсией приспособленности, характерной для самцов. Вместе с тем факт максимума гетерозиготности у мелких самцов вступает в противоречие со сделанным ранее выводом о гетерозисе по локусу *PGM-2**. Казалось бы, о каком гетерозисе может идти речь, если повышенная гетерозиготность наблюдается у мелких рыб? Однако такое заключение представляется преждевременным, по крайней мере, до тех пор, пока не исследованы особенности роста и созревания сравниваемых половозрастных групп. Как давно показано (Крогиус, 1960, 1972, 1975), более мелкие нерестовые самцы и особенно карлики отличаются от крупных рыб именно ускоренным темпом роста и более ранним половым созреванием. Локус *PGM-2** как селективно более значимый вносит наибольший вклад в выявившиеся различия, причем эксцесс и эмпирический уровень гетерозиготности особенно велики у быстро растущих и

рано созревающих мелких самцов. Три сравниваемые популяции камчатской нерки могут быть ранжированы в следующий ряд по степени возрастания частоты мелких самцов: начикинская – ближнеозерская – дальнеозерская (18,7; 45,7 и 70,5% соответственно). Аналогичная ситуация наблюдается и в отношении эмпирической гетерозиготности по локусу *PGM-2**: 45, 49 и 54%. Как мы уже отмечали выше, эти три популяции располагаются в той же самой последовательности и в отношении степени воздействия на них морского промысла.

Этот результат заслуживает особого внимания, по меньшей мере, в двух отношениях. Во-первых, он еще раз подтверждает сделанный ранее вывод о гетеротической селекции по локусу *PGM-2** (и отчасти *LDH-B2**). Во-вторых, он позволяет понять многие, до конца не ясные ранее причинно-следственные связи, лежащие в основе реакции локальных стад лососей на промысловое воздействие. В терминах генетики популяций обнаруженная дифференциация сравниваемых половозрастных групп нерки отражает не что иное как различия в интенсивности (и направлении) отбора, который в репродуктивный период действует в пользу мелких и более гетерозиготных самцов и соответственно направлен против крупных, более гомозиготных. Занимая среднее положение между этими двумя крайностями, самки не испытывают столь сильного дифференциального давления. Выявившаяся закономерность легко объясняется с учетом того факта, что тихоокеанские лососи, размножающиеся в разнообразных речных системах по обе стороны Северной Пацифики, уже с начала нашего столетия являются объектом интенсивного промысла. Его влияние на биологическую структуру стад хорошо доказано: во многих случаях наиболее сильной эксплуатации в первую очередь подвержены раннемигрирующие субпопуляции, а в них – наиболее крупные рыбы, среди которых высока частота самцов (Алтухов, 1974; Altukhov, 1981; Крогиус, 1979; Ricker, 1981). Это привело к сокращению численности лососей на фоне смещения сроков нерестовой миграции на более позднее время, измельчания рыб и омоложения нерестовых стад (Vaughan, 1947; Крогиус, 1979; Ricker, 1981).

Многие авторы связывают такого рода явления с переловом. Однако с учетом приведенных выше популяционно-генетических данных можно сделать иной вывод: дело не столько в перелове, сколько в нарушении промыслом исторически сложившейся генетической структуры стад, их системной организации – подразделенности на полуизолированные субпопуляции, чьи биологические особенности (соотношение полов, возрастная структура, скорость роста и развития, сроки нерестовой миграции и т.п.) суть производные от их исторически сложившихся генофондов (Алтухов, 1974). В частности, для нерки в период нерестовой миграции наблюдается упорядоченная, повторяющаяся из поколения в поколение картина: в начале нерестовой миграции обеих рас преобладают крупные рыбы, а уровень гетерозиготности соответствующим образом изменяется во времени, возрастая к середине и концу нерестового хода (Алтухов, Варнавальская, 1983; Варнавальская, 1984).

Очевидно, если промысел является селективным, избирательным, т.е. одни субпопуляции облавливаются в большей мере, чем другие, то это с неизбежностью должно приводить к изменению генетической структуры стада в целом.

Наши данные, как обсуждавшиеся ранее (см. раздел 4.2), так и приведенные в этой главе, вскрывают у тихоокеанских лососей маркируемую аллозимными генами адаптивную генетическую систему и ее связь с внутрипопуляционной дифференциацией по таким важным полигенным признакам, как пол, возраст, скорость созревания и роста, продолжительность жизни, сроки нерестовой миграции. Становятся также ясными те перестройки, которые эта структура претерпевает под давлением промысла.

Вырисовывается следующая картина.

Для нативных популяций нерки характерна исторически сложившаяся генетическая дифференциация, связанная с различиями в уровнях гетерозиготности по совокупности менделирующих генов таким образом, что ее максимум характерен для мелких гетерозисных самцов (каюрки, карлики), минимум – для крупных самцов и средний, оптимальный уровень – для самок. В норме, благодаря селективным скрещиваниям, адаптивное преимущество, как уже указывалось, имеют более гомозиготные крупные самцы. Самки фактически уходят из-под давления направленного или дизруптивного отбора, и их генетическая структура остается относительно неизменной в поколениях. Это своего рода "адаптивная норма" популяции. Мелкие самцы играют роль резерва генетического разнообразия, однако их доля в нативной системе популяций невелика. Генетическая структура популяции самцов как целого соответствует генетической структуре популяции самок. Генетический процесс в такой системе протекает по стационарному типу, в среднем соответствуя селективно-нейтральному. Важнейшие биологические характеристики популяционной системы (численность, половозрастная структура, скорость роста и развития, сроки нерестовой миграции, темп смены поколений) в нормально флуктуирующей среде остаются весьма стабильными, колеблясь лишь в определенных пределах; они не выходят за границы исторически сложившегося биологического оптимума, специфичного для каждого отдельного стада. Примером такой системы могут служить популяции нерки озер Начикинского и Азабачьего.

Воздействие промысла приводит к изменению вектора (и интенсивности) отбора. Доля крупных, более гомозиготных рыб в стаде сокращается, возрастает доля мелких, более гетерозиготных. Нарушается оптимальное соотношение полов 1:1, что ведет к уменьшению эффективной величины популяции. Благодаря гетерозису увеличивается скорость созревания, сокращается средняя продолжительность жизни и как следствие возрастает темп смены поколений. Это – реакция на давление промысла, возможная благодаря резерву генетической изменчивости, носителями которого являются прежде всего мелкие самцы. Однако одновременно снижается приспособленность стада, так как сокращается его общая плодовитость. Увеличивается

разрыв между уровнями гетерозиготности стада в целом и популяции самок, чья генетическая структура выступает как своего рода память о прошлом состоянии популяционной системы, когда она еще не была объектом промыслового воздействия. Примером таких популяций могут служить стада нерки озер Ближнего и особенно Дальнего; эксцесс гетерозиготности последнего по локусу *PGM-2** особенно велик, достигая 23%. В условиях уменьшения репродуктивного объема стада и снижения его воспроизводительной способности даже постоянный по интенсивности промысел – вполне совместимый с изначальными продукционными возможностями популяции – будет приводить к сокращению ее численности в поколениях. В таком случае избыток гетерозигот, найденный из соотношения фактических и ожидаемых численностей генотипов и свидетельствующий о нарушении генотипического равновесия, может служить маркером этого процесса. Понятно, что этот неблагоприятный процесс способен, в конечном счете, привести стада нерки если не к полному вырождению, то, по крайней мере, к замещению проходных форм жилыми и, следовательно, к утрате ценного для человека объекта промысла. Но так как селективный вылов сопряжен с увеличением гетерозиготности стада, еще существует реальная возможность исправить сложившуюся ситуацию. Для этого необходимо пересмотреть сроки морского промысла, сделать его более равномерным во времени. Требуется также решить вопрос об оптимальном, изменяющемся в течение нерестовой миграции размере ячеи существующих орудий лова.

Несомненно, рациональный промысел должен быть организован таким образом, чтобы не было сильного перелова отдельных, особенно малочисленных популяций, что нередко происходит при облове смешанных скоплений на путях преднерестовых миграций. Для этого необходима информация о популяционном составе морских смесей, сроках появления конкретных популяций в местах промысла и т.п. Получение подобного рода данных может обеспечить метод генетической идентификации стад (Genetic Stock Identification, GSI – в англоязычной литературе), основанный на наличии генетических различий по аллельным частотам аллозимных или ДНК-локусов между популяциями (Milner et al., 1985; Pella, Milner, 1987; Shaklee et al., 1990b, c; Brodziak et al., 1992; Miller et al., 1996).

Обнаруженные генетические процессы свойственны не только стадам тихоокеанских лососей, но и другим видам рыб – объектам промысла (Алтухов, 1994). Во всех до сих пор детально исследованных случаях картина была однотипной – мониторинг промысловых стад вскрывает их измельчание, омоложение, возрастание доли рано созревающих мелких самцов, сокращение средней продолжительности жизни (Алтухов, 1996). Поскольку направление отбора оказывается неизменным (в пользу гетерозигот), внутривидовая компонента генного разнообразия возрастает, тогда как межвидовая – падает, приводя к снижению локальной генетической дифференциации. В таких условиях эмпирические значения $F_{ST}(G_{ST})$ оказываются достоверно ниже

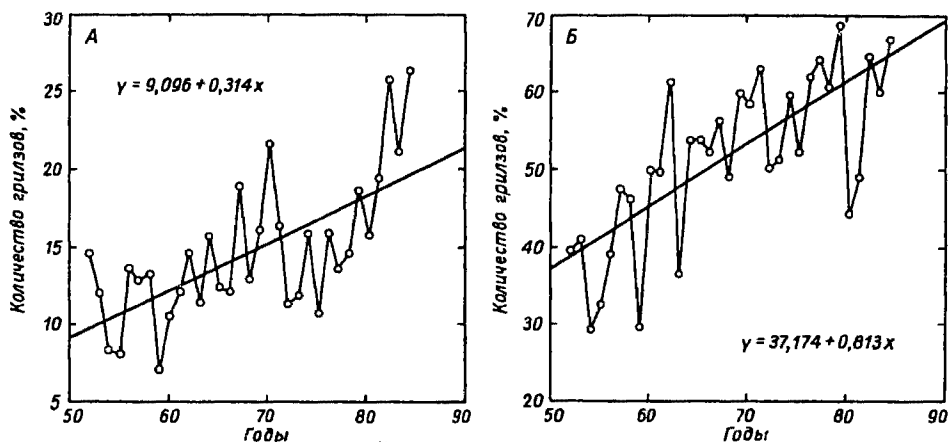


Рис. 6.3. Динамика доли гризлов в уловах атлантического лосося в Шотландии в 1952–1984 гг.

А – лов на крючок; $r = 0,662$, $P < 0,001$; Б – сетной лов; $r = 0,728$, $P < 0,001$ (построено по данным из: Williamson, 1988)

ожидаемой величины. Например, локальная генетическая дифференциация группы субпопуляций нерки оз. Азабачьего на Камчатке, наиболее подверженных селективному промыслу, составляет (в единицах G_{ST}) лишь 0,019 против 0,050, ожидаемых для селективно-нейтрального процесса (Altukhov, Salmenkova, 1994). В условиях столь мощного искусственного отбора устанавливаются неслучайные связи между полигенными (длина тела, скорость роста и полового созревания) и моногенными (аллозимы) признаками (Алтухов, Варнавская, 1983; Altukhov, 1991; гл. 4).

Для атлантических лососей генетических данных о селективных эффектах промысла нет, однако известно немало наблюдений об измельчании и омоложении промысловых стад (см. обзоры: Дирин, 1987; Thorpe, 1993). Общим явлением стало и увеличение частоты гризлов, которое можно проиллюстрировать на примере динамики пропорции гризлов, оцененной нами по данным об уловах атлантического лосося в Шотландии (Williamson, 1988; рис. 6.3).

Более сложная картина наблюдается при искусственном воспроизводстве лососевых популяций.

6.3. ИСКУССТВЕННОЕ ВОСПРОИЗВОДСТВО

Искусственное воспроизводство лососей (форелей) зародилось во Франции, откуда распространилось по Европе. Биотехника разведения тихоокеанских лососей впервые была освоена в Канаде, затем перенесена в США и в 70-х годах XIX в. проникла оттуда в Японию. Основными объектами разведения на Северо-Американском континенте были нерка, чавыча и в меньшей степени кета. Основу искусственного воспроизводства в Японии составляла осенняя кета. Рыбоводные заводы строились на островах Японского архипелага и Южных Курилах. На

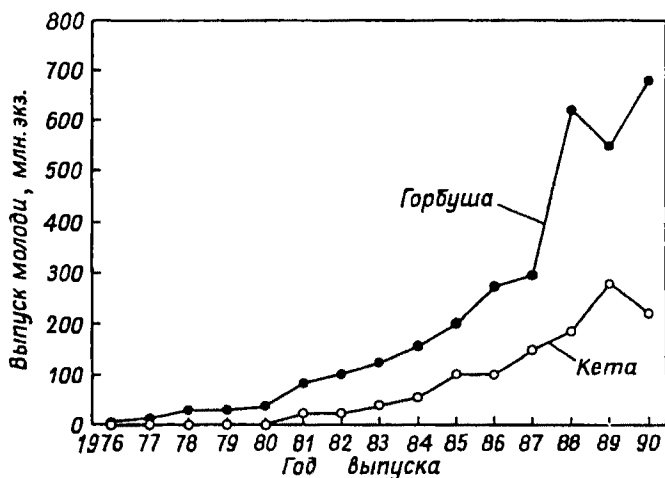


Рис. 6.4. Динамика выпуска молоди горбуши и кеты искусственного разведения на Аляске в 1976–1990 гг. (из: Isaksson, 1994)

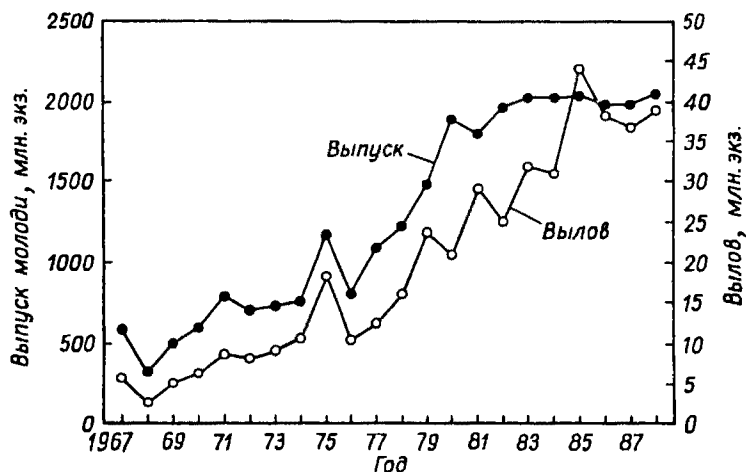


Рис. 6.5. Динамика выпуска молоди и уловов производителей кеты в Японии в 1967–1988 гг. (Suda, 1991, цит. по: Isaksson, 1994)

Южном Сахалине первый завод был построен японцами в 1912 г., а к 1943 г. здесь функционировал 21 рыбоводный завод с мощностями от 1 до 30 млн икринок, закладываемых на инкубацию. Три первых отечественных рыбоводных завода были построены в 1909–1915 гг., один – в бассейне Амура и два на Камчатке (реки Большая и Камчатка) (Рухлов, 1982).

По мере совершенствования биотехники разведения число рыбоводных заводов возросло во всех странах. В настоящее время наибольшая доля воспроизводства на рыбоводных заводах приходится на долю США, где на Аляске с ее самым мощным рыборазведением выпускается около 1 млрд мальков горбуши и кеты в год (рис. 6.4), и на

**Таблица 6.3. Вклад искусственного разведения в общий вылов лососевых
в конце 80-х годов (из: Isaksson, 1994)**

Вид	Общий вылов, тыс. т	Вклад искусст- венного раз- ведения, %	Вид	Общий вылов, тыс. т	Вклад искусст- венного разведения, %
Кета	300	60	Чавыча	30	50
Горбуша	200	40	Общее для тихоокеан- ских лосо- сей	680	43
Нерка	100	1	Атланти- ческий лосось	10	30
Кижуч	50	35			

Японию, выпускающую в последний период ежегодно около 2 млрд мальков преимущественно кеты и значительно меньше горбуши, разводимых более чем на 250 реках Хоккайдо и Хонсю (Isaksson, 1994) (рис. 6.5). В России, где наибольшая концентрация рыбоводных заводов приходится на Сахалинскую область, в настоящее время выпускается в среднем около 550 млн молоди горбуши и кеты ежегодно.

Искусственное воспроизводство атлантических лососей представлено на территории бывшего СССР 18 рыбоводными заводами с общим выпуском около 2,5 млн экз. молоди, разведением и выпуском в Швеции и Финляндии – около 4 млн экз. молоди, Норвегии – около 2 млн экз. молоди, Исландии – 6 млн экз. молоди, очень небольшими предприятиями в Ирландии, США и Канаде (Казаков, Титов, 1992; Isaksson, 1994; Heggberget et al., 1993).

Характерной чертой последнего времени является увеличение темпов садкового выращивания лососей (марикультура). В основном это относится к благородным лососям, хотя есть опыт товарного выращивания кижуча, чавычи и арктического гольца. Наиболее впечатляют результаты искусственного выращивания атлантического лосося. Если облов его естественных популяций дает примерно 10 тыс. т в год, то товарное выращивание в последние годы достигло 200 тыс. т, т.е. в 20 раз превысило морской вылов. Распространено оно главным образом в Норвегии, Шотландии, Исландии.

Помимо атлантического лосося, развивается выращивание радужной форели. Ее мировой вылов, в основном за счет товарного выращивания, в 80-е годы составлял от 40 до 85 тыс. т в год (Алексеев, 1988).

Представление о вкладе искусственного воспроизводства в общий вылов дает табл. 6.3.

Рассмотрим генетические последствия искусственного разведения лососей, опираясь прежде всего на собственный опыт. Как уже неодно-

кратно подчеркивалось, стада лососей – сложно структурированные популяционные системы, состоящие из множества дискретных субпопуляций. Если мы воспроизводим такие системы искусственно на рыбоводных заводах, то должны осуществлять сбор половых продуктов на всем протяжении нерестового хода, а не ограничиваться использованием лишь части дифференцированного генофонда (Алтухов, 1974; Altukhov, 1981). Чем рельефнее субпопуляционная структура популяции, тем меньше шансов воссоздать целое по его отдельной части. К сожалению, это обстоятельство на рыбоводных заводах нередко игнорируется, вследствие чего генетическое разнообразие популяций сокращается, что показано, например, для *Salmo clarki* (Allendorf, Phelps, 1980) и *S. salar* (Ståhl, 1983, 1987).

Нами проведен мониторинг трех соседствующих популяций горбуши Южного Сахалина – двух нативных (реки Фирсовка и Бахура) и одной искусственно воспроизводимой (р. Найба). Последняя поддерживается рыбоводным заводом, который ранее специализировался на воспроизводстве найбинского стада кеты, но с 1972 г., после резкого падения его численности, перешел в основном на воспроизводство горбуши. Благодаря рыбоводной деятельности численность местного стада возросла, судя по уловам, в несколько раз. Вместе с тем за последние годы в биологической структуре рыбоводного стада произошли изменения: рыба стала заметно крупнее, увеличилась частота самцов, сокращается численность.

Для выяснения механизма процесса, приведшего к такого рода сдвигам, мы построили работу следующим образом:

1) по совокупности аллозимных локусов, идентифицируемых методами электрофореза, сравнили генетические характеристики самцов-производителей, используемых и отбраковываемых в рыбоводном процессе;

2) проследили динамику соотношения полов и длины тела рыб в ряду поколений искусственно воспроизводимой найбинской популяции;

3) сопоставили ее генетические и биологические параметры с аналогичными параметрами двух нативных стад, размножающихся в соседних реках.

Кроме того, для выяснения связей индивидуальной гетерозиготности с биологически важными признаками, у самцов, помимо длины тела, исследовали частоту аномалий (искривлений, расщеплений, сростаний) жаберных тычинок как показатель стабильности онтогенеза. По степени выраженности эти нарушения можно подразделить на две группы: слабые (затронута только одна жаберная дуга) и сильные (затронуты две дуги и более); в сравнительном анализе нами принимались во внимание только сильные аномалии.

Динамика длины тела и соотношения полов у найбинской горбуши оценивалась по рыбоводным материалам, начиная с 1973 г., за весь период ее регулярного разведения. Аналогичные данные для самовоспроизводящейся популяции горбуши р. Фирсовки собраны в процессе

Таблица 6.4. Морфологические и генетические различия между двумя группами самцов горбуши

Показатель	Самцы, использованные в рыбоводном процессе	Самцы, не использованные в рыбоводном процессе	Достоверность различий, t_d -критерий
Длина тела, см	52,6 ± 0,2	47,8 ± 0,1	18,02***
σ	3,87	2,64	6,33***
<i>N</i>	300	293	
Доля рыб, гомозиготных по всем локусам	0,443 ± 0,029	0,362 ± 0,028	2,01**
<i>N</i>	300	293	
Доля рыб с сильными аномалиями жаберных тычинок	0,17 ± 0,03	0,09 ± 0,02	2,08**
<i>N</i>	203	210	—

P* < 0,05; *P* < 0,01.

Примечание. Проанализированные локусы: *MDH-B1*, 2* *G3PDH**, *PGDH**, *PGM**, *MEP-2**, *PGI-A**; *N* – число исследованных рыб.

наших собственных работ. Идентификация генотипов осуществлялась по шести аллозимным локусам.

На рыбоводном заводе при искусственном оплодотворении отдельных порций икры, каждую из которых получают от 50 самок, используются молоки 20–30 самцов. Кроме того, сбор половых продуктов, как правило, осуществляется в начале нерестового хода, когда преобладают самцы, и в середине его, когда соотношение полов близко к равновесному.

Сравнение самцов, использованных в рыбоводном процессе, с отбракованными (контрольная группа) свидетельствует о предпочтении рыбоводами крупных рыб (табл. 6.4). Для отбираемых самок такой селективности не выявлено. Особенно важен тот факт, что между контрольной группой самцов и самцами, использованными для целей воспроизводства, различия наблюдаются также и по уровням аллозимной гетерозиготности, и по частоте рыб с аномалиями жаберных тычинок (табл. 6.4): крупные самцы, взятые для рыбоводных целей, оказались более гомозиготными по сравнению с контрольной группой; среди них же высока частота рыб с аномалиями жаберных тычинок. Если предположить, что такой отбор был в той или иной мере систематическим на протяжении более 16 лет искусственного воспроизводства горбуши р. Найбы и, как правило, в воспроизводство не вовлекалась "арьергардная" часть стада, характеризующаяся избытком самок, следовало ожидать вполне определенных сдвигов в биологической структуре популяции: снижения гетерозиготности по аллозимным локусам, увеличения длины тела, нарушения оптимального соотношения полов за счет

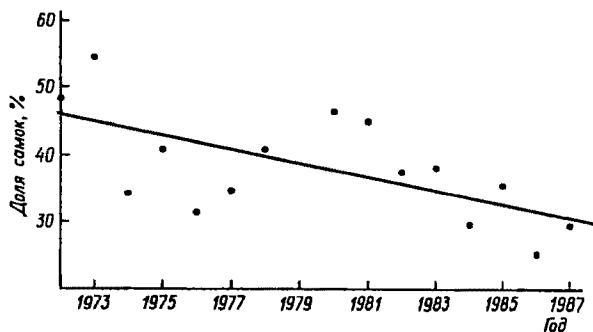


Рис. 6.6. Изменение доли самок в популяции горбуши р. Найбы за ряд поколений после начала искусственного воспроизводства

$$y = 46,2 - 0,92x, r = -0,556, df = 13, P < 0,05$$

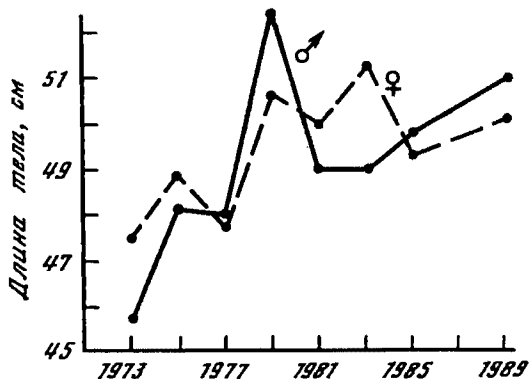


Рис. 6.7. Изменение длины тела горбуши р. Найбы за ряд "нечетных" поколений после начала заводского воспроизводства

Точки на графике – средние значения длины тела по данным биологических анализов завода за указанный год. Нормированное отклонение от соответствующих тотальных (за 9 поколений) средних для самцов и самок достоверно возрастает в этот период ($r = 0,63, df = 16, P < 0,05$)

нарастания доли самцов (так как сбор икры осуществлялся в существенной мере на раннемигрирующих группах рыб, среди которых высока частота самцов).

Это предположение подтвердилось двумя группами фактов: во-первых, данными биологического мониторинга нескольких поколений найбинской популяции и, во-вторых, сравнением биологических и генетических характеристик этого стада с характеристиками нативных стад, нерестящихся в реках Фирсовке и Бахуре. Мы видим, как в последовательных поколениях найбинской популяции в более "урожайные" нечетные годы, когда искусственный отбор среди самцов выражен сильнее, доля самок падает (рис. 6.6), а длина тела рыб возрастает (рис. 6.7).

Зная разницу между средней длиной тела рыбы в начале и конце цикла отбора, т.е. так называемый селекционный дифференциал S , а также коэффициент наследуемости признака $h^2 \approx 0,27$ для лососевых (Kirpichnikov, 1981), можно оценить ожидаемый сдвиг (R) величины признака и сопоставить его с реально наблюдаемым в исследованном интервале поколений по известной формуле Фолконера (Falconer, 1960) $R = Sh^2$. Полученные оценки – 5,8 и 5,3 см соответственно – настолько близки друг к другу, что не нуждаются в дополнительных комментариях: селективный характер рыбоводного процесса очевиден. И так же, как и под давлением промысла, обнаруживается неслучайная

Таблица 6.5. Соотношение полов и средняя длина тела производителей горбуши в поколениях нечетных лет нативной популяции р. Фирсовки

Год	Число изученных особей	Доля самок, %	Средняя длина тела и дисперсия			
			самки		самцы	
			$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ
1979	416	51,2	46,6	2,88	47,3	3,88
1981	349	48,3	48,0	2,20	47,9	2,47
1985	250	50,0	45,7	2,51	47,3	4,10
1987	100	61,0	47,1	2,18	47,4	4,54
1989	216	51,8	46,3	4,27	45,9	5,91

Таблица 6.6. Показатель генотипического разнообразия (μ) в выборках из нерестовых популяций горбуши с естественным (реки Фирсовка, Бахура) и искусственным (р. Найба) воспроизводством

Год	Река	Число исследованных		μ (среднее на локус)	Достоверность различий, F-критерий
		особей	полиморфных локусов		
1977	Найба	234		1,920 ± 0,039	
			4		3,58**
	Фирсовка	250		2,129 ± 0,045	
1979	Найба	214		1,992 ± 0,040	
			4		1,39
	Фирсовка	243		2,073 ± 0,043	
1981	Найба	474		2,148 ± 0,047	
			4		2,78**
	Фирсовка	449		2,300 ± 0,050	
1985	Найба	318		2,157 ± 0,040	
			5		3,87***
	Фирсовка	250		2,394 ± 0,046	
1985	Найба	318		2,157 ± 0,040	
			5		2,54*
	Бахура	400		2,295 ± 0,037	
1985	Фирсовка	250		2,394 ± 0,046	
			5		1,67
	Бахура	400		2,295 ± 0,037	

*P < 0,05. **P < 0,01. ***P < 0,001.

μ – показатель Животовского (1984).

Таблица 6.7. Длина тела ($\bar{x}$) и средняя гетерозиготность (N) по аллозимным локусам в трех иерстовых популяциях горбуши

Оцениваемые характеристики											
Средняя длина тела (см) и дисперсия											
Гетерозиготность											
Река (попу- ляция)	Самки			Самцы			N	H ± m	Достоверность различий		
	N	$\bar{x}$	σ	N	$\bar{x}$	σ			Достоверность различий		t _d -кри-терий
									Достоверность различий		
									Срав-нивае-мые попу-ляции	Срав-нивае-мые попу-ляции	
Бахура (1)	175	45,3	2,8	225	46,4	4,5	400	0,821 ± ± 0,019	1-2	1-2	2,57*
Фир-совка (2)	135	45,7	2,5	115	47,3	4,1	250	0,892 ± ± 0,020	1-3	1-3	3,67*
Найба (3)	480	49,3	2,4	593	50,2	4,1	785	0,730 ± ± 0,016	2-3	2-3	6,33*

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$.

Примечание. Гетерозиготность оценивалась по тем же локусам, что и в табл. 6.4. N – число исследованных рыб.

Таблица 6.8. Генетическая изменчивость природных и заводских популяций лососей

Вид, район	Природные			Заводские			Источник
	H_T	H_S	G_{ST}	H_T	H_S	G_{ST}	
<i>Salmo trutta</i>							Garcia-Marin et al., 1991
Испания	0,069	0,027	0,610	0,092	0,083	0,028	
	(4 популяции)			(4 популяции)			
Франция	0,111	0,050	0,550	0,077	0,072	0,063	Krieg, Guyomard, 1985
	(12 популяций)			(8 популяций)			
<i>Salmo salar</i>							
Бассейны Балтийского моря, Вост. и Запад. Атлантики	0,041	0,038	0,064	0,037	0,030	0,196	Stahl, 1987
	(29 популяций)			(24 популяции)			

связь между изменчивостью полигенного признака (длина тела) и интегральной структурой генотипа по совокупности аллозимных локусов (см. также: Altukhov, 1990).

Принципиально важны и материалы табл. 6.5, в которой приведены оценки соотношения полов и средней длины тела для пяти "нечетных" поколений горбуши из воспроизводящейся только естественным путем популяции р. Фирсовки. В сравнении с резко меняющейся во времени найбинской популяцией стационарное состояние стада р. Фирсовки вполне очевидно. Мы видим также, что длина тела как самцов, так и самок в р. Найбе достоверно выше, а дисперсия признака ниже, чем в соседних Фирсовке и Бахуре (табл. 6.7). В полном соответствии с этим у рыб из р. Найбы снижена величина аллозимного генотипического разнообразия (табл. 6.6).

При сравнении природных и искусственно поддерживаемых популяций атлантических лососей – семги *Salmo salar* и кумжи *S. trutta* – обнаруживаются два противоположно направленных процесса, связанных с перераспределением внутри- и межгрупповой компонент генного разнообразия (табл. 6.8). Так, у семги, воспроизводимой на рыбоводных заводах, межпопуляционная генетическая дифференциация существенно выше, а внутрипопуляционный полиморфизм ниже, чем в природных условиях. Прямо противоположная, но еще более рельефная картина характерна для испанских и французских стад кумжи. Очевидно, в

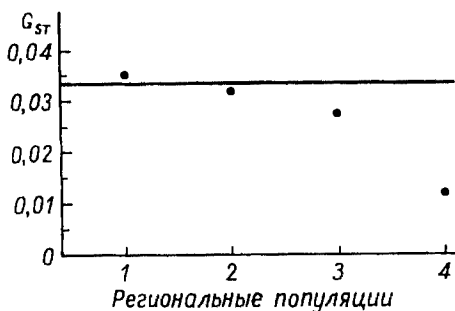


Рис. 6.8. Величины межпопуляционной генетической дифференциации G_{ST} , рассчитанные нами по 14 общим полиморфным локусам для региональных систем нерестовых популяций кеты Северо-Востока России (1), Аляски (2) и Британской Колумбии (3) (по данным: Kondzela et al., 1994; Winans et al., 1994; Wilmot et al., 1994); а также для кеты о-ва Хоккайдо (4) (по данным: Okazaki, 1982a) по 12 полиморфным локусам

Линия, параллельная оси абсцисс, отмечает средний региональный уровень G_{ST} , свойственный системам природных популяций

Рис. 6.9. Величины межпопуляционной генетической дифференциации G_{ST} в региональных системах нерестовых популяций чавычи Аляски (1), бассейна р. Юкон (2), района Орегон-Калифорния (3) (по данным: Gharrett et al., 1987; Wilmot et al., 1992; Bartley et al., 1992a)

Линия, параллельная оси абсцисс, отмечает средний уровень G_{ST} , свойственный системам природных популяций (1) и (2)

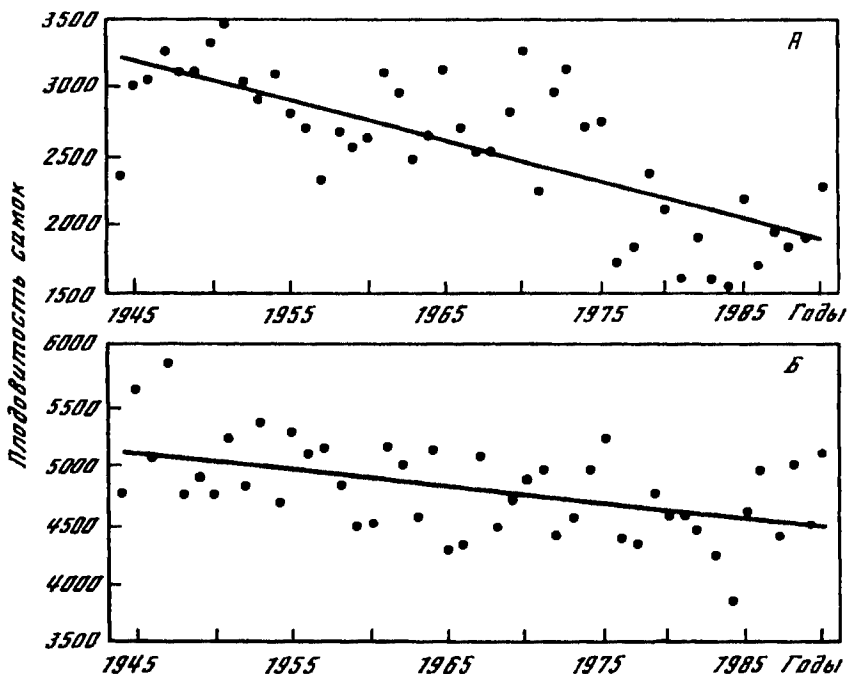


Рис. 6.10. Динамика плодовитости кижуча (А) и чавычи (Б), возвращающихся на рыбоводный завод Сус-крик (штат Вашингтон, 1944–1990 гг.) (из: Washington, Koziol, 1993)

случае с семгой рыбоводная деятельность приводит к нарастанию инбридинга, чему способствует малая численность производителей, используемых для воспроизводства (Ståhl, 1987). В случае же с кумжей нарастание внутривидовой гетерозиготности и стирание межпопуляционной генетической дифференциации (табл. 6.8) есть следствие либо перемешивания генофондов различных по происхождению маточных линий, либо отбора в пользу гетерозигот (Krieg, Guyomard, 1985; Garcia-Marin et al., 1991). В первом случае стада лососей страдают от инбридинга, во втором – от аутбридинга (Altukhov, Salmenkova, 1994).

Такие же эффекты, связанные с рыболовной деятельностью, обнаружены нами у тихоокеанских лососей. Например, оценки G_{ST} у кеты, полученные на внутривидовом уровне, оказываются у природных популяций весьма близкими и более высокими, чем этот показатель у искусственно воспроизводимых стад, преобладающих на о-ве Хоккайдо; здесь он существенно ниже по причине межзаводских перевозок оплодотворенной икры (рис. 6.8; см. также: Okazaki, 1982b).

Напротив, популяции чавычи из районов интенсивного воспроизводства (Орегон–Калифорния) отличаются от систем природных популяций более высоким значением G_{ST} . Это связано с генетическим дрейфом из-за малого числа производителей, используемых в рыболовном процессе (рис. 6.9; см. также: Bartley et al., 1992a; Waples, Teel, 1990).

Негативные последствия, связанные со снижением показателей приспособленности и продукционных свойств популяции, могут вызывать и различные воздействия в процессе искусственного воспроизводства, направленные на "повышение заводской эффективности" через увеличение скорости роста молоди у видов с длительным пресноводным периодом. Такого рода наблюдения были сделаны, например, на заводских популяциях кижуча и чавычи в США (Washington, Koziol, 1993). Увеличение скорости роста молоди в пресной воде приводит к ускорению созревания, омоложению и уменьшению средних размеров взрослых рыб в популяции. Снижается "потенциал биомассы взрослых рыб", т.е. сокращается число рыб, достигающих максимально возможного размера. При этом снижается также плодовитость самок и ухудшается качество икры (рис. 6.10, А, Б).

Обратимся теперь к генетическим последствиям трансплантаций.

6.4. ТРАНСПЛАНТАЦИИ

Пищевая ценность лососевых рыб, быстрый рост при нагуле и сильный инстинкт дома сделали их привлекательным объектом акклиматизации. Успех в отношении приживаемости в новых водоемах сопутствовал таким видам, как радужная форель *Oncorhynchus mykiss* (= *Salmo gairdneri*) и кумжа *Salmo trutta*, главным образом их пресноводным – речным и озерным – формам (MacCrimmon, 1971; MacCrimmon, Marshall, 1968, 1970; Карпевич и др., 1991; Krueger, May, 1991). Однако попытки акклиматизации тихоокеанских лососей, особенно вне их исторического ареала, за редчайшим исключением, не принесли успеха (Карпевич, 1975; Withler, 1982). Об этом, например,

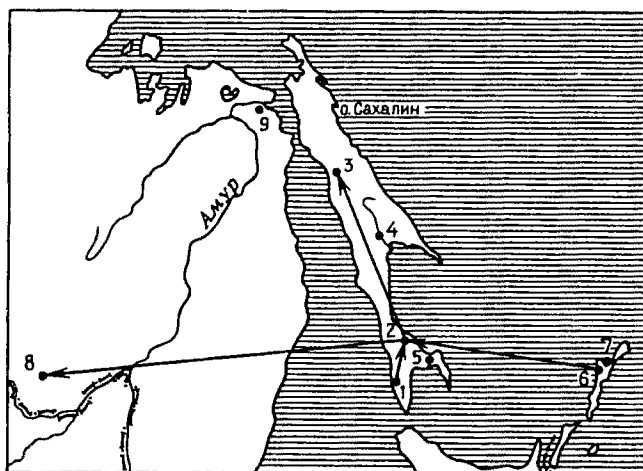


Рис. 6.11. Локализация исследованных нерестовых популяций кеты

1 — Р. Калининка; 2 — р. Найба; 3 — р. Тымь; 4 — р. Пороной; 5 — р. Ударница; 6 — р. Курилка; 7 — р. Рейдовая; 8 — оз. Теплое (р. Амур); 9 — лнмаи р. Амур. Стрелками показаны направления межзаводских перевозок оплодотворенной икры

свидетельствуют результаты столетней интродукции тихоокеанских лососей в Северную Атлантику. Интродуцированные в атлантические воды и бассейны Белого и Баренцева морей тихоокеанские лососи в большинстве случаев выживали, росли, были способны к хомингу и нересту, но их выживаемость оказалась гораздо ниже, а стрэинг выше, чем в нативных популяциях. Несмотря на порой значительный в отдельных поколениях возврат производителей, все попытки создать стабильные самовоспроизводящиеся популяции успеха не имели. Главной причиной неудач признаются условия среды, которые не были оптимальными для этих видов, причем основным лимитирующим фактором оказался температурный режим (Дягилев, Маркевич, 1979). Среди других причин называют недостаточное количество вселенцев и малый период времени для генетической адаптации к новой среде (Yves, 1992).

Рассмотрим популяционно-генетический аспект этой проблемы, опираясь прежде всего на наш собственный опыт.

Исследования проводились в 1969–1981 гг. на нескольких популяциях осенней кеты, воспроизводимых на рыбоводных заводах Дальнего Востока (рис. 6.11). Количество искусственно оплодотворенных икринок, трансплантированных из одного речного бассейна в другой, приведено в табл. 6.9.

Данные о коэффициентах возврата для популяций рек Калининки, Найбы и Курилки, т.е. об отношении количества возвращающихся производителей к количеству мальков, выпускаемых с рыбоводных заводов, собирались в течение многих лет. До момента массовых трансплантаций искусственно оплодотворенных икринок средняя величина этих коэффициентов для заводской рыбы, выращенной в родной реке, составляла 0,4–0,5% для популяции р. Найбы, 0,4% для популяции р. Калининки и 0,7% для популяции р. Курилки (Алтухов, 1974; Ефанов и др., 1979). Наши исследования включали: (1) систематический анализ генетической структуры этих популяций по ряду аллозимных локусов, количество которых возросло в ходе экспериментов до 10 генов; (2) регистрацию количества выпускаемых мальков и возвращающихся

**Таблица 6.9. Акклиматизационные перевозки икры кеты
в Сахалино-Курило-Амурском регионе**

Год	Количество перевезенной икры, млн шт.	Год	Количество перевезенной икры, млн шт.
Найба* –Калининка		Калининка–Найба	
1956	4,500	1959	4,830
1960	2,638	1964	70,610
Найба–Амур		1965	70,000
		1966	54,123
1964	22,000	1967	25,665
1967	9,000	1968	26,310
1968	98,000	1969	35,563
1969	62,00	1970	18,820
1970	17,600	1971	56,000
Найба–Тынь		Курилка–Найба	
1967	9,487	1972	30,000
Найба–Буюклинка		1973	3,500
1968	5,390	Реки о-ва Итуруп–Калининка	
1976	3,000	1976	ок. 30,000
		Тынь–Найба	
		1966	10,208

* Сначала идет название реки-"донора", затем реки-"реципиента".

Таблица 6.10. Генетические расстояния ($\times 10^4$) между популяциями кеты, участвовавшими в трансплантациях искусственно оплодотворенной икры. Расстояния рассчитаны на основе усредненных за ряд лет аллельных частот полиморфных локусов: *MDH-B1,2, *sAAT-1,2**, *LDH-A1**, *PGDH**, *mMEP-2**, *mIDHP-1**, *sIDHP-2**, *ESTD****

Река	1	2	3	4
1. Найба	0	514	52	104
2. Калининка		0	492	913
3. Курилка			0	135
4. Амур**				0

**Осенняя раса.

взрослых производителей для определения коэффициентов возврата в каждую реку; (3) генотипирование взрослых производителей для определения доли "своей" и "чужой" рыбы, полученной из трансплантированных икринок, как меры эффективности трансплантаций.

Для определения генотипов рыб по аллозимным локусам использовался электрофорез в полиакриламидном и крахмальном гелях.

Долю "чужой" рыбы находили путем оценки вклада аллелей отдельных локусов (Нил, Шелл, 1958; Алтухов, 1974) и усреднения полученных величин. Генетические расстояния между популяциями оценивали по методу Неи (Nei, 1975).

Для надежного определения различных субпопуляций в смешанной популяции после трансплантации икры важно, что генетические признаки каждого местного стада оставались постоянными (Алтухов и др., 1980; Altukhov, 1981; Салменкова и др., 1986). Каждая популяция кеты имеет свое собственное "генетическое лицо" (рис. 6.12). В табл. 6.10 даны генетические расстояния между популяциями, отражающие степень их сходства. Приведенные данные подчеркивают генетическую уникальность кеты, нерестящейся на юго-западе о-ва Сахалин (р. Калининка); эта популяция сильно отличается от всех других стад по аллельным частотам в локусах *MDH-3,4** и *ESTD**. Другие популяции имеют большую степень генетического сходства. Однако практически каждая имеет свою собственную специфическую комбинацию аллельных частот в одном или более локусах. Например, кета из р. Курилки отличается от других популяций по аллельным частотам в локусах *IDHP-2** и *IDHP-3**, в то время как кета из р. Найбы отличается по локусам *MDH-3, 4** и *IDHP-2**, а осенняя кета из р. Амур отличается по локусам *ESTD** и *IDHP-3**.

Ниже на трех примерах проследим, каким был возврат на нерест рыбы, выросшей из трансплантированных икринок и таким образом испытавшей воздействие новых условий окружающей среды.

Трансплантация икры кеты из р. Найбы (Соколовский рыболовный завод) в р. Амур (Тепловский рыболовный завод). Локусы *MDH-3,4** и *LDH-A1** были впервые исследованы у кеты из рек Найбы и Амур в 1974 г. В то время, после нескольких лет трансплантаций общим объемом около 200 млн икринок (табл. 6.9), можно было ожидать возврата рыб различных возрастных групп, принадлежащих к первому и второму поколениям. В 1974 г. 60% кеты Тепловского рыболовного завода было представлено возрастной группой 0.3. Девять выборок (от 46 до 50 особей в каждой, всего 433 рыбы) были взяты для электрофоретического анализа с интервалами в 1–3 дня на протяжении всей нерестовой миграции с 24 сентября по 10 октября. Ни одна из выборок не содержала заметной доли кеты р. Найбы (Алтухов и др., 1980). Через 15 лет, в 1989 г., выборка кеты с Тепловского рыболовного завода была опять проанализирована по семи полиморфным ферментным системам, кодируемым 10 локусами. Тепловская кета не изменилась и по-прежнему отличалась от рыбы р. Найбы, что является дальнейшим свидетельством неэффективности этой трансплантации.

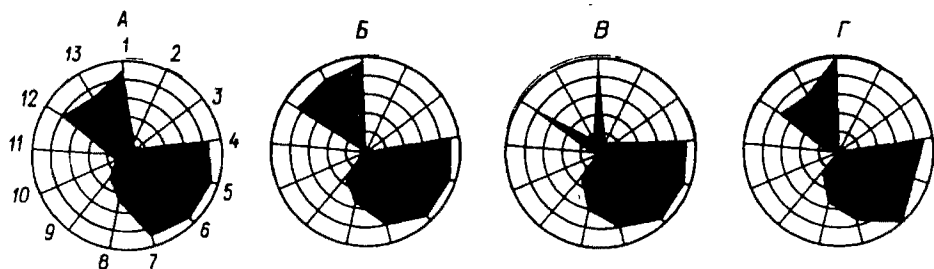


Рис. 6.12. Полигоны частот аллелей аллозимных локусов в нерестовых популяциях кеты Сахалино-Курильского региона

Частота ноль – в центре круга; частота 1 – на периметре. Радиусы: 1–3 – гомологичные аллели локуса *MDH-B1-2**; 4 – основной аллель локуса *AAT-1-2**; 5 – основной аллель локуса *LDH-A1**; 6 – основной аллель локуса *PGDH**; 7 – основной аллель локуса *mIDHP-1**; 8–11 – аллели локуса *sIDHP-2**; 12 – основной аллель локуса *mMEP-2**; 13 – аллель локуса *ESTD**. А – р. Найба; Б – р. Амур; В – р. Калининка; Г – р. Курилка

Трансплантация икры кеты из р. Курилки в реку Найбу (Соколовский рыболовный завод). Икра был трансплантирована в 1972–1973 гг. (см. табл. 6.9). Анализ по нескольким ферментным локусам проводили у кеты, вернувшейся на нерест в реку Найбу в 1976, 1980 и 1987 гг. В 1976 г. в возрастных классах 0.3 и 0.2 следовало ожидать примесь рыб, выросших из икринок, трансплантированных соответственно в 1972 и 1973 гг. В 1976 г. на протяжении нерестового хода на анализ были взяты три выборки. Аллельные частоты по локусу *LDH-A1**, которые значительно отличаются в природных популяциях рек Найбы и Курилки, сдвинулись в сторону величин, характерных для рыб из Курилки (детали см.: Алтухов и др., 1980). Следовательно, взрослая рыба курильского происхождения после трансплантации была обнаружена в нерестовом подходе в реку Найбу. Доля "чужих" рыб в Найбе, вычисленная по аллельным частотам локуса *LDH-A1**, составила 60%, хотя, возможно, она завышена в связи с тем, что выборки 1976 г. брались только из средней части нерестового хода. Рассчитанный по этой доле коэффициент возврата курильской кеты в реку Найбу был равен 0,17%, что значительно ниже по сравнению с коэффициентом возврата 0,7% для рыбы из нативной популяции реки Курилки. Коэффициент возврата определялся также путем изучения структуры чешуи, которая отличается у стад кеты из рек Курилки и Найбы (Ефанов и др., 1979). Полученная величина составила 0,11%, что близко к коэффициенту возврата, определенному с помощью аллозимного анализа.

В 1980 г. аллельные частоты, усредненные по ряду выборок, опять оказались сдвинуты в сторону значений, типичных для рыб из реки Курилки по ряду локусов (Салменкова и др., 1986). Доля курильской рыбы в реке Найбе была оценена 35% и коэффициент возврата равнялся 0,05% для второго поколения взрослых особей, происходивших из стада реки Курилки. Следовательно, по сравнению с первым, последующий возврат взрослых особей в "чужую" реку значительно снизился. В конце 70-х и начале 80-х годов Соколовский рыболовный завод получал для

разведения икру кеты с различных рыбободных заводов Сахалина, что, по-видимому, отразилось в дальнейшем на аллельных частотах заводской кеты в Найбе. Поэтому можно только отметить, что генетическое расстояние между найбинской и курильской кетой с 1980 к 1987 г. увеличилось: в 1980 г. — 50×10^{-4} , а в 1987 г. — $70,4 \times 10^{-4}$.

Низкий коэффициент возврата "чужой" рыбы, снижавшийся в последовательных поколениях, указывает на то, что трансплантация икры была неэффективной, так как трансплантированная рыба оказалась не приспособленной к новым условиям окружающей среды.

Трансплантация икры кеты из реки Курилки на Калининский рыбободный завод (р. Калининка). В 1976 г. 34 млн искусственно оплодотворенных икринок были перевезены с рыбободного завода на р. Курилке на рыбободный завод на р. Калининке. Эти две популяции отличаются по аллельным частотам ряда локусов (Салменкова и др., 1983; Altukhov, Salmenkova, 1987a) (табл. 6.11). Выборки взрослой кеты, возвращающейся на нерест на Калининский рыбободный завод, отбирались в течение всего нерестового периода в 1980 и 1981 гг. и были проанализированы по девяти аллозимным локусам.

В 1980 г. частоты аллелей в первых шести выборках, взятых в период с 3 сентября по 3 октября, были типичны для рыбы реки Калининки, но в последних двух выборках, взятых 13 и 20 октября, эти частоты стали практически идентичны тем, которые характерны для рыбы реки Курилки (табл. 6.12). Вывод о том, что кета этих выборок, взятая на позднем этапе нерестового хода в 1980 г., относящаяся к возрастной группе 0.3, произошла из трансплантированной икры курильской популяции, подтверждается также и поздним временем ее возврата на нерест, характерным для нативной популяции р. Курилки. Это находится в хорошем соответствии с результатами, полученными Оказаки (Okazaki, 1978, 1982a,b), который сообщил о сохранении аллельных частот и времени возврата, типичных для стада, трансплантированного в р. Токаши (Хоккайдо).

В 1981 г. возврат в реку Калининку взрослых рыб, относящихся к возрастной группе 0.4 и происходивших из курильской популяции, был зарегистрирован в виде примеси только в выборке от 12 октября 1981 г., т.е. в целом оказался очень незначительным. Этого следовало ожидать, поскольку для нативного курильского стада кеты типична небольшая доля пятилетних рыб (от 2 до 19%; Каев, 1981).

Анализ аллельных частот в выборках взрослых рыб из нерестового хода в р. Калининку, взятых 13 и 20 октября 1980 г., показал, что 85% составляла рыба из р. Курилки, в то время как в выборке, взятой 12 октября 1981 г., эта доля составила только 39%. В других выборках, взятых в 1980 и 1981 гг., рыба курильской популяции не обнаружена.

Статистические данные рыбободных заводов о численности нерестового хода в сочетании с результатами популяционно-генетического исследования показывают, что только 0,03% курильской рыбы, выпущенной в р. Калининку, вернулись обратно на нерест. Эта величина более чем на порядок меньше, чем соответствующие коэффициенты возврата в родные реки популяций Калининки (0,4%) и Курилки (0,7%).

Таблица 6.11. Частоты наиболее частых аллелей полиморфных локусов
в популяции кеты рек Курилки и Калининки за ряд лет

Река, год (число выборок)	Число исследо- ванных рыб	Частоты аллелей						
		<i>MDH- B1,2*</i>	<i>sAAT- 1,2*</i>	<i>LDH-A1*</i>	<i>mMEP- 2*</i>	<i>mIDHP- 1*</i>	<i>sIDHP- 2*</i>	<i>PGDH*</i>
Калининка								
1969 (3)	191	0,919						
1970 (4)	349	0,920						
1971 (4)	187	0,924		0,985				
1974 (4)	392	0,902		0,996				
1975 (2)	99	0,909		1,0				
1976 (3)	125	0,908	0,918	1,0				
1977 (3)	150	0,923	0,908	0,983			0,650	0,997
1978 (3)	148	0,910	0,935	0,993			0,685	0,997
1980 (6)**	585	0,919	0,937	0,980	0,905	0,908	0,677	0,996
1981 (5)**	492	0,910	0,927	0,989	0,883	0,898	0,662	0,990
Всего	2718	0,912	0,928	0,989	0,895	0,904	0,669	0,994
χ^2 на гетерогенность		3,08	3,82	17,59***	2,74	0,62	1,38	4,1
<i>df</i>		9	4	7	1	1	3	3
Курилка								
1970 (1)	95	0,979		0,845				
1971 (2)	81	0,985		0,810				
1972 (2)	94	0,987		0,830				
1977 (1)	31	0,968		0,871			0,484	1,0
1978 (1)	97	0,995	0,954	0,845		0,768	0,569	1,0
1979 (1)	95	0,992	0,958	0,898		0,801	0,506	1,0
1980 (1)	97	0,977	0,952	0,874	0,745	0,737	0,505	1,0
Всего	590	0,984	0,955	0,852	0,745	0,768	0,522	1,0
χ^2 на гетерогенность		4,48	0,08	7,26		2,23	2,50	
<i>df</i>		6	2	6		2	3	
Примечание. Частоты аллелей для изолюкусов <i>MDH-B1,2*</i> и <i>sAAT-1,2*</i> рассчитывали на основании равновероятного полиморфизма в каждом локусе пары (May et al., 1975); ** Средние частоты аллелей даны по выборкам, не содержащим примеси курильской кеты; *** $P < 0,01$; в этом случае значимая величина χ^2 обусловлена статистическими свойствами теста.								

Таким образом, результаты, полученные в этих экспериментах, согласуются с рассмотренными выше, и подтверждают, что трансплантация икры в другой речной бассейн не является эффективным способом создания новой самовоспроизводящейся популяции рыб на территории, уже занятой другой популяцией.

С точки зрения генетики, успешная акклиматизация после трансплантации икры должна выражаться в адаптации к новой среде. Об эффективности акклиматизации можно говорить только тогда, когда

Таблица 6.12. Частоты наиболее распространенных аллелей полиморфных локусов в популяции кеты р. Калининки

Дата	Число исследований рыб	Частоты аллелей						
		<i>MDH-B1,2*</i>	<i>sAAT-1,2*</i>	<i>LDH-A1*</i>	<i>mMEP-2*</i>	<i>mlDHP-1*</i>	<i>slDHP1-2*</i>	<i>PGDH*</i>
1980 г.								
3.09	98	0,888	0,940	0,970	0,914	0,890	0,697	1,0
13.09	97	0,917	0,955	0,977	0,914	0,910	0,655	1,0
19.09	98	0,920	0,940	0,995	0,885	0,905	0,711	0,980
25.09	96	0,913	0,895	0,975	0,880	0,919	0,662	1,0
30.09	96	0,903	0,951	0,978	0,944	0,909	0,655	0,995
3.10	100	0,917	0,943	0,985	0,895	0,900	0,680	1,0
13.10	98	0,947	0,942	0,861	0,804	0,830	0,545	1,0
20.10	100	0,967	0,958	0,876	0,795	0,795	0,475	1,0
1981 г.								
3.09	96	0,920	0,967	0,979	0,872	0,870	0,655	0,985
10.09	98	0,913	0,929	0,995	0,885	0,900	0,640	1,0
20.09	100	0,905	0,890	0,990	0,891	0,920	0,660	0,985
29.09	98	0,897	0,933	0,980	0,914	0,890	0,657	0,985
6.10	100	0,910	0,905	0,990	0,865	0,910	0,697	0,995
12.10	99	0,925	0,927	0,950	0,853	0,830	0,568	0,995
20.10	100	0,903	0,936	0,936	0,865	0,899	0,604	1,0
Примечание. См. табл. 6.11.								

будет создана самовоспроизводящаяся популяция с относительно стабильным генофондом, способная к длительному воспроизведению в поколениях. К сожалению, сведения о таких явлениях очень малочисленны и их трудно получить в отношении рыб. Тем не менее многочисленные косвенные данные свидетельствуют, что это редко случается в результате экспериментальной трансплантации икры. Риккер (Ricker, 1972) обобщил большой материал по трансплантации североамериканских популяций лососевых и показал, что возврат первого поколения в "чужую" реку – довольно частое явление, но менее выраженное, чем возврат в родную реку; в последующих поколениях возврат в чужую реку резко уменьшается или вообще не наблюдается. Горбуша, в виде оплодотворенной икры перевозимая почти ежегодно, начиная с 1956 г., с о-ва Сахалин в реки Кольского полуострова, обычно возвращалась на нерест в небольшом количестве и, как правило, в нечетные годы (Дягилев, Маркевич, 1979). Естественное воспроизводство трансплантированной горбуши почти отсутствовало.

Из многочисленных трансплантаций кеты в Японии успешными оказались лишь немногие из них в пределах Хоккайдо (по крайней мере, последствия некоторых наблюдались в течение трех поколений после трансплантации; Okazaki, 1982a). В обзоре литературы по акклиматизации тихоокеанских лососей Уитлер (Withler, 1982) приходит к выводу о том, что трансплантации, осуществлявшиеся в пределах естест-

венного ареала вида, не привели к образованию новых анадромных стад.

Все эти факты являются свидетельством уникального и консервативного характера локальных адаптаций, сформировавшихся под действием естественного отбора в течение тысяч поколений в условиях окружающей среды, с которой была связана естественная история популяции. Когда мы перемещаем часть популяции в новую среду, резерва генетической устойчивости, достаточного в одной среде, обычно не хватает в другой. Тот факт, что трансплантированная рыба возвращается на нерест в то же самое время, как если бы она возвращалась в родную реку, а генетическая структура трансплантированных рыб остается неизменной, несмотря на низкий коэффициент возврата, свидетельствуют о катастрофическом характере отбора в новых условиях.

Возникает важный вопрос: в какие периоды жизненного цикла естественный отбор делает трансплантацию неэффективной? К сожалению, прямых наблюдений за уровнем смертности трансплантированных икринок во время их инкубации на рыбоводных заводах нет, хотя рыбоводы утверждают, что по выживаемости эти икринки не отличаются от икринок нативных рыб, разводимых на том же самом заводе. Более того, уровни смертности нативной и "чужой" молоди в эстуариях рек не известны. Вполне вероятно, что отбор наиболее интенсивен именно в этот период жизненного цикла и что местная рыба более успешно участвует в конкуренции за пищу.

Можно ли повысить эффективность трансплантации, особенно в тех случаях, когда необходимо восстановить разрушенное стадо или создать новое? Наши знания относительно генетики природных популяций позволяют предложить рабочую гипотезу для экспериментальной проверки в дальнейших исследованиях: эффективность акклиматизации должна быть связана со степенью генетического сходства популяций, имеющих общее происхождение. Именно такие популяции могут оказаться относительно взаимозаменяемыми, поскольку для них наиболее вероятно и сходство биологических и экологических характеристик, таких как половая и возрастная структура, время нерестового хода, требования к определенным физическим и химическим свойствам среды для успешного эмбрионального развития, сравнимые уровни устойчивости к заболеваниям и т.д.

Как правило, генетическое сходство между популяциями коррелирует с их географической близостью (см. например: Kijima, Fujio, 1982; гл. 5), и чем ближе друг к другу расположены популяции, тем вероятнее и сходство их локальных адаптаций. Действительно, как показано для кижуча, возврат рыбы после трансплантации в "чужую" реку оказался отрицательно связанным с географическим расстоянием, на которое осуществлялась трансплантация из "родной" реки (Reisenbichler, 1988).

Следует также учесть, что при трансплантации икры обычно используется лишь часть генетического разнообразия популяционной системы. Следовательно, возможность адаптации к новой среде заведомо ограничивается в той мере, в какой адаптация связана с генетическим разнообразием.

В тех редких случаях, когда трансплантации оказываются успешными, мы не должны недооценивать следующие важные обстоятельства. Во-первых, мы до сих пор не располагаем надежными данными долгосрочных наблюдений за судьбой трансплантантов (например, горбуши, трансплантированной в Великие Озера Северной Америки), имея в виду, что в природе время измеряется поколениями, а не годами. Во-вторых, так называемые успешные акклиматизации могут иметь неблагоприятные экологические последствия, так как местные популяции или виды часто при этом вытесняются. Это происходит в результате конкуренции за пищу и места для нереста, подчас вследствие хищничества вселенных видов по отношению к местным и других разнообразных взаимодействий и связей между интродуцентами и местной фауной (см., например, обзор: Krueger, May, 1991). Особенно опасно нередко сопутствующее трансплантациям распространение инфекционных и летальных заболеваний, к которым нативные виды не иммунны. История аквакультуры лососевых в Норвегии служит одним из примеров такого рода (Sattaur, 1989; Heggberget et al., 1993).

Мы должны признать, что, несмотря на важные генетические данные, подтверждающие неэффективность многочисленных трансплантаций, и несмотря на ясную точку зрения Международного Союза по сохранению природы и природных ресурсов (A World Conservation Strategy, Second Draft, IUCN, Morges, Switzerland, 1978), который считает акклиматизацию организмов в новых местах формой "биологического загрязнения" окружающей среды, до сих пор нет полного согласия между учеными и промышленниками. Между тем, разрушение уникальных генофондов естественных популяций продолжается. Неудивительно, что число видов, называемых редкими, критически возрастает. Учитывая жизненную необходимость сохранения биологического разнообразия и реализации стратегии выживания, мы должны предпринять все усилия, чтобы остановить деструктивные процессы, вызываемые "биологическим загрязнением", разработать более тонкие способы решения жизненно важной задачи восстановления исчезнувших популяций. Этот подход должен основываться на принципах популяционной генетики.

Итак, мониторинг природных популяций хозяйственно ценных рыб вскрывает довольно однотипную картину изменений при антропогенных воздействиях. Практически во всех изученных случаях имеют место *неблагоприятные генетические процессы, т.е. такой тип воспроизводства видовых генофондов, при котором нарушается оптимальное соотношение внутри- и межпопуляционной компонент генного разнообразия, утрачивается память о прошлом состоянии*. Эти процессы порождаются игнорированием в хозяйственной деятельности исторически сложившейся субпопуляционной структуры. Даже рыболовная практика, преследующая, казалось бы, благородную цель – искусственное воспроизводство биологических ресурсов – может приводить к нежелательным последствиям. Они связаны с перераспределением генетического разнообразия таким образом, что его внутривидовая компонента (H_S) уменьшается, тогда как межвидовая (G_{ST}) нарастает. Ситуация –

типичная для лососевых рыболовных заводов, использующих либо недостаточное число производителей и тем самым провоцирующих инбридинг, либо ведущих бессознательный отбор в пользу гомозигот, что, по сути, одно и то же. Этот процесс *инадаптивен* и может привести к необратимой деградации популяций даже после прекращения соответствующего воздействия.

Перераспределение компонент генного разнообразия за счет увеличения внутрипопуляционной гетерозиготности обнаруживается при мониторинге самовоспроизводящихся популяций – объектов промышленного рыболовства, а также при искусственном воспроизводстве атлантических лососей на рыболовных заводах и при садковом выращивании (Altukhov, Salmenkova, 1994). Этот процесс *адаптивен*, однако конечный его результат – также деградация популяций, ибо плата за адаптацию оказывается непомерно большой, например, – замена проходных (мигрирующих) высокопродуктивных популяций малопродуктивными жилыми формами или увеличивающаяся смертность на ранних стадиях онтогенеза (Altukhov, 1991; Ryman, Utter, 1987; Алтухов и др., 1991; Altukhov, Salmenkova, 1994). Между тем своевременное прекращение неблагоприятного внешнего воздействия оставляет шанс для восстановления нарушенной субпопуляционной структуры и нормализации генетических процессов в популяционной системе.

Здесь важно подчеркнуть одно очень существенное обстоятельство, лишь частично затронутое в главе 5, когда мы обсуждали черты сходства и различия генетических процессов в популяционных системах биологических видов, с одной стороны, и человека – с другой. Становится очевидным, что человек как творец и одновременно как субъект истории своей хозяйственной деятельностью порождает в природных видах те же самые генетические процессы, что регистрируются ныне и в его собственных популяциях: эволюцию к двум предельным состояниям структуры – к панмиксии или же крайней подразделенности, когда стираются либо чрезмерно гипертрофируются межпопуляционные различия. Как показано исследованиями генетики популяций человека, процесс первого типа характерен для народонаселения Зарубежной Европы, где происходит "свертывание" межпопуляционных различий и нарастает внутрипопуляционный полиморфизм ($\bar{F}_0 = 0,0279$). Процесс второго типа характерен для коренных монголоидных популяций Северной Азии и Америки ($\bar{F}_0 = 0,081$ и $0,082$ соответственно), которые уже находятся вблизи предела пространственной дифференциации (Рычков и др., 1982; Рычков, Яцук, 1983). Ясно, что эти процессы – суть плата за "цивилизацию" в одном случае и за "примитивный образ жизни" – в другом. Какое из двух состояний предпочтительнее для человеческого общества – предмет особого обсуждения, он выходит за рамки данной книги. Но в части, касающейся природных видов, ответ на заданный вопрос напрашивается сам собой: *оба процесса ведут к снижению приспособленности или даже к деградации, приближая системы популяций к крайним пределам поддержания ими своей целост-*

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучая популяции лососевых, мы постарались выявить те черты их биологии и протекающих в них генетических процессов, которые свойственны именно природным сообществам, еще не разрушенным в полной мере антропогенными воздействиями. Такие популяции, взаимодействуя с окружающей средой, поддерживают с ней динамическое равновесие. Важнейшее условие этого равновесия и, следовательно, стабильности популяций – их системная организация, связанная с подразделенностью на полуизолированные, иерархически соподчиненные совокупности субпопуляционных единиц разной степени сложности. Поскольку биологические особенности популяций суть производные их исторически сложившихся генофондов, генетическая устойчивость популяции во времени отражает устойчивость таких ее важных параметров, как репродуктивная численность, половая и возрастная структура, продолжительность жизни и темп смены поколений, коэффициент воспроизводства. Очевидно, в подобной системе должна быть уравновешена и величина генетического груза – менее приспособленные генотипы неизбежно выщепляются и элиминируются в процессе длительного исторического развития.

Такой тип генетического процесса может быть назван *нормальным*, так как биологическому успеху популяции в смысле ее устойчивого воспроизведения во времени ничто не угрожает. Одновременно генетические и определяемые ими биологические параметры популяционной системы поддаются долгосрочному прогнозированию и доступны регулированию.

Что принципиально важно для устойчивого существования популяционных систем? Как следует из предшествующего изложения, это равновесие процессов дифференциации и интеграции их генофондов. В природе, в условиях нормально колеблющейся среды, оно достигается путем отрицательной обратной связи между такими параметрами популяционной системы, как численность ее структурных компонентов и интенсивность миграции в них генов из общего генного пула. Этот механизм поддерживает генетическое разнообразие системы на том оптимальном уровне, который обеспечивает ей максимальную адаптацию к внешней среде. Оптимальный уровень генетического разнообразия популяционной системы подразумевает не только определенное соотношение гомозиготных и гетерозиготных генотипов в ее генофонде, но и устойчивое, также авторегулируемое соотношение его внутрипопуляционной и межпопуляционной компонент. У ряда видов лососевых обнаруживаются проявления механизма поддержания стабильной вели-

чины межпопуляционной компоненты генетического разнообразия на различных уровнях иерархии популяционной структуры. И это, очевидно, можно расценивать как свидетельство еще сохраняющегося, естественно сложившегося состояния генофондов некоторых популяционных систем.

Соотношение внутри- и межгрупповой компонент наследственной изменчивости, характерное для популяционной системы в условиях *нормального* генетического процесса, есть точка отсчета при регистрации тех или иных негативных генетических изменений, как это было показано например, в гл. 6, при анализе воздействий на популяции селективного промысла, селективного искусственного воспроизводства или трансплантаций. Негативные генетические изменения в популяциях лососей, вызываемые различными типами человеческой деятельности, деформируют эволюционно сложившуюся структуру и объем генетической памяти в популяционных системах.

Действительно, рассмотренные выше результаты генетического мониторинга лососевых видов удручающи: эволюционно-сложившиеся уровни генного разнообразия нарушаются не только в процессе промысла, но и при вполне благих намерениях, связанных с искусственным воспроизводством стад на рыбоводных заводах. Во всех случаях непропорциональное изъятие одних генотипов и недоиспользование других либо их неравномерное воспроизводство порождают неблагоприятные процессы, приводящие к снижению приспособленности популяций. Механизм, лежащий в основе открытых явлений, сопряжен не только с уменьшением генетического разнообразия, но и с его увеличением по отношению к исторически сложившемуся оптимуму.

Есть основания утверждать, что во многих случаях или, по крайней мере, в тех из них, когда внутрипопуляционный полиморфизм сокращается, а аинадаптивная пространственная дифференциация нарастает, пределы допустимых генетических изменений уже пройдены. В этом выводе – главный элемент делаемого нами долгосрочного прогноза генетических последствий антропогенного давления на природные популяции. Очевидно, прогноз неблагоприятен. *Поэтому, в противовес существующим представлениям о продолжающейся эволюции биосферы, мы склонны сделать иной вывод – о происходящей на наших глазах деградации биосферы.* Чтобы этого не допустить, нужно пересмотреть стратегию взаимодействия Человека с Природой. Полученные данные подсказывают, что это взаимодействие должно строиться таким образом, чтобы не разрушалась системная организация популяций, а внутри- и межпопуляционное генное разнообразие удерживалось на оптимальном уровне. Такой подход предполагает: *1) сохранение генетического разнообразия еще уцелевших популяционных систем в процессе их промысла и искусственного воспроизводства (неистощительное природопользование); 2) восстановление тех систем, чья структура уже нарушена; 3) создание новых систем популяций в тех регионах, где существуют необходимые естественно-исторические и экономические условия.*

Эти принципы сохранения эволюционно-сложившегося оптимального разнообразия должны быть справедливы для любых уровней биологической интеграции, включая экосистемный. Антропогенное давление испытывает биосфера в целом, но только популяции – исторически сложившиеся, самовоспроизводящиеся внутривидовые группировки особей – являются объектом непосредственных внешних воздействий. Мы полагаем, что важнейшее условие стабильности любой экосистемы то же самое, что и популяционной системы отдельного вида – саморегуляция через взаимодействие относительно независимых структурных компонентов, обменивающихся друг с другом информацией о своем собственном состоянии и о состоянии окружающей среды. Только на основе сохранения, восстановления и имитации исторически обусловленных направлений и интенсивности этих информационных потоков возможны как длительное существование охраняемого или вновь создаваемого сообщества, так и его способность целесообразно реагировать на те или иные внешние воздействия, не выходящие за пределы исторического оптимума.

Такой подход основывается на понимании принципиальных отличий исторического процесса от эволюционного (Алтухов, Корочкин, Рычков, 1996). Человеческая история, по крайней мере, в фазе генетической дифференциации вида, есть процесс квазистационарный, не имеющий перерывов постепенности. Равновесие вовлеченных в него популяций возможно лишь как динамическое. С утратой генетического родства они дивергируют во времени, теряя гены общего происхождения.

Совсем иное имеет место в случае с природными популяциями. Быстро проходя динамическую фазу развития, они пребывают затем в стационарном состоянии, включаясь в биогеоценоз. Их внутреннее генное разнообразие, соотношение его внутри- и межгрупповой компонент остается величиной постоянной, сохраняя тем самым глубокую память о предковых генофондах. Неудивительно поэтому, что в условиях нормально колеблющейся природной среды в нативных популяционных системах нет строго векторизованных микроэволюционных процессов, а функционируют лишь различные стабилизационные механизмы, препятствующие случайной фиксации генов. Направленные процессы реорганизации генетической структуры популяций – это прежде всего результат мощных антропогенных воздействий.

Иными словами, невозможно поставить знак равенства между естественной изменчивостью, внутренне присущей жизни, и теми изменениями, которые привносит в нее преобразующая деятельность человека. Не учитывая этого обстоятельства, нельзя разобраться в том, что происходит сегодня с генофондами природных популяций. Отсутствие ясных представлений о норме (оптимуме) – нормальном состоянии или нормальном процессе – лишает нас памяти о прошлом состоянии как необходимой точке отсчета в оценке смысла происходящих генетических изменений и их близких или отдаленных последствий.

Напротив, когда такая точка отсчета найдена, открывается реальная возможность сформулировать рассмотренные выше принципы сохранения и рационального использования популяционных генофондов.

Эти принципы – основа зарождающейся на наших глазах новой научной дисциплины – *природоохранной генетики*. Опираясь на соответствующие подходы, мы можем внедрить в нашу практическую деятельность такие способы промышленного использования, искусственного воспроизводства и акклиматизации популяций, чтобы открылась возможность перейти к интенсивному типу хозяйствования. Но это осуществимо лишь в том случае, если учитываются особенности популяционной структуры видов и сохраняется их исторически сложившаяся наследственная гетерогенность, поддерживаются те внутренние авторегуляционные механизмы, которые обеспечивают их эффективную адаптацию в условиях нормально колеблющейся природной среды. Только на таком пути возможна практическая реализация разумной хозяйственной стратегии, имеющей целью не одно лишь извлечение экономической выгоды, но и неограниченно долгое сохранение естественных популяций, подлинное управление ими. Имеющиеся на сегодняшний день знания о системной организации популяций и протекающих в них генетических процессах открывают реальную возможность создания эффективных компьютерных моделей, позволяющих осуществлять управление лососевым хозяйством как на локальном, так и на региональном уровне.

Если эта книга хотя бы частично сможет способствовать внедрению такой стратегии в лососевое хозяйство, авторы будут считать стоявшую перед ними задачу выполненной.

- Азбелев В.В. Материалы по биологии семги Кольского полуострова и ее выживаемости // Тр. Поляр. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 1960. Вып. 12. С. 5–70.
- Айала Ф., Кайгер Д. Современная генетика. М.: Мир, 1987. Т. 1. 295 с.
- Александров С.М. Остров Сахалин. М.: Наука, 1973. 182 с. (История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока).
- Алексеев А.П. Мировой промысел и товарное выращивание лососевых рыб // Современное состояние исследований лососевидных рыб. Тольятти: ИЭВБ, 1988. С. 7–9.
- Алтухов Ю.П. Об иммуногенетическом подходе к проблеме внутривидовой дифференциации у рыб // Успехи соврем. генетики. М.: Наука, 1969а. Вып. 2. С. 161–195.
- Алтухов Ю.П. О соотношении моно- и полиморфизма в микроэволюции рыб // ДАН СССР. 1969б. Т. 189, № 5. С. 1115–1117.
- Алтухов Ю.П. Локальные стада рыб как генетически стабильные популяционные системы // Биохимическая генетика рыб. Л.: Ин-т цитологии АН СССР, 1973. С. 43–53.
- Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 245 с.
- Алтухов Ю.П. Проблемы популяционно-генетической организации вида у рыб // Журн. общ. биологии. 1977. Т. 38, № 6. С. 893–907.
- Алтухов Ю.П. Наследственная гетерогенность популяций тихоокеанских лососей и ее значение для теории и практики регулируемого рыбного хозяйства // Генетика и размножение морских животных. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981а. С. 20–28.
- Алтухов Ю.П. Генетический мониторинг популяций в связи с состоянием среды // Генетика и благосостояние человечества. М.: Наука, 1981б. С. 205–220.
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1983а. 279 с.
- Алтухов Ю.П. Системная организация популяций и ее значение для сохранения и рационального использования генетического фонда биосферы // Прикладные аспекты программы "Человек и биосфера". М.: ВИНТИ, 1983б. С. 97–121.
- Алтухов Ю.П. Концепция адаптивной нормы популяций и проблема аутбридинга // Вестн. АМН СССР. 1984. № 7. С. 16–21.
- Алтухов Ю.П. Молекулярная эволюция популяций // Молекулярные механизмы генетических процессов. М.: Наука. 1985. С. 100–131.
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1989а. 328 с.
- Алтухов Ю.П. Балансирующий отбор как фактор поддержания аллозимного полиморфизма // Успехи соврем. биологии. 1989б. Т. 107. С. 323–340.
- Алтухов Ю.П. Генетические последствия селективного рыболовства // Генетика. 1994. Т. 30, № 1. С. 5–21.
- Алтухов Ю.П. Внутривидовое генетическое разнообразие: Мониторинг и принципы сохранения // Там же. 1995. Т. 31, № 10. С. 1331–1357.
- Алтухов Ю.П. Гетерозиготность генома, скорость полового созревания и продолжительность жизни // Докл. РАН. 1996. Т. 348, № 6. С. 842 – 845.
- Алтухов Ю.П., Апекин В.С., Лиманский В.В. Основные принципы исследования внутри- и межвидовой дифференциации рыб серологическими методами // Вопросы физиологии рыб Черного и Азовского морей. М.: Пищ. пром-сть, 1964. С. 53–71.
- Алтухов Ю.П., Бернашевская А.Г. Экспериментальное моделирование динамики генных частот в системе полуизолированных популяций // ДАН СССР. 1978. Т. 238, № 3. С. 712–714.
- Алтухов Ю.П., Бернашевская А.Г. Экспериментальное моделирование генетических процессов в популяционной системе *Drosophila melanogaster*, соответствующей кольцевой ступенчатой модели. 1. Стабильность аллельного состава и периодическая

- зависимость изменчивости частот аллелей от расстояния // Генетика. 1981. Т. 17, № 6. С. 1052–1059.
- Алтухов Ю.П., Бернашевская А.Г., Милишников А.Н. и др. Экспериментальное моделирование генетических процессов в популяционной системе *Drosophila melanogaster*, соответствующей кольцевой ступенчатой модели // Там же. 1979. Т. 15, № 4. С. 646–655.
- Алтухов Ю.П., Бланк М.Л. Компьютерное моделирование генетических процессов в структурированных популяциях // ДАН СССР. 1991. Т. 219, № 6. С. 1467–1472.
- Алтухов Ю.П., Бланк М.Л. Генетическая динамика популяционных систем с изменяющимися параметрами структуры и отбора // Там же. 1992. Т. 326, № 6. С. 1068–1072.
- Алтухов Ю.П., Варнавская Н.В. Адаптивная генетическая структура и ее связь с внутривидовой дифференциацией по полу, возрасту и скорости роста у тихоокеанского лосося – нерки, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Генетика. 1983. Т. 19, № 3. С. 796–807.
- Алтухов Ю.П., Дуброва Ю.Е. Биохимический полиморфизм популяций и его биологическое значение // Успехи соврем. биологии. 1981. Т. 91, № 3. С. 467–480.
- Алтухов Ю.П., Калабушкин Б.А. Стабильный полиморфизм в современной и ископаемой популяциях моллюска *Littorina squalida* // Докл. АН СССР. 1974. Т. 215, № 6. С. 1477–1480.
- Алтухов Ю.П., Корочкин Л.И., Рычков Ю.Г. Наследственное биохимическое разнообразие в процессах эволюции и индивидуального развития // Генетика. 1996. Т. 32, № 6. С. 1450–1473.
- Алтухов Ю.П., Курбатова О.Л. Наследственность человека и окружающая среда // Наследственность человека и окружающая среда. М.: Наука, 1984. С. 7–34.
- Алтухов Ю.П., Курбатова О.А. Проблема адаптивной нормы в популяции человека // Генетика. 1990. Т. 26. С. 583–598.
- Алтухов Ю.П., Лиманский В.В., Паюсова А.Н. и др. Иммуногенетический анализ внутривидовой дифференциации европейского анчоуса, обитающего в Черном и Азовском морях. 1. Группы крови анчоуса и возможный механизм их генного контроля // Там же. 1969а. Т. 5, № 4. С. 50–64.
- Алтухов Ю.П., Лиманский В.В., Паюсова А.Н. и др. Иммуногенетический анализ внутривидовой дифференциации европейского анчоуса, обитающего в Черном и Азовском морях. 2. Элементарные популяции анчоуса и их место в генетико-популяционной структуре вида // Там же. 1969б. Т. 5, № 5. С. 81–94.
- Алтухов Ю.П., Межжерин С.В., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Воздействие селективного рыбоводства на адаптивную генетическую и биологическую структуру популяции горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) // Там же. 1989. Т. 25, № 10. С. 1843–1853.
- Алтухов Ю.П., Найдич В.А., Животовский Л.А. Машинное моделирование случайного дрейфа и миграции генов в системе частично изолированных популяций // Там же. 1984. Т. 20, № 4. С. 605–609.
- Алтухов Ю.П., Победоносцева Е.Ю. Экспериментальное моделирование генетических процессов в подразделенных популяциях // ДАН СССР. 1978. Т. 238, № 2. С. 466–469.
- Алтухов Ю.П., Победоносцева Е.Ю. Исследование биологических особенностей экспериментальной популяционной системы *Drosophila melanogaster* // Журн. общ. биологии. 1979а. Т. 40, № 3. С. 368–376.
- Алтухов Ю.П., Победоносцева Е.Ю. Особенности генетического процесса в экспериментальной популяционной системе *Drosophila melanogaster* // Там же. 1979б. Т. 40, № 6. С. 916–923.
- Алтухов Ю.П., Пудовкин А.И., Салменкова Е.А., Коновалов С.М. Стационарность распределений частот генов лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутаза в системе субпопуляций локального стада рыб (на примере *Oncorhynchus nerka* Walb.). 2. Случайный дрейф генов, миграция и отбор как факторы стационарности // Генетика. 1975б. Т. 11, № 4. С. 54–62.
- Алтухов Ю.П., Рычков Ю.Г. Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность и изменчивость // Журн. общ. биологии. 1970. Т. 31, № 5. С. 507–525.

- Алтухов Ю.П., Рычков Ю.Г. Генетический мономорфизм видов и его возможное биологическое значение // Там же. 1972. Т. 33, № 3. С. 281–300.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Картавцев Ю.Ф. Связь аллозимной гетерозиготности с жизнеспособностью и скоростью роста горбуши // Цитология и генетика. 1991. Т. 25, № 1. С. 47–51.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Коновалов С.М., Пудовкин А.И. Стационарность распределений частот генов лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутазы в системе субпопуляций локального стада рыб (на примере *Oncorhynchus nerka* Walb.). 1. Стабильность стада в поколениях при одновременной изменчивости слагающих их структуру субпопуляций // Генетика. 1975а. Т. 11, № 4. С. 44–53.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. и др. О числе мономорфных и полиморфных локусов в популяции кеты – одного из тетраплоидных видов тихоокеанских лососей // Там же. 1972. Т. 8, № 2. С. 251–259.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Ефанов В.Н. Генетическая дифференциация и популяционная структура горбуши Сахалино-Курильского региона // Биология моря. 1983. № 2. С. 46–51.
- 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., Рябова Г.Д., Куликова Н.И. Генетическая дифференциация популяций кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) и эффективность некоторых акклиматизационных мероприятий // Биология моря. 1980. № 3. С. 23–38.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Сачко Г.Д. Дупликация и полиморфизм генов лактатдегидрогеназы у тихоокеанских лососей // ДАН СССР. 1970. Т. 195, № 3. С. 711–714.
- Алтухов Ю.П., Сусков И.И., Афанасьев К.И. и др. Частота редких электрофоретических белковых вариантов у человека в норме и врожденной патологии // Генетика. 1985. Т. 21, № 12. С. 2031–2043.
- Андряшичева М.А. Концепция сохранения генофонда природных популяций рыб. СПб.: ГосНИОРХ, 1996. 66 с. (Науч. тетр. / Федерал. селекц.-генет. центр рыбоводства; № 2).
- Антонова В.П. Биологическая оценка нерестовой семги р. Печоры // Экология и систематика лососевидных рыб. Л.: Наука, 1976. С. 5–8.
- Антонова В.П., Чуксина Н.А. Влияние промысла на уловы, возврат потомства и структуру нерестовых стад семги реки Печора // Исследования популяционной биологии и экологии лососевых рыб водоемов Севера. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1985. С. 5–10.
- Бакистанский Э.Л. Горбуша в озере // Науч.-техн. бюл. ПИНРО. 1962. № 2(22). С. 46–47.
- Бакистанский Э.Л., Кловач Н.В., Лепская В.А. Миграции атлантического лосося // Биологические основы распределения промысловых и кормовых животных. М.: ВНИРО, 1991. С. 94–116.
- Балановская Е.В., Рычков Ю.Г. Этническая генетика: Адаптивная структура генофонда народов мира по данным о полиморфных генетических маркерах человека // Генетика. 1990. Т. 26, № 4. С. 739–748.
- Баранова Ю.П., Бискэ С.Ф. Северо-Восток СССР. М.: Наука, 1964. 289 с. (История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока).
- Бачевская Л.Т. Межпопуляционные различия и внутривидовая дифференциация кеты севера Охотского моря: Дис. ... канд. биол. наук. Магадан, 1990. 145 с.
- Берг Л.С. Материалы по биологии семги // Изв. ВНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1935. Т. 20. С. 3–114.
- Берг Л.С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых // Тр. ЗИН АН СССР. 1940. Т. 5, № 2. С. 87–517.
- Берг Л.С. О происхождении форелей и других пресноводных лососевых // Памяти академика С.А. Зернова. Л.: Изд-во АН СССР, 1948а. С. 159–172.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948б. Ч. 1. 467 с.

- Беспалый В.Г., Глушкова О.Ю. Северо-Восток // Четвертичные оледенения на территории СССР. М.: Наука, 1987. С. 62–69.
- Билак А. Восстановление популяций атлантического лосося *Salmo salar* L. в Канаде // Сб. науч. трудов ГОСНИОРХ. 1992. Вып. 304. С. 85–99.
- Бирман И.Б. Морские миграции и происхождение сезонных рас проходных лососей (*Salmonidae*) // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21, вып. 1. С. 37–48.
- Бирман И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат. 1985. 208 с.
- Бланк М.Л., Алтухов Ю.П. Генетическая динамика в популяциях со сложной миграционной структурой // ДАН СССР. 1992. Т. 324, № 6. С. 122–126.
- Брайцева О.А. Стратиграфия четвертичных отложений и оледенения Камчатки. М.: Наука, 1968. 226 с.
- Бушуев В.П. Двухкомпонентность гемоглобинов лососевых как отражение их тетраплоидного происхождения // Биохимическая генетика рыб. Л.: Ин-т цитологии АН СССР, 1973. С. 62–66.
- Бушуев В.П., Омельченко В.Т., Салменкова Е.А. Видоспецифичность и внутривидовая константность электрофоретических свойств и теплоустойчивости гемоглобинов некоторых рыб отряда *Clupeiformes* // Журн. общ. биологии. 1975. Т. 36, № 4. С. 569–578.
- Варнавская Н.В. Адаптивная генетическая структура и ее связь с внутривидовой дифференциацией по полу, возрасту и скорости роста у тихоокеанского лосося иерки. *Oncorhynchus nerka* (Walb.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 21 с.
- Варнавская Н.В. Изменчивость частот 19 полиморфных генов в популяциях нечетного поколения тихоокеанского лосося горбуши (*Oncorhynchus gorbusha* Walbaum) Камчатки и Северной Америки // Генетика. 1992. Т. 28, № 9. С. 127–140.
- Васильев В.П. О полиплоидии у рыб и некоторые вопросы эволюции кариотипов лососевых (*Salmonidae*) // Журн. общ. биологии. 1977. Т. 38, № 3. С. 380–392.
- Васильев В.П. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука, 1985. 300 с.
- Вивер Д.Е., Столт Л.В. Восстановление и хозяйственное использование атлантического лосося *Salmo salar* L. в США // Сб. науч. трудов ГОСНИОРХ. 1992. Вып. 304. С. 61–84.
- Викторовский Р.М. Хромосомные наборы кунджи (*Salvelinus leucomaenis*) и мальмы (*Salvelinus malma*) (*Salmoniformes*, *Salmonidae*) // Зоол. журн. 1975. Т. 54, № 5. С. 787–789.
- Викторовский Р.М. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М.: Наука, 1978. 110 с.
- Викторовский Р.М., Бачевская Л.Т., Ермоленко Л.Н. и др. Генетическая структура популяций кеты Северо-Востока СССР и проблемы рационального использования ее запасов // Биология моря. 1986. № 2. С. 51–59.
- Викторовский Р.М., Глубоковский М.К. Механизмы и темпы видообразования у гольцов рода *Salvelinus* (*Salmonidae*, *Pisces*) // ДАН СССР. 1977. Т. 235, № 4. С. 946–949.
- Владимиров В.И. Форель из диатомовых отложений плиоцена Армении // Докл. АН АрмССР. 1946. Т. 4, № 4. С. 123–128.
- Владимиров В.И. Ручьевая форель Армении и ее отношение к другим представителям рода *Salmo* // Тр. Севан. гидробиол. станции. 1948. Т. 10. С. 87–178.
- Воронцов Н.Н. Эволюция кариотипа // Руководство по цитологии. М.; Л.: Наука, 1966. Т. 2. С. 359–389.
- Воронцов Н.Н. Синтетическая теория эволюции: Ее основные источники, постулаты и нерешенные проблемы // ЖВХО. 1980. Т. 25, № 3. С. 295–314.
- Воронцов Н.Н. Теория эволюции: Истоки, постулаты и проблемы. М.: Знание, 1984. 64 с. (Биология; № 7).
- Вронский Б.Б. Материалы о размножении чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) р. Камчатка // Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12, вып. 2(73). С. 293–308.
- Гагальний Н.Г. Биохимический полиморфизм камчатской горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walb.). 1. Частоты аллелей полиморфных локусов в генерации нечетного года // Генетика. 1985. Т. 21, № 5. С. 854–860.
- Гагальний Н.Г. Биохимический полиморфизм камчатской горбуши *Oncorhynchus gorbusha*

- (Walb.). 2. Частоты аллелей полиморфных локусов в генерации четного года // Там же. 1986. Т. 22, № 12. С. 2839–2846.
- Гагальчий Н.Г. Наследование печеночной изоцитратдегидрогеназы у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) // Там же. 1988. Т. 24, № 2. С. 324–330.
- Гиляров М.С. Экологические и эволюционные признаки в систематике и филогенетике насекомых // Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35, № 1. С. 13–33.
- Гинатулина Л.К., Максимович А.А. Наследование митохондриальной ДНК у искусственных гибридов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) и сига *Oncorhynchus masou* (Brew.) // Генетика. 1994. Т. 30, № 9. С. 1248–1250.
- Гинатулина Л.К., Маишкин С.А. Исследование внутривидового полиморфизма митохондриальной ДНК кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) из Приморья и Сахалина // Там же. 1990. Т. 26, № 4. С. 729–738.
- Глазко В.И., Созинов И.А. Генетика изоферментов животных и растений. Киев: Урожай, 1993. 528 с.
- Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб. Л.: Наука, 1995. 341 с.
- Глубоковский М.К., Глубоковская Е.В. Пути эволюции тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* Suckley // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 5–66.
- Глубоковский М.К., Животовский Л.А. Популяционная структура горбуши: Система флуктуирующих стад // Биология моря. 1986. № 2. С. 39–44.
- Глубоковский М.К., Животовский Л.А. Популяционная организация горбуши: Факты и модели // Генетика в аквакультуре. Л.: Наука, 1989. С. 47–67.
- Глубоковский М.К., Животовский Л.А., Викторовский Р.М. и др. Популяционная организация горбуши // Генетика. 1989. Т. 25, № 7. С. 1275–1284.
- Глушкова О.Ю. Морфология и палеогеография позднелайстоценовых оледенений Северо-Востока СССР // Плейстоценовые оледенения Востока Азии. Магадан: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 28–43.
- Горшков С.А. Некоторые особенности внутривидовой структуры у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmoniformes, Salmonidae) 2. Морфологическая изменчивость и пространственная обособленность нерестовых группировок // Зоол. журн. 1988. Т. 67, № 4. С. 576–588.
- Горшков С.А., Дорофеева Е.А., Клюканов В.А., Куликова Н.И. Остеологические особенности тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19, вып. 6. С. 963–982.
- Горшкова Г.В., Горшков С.А. Хромосомный полиморфизм горбуши четных и нечетных лет // ДАН СССР. 1983. Т. 273, № 4. С. 1023–1024.
- Горшкова Г.В., Горшков С.А. Кариотипы камчатских благородных лососей рода *Salmo* // Вопр. ихтиологии. 1985. Т. 25, вып. 4. С. 553–560.
- Горшкова Г.В., Горшков С.А., Кинас Н.И. Хромосомный полиморфизм горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) в смежных поколениях // Генетика. 1988. Т. 24, № 10. С. 1873–1881.
- Гриценко О.Ф. О популяционной структуре горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21, вып. 5. С. 787–799.
- Гриценко О.Ф. Популяционная структура сахалинской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30, вып. 5. С. 825–835.
- Двинин П.А. Лососи Южного Сахалина // Изв. ТИНРО. 1952. Т. 37. С. 69–108.
- Дирин Д.К. Основные параметры размерно-возрастной изменчивости лососей // Лососевые рыбы. Л.: Наука, 1980. С. 133–158.
- Дирин Д.К. О динамике структуры и уловов стада лососей // Эколого-физиологические исследования промысловых рыб Северного бассейна. Л.: Наука, 1987. С. 39–61.
- Дорофеева Е.А. Классификация и филогения тихоокеанских лососевых рыб (подсемейство *Salmoninae*) // Систематика и экология костистых рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1982. С. 15–22.
- Дорофеева Е.А. Некоторые принципы классификации лососевых рыб (*Salmonidae*, *Salmoninae*) // Морфология и систематика лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1985. С. 4–12.
- Дорофеева Е.А. Современные представления о классификации тихоокеанских форелей

- (род *Parasalmo*) и лососей (род *Oncorhynchus*) // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб. СПб.: ГосНИОРХ, 1994. С. 55–57.
- Дубинин Н.П. Генетико-автоматические процессы и их влияние на механизмы эволюции // Журн. эксперим. биологии. 1931. Т. 7, № 5/7. С. 463–478.
- Дубинин Н.П. Экспериментальное исследование интеграции наследственных систем в процессах эволюции популяций // Журн. общ. биологии. 1948. Т. 9, № 3. С. 203–244.
- Дубинин Н.П., Гептнер М.А., Бессмертная С.Я. и др. Экспериментальное изучение экогенотипов *Drosophila melanogaster* // Биол. журн. 1934. Т. 3. С. 166–216.
- Дубинин Н.П., Ромашов Д.Д. Генетическое строение вида и его эволюция // Там же. 1932. Т. 1, № 5/6. С. 52–95.
- Дубинин Н.П., Ромашов Д.Д., Гептнер М.А. и др. Аберрантный полиморфизм у *Drosophila fasciata* Meig. // Там же. 1937. Т. 6. С. 311–384.
- Дуброва Ю.Е. Влияние стабилизирующего отбора на распределение частот аллелей локусов, кодирующих белки // ДАН СССР. 1980. Т. 252, № 2. С. 472–475.
- Дуброва Ю.Е. Принципы и подходы к определению темпа возникновения генных мутаций в популяциях человека // Генетика. 1992. Т. 28. С. 5–12.
- Дуброва Ю.Е., Гаврилец С.Ю. Эпистатическое взаимодействие генов у потомков отдаленных браков, заключенных в пределах русского населения // ДАН СССР. 1989. Т. 309, № 1. С. 211–215.
- Дуброва Ю.Е., Дамбуева И.К., Холод О.Н. и др. Влияние гетерозиготности матерей на изменчивость антропометрических признаков у новорожденных // Генетика. 1991. Т. 2, № 12. С. 2128–2176.
- Дуброва Ю.Е., Карафет Т.М., Сукерник Р.И., Гольцова Т.В. Изучение связи гетерозиготности с параметрами плодовитости у лесных ненцев и нганасан // Там же. 1990. Т. 26, № 1. С. 122–129.
- Дуброва Ю.Е., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П. и др. Влияние гетерозиготности родительских пар на межсезонную компоненту изменчивости длины тела потомства у горбуши // Там же. 1994. Т. 30, № 3. С. 411–418.
- Дягилев С.Е., Маркевич Н.Б. Разновременность созревания горбуши четных и нечетных лет как основной фактор, определивший различные результаты ее акклиматизации на севере европейской части СССР // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19, вып. 2. С. 230–245.
- Енютина Р.И. Амурская горбуша: (Промыслово-биологический очерк) // Изв. ТИНРО. 1972. Т. 77. С. 3–126.
- Ермоленко Л.Н., Рудминайтис Э.А. Множественный аллелизм изоферментов эстеразы D у лососевых // Генетика. 1984. Т. 20, № 7. С. 1204–1209.
- Ермоленко Л.Н., Рудминайтис Э.А., Макоедов А.Н. Генетика изоферментов НАДФ-зависимой малатдегидрогеназы у лососевых рыб // Там же. 1988. Т. 24, № 3. С. 528–537.
- Еришов П.Н. К биологии кумжи рек Пила и Щогуй Кольского полуострова // Исследования популяционной биологии и экологии лососевых рыб водоемов Севера. Л.: ЗИН АН СССР, 1985. С. 94–119.
- Ефанов В.Н. Популяционная структура горбуши, воспроизводящейся в реках Сахалинской области // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 52–65.
- Ефанов В.Н., Каев А.М., Ковтун А.А. Результаты интродукции осенней кеты из р. Курилки в р. Найбу // Изв. ТИНРО. 1979. Т. 103. С. 86–93.
- Ефанов В.Н., Кочнева З.П. О вторичной поимке половозрелого самца горбуши в возрасте менее одного года // Биология моря. 1980. № 2. С. 88–89.
- Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биологии. 1979. Т. 40, № 4. С. 587–602.
- Животовский Л.А. О теореме Фишера // Генетика. 1981. Т. 17, № 2. С. 324–331.
- Животовский Л.А. Интеграция полигенных систем в популяциях: (Проблемы анализа комплекса признаков). М.: Наука, 1984. 184 с.
- Животовский Л.А., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А. Селективные процессы по ферментным локусам у горбуши // Генетика. 1987. Т. 23, № 120. С. 1876–1883.
- Животовский Л.А., Глубоковский М.К., Викторовский Р.М. и др. Генетическая дифференциация горбуши // Генетика. 1989. Т. 25, № 7. С. 1261–1274.

- Животовский Л.А., Храмцов В.В., Глубоковский М.К. Модель динамики численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36, вып. 3. С. 369–385.
- Жизнеспособность популяций: Природоохранные аспекты. М.: Мир, 1989, 224 с.
- Зелинский Ю.П. Структура и дифференциация популяций и форм атлантического лосося. Л.: Наука, 1985. 128 с.
- Зелинский Ю.П., Груздев А.И. Об оценке изменчивости аллелей локуса *Ldh-5* при анализе структуры выборки популяции кумжи, *Salmo trutta*, адаптированной к гумификации // Вопр. ихтиологии. 1992. Т. 32. Вып. 5. С. 57–62.
- Зенкевич Л.А. Некоторые моменты зоогеографии Северного полярного бассейна в связи с вопросом о его палеогеографическом прошлом // Зоол. журн. 1933. Т. 12. С. 17–34.
- Золотарева И.М. Оценка эффективности разведения горбуши на рыбоводных заводах Сахалинской области // Лососевидные рыбы. Л.: Наука, 1980. С. 259–261.
- Иванков В.Н. О сезонных расах горбуши // Изв. ТИНРО. 1967. Т. 61. С. 143–151.
- Иванков В.Н. Тихоокеанские лососи о-ва Итуруп (Курильские острова) // Там же. 1968. Т. 65. С. 49–74.
- Иванков В.Н. Сезонные расы горбуши Курильских островов // Учен. зап. Дальневост. ун-та. 1971. Т. 15, вып. 3. С. 34–43.
- Иванков В.Н. Экоотипы лососевых рыб // Морфология и систематика лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1985. С. 85–91.
- Иванков В.Н. Своеобразие популяционной структуры вида у горбуши и рациональное хозяйственное использование этого лосося // Биология моря. 1986. № 2. С. 44–51.
- Иванков В.Н., Добрицкий О.Ю., Скуба Н.С., Карпенко А.И. Дифференциация популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Южного Сахалина // Там же. 1996. Т. 22, № 3. С. 167–173.
- Иванков В.Н., Митрофанов Ю.А., Бушуев В.П. Случай созревания горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в возрасте менее одного года // Вопр. ихтиологии. 1975. Т. 15, вып. 3. С. 556–557.
- Иванков В.Н., Митрофанов Ю.А., Омельченко В.Т. Половозрелость горбуши на первом году жизни // Биология моря. 1987. № 1. С. 28–31.
- Ильин В.Е., Коновалов С.М., Шевляков А.Г. Коэффициент миграции и пространственная структура тихоокеанских лососей // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука, 1983. С. 9–13.
- Каев А.М. Возраст и рост кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) о-ва Итуруп // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21, вып. 6. С. 1023–1028.
- Казаков Р.В. Искусственное формирование популяций проходных лососевых рыб. М.: Агропромиздат, 1990. 238 с.
- Казаков Р.В. О путях и времени заселения атлантическим лососем пресноводных водоемов Европы // Проблемы лососевых на Европейском Севере. Петрозаводск, 1993. С. 35–57.
- Казаков Р.В., Титов С.Ф. Популяционно-геиетический аспект рыболовной работы в лососеводстве европейского севера СССР // Сб. науч. тр. ГосНИИОРХ. 1992. Вып. 304. С. 109–124.
- Казаков Р.В., Титов С.Ф. Популяционно-генетическая структура атлантического лосося. СПб., 1995. 45 с. (Науч. тетради / ГосНИИОРХ; № 1).
- Казарновский М.Я. Японский промысел лососей в северо-западной части Тихого океана. М.: ВНИРО, 1987. 104 с.
- Казарновский М.Я. Промысел тихоокеанских лососей предприятиями СССР в северо-западной части Тихого океана. М.: ВНИРО, 1989а. 65 с.
- Казарновский М.Я. Промысел лососей США в северо-восточной части Тихого океана. М.: ВНИРО, 1989б. 45 с.
- Казарновский М.Я. Промысел тихоокеанских лососей Канадой в северной части Тихого океана. М.: ВНИРО, 1989в. 19 с.
- Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Пищ. пром-сть, 1975. 432 с.
- Карпевич А.Ф., Агапов В.С., Магомедов Г.М. Акклиматизация и культивирование лососевых рыб-интродуцентов. М.: ВНИРО, 1991. 208 с.
- Картавец Ю.Ф. Изменчивость частот аллелей в пространстве и во времени в

- популяциях горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31, вып. 3. С. 487–495.
- Картавец Ю.Ф., Полякова Н.Е., Карпенко А.И. Наследование, качественная и количественная изменчивость аллозимов малатдегидрогеназы, малик-энзима и лактатдегидрогеназы у кеты, *Oncorhynchus keta* // Генетика. 1985. Т. 21, № 5. С. 845–853.
- Картавец Ю.Ф., Салменкова Е.А., Рубцова Г.А., Афанасьев К.И. Семейный анализ аллозимной изменчивости и ее взаимосвязь с размером тела и выживаемостью потомства у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) // Там же. 1990. Т. 26, № 9. С. 1610–1619.
- Кимур М. Молекулярная эволюция: Теория нейтральности. М.: Мир, 1985. 398 с.
- Кирпичников В.С. К вопросу об образовании рас у рыб // Биол. журн. 1933. Т. 2, № 6. С. 609–627.
- Кирпичников В.С. Биолого-систематический очерк корюшки Белого моря, Чешской губы и р. Печоры // Тр. ВНИРО. 1935. Т. 2. С. 103–187.
- Кирпичников В.С. Экспериментальная систематика сазана // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1943. № 4. С. 189–218.
- Кирпичников В.С. Селективный характер биохимического полиморфизма камчатской нерки (*Oncorhynchus nerka* (Walb.)) // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л., 1977. С. 53–60.
- Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 1987. 520 с.
- Кирпичников В.С., Иванова И.М. Изменчивость частот аллелей локусов лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутазы в локальных популяциях, различных возрастных группах и последовательных поколениях нерки (*Oncorhynchus nerka* W.) // Генетика. 1977. Т. 13, № 7. С. 1183–1193.
- Кирпичников В.С., Муске Г.А. Популяционная генетика камчатской нерки *Oncorhynchus nerka* Walb. // Генетика и размножение морских животных. Владивосток: ДВНИЦ, 1981. С. 59–71.
- Кляшторин Л.Б. Хоминг горбуши // Рыб. хоз-во. 1989. № 1. С. 56–58.
- Колмогоров А.Н. Уклонения от формул Харди при частичной изоляции // ДАН СССР. 1935. Т. 3, № 3. С. 129–132.
- Коновалов С.М. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Л.: Наука, 1971. 229 с.
- Коновалов С.М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л.: Наука, 1980. 237 с.
- Корочкин Л.И., Серов О.Л., Пудовкин А.И. и др. Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977. 275 с.
- Крогиус Ф.В. Темп роста и возрастные группировки красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в море // Вопр. ихтиологии. 1960. Вып. 117. С. 67–88.
- Крогиус Ф.В. Линейный рост молоди красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) озера Дальнего // Изв. ТИНРО. 1972. Вып. 82. С. 19–31.
- Крогиус Ф.В. Динамика популяции и рост молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) озера Дальнего (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. 1975. Т. 15, вып. 4(93). С. 612–619.
- Крогиус Ф.В. О значении генетических и экологических факторов в динамике популяции нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) оз. Дальнего // Там же. 1978. Т. 18, вып. 2(109). С. 211–221.
- Крогиус Ф.В. О взаимосвязи пресноводного и морского периодов жизни нерки озера Дальнего // Биология моря. 1979. № 3. С. 24–29.
- Крогиус Ф.В. Роль карликовых форм в воспроизводстве проходной красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 12, вып. 6. С. 976–984.
- Крогиус Ф.В., Крохин Е.М. Результаты исследований биологии нерки (красной), состояние ее запасов и колебания численности в водах Камчатки // Там же. 1956. Вып. 7. С. 3–20.
- Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Менишуткин В.В. Сообщество пелагических рыб озера Дальнего. Л.: Наука, 1969. 85 с.
- Кулида С.В. Материалы по биологии северодвинской семги // Исследования популяционной биологии и экологии лососевых рыб водоемов Севера. Л.: ЗИН АН СССР, 1985. С. 11–16.

- Кулида С.В., Дерев И.П. Биологическая характеристика популяции семги // Экология и воспроизводство проходных лососевых рыб в бассейнах Белого и Баренцева морей. Мурманск: ПИНРО, 1985. С. 16–24.
- Куликова Н.И. Изменчивость и пути формообразования у кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) // Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12, вып. 2. С. 211–225.
- Куприна Н.П. Стратиграфия и история осадконакопления плейстоценовых отложений Центральной Камчатки. М.: Наука, 1970. 186 с.
- Лапин Ю.Е. Особенности динамики численности тихоокеанской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) // Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4, вып. 2(31). С. 233–242.
- Лапин Ю.Е. Закономерности динамики популяций рыб в связи с длительностью их жизненного цикла. М.: Наука, 1971. 175 с.
- Лебедев Н.В. Элементарные популяции рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1967. 211 с.
- Левинс Р. Генетические последствия естественного отбора // Теоретическая и математическая биология. М.: Мир, 1968. С. 401–419.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978а. 351 с.
- Левонтин Р. Генетическая гетерогенность электрофоретических аллелей. М.: Наука, 1978б. Ч. 1. 465 с. (Тез. докл. XIV Междунар. генет. конгр.: Секц. заседания).
- Левонтин Р. Человеческая индивидуальность: Наследственность и среда. М.: Универс, 1993. 208 с.
- Лейзерович Х.А., Мельникова М.Н. Миграция в море карликовых самцов атлантического лосося и возврат их в реку // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19, вып. 1. С. 178–181.
- Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978. 526 с.
- Линдберг Г.У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л.: Наука, 1972. 548 с.
- Льюис Б. Гены. М.: Мир, 1987. 544 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Макоедов А.Н., Пустовойт С.П., Ермоленко Л.Н. и др. Популяционно-генетическое исследование горбуши, размножающейся в реках Северо-Востока России // Генетика. 1993. Т. 29, № 8. С. 1366–1374.
- Мартынов В.Г., Кузнецова Г.М. Семга *Salmo salar* L. реки Умба // Экология и воспроизводство проходных лососевых рыб в бассейнах Белого и Баренцева морей. Мурманск: ПИНРО, 1985. С. 3–15.
- Махров А.А., Салменкова Е.А., Зелинский Ю.П., Груздев А.И. Распределение генотипов локуса LDH-5* в возрастных группах трех популяций кумжи (*Salmo trutta*) // Генетика. 1994. Т. 30, № 4. С. 92–94.
- Медников Б.М., Банникова А.А., Ломов А.А., Мельникова М.Н., Шубина Е.А. Рестриктазный анализ повторяющейся ядерной ДНК, критерий вида и механизм видообразования // Молек. биология. 1995. Т. 29. № 6. С. 1308–1319.
- Мелекесцев И.В., Брайцева О.А., Эрлих Э.Н. и др. Камчатка, Курильские и Командорские острова. М.: Наука, 1974. 438 с. (История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока).
- Мина М.В. О популяционной структуре вида у рыб: К оценке некоторых гипотез // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39, № 3. С. 453–460.
- Муске Г.А. Исследование генетической структуры популяций нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) // Биологические основы рыбоводства: проблемы генетики и селекции. Л.: Наука, 1983. С. 186–194.
- Муске Г.А. Полиморфизм эстеразы печени у нерки (*Oncorhynchus nerka* (Walb.)) // Современное состояние исследований лососевидных рыб. Тольятти: Ин-т экологии Волж. бассейна АН СССР, 1988. С. 212–213.
- Неклюдов М.Н. Возраст и рост семги реки Поной // Экология и воспроизводство проходных лососевых рыб в бассейнах Белого и Баренцева морей. Мурманск: ПИНРО, 1985. С. 42–58.
- Никольский Г.В. Частная ихтиология. М.: Высш. шк., 1971. 471 с.
- Нил Дж., Шелл У. Наследственность человека. М.: Изд-во иностр. лит., 1958. 388 с.
- Новосельская А.Ю., Новосельский Ю.И., Алтухов Ю.П. Физико-химическая характеристика нерестилищ и наследственная гетерогенность стада нерки оз. Азабачьего // Генетика. 1982. Т. 18, № 6. С. 1004–1011.

- Олейник А.Г. Молекулярная эволюция лососевых рыб: Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1994. 318 с.
- Омельченко В.Т. Электрофоретическое исследование гемоглобинов рыб Дальнего Востока // Генетика. 1974. Т. 10, № 9. С. 35–43.
- Омельченко В.Т. Применение электрофоретических белков в систематике видов рода *Salvelinus* // Биология моря. 1975. № 4. С. 76–79.
- Омельченко В.Т., Вялова Г.П. Популяционная структура горбуши // Там же. 1990. № 1. С. 3–13.
- Омельченко В.Т., Герасименко Т.П. О молекулярной организации геномов и диплоидно-тетраплоидных отношениях кижуча и сельди // Генетика. 1981. Т. 17, № 2. С. 338–347.
- Омельченко В.Т., Малинина Т.В., Цыгир В.В. Популяционная структура симы *Oncorhynchus masou* (Brev.): Генетико-биохимическое исследование популяций южной части Приморья // Там же. 1991. Т. 27, № 2. С. 290–298.
- Омельченко В.Т., Салменкова Е.А., Афанасьев К.И. Генетическая структура популяций кеты Приморья // Генетика. 1993. Т. 26, № 5. С. 103–113.
- Осинов А.Г. К вопросу о происхождении современного ареала кумжи *Salmo trutta* L. (*Salmonidae*): Данные по биохимическим маркерам генов // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24, вып. 1. С. 11–22.
- Осинов А.Г. Кумжа (*Salmo trutta* L., *Salmonidae*) бассейнов Черного и Каспийского морей: Популяционно-генетический анализ // Генетика. 1988. Т. 24, № 12. С. 2173–2186.
- Осинов А.Г. Некоторые данные об уровне генетической изменчивости и дифференциации форелей (*Salmo trutta*) Таджикистана // Вести. МГУ. Сер. 16, Биология. 1990. № 1. С. 37–41.
- Осинов А.Г., Павлов С.Д. О генетическом сходстве камчатских благородных лососей и американской радужной форели // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33, вып. 5. С. 626–630.
- Осинов А.Г., Павлов С.Д., Максимов В.А. Аллозимная изменчивость и генетическая дифференциация популяций арктического гольца *Salvelinus alpinus* L. на ареале от Балтики до Таймыра // Генетика. 1996. Т. 32, № 4. С. 547–559.
- Павлов Д.А. Лососевые: (Биология развития и воспроизводство). М.: Изд-во МГУ, 1989. 214 с.
- Паренский В.А. Этология нереста нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum). Владивосток: Дальнаука, 1992. 113 с.
- Паренский В.А., Ковалев М.Ю. О факторах, определяющих характер нерестового поведения самцов нерки (*Oncorhynchus nerka* Walb.) // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевых рыб. Л.: Наука, 1983. С. 161.
- Полякова Н.Е., Малинина Т.В., Галеев А.В. и др. Изменчивость митохондриальной ДНК у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) // Генетика. 1992. Т. 28, № 12. С. 122–129.
- Полякова Н.Е., Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д. и др. Популяционно-генетическая структура горбуши, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.), по данным рестрикционного анализа митохондриальной ДНК: Сравнение неперекрывающихся поколений четных и нечетных лет // Там же. 1996. Т. 32, № 9. С. 1256–1262.
- Пустовойт С.П. Генетическая гетерогенность нерестового стада нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) р. Камчатки // Там же. 1993. Т. 29, № 5. С. 808–819.
- Пустовойт С.П. Внутрипопуляционная генетическая изменчивость и межпопуляционная дифференциация азиатской нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Там же. 1994. Т. 30, № 1. С. 101–106.
- Путивкин С.В. О формировании гидрологического режима нерестилищ анадырской кеты // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 1. С. 96–103.
- Ратнер В.А. Математическая популяционная генетика. Новосибирск: Наука, 1977. 126 с.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 310 с.
- Ромашов Д.Д. Об условиях "равновесия" в популяциях // Журн. эксперим. биологии. Сер. А. 1931. № 7. С. 442–454.
- Рухлов Ф.Н. Жизнь тихоокеанских лососей. Сахалин: Дальневост. кн. изд-во, 1982. 110 с.
- Рычков Ю.Г. Реакция популяций на изоляцию // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1968. Т. 1. С. 212–236.

- Рычков Ю.Г. Некоторые популяционно-генетические подходы к антропологии Сибири // Вопр. антропологии. 1969. Вып. 33. С. 16–33.
- Рычков Ю.Г. Система древних изолятов человека в Северной Азии в свете проблем стабильности и эволюции популяций // Там же. 1973. Вып. 44. С. 3–22.
- Рычков Ю.Г. Определение давления естественного отбора на геотипы группы ABO по данным о геитической структуре популяций человека в Северной Азии // Применение статистических методов в задачах популяционной генетики. М.: МГУ, 1975. Вып. 49. С. 19–44.
- Рычков Ю.Г. Пространство и время в геногеографии // Вестн. АМН СССР. 1984. № 7. С. 11–16.
- Рычков Ю.Г. Генохронология исторических событий // Вопр. антропологии. 1986. Вып. 77. С. 3–18.
- Рычков Ю.Г., Балановская Е.В. Этническая генетика: Соотношение адаптивной и нейтральной генетической дифференциации этносов // Генетика. 1990. Т. 26, № 3. С. 541–549.
- Рычков Ю.Г., Мовсесян А.А. Генетико-антропологический анализ распределения аномалий черепа у монголоидов Сибири в связи с проблемой их происхождения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Вып. 43. С. 114–132.
- Рычков Ю.Г., Шереметьева В.А. Генетика циркумполярных популяций Евразии в связи с проблемой адаптации человека // Ресурсы биосферы. Л.: Наука, 1976. Вып. 3. С. 10–41.
- Рычков Ю.Г., Яцук Е.В. Генетика и этногенез // Вопр. антропологии. 1980. Вып. 64. С. 23–39.
- Рычков Ю.Г., Яцук Е.В. Генетика и этногенез: Состояние и тенденции генетического процесса в связи с особенностями развития народонаселения Европы (Зарубежной) // Там же. 1983. Вып. 72. С. 3–17.
- Рычков Ю.Г., Русакова О.Л., Раппопорт М.П., Шереметьева В.А. Факторы генетической дифференциации популяционной системы коренного населения Северной Азии. Сообщ. 1. Определение интегрирующих значений адаптивной ценности геотипов групп крови ABO в коренном населении Сибири // Генетика. 1973. Т. 9. С. 136–145.
- Рычков Ю.Г., Яцук Е.В. Генетика и этногенез. Историческая упорядоченность генетической дифференциации популяций человека: (Модель и реальность) // Там же. 1985. Вып. 75. С. 97–116.
- Рычков Ю.Г., Яцук Е.В. Генетическая память об этногенезе // Этнические связи народов Северной Азии и Америки по данным антропологии. М.: Наука, 1986. С. 149–166.
- Рычков Ю.Г., Яцук В.Е., Веселовская Е.В. Генетика и этногенез // Вопр. антропологии. 1982. Вып. 69. С. 3–18.
- Рябова Г.Д., Гончарова А.А. Сравнительный анализ аллозимной изменчивости мижики *Salmo mykiss* (Walb.) и радужной форели *Salmo gairdneri* (Rich.) // Генетика, селекция, гибридизация рыб. Ростов н/Д: РИСХМ, 1981. С. 52–53.
- Рябова Г.Д., Гончарова А.А., Тумова А.Ю. и др. К вопросу о факторах стационарного распределения аллельных частот лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутазы в популяции нерки оз. Азабачьего (Камчатка) // Тез. докл. Междунар. совещ. по биологии тихоокеан. лососей. Южно-Сахалинск, 1978. С. 88–90.
- Рябова-Сачко Г.Д. Изозимы лактатдегидрогеназы и некоторые вопросы экологии и эволюции лососей родов *Oncorhynchus* и *Salvelinus* // Классификация и филогения лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1977. С. 61–65.
- Савваитова К.А. Экология и систематика пресноводных голец рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson некоторых водоемов Камчатки // Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13, вып. 1(78). С. 67–78.
- Савваитова К.А. Популяционная структура вида *Salmo mykiss* Walbaum в пределах естественного ареала // Там же. 1975. Т. 15, вып. 6(95). С. 984–997.
- Савваитова К.А., Мовчан Ю.В. К вопросу о таксономическом положении южно-курильских голец р. *Salvelinus* (Salmonidae, Salmoniformes) // Гидробиол. журн. 1973. № 4. С. 94–98.
- Салменкова Е.А. Генетика изоферментов рыб // Успехи соврем. биологии. 1973. Т. 75, № 2. С. 217–235.

- Салменкова Е.А. Основные результаты и задачи популяционно-генетических исследований лососевых рыб // Генетика в аквакультуре / Ред. В.С. Кирличников. Л.: Наука, 1989. С. 7–29.
- Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П., Викторovsky Р.М. и др. Генетическая структура популяций кеты, размножающихся в реках Дальнего Востока и Северо-Востока СССР // Журн. общ. биологии. 1986. Т. 47, № 4. С. 529–549.
- Салменкова Е.А., Волохонская Л.Г. Биохимический полиморфизм в популяциях диплоидных и тетраплоидных видов рыб // Биохимическая генетика рыб. Л.: Ин-т цитологии АН СССР, 1973. С. 54–61.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Полиморфизм белков в популяциях диплоидных и тетраплоидных видов рыб // Биология моря. 1978. № 4. С. 67–74.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Генетический полиморфизм 6-фосфоглюконат-дегидрогеназы у горбуши *Oncorhynchus gorbusha* // Там же. 1982. № 4. С. 55–58.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Полиморфизм НАДФ-зависимых изоцитратдегидрогеназы и малатдегидрогеназы в популяциях кеты и горбуши // Там же. 1983а. № 3. С. 24–28.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Генетический анализ некоторых полиморфных ферментных систем у горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walb.) // Генетика промысловых рыб и объектов марикультуры. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983б. С. 8–15.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Алтухов Ю.П. Геногеографическое исследование популяций кеты, *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в азиатской части видового ареала // Генетика. 1992. Т. 28, № 1. С. 76–92.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Малинина Т.В. и др. Популяционно-генетические различия между смежными поколениями у горбуши, размножающейся в реках азиатского побережья Северной Пацифики // Генетика и размножение морских животных. Владивосток, 1981. Вып. 2. С. 95–104.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Победоносцева Е.Ю. и др. Популяционно-генетический анализ эффективности перевозки икры курильской кеты на Юго-Западный Сахалин // Там же. 1983. Т. 19, № 10. С. 1660–1667.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Рослый Ю.С. Различия в генетической структуре летней и осенней рас амурской кеты // Генетика в аквакультуре. Л.: Наука, 1989. С. 80–86.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Рослый Ю.С. и др. Генетическая дифференциация кеты бассейна Амура // Там же. 1994. Т. 30, № 4. С. 518–528.
- Сачко Г.Д. Генетика изотимов лактатдегидрогеназы у тихоокеанских лососей // Биохимическая генетика рыб. Л.: Ин-т цитологии АН СССР, 1973. С. 155–160.
- Семенова С.К., Слынько В.И. Полиморфизм белков в популяциях атлантического лосося (*Salmo salar* L.), кумжи (*Salmo trutta* L.) и их гибридов // Генетика. 1988. Т. 24, № 3. С. 548–555.
- Серебровский А.С. Генетический анализ популяции домашних кур горцев Дагестана // Журн. эксперим. биологии. Сер. А. 1927. Т. 3, № 1/2. С. 62–146.
- Серебровский А.С. Геногеография кур Армении // Успехи зоотехн. наук. 1935. Т. 1, № 3. С. 317–348.
- Симонова Н.А. Наблюдения за нерестом красной // Изв. ТИНРО. 1975. Т. 97. С. 145–146.
- Слынько В.И. Полиморфизм изоферментов малатдегидрогеназы у тихоокеанских лососей // Науч. сообщ. Ин-та биологии моря. Владивосток, 1971. Вып. 2. С. 212–214.
- Слынько В.И. Электрофоретический анализ изоферментов малатдегидрогеназы рыб. сем. *Salmonidae* // ДАН СССР. 1976. Т. 226, № 2. С. 448–451.
- Слынько В.И. Биохимический полиморфизм в популяциях лососевых рыб и его связь с экологией двух видов рода *Oncorhynchus* – кеты (*O. keta*) и горбуши (*O. gorbusha*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1978. 19 с.
- Смирнов А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 1975. 335 с.
- Соин С.Г. О типах развития лососевидных рыб и их таксономическом значении // Вопр. ихтиологии. 1980. Т. 20, вып. 1(120). С. 65–72.
- Соколов В.Е., Шатуновский М.И. Можно ли сохранить биологическое разнообразие? // Вестн. РАН. 1995. Т. 66, № 5. С. 422–424.

- Соколов Л.В. Филопатрия и дисперсия птиц // Тр. ЗИН АН СССР. 1991. Вып. 230. С. 1–230.
- Тахтаджан А.Л. Микроэволюционные процессы в истории растительного мира // Ботан. журн. 1983. Т. 68. № 12. С. 1593–1603.
- Ушаков Б.П. Физиология клетки и проблема вида в зоологии // Цитология. 1959а. Т. 1, № 5. С. 541–565.
- Ушаков Б.П. Теплоустойчивость тканей – видовой признак пойкилотермных животных // Зоол. журн. 1959б. Т. 38, № 9. С. 1292–1302.
- Фогель Ф., Мотульски А. Генетика человека. М.: Мир, 1990. Т. 1. 308 с.
- Фролов С.В. Исследование кариотида мишки методом дифференциального окрашивания хромосом // Биология моря. 1981. № 6. С. 73–75.
- Халтурин Д.К. Возраст смолта и продолжительность морского периода жизни лососей (семейство *Salmonidae*) // Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 18, вып. 6(113). С. 983–998.
- Хоревин Л.Д. Искусственное разведение тихоокеанских лососей в Сахалинской области // Биология моря. 1986. № 2. С. 17–27.
- Хоревин Л.Д. Значение разведения лососей для поддержания их запасов в Сахалинской области // Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб: Материалы 5-го Всерос. совещания. СПб.: ГосНИОРХ, 1994. С. 204–206.
- Чебанов Н.А. Поведение и подбор пар разноразмерными производителями кеты при значительном преобладании самцов на нерестилище // Экология. 1979. № 2. С. 72–79.
- Чебанов Н.А. О нерестовом поведении горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) при разном соотношении полов на нерестилище // Там же. 1982. № 1. С. 57–65.
- Черешнев И.А. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1995. 197 с.
- Черешнев И.А., Скопец М.Б. *Salvelinus svetovidovi* gen. et sp. nova – новая эндемичная рыба из подсемейства лососевых (*Salmoninae*) из озера Эльгыгытгын (Центральная Чукотка) // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30, вып. 2. С. 201–213.
- Чернавин В.В. Происхождение брачного наряда у лососей. Пг., 1921. 171 с.
- Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биологии. 1926. № 1. С. 3–54.
- Чигиринский А.И. Глобальные природные факторы, промысел и численность тихоокеанских лососевых // Рыб. хоз-во. 1993. № 2. С. 19–22.
- Шедько С.В. К систематике мишки *Salmo mykiss* (*Salmoniformes*, *Salmonidae*): Рестрикционный анализ митохондриальной ДНК // Зоол. журн. 1991. Т. 70, № 4. С. 151–155.
- Шереметьева В.А., Рычков Ю.Г. Популяционная генетика народов Северо-Восточной Азии. М.: Изд-во, 1978. 151 с.
- Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 263 с.
- Шмидт П.Ю. Миграции рыб. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 362 с.
- Эрлих П., Холм Р. Процесс эволюции. М.: Мир, 1966. 330 с.
- Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.
- Яковлев В.Н. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование // Вопр. ихтиологии. 1961. Т. 1, вып. 2(19). С. 209–220.
- Яковлев В.Н. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб // Там же. 1964. Т. 4, вып. 1(30). С. 10–22.
- Янулов К.П. О группировках окуня-клявача (*Sebastes mentella* Travin) в Лабрадорско-Ньюфаундлендском районе // Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана. М., 1962. С. 285–296.
- Adams N.S., Spearman W.J., Burger C.V. et al. Variation in mitochondrial DNA and allozymes discriminates early and late forms of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in the Kenai and Kaslof rivers, Alaska // Canad. J. Fish. Aquat. Si. 1994. Vol. 51, suppl. 1. P. 172–181.
- Alberts B., Bray D., Raff M. et al. Molecular biology of the cell. N.Y.: Garland, 1983. 1146 p.
- Allendorf F.W. Genetic variability in a species possessing extensive gene duplication: Genetic interpretation of duplicate loci and examination of genetic variation in populations of rainbow trout: Ph.D. diss. Seattle (Wash.), 1975.

- Allendorf F.M., Gellman W.A., Thorgaard G.H. Sex-linkage of two enzyme loci in *Oncorhynchus mykiss* (rainbow trout) // *Heredity*. 1994. Vol. 72. P. 498–507.
- Allendorf F.W., Knudsen K.L., Leary R.F. Adaptive significance of differences in the tissue-specific expression of a phosphoglucumutase gene in rainbow trout // *Proc. Nat. Acad. Sci. US*. 1983. Vol. 80. P. 1397–1400.
- Allendorf F.W., Knudsen K.L., Phelps S.R. Identification of a gene regulating the tissue expression of a phosphoglucumutase locus in rainbow trout // *Genetics*. 1982. Vol. 102. P. 259–268.
- Allendorf F.W., Leary R.F. Conservation and distribution of genetic variation in a polytypic species, the cutthroat trout // *Conserv. Biol*. 1988. Vol. 2. P. 170–184.
- Allendorf F.M., Mitchell N., Ryman N., Stahl G. Isozyme loci in brown trout (*Salmo trutta* L.): Detection and interpretation from population data // *Hereditas*. 1977. Vol. 86, № 2. P. 179–190.
- Allendorf F.W., Phelps S.R. Loss of genetic variation in hatchery stock of cutthroat trout // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1980. Vol. 109. P. 537–543.
- Allendorf F.W., Thorgaard G.H. Tetraploidy and evolution of salmonid fishes // *Evolutionary genetics of fish* // Ed. B.J. Turner. N.Y.: Plenum press, 1984. P. 1–53.
- Allendorf F.M., Utter F.M. Gene duplication within the family Salmonidae: Disomic inheritance of two loci reported to be tetrasomic in rainbow trout // *Genetics (US)*. 1973. Vol. 74, № 4. P. 647–654.
- Allendorf F.W., Utter F.M. Gene duplication in the family Salmonidae. 3. Linkage between two duplicated loci coding for aspartate aminotransferase in the cutthroat trout (*Salmo clarki*) // *Hereditas*. 1976. Vol. 82, № 1. P. 19–24.
- Allendorf F.W., Utter F.M., May B.P. Gene duplication within the family Salmonidae: Detection and determination of the genetic control of duplication loci through inheritance studies and the examination of populations // *Isozymes IV: Genetics and evolution* / E. C.L. Markert. N.Y.: Acad. press, 1975. P. 415–431.
- Alm G. Connection between maturity, size and age in fishes // *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm*. 1959. Vol. 40. P. 5–145.
- Altukhov Yu.P. Biochemical polymorphism in fishes and the problem of intraspecific differentiation // XII Intern. conf. anim. blood groups and biochem. polymorphism. Budapest, 1970.
- Altukhov Yu.P. Recent physiological, biochemical and immunological studies on the problem of intraspecific differentiation in marine fish // *Rapp. proc. verb. Cons. intern. explor. mer.* 1971. Vol. 161. P. 103–108.
- Altukhov Yu.P. The stock concept from the viewpoint of population genetics // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1981. Vol. 38, № 12. P. 1523–1538.
- Altukhov Yu.P. Population genetics: Diversity and stability. L.: Harwood acad. publ., 1990. 367 p.
- Altukhov Yu.P. The role of balancing selection and overdominance in maintaining allozyme polymorphism // *Genetica (Netherl.)*. 1991. Vol. 85. P. 79–90.
- Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A. Applications of the stock concept to fish populations in the USSR // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1981. Vol. 38, № 12. P. 1591–1600.
- Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A. Stock transfer relative to natural organization, management, and conservation of fish populations // *Population genetics and fishery managements* / Ed. N. Ryman, F. Utter. Seattle; L.: Univ. Wash. press, 1987a. P. 333–343.
- Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A. Population genetics of cold water fish // *Proc. World symp. on selection, hybridization, and genetic engineering in aquaculture*. West Berlin: Heemann, 1987b. Vol. 1. P. 3–29.
- Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A. The genetic structure of salmon populations // *Aquaculture*. 1991. Vol. 98. P. 11–40.
- Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A. Straying intensity and genetic differentiation in salmon populations // *Aquacult. Fish. Manag.* 1994. Vol. 25, suppl. 2. P. 99–120.
- Anas R.E. Three-year-old pink salmon // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1959. Vol. 16, № 1. P. 92–93.
- Anderson S., Bankier A.T., Barrel B.G. et al. Sequence and organization of the human mitochondrial genome // *Nature*. 1981. Vol. 190. P. 457–465.
- Anderson L., Ryman N., Stahl G. Protein loci in the arctic charr, *Salvelinus alpinus*:

- Electrophoretic expression and genetic variability patterns // *J. Fish Biol.* 1983. Vol. 23. P. 75-93.
- Apostolidis A., Karakousis Y., Triantaphyllidis C.* Genetic divergence and phylogenetic relationships among *Salmo trutta* L. (brown trout) populations from Greece and other European countries // *Heredity*. 1996. Vol. 76. P. 551-560.
- Arnason E., Rand D.M.* Heteroplasmy of short tandem repeats in mitochondrial DNA of Atlantic cod, *Gadus morhua* // *Genetics*. 1992. Vol. 132. P. 211-220.
- Arnheim N.* Concerted evolution of multigene families // *Evolution of genes and proteins* / Eds. M. Nei, R.K. Koehn. Sanderland (Mass.): Sinauer, 1983. P. 38-61.
- Aro K.V., Shepard M.P.* Salmon of the North Pacific Ocean. 5. Pacific salmon in Canada // *Bull. INPFC*. 1967. № 23. P. 225-322.
- Aspinwall N.* Inheritance alpha-glycerophosphate dehydrogenase in pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) // *Genetics* (US). 1973. Vol. 73, № 4, P. 639-643.
- Aspinwall N.* Genetic analysis of North American populations of the pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*), possible evidence for the neutral mutation random drift hypothesis // *Evolution*. 1974a. Vol. 28, № 2. P. 295-305.
- Aspinwall N.* Genetic analysis of duplicate malate dehydrogenase loci in the pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* // *Genetics*. 1974b. Vol. 76. P. 65-72.
- Avise J.C.* Molecular markers, natural history and evolution. N.Y.: Chapman and Hall, 1994. 511 p.
- Avise J., Vrijenhoek R.C.* Mode of inheritance and variation of mitochondrial DNA in hybridogenetic fishes of the genus *Poeciliopsis* // *Mol. Biol. Evol.* 1987. Vol. 4. P. 514-525.
- Ayala F.J.* Molecular genetics and evolution // *Molecular evolution*. Sunderland: Sinauer, 1976. 277 p.
- Ayala F.J., Tracey M.L., Barr L.G.* et al. Genetic variation in natural populations of five *Drosophila* species and the hypothesis of the selective neutrality of protein polymorphism // *Genetics* (US). 1974a. Vol. 77. P. 343-384.
- Ayala F.J., Tracey M.L., Hedgecock D.* et al. Genetic differentiation during the speciation process in *Drosophila* // *Evolution*. 1974b. Vol. 28. P. 576-592.
- Bailey G.S., Cock G.T., Wilson A.C.* Gene duplication in fishes: Malate dehydrogenases of salmon and trout // *Biochem. and Biophys. Res. Commun.* 1969. Vol. 34, № 5. P. 605-612.
- Bailey G.S., Tsuyuki H., Wilson A.C.* The number of genes for lactate dehydrogenase in salmonid fishes // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1976. Vol. 33. P. 760-767.
- Bailey G.S., Wilson A.C.* Homologies between isoenzymes of fishes and those of higher vertebrates: Evidence for multiple H4 lactate dehydrogenases in trout // *J. Biol. Chem.* 1968. Vol. 243, № 22. P. 5843-5853.
- Bailey G.S., Wilson A.C., Halver J., Johnson C.* Multiple forms of supernatant malate dehydrogenase in salmonid fishes: Biochemical, immunological and genetic studies // *Ibid.* 1970. Vol. 245, № 22. P. 5927-5940.
- Baker R.* Demystifying vertebrate migration // *New Sci.* 1978. Vol. 80. P. 526-528.
- Bakkala R.G.* Synopsis of biological data on the chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walb.) 1792. Wash. (D.C.), 1970. 89 p. (FAO Fish Synop. 41; US Fish. Wild. Serv. Circ., 315).
- Bakshtansky E.L.* The introduction of pink salmon into Kola peninsula // *Salmon ranching* / Ed. J. Thorpe. L.: Acad. press, 1980. P. 245-259.
- Bams R.A.* Survival and propensity for homing as affected by presence or absence of locally adapted paternal genes in two transplanted populations of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1976. Vol. 33, № 12. P. 2716-2725.
- Bartley D.M., Bentley B., Brodziak J.* et al. Geographic variation in population genetic structure of chinook salmon for California and Oregon // *Fish. Bull. US*. 1992a. Vol. 90, № 1. P. 77-100.
- Bartley D.M., Bentley B., Olin P.G., Gall G.A.E.* Population genetic structure of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in California // *Calif. Fish and Game*. 1992b. Vol. 78, № 3. P. 88-104.
- Bartley D.M., Gall G.A.E.* Genetic structure and gene flow in chinook salmon populations of California // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1990. Vol. 119. P. 55-71.
- Beacham T.D.* Age and morphology of chum salmon in southern British Columbia // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1984. Vol. 113. P. 727-736.

- Beacham T.D. Meristic and morphometric variation in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in southern British Columbia and Puget Sound // *Canad. J. Zool.* 1985. Vol. 63, N 2. P. 366–372.
- Beacham T.D. A genetic analysis of early development in pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum salmon (*Oncorhynchus keta*) at the three temperatures // *Genome*. 1988. Vol. 30. P. 89–96.
- Beacham T.D., Gould A.P., Withler R.E. et al. Biochemical genetic survey and stock identification of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in British Columbia // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1987. Vol. 44, № 10. P. 1702–1713.
- Beacham T.D., Murray C.B., Withler R.E. Age, morphology and biochemical genetic variation of Yukon river chinook salmon // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1989. Vol. 118. P. 46–63.
- Beacham T.D., Withler R.E., Gould A.P. Biochemical genetic stock identification of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in Southern British Columbia // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1985a. Vol. 42, № 3. P. 437–448.
- Beacham T.D., Withler R.E., Gould A.P. Biochemical genetic stock identification of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in southern British Columbia and Puget Sound // *Ibid.* 1985b. Vol. 42, № 9. P. 1474–1483.
- Beacham T.D., Withler R.E., Murray C.B., Barner L.W. Variation in body size, morphology, egg size, and biochemical genetics of pink salmon in British Columbia // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1988. Vol. 117, № 2. P. 109–126.
- Beacham T.D., Withler R.E., Stevens T.A. Stock identification of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) using minisatellite DNA variation // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1996. Vol. 53. P. 380–394.
- Beckenbach A.T. Rapid mtDNA sequence analysis of fish populations using the polymerase chain reaction (PCR) // *Ibid.* 1991. Vol. 48, suppl. 1. P. 95–98.
- Behnke R.J. The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1972. Vol. 29, № 6. P. 639–671.
- Behnke R.J. A systematic review of genus *Salvelinus* // *Salmonid fishes of the genus Salvelinus*. The Hague: Junk, 1980. P. 441–479.
- Bembo D.G., Wightman A.J., Beverton R.J.H., Cresswell R.C. Mitochondrial DNA variation in river Usk brown trout, *Salmo trutta* // *J. Fish. Biol.* 1994. Vol. 44, № 4. P. 717–723.
- Bender K., Ohno S. Duplication of the autosomally inherited 6-phosphogluconate dehydrogenase gene locus in tetraploid species of cyprinid fish // *Biochem. Genet.* 1968. Vol. 2. P. 101–107.
- Benzen P., Harris A.S., Wright J.M. Cloning of hypervariable minisatellite and simple sequence microsatellite repeats for DNA fingerprinting of important aquacultural species of salmonids and tilapia // *DNA fingerprinting approaches and applications* // Eds. T. Bruke et al. Basel: Birkhauser Verl., 1991. P. 243–262.
- Berg W.J., Ferris S.D. Restriction endonuclease analysis of salmonid mitochondrial DNA // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1984. Vol. 41. P. 1041–1047.
- Berg W.J., Gall G.A.E. Gene flow and genetic differentiation among California coastal rainbow trout populations // *Ibid.* 1988. Vol. 45, № 1. P. 122–131.
- Berger E.M., Weber L. The ribosomes of *Drosophila*. 2. Studies on intraspecific variation // *Genetics (US)*. 1974. Vol. 78. P. 1173–1183.
- Bermingham E., Forbes S.H., Friedland K., Pla C. Discrimination between Atlantic salmon (*Salmo salar*) of North American and European origin using restriction analyses of mitochondrial DNA // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1991. Vol. 48. P. 884–893.
- Bernatchez L., Guyomard R., Bonhomme F. DNA sequence variation of the mitochondrial control region among geographically and morphologically remote European brown trout, *Salmo trutta*, populations // *Mol. Ecol.* 1992. Vol. 1. P. 161–173.
- Bickham J.W., Wood C.C., Patton J.C. Biogeographic implications of cytochrome b sequences and allozymes in sockeye (*Oncorhynchus nerka*) // *J. Heredity*. 1995. Vol. 86. P. 140–144.
- Billington N., Hebert P.D.H. Mitochondrial DNA diversity of fishes and its implications for introductions // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1991. Vol. 48, suppl. 1. P. 80–94.
- Biodiversity / Ed. A.C. Wilson. Wash. (D.C.): Nat. Acad. press, 1988. 521 p.
- Birt T.P., Green J.M., Davidson W.S. Mitochondrial DNA variation reveals genetically distinct sympatric populations of anadromous and nonanadromous Atlantic salmon, *Salmo salar* // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1991. Vol. 48. P. 577–582.

- Blanco G., Sanchez J.A., Vazquez E. et al. Genetic differentiation among natural European populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., from drainages of the Atlantic ocean // *Anim. Genet.* 1992. Vol. 23. P. 11–18.
- Bodmer W.F., Cavalli-Sforza L.L. A migration matrix model for the study of random genetic drift // *Genetics.* 1968. Vol. 59. P. 565–592.
- Bowen B.W., Meylan A.B., Ross J.P. et al. Global population structure and natural history of the green turtle (*Chelonia mydas*) in term of matriarchal phylogeny // *Evolution.* 1992. Vol. 46. P. 865–881.
- Boyd F.C. Return of pink salmon to Robertson creek shows promise of success // *Canad. Fish Culturist.* 1964. Vol. 32. P. 59–62.
- Brodziak J., Beniley B., Bartley D. et al. Test of genetic stock identification using coded wire tagged fish // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1992. Vol. 49. P. 1507–1517.
- Brown A.J.L., Langley C.H. Reevaluation of level of genetic heterozygosity in natural populations of *Drosophila melanogaster* by two-dimensional electrophoresis // *Proc. Nat. Acad. Sci. US.* 1979. Vol. 76. P. 238–2384.
- Brown W.M., George M., Wilson A.C. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA // *Ibid.* 1979. Vol. 76. P. 1967–1971.
- Brykov V.I., Polyakova N., Skurihina L.A., Kukhlevsky A.D. Geographical and temporal mitochondrial DNA variability in populations of pink salmon // *J. Fish. Biol.* 1996. Vol. 48. P. 899–909.
- Bumpus H.C. The elimination of the unfit as illustrated by the introduced sparrow, *Passer domesticus* // *Marine biological laboratory. Woods Hall etc.,* 1899. P. 209–226.
- Burgner R.L. Life history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // *Pacific salmon life histories* / Eds. C. Groot, L. Margolis. Vancouver: UBC press, 1991. P. 3–117.
- Buri P. Gene frequency in small populations of mutant *Drosophila* // *Evolution.* 1956. Vol. 10. P. 367–402.
- Campton D.E., Johnston J.M. Electrophoretic evidence for a genetic admixture of native and nonnative rainbow trout in the Yakima river, Washington // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1985. Vol. 114. P. 782–793.
- Campton D.E., Utter F.M. Genetic structure of anadromous cutthroat trout (*Salmo clarki clarki*) populations in the Puget Sound area: Evidence for restricted gene flow // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1987. Vol. 44. P. 573–582.
- Cann R.L., Brown W.M., Wilson A.C. Polymorphic sites and the mechanism of evolution in human mitochondrial DNA // *Genetics.* 1984. Vol. 106. P. 479–499.
- Carl L.M., Healey M.C. Differences in enzyme frequencies and body morphology among three juvenile life history types of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in the Nanaimo river, British Columbia // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1984. Vol. 41. P. 1070–1077.
- Carlin B. The migration of salmon // *Swed. Salmon Res. Inst. Rep.* 1969. N 2-4(4). P. 14–22.
- Carr A. Rips, fads and little loggerheads // *Bioscience.* 1986. Vol. 86. P. 78–85.
- Carr A., Carr M.H., Meylan A.B. The ecology and migration of sea turtles. 7. The West Caribbean green turtle colony // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 1978. Vol. 162. P. 1–46.
- Carson H.L. The genetics of speciation at the diploid level // *Amer. Natur.* 1975. Vol. 109. P. 83–92.
- Carson H.L. Speciation as a major reorganization of polygenic balances // *Mechanisms of speciation* / Ed. C. Barigozzi. N.Y.: Liss, 1982. P. 411–433.
- Carvalho G.R. Evolutionary aspects of fish distribution: Genetic variability and adaptation // *J. Fish. Biol.* 1993. Vol. 43, suppl. A. P. 53–73.
- Carvalho G.R., Hauser L. Molecular genetics and stock concept in fisheries // *Molecular genetics in fisheries* / Ed. G.R. Carvalho, T.J. Pitcher. L.: Chapman and Hall, 1995. P. 55–79.
- Cavalli-Sforza L.L., Barrai J., Edwards A.W.F. Analysis of human evolution under random genetic drift // *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 1964. Vol. 29. P. 9–20.
- Cavalli-Sforza L.L., Bodmer W.F. The genetics of human populations. San Francisco: Freeman, 1971. 962 p.
- Chesser R.K. Genetic variability within and among populations of the black-tailed prairie dog // *Evolution.* 1983. Vol. 37. P. 320–331.
- Cope O.B. Races of cutthroat trout in Yellowstone lake // *US Fish and Wildlife Serv. Spec. Rep.-Fish.* 1957. № 208. P. 74–84.

- Coulthart M.B., Rhomberg L.R., Singh R.S. The nature of genetic variation for species formation // *Evolution*. 1984. Vol. 38. P. 689–692.
- Coyne J.A. Genetics and speciation // *Nature*. 1992. Vol. 355. P. 511–515.
- Crane A., Seeb L.W., Seeb J.E. Genetic relationships among *Salvelinus* species inferred from allozyme data // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1994. Vol. 51, suppl. 1. P. 182–197.
- Cronin M.A., Spearman W.J., Wilmot R.L. et al. Mitochondrial DNA variation in chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) and chum salmon (*O. keta*) detected by restriction enzyme analysis of polymerase chain reaction (PCR) products // *Ibid.* 1993. Vol. 50. P. 708–715.
- Crosetti D., Nelson W.S., Avise J.C. Pronounced genetic structure of mitochondrial DNA among populations of the circumglobally distributed grey mullet (*Mugil cephalus*) // *J. Fish. Biol.* 1994. Vol. 44. P. 47–58.
- Cross T.F., Payne R.H. NADP-isocitrate dehydrogenase polymorphism in the Atlantic salmon, *Salmo salar* // *J. Fish. Biol.* 1977. Vol. 11, № 5. P. 493–496.
- Cross T.F., Ward R.D. Protein variation and duplicate loci in the Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // *Genet. Res.* 1980. Vol. 36. P. 147–165.
- Cross T.F., Ward R.D., Abreu-Grobois A. Duplicate loci and allelic variation for mitochondrial malic enzyme in the Atlantic salmon *Salmo salar* L. // *Comp. Biochem. and Physiol.-B.* 1979. Vol. 62, № 4. P. 403–406.
- Crow J.F. Breeding structure of populations. 2. Effective population number 33 Statistics and mathematics in biology. Ames (Iowa): Iowa State College press, 1954. P. 543–556.
- Crow J.F. Some possibilities for measuring selection intensities in man // *Hum. Biol.* 1958. Vol. 30. P. 1–13.
- Crow J.W., Morton N.E. Measurement of gene frequency drift in small populations // *Evolution*. 1955. Vol. 9. P. 202–214.
- Crozier W.W., Moffett I.J.J. Inheritance of allozymes in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // *Aquaculture*. 1990. Vol. 88. P. 253–262.
- Danzmann R.G., Ferguson M.M., Allendorf F.W. Allelic differences in initial expression of parental alleles at an isocitrate dehydrogenase locus in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // *Develop. Genet.* 1985. Vol. 5. P. 117–127.
- Danzmann R.G., Ferguson M.M., Allendorf F.W. Heterozygosity and components of fitness in strains of rainbow trout // *Biol. J. Linnean Soc.* 1988. Vol. 33. P. 285–304.
- Danzmann R.G., Ihssen P.E., Hebert P.D.H. Genetic discrimination of wild and hatchery populations of brook charr, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), in Ontario using mitochondrial DNA analysis // *J. Fish. Biol.* 1991. Vol. 39, suppl. A. P. 69–77.
- Datta U., Datta P., Mandal R.K. Cloning and characterization of highly repetitive fish nucleotide sequence // *Gene*. 1988. Vol. 62. P. 331–336.
- Davidson W.S., Birt T.P., Green J.M. Organization of the mitochondrial genome from Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Genome*. 1989a. Vol. 32. P. 340–342.
- Davidson W.S., Birt T.P., Green J.M. A review of genetic variation in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and its importance for stock identification, enhancement programmes and aquaculture // *J. Fish. Biol.* 1989b. Vol. 34. P. 547–560.
- Davison M.T., Wright J.E., Atherton L.M. Cytogenetic analysis of pseudolinkage of LDH loci in the teleost genus *Salvelinus* // *Genetics*. 1973. Vol. 73. P. 645–658.
- Dempson J.B., Verspoor E., Hammar J. Intrapopulation variation of the esterase-2 polymorphism in the serum of anadromous Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, from a northern Labrador river // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1988. Vol. 43, № 1. P. 463–468.
- Dobzhansky T. Genetics of the evolutionary process. N.Y.; L.: Columbia Univ. press, 1970. 505 p.
- Dobzhansky T., Ayala F.J., Stebbins G.L. et al. Evolution. San Francisco: Freeman, 1977. 572 p.
- Donaldson L.R., Allen G.H. Return of silver salmon *O. kisutch* to point of release // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1957. Vol. 87. P. 13–22.
- Donnelly R.F., Johnson K.B., Hersberger W.K. et al. Identification of Kodiak Island pink salmon population based on biochemical genetic variation. Seattle (Wash.), 1979. 51 p.
- Dowling T.E., Childs M.R. Impact of hybridization of threatened trout of the southwestern United States // *Conserv. Biol.* 1992. Vol. 6. P. 355–364.
- Dowling T.E., Moritz C., Palmer J.D. Nucleic acids II: Restriction site analysis // *Molecular systematics* / Eds. D.M. Hillis, C. Moritz. Sunderland (Mass.): Sinauer, 1990. P. 250–317.

- Dubrova Yu.E., Salmenkova E.A., Altukhov Yu.P. et al. Family heterozygosity and progeny body length in pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // *Heredity*. 1995. Vol. 75. P. 281–289.
- Ehrlich P.R., Raven P.H. Differentiation of populations // *Science*. 1969. Vol. 165. P. 1228–1232.
- Elo K. Gene flow and conservation of genetic variation in anadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Hereditas*. 1993. Vol. 119. P. 149–159.
- Elo K., Vuorinen J.A., Niemela E. Genetic resources of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in Teno and Naatamo rivers, Northern–East Europe // *Ibid*. 1994. Vol. 120. P. 19–28.
- Engel W., Schmidtke J., Wolf U. Genetic variation of alpha-glycerophosphate-dehydrogenase isoenzymes in clupeoid and salmonoid fish // *Experientia*. 1971. Vol. 27. P. 1489–1491.
- Estoup A., Presa P., Krieg F. et al. (CT)n and (GT)n microsatellites: A new class of genetic markers for *Salmo trutta* L. (brown trout) // *Heredity*. 1993. Vol. 71. P. 488–496.
- Falconer D.S. Introduction to the quantitative genetics. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1960. 365 p.
- Ferguson A. Genetic differences among brown trout, *Salmo trutta*, stocks and their importance for conservation and management of the species // *Freshwater. Biol.* 1989. Vol. 21. P. 35–46.
- Ferguson A. Molecular genetics in fisheries: Current and future perspectives // *Molecular genetics in fisheries* / Eds. G.R. Carvalho, T.J. Pitcher. L.: Chapman and Hall, 1995. P. 111–115.
- Ferguson A., Fleming C.C. Evolutionary and taxonomic significance of protein variation in the brown trout (*Salmo trutta* L.) and other salmonid fishes // *Protein polymorphism: Adaptive and taxonomic significance*. L.; N.Y.: Acad. press, 1983. P. 86–99.
- Ferguson A., Hynes R.A., Prodhhl P.A., Taggart J.B. Molecular approaches to the study of genetic variation in salmonid fishes // *Nordic J. Freshwater Res.* 1995. Vol. 71. P. 13–32.
- Ferguson A., Mason F.M. Allozyme evidence for reproductively isolated sympatric populations of brown trout *Salmo trutta* L. in Lough Melvin, Ireland // *J. Fish. Biol.* 1981. Vol. 18. P. 629–642.
- Ferguson M.M. Molecular genetics and the impact of aquaculture on fisheries // *Rev. Fish Biol. and Fisheries*. 1994. Vol. 4. P. 351–373.
- Ferguson M.M., Danzmann R.G., Allendorf F.W. Adaptive significance of developmental rate in rainbow trout: An experimental test // *Biol. J. Linnean Soc.* 1987. Vol. 33. P. 205–216.
- Ferguson M.M., Danzmann R.G., Hutchings J.A. Incongruent estimates of population differentiation among brook charr, *Salvelinus fontinalis*, from Cape Race, Newfoundland, Canada, based upon allozyme and mitochondrial DNA variation // *J. Fish. Biol.* 1991. Vol. 39, suppl. A. P. 79–85.
- Ferris S.D., Berg W.J. The utility of mitochondrial DNA in fish genetics and management // *Population genetics and fishery management* / Ed. N. Ryman, F. Utter. Seattle; L.: Univ. Wash. press, 1987. P. 277–301.
- Ferris S.D., Sage R.D., Prager E.M. et al. Mitochondrial DNA evolution in mice // *Genetics*. 1983. Vol. 105. P. 681–721.
- Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon press, 1930. 272 p.
- Flint R.F. Glacial and Quaternary geology. N.Y.: Wiley, 1971. 892 p.
- Foerster R.E. On the relation of adult sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) returns to known smolt seaward migrations // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1954a. Vol. 11. P. 339–350.
- Foerster R.E. Sex ratio in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walb.) // *Ibid*. 1954b. Vol. 11. P. 988–997.
- Foerster R.E. The sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* // *Bull. Fish. Res. Board Canada*. 1968. Vol. 162. P. 1–422.
- Fontdevila A. Genetic instability and rapid speciation: are they coupled // *Genetica*. 1992. Vol. 86, № 1/3. P. 247–258.
- Foote C.J. Male mate choice dependent on male size in salmon // *Behaviour*. 1988. Vol. 106. P. 63–80.
- Foote C.J., Wood C.C., Withler R.E. Biochemical genetic comparison of sockeye salmon and kokanee, the anadromous and nonadromus forms of *Oncorhynchus nerka* // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1989. Vol. 46, N 1. P. 149–158.
- Forbes S.H., Allendorf F.W. Associations between mitochondrial and nuclear genotypes in cutthroat hybrid swarms // *Evolution*. 1991. Vol. 45. P. 1332–1349.

- Ford E.B. Polymorphism and taxonomy // The new systematics. Oxford: Clarendon press, 1940. P. 493–513.
- Foster R.W., Bagatell C., Fuss H.J. Return of one-year old pink salmon to stream in Puget Sound // Progr. Fish-Cult. 1980. Vol. 43. P. 31.
- French R.H., Bilton M., Osaka M., Hartt A. Distribution and origin of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in offshore water of the North Pacific Ocean // Bull. INPFC. 1976. № 34. P. 1–113.
- Fujio Y., Tsuyuki H., Sasaki N. Loss of duplicated gene expression in Japanese charr, *Salvelinus pluvius* // Tohoku J. Agr. Res. 1985. Vol. 36, № 1. P. 35–47.
- Galvin P., Cross T., Ferguson A. Genetic differentiation and gene flow in Atlantic salmon, *Salmo salar* L.: A case study of the river Shannon system in Ireland // Aquacult. and Fish. Manag. 1994. Vol. 25, suppl. 2. P. 131–145.
- Garcia-Marin J.L., Jorde P.E., Ryman N. et al. Management implications of genetic differentiation between native and hatchery population of brown trout (*Salmo trutta*) in Spain // Aquaculture. 1991. Vol. 85. P. 235–249.
- Garcia-Marin J.L., Pla C. Origins and relationships of native populations of *Salmo trutta* (brown trout) in Spain // Heredity. 1996. Vol. 77, № 3. P. 313–323.
- Gardner M.L. A review of factors which may influence the sea-age and maturation of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // J. Fish. Biol. 1976. Vol. 4. № 9. P. 289–327.
- Gavrilets S., Hastings A. Founder effect speciation: A theoretical reassessment // Amer. Natur. 1996. Vol. 147, № 3. P. 466–491.
- Gharrett A.J., Shirley S.M., Tromble G.R. Genetic relationships among populations of Alaskan chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1987. Vol. 44. P. 765–774.
- Gharrett A.J., Smoot C., McGregor A.J., Holmes P.B. Genetic relationships of even-year northwestern Alaskan pink salmon // Trans. Amer. Fish. Soc. 1988. Vol. 117. P. 536–545.
- Ginatulina L.K. Genetic differentiation among chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum), from Primorye and Sakhalin // J. Fish. Biol. 1992. Vol. 40. P. 33–38.
- Ginatulina L.K. The geographic distribution of the mitochondrial genotypes of chum salmon and masou salmon among the populations of Primorye // Population, evolutionary and ecological genetics of animal species: Proc. Intern. symp. "Modern achievements in population, evolutionary and ecological genetics". Vladivostok, 1995. P. 5.
- Godfrey H., Henry K.A., Machidori S. Distribution and abundance of coho salmon in the offshore waters of the North Pacific Oceans // Bull. INPFC. 1975. Vol. 31. P. 1–80.
- Goldschmidt R.B. Ecotype, ecospecies and macroevolution // Experientia. 1948. № 4. P. 465–472.
- Goldschmidt R.B. Evolution as viewed by one geneticist // Amer. Sci. 1952. Vol. 40. P. 84–98.
- Goldstein D.B., Linares A.R., Cavalli-Sforza L.L. An evaluation of genetic distances for use with microsatellite loci // Genetics. 1995. Vol. 139. P. 463–471.
- Goto A., Takahashi M., Yamazaki F. White-spotted and red-spotted morphs as a phenotypic variation of the Japanese charr *Salvelinus leucomaenis* in the rivers of southern Hokkaido, Japan // Physiol. Ecol. Jap. 1989. Spec. vol. 1. P. 421–428.
- Grant W.S., Milner G.B., Krasnowski P., Utter F.M. Use of biochemical genetic variants for identification of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) stocks in Cook Inlet, Alaska // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1980. Vol. 37. P. 1326–1347.
- Grewe P., Krueger C.C., Aquadro C.F. et al. Mitochondrial DNA variation among lake trout (*Salvelinus namaycush*) strains stocked into lake Ontario // Ibid. 1993. Vol. 50. P. 2397–2403.
- Groot C., Margolis L. Preface // Pacific salmon life histories / Ed. C. Groot, L. Margolis. Vancouver: UBC press, 1991. P. ix-x.
- Groot C., Quinn T.P., Hara T.J. Responses of migrating adult sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) to population-specific odours // Canad. J. Zool. 1986. Vol. 64. P. 926–932.
- Gross M.R. Disruptive selection for alternative life histories in salmon // Nature. 1985. Vol. 313, № 5997. P. 47–48.
- Guyomard R., Krieg F. Electrophoretic variation in six populations of brown trout (*Salmo trutta* L.) // Canad. J. Genet. Cytol. 1983. Vol. 25, № 4. P. 403–413.
- Gyllensten U., Leary R.F., Allendorf F.W., Wilson A.C. Introgression between two cutthroat trout subspecies with substantial karyotypic, nuclear and mitochondrial genomic divergence // Genetics. 1985. Vol. 111. P. 905–915.

- Gyllenstein U., Wilson A.C. Mitochondrial DNA of salmonids: Inter- and intraspecific variability detected with restriction enzymes // Population genetics and fishery management / Eds. N. Ryman, F. Utter. Seattle; L.: Univ. Wash. press, 1987. P. 301–317.
- Haldane J.B.S. The cost of natural selection // J. Genet. 1957. Vol. 55. P. 511–524.
- Haldane J.B.S. More precise expression for the cost of natural selection // Ibid. 1960. Vol. 57. P. 351–360.
- Hall H.J., Nawrocki L.M. A rapid method for detecting mitochondrial DNA variation in the brown trout, *Salmo trutta* // J. Fish. Biol. 1995. Vol. 46, № 2. P. 360–364.
- Hamilton K.A., Ferguson A., Taggart J.B. et al. Post-glacial colonization of brown trout, *Salmo trutta* L.: LDH-5 as a phylogeographic marker locus // J. Fish. Biol. 1989. Vol. 35. P. 651–664.
- Hansen M.M., Hynes R.A., Loeschcke V., Rasmussen G. Assessment of the stocked or wild origin of anadromous brown trout (*Salmo trutta*) in Danish river system, using mitochondrial DNA RFLP analysis // Mol. Ecol. 1995. Vol. 4. P. 189–198.
- Hansen M.M., Loeschcke V. Temporal variations in mitochondrial DNA haplotype frequencies in a brown trout (*Salmo trutta* L.) population that shows stability in nuclear allele frequencies // Evolution. 1996. Vol. 50, № 1. P. 454–457.
- Hansen M.M., Loeschcke V., Rasmussen G., Simonsen V. Genetic differentiation among Danish brown trout (*Salmo trutta*) populations // Hereditas. 1993. Vol. 118. P. 177–185.
- Hanson A.J., Smith H.D. Male selection in a population of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) of mixed age group // J. Fish. Res. Board. Canada. 1967. Vol. 24, № 9. P. 1955–1977.
- Harris H. Enzyme polymorphism in man / Proc. Roy. Soc. London B. 1966. Vol. 164. P. 298–310.
- Harris H. The principles of human biochemical genetics. Amsterdam etc.: North-Holland, 1977. 473 p.
- Harris H., Hopkinson D.A., Edwards Y.H. Polymorphism and the subunit structure of isozymes: Contribution to the neutralist-selectionist controversy // Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1977. Vol. 74. P. 698–701.
- Hart J.L. Pacific fishes of Canada // Bull. Fish. Res. Board Canada. 1973. Vol. 180. P. 1–740.
- Hartley S.E. High incidence of atlantic salmon × brown trout hybrids in a Lake District stream // J. Fish. Biol. 1996. Vol. 48, N 1. P. 151–154.
- Hartman W.L., Raleigh R.F. Tributary homing of sockeye salmon at Brook and Karluk Lakes, Alaska // J. Fish. Res. Board Canada. 1964. Vol. 21, № 3. P. 485–504.
- Hasler A.D. Underwater guidepost: Homing of salmon. Madison: Univ. Wis. press, 1966. 155 p.
- Hasler A.D., Scholz A.T. Olfactory imprinting and homing in salmon: Investigation into the mechanism of the imprinting process. B. etc.: Springer, 1983. 134 p. (Zoophysiology; Vol. 14).
- Hasler A.D., Wisby W.J. Discrimination of stream odors by fishes and relation to parent stream behavior // Amer. Natur. 1951. Vol. 85. P. 223–238.
- Healey M.C. Optimum size and age at maturity in Pacific salmon and effects of size-selective fisheries // Salmonid age at maturity / Ed. D.J. Meerburg. Ottawa, 1986. P. 39–52. (Canad. Spec. Publ. in Fish. and Aquat. Sci.; Vol. 89).
- Healey M.C. Life history of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Pacific salmon life histories / Ed. C. Groot, L. Margolis. Vancouver: UBC press, 1991. P. 311–393.
- Heard W.R. Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Ibid. 1991. P. 121–130.
- Heath D.D., Iwama G.K., Delvin R.H. DNA fingerprinting used to test for family effects on precocious sexual maturation in two populations of *Oncorhynchus tshawytscha* (Chinook salmon) // Heredity. 1994. Vol. 73. P. 616–624.
- Heggberget T.G., Johnsen B.O., Hindar K. et al. Interactions between wild and cultured Atlantic salmon: A review of the Norwegian experience // Fish. Res. 1993. Vol. 18. P. 123–146.
- Heincke F. Naturgeschichte des Herings: (Wanderungen des Hering in den europäischen Meeren). B.: O. Salle, 1898. 128 S.
- Helle J.H. Significance of the stock concept in artificial propagation of salmonids in Alaska // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1981. Vol. 38, № 12. P. 1665–1671.
- Henry T., Ferguson A. Kinetic studies of the lactate dehydrogenase (LDH-5) isozymes of brown trout, *Salmo trutta* L. // Comp. Biochem. and Physiol. B. 1985. Vol. 82, N 1. P. 95–98.
- Hesthagen T., Hansen L.P. Estimates of the annual loss of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Norway due to acidification // Aquat. Fish. Manag. 1991. Vol. 22. P. 85–91.

- Hindar K., Ryman N., Utter F. Genetic effects of cultured fish on natural fish populations // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. Vol. 48. P. 945–957.
- Hoar W.S. Smolt transformation: evolution, behavior and physiology // J. Fish. Res. Board Canada. 1976. Vol. 33. P. 1234–1252.
- Hodgins H. Serological and biochemical studies in racial identification of fishes // Stock concept in Pacific salmon / Eds. R. Simon, P. Larkin. Vancouver: Univ. British Columbia, 1972. P. 199–208. (H.R. MacMillan lectures in fishes).
- Hodgins H., Ames W.E., Utter F.M. Variants of lactate dehydrogenase isozymes in sera of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // J. Fish. Res. Board Canada. 1969. Vol. 26. № 1. P. 15–19.
- Homing and straying in salmon // Aquacult. Fish. Manag. 1994. Vol. 25, suppl. 2. P. 1–190.
- Hopkins D.M. The Bering land bridge. Palo Alto. Stanford Univ. press, 1967. 495 p.
- Huang T., Cottingham R., Ledbetter D., Zoghbi H. Genetic mapping of four dinucleotide repeat loci, DXS453, DXS458, DXS454 and DXS424 on X chromosome using multiplex polymerase chain reaction // Genomics. 1992. Vol. 13. P. 375–380.
- Hunter J.G. Survival and production of pink and chum salmon in a coastal stream // J. Fish. Res. Board Canada. 1959. Vol. 16, № 6. P. 835–886.
- Hunter R.L., Markert C.L. Histochemical demonstration of enzymes separated by zone electrophoresis in starch gels // Science. 1957. Vol. 125. P. 1294–1295.
- Hurst L.D. Intragenomic conflict as an evolutionary force // Proc. Roy. Soc. London B. 1992. Vol. 248. P. 135–140.
- Hutchings J.A., Myers R.A. Mating between anadromous and nonanadromous Atlantic salmon, *Salmo salar* // Canad. J. Zool. 1985. Vol. 63. P. 2219–2221.
- Hynes R.A., Duke E.J., Joyce P. Mitochondrial DNA as a genetic marker for brown trout, *Salmo trutta* L., populations // J. Fish. Biol. 1989. Vol. 35. P. 678–701.
- Hynes R.A., Ferguson A., McCann M.A. Variation in mitochondrial DNA and post-glacial colonization of north western Europe by brown trout // Ibid. 1996. Vol. 48. P. 54–67.
- Ihsen P.E., Casselman J.M., Martin G.W., Phillips R.B. Biochemical genetic differentiation of lake trout (*Salvelinus namaycush*) stocks of Great Lakes region // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1988. Vol. 45. P. 1018–1029.
- Innis M.A., Gelfand D.H., Sninsky J.J., White T.J. PCR protocols: A guide to methods and applications. San Diego (Calif.): Acad. press, 1990. 482 p.
- Isaksson A. Ocean ranching: Its role and contribution to Pacific and Atlantic salmon fisheries // The state of the world's fisheries resources: Proc. of the World Fish. Congr., Plenary sessions / Ed. C.W. Voigtlander. New Delhi: Oxford and IBH publ., 1994. P. 133–149.
- Ishida T. Salmon of the North Pacific Ocean. Pt. III. A review of the life history of North Pacific salmon. 2. Pink salmon in the Far East // Bull. INPFC. 1966. N 18. P. 29–39.
- Jarvi T.H. On the periodicity of salmon reproduction in the northern Baltic area and its causes // Rapp. proc.-verb. Conc. perm. explor. mer. 1948. Vol. 69. P. 1–131.
- Jeffreys A.J., Royle N.J., Wilson V., Wong Z. Spontaneous mutation rates to new length alleles at tandem repetitive hypervariable loci in human DNA // Nature. 1988. Vol. 332. P. 278–281.
- Jeffreys A.J., Wilson V., Thein S.L. Hypervariable "minisatellite" regions in human DNA // Ibid. 1985a. Vol. 316. P. 67–73.
- Jeffreys A.J., Wilson V., Thein S.L. Individual specific "fingerprints" of human DNA // Ibid. 1985b. Vol. 316. P. 76–79.
- Jin L., Chakraborty R. Estimation of genetic distance and coefficient of gene diversity from single-probe multilocus DNA fingerprinting data // Mol. Biol. Evol. 1994. Vol. 11. P. 12–127.
- Johnson K.R. Genetic variation in populations of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) from Kodiak island, Alaska: M. Sci. thesis. Seattle (Wash.), 1979. 101 p.
- Johnson K.R., Wright J.E., May B. Linkage relationships reflecting ancestral tetraploidy in salmonid fish // Genetics. 1987. Vol. 116. P. 579–591.
- Jordan W.C., Youngson A.F. Genetic protein variation and natural selection in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr // J. Fish Biol. 1991. Vol. 39, suppl. A. P. 185–192.
- Jordan W.C., Youngson A.F., Webb J.H. Genetic variation at the malic enzyme-2 locus and age at maturity in sea-run Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1990. Vol. 47, № 9. P. 1672–1677.
- Jorde P.E. Allozymes in Scandinavian brown trout (*Salmo trutta* L.) Stockholm, 1994. 54 p. (Rep. Div. of population genetics, Stockholm univ.; S-106 91).

- Jorde P.E., Gitt A., Ryman N. New biochemical genetic markers in the brown trout (*Salmo trutta* L.) // J. Fish. Biol. 1991. Vol. 39. P. 451–454.
- Jorde E., Ryman N. Demographic genetics of brown trout populations and estimation of effective size from temporal change of allele frequencies // Genetics. 1996. Vol. 143. P. 1369–1381.
- Jukes T.H. Comparisons of polypeptide chains of globins // J. Mol. Evol. 1971. Vol. 1. P. 46–62.
- Kaplan N.O. Evolution of the dehydrogenases // Evolving genes and proteins. N.Y.: Acad press, 1965. P. 245–279.
- Karakousis Y., Triataphyllidis C. Genetic structure and differentiation among Greek brown trout (*Salmo trutta* L.) populations // Heredity. 1990. Vol. 64. P. 297–307.
- Karl S.K., Avise J.C. Balancing selection at allozyme loci in oysters: Implications from nuclear RFLPs // Science. 1992. Vol. 256. P. 100–102.
- Karl S.K., Bowen B.W., Avise J.C. Global population genetic structure and male-mediated gene flow in the green turtle (*Chelonia mydas*): RFLP analysis of anonymous nuclear loci // Genetics. 1992. Vol. 131. P. 163–173.
- Karn M.N., Penrose L.S. Birth weight and gestation time in relation maternal age, parity and infant survival // Ann. Eugenics. 1951. Vol. 16. P. 147–164.
- Kato F. Life history of masu and amago salmon (*Oncorhynchus masou* and *Oncorhynchus rhodurus*) // Pacific salmon life histories / Eds. C. Groot, L. Margolis. Vancouver: UBC press, 1991. P. 447–520.
- Kazakov R.V., Titov S.F. Geographical patterns in the population genetics of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., on USSR territory, as evidence for colonization routes // J. Fish. Biol. 1991. Vol. 39. P. 1–6.
- Kazakov R.V., Titov S.F. Population genetics of salmon, *Salmo salar* L., in northern Russia // Aquacult. Fish. Manag. 1993. Vol. 24. P. 495–506.
- Kerster H.W. Neighbourhood size in the rusty lizard, *Sceloporus olivaceus* // Evolution. 1964. Vol. 18. P. 445–457.
- Kerster H.W., Levin D.A. Neighbourhood size in *Litospermum carolinense* // Genetics (US). 1968. Vol. 60. P. 577–583.
- Kijima A., Fujio Y. Genetic control of isocitrate dehydrogenase isozymes in chum salmon // Tohoku J. Agr. Res. 1977. Vol. 28, № 2. P. 96–102.
- Kijima A., Fujio Y. Geographical distribution of IDH and LDH isozymes in chum salmon populations // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1979. Vol. 45, № 3. P. 287–295.
- Kijima A., Fujio Y. Duplicated isozyme loci in chum salmon // Tohoku J. Agr. Res. 1980. Vol. 31. P. 159–172.
- Kijima A., Fujio Y. Correlation between geographic distance and genetic distance in populations of chum salmon, *Oncorhynchus keta* // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1982. Vol. 48, № 12. P. 1703–1709.
- Kijima A., Fujio Y. Relationship between average heterozygosity and river population size in chum salmon // Ibid. 1984. Vol. 50, № 4. P. 603–608.
- Killick S.R. The chronological order of Fraser river sockeye salmon during migration, spawning and death // Intern. Pacif. Salmon Fish. Commiss. Bull. 1955. N 7. P. 1–95.
- Killick S.R., Clemens W.A. The age, sex ratio and size of Fraser river sockeye salmon, 1915–1960 // Ibid. 1963. N 14. P. 1–140.
- Kimmel P. Fishes of the Miocene-pliocene Berr Butte formation, Southern Oregon // Pap. Paleontol. 1975. № 14. P. 62–87.
- Kimura M. "Stepping stone" model of population // Annu. Rep. Nat. Inst. Genet. Mishima. 1953. Vol. 3. P. 63–65.
- Kimura M. Optimum mutation rate and degree of dominance as determined by the principle of minimum genetic load // J. Genet. 1960a. Vol. 57. P. 21–34.
- Kimura M. Genetic load of a population and its significance evolution // Jap. J. Genet. 1960b. Vol. 35. P. 7–33.
- Kimura M. Genetic variability maintained in a finite population due to mutational production of neutral and nearly neutral isoalleles // Genet. Res. 1968. Vol. 11. P. 247–269.
- Kimura M. Neutral theory of molecular evolution. Cambridge: Univ. press, 1983. 367 p.
- Kimura M., Crow J.F. The measurement of effective population number // Evolution. 1963. Vol. 17. P. 279–288.

- Kimura M., Maruyama T. Pattern of neutral polymorphism in a geographically structured population // Genet. Res. 1971. Vol. 18. P. 125–131.
- Kimura M., Ohta T. Theoretical aspects of population genetics. Princeton (N.J.): Princeton Univ. press, 1971. 219 p.
- Kimura M., Ohta T. Mutation and evolution at the molecular level // Genetics (US). 1973. Vol. 73, suppl. P. 19–35.
- Kimura M., Weiss G.H. The stepping stone model of population structures and the decrease of genetic correlation with distance // Genetics. 1964. Vol. 49. P. 561–567.
- Kirpichnikov V.S. Genetic bases of the fish selection. B.: Springer, 1981. 410 p.
- Knox D., Verspoor E. A mitochondrial DNA restriction fragment length polymorphism of potential use for discrimination of farmed Norwegian and wild Atlantic salmon populations in Scotland // Aquaculture. 1991. Vol. 98. P. 249–257.
- Kobayashi T., Milner G.B., Teel D.J., Utter F. Genetic basis for electrophoretic variation of adenosine deaminase in chinook salmon // Trans. Amer. Fish. Soc. 1984. Vol. 113. P. 86–89.
- Koch H.L.A., Bergstrom E., Evans J.C. The microelectrophoretic separation on the starch gel of the haemoglobins of *Salmo salar* L. // Meded. Vlaamse Acad. K1. Wet. 1964. Vol. 26, № 9. P. 1–33.
- Koljonen M. Electrophoretically detectable genetic variation in natural and hatchery stocks of Atlantic salmon in Finland // Hereditas. 1989. Vol. 110. P. 23–35.
- Kondzela C.M., Guthrie C.M., Hawkins S.L. et al. Genetic relationships among chum salmon populations in southeast Alaska and northern British Columbia // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. Vol. 51, suppl. 1. P. 50–64.
- Kontrimavichus V.L. Beringia in the Cenozoic era. New Delhi: Oxonian press, 1973. 724 p.
- Krieg F., Guyomard R. Population genetics of french brown trout (*Salmo trutta* L.): Large geographical differentiation of wild populations and high similarity of domesticated stocks // Genet. Selec. Evol. 1985. Vol. 17, № 2. P. 225–242.
- Krueger C.C., May B. Stock identification of naturalized brown trout in Lake Superior tributaries: Differentiation based on allozyme data // Trans. Amer. Fish. Soc. 1987a. Vol. 116, № 6. P. 785–794.
- Krueger C.C., May B. Genetic comparison of naturalized rainbow trout populations among Lake Superior tributaries: Differentiation based on allozyme data // Ibid. 1987b. Vol. 116, № 6. P. 795–806.
- Krueger C.C., May B. Ecological and genetic effects of salmonid introductions in North America // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. Vol. 48, suppl. 1. P. 66–77.
- Kwain W. Population dynamics and exploitation of rainbow trout in Stockely Creek, eastern Lake Superior // Ibid. 1981. Vol. 110. P. 210–215.
- Kwain W., Chappel J.A. First evidence for even-year spawning pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, in Lake Superior // J. Fish. Res. Board Canada. 1978. Vol. 35. P. 1373–1376.
- L'Abée-Lund J.H. Significance of mature male parr in a small populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1989. Vol. 46. P. 928–931.
- Labelle M. Straying patterns of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) stocks from southeast Vancouver Island, British Columbia // Ibid. 1992. Vol. 49. P. 1843–1855.
- Laikre L., Prodöhl P.A., Jorde P.E., Ryman N. Genetic variability at minisatellite and allozyme loci in brown trout (*Salmo trutta* L.) – a comparison // Hereditas. 1995. Vol. 123. P. 191–195.
- Lande R. Effective deme sizes during long-term evolution estimated from rates of chromosomal rearrangements // Evolution. 1979. Vol. 33. P. 234–251.
- Lane S., McGregor A.J., Taylor S.G., Gharrett A.J. Genetic marking of an Alaskan pink salmon population, with an evaluation of the mark and marking process // Amer. Fish. Soc. Symp. 1990. Vol. 7. P. 397–406.
- Larson A., Wake D.B., Yanev K.P. Measuring of gene flow among populations having high levels of genetic fragmentation // Genetics (US). 1984. Vol. 106. P. 293–308.
- Lee C.-Y., Charles D., Brouson D. et al. Analysis of mouse and *Drosophila* proteins by two-dimensional gel electrophoresis // Mol. and Gen. Genet. 1979. Vol. 176. P. 303–311.
- Lewontin R.C., Hubby J.L. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. 2. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura* // Genetics (US). 1966. Vol. 54. P. 595–609.

- Li C.C. Population genetics. Chicago: Univ. Chicago press, 1955. 346 p.
- Li C.C. Genetic equilibrium under selection // *Biometrics*. 1967. Vol. 23. P. 397-484.
- Lidicker W.Z., Patton J.L. Patterns of dispersal and genetic structure in populations of small rodents // *Mammalian dispersal patterns: The effects of social structure on population genetics* / Ed. B.D. Chepko-Sade, Z.T. Halpin. Chicago; L.: Univ. Chicago press, 1987. P. 144-161.
- Ligny W. de. Serological and biochemical studies on fish populations // *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 1969. Vol. 7. P. 411-513.
- Lim S.T., Bailey G.S. Gene duplication in salmonid fish: Evidence for duplicated but catalytically equivalent A(4) lactate dehydrogenases // *Biochem. Genet.* 1977. Vol. 15, № 7/8. P. 707-721.
- Lindsey C.C., McPhail J.D. Zoogeography of fishes of the Yukon and Mackenzie basins // *Zoogeography of North American freshwater fishes*. Copyright (c.). N.Y.: Wiley, 1986. P. 639-673.
- Lindsey C.C., Northcote T.G., Hartman G.F. Homing of rainbow trout to inlet and outlet spawning streams at Loon Lake, British Columbia // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1959. Vol. 16. P. 695-719.
- Livshits G., Kobylansky E. Lerner's concept of developmental homeostasis and problem of heterozygosity level in natural populations // *Heredity*. 1985. Vol. 55. P. 341-353.
- Lozano R., Ruiz Rejon C., Ruiz Rejon M. A comparative analysis of NORs in diploid and triploid salmonids: Implications with respect to the diploidization process occurring in this fish group // *Ibid.* 1992. Vol. 69. P. 450-457.
- Lynch M. The similarity index and DNA fingerprinting // *Mol. Biol. Evol.* 1990. Vol. 7. P. 478-484.
- Macaranas J.M., Nakajima M., Fujio Y. Genetic differentiation among cultured populations of Japanese charr // *Tohoku J. Agr. Res.* 1985. Vol. 36, № 2. P. 117-125.
- MacCrimmon H.R. World distribution of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1971. Vol. 28, № 5. P. 663-704.
- MacCrimmon H.R., Marshall T.L. World distribution of brown trout, *Salmo trutta* // *Ibid.* 1968. Vol. 25, № 12. P. 2527-2548.
- MacCrimmon H.R., Marshall T.L., Gots B.L. World distribution of brown trout, *Salmo trutta*: Further observations // *Ibid.* 1970. Vol. 27, № 4. P. 811-817.
- Madison D.M. Homing behavior of the red-cheeked salamander *Plethodon jordani* // *Anim. Behav.* 1969. Vol. 17. P. 25-39.
- Major R.L., Ito J., Ito S., Godfrey H. Distribution and origin of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in offshore waters of the North Pacific Ocean // *Bull. INPFC*. 1978. № 38. P. 1-54.
- Malecot G. Decrease of relationship with distance // *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 1955. Vol. 20. P. 52-53.
- Malecot G. Identical loci and relationship // *Proc. V Berkeley symp. math. stat. prob.* Berkeley: Univ. Calif. press, 1967. Vol. 4. P. 317-332.
- Manzer J.I., Ishida T., Peterson A.E., Hanavan M.G. Salmon on the North Pacific Ocean. 5. Offshore distribution of salmon // *Bull. INPFC*. 1965. № 15. P. 1-452.
- Mardsen J.E., Krueger C.C. Identification of parental origins of naturally produced lake trout in lake Ontario: Application of mixed-stock analysis to second generation // *N. Amer. Fish. Manag.* 1989. Vol. 9, № 3. P. 257-268.
- Markert C.L., Moller F. Multiple forms of enzymes: Tissue, ontogenetic and specific patterns // *Proc. Nat. Acad. Sci. US*. 1959. Vol. 45, № 5. P. 753-763.
- Marriott R.A. Stream catalog of the Wood river Lake system, Bristol Bay, Alaska // *Spec. Sci. Rep. Fish.* 1964. № 494. P. 1-210.
- Maruyama T. On the rate of decrease of heterozygosity in circular stepping stone models of populations // *Theor. Pop. Biol.* 1970. Vol. 1. P. 101-119.
- Maruyama T. The rate of decrease of heterozygosity in a population occupying a circular or a linear habitat // *Genetics*. 1971. Vol. 67. P. 437-454.
- Maruyama T. Rate of decrease of genetic variability in a two-dimensional continuous population of finite size // *Ibid.* 1972. Vol. 70. P. 639-651.
- Maruyama T., Kimura M. Genetic variability and effective population size when local extinction

- and recolonization of subpopulations are frequent // Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1980. Vol. 77. P. 6710-6714.
- Massaro E.J., Markert C.L. Isozyme patterns of salmonid fishes: Evidence for multiple cistrons for lactate dehydrogenase polypeptides // J. Exp. Zool. 1968. Vol. 168. P. 223-238.
- May B. The salmonid genome: Evolutionary restructuring following a tetraploid event: Ph.D. diss. University Park (P-a.), 1980. 199 p.
- May B. Starch gel electrophoresis of allozymes // Genetic analysis of populations: A practical approach / Ed. A.R. Hoelzel. Oxford: JRL press, 1992. P. 1-27.
- May B., Johnson K.R. Composition linkage map of salmonid fishes (*Salvelinus*, *Salmo* and *Oncorhynchus*) // Genetic maps: Locus maps of complex genomes / Ed S.J. O'Brien. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. press, 1990. Book 4. P. 151-159.
- May B., Johnson K.R., Wright J.E. Sex-linkage in salmonids: Evidence from a hybridized genome of brook trout and arctic charr // Biochem. Genet. 1989. Vol. 27, № 5/6. P. 291-301.
- May B., Stoneking M., Wright J.E. Joint segregation of malate dehydrogenase and diaphorase loci in brown trout (*Salmo trutta*) // Trans. Amer. Fish. Soc. 1979a. Vol. 108. P. 373-377.
- May B., Stoneking M., Wright J.E. Joint segregation of biochemical loci in Salmonidae. 2. Linkage associations from a hybridized *Salvelinus* genome (*S. namaycush* × *S. fontinalis*) // Genetics. 1980. Vol. 95. P. 707-726.
- May B., Utter F.M., Allendorf F.W. Biochemical genetic variation in pink salmon and chum salmon // J. Heredity. 1975. Vol. 66, № 4. P. 227-232.
- May B., Wright J.E., Johnson K.R. Joint segregation of biochemical loci in *Salmonidae*. 3. Linkage associations in *Salmonidae* including data from rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // Biochem. Genet. 1982. Vol. 20. P. 29-39.
- May B., Wright J.E., Stoneking M. Joint segregation of biochemical loci in *Salmonidae*: Results from experiments with *Salvelinus* and review of the literature on other species // J. Fish. Res. Board Canada. 1979b. Vol. 36. P. 1114-1128.
- McAtee W.L. Survival of the ordinary // Quart. Rev. Biol. 1937. Vol. 12. P. 47-64.
- McCart P. Digging behaviour of *Oncorhynchus nerka* spawning in streams at Babine Lake, British Columbia // Proc. Symp. on salmon and trout in streams. Vancouver: Univ. Brit. Columbia press, 1969. P. 39-52.
- McConkey E.H., Taylor B.J., Phan D. Human heterozygosity: A new estimate // Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1979. Vol. 76. P. 6500-6504.
- McConnell S.K., Oreilly P., Hamilton L. et al. Polymorphic microsatellite loci from Atlantic salmon (*Salmo salar*): Genetic differentiation of North American and European populations // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. Vol. 52, № 9. P. 1863-1872.
- McElligot E.A., Cross T.F. Protein variation in wild Atlantic salmon, with particular reference to southern Ireland // J. Fish. Biol. 1991. Vol. 39, suppl. A. P. 35-42.
- McGowan C., Davidson W.S. Unidirectional natural hybridization between brown trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*S. salar*) in Newfoundland // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1992. Vol. 49. P. 1953-1958.
- McIntyre J.D., Johnson A.K. Relative yield of two transferrin phenotypes in coho salmon // Progr. Fish Cultur. 1977. Vol. 39, № 4. P. 175-177.
- McKean M. (ed.). FRED (Fisheries, rehabilitation, enhancement and development) 1990 Annual report to the Alaska State Legislature. Juneau, 1992. 167 p. (FRED Techn. Rep. Ser.; N 109).
- McPhail J.D., Lindsey C.C. Freshwater fishes of Northwestern Canada and Alaska // Bull. Fish. Res. Board Canada. 1970. N 173. P. 1-375.
- McPhail J.D., Lindsey C.C. Zoogeography of the freshwater fishes of Cascadia (the Columbia system and rivers North to the Stikine) // Zoogeography of North American freshwater fishes. Copyright (c). N.Y.: Wiley, 1986. P. 615-637.
- McVeigh H.P., Hynes R.A., Ferguson A. Mitochondrial DNA differentiation of sympatric populations of brown trout *Salmo trutta* L., from Lough Melvin, Ireland // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. Vol. 52. P. 1617-1622.
- Meylan A.B. Sea turtle migration - evidence from tag returns // Biology and conservation of sea turtles / Ed. K.A. Bjorndal. Wash. (D.C.): Smithsonian Inst. press, 1982. P. 91-100.
- Miller K.M., Withler R.E., Beacham T.D. Stock identification of coho salmon (*Oncorhynchus kusutch*) using minisatellite DNA variation // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1996. Vol. 53. P. 181-195.

- Milner G.B., Teel D.J., Utter F.M., Winans G.A. A genetic method of stock identification in mixed populations of Pacific salmon, *Oncorhynchus* spp. // US Nat. Mar. Fish. Serv. Mar. Fish. Rev. 1985. Vol. 47, N 1. P 1-8.
- Molecular genetics in fisheries / Eds. G.R. Carvalho, T.J. Pitcher. L.: Chapman and Hall, 1995. 141 p.
- Moller D. Transferrin polymorphism in Atlantic salmon (*Salmo salar*) // J. Fish. Res. Board Canada. 1970. Vol. 27, № 9. P. 1617-1625.
- Moran P.A.P. The theory of some genetical effects of population subdivision // Austral. J. Biol. 1959. Vol. 12. P. 109-118.
- Moran P., Pendas A.M., Garcia-Vazquez E., Izquierdo J.J. Genetic variation among Atlantic salmon in six spanish river // J. Fish. Biol. 1994. Vol. 45. P. 831-837.
- Moran P., Pendas A.M., Garcia-Vazquez E. et al. Estimates of gene flow among neighbouring populations brown trout // Ibid. 1995. Vol. 46. P. 593-602.
- Moritz C., Dowling T.E., Brown W.M. Evolution of animal mitochondrial DNA; Relevance for population biology and systematics // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1987. Vol. 18. P. 269-292.
- Morrison W.J., Wright J.E. Genetic analysis of three lactate dehydrogenase isozyme systems in trout: Evidence for linkage of genes coding subunits A and B // J. Exp. Zool. 1966. Vol. 163. P. 259-270.
- Morton N.E., Crow J.F., Muller H.J. An estimation of mutational damage in men from data on consanguineous marriages // Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1966. Vol. 42. P. 855-863.
- Muller H.J. Our load mutations // Amer. J. Hum. Genet. 1950. Vol. 2. P. 111-176.
- Mullis K., Faloona F., Scharf S. et al. Specific enzymatic amplification of DNA in vitro: The polymerase chain reaction // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1986. Vol. 51. P. 263-273.
- Murata S., Takasaki N., Saitoh M., Okada N. Determination of the phylogenetic relationships among Pacific salmonids by using short interspersed elements (SINEs) as temporal landmarks of evolution // Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1993. Vol. 90. P. 6995-6999.
- Murata S., Takasaki N., Saitoh M. et al. Details of retropositional genome dynamics that provide a rational for a genetic division: The distinct branching of all the Pacific salmon and trout (*Oncorhynchus*) from the Atlantic salmon and trout (*Salmo*) // Genetics. 1996. Vol. 142, N 3. P. 915-926.
- Nagylaki T. Homozygosity, effective number of alleles, and interdeme differentiation in subdivided populations // Ibid. 1985. Vol. 82. P. 8611-8613.
- Nagylaki T. Gustave Malecot and the transition from classical to modern population genetics // Genetics. 1989. Vol. 122, № 2. P. 253-268.
- Nakajima M., Kita A., Fujio Y. Genetic features of natural and cultured populations in masu salmon (*Oncorhynchus masou*) // Tohoku J. Agr. Res. 1986. Vol. 37, № 1/2. P. 31-42.
- Neave F. "Even-year" and "odd-year" pink salmon populations // Trans. Roy. Soc. Canada. Ser. 3. 1952. Vol. 46, № 5. P. 55-70.
- Neave F. The origin and speciation of *Oncorhynchus* // Trans. Roy. Soc. Canada. Ser. 3, sect. V. 1958. Vol. 52, № 5. P. 25-49.
- Neave F. Salmon of the North Pacific Ocean. Pt III. A review of the life history of North Pacific salmon. 5. Pink salmon in British Columbia // Bull. INPFC. 1966a. № 18. P. 71-79.
- Neave F. Salmon of the North Pacific Ocean. Pt III. A review of the life history of North Pacific salmon. 6. Chum salmon in British Columbia // Ibid. 1966b. № 18. P. 81-85.
- Neave F., Yonemori T., Bakkala R.G. Distribution and origin of chum salmon in offshore waters of the North Pacific Ocean // Ibid. 1976. № 35. P. 1-79.
- Nehlsen W., Williams J.E., Lichatowich J.A. Pacific salmon at the crossroads: stocks at risk from California, Oregon, Idaho, and Washington // Fisheries. 1991. Vol. 16. P. 4-21.
- Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Natur. 1972. Vol. 106. P. 283-292.
- Nei M. Molecular population genetics and evolution. Amsterdam, 1975. 278 p.
- Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. 1978. Vol. 89, № 3. P. 583-590.
- Nei M. Molecular evolutionary genetics. N.Y.: Columbia Univ. press, 1987. 512 p.
- Nei M., Imaizumi Y. Genetic structure of human population. 1. Local differentiation of blood group gene frequencies in Japan // Heredity. 1966a. Vol. 21. P. 9-35.
- Nei M., Imaizumi Y. Genetic structure of human population. 2. Differentiation of blood group gene frequencies among isolated human populations // Ibid. 1966b. Vol. 21. P. 183-190.

- Nei M., Roychoudhury A.K. Genetic variation within and between the three major races in man, Caucasoides, Negroids and Mongoloids // Amer. J. Hum. Genet. 1974. Vol. 26. P. 421–443.
- Nei M., Tajima F. DNA polymorphism detectable by restriction endonucleases // Genetics. 1981. Vol. 105. P. 207–217.
- Nelson J.S. Fishes of the World. New York etc.: John Wiley and Sons, 1984. 523 p.
- Nelson K., Soule M. Genetical conservation of exploited fishes // Population genetics and fishery management / Eds. N. Ryman, F. Utter. Seattle; L.: Univ. Wash. press, 1987. P. 345–368.
- Nevo E., Beilis A., Ben-Shlomo R. The evolutionary significance of genetic diversity: Ecological demographic and life history correlates // Evolutionary dynamics of genetic diversity / Ed. G.S. Mani. B.: Springer, 1984. P. 13–213.
- Nielsen E.E., Hansen M.M., Loeschcke V. Genetic structure of European populations of *Salmo salar* L. (Atlantic salmon) inferred from mitochondrial DNA // Heredity. 1996. Vol. 77. P. 351–358.
- Nielsen J.L., Can C., Thomas W.K. Differences in genetic diversity for mitochondrial DNA between hatchery and wild populations of *Oncorhynchus* // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. Vol. 51, suppl. 1. P. 290–297.
- Norden C.R. Comparative osteology of representative salmonid fishes, with particular reference to the grayling (*Thymallus arcticus*) and its phylogeny // J. Fish. Res. Board Canada. 1961. Vol. 18, № 5. P. 679–791.
- Nordeng H. A pheromone hypothesis for homeward migration in anadromous salmonids // Oikos. 1977. Vol. 28. P. 155–159.
- Nygren A., Nilsson B., Jahne M. Cytological studies in *Salmo trutta* and *Salmo alpinus* // Hereditas. 1971. Vol. 64. P. 259–267.
- Nyman L. Electrophoretic analysis of hybrids between salmon (*S. salar* L.) and trout (*S. trutta* L.) // Trans. Amer. Fish. Soc. 1970. Vol. 99. № 1. P. 229–236.
- Nyman L. A new approach to the taxonomy of the "*Salvelinus alpinus* species complex" // Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm. 1972. № 52. P. 103–131.
- O'Connell M., Skibinski D.O.F., Beardmore J.A. Mitochondrial-DNA and allozyme variation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations in Wales // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. Vol. 52, № 1. P. 171–178.
- Ohno S. Evolution by gene duplication. B.: Springer, 1970a. 178 p.
- Ohno S. The enormous diversity in genome size of fish as a reflection of nature's extensive experiments with gene duplication // Trans. Amer. Fish. Soc. 1970b. Vol. 99. P. 120–130.
- Ohno S. Chordata 1: Protochordata, Cyclostomata, and Pisces // Animal cytogenetics / Ed. B. John. B.: Gebruder-Borntraege, 1974. Vol. 4. P. 1–92.
- Ohno S., Stenius C., Christian L.C., Schipmann G. De novo mutation-like events observed at the 6-Pgd locus of Japanese quail and the principle of polymorphism breeding more polymorphism // Biochem. Genet. 1969. Vol. 3. P. 417–428.
- Ohno S., Wolf U., Atkin N.B. Evolution from fish to mammals by gene duplication // Hereditas. 1968. Vol. 59. P. 169–187.
- Okazaki T. Genetic differences of two chum salmon (*Oncorhynchus keta*) populations returning to the Tokachi River // Bull. Far Seas Fish. Res. Lab. 1978. № 16. P. 121–128.
- Okazaki T. Geographical distribution of allelic variations of enzymes in chum salmon, *Oncorhynchus keta* river populations of Japan and the effects of transplantation // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1982a. Vol. 48, № 11. P. 1525–1535.
- Okazaki T. Genetic study on population structure in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Bull. Far Seas Fish. Res. Lab. 1982b. № 19. P. 25–116.
- Okazaki T. Genetic structure of chum salmon *Oncorhynchus keta* river populations // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1983. Vol. 49, № 2. P. 189–196.
- Okazaki T. Studies on closely related species *Salmo gairdneri* and *Salmo mykiss*: Their distribution and migration in the North Pacific and systematics // Bull. Far Seas Fish. Res. Lab. 1986a. № 23. P. 1–68.
- Okazaki T. Genetic variation and population structure in masu salmon *Oncorhynchus masou* of Japan // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1986b. Vol. 52, № 8. P. 1365–1376.
- Oreilly P., Wright J.M. The evolving technology of DNA fingerprinting and its application of fisheries and aquaculture // J. Fish. Biol. 1995. Vol. 47, suppl. A. P. 29–55.

- Orr H.A. The population genetics of speciation: The evolution of hybrid incompatibilities // Genetics. 1995. Vol. 139. P. 1805–1813.
- Osterdahl L. The smolt run of a small swedish river // Rep. Swed. Salmon Res. Inst. 1969. № 8. P. 205–215.
- Pääbo S. Ancient DNA: Extraction, characterization, molecular cloning and enzymatic amplification // Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1989. Vol. 85. P. 1939–1943.
- Pacific salmon life histories / Eds. C. Groot, L. Margolis. Vancouver: UBC press, 1991. 563 p.
- Palva T.K., Kehvaslaiho H., Palva E.T. Identification of anadromous and nonanadromous salmon stocks in Finland by mitochondrial DNA analysis // Aquaculture, 1989. Vol. 81. P. 237–244.
- Palva T.K., Palva E.T. Restriction site polymorphism in mitochondrial DNA of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, stocks in Finland // Ibid. 1987. Vol. 64. P. 283–289.
- Park L.K., Brainard M.A., Dightman D.A., Winans G.A. Low levels of intraspecific variation in the mitochondrial DNA of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Mol. Mar. Biol. Biotechnol. 1993. Vol. 2, N 6. P. 362–370.
- Park L.K., Moran P. Developments in molecular genetic techniques in fisheries // Rev. Fish Biol. 1994. Vol. 4. P. 272–299.
- Peacock A.C., Bunting S.L., Queen K.G. Serum protein electrophoresis in acrylamide gel // Science. 1965. Vol. 147. P. 1451.
- Pella J.J., Milner G.B. Use of genetic marks in stock compositions analysis // Population genetics and fishery management / Eds. N. Ryman, F. Utter. Seattle; L.: Univ. Wash. press, 1987. P. 247–276.
- Petrus M.L. Studies of natural populations of Mus. 1. Biochemical polymorphism and their bearing on breeding structure // Evolution. 1967. Vol. 21. P. 250–274.
- Pezzack D.S., Duggan D.R. Evidence of migration and homing of lobster (*Homarus americanus*) on the Scottian shelf // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1986. Vol. 43, № 11. P. 2206–2211.
- Phelps S.R., Baker B.M., Hulett P.L., Leider S.A. Genetic analysis of Washington steelhead: initial electrophoretic analysis of wild and hatchery steelhead and rainbow trout. Seattle (Wash.), 1994a. 63 p. (Wash. dep. of fish and wildlife. Fish. manag. program; WA 98501–1091).
- Phelps S.R., Le Clair L.L., Young S., Blankenship H.L. Genetic diversity of chum salmon in the Pacific northwest // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1994b. Vol. 51, suppl. 1. P. 65–83.
- Philipp D.P., Childers W.F., Whitt G.S. Correlations of allele frequencies with physical and environment variables for populations of largemouth bass, *Micropterus salmoides* (Lacepede) // J. Fish. Biol. 1985. Vol. 27. P. 347–365.
- Phillips R.D., Pleyte K.A., Brown M.R. Salmonid phylogeny inferred from ribosomal DNA restriction maps // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1992. Vol. 49, № 11. P. 2345–2353.
- Pogson G.H., Mesa K.A., Boutilier R.G. Genetic population structure and gene flow in the Atlantic cod *Gadus morhua*: A comparison of allozyme and nuclear RFLP loci // Genetics. 1995. Vol. 139. P. 375–385.
- Poinar G.O. Still life in amber // Sciences. 1993. March / April. P. 34–38.
- Pollard S.M., Danzmann R.G., Cloutier R.R. Association between the regulatory locus *PGM-Ir** and life-history types of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. Vol. 51. P. 1322–1329.
- Pope T.R. The influence of dispersal patterns and mating system on genetic differentiation within and between populations of the red howler monkey (*Alouata seniculus*) // Evolution. 1992. Vol. 46. P. 1112–1128.
- Poulik M.D. Starch gel electrophoresis in a discontinuous system of buffers // Nature. 1957. Vol. 180. P. 1477.
- Powell J.R. The founder-flush speciation theory: An experimental approach // Ibid. 1978. Vol. 32, № 3. P. 465–474.
- Prakash S., Lewontin R.C., Hubby T.L. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. 4. Patterns of genic variation in central, marginal and isolated populations of *Drosophila pseudoobscura* // Genetics. 1969. Vol. 61. P. 841–858.
- Presat P., Krieg F., Estoup A., Guyomard R. Diversité et gestion génétique de la truite commune: Apport de l'étude du polymorphisme des locus protéiques et microsatellites // Genet. Select. Evol. 1994. Vol. 26, suppl. 1. P. 183–202.

- Pritchard A.L. Studies on the age of the coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and spring salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in British Columbia // Proc. Trans. Roy. Soc. Canada. 1940. Ser. 3. Vol. 34, № 5. P. 99–120.
- Prodöhl P.A., Taggart J.B., Ferguson A. Single locus minisatellite variation in brown trout, *Salmo trutta* L., populations // Genetics and evolution of aquatic organisms / Ed. A.R. Beaumont. L.: Chapman and Hall, 1994. P. 263–270.
- Quinn T.P. Homing and straying in Pacific salmon // Mechanisms of migration in fishes. N.Y.; L.: Plenum Press, 1984. P. 357–362.
- Quinn T.P. Current controversies in the study of salmon homing // Ethol. Ecol. Evol. 1990. Vol. 2. P. 49–63.
- Quinn T.P. A review of homing and straying of wild and hatchery-produced salmon // Fish. Res. 1993. Vol. 18. P. 29–44.
- Quinn T.P., Fresh K. Homing and straying in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) from Cowlitz River Hatchery, Washington // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1984. Vol. 41. P. 1078–1082.
- Quinn P., Tolson G.M. Evidence of chemically mediated population recognition in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Can. J. Zool. 1986. Vol. 64. P. 84–87.
- Quinn T.P., Wood C.C., Margolis L. et. al. Homing in wild sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) populations as inferred from differences in parasite prevalence and allozyme allele frequencies // Ibid. 1987. Vol. 44, № 11. P. 1963–1971.
- Racine R.R., Langley C.H. Genetic heterozygosity in natural population of *Mus musculus* assessed using two-dimensional electrophoresis // Nature. 1980. Vol. 283. P. 855–857.
- Rannala B., Hartigan J.A. Identity by descent in island-mainland populations // Genetics. 1995. Vol. 139. P. 429–437.
- Raven P.H. Future directions in plant population biology // Topics in plant population biology. N.Y.: Columbia Univ. press, 1979. P. 461–481.
- Reinitz G.L. Inheritance of muscle and liver types of supernatant NADP-dependent isocitrate dehydrogenase in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // Biochem. Genet. 1977. Vol. 15, № 5/6. P. 445–454.
- Reisenbichler R.R. Relation between distance transferred from natal stream and recovery rate for hatchery coho salmon // N. Amer. Fish. Mang. 1988. Vol. 8. P. 172–174.
- Reisenbichler R.R., Phelps S.R. Genetic variation in chinook, *Oncorhynchus tshawytscha* and coho, *O. kisutch*, salmon from the north coast of Washington // Fish. Bull. 1987. Vol. 85, № 4. P. 681–701.
- Reisenbichler R.R., Phelps S.R. Genetic variation in steelhead (*Salmo gairdneri*) from the North coast of Washington // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1989. Vol. 46, № 1. P. 66–73.
- Ricker W.E. Sockeye salmon in British Columbia // Bull. INPFC. 1966. № 18. P. 59–70.
- Ricker W.E. Hereditary and environmental factors affecting certain salmonid populations // The stock concept in Pacific salmon. Vancouver, 1972. P. 19–160. (H.R. MacMillan lectures in fisheries).
- Ricker W.E. Changes in the average age of Pacific salmon // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1981. Vol. 38, № 12. P. 1636–1656.
- Riddell B.E. Spatial organization of Pacific salmon: What to conserve? // Genetic conservation of salmonid fishes / Eds. J.G. Cloud, G.H. Thorgaard. N.Y.: Plenum Press, 1993. P. 23–41.
- Riffel M., Storch V., Schreiber A. Allozyme variability of brown trout (*Salmo trutta* L.) populations across the Rhenanian-Danubian watershed in southwest Germany // Heredity. 1995. Vol. 74. P. 241–249.
- Roberts F.L., Wohnus I.F., Ohno S. Phosphoglucose mutase polymorphism in the rainbow trout // Experientia. 1969. Vol. 25, № 10. P. 1109–1110.
- Ropers H.H., Engel W., Wolf U. Inheritance of the S-form on NADP-dependent isocitrate dehydrogenase polymorphism in rainbow trout // Genetics and mutagenesis of fish / Ed. J.H. Schroder. B.: Springer, 1973. P. 319–327.
- Rychkov Yu.G., Sheremetyeva V.A. The genetic process in the system of ancient human isolates in North Asia // Population structure and human variation / Ed. G.A. Harrison. Cambridge: Univ. press, 1977. Fasc. 2. P. 47–108.
- Rychkov Yu.G., Sheremetyeva V.A. The genetics of circumpolar populations of Eurasia related to the problem of human adaptation // The human biology of circumpolar populations. Cambridge: Univ. press, 1979. P. 37–80.

- Ryman N. Conservation of genetic resources: Experiences from brown trout (*Salmo trutta*) // Ecol. Bull. 1981. N 34. P. 61-74.
- Ryman N. Patterns of distribution of biochemical genetic variation in salmonids: Differences between species // Aquaculture. 1983. Vol. 33. P. 1-21.
- Ryman N., Allendorf F.W., Stahl G. Reproduction isolation with little genetic divergence in sympatric populations of brown trout (*Salmo trutta*) // Genetics. 1979. Vol. 92. P. 247-262.
- Ryman N., Utter F. (ed.). Population genetic and fishery management. Seattle; L.: Univ. Wash. press, 1987. 420 p.
- Saiki R.K., Gelfand D.H., Stoffel S. et al. Premier-directed enzymatic amplification of DNA with thermostable DNA polymerase // Science. 1988. Vol. 239. P. 487-491.
- Sakamoto T., Okamoto N., Ikeda Y. et al. Dinucleotide-repeat polymorphism in DNA in rainbow trout and its application in fisheries science // J. Fish. Biol. 1994. Vol. 44. P. 1093-1096.
- Salo E.O. Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Pacific salmon life histories / Eds. C. Groot, L. Margolis. Vancouver: UBC Press, 1991. P. 231-309.
- Sanchez J.A., Clabby C., Ramos D. et al. Protein and microsatellite single locus variability in *Salmo salar* L. (Atlantic salmon) // Heredity. 1996. Vol. 77. P. 423-432.
- Sandercock F.K. Life history of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Ibid. 1991. P. 397-445.
- Sanger F., Nicklen S., Coulson A.R. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors // Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1977. Vol. 74. P. 5463-5467.
- Sano S. Salmon of the North Pacific Ocean. Part III. A review of the life history of North Pacific salmon. 3. Chum salmon in the Far East // Bull. INPFC. 1966. № 18. P. 41-56.
- Sattaur O. Threat of the well-bred salmon // New Sci. 1989. Vol. 122, № 1662. P. 54-58.
- Saunders R.L., Henderson E.B., Glebe B.D. Precocious sexual maturation and smoltification in male Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Aquaculture. 1982. Vol. 28. P. 211-229.
- Savvaitova K.A. The population structure of *Salmo mykiss* in Kamchatka // J. Ichthyol. 1975. Vol. 15, № 6. P. 876-888.
- Savvaitova K.A., Maksimov V.A. Age and growth of the Kamchatkan anadromous trout (*Salmo penshinensis* Pallas) and the Kamchatkan river trout (*Salmo mykiss* Walbaum) // Ibid. 1969. Vol. 9, N 5. P. 536-546.
- Schmidt J. Zoarces viviparus and local races of the same // C.r. Trav. Lab. Carlsberg. 1917. Vol. 13. P. 279-396.
- Schmidt J. The Atlantic cod (*Gadus calarias* L.) and local races of the same // Ibid. 1930. Vol. 18, N 6. P. 1-72.
- Schultz R.J. Hybridization, unisexuality, and polyploidy in the teleost *Poeciliopsis* and other vertebrates // Amer. Natur. 1969. Vol. 103. P. 605-619.
- Schultz R.J. Unisexual fish: Laboratory synthesis of a "species" // Science. 1973. Vol. 179. P. 180-181.
- Scott W.B., Crossman E.J. Freshwater fishes of Canada // Bull. Fish. Res. Board Canada. 1973. Vol. 184. P. 1-966.
- Seeb J.E., Seeb L. Gene mapping of isozyme loci in chum salmon // J. Hered. 1986. Vol. 77. P. 399-402.
- Selander R.K. Behaviour and genetic variation in natural populations // Amer. Zool. 1970. Vol. 10, N 10. P. 53-66.
- Seppo P., Pamilo P. Gene flow and population viscosity in *Myrmica* ants // Heredity. 1995. Vol. 74. P. 200-209.
- Shaklee J.B., Allendorf F.W., Morizot D.C., Whitt G.S. Gene nomenclature for protein-coding loci in fish // Trans. Amer. Fish. Soc. 1990a. Vol. 119. P. 2-15.
- Shaklee J.B., Busack C., Marshall A. et al. The electrophoretic analysis of mixed-stock fisheries of Pacific salmon // Isozymes: Structure, function, and use in biology and medicine. Progress in clinical and biological research / Ed. Z.I. Ogita, C.L. Markert. N.Y.: Wiley-Liss, 1990b. P. 235-265.
- Shaklee J.B., Klaybor D.C., Houng S., White B.A. Genetic stock structure of odd-year pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum), from British Columbia and potential mixed-stock fisheries applications // J. Fish. Biol. 1991. Vol. 39, suppl. A. P. 21-34.
- Shaklee J.B., Phelps S.R. Operation of a large-scale, multiagency program for genetic stock identification // Amer. Fish. Soc. Symp. 1990. Vol. 7. P. 817-830.
- Shaklee J.B., Phelps S.R. Chinook salmon NADP⁺-dependent cytosolic isocitrate dehydrogenase:

- Electrophoretic and genetic dissection of a complex isozyme system and geographic patterns of variation // *Biochem. Genet.* 1992. Vol. 30, № 9/10. P. 455–489.
- Shaklee J.B., Phelps J.R., Salini J. Analysis of fish stock structure and mixed stock fisheries by the electrophoretic characterization of allelic isozymes // *Electrophoretic and isoelectric focusing techniques in fisheries management* / Ed. D.H. Whitmore. Boston: CRC press, 1990. P. 173–196.
- Shaklee J.B., Salini J. Electrophoretic characterizations of multiple genetic stocks of barramundi perch in Queensland, Australia // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1993. № 122. P. 685–701.
- Shaklee J.B., Varnavskaya N.V. Electrophoretic characterization of odd-year pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) populations from the Pacific coast of Russia, and comparison with selected North American populations // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1994. Vol. 51, suppl. 1. P. 158–170.
- Shapovalov L., Taft A.C. The life histories of the steelhead rainbow trout (*Salmo gairdneri gairdneri*) and silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) with special reference to Waddell creek, California, and recommendations regarding their management // *Fish. Bull. Calif. Dep. Fish and Game.* 1954. Vol. 98. P. 1–375.
- Sheppard D. The present status of the steelhead trout stocks along the Pacific coast // A review of the oceanography and renewable resources of the northern gulf of Alaska. Juneau: Univ. Alaska, 1972. P. 519–536.
- Sheridan W.L. Relation of stream temperatures to timing of pink salmon escapements in Southeast Alaska // *Symposium on pink salmon.* Vancouver, 1962. P. 87–102. (H.P. MacMillan lectures in fisheries).
- Sholes W.H., Hallock R.J. An evaluation of rearing fall-run chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) to yearlings at Feather River hatchery, with a comparison of returns from hatchery and downstream releases // *Calif. Fish and Game.* 1979. Vol. 65. P. 239–255.
- Simon R.C. Chromosome morphology and species evolution in the five North American species of Pacific salmon (*Oncorhynchus*) // *J. Morphol.* 1963. Vol. 112, № 1. P. 77–97.
- Simon R.C., McIntyre J.D., Hemmingsen A.R. Family size and effective population size in a hatchery stock of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1986. Vol. 43. P. 2434–2442.
- Singer M.F. SINEs and LINEs: Highly repeated short and long interspersed sequences in mammalian genomes // *Cell.* 1982. Vol. 28. P. 433–434.
- Skaala O. Genetic population structure of Norwegian brown trout // *J. Fish. Biol.* 1992. Vol. 41. P. 631–646.
- Skaala O., Jorstad K.E. Genetic markers in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. their potential for experimental studies of gene flow and adaptation // *Aquacult. Fish. Manag.* 1994. Vol. 25, suppl. 2. P. 121–129.
- Skrochowska S. Migration of the sea-trout (*Salmo trutta* L.), brown trout (*S.t. m. fario* L.) and their crosses. 1. Problem, methods and results of taggings // *Pol. Arch. Hydrobiol.* 1969. Vol. 16(29), N 2. P. 125–140.
- Slatkin M. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations // *Evolution.* 1993. Vol. 47, № 1. P. 264–279.
- Slatkin M. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies // *Genetics.* 1995. Vol. 139. P. 457–462.
- Slatkin M. In defense of founder-flush theories of speciation // *Amer. Natur.* 1996. Vol. 147, № 4. P. 493–505.
- Smith G.R. Fishes of the Pliocene Glens Ferry formation, Southwest Idaho // *Pap. Paleontol.* 1975. № 14. P. 1–68.
- Smith G.R., Stearley R.F. The classification and scientific names of rainbow and cutthroat trout // *Fisheries.* 1989. Vol. 14, № 1. P. 4–10.
- Smitt F.A. A history of Scandinavian fishes. 2. Stockholm, 1895. P. 567–1240.
- Southern E.M. Detection of specific DNA fragments separated by gel electrophoresis // *J. Mol. Biol.* 1975. Vol. 98. P. 503–517.
- Stabell O.B. Homing and olfaction in salmonids, a critical review with special reference to the Atlantic salmon // *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 1984. Vol. 59, № 3. P. 334–388.
- Stähl G. Differences in the amount and distribution of genetic variation between natural populations and hatchery stocks of Atlantic salmon // *Aquaculture.* 1983. Vol. 33. P. 23–32.
- Stähl G. Genetic population structure of Atlantic salmon // *Population genetic and fishery*

- Ståhl G., Ryman N. Simple mendelian inheritance at a locus coding for 1-glycerophosphate dehydrogenase in brown trout (*Salmo trutta*) // *Hereditas*. 1982. Vol. 96. P. 313–315.
- Stoneking M., May B., Wright J.E. Genetic variations inheritance, and Quaternary structure of malic enzyme in brook trout // *Biochem. Genet.* 1979. Vol. 17. P. 599–619.
- Stoneking M., Wagner D.J., Hildebrand A.C. Genetic evidence suggesting subspecific differences between northern and southern populations of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) // *Copeia*. 1981. Vol. 4. P. 810–819.
- Suzumoto B.K., Schreck C.B., McIntyre J.D. Relative resistance of three transferrin genotypes of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* and their hematological responses to bacterial kidney disease // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1977. Vol. 34. P. 1–8.
- Svårdson G. Chromosome studies on Salmonidae // *Rep. Inst. Freshwater Fish. Res. Drottningholm*. 1945. № 23. P. 1–151.
- Svårdson G., Fagerstrom A. Adaptive differences in the long-distance migration of some trout (*Salmo trutta* L.) stocks // *Ibid.* 1982. № 60. P. 51–80.
- Taggart J.B., Ferguson A. An electrophoretically detectable genetic tag for hatchery-reared brown trout (*Salmo trutta* L.) // *Aquaculture*. 1984a. Vol. 41. P. 119–130.
- Taggart J.B., Ferguson A. Allozyme variation in the brown trout (*Salmo trutta* L.): single locus and joint segregation inheritance studies // *Hereditas*. 1984b. Vol. 53. P. 339–359.
- Taggart J.B., Ferguson A. Electrophoretic evaluation of a supplemental stocking programme for brown trout, *Salmo trutta* L. // *Aquacult. Fish. Manag.* 1986. Vol. 17. P. 155–152.
- Taggart J.B., Ferguson A. Hypervariable minisatellite DNA single locus probes for the Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // *J. Fish. Biol.* 1990. Vol. 37. P. 991–993.
- Taggart J.B., Ferguson A., Mason G.M. Genetic variation in Irish populations of brown trout (*Salmo trutta* L.): Electrophoretic analysis of isozymes // *Comp. Biochem. and Physiol. B*. 1981. Vol. 69. P. 393–412.
- Taggart J.B., Prodöhl P.A., Ferguson A. Genetic markers for Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): Single locus inheritance and joint segregation analyses of minisatellite (VNTR) DNA loci // *Anim. Genet.* 1995a. Vol. 26. P. 13–20.
- Taggart J.B., Verspoor E., Galvin P.T. et al. A minisatellite DNA marker for discrimination between European and North American Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1995b. Vol. 52. P. 2305–2311.
- Tajima F. Statistical method for estimating the effective population size in Pacific salmon // *J. Hered.* 1992. Vol. 83, № 4. P. 309–311.
- Takagi K., Aro K.V., Hartt A.C., Dell M.B. Distribution and origin of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) offshore waters of the North Pacific Ocean // *Bull. INPFC*. 1981. № 40. P. 1–196.
- Tallman R.F., Healey M.C. Homing, straying and gene flow among seasonally separated populations of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1994. Vol. 51. P. 577–588.
- Tautz D. Hypervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers // *Nucl. Acids Res.* 1989. Vol. 17. P. 6463–6471.
- Taylor E.B., Beacham T.D., Kaeriyama M. Population structure and identification of North Pacific Ocean chum salmon (*Oncorhynchus keta*) revealed by analysis of minisatellite DNA variation // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1994. Vol. 51. P. 1430–1442.
- Taylor E.B., Foote C.J., Wood C.C. Molecular genetic evidence for parallel life history evolution within a Pacific salmon (sockeye salmon and kokanee, *Oncorhynchus nerka*) // *Evolution*. 1996. Vol. 50, № 1. P. 401–416.
- Templeton A.R. Coadaptation and outbreeding depression // *Conservation biology: The sciences of scarcity and diversity* / Ed. M.E. Soule. Sunderland (Mass.): Sinauer, 1986. P. 105–116.
- Tessier N., Bernatchez L., Presa P., Angers B. Gene diversity analysis of mitochondrial DNA, microsatellites and allozymes in landlocked Atlantic salmon // *J. Fish. Biol.* 1995. Vol. 47, suppl. A. P. 156–163.
- Thomas W.K., Beckenbach A.T. Variation in salmonid mitochondrial DNA: Evolutionary constraints and mechanisms of substitution // *J. Mol. Evol.* 1989. Vol. 29. P. 233–245.
- Thomas W.K., Withler R.E., Beckenbach A.T. Mitochondrial DNA analysis of Pacific salmonid evolution // *Canad. J. Zool.* 1986. Vol. 64, № 5. P. 1058–1064.

- Thorpe J.E. Impacts of fishing on genetic structure of salmonid populations // Genetic conservation of salmonid fishes / Eds. J.G. Cloud, G.H. Thorgaard. N.Y.: Plenum Press, 1993. P. 67–80.
- Thorpe J.E. Early maturity in male Atlantic salmon // Scott. Fish. Bull. 1975. Vol. 42. P. 15–17.
- Thorpe J.E. Age at first maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*: freshwater period influences and conflicts with smolting // Salmonid age at maturity / Ed. D.J. Meerburg. 1986. P. 7–14. (Canad. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.; Vol. 89).
- Thorpe J.E. Significance of straying in salmonids and implications for ranching // Aquacult. Fish. Manag. 1994. Vol. 25, suppl. 2. P. 183–190.
- Thorpe J.E., Mitchell K.A. Stocks of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Britain and Ireland: Discreteness and current management // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1981. Vol. 38. P. 576–1590.
- Timofeeff-Ressovsky H.A., Timofeeff-Ressovsky N.W. Genetische Analyse einer freilebenden *Drosophila melanogaster* Population // W. Roux Arch. Entwicklungsmech. Organism. 1927. Bd. 109, H. 1. S. 70–109.
- Tinkle D.W. Population structure and effective size of a lizard populations // Evolution. 1965. Vol. 19. P. 569–573.
- Torrisen K.P., Male R., Naevdal G. Tripsin isozymes in Atlantic salmon *Salmo salar* L.: Studies of heredity, egg quality and effect of growth of three different populations // Aquacult. Fish. Manag. 1993. Vol. 24. P. 407–415.
- Tsuyuki H., Roberts E. Interspecies relationships within the genus *Oncorhynchus* based on biochemical systematics // J. Fish. Res. Board Canada. 1966. Vol. 23, № 1. P. 101–107.
- Tsuyuki H., Roberts E., Vanstone W.E., Markert J.R. The species specificity and constancy of muscle myogen and haemoglobin electrophoregrams of *Oncorhynchus* // Ibid. 1965. Vol. 22, № 1. P. 215–217.
- Tsuyuki H., Ronald A.P. Existence in salmonid hemoglobins of molecular species with three and four different polypeptides // Ibid. 1970. Vol. 27. P. 1326–1328.
- Turner C.E., Bilton H.T. Another pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in its third year // Ibid. 1968. Vol. 25. P. 1993–1996.
- Ushakov B.P. Thermostability of cell and proteins of poikilotherms and its significance in speciation // Physiol. Rev. 1964. Vol. 44. P. 518–560.
- Utter F.M. Biochemical genetics and fishery management: An historical perspective // J. Fish. Biol. 1991. Vol. 39, suppl. A. P. 1–20.
- Utter F.M., Aebersold P., Helle J., Winans G. Genetic characterization of population in the southeastern range of sockeye salmon // Proc. Olympic wild fish conf. / Eds. J.M. Walton, D.B. Houston. Peninsula College, Port Angeles, WA. 1984. P. 17–32.
- Utter F.M., Aebersold P.B., Winans G.A. Interpreting genetic variation detected by electrophoresis // Population genetics and fishery management / Ed. N. Ryman, F.M. Utter. Seattle; L.: Univ. Wash. press, 1987. P. 21–45.
- Utter F.M., Allendorf F.W., Hodgins H.O. Genetic variability and relationships in Pacific salmon and related trout based on protein variations // Syst. Zool. 1973. Vol. 22, № 3. P. 257–270.
- Utter F.M., Allendorf F.W., May B. The use of protein variation in the management of salmonid populations // Trans. 41st North Amer. Wildlife Nat. Res. Conf. Wildlife Manag. Inst. Wash. (D.C.), 1976. P. 373–384.
- Utter F.M., Allendorf F.W., May B. Genetic basis of creatine kinase isozymes in skeletal muscle of salmonid fishes // Biochem. Genet. 1979. Vol. 17, № 11/12. P. 1079–1091.
- Utter F.M., Ames W.E., Hodgins H.O. Transferrin polymorphism in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // J. Fish. Res. Board Canada. 1970. Vol. 27. P. 2371–2373.
- Utter F.M., Campton D., Grant S. et al. Population structures of indigenous salmonid species of the Pacific Northwest. 1. A within and between species examination of natural populations based on genetic variations of proteins // Salmonid ecosystems of the North Pacific / Ed. W.J. McNeil, D.C. Himsworth. Corvallis: Oreg. State Univ. press, 1978. P. 285–304.
- Utter F.M., Hodgins H.O. Phosphoglucosomutase polymorphism in sockeye salmon // Comp. Biochem. and Physiol. 1970. Vol. 36, № 1. P. 195–199.
- Utter F.M., Hodgins H.O., Allendorf F.M. Biochemical genetic studies of fishes: Potentialities and limitations // Biochemical and biophysical perspectives in marine biology / Eds. D.C. Malines, J.R. Sargents. N.Y.: Acad. press, 1974. Vol. 1. P. 213–238.
- Utter F.M., Hodgins H.O., Johnson A.G. Biochemical studies of genetic differences among

- species and stocks of fish // Intern. North Pacif. Fish. Comm. Annu. Rep. 1972. № 1970. P. 98–101.
- Utter F.M., Milner G., Stahl G., Teel D. Genetic population structure of chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha*, in Pacific Northwest // Fish. Bull. 1989. Vol. 87, № 2. P. 239–264.
- Utter F.M., Stormont C.J., Hodgins H.O. Esterase polymorphism in vitreous fluid of Pacific hake, *Merluccius productus* // Anim. Blood Groups Biochem. Genet. 1970. Vol. 1, № 2. P. 69–82.
- Varnavskaya N.V., Beacham T.D. Biochemical genetic variation in odd-year pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) from Kamchatka // Canad. J. Zool. 1992. Vol. 70. P. 2115–2120.
- Varnavskaya N.V., Wood C.C., Everett R. Genetic variation in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) populations of Asia and North America // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1994a. Vol. 51, suppl. 1. P. 132, 146.
- Varnavskaya N.V., Wood C.C., Everett R.J. et al. Genetic differentiation of subpopulations of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) within lakes of Alaska, British Columbia and Kamchatka, Russia // Ibid. 1994b. Vol. 51, suppl. 1. P. 147–157.
- Vaughan E. Time of appearance of pink salmon runs in southern Alaska // Copeia. 1947. Vol. 1. P. 40–50.
- Vazquez E., Presa P., Sanches J.A. et al. Genetic characterization of introduced populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, in Asturias (Northern Spain) // Hereditas. 1993. Vol. 119. P. 47–51.
- Vernon E.H. Morphometric comparison of three races of kokanee (*Oncorhynchus nerka*) within a large British Columbia lake // J. Fish. Res. Board Canada. 1957. Vol. 14, № 4. P. 573–598.
- Verspoor E. Spatial correlations of transferrin allele frequencies in Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations from North America // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1986. Vol. 43. P. 1074–1078.
- Verspoor E. Reduced genetic variability in first-generation hatchery populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Ibid. 1988. Vol. 45. P. 1686–1690.
- Verspoor E. The evolution of genetic divergence at protein coding loci among anadromous and nonanadromous populations of Atlantic salmon *Salmo salar* // Genetics and evolution of aquatic organisms. L.: Chapman and Hall, 1994. P. 52–67.
- Verspoor E., Fraser N.H.C., Yungson A.F. Protein polymorphism in Atlantic salmon within a Scottish river: Evidence for selection and estimates of gene flow between tributaries // Aquaculture. 1991. Vol. 98. P. 217–230.
- Verspoor E., Jordan W.C. Genetic variation at the Me-2 locus in the Atlantic salmon within and between rivers: Evidence for its selective maintenance // J. Fish. Biol. 1989. Vol. 35, suppl. A. P. 205–213.
- Vladykov V.D. A review of salmonid genera and their broad geographical distribution // Trans. Roy. Soc. Canada. Ser. 4. Sect. III. 1963. Vol. 1. P. 459–504.
- Vuorinen J., Berg O.K. Genetic divergence of anadromous and nonanadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*) in river Namsen, Norway // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1989. Vol. 46, № 2. P. 406–409.
- Vuorinen J., Piironen J. Electrophoretic identification of Atlantic salmon (*Salmo salar*), brown trout (*S. trutta*), and their hybrids // Ibid. 1984. Vol. 41, № 12. P. 1834–1837.
- Wahlund S. Zusammensetzung von Populationen und Korrelationserscheinungen von Standpunkt der Vererbungslehre aus betrachtet // Hereditas. 1928. Bd. 11. S. 65–106.
- Wallace B. On the dispersal of *Drosophila* // Amer. Natur. 1966. Vol. 100. P. 551–562.
- Wallace B. The migration of a mutant gene into isolated populations // Genetica (Netherl.). 1979. Vol. 50. P. 67–72.
- Walton K.E., Stuer D., Gruenstein E.A. Genetic polymorphism in normal human fibroblasts as analysed by two-dimensional polyacrylamide gel electrophoresis // J. Biol. Chem. 1979. Vol. 254. P. 7951–7960.
- Waples R.S. Conservation genetics of Pacific salmon. 2. Effective population size and the rate of loss of genetic variability // J. Hered. 1990a. Vol. 81. P. 267–276.
- Waples R.S. Conservation genetics of Pacific salmon. 3. Estimating effective population size // Ibid. 1990b. Vol. 21. P. 277–289.

- Waples R.S., Teel D.J. Conservation genetics of Pacific salmon. 1. Temporal changes in allele frequency // *Conserv. Biol.* 1990. Vol. 4, № 2. P. 144–156.
- Ward R.D., Grewe P., Appraisal of molecular genetic techniques in fisheries // *Rev. Fish. Biol. Fish.* 1994. Vol. 4. P. 300–325.
- Ward R.D., Woodwork M., Skibinski D.O.F. A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater and anadromous fish // *J. Fish. Biol.* 1994. Vol. 44. P. 213–242.
- Waser N.M., Price M.V. Optimal outcrossing in *Ipomopsis aggregata*: seed set and offspring fitness // *Evolution*. 1989. Vol. 43. P. 1097–1109.
- Washington P.M., Koziol A.M. Overview of the interactions and environmental impacts of hatchery practices on natural and artificial stocks of salmonids // *Fish Res.* 1993. Vol. 18. P. 105–122.
- Wehrhahn C.F., Powell R. Electrophoretic variation, regional differences, and gene flow in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) of southern British Columbia // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1987. Vol. 44. P. 822–831.
- Weldon W.F.R. A first study of natural selection in *Clausilia laminata* (Montagu) // *Biometrika*. 1901. Vol. 1. P. 109–124.
- White M.J.D. Animal catalog and evolution. Cambridge: Univ. press, 1954. 434 p.
- Wilkins N.P. Multiple haemoglobins of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1968. Vol. 25, № 12. P. 2651–2663.
- Wilkins N.P. The subunit composition of the haemoglobins of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // *Biochim. et biophys. acta*. 1970. Vol. 214. P. 52–63.
- Williamson R.B. Status of exploitation of Atlantic salmon in Scotland // Atlantic salmon: Planning for the future: The proc. of the Third intern. atlantic salmon symp. Biarritz, October, 1986 / Ed. D. Mills., D. Piggins. Portland: Timber press, 1988. Chap. 6. P. 91–116.
- Williscroft S.N., Tsuyuki H. LDH systems of rainbow trout: Evidence for polymorphism in liver and additional subunits in gills // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1970. Vol. 27, № 9. P. 1563–1567.
- Wilmot R.L., Burger C.V. Genetic differences among population of Alaskan sockeye salmon // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1985. Vol. 114. P. 236–243.
- Wilmot R.L., Everett R.J., Spearman W.J., Baccus R. Genetic stock identification of Yukon river chum and chinook salmon. Anchorage, 1992. 132 p. (Progress Rep.; AK 99503).
- Wilmot R.L., Everett R.J., Spearman W.J. et al. Genetic stock structure of western Alaska chum salmon and comparison with Russian Far East stock // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1994. Vol. 51, suppl. 1. P. 84–94.
- Wilson G.M., Thomas W.K., Beckenbach A.T. Mitochondrial DNA analysis of Pacific northwest populations of *Oncorhynchus tshawytscha* // *Ibid.* 1987. Vol. 44. P. 1301–1305.
- Winans G.A., Aebersold P.B., Urawa S., Varnavskaya N.V. Determining continent of origin of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) using genetic stock identification techniques: Status of allozyme baseline in Asia // *Ibid.* 1994. Vol. 51, suppl. 1. P. 95–113.
- Winter G.W., Schreck C.B., McIntyre J.B. Resistance of different stocks and transferrin genotypes of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* and steelhead trout *Salmo gairdneri* to bacterial kidney disease and vibriosis // *Fish. Bull.* 1980. Vol. 77, № 4. P. 795–802.
- Withler F.C. Transplanting Pacific salmon // *Canad. Techn. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 1982. № 1079. P. 1–27.
- Withler R.E. Ldh-4 allozyme variability in North American sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) populations // *Canad. J. Zool.* 1985. Vol. 63, № 12. P. 2924–2932.
- Withler R.E., Beacham T.D., Watkins R.F., Stevens T.A. Identification of farmreared and native chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) on the west coast of Vancouver island, British Columbia, using the nuclear DNA probe B2-2 // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1994. Vol. 51, suppl. 1. P. 267–276.
- Wolf P.G., Soltis P.S. Estimates of gene flow among populations, geographic races, and species in the *Ipomopsis aggregata* complex // *Genetics*. 1992. Vol. 130. P. 639–647.
- Wood C.C., Riddell B.E., Rutherford D.T., Withler R.E. Biochemical genetic survey of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in Canada // *Ibid.* 1994. Vol. 51, suppl. 1. P. 114–131.
- World conservation strategy. Living resource conservation for sustainable development. Gland: Intern. Union for Conserv. of Nature and Natural Resources, 1980.
- Wright J. DNA fingerprinting in fishes // *Biochemistry and molecular biology of fishes* / Eds. P. Hochachka, T. Mommsen. Amsterdam: Elsevier, 1993. Vol. 2. P. 57–91.

- Wright J.E., Atherton L.M. Polymorphism for LDH and transferrin loci in brook trout populations // Trans. Amer. Fish. Soc. 1970. Vol. 99. P. 179–192.
- Wright J.E., Bentzen P. Microsatellites: Genetic markers for the future // Rev. Fish. Biol. Fish. 1994. Vol. 4. P. 384–388.
- Wright J.E., Heckman J.R., Atherton L.M. Genetic and developmental analysis of LDH isozymes in trout // Isozymes. L.; N.Y., 1975. Vol. 3. P. 375–401.
- Wright J.E., Johnson K., Hollister A., May B. Meiotic models to explain classical linkage, pseudolinkage and chromosome pairing in tetraploid derivative salmonids // Isozymes: Current topics in biological and medical research / Ed. M.C. Rattazzi et al. N.Y.: Liss, 1983. Vol. 10. P. 239–260.
- Wright J.E., May B., Stoneking M., Lee G.M. Pseudolinkage of the duplicate loci for supernatant aspartate aminotransferase in brook trout *Salvelinus fontinalis* // J. Hered. 1980. Vol. 71. P. 223–228.
- Wright S. Evolution in Mendelian populations // Genetics (US). 1931. Vol. 16. P. 97–159.
- Wright S. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution // Proc. VI Intern. Congr. genet. Ithaca, 1932. Vol. 1. P. 356–366.
- Wright S. Size of populations and breeding structure in relation to evolution // Science. 1938. Vol. 87. P. 430–431.
- Wright S. Isolation by distance // Genetics (US). 1943a. Vol. 28. P. 114–138.
- Wright S. An analysis of local variability of flower color *Linanthus parryae* // Ibid. 1943b. Vol. 28. P. 139–156.
- Wright S. The genetical structure of populations // Ann. Eugenics. 1951. Vol. 15. P. 323–354.
- Wright S. Evolution and genetics of populations. Chicago: Univ. Chicago press, 1969. Vol. 2. The theory of gene frequencies. 511 p.
- Wright S. Evolution and genetics of populations. Chicago: Univ. Chicago press, 1977. Vol. 3: Experimental results and evolutionary deductions. 613 p.
- Wright S. Evolution and genetics of populations. Chicago: Univ. Chicago press, 1978. Vol. 4: Variability within and among natural populations. 580 p.
- Yamanaka H., Yamaguchi K., Hashimoto K., Matsuura F. Starch gelelectrophoresis of fish hemoglobins. 3. Salmonid fishes // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1967. Vol. 33, № 3. P. 195–203.
- Yves H. Pacific salmon in Atlantic water // ICES Mar. Sci. Symp. 1992. Vol. 194. P. 31–55.
- Zhivotovsky L.A., Feldman M.W. Microsatellite variability and genetic distance // Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1995. Vol. 92. P. 11549–11552.
- Zhivotovsky L.A., Gharrett A.J., McGregor A.J., Glubokovsky M.K. Gene differentiation in Pacific salmon (*Oncorhynchus* sp.): Facts and models with reference to pink salmon (*O. gorbuscha*) // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. Vol. 51, suppl. 1. P. 223–232.
- Zouros E., Foltz D.W. The use of variation for the study of heterosis // Isozymes: Current topics in biological and medical research. N.Y.: Liss, 1987. Vol. 13. P. 1–59.