

УДК 575.17:597.553.2

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОПУЛЯЦИЙ В СВЯЗИ С ЗАДАЧАМИ РАЦИОНАЛЬНОЙ ПРОМЫСЛОВОЙ ЭКСПЛУАТАЦИИ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ

Н. В. Варнавская



Приведен обзор десятилетнего периода популяционно-генетических исследований КамчатНИРО. Впервые изучено около ста генов, кодирующих белки и ферменты в четырех тканях (скелетная мышца, сердечная мышца, ретина глаза, печень) у пяти промысловых видов тихоокеанских лососей (горбуша, кета, нерка, чавыча, кижуч) в азиатской части ареала, описаны системы их наследования и методики электрофоретического разделения. Впервые выявлены частоты 57–70 генов в 50 локальных стадах кеты, 46 — горбуши, 26 — нерки и 7 — чавычи из озер и рек Восточного и Западного побережий п-ова Камчатка, бассейнов р. Анадырь и р. Пенжина (Чукотка), северного материкового побережья Охотского моря, Курильских островов, острова Сахалин, бассейна р. Амур, Японских островов. Несколькими независимыми статистическими методами выполнены вычисления межпопуляционных генетических расстояний (метод Нея, хордовый метод Кавалли-Сфорца, кластерный анализ, метод главных компонент, многомерное шкалирование) и показаны генетические отношения между региональными группами популяций. На основе комплексного статистического анализа изменчивости генных частот для каждого из изученных видов выбраны наиболее информативные дискриминирующие генетические маркеры и на этой основе созданы реперные базы генетических данных, охватывающие большую часть видового ареала, с помощью которых можно с высокой степенью достоверности осуществлять дифференциацию смешанных уловов в Тихом океане.

Генетическое разнообразие особей, популяций и видов является основным материалом адаптивной эволюции и процессов видообразования. Механизмы этих процессов были объектом пристального внимания научной мысли двадцатого века. Развитие генетики, математической статистики и биохимии позволило разработать научный подход к количественному описанию генетических процессов, то есть процессов изменения генетического фонда биологических сообществ — популяций.

Детальные исследования некоторых природных популяций, выполненные в последние десятилетия, выявили их пространственную и временную подразделенность на генетически дифференцированные компоненты — элементарные популяции или субпопуляции, связанные между собой посредством миграции особей. На разных, эволюционно далеких друг от друга видах животных — млекопитающие, рыбы, моллюски, насекомые — было показано, что генетические процессы в системах связанных элементарных популяций находятся в состоянии устойчивого равновесия. На основе этих данных была разработана система взглядов на генетический полиморфизм как на «универсальную стратегию природы, обеспечивающую сохранение целостности вида на основе постоянного взаимодействия наследственной изменчивости, случайного дрейфа генов и естественного отбора» (цит. по: Алтухов и др., 1997).

Тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus* — горбуша (*O. gorbuscha*), кета (*O. keta*), нерка (*O. nerka*), чавыча (*O. tshawytscha*), кижуч (*O. kisutch*) — являются ценными объектами промысла государств, расположенных на побережье Тихоокеанского бассейна, главным образом, Рос-

сии, США, Канады и Японии. Локальные стада (популяции) лососей подвергаются интенсивному антропогенному воздействию, в связи с чем большинство из них находится в состоянии депрессии. Вредные последствия перелова и загрязнения среды могут не только вызвать значительное снижение численности, но и привести к необратимым нарушениям внутривидовой адаптивной генетической структуры, в результате чего существование вида в том состоянии, в каком мы привыкли его эксплуатировать, будет поставлено под угрозу. В случае таких необратимых изменений последующие ослабление и даже запрет промысла не смогут обеспечить восстановление численности и товарных качеств стад. В связи со всем вышесказанным ясно, что необходимо осуществлять мониторинг генетических процессов, протекающих на популяционном и видовом уровне, и регулировать антропогенное воздействие в целях сохранения биологического и внутривидового разнообразия.

Выявление генетического своеобразия популяций по достаточно большому числу признаков позволило бы идентифицировать их представителей в смешанных скоплениях на путях миграций в Тихом океане и сопредельных морях, что, в свою очередь, обеспечило бы выявление распределения и путей миграций промысловых стад лососей в океане.

Популяционная генетика и задачи рыбного хозяйства. Наиболее важными аспектами популяционной генетики в связи с задачами рациональной организации рыбного хозяйства являются проблема сохранения биологического разнообразия и проблема идентификации стад.

Первый из названных аспектов является, по сути, системой мониторинга за состоянием генофонда стад и выработки мероприятий по эффективной промысловой эксплуатации без нарушения биологического разнообразия. Подобная работа включает следующие этапы:

1. Создание представления о «нормальном» состоянии генофонда природных популяций, то есть выявление их генетической структуры и механизмов ее поддержания.

2. Мониторинг изменений генофонда, происходящих в природных популяциях под воздействием промысла и других видов хозяйственной деятельности.

3. Генетический мониторинг рыбоводного процесса, наблюдения за созданием генофонда искусственных стад и их взаимодействия с природными популяциями базовых водоемов.

Второй аспект — идентификация стад, имеет большое значение для решения многих задач рыбного хозяйства. Следует упомянуть самые важные из них: а) оценка промыслового изъятия локальных стад в районах их смещения; б) выявление путей и сроков миграции лососей из локальных стад в различных районах Тихого океана и сопредельных морей; в) выявление региональной принадлежности уловов, в том числе и браконьерских; г) выявление соотношения молоди из разных регионов в период нагульной миграции и другие. Все эти задачи непосредственно связаны с проблемой как долгосрочного, так и краткосрочного прогнозирования динамики численности и рациональной организацией эксплуатации рыбных ресурсов. Работа по идентификации стад включает следующие этапы:

1. Выявление генетической изменчивости локальных стад и выбор дискриминирующих маркеров, позволяющих идентифицировать их в смешанных уловах.

2. Создание реперных баз данных по избранным маркерам, включающих основные промысловые стада на всем ареале вида, и оценка их разрешающей способности.

3. Оценки регионального состава смешанных выборок из уловов в районах смещения локальных стад.

Очевидно, что планирование, организация и успешное выполнение таких работ требуют, прежде всего, открытия и тщательного изучения достаточного количества генетически детерминированных маркеров, позволяющих достоверно выявить внутри- и межпопуляционную дифференциацию и наблюдать происходящие в популяциях генетические процессы. Успех генетического мониторинга и идентификации локальных стад во многом зависит от обоснованности, объективности и тщательности в стратегии подбора маркеров и их дальнейшего использования.

Большое значение также имеет структура и характер иерархической организации базы реперных данных, которая должна соответствовать реальным генетическим расстояниям между популяциями и комплексами популяций. Это значит, что прежде чем выполнять какие-либо исследования по идентификации и генетическому мониторингу, необходимо исследовать популяционную структуру вида и характер внутривидовой иерархии на большей части его ареала.

В ходе таких работ необходимо привлекать, где это возможно, данные, характеризующие динамику биостатистических параметров выборок. Следует иметь в виду, что описанный анализ дает оценки относительной численности. Чтобы получить оценки промыслового изъятия и другие абсолютные оценки численности, необходимо принять во внимание данные по учету уловов, аэроучетов пропущенных производителей, траловых съемок и т. д.

В настоящее время существуют три системы генетических маркеров, используемые для дифференциации популяций: а) структура митохондриальной ДНК (мтДНК); б) структура ядерной ДНК (мини- и микросателлиты); в) изменчивость генов, кодирующих белки и ферменты.

Структура мтДНК включает изменчивость гаплотипов, связанную с распределением полиморфных рестриктивных сайтов в гаплоидном геноме митохондрий клеточной цитоплазмы. Это трудоемкий и дорогостоящий метод, который включает использование радиоактивных реактивов. Он неприменим для исследования большого числа выборок из локальных стад. В качестве дискриминирующих маркеров используют частоты гаплотипов. К настоящему времени исследованы частоты гаплотипов мтДНК в некоторых популяциях чавычи, кижуча и стальноголового лосося (Neilson et al., 1994), чавычи (Adams et al., 1994), стальноголового лосося (Danzman et al., 1994), нерки и горбуши (Seeb et al., 1998), симы (Numachi, Kobayashi, 1989; Numachi et al., 1990), горбуши (Полякова и др., 1992; Brykov et al., 1996; Брыков и др., 1999 аб; Seeb et al., 1999), кеты (Seeb, Crane, 1999). С использованием изменчивости по мтДНК исследована эволюция генома у большого числа видов беспозвоночных и рыб (Брыков, 2001; Churikov et al., 2001).

При исследовании изменчивости ядерной ДНК в качестве маркеров используют гены, кодирующие число многократно повторяющихся последовательностей нуклеотидов, которые называются сателлитами. Различают минисателлиты, включающие последовательности из 6–10 нуклеотидов и микросателлиты, включающие последовательности из 2–3 нуклеотидов. Для дифференциации используют частоты аллельных вариантов генов, кодирующих микросател-

литы. Этот метод требует дорогостоящего прибора, который выявляет последовательности (sequence) нуклеотидов в ДНК. При наличии этого прибора разрешающая способность метода высока. К настоящему времени описана изменчивость мини- и микросателлитных локусов у гольцов (Proehl et al., 1994, 1997), атлантического лосося (Slettan et al., 1993, 1995), стальноголового лосося (Morris et al., 1996), нерки (Beacham et al., 1998, 2000), нерки и горбуши (Seeb et al., 1998), горбуши линии нечетных лет и некоторых других видов тихоокеанских лососей (Olsen et al., 1996, 1998). Выявлены изменчивые гены, кодирующие синтез рибосомальной РНК у атлантического лосося (Cutler et al., 1991), гольцов (Phillips et al., 1994). Исследованы филогенетические отношения между родами и видами отряда лососевидных по структуре транспортной РНК (Matsumoto et al., 1986; Kido et al., 1991).

Изменчивость белков и ферментов уже давно используется в качестве генетических маркеров (обзоры: Алтухов, 1974; Lewontin, 1974; Markert, 1975; Nevo, 1978 и др.). Множественные формы белков и ферментов — изоцимы — можно выделить в виде окрашенных фракций на гелях-носителях под воздействием электрического поля. Для анализа используют изменчивость ферментов, кодируемую аллельными вариантами генов, так что фенотипическое проявление изменчивости — электрофоретическое распределение аллозимов — соответствует распределению гомозиготных и гетерозиготных генотипов. В этом случае условно можно поставить знак равенства между проявлениями фенотипа и генотипа. Подобная зависимость устанавливается методом гибридологического анализа наследуемости электрофоретических вариантов ферментов. Иначе говоря, осуществляется генетическая интерпретация картин разделения ферментов.

Данная система маркеров удобна относительно простотой лабораторных методов и высокой скоростью обработки материалов. Она позволяет обработать большое число выборок в относительно короткие сроки. Длительность анализа зависит от количества камер для электрофореза и от количества локусов, используемых в исследовании. При наличии восьми камер и всего сопутствующего оборудования, в среднем, можно исследовать 100 экз. на 40–60 локусов за неделю при условии уже известных, тщательно отработанных параметров электрофореза, состава и кислотности буферных смесей и других рабочих растворов.

Популяционно-генетические исследования на Камчатке. Исследования генетического своеобразия и внутривидовой популяционной структуры у лососей на Камчатке были начаты в начале 70-х годов. Сна-

чала такие работы велись силами научно-исследовательских институтов АН СССР: Института биологии моря (г. Владивосток), Института общей генетики (г. Москва), Цитологического института (г. Ленинград). Исследования касались озерных популяций нерки. Была выявлена внутривидовая генетическая дифференциация по двум полиморфным генам, кодирующим ферменты лактатдегидрогеназу и фосфофруктомутазу, в локальном стаде нерки оз. Азабачье (Алтухов, 1973, 1974; Алтухов и др., 1975а, б, 1983; Новосельская и др., 1982) и оз. Дальнее (Кирпичников, 1973; Кирпичников, Иванова, 1977; Кирпичников, Муске, 1980, 1981; Муске, 1983). В конце 70-х – начале 80-х годов такие исследования были начаты сотрудниками КамчатНИРО (в то время Камчатского отделения ТИНРО) в локальных стадах нерки оз. Дальнее, Ближнее, Начикинское (Алтухов, Варнавская, 1983; Варнавская, Варнавский, 1983; Варнавская, 1983, 1984а, б; Варнавский, Варнавская, 1983, 1985; Варнавская и др., 1988а; Варнавская, Варнавский, 1988), оз. Курильское (Варнавская, 1985а, б, 1986; Варнавская, Дубынин, 1987; Варнавская, 1988а, б; Varnavskaya, Nikolaeva, 1990). В дальнейшем был описан еще один ген, кодирующий фермент пероксидазу (Варнавская, 1984а; Варнавская и др., 1988б).

В середине 80-х годов на Камчатке сотрудниками ИБМ и ИОГен АН СССР (Животовский и др., 1987, 1989; Глубоковский, Животовский, 1986, 1989; Глубоковский и др., 1989; Картавцев, 1990; Картавцев и др., 1990; Ефремов, 1991), ЦИН АН СССР (Гагальский, 1986, 1987), ИБПС АН СССР (Макоедов и др., 1993) и КамчатНИРО (Варнавская, 1985б; Варнавская и др., 1986; Varnavskaya et al., 1990) были начаты исследования четырех полиморфных локусов, кодирующих ферменты малатдегидрогеназу, альфа-глицерофосфатдегидрогеназу, 6-фосфофруктомутазу у горбуши. У кеты ряда популяций Камчатки сотрудниками ИБПС АН СССР были исследованы эти же локусы плюс локусы, кодирующие лактатдегидрогеназу и эстеразу-Д (Викторовский и др., 1986; Ермоленко и др., 1987, 1988; Макоедов и др., 1989, 1995).

Описанные исследования позволили выявить ряд важных особенностей генетических процессов в популяциях, но для оценки генетического разнообразия и достоверной идентификации популяционных комплексов выборка в 4–5 генов оказалась недостаточной. Необходимо было выйти на качественно иной уровень и создать систему маркеров, обеспечивающую достоверные оценки генетических взаимоотношений между популяциями.

Такая попытка была предпринята в лаборатории КамчатНИРО совместно с канадскими и

американскими исследователями. Впервые камчатские популяции горбуши (Варнавская, Бичем, 1989; Beacham, Varnavskaya, 1991; Варнавская, 1992; Varnavskaya, Beacham, 1992) и нерки (Varnavskaya, Everett, 1993; Varnavskaya et al., 1993; Shaklee, Varnavskaya, 1993, 1994; Varnavskaya et al., 1994ab) были исследованы с использованием большой выборки полиморфных ферментных локусов.

Генетическая идентификация стад (Genetic stock identification — GSI), принципы и математическое компьютерное опеспечение которой были разработаны к началу 90-х годов (Grant et al., 1980; Fournier et al., 1984; Milner et al., 1985; Beacham et al., 1985ab, 1987; Pella, Milner, 1987; Utter et al., 1987; Wood, 1989; Shaklee et al., 1990ab; Shaklee, Phelps, 1990), является важным аспектом исследований морского периода жизни лососей и решения изложенных выше задач лососевого хозяйства в Тихом океане и сопредельных морях. Для того чтобы сделать возможным применение программы GSI, необходимо было провести унификацию электрофоретических данных лабораторий разных стран и создать совмещенные базы генетических данных, которые можно было бы с уверенностью использовать при дифференциации смешанных уловов в океане. Такие исследования были организованы в начале 90-х годов под эгидой Тихоокеанской международной четырехсторонней (Канада, Россия, США, Япония) комиссии по анадромным рыбам (NPAFC), для чего была создана рабочая группа комиссии по идентификации стад лососей в Тихом океане, участниками которой со стороны России являлись сотрудники КамчатНИРО. Если в американской части ареала к означенному времени были уже накоплены разрозненные данные по генетическому разнообразию многих лососевых популяций, включающие выборки полиморфных локусов (20–50), достаточные для получения достоверных оценок с помощью компьютерных программ GSI, то в России и Японии такие данные к тому времени не были собраны.

Под эгидой NPAFC совместные исследования по унификации условий электрофореза и номенклатуры аллелей, по генетической интерпретации картин разделения и созданию международных компьютерных баз генетических данных для решения проблем GSI в Тихом океане приобрели систематический, комплексный характер. В них вошли исследования азиатских, японских и североамериканских популяций кеты и горбуши от побережья шт. Орегон до р. Юкон, и от р. Анадырь до рек о. Хонсю, которые выполнялись сотрудниками КамчатНИРО, Института рыбного хозяйства Хоккайдо, Япония, Службы дикой природы, США, Северо-западного научно-го центра рыбного хозяйства, США, Службы

охоты и рыболовства, США (Winans et al., 1993, 1994; Wilmot et al., 1993, 1994; Noll et al., 1995; Варнавская и др., 1996; Margolis et al., 1996; Varnavskaya et al., 1996; Hawkins et al., 1996, 1998; Варнавская, 1997; Varnavskaya, 1998ab; Teel et al., 1999; Noll et al., 2001).

Перед лабораторией популяционной биологии и генетики КамчатНИРО была поставлена следующая цель — выявить своеобразие популяций по комплексу генетических маркеров в основных регионах воспроизводства азиатской части ареала промысловых видов тихоокеанских лососей и разработать методику дифференциации локальных стад в смешанных уловах в океане.

Для достижения поставленной цели необходимо было решить следующие задачи:

1. Разработать методику электрофоретического разделения возможно большего числа ферментных систем в разных тканях организма лососей на азиатской части ареала, описать картины разделения и выявить характер наследования фракций, разделяемых в поле электрического тока на гелях-носителях — изо- и аллоформ ферментов.

2. Описать уровень изменчивости по биохимическим генам в выборках, характеризующих крупнейшие стада азиатской части ареала тихоокеанских лососей.

3. Определить генетические расстояния между популяциями тихоокеанских лососей, оценить степень их генетического сходства и характер иерархической организации популяций как отражения внутривидовой эволюции и определить интенсивность генетической миграции на разных иерархических уровнях.

4. Из всей исследованной выборки локусов для каждого вида лососей выявить набор высокополиморфных дискриминирующих генетических маркеров, пригодных для получения достоверных оценок состава смешанных уловов в океане и создать базы данных, характеризующие частоты этих генов в локальных промысловых стадах лососей Азии и Северной Америки.

5. Оценить разрешающую способность созданных баз генетических данных, разработать методику дифференциации смешанных уловов лососей и определить соотношение рыб из разных регионов в морских скоплениях лососей в некоторых районах Российской 200-мильной зоны Тихого океана на путях нагульных и нерестовых миграций.

Внутривидовой уровень полиморфизма ферментных генов. Создание репрезентативной выборки генов для достоверной идентификации локальных стад потребовало исследования максимального числа ферментных систем, которые возможно выявить методом электрофореза с последующим субстратспецифичным окрашиванием (Aebersold et al., 1987). Мы сканировали 43 ферментные системы в раз-

ных тканях лососевых рыб и выявили около 109 кодирующих их генов (табл. 2). Генетическая интерпретация дана согласно результатам посемейного генетического анализа, а также опираясь на ранее опубликованные сведения (Beacham et al., 1985ab, 1987; Wood et al., 1988 и др.).

Экспериментальные скрещивания для выявления наследования электрофоретических вариантов были поставлены на геотермальной рыбноводной базе КамчатНИРО в 1987–1992 гг., где условия подогрева на геотермальных водах позволяли за один год выращивать достаточно крупную молодь лососей. Было поставлено 68 скрещиваний от 160 производителей и подвергнуто электрофорезу более 2000 молоди.

Всего сотрудниками лаборатории КамчатНИРО в течение 12 лет (1983–1998 гг.) было собрано 264 выборки лососей из рек и озер Дальнего Востока: Западная Камчатка от р. Пенжина на севере до р. Озерная на юге, Восточная Камчатка от р. Авача на юге до р. Пахача на севере, некото-

рые реки Сахалина, северного побережья Охотского моря, Чукотки, Курильских островов, Приморья (табл. 1, рис. 1).

В ходе обмена базами данных автором были получены от исследователей США, Канады, России и Японии данные по частотам генов в 474 популяциях лососей (нерка — 214, горбуша — 33, кета — 159, чавыча — 97). Была проведена обширная работа по унификации данных, идентификации аллелей, адаптации номенклатуры и созданию совмещенных баз данных, охватывающих весь ареал тихоокеанских лососей.

Большинство изученных генов проявляет тканеспецифичную активность и только 8 из них (*MPI**, *PEPA**, *PEPB1**, *PEPLT**, *PGDH**, *PGM2**, *sSOD1**, *sSOD2**) являются активными во всех исследованных тканях. Нами обнаружено семь изолюкусов, из них четыре (*sAAT1,2**, *GPIB1,2**, *sMDHB1,2**, *PGM3,4**) являются изолюкусами у всех исследованных видов лососей, *mAH1,2** оказался изолюкусом у кеты, горбуши, нерки,

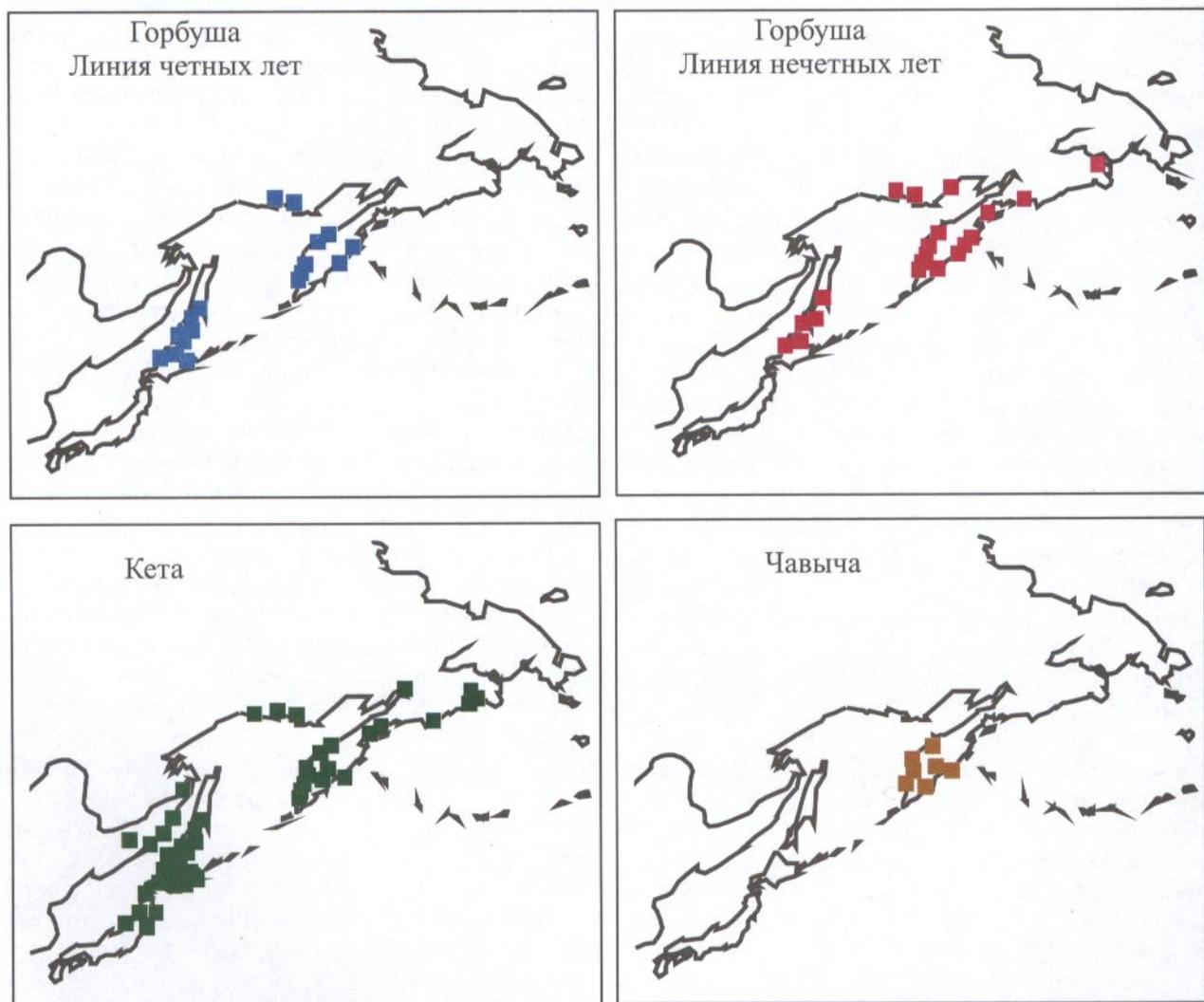


Рис. 1. Локализация сбора проб в нативных популяциях тихоокеанских лососей Азии, выполненного сотрудниками КамчатНИРО (Россия) и сотрудниками Университета Хоккайдо (Япония) в 1983–1998 гг.

*sIDHP1,2** — у горбуши и чавычи, *sMDHA1,2** — у горбуши, чавычи, нерки (табл. 2).

Применялись стандартные методы статистической обработки частот генотипов и аллелей (Ли, 1978). Внутригрупповую гетерогенность оценивали с использованием G-теста (Sokal, Rolf, 1981).

Доля полиморфных генов (табл. 3), по которым гетерозиготные генотипы встречались хотя бы в одной из популяций, превысила половину (55–62%) почти для всех видов, кроме нерки, у которой этот показатель не достигает 40%. Вместе с тем, количество локусов, у которых внутривидовая частота редких аллелей превышает 0,01, оказалось в два раза меньше почти для всех видов — около 12–28%, и только у чавычи — около 40%.

Существует несколько подходов к оценке уровня полиморфизма. Большое значение имеет выбор границы полиморфизма — пороговой частоты редких аллелей (обычно 0,01), за которой, несмотря на присутствие редких гетерозиготных генотипов, локус считается мономорфным. При расширении количества исследованных популяций и локусов увеличивается вероятность нахождения популяций, в которых локус, мономорфный на большей части ареала, окажется полиморфным. В этом случае средняя для вида частота редкого аллеля будет низкой и окажется за границей порога полиморфизма, но для идентификации популяций, полиморфных по данному локусу, он будет информативным. Наша работа является первой, в которой получены и обобщены данные по частотам аллелей столь большого числа локусов, включая мономорфные, в нескольких десятках популяций для каждого из названных видов. Это позволило нам всесторонне исследовать уровень полиморфизма каждого из локусов и выявить наиболее информативные для идентификации маркеры. Так, например, локус *G3PDH1**, являясь мономорфным ($q < 0,01$) в большинстве популяций нерки Азии и Америки, оказался полиморфным в популяциях нерки р. Камчатка, позволяя идентифицировать ее в смешанных уловах. Мономорфный у нерки Америки локус *PEPC** оказался полиморфным в популяции оз. Курильское. У нечетного поколения горбуши локус *mME2** почти мономорфен в Америке, но полиморфен в Азии.

У чавычи по локусам *sAAT1,2** и *mAAT1** один из аллелей фиксирован почти на всем ареале кроме Северной Калифорнии и Орегона, а также Юго-Восточной Аляски. По локусу *PEPLT** изменчивы популяции Юго-Восточной Аляски и Западной Аляски. По локусу *sAH** все региональные популяционные комплексы изменчивы, кроме Западной Аляски и Центральной Калифорнии, где этот локус почти фиксирован. По локусу *GPIB1,2** изменчивы популяции Калифорнии и Орегона, во всех остальных частях ареала он почти мономорфен. Локус *IDDH1** является наиболее дискриминирующим для популяций чавычи Азии: почти во всех популяциях Америки он мономорфен, но высокополиморфен как в популяциях Западной, так и Восточной Камчатки. Локусы *PEPD2**, *sMDHB1,2**, *sME2**, *PEPA**, *PEPB1**, *sIDHP2** также мономорфны в одних регионах и полиморфны в других. Аналогичная картина наблюдается по нескольким локусам у кеты и нерки.

По данным таблицы 4, в которой представлены распределения генов по классам, сгруппированным в соответствии с концентрацией редких аллелей в отдельных популяциях, можно видеть, что 34–64% локусов являются абсолютно мономорфными, а 4–10% составляют локусы с редкими аллелями ($q \leq 0,1$). Средний уровень полиморфизма ($0,01 < q \leq 0,10$) был отмечен для 16–30%, эта группа является наиболее многочисленной. Высокий уровень полиморфизма ($0,10 < q \leq 0,50$) отмечен для 10–35% локусов, при этом близкими к частотам 0,5 оказались 1–9%. Величины двух последних классов означают, что аллели, редкие в одних популяциях, становятся преобладающими в других (1–8% локусов).

Таким образом, подробно проанализировав уровень полиморфизма для выборки локусов, приближающейся к 100, мы отобрали группы полиморфных информативных локусов для каждого из исследуемых видов (табл. 2).

Внутривидовая дивергенция и уровни популяционной иерархии у тихоокеанских лососей. Приведя общие сравнительные оценки уровня полиморфизма, следует статистически оценить генетические расстояния между популяциями и опре-

Таблица 1. Объем материала, собранного в популяциях дальневосточных лососей и проанализированного методом электрофореза

Вид	Число исследованных рек и озер	Годы	Число выборок	Число рыб (экз.)
Горбуша	46	1989–1995	80	6681
Кета	40	1987–1995	50	3984
Нерка	29	1983–1995	115	7660
Чавыча	4	1994–1998	13	638
Кижуч	4	1989–1990, 1994–1995	6	490
Итого	123	1983–1995	264	19453
Из морских уловов	—	1993–1998	47	2720

Таблица 2. Исследованные ферментные системы, кодирующие их гены и средние для вида частоты преобладающего в большинстве популяций аллеля

Фермент	Ген	Кета	Нерка	ГЧ*	ГН*	Чавыча	Кижуч
Аспаратамиотрансфераза	<i>sAAT1,2*</i>	0,9110	0,9966	0,9891	0,9992	0,9925	0,9910
	<i>sAAT3*</i>	0,6114	0,9872	0,9341	0,9113	0,9181	0,9920
	<i>sAAT4*</i>	1,0000	1,0000	0,5082	0,6118	0,9256	0,9950
	<i>mAAT1*</i>	0,7620	0,9030	0,9982	0,9973	0,9933	0,9960
	<i>mAAT2*</i>	0,8149	1,0000	0,9958	0,9970	0,9863	1,0000
	<i>mAAT3*</i>	–	–	–	–	0,9881	–
Щелочная фосфатаза	<i>ACP1*</i>	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	<i>ACP2*</i>	1,0000	1,0000	–	–	1,0000	1,0000
Аденозиндезаминаза	<i>ADA1*</i>	1,0000	1,0000	0,9978	0,9987	0,9397	0,9800
	<i>ADA2*</i>	1,0000	0,9906	0,9741	0,9100	0,9474	0,9540
Алкогольдегидрогеназа	<i>ADH*</i>	1,0000	0,9998	1,0000	1,0000	0,9981	0,9780
Аконитатгидратаза	<i>sAH1*</i>	0,9948	0,9978	0,9971	0,9882	0,9375	0,9910
	<i>mAH1*a</i>	1,0000	0,9416	0,9970	0,9974	0,9788	0,9950
	<i>mAH2*a</i>	–	–	0,9831	0,9991	0,9987	1,0000
	<i>mAH3*</i>	0,4240	0,9988	0,9977	0,9673	0,9993	0,9920
	<i>mAH4*</i>	0,9992	0,9975	0,9748	0,9923	0,9129	1,0000
Аденилаткиназа	<i>AK*</i>	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
Аланинаминотрансфераза	<i>ALAT*</i>	0,8420	0,4263	0,9973	0,9900	0,9475	0,9980
Креатинкиназа	<i>CKA1*</i>	0,9995	1,0000	0,9999	0,9974	0,9545	0,9980
	<i>CKA2*</i>	0,9984	1,0000	0,9984	0,9997	0,9595	0,9810
	<i>CKB*</i>	1,0000	0,9992	0,9999	0,9995	0,9973	1,0000
	<i>CKC1*</i>	0,9992	1,0000	0,9843	0,9965	0,9979	0,9930
	<i>CKC2*</i>	1,0000	1,0000	0,9982	0,9994	0,9780	0,9950
Диафороза	<i>DIA1*</i>	1,0000	–	0,9281	–	–	–
	<i>DIA2*</i>	0,9641	–	1,0000	–	–	–
Эстеразы неспецифические	<i>EST1*</i>	1,0000	0,910	1,0000	1,0000	1,0000	0,6820
	<i>EST2*</i>	1,0000	1,000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	<i>EST3*</i>	1,0000	1,000	1,0000	1,0000	0,9697	1,0000
	<i>EST4*</i>	1,0000	1,000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	<i>EST5*</i>	1,0000	1,000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	<i>EST6*</i>	1,0000	1,000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	<i>EST7*</i>	1,0000	1,000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
Эстераза Д	<i>ESTD1*</i>	0,8370	1,000	1,0000	1,0000	0,9970	1,0000
Фруктозо-1,6- бифосфатальдолаза	<i>FBALD1*</i>	1,0000	–	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	<i>FBALD2*</i>	1,0000	–	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	<i>FBALD3*</i>	1,0000	1,0000	–	–	1,0000	1,0000
	<i>FBALD4*</i>	1,0000	1,0000	–	–	1,0000	1,0000
Формальдегиддегидрогеназа	<i>FGDH*</i>	0,9652	1,0000	0,9843	0,9497	0,9941	1,0000
Фумаратгидратаза	<i>FH1*</i>	0,9714	1,0000	0,9796	0,9964	1,0000	0,9957
	<i>FH2*</i>	–	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
β -Ацетилгалактозаминидаза	<i>b-GALA*</i>	0,9040	1,0000	–	–	1,0000	0,9770
N- β -Ацетилглюкозаминидаза	<i>b-GLUA*</i>	0,8888	1,0000	1,0000	1,0000	–	–
β -Глюкуронидаза	<i>b-GUS*</i>	1,0000	1,0000	–	–	1,0000	1,0000
Глюкозо-3- фосфатдегидрогеназа	<i>G3PDH1*</i>	0,9998	0,9992	0,9090	0,9500	0,9981	0,9950
	<i>G3PDH2*</i>	0,9166	1,0000	0,9454	–	0,9981	1,0000
	<i>G3PDH3*</i>	0,9987	1,0000	–	–	0,9988	1,0000
	<i>G3PDH4*</i>	–	1,0000	–	–	1,0000	1,0000
Глицеральдегид- фосфатдегидрогеназа	<i>GAPDH1*</i>	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	<i>GAPDH2*</i>	0,9971	1,0000	0,9997	0,9930	0,9940	0,9790
	<i>GAPDH3*</i>	0,9899	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	0,9990
	<i>GAPDH4*</i>	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	<i>GAPDH5*</i>	0,9998	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
Гуаниндезаминаза	<i>GDA1*</i>	0,9998	1,0000	0,4475	0,4972	–	1,0000
	<i>GDA2*</i>	1,0000	1,0000	–	–	–	1,0000
Глюкозо-6- фосфатизомераза	<i>GPIA*</i>	0,9985	0,9984	0,9984	0,9896	0,9900	0,9740
	<i>GPIB1,2*</i>	0,9993	0,9905	0,9952	0,9966	0,8644	0,9940

Таблица 2. Окончание

Фермент	Ген	Кета	Нерка	ГЧ*	ГН*	Чавыча	Кижуч
Глутатионредуктаза	<i>GR*</i>	1,0000	1,0000	0,9584	0,9974	0,9907	-
L-идитолдегидрогеназа	<i>IDDH1*</i>	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	0,9783	0,9870
	<i>IDDH2*</i>	0,9985	1,0000	1,0000	0,9963	0,9675	1,0000
Изоцитратдегидрогеназа (НАДФ+)	<i>sIDHP1*^e</i>	0,9946	0,9988	0,8015	-	0,9603	0,9780
	<i>sIDHP2*^e</i>	0,5071	0,9921	-	-	0,9503	0,9730
	<i>mIDHP1*</i>	0,8855	1,0000	0,9995	0,9982	0,9715	0,9880
	<i>mIDHP2*</i>	1,0000	0,9999	1,0000	1,0000	0,9846	0,9880
Лактатдегидрогеназа	<i>LDHA1*</i>	0,9278	1,0000	0,9990	0,9995	0,9880	1,0000
	<i>LDHA2*</i>	1,0000	0,9999	0,9999	1,0000	1,0000	0,9990
	<i>LDHB1*</i>	0,9981	0,9998	0,9971	0,9998	1,0000	0,9970
	<i>LDHB2*</i>	0,9968	0,9016	0,9981	0,9994	0,9940	0,9850
	<i>LDHC*</i>	0,9996	0,9994	0,9997	0,9995	0,9931	0,9990
альфа-Маннозидаза	<i>aMAN*</i>	1,0000	1,0000	0,9929	1,0000	0,9987	0,9930
Малатдегидрогеназа (НАД+)	<i>sMDHA1*^c</i>	0,9545	0,9989	0,9795	0,9913	0,9982	0,9980
	<i>sMDHA2*^c</i>	0,9884	-	-	-	-	-
	<i>sMDHB1,2*^c</i>	0,9884	0,9971	0,9619	0,9175	0,9892	0,9530
	<i>mMDH1*</i>	0,9997	1,0000	1,0000	1,0000	0,9747	1,0000
	<i>mMDH2*</i>	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	0,9774	0,9980
	<i>mMDH3*</i>	-	-	-	-	0,8542	1,0000
Малатдегидрогеназа (НАДФ+)	<i>sMEP1*</i>	0,9843	1,0000	1,0000	1,0000	0,2422	1,0000
	<i>sMEP2*</i>	1,0000	-	-	-	0,9169	0,9860
	<i>mMEP1*</i>	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	-	1,0000
	<i>mMEP2*</i>	0,8082	1,0000	0,7634	0,9015	-	0,9800
Маннозофосфатизомераза	<i>MPI*</i>	0,8632	0,9997	0,9914	0,9986	0,8463	0,9970
Пептидазы: глицил-лейцин	<i>PEPA*</i>	0,9987	0,9978	0,9997	0,9973	0,9306	0,9390
	<i>PEPC*</i>	-	0,9710	1,0000	1,0000	1,0000	0,6560
Лейцил-глицил-глицин	<i>PEPB1*</i>	0,7597	1,0000	0,8279	0,9726	0,9367	0,9890
	<i>PEPB2*</i>	-	1,0000	1,0000	1,0000	-	-
Фенилаланил-пролин	<i>PEPD1*</i>	0,9988	1,0000	0,9613	0,9697	1,0000	1,0000
	<i>PEPD2*</i>	1,0000	1,0000	0,6101	0,7220	0,9971	0,9750
Лейцил-тирозин	<i>PEPLT*</i>	0,9257	0,9621	0,8896	0,7893	0,9882	0,9770
Лейцил-глицил-глицин	<i>LGL*</i>	0,9992	1,0000	-	-	-	0,9980
Нуклеозид-трифосфаттирофосфатаза	<i>NTP*</i>	0,9000	1,0000	-	-	-	-
Фосфоглюконатдегидрогеназа	<i>PGDH*</i>	0,9809	0,9992	0,8182	0,8932	0,9896	0,9960
Фосфоглицераткиназа	<i>PGK1*</i>	0,9997	1,0000	0,9989	1,0000	1,0000	0,9980
	<i>PGK2*</i>	0,9990	1,0000	0,9990	1,0000	0,8884	0,9980
Фосфоглюкомутаза	<i>PGM1*</i>	0,9492	0,7410	1,0000	1,0000	0,9813	0,8750
	<i>PGM2*</i>	0,9985	0,8242	0,9987	0,9273	0,9910	0,8300
	<i>PGM3*</i>	0,5960	0,5870	-	-	0,9585	0,8900
	<i>PGM4*</i>	-	-	-	-	0,5712	-
Пурин-нуклеозидфосфорилаза	<i>PNP1*</i>	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
	<i>PNP2*</i>	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
Пируваткиназа	<i>PK1*</i>	1,0000	1,0000	0,9997	1,0000	1,0000	1,0000
	<i>PK2*</i>	0,9998	1,0000	0,9991	0,9996	1,0000	1,0000
Супероксид-дисмутаза	<i>sSOD1*</i>	0,9996	0,9953	0,9996	0,9986	0,8677	0,9960
	<i>sSOD2*</i>	-	1,0000	1,0000	1,0000	0,9976	1,0000
	<i>mSOD*</i>	1,0000	1,0000	0,9998	1,0000	0,9468	1,0000
Триозофосфатизомераза	<i>TPI1*</i>	0,9998	0,9991	0,9995	0,9990	0,9986	1,0000
	<i>TPI2*</i>	0,9997	1,0000	0,9979	0,9960	0,9948	1,0000
	<i>TPI3*</i>	0,9988	0,9994	0,9999	1,0000	0,9598	0,9930
	<i>TPI4*</i>	0,9941	1,0000	0,9928	0,9900	0,9461	0,9960
Трансферрин	<i>TFN*</i>	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	0,7680
Ксантиноксидаза	<i>XO*</i>	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000

Примечание:

ГЧ — горбуша, линия четных лет, ГН — горбуши, линия нечетных лет.

Заштрихованы ячейки с частотами полиморфных генов, рекомендованных для идентификации популяций

делить, насколько они соответствуют географическим расстояниям. Иными словами, необходимо выявить, являются ли региональные группы стад реальными популяционными комплексами, объединенными общими предками и взаимными миграционными потоками, или составляющие их популяции — независимые, изолированные друг от друга популяционные системы. В последнем случае при анализе генетического сходства не должно наблюдаться кластеризации выборок в соответствии с их региональной принадлежностью, хотя генетические расстояния между ними могут быть значительными.

Генетическое сходство популяций вычисляли попарно с использованием хордового метода (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967) и критерия идентичности Нея (Nei, 1972, 1987) с последующим построением UPGMA — «Unweighted Pair Group Method, Arithmetic Average» (Sneath, Sokal, 1973) или «бескорневых — Neighbor Joining» (Saitou, Nei, 1987) дендрограмм. Другим подходом к оценке генетического сходства популяций были методы многофакторного анализа: двух- и трехмерное шкалирование (Kruskal, 1964) и метод главных компонент (Joliffe, 1986).

Г о р б у ш а. Анализ генетического сходства методом построения дендрограмм у горбуши был проведен по частотам 34–36 полиморфных генов в 16 популяциях (характеристика большинства популяций включала несколько выборок) Азии для четного поколения и в 13 популяциях

Азии для нечетного поколения (рис. 2).

Сравнение картин кластеризации по генетическому сходству горбуши как линии четных, так и нечетных лет, показывает, что в обоих случаях популяции сгруппировались, в целом, в соответствии с их географическим положением (рис. 2). Иными словами, популяции каждого из основных регионов воспроизводства легли в отдельные кластеры. Исключение составляют популяции из регионов Восточная Камчатка и магаданское побережье Охотского моря, которые легли в один кластер (рис. 2). Хорошо обособлены региональные группы популяций о. Сахалин, Западной Камчатки, Японии. Выборки из популяций Курильских островов (о. Итуруп), исследованные только у четного поколения, оказались близкими по своим генетическим характеристикам к популяциям о. Хоккайдо.

Анализ всей суммы генетической изменчивости методом трехмерного шкалирования привел к аналогичным результатам (рис. 3). Сахалинские, японские и западнокамчатские популяции обособлены как у четного, так и у нечетного поколений. Области, занимаемые популяциями из регионов Восточной и Западной Камчатки, у четного поколения отстоят на большее расстояние друг от друга, чем у нечетного. Выборки из регионов Восточной Камчатки и магаданского побережья Охотского моря легли в одну и ту же область, причем это было отмечено как для линии четных, так и нечетных лет.

Таблица 3. Доля полиморфных ферментных локусов* и число обнаруженных аллелей у тихоокеанских лососей

Вид	Число изученных локусов	Общее число аллелей	Число аллелей в полиморфных локусах	Среднее число аллелей на локус	Среднее число аллелей на полиморфный локус	Доля полиморфных локусов (%)*	Доля полиморфных локусов (%) (q**>0,01)
Кета	100	254	213	2,54	3,61	59,0	28,0
Нерка	99	195	132	1,97	3,67	36,4	12,1
Горбуша, четное	92	250	215	2,72	3,77	62,0	25,0
Горбуша, нечетное	88	236	196	2,68	4,08	54,5	19,3
Чавыча	98	260	227	2,65	3,49	66,3	42,9
Кижуч	100	210	165	2,10	3,00	55,0	26,0

Примечание: * — полиморфными считались локусы, если хотя бы в одной из исследованных популяций были найдены гетерозиготные генотипы, ** — средняя для вида частота редких аллелей

Таблица 4. Уровень полиморфизма ферментных генов у тихоокеанских лососей (q — максимальные значения частоты редкого аллеля, обнаруженные хотя бы в одной из исследованных популяций)

Вид	Число выборок с редкими аллелями (%)						
	q=0,00	q≤0,01	0,01<q≤0,10	0,1<q≤0,3	0,3<q≤0,5	0,5<q≤0,8	q>0,8
Кета	41,0	10,0	22,0	12,0	7,0	7,0	1,0
Нерка	63,6	5,1	16,2	9,1	1,0	2,0	3,0
Горбуша, четное	38,0	14,1	30,4	10,9	4,3	2,2	0,0
Горбуша, нечетное	45,5	10,2	29,5	10,2	3,4	1,1	0,0
Чавыча	33,7	4,1	21,4	25,5	9,2	2,0	4,1
Кижуч	45,0	10,0	24,0	12,0	7,0	1,0	1,0

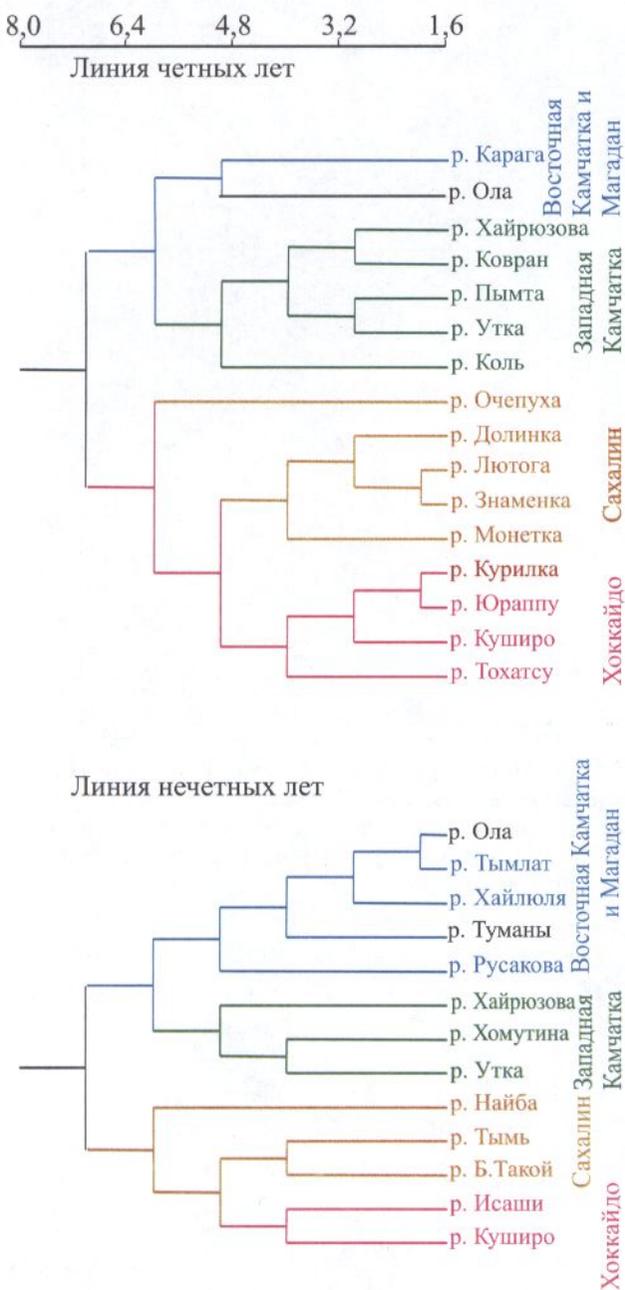


Рис. 2. Дендрограммы (Saitou, Nei, 1987) генетического сходства горбуши Азии, вычисленного с помощью хордового метода (Cavalli, Sforza, Edwards, 1967) по частотам полиморфных генов (четное – *sAAT1,2**; *sAAT3**; *mAAT1**; *mAAT2**; *mAH3**; *mAH4**; *ALAT**; *CKA1**; *SKA2**; *FGDH**; *G3PDH1**; *GPIA**; *GPIB1,2**; *GR**; *LDHA1**; *LDHA2**; *LDHB1**; *LDHB2**; *LDHC**; *mMDHA1,2**; *mMDHB1,2**; *mME2**; *MPI**; *PEPA**; *PEPB1**; *PEPD1**; *PEPD2**; *PGDH**; *PGM2**; *PK2**; *TP11**; *TP12**; *TP13**; *TP14**; нечетное – *sAAT1,2**; *sAAT3**; *sAH**; *mAAT1**; *mAAT2**; *ADA1**; *ADA2**; *ALAT**; *CKA1**; *FH**; *FGDH**; *G3PDH1**; *GDA**; *GPIA**; *GPIB1,2**; *GR**; *mIDH1**; *IDDH1**; *LDHA1**; *LDHA2**; *LDHB1**; *LDHB2**; *LDHC**; *mMDHA1,2**; *mMDHB1,2**; *mME1**; *MPI**; *PEPA**; *PEPB1**; *PEPD2**; *PGDH**; *PGM2**; *sSOD1**; *TP11**; *TP12**; *TP14**)

В результате анализа генетического сходства популяций методами кластеризации и методом трехмерного шкалирования удалось выявить следующие региональные группы популяций горбуши, отличающиеся генетическим своеобразием: 1) Северо-Восточная Камчатка и Северное побережье Охотского моря; 2) Западная Камчатка; 3) о. Сахалин; 4) о. Итуруп; 5) о. Хоккайдо; 6) Аляска. Эти регионы можно дифференцировать в смешанных уловах. Сходство северных популяций Восточной Камчатки и Северного Охотоморья следует объяснить тем, что, по-видимому, в период максимального затопления в процессе таяния Плейстоценовых ледников Камчатка была островом (Мелекесцев и др., 1974), а Берингово и Охотское моря сообщались между собой, в результате чего интенсивные миграционные

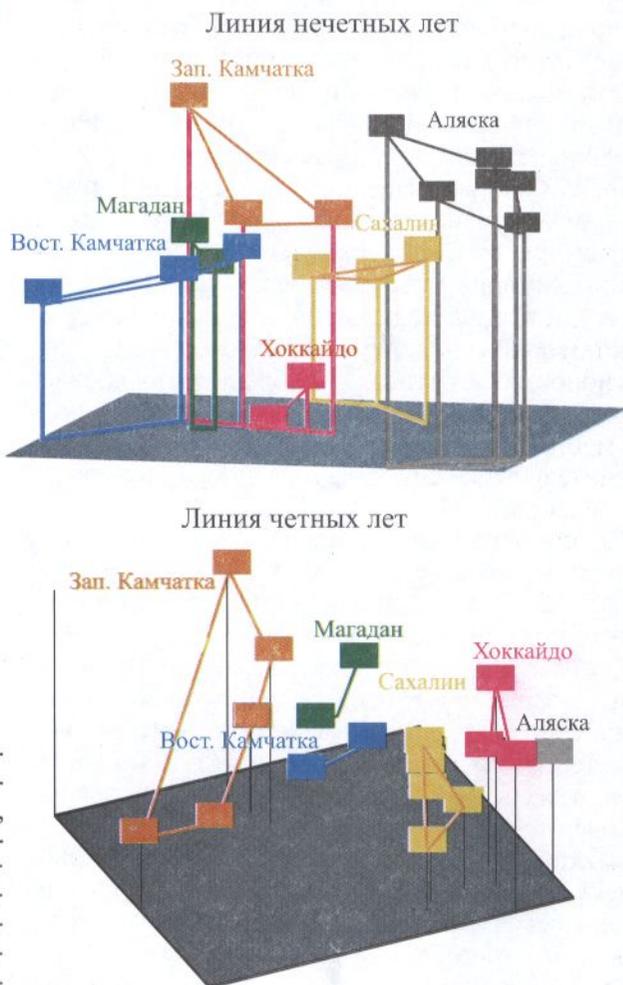


Рис. 3. Генетическое сходство популяций горбуши Азии и Америки, вычисленное методом многомерного шкалирования (3D-метод, NTSYS, 1997) по частотам полиморфных генов (наборы генов те же, что на рис. 4). Для линии четных лет приведены только азиатские популяции, так как локус *GDA**, важный для дифференциации азиатских популяций, не был исследован в аляскинских популяциях четной линии

потоки могли соединять упомянутые выше региональные группы популяций.

При построении дендрограммы, общей для четного и нечетного поколений и включающей большее число популяций, оказалось возможным использовать только 25–27 генов. Оценка стандартных генетических расстояний по Нею (Nei, 1987) показала, что генетическая изменчивость горбуши четной линии почти вдвое превышает таковую нечетной линии. Это может быть связано с различиями в динамике численности и некоторых других популяционных параметров четных и нечетных поколений горбуши.

Основываясь на описанном генетическом своеобразии популяций горбуши, мы выполнили работы по идентификации происхождения молоди в районе нагула в Охотском море в сентябре – октябре 1995 г. Данные по численности молоди горбуши разных регионов в Охотском море важны для правильных прогнозов численности поколения горбуши, так как к этому времени оно прошло основные критические стадии (пресноводный период, выход в эстуарий и на морской шельф), когда смертность достигает 90 – 98%, и совершает нагульную миграцию на акватории Охотского моря. Подсчет общей численности молоди горбуши на камчатском шельфе в этот период может привести к ошибкам, так как там возможно присутствие молоди из других регионов, в частности, материкового побережья Охотского моря. Такие факты неоднократно имели место, что привело к ошибкам в прогнозах и значительным экономическим потерям в рыбном хозяйстве.

Были определены частоты 34 генов в 8 выборках молоди из различных участков северо-западной части Охотского моря и выполнен компьютерный анализ состава морских уловов. Результаты вычислений показывают, что в целом в северо-западной части Охотского моря осенью 1995 г. преобладали рыбы камчатского происхождения. Определенные нами плотность (рис. 4) и состав уловов молоди (рис. 5) позволили очертить предположительные пути нагульной миграции (рис. 6) горбуши из разных локальных стад в Охотском море в первую морскую осень (Варнавская и др. 1997; Varnavskaya et al., 1998). Вероятнее всего, после выхода из эстуарных вод молодь западнокамчатской горбуши мигрирует на север, используя Западнокамчатское течение, идущее к северу. Очевидно, в этот период она избегает областей с повышенной температурой воды и движется против градиента температур, предпочитая температурные условия, сходные с теми, которые наблюдались в реках и эстуариях (8–10 °С). В районе 56 – 57° с.ш. она формирует северное скопление (рис. 4, 6). Очевидно, в этой зоне западнокамчатская молодь проводит неко-

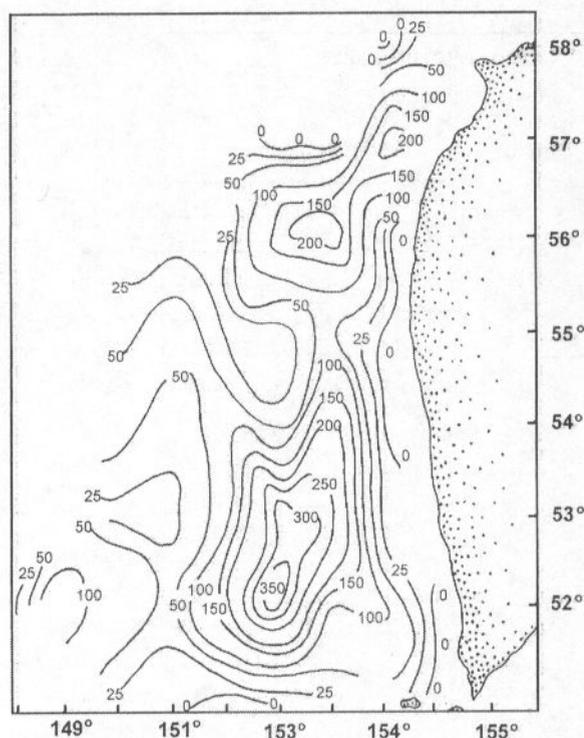


Рис. 4. Плотность распределения молоди горбуши, выявленная на основе ее количества в уловах на акватории Охотского моря в сентябре – октябре 1995 г. Цифрами обозначено количество молоди на одно траление

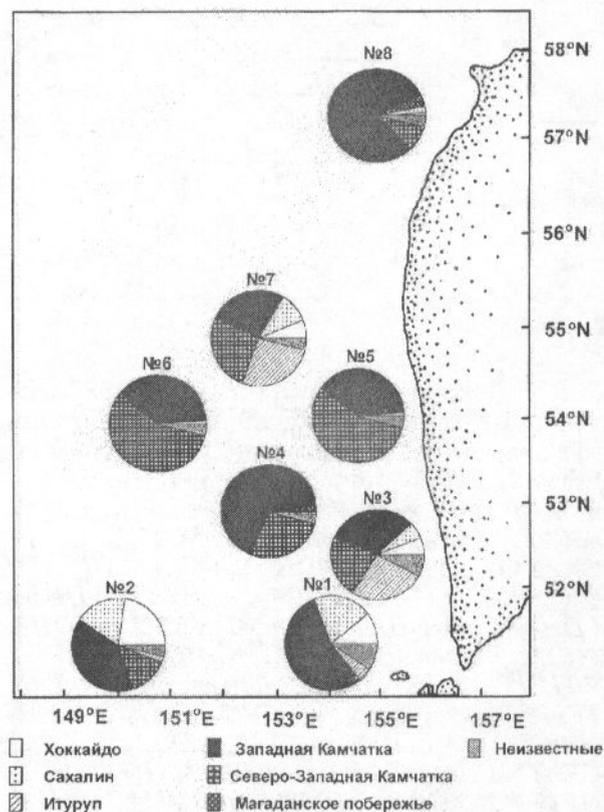


Рис. 5. Относительная численность молоди горбуши из разных регионов воспроизводства в выборках из уловов на акватории Охотского моря в сентябре – октябре 1995 г.

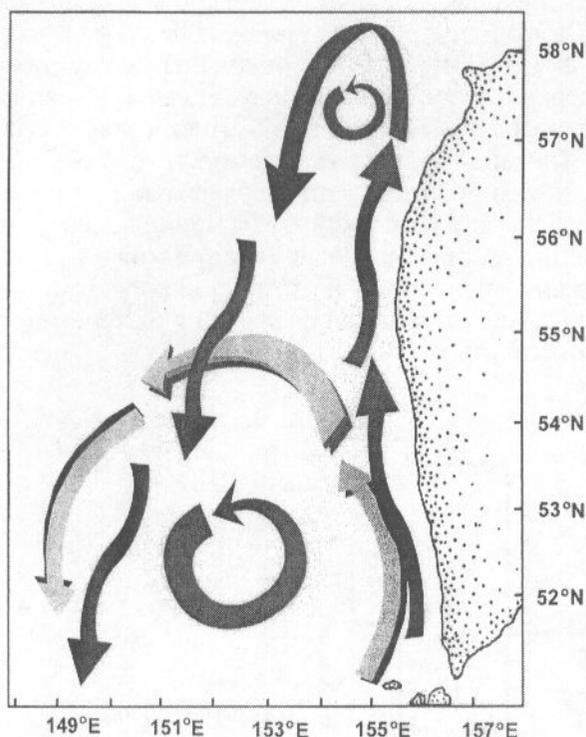


Рис. 6. Предполагаемые пути миграции молоди горбуши в восточной части Охотского моря. Светлые стрелки — южно-охотоморская группировка (о. Хоккайдо, о. Итуруп, о. Сахалин), черные стрелки — северо-охотоморская группировка (Камчатка и северное побережье Охотского моря)

торое время, совершая локальные нагульные миграции, после чего поворачивает на юг (рис. 4, 6), двигаясь уже по градиенту температур и оказывая предпочтение областям с более высокой температурой воды (11–12 °С). Именно в этих районах отмечены наиболее мощные скопления молоди, где она, по-видимому, задерживается для нагула, после чего мигрирует дальше на юг, избирая более открытые районы Охотского моря (рис. 6).

Японская и курильская молодь, двигаясь на север вдоль Курильской гряды, входит в исследуемую нами зону (рис. 5, 6) в районе 154–155° в.д., причем, в связи с тем, что она прошла уже значительный путь от устьев своих родных рек, она должна быть значительно крупнее западнокамчатской молоди, только начинающей свою миграцию на север. Южноохотоморская молодь не доходит так далеко на север, как западнокамчатская, поворачивая к югу в районе 55° с.ш., 152–153° в.д. Выборки, в которых присутствовали рыбы из южного Охотоморья, действительно отличались более крупными размерами тела молоди. При этом была отмечена хорошо выраженная бимодальность распределений по длине тела, что говорит о присутствии в выборках двух групп разновозрастной молоди. В участках, где были

отловлены эти выборки, плотность скоплений молоди была минимальной, что также подтверждает сделанные нами выводы, так как южно-охотоморская молодь менее многочисленна, чем западнокамчатская.

К е т а. Анализ генетической дивергенции у кеты был проведен по частотам 40 полиморфных генов в 40 популяциях Азии. Весь массив данных четко разделился на три кластера: северное Охотоморье, южное Охотоморье и Япония (рис. 7). Обособленное положение заняли популяции кеты р. Амур и р. Калининка (о. Сахалин). Последняя уже более 20 лет воспроизводится искусственно, что, по-видимому, обусловило столь значительную дивергенцию ее генофонда. В целом можно отметить, что кластеризация популяций по генетическим расстояниям соответствует их географическому положению. Для сравнения мы выполнили анализ изменчивости по тем же 40 генам методом трехфакторного шкалирования (рис. 8). Анализ генетического своеобразия 40 популяций показал, что они разделились на три обособленные группы — «северная», японская и сахалино-приморская, причем если в первых двух группах точки расположились близко друг к другу, что говорит об относительном генетическом сходстве популяций, то третья группа отличается гораздо более значительными расстояниями между точками. Возможно, сахалино-приморские популяции кеты представляют собой реликтовые остатки когда-то многочисленного комплекса стад, обитавших в южной части Дальнего Востока.

Генетические взаимоотношения внутри каждой из трех групп стад мы проанализировали отдельно. Были построены три графика, характеризующие «северную» группу (15 популяций), японскую группу (17 популяций) и сахалино-приморскую группу (8 популяций) стад (рис. 9). В «северной» группе (рис. 9А) точки, характеризующие генетические особенности популяций, легли в три области, не перекрывающиеся между собой — Западная Камчатка, магаданское побережье Охотского моря, Восточная Камчатка. Точка, характеризующая стадо кеты р. Пенжина, расположилась между областями Западной Камчатки и магаданского побережья Охотского моря, что соответствует его географическому положению.

Точка, характеризующая стадо р. Анадырь, заняла центральное положение между тремя названными выше областями. Это может указывать на возможность миграционных взаимодействий между названными группами популяций в период пост-Плейстоценового расселения лососевых, когда перешеек, соединяющий Камчатку с материком, был затоплен, и бассейн р. Анадырь действительно мог занимать центральное положение, а стадо кеты, его населявшее — быть источником расселения в более южные, освобождаю-

щиеся от ледников, вновь формирующиеся речные системы. Это предположение подтверждается также тем фактом, что район р. Анадырь не был покрыт ледниками в период Плейстоценового оледенения (Мелекесцев и др., 1974). Таким образом, картина разделения популяций в соответствии с их генетическими характеристиками соответствует их географической близости.

Аналогичная картина была получена при анализе популяций кеты Японии (рис. 9Б). Все точки распались на четыре обособленные области. Слева на графике расположилась область, соот-

ветствующая популяциям северного побережья о. Хоккайдо (Охотское море), справа — южным о. Хонсю. Эти области соединены между собой сверху точками, характеризующими популяции, расположенные вдоль тихоокеанского побережья о. Хоккайдо, снизу — япономорского побережья о. Хоккайдо. Такая картина, вероятно, отражает особенности расселения кеты Японии с севера на юг, и даже интенсивные мероприятия по искусственному воспроизводству стад кеты этого региона не уничтожили различий в их генетической структуре.

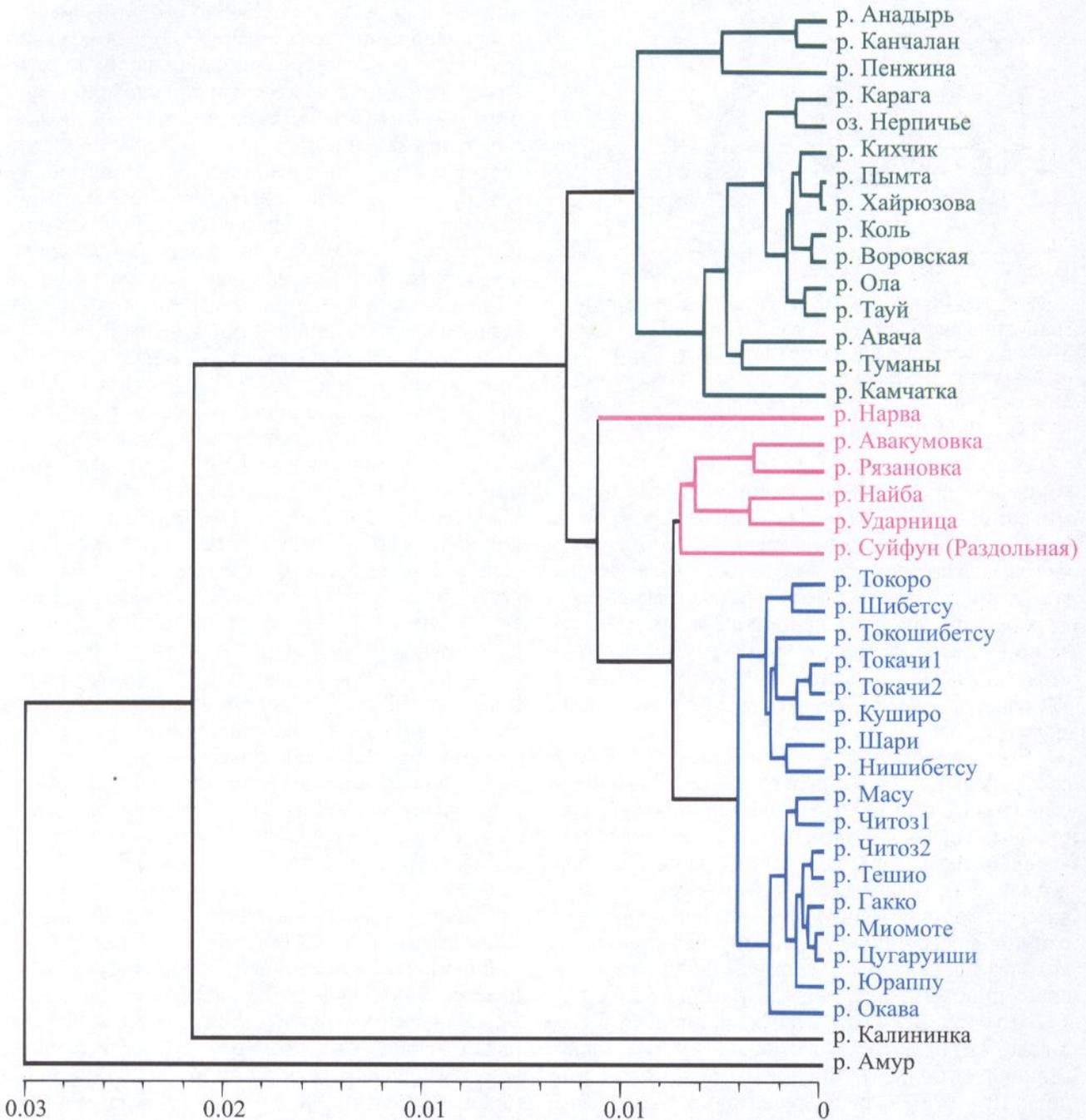


Рис. 7. UPGMA-дендрограмма (Sneath, Sokal, 1973), построенная на основе стандартных генетических расстояний по Нею (Nei, 1987) 40 популяций кеты Азии, вычисленных на основе изменчивости по 40 полиморфным генам (здесь и далее для кеты использован набор генов, представленный в таблице 2)

Анализ распределения точек, характеризующих генетическую структуру стад кеты сахалино-приморского комплекса (рис. 9В), показал, что они распались на две области — стада рек Приморья и р. Амур с одной стороны, и стада рек о. Сахалин — с другой, причем стада северных рек первой группы — Амур и Авакумовка — расположены ближе к стадам о. Сахалин, чем южных.

Ч а в ы ч а. В локальных стадах чавычи обнаружена значительная высокодостоверная изменчивость аллельных частот по ферментным локусам. В 74 популяциях Азии и Америки были исследованы частоты аллелей по 23 дискриминирующим генам. Генетические расстояния были подвергнуты кластерному анализу, результаты которого представлены на рисунке 10 в виде UPGMA-дендрограммы. Результаты кластеризации показывают, что весь массив данных разделился на два дифференцированных кластера — южные и северные популяции (рис. 10). Южный кластер включает популяции Калифорнии и Орегона. Северный кластер включает три обособленных кластера: 1) Центральная и Западная Аляска; 2) Юго-Восточная Аляска; 3) Камчатка. Кластер камчатских популяций разделился, в свою очередь, на два кластера — Восточная и Западная Камчатка (рис. 10). В целом, группы популяций, выделяемые по генетическим расстояниям, близко соответствуют географическим региональным группам.

Анализ генетического сходства методом двухфакторного шкалирования позволяет выделить семь хорошо обособленных областей, которые полностью соответствуют региональным группам популяций: 1) бас. р. Сакраменто; 2) бас. р. Кламат и Тринити; 3) Калифорния; 4) Орегон; 5) Юго-Восточная Аляска; 6) Центральная и Северо-Западная Аляска; 7) Камчатка (рис. 11).

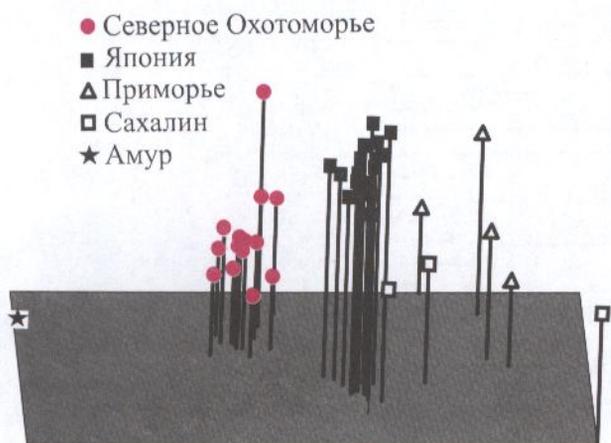


Рис. 8. Расположение точек, характеризующих генетическое сходство по частотам 40 полиморфных генов в 40 популяциях кеты Азии, вычисленное методом многомерного шкалирования (3D-метод, NTSYS, 1997)

Н е р к а. В целях получения наглядного представления о генетических связях между локальными стадами и региональными группировками нерки конструировали «бескорневые — unrooted» дендрограммы (Saitou, Nei, 1987) на основе совокупных генетических расстояний, вычисленных по формулам Кавалли-Сфорца-Эдвардса (рис. 12). Названный метод реконструкции генетических расстояний, недавно примененный при исследованиях тихоокеанских лососей (Gharrett et al., 1988), позволяет, с нашей точки зрения, выработать подход для более наглядного построения схем внутривидовой иерархической структуры. На дендрограммах такого типа длина пле-

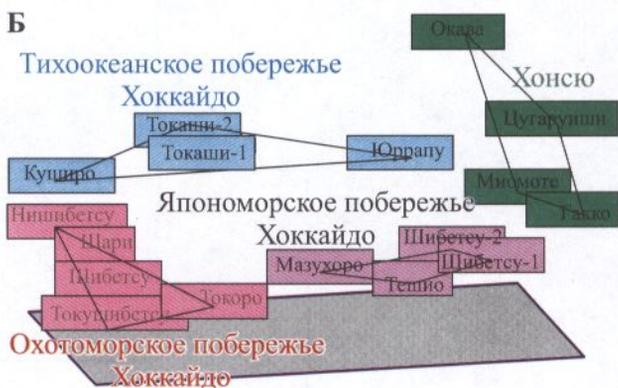
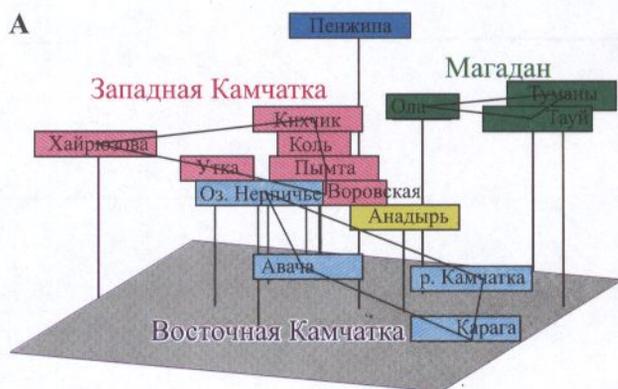


Рис. 9. Расположение точек, характеризующих генетическое сходство по частотам 40 полиморфных генов, популяций кеты Северной части Охотского моря (А), Японии (Б), Сахалино-Приморского региона (В), вычисленное методом многомерного шкалирования (3D-метод, NTSYS, 1997)

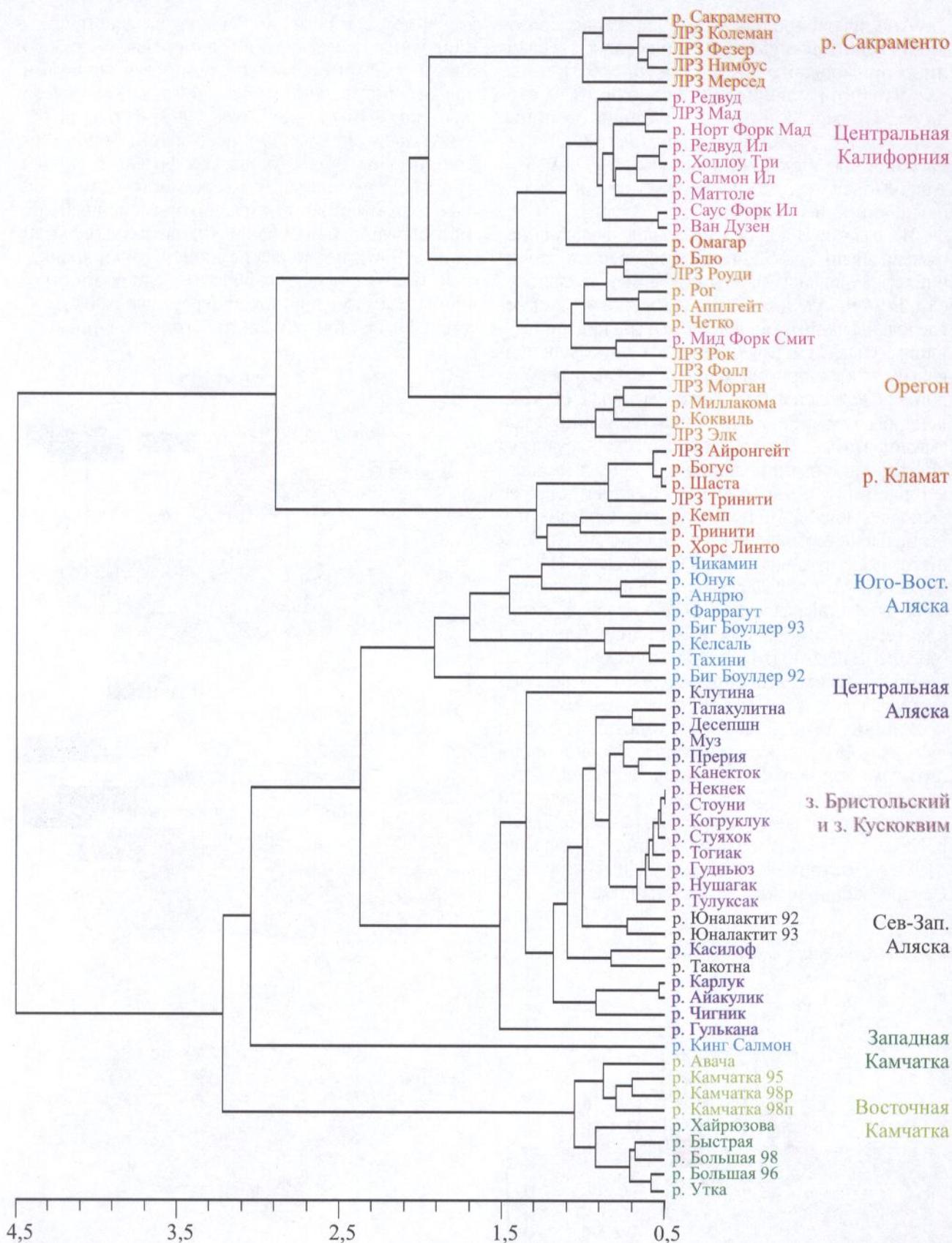


Рис. 10. UPGMA–дендрограмма (Sneath, Sokal, 1973), построенная на основе хордовых генетических расстояний по частотам 23 полиморфных генов (*sAAT1,2**, *sAAT3**, *mAAT1**, *mAAT2**, *ADA1**, *sAH1**, *IDDH1**, *sIDHP1**, *sIDHP2**, *LDHB2**, *sME1**, *sME2**, *sMDHB1,2**, *MPI**, *PGK2**, *PGM2**, *PEPA**, *PEPB1**, *PEPD2**, *sSOD1**, *TPI4**, *GPIB1,2**, *mMDH2**) между популяциями чавычи азиатской и американской частей ареала (р – ранняя раса, п – поздняя раса)

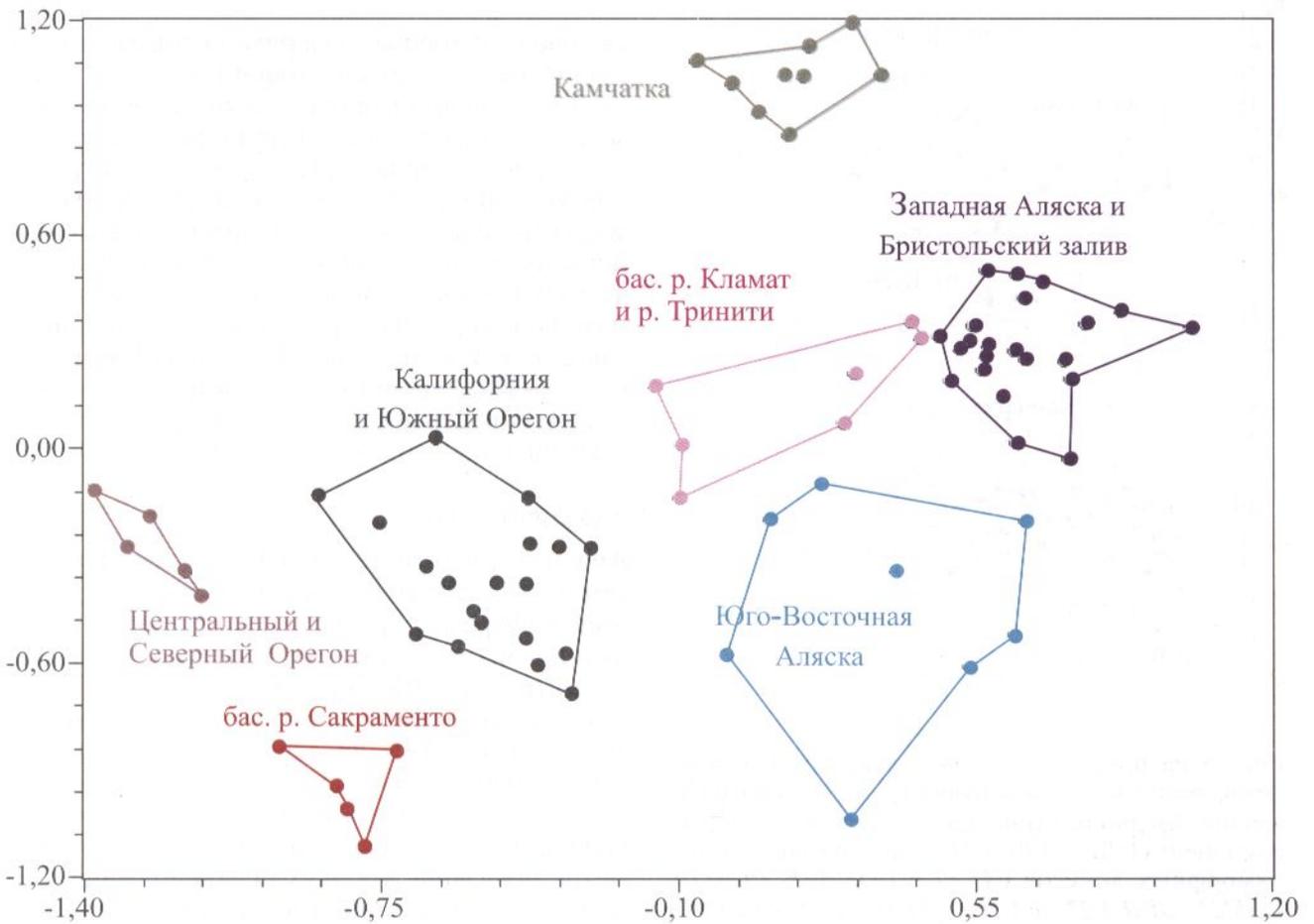


Рис. 11. Анализ генетического сходства популяций чавычи Азии и Америки методом главных компонент. Набор локусов и популяций тот же, что на рисунке 10

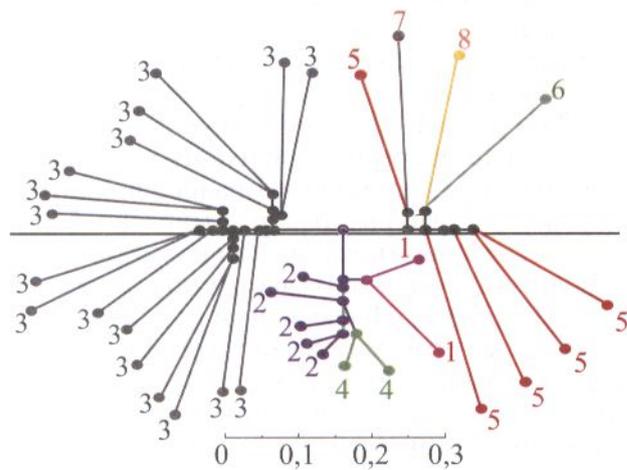


Рис. 12. «Бескорневая» дендрограмма, построенная на основе генетических расстояний по частотам восьми полиморфных генов (*ALAT**, *LDHB2**, *PGMI**, *PGM2**, *GPIB1,2**, *mAAT1**, *MDHB1,2**, *PEPLT**), вычисленных хордовым методом Кавалли-Сфорца-Эдвардса для 34 популяций нерки Азии и Северной Америки. 1 — Восточная Камчатка, 2 — Западная Камчатка, 3 — Северо-Западная Аляска и Бристольский залив, 4 — Британская Колумбия, 5 — Юго-Восточная Аляска, 6 — бассейн р. Фрейзер, 7 — бассейн р. Колумбия, 8 — шт. Вашингтон, США

ча, отделяющего точку — единицу анализа (популяцию), от группы точек, образующий общий ствол (гипотетические предковые популяционные комплексы), характеризует степень генетической дивергенции от предковых популяций, результирующей в сформировавшуюся к настоящему времени картину генетического сходства или различия популяций. При этом, направление линий при построении дендрограммы выбирается произвольно и диктуется удобством наглядного изображения, тогда как длина линий, соединяющих точки и место их отщепления от общего ствола, определяются генетическим сходством или различием.

Дендрограмма состоит из трех крупных ветвей, или кластеров (рис. 12). В левую ветвь вошли стада рек и озер Северо-Западной Аляски — побережий Бристольского залива, залива Кускоквим и полуострова Аляска, причем эта ветвь отстоит на значительном расстоянии от остальных ветвей, а для каждого из исследованных стад показано весьма значительное генетическое своеобразие.

Центральная ветвь дендрограммы (рис. 12) состоит из трех ветвей второго порядка, соответствующих регионам Западная Камчатка, Восточ-

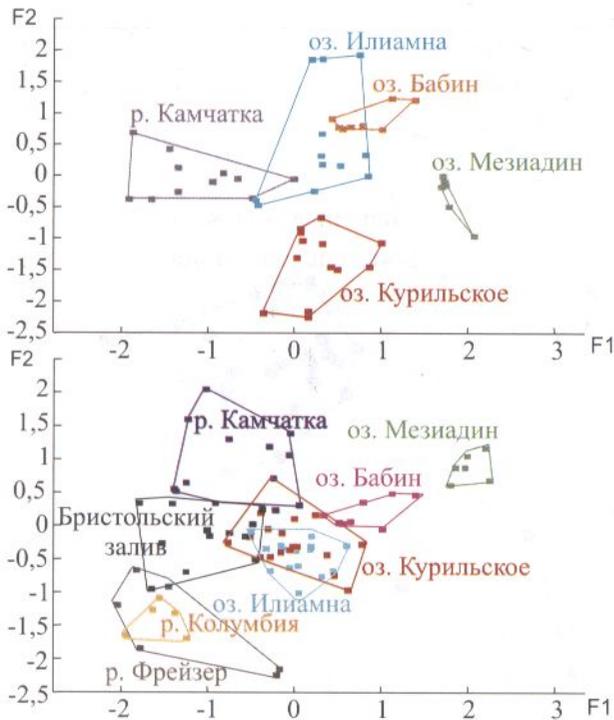


Рис. 13. Распределение точек, характеризующих генетическое сходство в популяциях нерки Азии и Северной Америки, вычисленное методом главных компонент (Joliffe, 1986). Нижний график — 8 полиморфных локусов (*ALAT**, *LDHB2**, *PGMI**, *PGM2**, *GPIB1,2**, *mAAT1**, *MDHB1,2**, *PEPLT**), верхний — те же локусы и *PEPC**

ная Камчатка, Британская Колумбия. Сходство между точками, вошедшими в центральную ветвь, более значительно, поэтому расположение их более компактно, чем это отмечено для Северо-Западной Аляски. В левую ветвь дендрограммы вошли стада южной части американского ареала — Юго-Восточная Аляска, Британская Колумбия и шт. Вашингтон.

Для сравнения весь массив данных был исследован с помощью принципиально иного способа статистического анализа — метода главных компонент (Joliffe, 1986), который показал (рис. 13, нижний график), что региональные группы популяций нерки в системе координат двух главных компонент (F_1 и F_2), вычисленных на основе генетической характеристики по 8 генам (кроме гена *PEPC**, не исследованного в стадах Бристольского залива и бас. р. Фрейзер и Колумбия), заняли обособленные площади, за исключением некоторых случаев. В частности, оперируя таким комплексом генетической информации, не удается дискриминировать стада нерки из районов рек Фрейзер и Колумбия, а также из озер Курильское и Илиямна (рис. 13). Если ввести в анализ данные по изменчивости гена *PEPC**, который, являясь мономорфным в бассейне оз. Илиямна, отличается высоким уровнем изменчивости у нерки оз. Курильское, то удает-

ся довольно хорошо дискриминировать эти два стада (рис. 13, верхний график).

Таким образом, проведенный двумя способами анализ генетической структуры нерки Азии и Северной Америки показал, что, даже ограничиваясь относительно небольшим числом полиморфных генов, можно дискриминировать большинство региональных группировок, приуроченных к обширным речным и озерным системам, не говоря уже о регионах более крупных, таких как Западная или Восточная Камчатка, Северо-Западная или Юго-Восточная Аляска, Северная и Центральная Британская Колумбия, бассейны р. Фрейзер и Колумбия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ картин разделения 43 ферментных систем из тканей тихоокеанских лососей методом электрофореза в крахмальном геле и посемейный анализ наследования фенотипов позволил выявить более 100 аутосомных несцепленных генов, кодирующих алло- и изоформы ферментов. Выявлено 195–260 аллелей у разных видов. Число полностью мономорфных локусов было 41% у кеты, 64% у нерки, 33% у чавычи и 45% у кижуча. Существенные различия по этому параметру показаны для двух нескрещивающихся между собой линий одного и того же вида — горбуши линий четных (38%) и нечетных (46%) лет. При уровне полиморфизма $q < 0,01$ (средняя для вида частота редких аллелей) доля полиморфных локусов составила у кеты 28%, нерки 12%, горбуши четного поколения 25%, нечетного — 19%, чавычи 43%, кижуча 26%.

Впервые исследована внутри- и межпопуляционная вариабельность аллельных частот 57–62 полиморфных генов в крупных промысловых стадах лососей Азии: Чукотки, Магаданской области, Восточной и Западной Камчатки, Сахалина, Приморья, бас. р. Амур. Для большинства регионов показан высокодостоверный уровень гетерогенности частот полиморфных генов ($P < 0,001$). Несколькими независимыми статистическими методами (хордовый метод Кавалли-Сфорца, критерий идентичности Нея, многофакторное шкалирование, метод главных компонент) вычислены генетические расстояния между парами популяций, выделены генетически своеобразные региональные комплексы родственных популяций и показано, что внутривидовая популяционная организация носит характер иерархии.

На основе анализа генетической изменчивости выделены наборы наиболее полиморфных дискриминирующих генов и созданы уникальные базы данных, характеризующие промысловые стада большей части ареала тихоокеанских лососей от рек о. Хонсю до р. Анадырь в Азии

и от р. Юкон до р. Колумбия в Северной Америке. Разработана методика идентификации смешанных уловов в Тихом океане и сопредельных морях с применением компьютерной модели Пелла-Милнера (Pella, Milner, 1987; Pella et al., 1996). Методами компьютерных симуляций исследована разрешающая способность созданных баз генетических данных и показано, что для разных региональных групп популяций она составляет, в среднем 90–98% у кеты, 75–95% у нерки, 80–90% у горбуши (Varnavskaya, 1998ab; Варнавальская, 2001).

С использованием разработанной методики идентификации смешанных уловов выполнены исследования морского периода жизни лососей, которые позволили оценить региональный состав уловов нерки, кеты и горбуши в Российской 200-мильной экономической зоне Тихого океана. Были выявлены относительная численность и сроки миграции российской и японской кеты в северо-западной части океана между 51 и 57 параллелями, время подхода сахалинских, магаданских и камчатских стад горбуши к Северным Курильским проливам и Камчатскому шельфу, описаны пути миграции и относительная численность молоди горбуши из разных регионов на акватории Охотского моря. Подобная информация, получаемая ежегодно с использованием метода генетической идентификации, позволит выявить пути и характер миграций лососей в океане, оценить состав уловов и степень промысловой эксплуатации разных стад, обеспечить совершенствование методов прогнозирования запасов, рациональную организацию промысла и сохранение уникальных и ценных для человечества видов лососей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алтухов Ю.П. 1974. Популяционная генетика рыб. М.: Пищевая пром-сть. 245 с.

Алтухов Ю.П. 1973. Локальные стада рыб как генетически стабильные системы // Биохимическая генетика рыб: Материалы I Всесоюз. совещ. Л. С. 43–53.

Алтухов Ю.П., Варнавальская Н.В. 1983. Адаптивная генетическая структура и ее связь с внутрипопуляционной дифференциацией по полу, возрасту и скорости роста у тихоокеанского лосося — нерки // Генетика. Т. 19. № 5. С. 796–806.

Алтухов Ю.П., Новосельская А.Ю., Салменкова Е.А. 1983. Факторы дифференциации и интеграции генетической структуры системы субпопуляций нерки в озере Азабачьем (Камчатка) // Журн. общ. биологии. Т. 44. № 3. С. 316–331.

Алтухов Ю.П., Пудовкин А.И., Салменкова Е.А., Коновалов С.М. 1975б. Стационарность распре-

делений частот генов лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутазы в системе субпопуляций локального стада рыб (на примере *Oncorhynchus nerka* Walb.). 2. Случайный дрейф генов, миграция и отбор как факторы стационарности // Генетика. Т. 11. № 4. С. 54–62.

Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Коновалов С.М., Пудовкин А.И. 1975а. 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. Т. 11. № 4. С. 44–53.

Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. 1997. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука. 287 с.

Брыков В.А. 2001. Эволюция генома, изменчивость и дивергенция ДНК у морских животных. Автореферат докт. дисс. Институт общей генетики, РАН М. 48 с.

Брыков В.А., Полякова Н.Е., Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д., Кириллова О.Н., Чуриков Д.Ю., Пудовкин А.И., Гарретт А.Дж., Алтухов Ю.П. 1999а. Популяционно-генетическая структура у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по результатам рестриктазного анализа митохондриальной ДНК: временная гетерогенность в период нерестового хода // Генетика. Т. 35. № 5. С. 666–673.

Брыков В.А., Полякова Н.Е., Скурихина Л.А., Кухлевский А.Д., Малинина Т.В., Минахин Л.С., Алтухов Ю.П. 1999б. Популяционно-генетическая структура у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по результатам рестриктазного анализа митохондриальной ДНК: динамика изменчивости в поколениях // Генетика. Т. 35. № 5. С. 657–665.

Варнавальская Н.В. 1983. Распределение частот генов лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутазы в популяциях нерки Камчатки с речными, ключевыми и озерными нерестилищами // Биол. проблемы Севера. Тез. докл. X Всесоюз. симп. Магадан. С. 150–151.

Варнавальская Н.В. 1984а. Распределение частот генов лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутазы в популяциях Камчатской нерки, предпочитающих различные типы нерестилищ // Генетика. Т. 20. № 1. С. 100–107.

Варнавальская Н.В. 1984б. Адаптивная генетическая структура и ее связь с внутрипопуляционной дифференциацией по полу, возрасту и скорости роста у тихоокеанского лосося — нерки. Автореферат канд. дисс. Институт общей генетики АН СССР. М. 24 с.

- Варнавская Н.В. 1985а. Уровень гетерозиготности у самцов-каюрок в связи с темпом роста в популяции нерки оз. Ближнего. Тез. докл. Всесоюз. совещ. по эвол. морфологии, физиологии и биохимии рыб. Вильнюс. С. 34–35.
- Варнавская Н.В. 1985б. Распределение частот генов альфа-глицерофосфатдегидрогеназы и фосфоглюкомутазы в некоторых популяциях горбуши Камчатки. Тез. докл. Всесоюз. совещ. по эвол. морфологии, физиологии и биохимии рыб. Вильнюс. С. 35–36.
- Варнавская Н.В. 1986. Уровень гетерозиготности по локусу фосфоглюкомутазы и его связь со скоростью роста у молоди нерки оз. Курильского на разных этапах жизненного цикла // Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по генетике, селекции и гибридизации рыб. Тарту. М.: ЦНИИТЭИРХ. С. 28–29.
- Варнавская Н.В. 1988. Генетические закономерности возрастной дифференциации у нерки оз. Курильского // III Всесоюз. совещание по лососевидным рыбам. Тольятти. С. 48–49.
- Варнавская Н.В. 1988. Пространственная и темпоральная генетическая структура в популяционной системе нерки оз. Курильского (Камчатка) // III Всесоюз. совещание по лососевидным рыбам. Тольятти. С. 49–51.
- Варнавская Н.В. 1992. Изменчивость частот 19 полиморфных генов в популяциях нечетного поколения горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha Walbaum*) Камчатки и Северной Америки. Генетика. Т. 28. N 9. С. 127–139.
- Варнавская Н.В. 1997. Эффективная репродуктивная численность и поток генов в популяциях лососевых рыб // Тез. докл. I Конгресса ихтиологов России. Астрахань. С. 349.
- Варнавская Н.В. 2001. Принципы генетической идентификации популяций тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в связи с задачами рационального промысла. Автореферат докторской дисс. Институт общей генетики. РАН М. 48 с.
- Варнавская Н.В., Бичем Т.Д. 1989. Генетическая дифференциация некоторых популяций горбуши Восточной Камчатки и Британской Колумбии в нечетном поколении // Тез. докл. 4-х стороннего Совещания по лососевидным рыбам. Южно-Сахалинск. С. 18.
- Варнавская Н.В., Варнавский В.С. 1983. Распределение частот генов лактатдегидрогеназы, фосфоглюкомутазы и пероксидазы в связи с пространственной гетерогенностью популяций нерки оз. Начикинского, Двухюрточного и Ближнего (Камчатка) // Биол. проблемы Севера. Тез. докл. X Всесоюз. симп., Магадан. С. 148–149.
- Варнавская Н.В., Варнавский В.С. 1988. Некоторые данные по биологии карликовой формы нерки оз. Дальнего (Камчатка): // Биол. моря. № 2. С. 16–23.
- Варнавская Н.В., Варнавский В.С., Вецлер И.И., Непомнящий К.Ю. 1988а. Особенности пространственной генетической дифференциации популяций нерки (*Oncorhynchus nerka Walbaum*) Начикинского, Двухюрточного, Дальнего и Ближнего озер (Камчатка) // Генетика. Т. 24. № 4. С. 723–731.
- Варнавская Н.В., Варнавский В.С., Мидяная В.В., Ростомова С.А., Збоева Е.Н. 1996. Анализ генетической изменчивости в популяциях нерки, *Oncorhynchus nerka (Walbaum)* Азии и Северной Америки методами многомерной статистики // Генетика. Т. 32. № 12. С. 962–977.
- Варнавская Н.В., Варнавский В.С., Сараванский О.Н. 1986. Оценка влияния размеров тела родителей на скорость роста потомства у тихоокеанского лосося — горбуши // Тез. Докл. III Всесоюз. совещ. по генетике, селекции и гибридизации рыб. Тарту. М.: ЦНИИТЭИРХ. С. 29–30.
- Варнавская Н.В., Варнавский В.С., Сараванский О.Н. 1988б. Полиморфизм пероксидазы в некоторых популяциях нерки *Oncorhynchus nerka (Walbaum)* Камчатки // Генетика. Т. 24. № 10. С. 1866–1872.
- Варнавская Н.В., Дубынин В.А. 1987. Уровень гетерозиготности по локусу Pgm и его связь со скоростью роста у молоди нерки (*Oncorhynchus nerka Walbaum*) оз. Курильского на разных этапах жизненного цикла // Сб. ВНИРО «Генетика морских гидробионтов». М. С. 36–43.
- Варнавская Н.В., Ерохин В.Г., Давыденко В.А. 1997. Относительная численность и миграции молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) из разных регионов воспроизводства в Охотском море // Первый конгресс ихтиологов России. Тез. докл. Астрахань. С. 28.
- Варнавский В.С., Варнавская Н.В. 1983. Оценка миграции между внутривидовыми группировками ранней расы нерки оз. Начикинского // «Биологич. проблемы Севера». Тез. докл. X Всесоюз. симп. Магадан. С. 149–150.
- Варнавский В.С., Варнавская Н.В. 1985. Оценка миграции между внутривидовыми группировками ранненерестующей расы нерки оз. Начикинского (Камчатка) // Вопросы ихтиологии. Т. 25. Вып. 1. С. 157–159.
- Викторовский Р.М., Бачевская Л.Т., Ермоленко Л.Н., Рудминайтис Э.А., Рябова Г.Д., Макоедов А.Н., Шевченко Н.Г., Гутин Л.И. 1986. Генетическая структура популяций кеты северо-восто-

- ка СССР и проблемы рационального использования её запасов // Биол. моря. № 2. С. 51–59.
- Гагальчий Н.Г. 1986. Биохимический полиморфизм камчатской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Генетика. Т. 22. № 12. С. 2851–2857.
- Гагальчий Н.Г. 1987. Исследования генетической структуры некоторых популяций камчатской горбуши // Генетические исследования морских гидробионтов. М.: ВНИРО. С. 43–60.
- Глубоковский М.К., Животовский Л.А. 1986. Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад // Биол. моря. № 2. С. 39–44.
- Глубоковский М.К., Животовский Л.А. 1989. Популяционная организация горбуши: факты и модели // Генетика в аквакультуре. Л.: Наука. С. 47–67.
- Глубоковский М.К., Животовский Л.А., Викторovsky Р.М. 1989. Популяционная организация горбуши // Генетика. Т. 25. № 7. С. 1275–1289.
- Ефремов В.В. 1991. Хоминг и популяционная организация горбуши // Биол. моря. № 1. С. 3–12.
- Ермоленко Л.Н., Пустовойт С.П., Макоедов А.Н., Викторovsky Р.М. 1987. Генетика изоферментов лактатдегидрогеназы у лососёвых рыб // Генетика. Т. 23. № 2. С. 344–354.
- Ермоленко Л.Н., Рудминайтис Э.А., Макоедов А.Н. 1988. Генетика изоферментов НАДФ-зависимой малатдегидрогеназы у лососёвых рыб // Генетика. Т. 24. № 3. С. 528–538.
- Животовский Л.А., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А. 1987. Селективные процессы по ферментным локусам у горбуши, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Генетика. Т. 23. № 10. С. 1876–1883.
- Животовский Л.А., Глубоковский М.К., Викторovsky Р.М., Броневский А.М., Афанасьев К.И., Ефремов В.В., Ермоленко Л.Н., Калабушкин Б.А., Ковалев В.Г., Макоедов А.Н., Малинина Т.В., Пустовойт С.П., Рубцова Г.А. 1989. Генетическая дифференциация горбуши // Генетика. Т. 25. № 7. С. 1261–1274.
- Картавец Ю.Ф. 1990. Аллозимная гетерозиготность и морфологический гомеостаз у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (pisces: salmonidae) // Генетика. Т. 26. № 8. С. 1399–1408.
- Картавец Ю.Ф., Салменкова Е.А., Рубцова Г.А., Афанасьев К.И. 1990. Семейный анализ аллозимной изменчивости и ее взаимосвязь с размером тела и выживаемостью потомства у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) // Генетика. Т. 26. № 9. С. 1610–1620.
- Кирпичников В.С. 1973. Биохимический полиморфизм и процессы микроэволюции у рыб // Биохим. генетика рыб. С. 7–23.
- Кирпичников В.С., Иванова И.М. 1977. Изменчивость частот аллелей локусов лактатдегидрогеназы фосфоглюкомутазы в локальных популяциях, различных возрастных группах и последовательных поколениях нерки (*Oncorhynchus nerka* W.) // Генетика. Т. 13. № 7. С. 1183–1193.
- Кирпичников В.С., Муске Г.А. 1980. Функциональные различия между аллозимами ферментов у тихоокеанской нерки // В кн.: Материалы 16-й Междунар. конф. по группам крови и биохимическому полиморфизму животных. Л. С. 228–234.
- Кирпичников В.С., Муске Г.А. 1981. Популяционная генетика камчатской нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // В кн.: Генетика и размножение морских животных. Владивосток: Сиб. отд-ие АН СССР. С. 59–71.
- Ли Ч. 1978. Введение в популяционную генетику. М.: Мир. 555 с.
- Макоедов А.Н., Ермоленко Л.Н., Бачевская Л.Т., Овчинников К.А. 1995. Генетическая изменчивость кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum), размножающейся в реках охотоморского побережья Камчатки // Генетика. Т. 31. № 11. С. 1552–1556.
- Макоедов А.Н., Ермоленко Л.Н., Пустовойт С.П., Бачевская Л.Т., Ковалев В.Г. 1989. Полиморфизм эстеразы D у лососёвых // Биол. моря. № 4. С. 55–59.
- Макоедов А.П., Пустовойт С.П., Ермоленко Л.П., Ковалев В.Г., Викторovsky Р.М. 1993. Популяционно-генетические исследования горбуши, размножающейся в реках Северо-Востока России // Генетика. Т. 29. С. 1366–1374.
- Мелекесцев И.В., Брайцева О.А., Эрлих Э.Н. и др. 1974. Камчатка, Курильские и Командорские острова // История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука. 438 с.
- Муске Г.А. 1983. Исследование генетической структуры популяции нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // В кн.: Биол. основы рыбоводства: генетика и селекция. Л.: Наука. С. 186–193.
- Новосельская А.Ю., Новосельский Ю.И., Алтухов Ю.П. 1982. Физико-химические характеристики нерестилищ и наследственная гетерогенность стада нерки, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), оз. Азабачьего // Генетика. Т. 43. № 6. С. 1004–1012.
- Полякова Н.Е., Малинина Т.В., Галеев А.В., Зайкин Д.В., Брыков В.А., Алтухов Ю.П. 1992. Изменчивость митохондриальной ДНК у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Генетика. Т. 28. № 12. С. 122–129.

- Adams, N.S., W.J. Spearman, C.V. Burger, K.P. Currens, C.B. Schreck, and H.W. Li. 1994. Variation in mitochondrial DNA and allozymes discriminates early and late forms of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in the Kenai and Kasilof Rivers, Alaska // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* V. 51 (Suppl.). P. 172–181.
- Aebersold, P.B., G.A. Winans, D.G. Teel, G.B. Milner, and F.M. Utter. 1987. Manual for starch gel electrophoresis: a method for the detection of genetic variation // NOAA Tech. Rep. NMFS. V. 61. 19 pp.
- Beacham, T.D., A.P. Gould, R.E. Withler, C.B. Murray, and L.W. Barner. 1987. Biochemical genetic survey and stock identification of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in British Columbia // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 44. P. 1702–1713.
- Beacham, T.D., L. Margolis, and R.G. Nelson. 1998. A comparison of methods of stock identification for sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in Barkley Sound, British Columbia // *N. Pac. Andr. Fish Comm. Bull. No. 1.* P. 227–239.
- Beacham, T.D., R.E. Withler, and A.P. Gould. 1985a. Biochemical genetic stock identification of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in Southern British Columbia // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 42. P. 437–448.
- Beacham, T.D., R.E. Withler, and A.P. Gould. 1985b. Biochemical genetic stock identification of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in Southern British Columbia and Puget Sound // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 42. P. 1474–1483.
- Beacham, T.D., C.C. Wood, R.W. Withler, and K.M. Miller. 2000. Application of microsatellite DNA variation to estimation of stock composition and escapement of Skeena River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // *N. Pac. Andr. Fish Comm. Bull. No. 2.* P. 263–276.
- Beacham, T.D., and N.V. Varnavskaya. 1991. Effect of parental heterozygosity on pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) embryonic and alevin survival and development at extreme temperatures // *Can. J. Zoology.* V. 69. P. 2485–2489.
- Brykov, V.A., N.E. Polyakova, L.A. Skurikhina, and A.D. Kukhlevskii. 1996. Geographical and temporal mitochondrial DNA variability in populations of pink salmon // *J. Fish Biol.* V. 48. P. 899–909.
- Cavalli-Sforza, L.L., and A.W.F. Edwards. 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedure // *Evolution.* V. 21. P. 550–570.
- Churikov, D., M. Matsuoka, X. Luan, A.K. Gray, V.A. Brykov, and A.J. Gharrett. 2001. Assessment of concordance among genealogical reconstructions from various mtDNA segments in three species of pacific salmon (genus *Oncorhynchus*) // *Molecular Ecology.* V. 10. No. 9. P. 2329–2339.
- Cutler, M.S., S.E. Bartlett, S.E. Hartley, and W.S. Davidson. 1991. A polymorphism in the ribosomal RNA genes distinguishes Atlantic Salmon (*Salmo salar*) from North America and Europe // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* V. 48. P. 1655–1661.
- Danzmann, R.G., M.M. Fergusson, and D.M. Heculuck. 1994. Heterogeneity in the distribution of mitochondrial DNA haplotypes in female rainbow trout spawning in different seasons // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* V. 51 (Suppl.). P. 284–289.
- Fournier, D.A., T.D. Beacham, B.E. Riddell, and C.A. Busack. 1984. Estimating stock composition in mixed stock using morphometric, meristic and electrophoretic characteristics // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 41. P. 400–408.
- Gharrett, A.J., C. Smoot, A.J. McGregor, and P.B. Holmes. 1988. Genetic relationships of even-year Northwestern Alaskan pink salmon // *Trans. Amer. Fish Soc.* V. 117. P. 536–545.
- Grant, W.S., B.G. Milner, P. Krasnowski, and F.M. Utter. 1980. Use of biochemical genetic variants for identifications of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) stocks in Cook Inlet, Alaska // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 37. P. 1236–1247.
- Hawkins, S., N. Varnavskaya, V. Efremov, and R.L. Wilmot. 1996. Simulations of the even-year Asian pink salmon genetic baseline to determine accuracy and precision of stock composition estimates // *NPAFC Int. Symp. Asses. & Status of Pacific Rim Salm. Stocks, Sapporo.* P. 34.
- Hawkins, S., N. Varnavskaya, J. Pohl, and R.L. Wilmot. 1998. Simulations of the even-year Asian pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) genetic baseline to determine accuracy and precision of stock composition estimates // *NPAFC Bull. No. 1.* P. 213–219.
- Joliffe, I.T. 1986. Principal component analysis. Springer-Verlag: New-York. 567 pp.
- Kido, Y., M. Aono, T. Yamaki, K. Matsumoto, S. Murata, M. Saneyoshi, and N. Okada. 1991. Shaping and reshaping of salmonid genomes by amplification of tRNA-derived retroposons during evolution // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 88. P. 2326–2330.
- Kruskal, J.B. 1964. Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method // *Psychometrika.* V. 29. P. 28–42.
- Lewontin, R.C. 1974. The genetic basis of evolutionary change // Columbia University Press.
- Margolis, L., D. Welch, M. Kaeriyama, S. Urava, O. Gritsenko, N. Varnavskaya, K. Myers, L. Seeb, and R. Wilmot. 1996. The report of the NPAFC working group on stock identification and growth // *NPAFC Doc. No. 223.* 24 pp.

- Markert, C.L. 1975. Isozymes // In: Isozymes. London-New York. V. 1. P. 1–9.
- Matsumoto, K., K. Murakami, and N. Okada. 1986. Gene for lysine tRNA₁ may be a progenitor of the highly repetitive and transcribable sequences present in the salmon genome // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 83. P. 3156–3160.
- Milner, G.B., D.J. Teel, F.M. Utter, and G.A. Winans. 1985. A genetic method of stock identification in mixed populations of Pacific salmon *Oncorhynchus spp.* // U. S. Natl. Mar. Fish. Serv. Mar. Fish. Rev. V. 47. P. 1–8.
- Morris, D.B., K.R. Richard, and J.M. Wright. 1996. Microsatellites from rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and their use for genetic studies in salmonids // Can. J. Fish & Aquat. Sci. V. 53. P. 120–126.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations // Amer. Natur. V. 106. P. 283–292.
- Nei, M. 1987. Genetic distance and molecular phylogeny // In N. Ryman and F. Utter [ed.] Populations genetics and fishery management. University of Washington Press, Seattle, WA. P. 193–223.
- Nevo, E. 1978. Genetic variation in natural population: Patterns and theory // Theor. Pop. Biol. V. 13. P. 121–177.
- Nielsen, J.L., C. Gan, and W.K. Thomas. 1994. Differences in genetic diversity for mitochondrial DNA between hatchery and wild populations of *Oncorhynchus* // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 51 (Suppl.). P. 290–297.
- Noll, C., S. Hawkins, N.V. Varnavskaya, C. Kondzela, Ye Matzak, V.V. Midanaya, C. Russell, C.M. Guthrie III, O. Katugin, F. Yamazaki, H. Mayama, and A.J. Garrett. 1995. Genetic variation in Asian even-year pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) populations // Int. Symp. MAPEEG, 1995. Vladivostok, Russia. 14 pp.
- Noll, C., N.V. Varnavskaya, E.A. Matzak, S.L. Hawkins, V.V. Midanaya, O.N. Katugin, C. Russell, N.M. Kinas, C.M. Guthrie H. Mayama, F. Yamazaki, B.P. Finney, and A.J. Gharrett. 2001. Analysis of contemporary genetic structure of even-broodyear populations of Asian and western Alaska pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* // Fish. Bull. (US Department of Commerce). V. 99 (1). P. 123–138.
- Numash, K., and T. Kobayashi. 1989. Variability and sequence divergence of mitochondrial DNA masu salmon, *Oncorhynchus masou* // Physiol. Ecol. Japan, Spec. V. 1. 449 pp.
- Numachi, K., T. Kobayashi, K.-H. Chang, and Y.-S. Lin. 1990. Genetic identification and differentiation of the formosan landlocked salmon (*Oncorhynchus masou formosanus*) by restriction analysis of mitochondrial DNA // Bull. Inst. Zool., Academia Sinica. V. 29. P. 61–72.
- Olsen, J.B., L.W. Seeb. 1998. Genetic interpretation of broad-scale microsatellite polymorphism in odd-year pink salmon // Transaction of the American Fisheries Society. V. 127. P. 535–550.
- Olsen, J.B., J.K. Wenburg, P. Bentzen. 1996. Semiautomated multilocus genotyping of Pacific salmon (*Oncorhynchus spp.*) using microsatellites // Molecular Marine Biology and Biotechnology. V. 5. No. 4. P. 259–272.
- Pella, J.J., M. Masuda, and S. Nelson. 1996. Search algorithms for computing stock composition of mixture from traits of individuals by maximum likelihood // USA-Doc-NOAA-NMFC-61 Tech. Memo. 68 pp.
- Pella, J.J., and G.B. Milner. 1987. Use of genetic marks in stock composition analysis // In N. Ryman and F. Utter [ed.] Populations genetics and fishery management. University of Washington Press, Seattle, WA. P. 247–276.
- Philips, R.B., S.A. Manley, and T.J. Daniels. 1994. Systematics of the salmonid genus *Salvelinus* inferred from ribosomal DNA sequences // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 51 (Suppl.). P. 198–204.
- Prodohl, P.A., J.B. Taggart, and A. Ferguson. 1994. Single locus minisatellite variation in brown trout, *Salmo trutta L.*, populations // In “Genetic and Evolution of Aquatic organisms A.R. Beamont [ed.], Chapman & Hall, London. P. 263–270.
- Prodohl, P.A., A.F. Walker, R. Hynes, J.B. Taggart, and A. Ferguson. 1997. Genetically monomorphic brown trout (*Salmo trutta L.*) populations as revealed by mitochondrial DNA, multi-locus and single-locus minisatellite (VNTR) analysis // Heredity. V. 79. P. 208–213.
- Saitou, N., and M. Nei. 1987. The neighbor-joining method for reconstructing phylogenetic trees // Mol. Biol. Evolution. V. 4. P. 406–425.
- Seeb, J.E., C. Habicht, J.B. Olsen, P. Bentzen, J.B. Shaklee, and L.W. Seeb. 1998. Allozyme, mtDNA and microsatellite variants describe structure of populations of pink and sockeye salmon in Alaska // N. Pac. Andr. Fish Comm. Bull. No. 1. P. 300–318.
- Seeb, J.E., C. Habicht, W.D. Templin, L.W. Seeb, L.B. Shaklee, and F.M. Utter. 1999. Allozyme and mitochondrial DNA variation describe ecologically important genetic structure of even-year pink salmon inhabiting Prince William Sound, Alaska // Ecology of Freshwater Fish. V. 8. P. 122–140.
- Seeb, L.W., P.A. Grane. 1999. Allozymes and mitochondrial DNA discriminate Asian and North American Populations of chum salmon in mixed-

- stock fisheries along the south coast of the Alaska Peninsula // Transaction of the American Fisheries Society. V. 128. P. 88–103.
- Shaklee, J.B., F.W. Allendorf, D.C. Morizot, and G.S. Whitt. 1990a. Gene nomenclature for protein-coding loci in fish // Trans. Am. Fish. Soc. V. 119. P. 2–15.
- Shaklee, J.B., C. Busack, A. Marshall, M. Miller, and S.R. Phelps. 1990b. The electrophoretic analysis of mixed-stock fisheries of Pacific salmon // In Isozymes: structure, function, and use in biology and medicine. Z.I. Ogita and C. L. Markert [ed.], Wiley-Liss, New York, NY. P. 235–265.
- Shaklee, J.B., and S.P. Phelps. 1990. Operation of a large-scale, multiagency program for genetic stock identification // Amer. Fish. Soc. Symp. V. 7. P. 817–830.
- Shaklee, J.B., and N.V. Varnavskaya. 1993. Electrophoretic characterization of odd-year Pink Salmon Populations from the Kamchatka Region of Russia // Int. Symp. Genetics of Arctic Fish & Shellfish, 1993. Juneau, Alaska. 15 pp.
- Shaklee, J.B., and N.V. Varnavskaya. 1994. Electrophoretic characterization of odd year pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) populations from the Pacific Coast of Russia, and comparison with selected North American populations // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 51 (Suppl.). P. 158–171.
- Slettan, A., I. Olsaker, and III. Lie. 1993. Isolation and characterization of variable (GT)_n repetitive sequences from Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // Animal genetics. V. 24. P. 195–197.
- Slettan, A., I. Olsaker, and III. Lie. 1995. Atlantic salmon, *Salmo salar* L., microsatellites at the SSOSL25, SSOSL85, SSOSL311, SSOSL417 loci // Animal Genetics. V. 26. P. 277–285.
- Sneath, P.H.A., and R.R. Sokal. 1973. Numerical Taxonomy. W. H. Freeman [ed], San Francisco, Ca.
- Sokal, R.R., and F.G. Rohlf. 1981. Biometry // 2nd ed. W. H. Freeman & Co., San Francisco, Ca. 859 pp.
- Teel, D.J., P. Crane, C. Guthrie, A. Marshall, D. Van Doornik, W. Templin, N. Varnavskaya, and L. Seeb. 1999. Comprehensive allozyme database discriminates Chinook salmon around the Pacific Rim. // NPAFC Doc. 440. 25 pp.
- Utter, F.M., D.J. Teel, G.B. Milner, and D. McIsaac. 1987. Genetic estimates of stock composition of 1983 chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*, harvests off the Washington coast and Columbia River // U. S. Natl. Mar. Fish. Serv. Fish. Bull. V. 85. P. 13–23.
- Varnavskaya, N.V. 1998a. The genetic estimations of stock composition in chum catches in Russian 200-miles zone of the Northern Pacific Ocean in 1997 // NPAFC Doc. No. 376. 10 pp.
- Varnavskaya, N.V. 1998b. The precision and accuracy of genetic baseline data sets for pink, chum and sockeye salmon stock identification in Pacific Ocean mixed-fisheries catches // NPAFC Doc. No. 375. 13 pp.
- Varnavskaya, N.V., and T.D. Beacham. 1992. Biochemical genetic variation in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) from Kamchatka // Can. J. Zoology. V. 70. P. 1788–1792.
- Varnavskaya, N., V. Erokhin, and V. Davydenko. 1998. Determining area of origin of pink salmon juveniles on their catadromous migration in the Okhotsk Sea in 1995 using genetic stock identification techniques // NPAFC Bull. No. 1. P. 274–284.
- Varnavskaya, N.V., and R.J. Everett. 1993. Genetic variation in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) populations of the Alaska and Kamchatka regions // Int. Symp. Genetics of Arctic Fish and Shellfish. Juneau, Alaska. 13 pp.
- Varnavskaya, N.V., C.M. Kondzela, R.L. Wilmot, V.V. Efremov, Luan Xi, V.A. Davydenko, E.A. Sboeva, and C.M. Guthrie III. 1996. Genetic variation in Asian populations of chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // NPAFC Int. Symp. Asses. & Status of Pacific Rim Salm. Stocks, Sapporo. 65 pp.
- Varnavskaya, N.V., and A.A. Nikolaeva. 1990. Interpopulation structure of Kuril Lake Sockeye salmon // Salmon Simp. Nanaimo. 32 pp.
- Varnavskaya, N.V., A.A. Nikolaeva, and V.V. Midanaya. 1990. Dynamics of allelic frequencies in Kamchatka pink juveniles during their downstream migration // Salmon Simp. Nanaimo. 19 pp.
- Varnavskaya, N.V., C.C. Wood, and R.J. Everett. 1993. The genetic diversity within several lake sockeye populations located in Kamchatka, Alaska and British Columbia // Int. Symp. Genetics of Arctic Fish & Shellfish, Juneau, Alaska. 14 pp.
- Varnavskaya, N.V., C.C. Wood, and R.J. Everett. 1994a. Genetic variation in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) populations of Asia and North America // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 51 (Suppl.). P. 132–146.
- Varnavskaya, N.V., C.C. Wood, R.J. Everett, R.L. Wilmot, V.S. Varnavsky, V.V. Midanaya, and T.P. Quinn. 1994b. Genetic differentiation of subpopulations of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) within lakes of Alaska, British Columbia and Kamchatka // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 51 (Suppl.). P. 147–157.
- Wilmot, R.L., R.J. Everett, W.J. Spearman, R. Baccus, N.V. Varnavskaya, and S.V. Putivkin. 1994. Genetic stock structure of Western Alaska chum salmon and a comparison with Russian Far East stocks // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 51 (Suppl.). P. 84–94.

Wilmot, R.L., R.J. Everett, W.J. Spearman, and N.V. Varnavskaya. 1993. Genetic stock structure of Yukon River Chum Salmon and a comparison to other Western Alaskan and Russian Far East stocks // Int. Symp. Genetics of Arctic Fish & Shellfish. Juneau, Alaska. 8 pp.

Winans, G.A., P.B. Aebersold, S. Urawa, and N.V. Varnavskaya. 1993. Determining Continent-of-Origin of Chum salmon using Genetic stock identification techniques: status of research of Asian populations // Int. Symp. Genetics of Arctic Fish & Shellfish. Juneau, Alaska. 9 pp.

Winans, G.A., P.B. Aebersold, S. Urawa, and N.V. Varnavskaya. 1994. Determining continent of

origin of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) using genetic stock identification techniques: status of allozyme baseline on Asia // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 51 (Suppl.). P. 95–113.

Wood, C.C. 1989. Utility of similarity dendrograms in stock composition analyses // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 46. P. 2121–2128.

Wood, C.C., G.T. Oliver, and D.T. Rutherford. 1988. Comparison of several biological markers used for stock identification of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in northern British Columbia and southeast Alaska // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. V. 1624. 44 pp.