
ОБЗОРНЫЕ И ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ СТАТЬИ

УДК 575.174.015.3:597.553.2

**ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МАРКЕРЫ
В ПОПУЛЯЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ
АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*Salmo salar* L.).
I. ПРИЗНАКИ КАРИОТИПА И АЛЛОЗИМЫ**

© 2007 г. В. С. Артамонова

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва 119991;
e-mail: valar99@mail.ru

Поступила в редакцию 18.04.2006 г.
Окончательный вариант получен 26.10.2006 г.

В обзоре, состоящем из двух частей, обобщены литературные данные обо всех генетических маркерах, используемых в популяционных исследованиях атлантического лосося. Первая часть обзора посвящена особенностям кариотипа и аллозимным маркерам. Последние успешно используют для того, чтобы различать популяции и субпопуляции атлантического лосося, а также для генетического мониторинга популяций. Показано, что распространение аллельных вариантов ряда аллозимов может быть связано с отбором на устойчивость к определенным условиям среды.

Изучение генетического разнообразия многих видов растений и животных продолжалось в течение всего XX столетия, однако дискуссии о механизмах его возникновения и устойчивости во времени идут до сих пор. Без понимания этих механизмов невозможно правильно реконструировать процесс эволюции, а также грамотно планировать мероприятия по сохранению и рациональному использованию живых организмов (монография: [1]).

Закономерности формирования генетического разнообразия изучают преимущественно на так называемых модельных видах. Например, целый ряд важных положений популяционной генетики сформулирован в ходе изучения лососевых рыб, особенно тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*. В последние годы круг модельных объектов расширяется. В частности, появляется все больше работ по атлантическому лососю, *Salmo salar* L. (монография: [2]).

Атлантический лосось образует как пресноводные, так и проходные формы (на Севере России проходную форму называют семгой). Этот вид имеет обширный ареал и распространен по обе стороны Атлантического океана. На североамериканском побережье ареал простирается на север до 68° с.ш., а на юге он доходил раньше до 41° с.ш. По другую сторону Атлантики ареал атлантического лосося охватывает все побережье Европы (включая Исландию, Британские острова, бассейн Балтики) от Португалии до р. Кара, захватывая побережья Белого и Баренцева морей [3]. Атлантический лосось – важный компонент

экосистем северных рек, ценный объект промысла и аквакультуры.

Генетические исследования атлантического лосося ведутся уже более 70 лет. Первая работа по генетике этого вида выполнена в Советском Союзе сотрудницей Института генетики А.А. Прокофьевой-Бельговской [4]. С тех пор опубликованы уже сотни работ, но обобщению и анализу полученных данных препятствуют как языковые барьеры, так и чрезвычайное разнообразие методических подходов, применяемых исследователями.

Авторы обзорных работ уделяли большое внимание сравнению генетических характеристик разных популяций [5–10]. Несколько обзоров были посвящены разнообразию кариотипов атлантического лосося [11–15]. Недавно появился обзор, в котором обобщен очень большой массив данных по разнообразию аллозимов у данного вида [16].

Однако работ, в которых были бы сопоставлены результаты исследований разных авторов, применявших для изучения популяций атлантического лосося ДНК-маркеры различных типов, до сих пор нет. Отсутствуют и теоретические работы, в которых были бы представлены сравнительные характеристики разных методов анализа, даны оценки их разрешающей способности и области применения.

Между тем только полный обзор генетических маркеров, использованных при изучении атлантического лосося, позволит включить его в число модельных видов для популяционно-генетических исследований и использовать большой

объем накопленных фактических данных для теоретических обобщений.

В первой части обзора* изложены данные о признаках кариотипа и аллозимах – маркерах, с которых началось изучение популяционной генетики атлантического лосося и которые используются уже десятки лет. Благодаря их применению обнаружен ряд важных фактов, в обзоре приведены основные результаты исследований.

ПРИЗНАКИ КАРИОТИПА

Разрешающая способность кариологического анализа, как правило, невелика, а у целого ряда видов, имеющих полиплоидное происхождение, область его применения ограничена еще и тем, что метод не всегда позволяет получить абсолютно надежные результаты. Атлантический лосось проходил стадию тетраплоидии и имеет довольно большое количество мелких хромосом. Модальное (т.е. наиболее часто встречающееся) число хромосом ($2n$) в его популяциях колеблется от 54 до 60, число хромосомных плеч – от 72 до 74 [11–15]. При этом у особей в пределах одной популяции число хромосом может быть представлено всеми возможными хромосомными вариантами, и две популяции порой отличаются друг от друга только по частоте встречаемости того или иного варианта [11].

Однако модальное число хромосом ($2n$) у близкородственного вида – кумжи (*Salmo trutta*), несмотря на ее значительное внешнее сходство с атлантическим лососем, колеблется уже в пределах от 76 до 84 в разных популяциях [14, 15]. Это позволяет использовать кариологический анализ при идентификации гибридов атлантического лосося и кумжи. Такие гибриды обычно вполне жизнеспособны, а иногда и плодовиты. Тем не менее хозяйственной ценности они не имеют, и к тому же могут генетически загрязнять природные популяции. Поэтому задача их выявления различными методами достаточно актуальна: таких рыб иногда получали искусственно, а также обнаруживали время от времени в природных популяциях (обзор: [17]).

Никаких определенных закономерностей в географическом распределении хромосомных вариантов, в том числе и между континентами, выявить не удастся. Нет выраженных различий и между популяциями, принадлежащими к проходным и озерно-речным формам. В то же время различия по модальному набору хромосом между некоторыми географически удаленными или изолированными популяциями выступают иногда

вполне отчетливо, причем даже тогда, когда две изолированные популяции обитают в пределах одной речной системы [11].

Практическое использование хромосомных маркеров очень ограничено и в настоящее время в популяционных исследованиях их почти не используют. Тем не менее с их помощью удалось показать, что лосося из Шотландии, вселенные в реки Испании, выживают в этих реках хуже, чем “местные” рыбы [18]. Позже этот факт был подтвержден исследованиями с применением молекулярных маркеров (см. ниже).

РАЗНООБРАЗИЕ НА УРОВНЕ БЕЛКОВ

По сравнению с кариологическим анализом анализ белков обладает существенно более высокой разрешающей способностью. Он менее трудоемок и позволяет анализировать большие выборки материала по нескольким генетическим маркерам одновременно. В исследованиях, связанных с задачами систематики, а также в популяционно-генетических исследованиях нашел применение анализ аллозимов – аллельных вариантов белков [1]. При этом под аллельными вариантами в данном виде анализа понимают белки, кодируемые одним и тем же генетическим локусом не только у одного вида, но и у разных, систематически близких видов.

Различия между близкородственными видами

Благодаря аллозимному анализу появился надежный и доступный способ отличать атлантического лосося от близкого вида – кумжи. В некоторых локусах у этих видов фиксированы разные аллельные варианты ферментов, а для других локусов наборы аллелей, характерные для каждого из видов, не совпадают (по крайней мере, в местах симпатрического обитания).

В разное время для распознавания атлантического лосося и кумжи, а также гибридов между ними использовали электрофоретическое разделение в геле самых разных белков. К их числу относятся ферменты: эстераза (локус *EST-2**), глюкозофосфатизомераза (локусы *GPI-B1** и *GPI-A**, которые ранее обозначали как *GPI-1** и *GPI-3**), фосфоглюкомутаза (*PGM-1**, *PGM-2**), супероксиддисмутаза (*sSOD-1**, ранее *SOD**), ксантиндегидрогеназа (*XDH**), малик-энзим (*sMEP-2**, ранее *MEP-3,4**), эстераза Д (*ESTD**), формальдегиддегидрогеназа (*FDHG**), фосфолипидкиназа (*PGK-2**), маннозофосфатизомераза (*MPI**), а также белок трансферрин (*TF**) (ссылки см.: [17]).

Помимо перечисленных с целью выявления гибридов между атлантическим лососем и кумжей пригодны, по-видимому, фумаратгидратаза, экспрессирующаяся в мышцах (локус *FH-2,3**), окта-

* Вторую часть обзора см.: Генетика. 2007. Т. 43. № 4.

нолдегидрогеназа (*ODH**) печени [19], изоцитратдегидрогеназа, экспрессирующаяся в глазу (*sIDHP-1**), а также пара-альбумин крови (*PALB**) [20]. Электрофоретический спектр запасных белков яйцеклетки позволяет установить видовую принадлежность матери [21].

Межконтинентальные, межпопуляционные и внутривидовые различия

Широкое применение аллозимного анализа для выявления гибридов возможно, в том числе, благодаря тому, что атлантический лосось является молодым и относительно низкополиморфным видом, у которого много аллозимных локусов, имеющих только один аллель. По показателю средней гетерозиготности для вида в целом он уступает как кумже, так и тихоокеанским лососям [19, 22].

Однако по этой же причине спектр белковых маркеров, используемых для характеристики внутривидового разнообразия, у атлантического лосося не очень широк, хотя основная доля генетического разнообразия приходится именно на разнообразие внутри популяций (около 70–75%). Только по 15–20% от общей вариабельности белков приходится на долю межпопуляционных и межконтинентальных различий [22].

На практике для характеристики популяций используют, как правило, только девять локусов (далее – характеристические локусы): *sAAT-4**, *ESTD**, *FLABAD**, *IDDH-1**, *IDDH-2**, *sIDHP-3**, *sMDH-B1,2**, *mMEP-2** и *TPI-3**, для которых альтернативные аллели обнаружены в большинстве популяций вида. Кроме того, эти локусы высокополиморфны: существуют популяции, в которых частота альтернативных аллелей для каждого из них превышает 10%. Высокополиморфными являются, по-видимому, также локусы *mME**, *PER** и белковый локус *TF**, но они либо плохо изучены, либо используются для анализа только в единичных лабораториях, а потому данные по ним не всегда могут быть использованы для широких обобщений. В таблице приведен полный список локусов, для которых у атлантического лосося описаны альтернативные аллели.

Межконтинентальные различия

Из данных, представленных в таблице, следует, что по большинству локусов атлантические лосося Восточного и Западного побережий Атлантического океана различаются мало. Во всяком случае интегральные характеристики генетического разнообразия перекрываются для большинства белков в широком диапазоне. Правда, для некоторых низкополиморфных локусов

имеющиеся сведения крайне отрывочны: локусы были исследованы только для отдельных популяций, иногда только одного из континентов.

Межконтинентальные различия выражены вполне отчетливо по локусам *PGM-1r**, *sMDH-B1**, *mME**, а также, по-видимому, по *sAAT-4** и *TF**, отчасти *ESTD**.

Так, для атлантического лосося Северной Америки показан полиморфизм по регуляторному локусу фосфоглюкомутазы – *PGM-1r**. Аллель **Q0*, отвечающий за понижение активности фермента [47], встречается во всех исследованных популяциях Западного побережья Атлантики с высокой частотой, но до сих пор не был обнаружен у лососей европейских популяций.

Локус малатдегидрогеназы *sMDH-B1** полиморфен в популяциях как Европы, так и Америки, причем и в тех, и в других с небольшой частотой встречается аллель **75*. Однако во всех исследованных североамериканских популяциях встречается и другой альтернативный аллель – **120*, и во многих случаях он преобладает даже над аллелем **100*. В отдельных популяциях Восточной Атлантики аллель **120* встречается единично, в большинстве – отсутствует.

Веспур и Маккарти [41] исследовали распространение альтернативных аллелей *mME*80* и *mME*110* НАД-зависимого малик-энзима на большей части ареала атлантического лосося (75 популяций по обе стороны Атлантики) и обнаружили, что “медленный” аллель этого фермента обычно присутствует со значительной частотой в американских, но не в европейских популяциях вида. “Быстрый” аллель в популяциях западной части ареала не встречается, а в восточной присутствует единично, как и “медленный” аллель.

Данные для локуса *sAAT-4** несколько противоречивы. Так, ряд авторов (см. литературные источники в таблице), в частности Веспур [27, 35, 36], который изучил много популяций как Европы, так и Северной Америки, сообщают о высокой частоте аллеля **50* в американских популяциях, но либо не обнаруживают в них аллеля **25*, либо очень редко регистрируют его с крайне низкой частотой. В то же время Столь [33] при сравнении популяций двух континентов указал на широкое распространение в американских популяциях аллеля **25*, но не нашел в них аллеля **50*. Можно предположить, что расхождение данных Столя с данными других авторов объясняется технической ошибкой, поэтому в таблице данные для локуса *sAAT-4** приводятся без учета этой работы Столя [33].

Из данных по диапазону частот встречаемости минорных аллелей локуса *sAAT-4**, приведенных

Е.С. NO.	Фермент	Четвер- тичная структура	Ткань, в которой экспрессиру- ется локус	Локусы	Часто используе- мые синонимы	Аллели	Частота встречаемости минорных аллелей в популяциях Европы	Литературные источники (Европа)	Частота встречаемости минорных аллелей в популяциях Северной Америки	Литературные источники (Северная Америка)
3.5.4.4.	Аденозиндеа- миназа	Мономер	Печень	<i>ADA-2*</i>	—	<i>*90</i>	0.000–0.028	[23]	0.000	[24]
4.2.1.3.	Аконитаза (ако- нитатгидратаза)	Мономер	Печень	<i>sAH*</i>	—	<i>*80</i>	0.000–0.010	[25]	0.000	[25]
1.1.1.1	Алкогольдегид- рогеназа	Димер	Печень	<i>ADH*</i>	—	<i>*–50 (*50)</i>	0.000–0.030	[25]	0.000	[25]
2.6.1.1	Аспартатами- нотрансфераза	Димер	Мышцы	<i>mAAT-1,2*</i>	<i>mAAT-1*; mAAT-2*; AAT-1,2*</i>	<i>*Q0</i>	0.000–0.014	[26]	—	—
			Мышцы, сердце	<i>sAAT-1*</i>	<i>sAAT-1,2*; AAT-1*; AAT-1,2*</i>	<i>*50</i>	0.000	[20]	0.000–0.150	[20, 24, 27]
						<i>*130</i>	0.000–0.011	[28]	0.800	[20]
			Глаз	<i>sAAT-3*</i>	<i>AAT-3*</i>	<i>*83</i>	0.000–0.010	[28]	—	—
			Печень	<i>sAAT-4*</i>	<i>AAT-4*; AAT-3*; sAAT-3*; AATs-2*</i>	<i>*50</i>	0.000–0.620	[16, 23, 25, 26, 28–34]	0.631–1.000	[25, 27, 35–37]
						<i>*25</i>	0.000–0.500	[16, 23, 25, 26, 28–33]	0.000–0.005	[27]
4.4.1.5	Глиоксалаза I (лактоглутати- онлиаза)	Димер	Мышцы	<i>GLO*</i>	<i>LGL*</i>	<i>*115</i>	0.000–0.006	[23]	—	—
1.1.1.8	(Альфа)-глице- рофосфатдегид- рогеназа	Димер	Мышцы	<i>G3PDH*</i>	<i>AGP-1,2*; AGP-2*; G3PDH-1*; G3PDH-2*</i>	<i>*50</i>	0.000–0.007	[33]	0.000	[33]
						<i>*130</i>	0.000–0.016	[33]	0.000	[33]
5.3.1.9	Глюкозо-6-фос- фатизомераза (глюкозофос- фатизомераза, фосфоглюкозо- изомераза)	Димер	Мышцы	<i>GPI-B1*</i>	<i>GPI-1*; GPI-1,2*; PGI-1*</i>	<i>*140</i>	0.000	[33]	0.000–0.044	[24, 27, 33, 36]
						<i>*185</i>	0.000–0.019	[33, 37]	0.000–0.010	[24, 27, 33]
			Мышцы, печень	<i>GPI-A*</i>	<i>GPI-3*; PGI-3*</i>	<i>*90</i>	0.000–0.010	[16]	0.000–0.016	[24, 27]
						<i>*110</i>	0.000–0.009	[38]	0.000–0.190	[24, 27, 35, 36]

Таблица. Продолжение

Е.С. NO.	Фермент	Четвер- тичная структура	Ткань, в которой экспрессиру- ется локус	Локусы	Часто используемые синонимы	Аллели	Частота встречаемо- сти минорных аллелей в популяциях Европы	Литературные источники (Европа)	Частота встречаемости минорных аллелей в популяциях Северной Америки	Литературные источники (Северная Америка)
1.1.1.14	Идитолдегид- рогеназа (сор- битолдегидро- геназа)	Тетрамер	Печень	<i>IDDH-1*</i>	Ранее <i>SDH-2*</i> ; в ПААГ часто <i>IDDH-2*</i>	*80	0.000–0.320	[16, 25, 26, 28, 31, 32, 37, 38]	0.000–0.062	[25, 27]
			Печень	<i>IDDH-2*</i>	Ранее <i>SDH-1*</i> ; в ПААГ часто <i>IDDH-1*</i>	* ₉₀	0.000–1.000	[25, 29–33, 37, 38]	0.400–1.000	[20, 24, 25, 27, 33, 35–37]
						*+X < *100	0.000–0.188	[29]	–	–
1.1.1.42	Изоцитратде- гидрогеназа	Димер	Глаз	<i>sIDHP-1</i>	<i>IDHP-2*</i>	*160	0.000–0.010	[25]	0.000	[25]
			Печень, глаз	<i>sIDHP-3*</i>	<i>IDHP-3*</i> ; <i>sIDHP-2*</i> ; <i>IDHP-2*</i> ; <i>IDH-4*</i>	*116	0.000–0.708	[16, 25, 28–32, 34, 37]	0.000–0.190	[24, 25, 27, 35–37]
2.7.3.2	Креатинкиназа	Димер	Мышцы	<i>CK-A2*</i>	<i>CK-2*</i> ; <i>CK-1*</i>	*65	0.000	[20]	0.000–0.012	[24, 27, 35]
						*87	0.000	[20]	0.000–0.071	[24, 27]
1.1.1.27	Лактатдегид- рогеназа	Тетрамер	Мышцы	<i>LDH-A1*</i>	<i>LDH-1*</i>	*f > *100	0.000–0.003	[20]	0.000	[24]
			Печень	<i>LDH-B2*</i>	<i>LDH-4*</i>	*Q	–	–	0.000–0.085	[27]
						*75	0.000–0.030	[25, 28, 33, 39]	0.000–0.014	[25, 27, 33]
						*140	–	–	0.000–0.020	[33]
1.1.1.37	Малатдегидро- геназа	Димер	Глаз	<i>LDH-C*</i>	<i>LDH-5*</i>	*+X < *100	0.000–0.028	[40]	–	–
			Печень, глаз	<i>sMDH-A1*</i>	<i>MDH-1*</i>	*50, *(–200)	0.000–0.056	[16, 25, 33]	0.000–0.100	[24, 25, 27, 33, 35, 36]
			Мышцы	<i>sMDH-B1*</i>	<i>MDH-B1,2*</i> ; <i>MDH-3,4*</i> ; <i>MDH-3*</i>	*75	0.000–0.194	[16, 25, 26, 29, 31–34, 37]	0.000–0.165	[25, 27, 33, 36, 37]
						*120	0.000–0.020	[16, 25, 26, 29, 31–33, 37]	0.009–0.888	[24, 25, 27, 35–37]
1.1.1.39	Малик-энзим (НАД-зависи- мый)	Тетрамер	Мышцы	<i>mME*</i>	<i>ME*</i> ; <i>ME-NAD*</i>	*80	0.000–0.020	[25, 41]	0.000–0.541	[25, 27, 41]
						*110	0.000–0.160	[41]	0.000	[41]

Таблица. Окончание

Е.С. NO.	Фермент	Четвер- тичная структура	Ткань, в которой экспрессиру- ется локус	Локусы	Часто используе- мые синонимы	Аллели	Частота встречаемо- сти минорных аллелей в популяциях Европы	Литературные источники (Европа)	Частота встречаемости минорных аллелей в популяциях Северной Америки	Литературные источники (Северная Америка)
1.1.1.40	Малик-энзим (НАДФ-зависи- мый)	Тетрамер	Мышцы	<i>mMEP-2*</i>	<i>MEP-2*</i> ; <i>ME-2*</i>	*125	0.000–0.984	[16, 25, 26, 28–32, 37]	0.200–1.000	[24, 25, 27, 35, 36, 37]
–	Трансферрин	Мономер	Сыворотка крови	<i>TF*</i>	–	* <i>Tf-2</i> > *100	0.000–0.125	[23, 40, 42]	0.000	[42, 44, 45]
						* <i>Tf-3</i> (редкий)	0.000	[42, 43]	0.000–0.160	[42, 46]
						* <i>Tf-4</i> < *100	0.000	[42]	0.070–0.915	[42, 44–46]
5.3.1.1	Триозофосфат- изомеразы	Димер	Печень, глаз	<i>TPI-3*</i>	–	*103	0.000–0.500	[16, 25, 28, 29]	0.000	[25]
						*97	0.000–0.030	[25]	0.000	[25]
1.1.1.44	Фосфоглюконат- дегидрогеназа	Димер	Мышцы	<i>PGDH*</i>	<i>PGD*</i>	*87	0.000–0.043	[26]	–	–
5.4.2.2	Фосфоглюкому- таза	Мономер	Мышцы, печень	<i>PGM-2*</i>	<i>(PGM-1*)</i>	*–120 (*75)	0.000–0.144	[16, 28, 31–34]	0.000	[25, 33]
						*–140	0.000–0.010	[28]	–	–
						*45	–	–	0.000–0.008	[27]
			Печень	<i>PGM-1r*</i>	<i>PGM1-t*</i>	*–Q0	0.000	[25]	0.000–1.000	[24, 25, 27, 36]
1.11.1.7	Пероксидаза	Мономер	Печень	<i>PX-2*</i>	<i>PX*</i> ; <i>PO*</i> ; <i>PER*</i> ; <i>PER-2*</i>	*120	0.230–0.640	[30]	–	–
						*140	0.000–0.150	[30]	–	–
4.1.2.13	Фруктозобифос- фатальдолаза	Тетрамер	Глаз	<i>FBALD-3*</i>	<i>FBALD-2*</i>	*50	0.040–0.480	[16, 25, 28, 29]	0.000–(0.071)	[24, 25]
3.1.1.–	Эстераза	Мономер	Печень	<i>EST-5*</i>	–	*90	0.000–0.070	[28]	–	–
3.1.–.–	Эстераза Д	Димер	Мышцы	<i>ESTD*</i>	<i>EST-D*</i> ; <i>ESTD-2*</i>	*80	0.000–0.540	[16, 25, 30]	0.990	[25]

в таблице, следует, что европейские и североамериканские популяции хорошо различимы по данному локусу.

Имеются работы, в которых обсуждаются межконтинентальные различия и по локусу трансферрина *TF** [42, 45, 46, 48, 49]. Помимо общего аллеля, обозначаемого обычно как **Tf-1*, в популяциях Европы найден аллель **Tf-2*, а в популяциях Америки обнаружены редкий аллель **Tf-3* и широко распространенный аллель **Tf-4*. Следует отметить, однако, что трансферрины атлантического лосося, особенно лосося Европы, изучены недостаточно: исследованы только три шведские популяции бассейна Балтики, а также несколько популяций Британских островов и Ирландии. Данных по Европейскому Северу России, Норвегии, атлантическому побережью Швеции в литературе не имеется.

Между тем популяции Норвегии, обитающие в районах, граничащих с Россией, популяции Кольского полуострова и западного берега Белого моря отличаются от популяций Балтийского бассейна, Британских островов и других районов Европы достаточно существенно. Только в этом районе в пределах Европейского региона встречается аллель *ESTD*80*, который близок к фиксации в большинстве популяций Северной Америки, причем частота этого аллеля в некоторых популяциях Кольского полуострова достаточно высока [25, 29, 30, 50–52]. Появление носителей этого аллеля в Балтике [25, 53] связано, по всей видимости, с вселением в одну из рек этого бассейна рыб канадского происхождения.

К сожалению, популяции Европейского Севера России почти не исследованы по таким характеристическим локусам, как *FBALD-3**, *TPI-3**, локусу *TF**, а также по большинству низкополиморфных локусов. Это порой затрудняет сравнение данных по российским популяциям с данными, полученными для других частей ареала.

Исследования такого рода важны, поскольку появляется все больше данных о том, что в послеледниковый период Кольский полуостров заселялся рыбами из трех различных ледниковых рефугиумов – американского, западно-европейского и балтийского. Именно в этой части ареала наблюдается наибольшее генетическое разнообразие как по аллозимным локусам, так и по митохондриальной ДНК [52]. Здесь встречаются аллельные варианты ферментов, характерные для североамериканских популяций (см. таблицу), но отсутствующие в других популяциях Европы. Так, на Кольском полуострове помимо *ESTD*80* был обнаружен редкий аллель *GPI-A*110* [38].

Эти новые данные, свидетельствующие о контакте лососей двух континентов в после-

ледниковый период, ставят под сомнение наличие у атлантического лосося двух отдельных подвидов, которые выделяют некоторые авторы [42].

Межпопуляционные различия и различия между внутрипопуляционными группировками рыб

Межпопуляционные различия в пределах Европейского региона в целом превышают различия между популяциями Северной Америки. Об этом свидетельствует диапазон, в котором варьируют частоты встречаемости минорных аллелей белковых локусов в пределах каждого континента (таблица).

Различия между популяциями разных рек в пределах регионов показаны в целом ряде исследований (обзор: [16]; см. также ссылки к таблице). В частности, несколько работ посвящены генетической дифференциации популяций Европейского Севера России [29, 30, 50, 52, 54, 55].

Разные авторы неоднократно указывали на существование внутрипопуляционных группировок атлантического лосося в некоторых реках (как Европы, так и Америки), основываясь на данных аллозимного анализа выборок рыб, происходящих из разных притоков [16, 26, 33, 37, 39, 56–63] или обитающих на разных порогах [64]. При этом различия между субпопуляциями иногда были столь велики, что превышали различия между популяциями рек внутри региона [16, 37], однако в других случаях никаких различий между притоками исследователи не находили [65, 66].

Особую внутрипопуляционную группировку представляют собой карликовые самцы, которые скрещиваются с проходными самками. Одной из особенностей этой группировки является повышенная гетерозиготность по аллозимным локусам [67], что объясняется, по-видимому, тем, что в эту группу рыб попадают особи с высоким темпом роста и созревания, а эти показатели коррелируют, в свою очередь, с гетерозиготностью [68]. Имеются также данные о связи карликовости с присутствием в геноме **OQ*-аллеля регуляторного локуса *PGM-1r** [47].

Очень редко, но аллозимные маркеры оказываются полезными и для более тонких внутрипопуляционных исследований. Например, при помощи аллозимного анализа были выявлены генетические различия между производителями разных сроков хода в пределах одной реки [69, 70]. Иммунологическим методом различия между “озимыми” и “яровыми” особями одной популяции выявлены не были, хотя он позволял различать выборки рыб из разных популяций [71].

В условиях эксперимента аллозимы использовали для оценки доли потомков проходных и карликовых самцов в популяции. Оказалось, что даже в присутствии проходных карликовые самцы могут оплодотворять почти треть всех икринок [72, 73].

Различия между проходными и пресноводными формами

Значимые различия между проходными и пресноводными популяциями по частотам встречаемости разных аллельных вариантов белков, даже в пределах одной речной системы, были показаны многими исследователями [36, 44, 74–77]. Средняя гетерозиготность для пресноводных популяций атлантического лосося оказывалась обычно ниже, чем для проходных, на основании чего авторы делали вывод о сильном влиянии дрейфа генов на пресноводные изоляты [36, 76, 78].

Дифференциация между пресноводными популяциями каждого региона выражена сильнее, чем между проходными. На дендрограммах генетического сходства они не образуют самостоятельной группы и в то же время имеют, как правило, мало сходства с соседними проходными популяциями. Иногда при статистическом анализе они кластеризуются с популяциями других регионов или даже другого континента, т.е. различия между проходными и пресноводными популяциями могут достигать уровня, характерного для межконтинентальных различий [36, 55, 76].

Существуют две основные точки зрения на происхождение такого разнообразия пресноводных популяций. Одни авторы полагают, что оно связано с историей заселения водоемов [36, 55], а другие объясняют его случайными причинами и связывают главным образом с эффектом основателя или дрейфом генов [36, 76].

В распространении аллельных вариантов белков в пресноводных популяциях исследователи обычно не усматривали каких-либо определенных закономерностей. Единственным исключением считался до сих пор аллель *PGM-1r*0Q*: его частота очень высока в пресноводных популяциях Северной Америки, а в некоторых случаях он даже фиксирован, поэтому для данного аллеля допускали факт отбора [36].

Однако в процессе наблюдений за популяциями атлантического лосося, поддерживаемыми искусственно, и особенно за маточными стадами, которые постоянно содержатся в пресной воде, стали накапливаться данные, которые свидетельствуют о том, что отбор может играть ведущую роль при формировании и других генетических особенностей пресноводных популяций. Так, в нашей работе [79] показано, что пресноводное

маточное стадо, созданное из потомков проходных производителей беломорской р. Кереть, по частотам аллелей локуса *mMEP-2** стало приближаться к популяции оз. Куйто в бассейне Белого моря.

Мониторинг генетической структуры популяций

В целом ряде работ были выполнены сравнения частот аллелей аллозимных локусов в выборках, собранных из одной и той же популяции в разные годы. В природных популяциях, не подвергающихся значительному антропогенному влиянию, генетическая структура, как правило, остается неизменной во времени. Лишь изредка в них отмечают незначительные колебания частот аллелей для отдельных локусов [37, 39, 56, 58, 61, 63, 66, 70, 74, 80–86]. В то же время изменения частот зафиксированы в популяциях, пополняемых искусственно выращенными рыбами, или в популяциях рек, где практикуется интенсивный промысел [59, 74, 86–89], который иногда может оказаться селективным [70].

Показано, что селектируемые линии атлантического лосося значительно отличаются от диких популяций по частотам аллозимов, даже если они происходят от этих популяций [28, 56, 85, 90–97]. Таким образом, в ряде случаев аллозимы могут применяться для оценки влияния на природный генофонд как рыб, специально вселенных в реки из других популяций, так и товарных рыб, сбегавших из садков [83, 88, 95, 98–105]. В перечисленных работах показано, что ненативные рыбы выживают в чужой для них реке значительно хуже, чем местные, однако в случае массового вселения влияние чужеродных рыб может быть очень сильным [103].

Генетическая структура искусственно поддерживаемых популяций может отличаться от структуры исходных природных популяций даже в отсутствие целенаправленного отбора [33, 59, 74, 82, 106–108], поскольку на них начинает воздействовать целый комплекс новых факторов. Так, например, в некоторых исследованиях были найдены различия между генерациями молоди на рыбобоводных заводах [33, 82, 109–111], причину которых авторы усматривают в дрейфе генов или эффекте основателя. Однако, по крайней мере в некоторых случаях, причиной подобных изменений может быть неконтролируемый отбор [79, 112–117].

Долгое время комплексу факторов, воздействующих на искусственно выращиваемую молодь и в целом на популяции рек, в которые эту молодь выпускают, не уделяли должного внимания. Однако в последние годы разработаны неко-

торые технологии, способствующие сохранению генофонда искусственно разводимых рыб, и эффективность этих мер проверена на практике [117–120].

Адаптивное значение аллозимного полиморфизма

В настоящее время большинство авторов сходятся на том, что полиморфизм по аллозимным локусам имеет адаптивное значение. Так, во многих работах было показано, что рыбы, более гетерозиготные по аллозимным локусам, характеризуются более высокими темпами роста, развития и созревания [67, 68, 121, 122]. Есть данные об обратной связи между мультилокусной гетерозиготностью и флуктуирующей асимметрией морфологических признаков (этот показатель характеризует стабильность развития) [122–124], хотя в других экспериментах такой связи выявлено не было [108, 125, 126]. В одной из перечисленных работ авторы, тем не менее, отмечают, что гетерозиготы по локусу *IDDH-2** имели более низкую флуктуирующую асимметрию по сравнению с гомозиготами [108].

Многочисленные данные указывают на адаптивный характер полиморфизма и по конкретным белковым локусам, к числу которых относятся, в частности: *TF** [44, 45], *sIDHP-3**, *PE** [127], локус, кодирующий трипсин, – *TRP-2** [128–134], *mMEP-2** [39, 70, 87, 94, 135–140, обзор: 16], *PGM-1r** [47], *IDDH-2** [115] и *sAAT-4** [115, 140]. В перечисленных работах наблюдалась корреляция аллельных частот генов с характеристиками среды (температурой) или было зарегистрировано различие носителей разных генотипов по адаптивно-важным признакам (чаще всего по размерам). Работы, выполненные методически некорректно, здесь не упомянуты (их критический обзор см.: [79]).

В условиях отечественных рыбоводных заводов получены прямые доказательства отбора по локусам *sAAT-4** [112], *mMEP-2** [79, 113], *sIDHP-3** [79, 114], *ESTD** [116] при двухгодичном выращивании рыб. Неконтролируемые процессы такого рода обусловлены медленными темпами роста молоди в условиях Севера, а стало быть длительным рыбоводным циклом и, как следствие, значительным селективным отходом в процессе выращивания.

Таким образом, полиморфизм по значительному числу аллозимных локусов имеет или может иметь адаптивное значение в определенных условиях среды.

Автор признателен А.А. Махрову за неоценимую помощь в подборе литературы и всестороннее обсуждение проблем, затронутых в обзоре.

Данная работа финансировалась РФФИ (проекты № 05-04-97508-р_север_а и № 05-04-49232), Программой поддержки ведущих научных школ (НШ-8596.2006.4), программами фундаментальных исследований Президиума РАН “Происхождение и эволюция биосферы”, “Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами” и “Биоразнообразие и динамика генофондов” (подпрограмма “Динамика генофондов”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. 3-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ “Академкнига”, 2003. 431 с.
2. Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 1997. 288 с.
3. MacCrimmon H.R., Gots B.L. World distribution of Atlantic salmon, *Salmo salar* // J. Fish. Res. Board Can. 1979. V. 36. P. 422–457.
4. Prokofieva A. On the chromosome morphology of certain pisces // Cytologia. 1934. V. 5. P. 498–506.
5. Wilkins N.P. Biochemical genetics of the Atlantic salmon *Salmo salar* L. 1. A review of recent studies // J. Fish Biology. 1972. V. 4. P. 487–504.
6. 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 Biology. 1989. V. 34. P. 547–560.
7. Guyomard R. La diversité génétique des populations des saumon atlantique // Le saumon atlantique: Biologie et gestion de la ressource / Eds. Gueguen J.C., Prouzet P. Plouzane: Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer., 1994. P. 141–151.
8. Verspoor E. Genetic diversity among Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) populations // ICES J. Marine Science. 1997. V. 54. P. 965–973.
9. Казаков Р.В., Тумов С.Ф. Популяционно-генетическая структура вида *Salmo salar* L. // Атлантический лосось. СПб.: Наука, 1998. С. 43–72.
10. Nielsen J.L. Population genetics and the conservation and management of Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1998. V. 55. Suppl. 1. P. 145–152.
11. Зелинский Ю.П. Структура и дифференциация популяций и форм атлантического лосося. Л.: Наука, 1985. 128 с.
12. Hartley S.E. The chromosomes of salmonid fishes // Biol. Rev. 1987. V. 62. № 3. P. 197–214.

13. Семенова О.С. Кариотип атлантического лосося // Атлантический лосось. СПб.: Наука, 1998. С. 32–42.
14. Phillips R.B., Rab P. Chromosome evolution in Salmonidae (Pisces): an update // Biological Reviews. 2001. V. 76. P. 1–25.
15. Зелинский Ю.П., Махров А.А. Хромосомная изменчивость, реорганизации генома в филогенезе и систематические отношения благородных лососей *Salmo* и *Parasalmo* (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41. № 2. С. 184–191.
16. Verspoor E., Beardmore J.A., Consuegra S. et al. Population structure in the Atlantic salmon: Insights from 40 years of research into genetic protein variation // J. Fish Biology. 2005. V. 67. Suppl. A. P. 3–54.
17. Makhrov A.A. Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*S. trutta* L.) hybridization // J. Fish Biology. (submitted).
18. Garcia-Vazquez E., Moran P., Pendas A.M. Chromosome polymorphism patterns indicate failure of a Scottish stock of *Salmo salar* transplanted into a Spanish river // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. V. 48. P. 170–172.
19. Osinov A.G., Lebedev V.S. Genetic divergence and phylogeny of the Salmoninae based on allozyme data // J. Fish Biology. 2000. V. 57. P. 354–381.
20. Giuffra E., Guyomard R., Forneris G. Phylogenetic relationships and introgression patterns between incipient parapatric species of Italian brown trout (*Salmo trutta* L. complex) // Mol. Ecology. 1996. V. 5. № 2. P. 207–220.
21. Paaver T. Electroforetisk undersökning av romprotein hos laxfisk // Information från Sotvattenslaboratoriet, Drottningholm. 1991. V. 4. P. 49–62.
22. 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. Sel. Evol. 1985. V. 17. № 2. P. 225–242.
23. Cross T.F., Ward R.D. Protein variation and duplicate loci in the Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // Genet. Res. Camb. 1980. V. 36. P. 147–165.
24. Cordes J.F., Perkins D.L., Kincaid H.L., May B. Genetic analyses of fish genomes and populations: Allozyme variation within and among Atlantic salmon from Downeast rivers of Maine // J. Fish Biology. 2005. V. 67. Suppl. A. P. 104–117.
25. Bourke E.A., Coughlan J., Jansson H. et al. Allozyme variation in populations of Atlantic salmon located throughout Europe: Diversity that could be compromised by introductions of reared fish // ICES J. Marine Science. 1997. V. 54. P. 974–985.
26. Elo K., Vuorinen J.A., Niemela E. Genetic resources of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in Teno and Näätämö Rivers, northernmost Europe // Hereditas. 1994. V. 120. P. 19–28.
27. Verspoor E. Regional differentiation of North American Atlantic salmon at allozyme loci // J. Fish Biology. 2005. V. 67. Suppl. A. P. 80–103.
28. Wilson I.F., Bourke E.A., Cross T.F. Genetic variation at traditional and novel allozyme loci, applied to interactions between wild and reared *Salmo salar* L. (Atlantic salmon) // Heredity. 1995. V. 75. № 6. P. 578–588.
29. Skaala O., Makhrov A.A., Karlsten T. et al. Genetic comparison of salmon from the White Sea and north-western Atlantic ocean // J. Fish Biology. 1998. V. 53. P. 569–580.
30. Kazakov R.V., Titov S.F. Population genetics of salmon, *Salmo salar* L., in northern Russia // Aquaculture and Fisheries Management. 1993. V. 24. P. 495–506.
31. Koljonen M.-L., McKinnel S. Assessing seasonal changes in stock composition of Atlantic salmon catches in the Baltic Sea with genetic stock identification // J. Fish Biology. 1996. V. 49. P. 998–1018.
32. Koljonen M.-L., Jansson H., Paaver T. et al. Phylogeographic lineages and differentiation pattern of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Baltic Sea with management implications // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1999. V. 56. P. 1766–1780.
33. Столь Г. Генетическая структура популяций атлантического лосося // Популяционная генетика и управление рыбным хозяйством. М.: Агропромиздат, 1991. С. 155–176.
34. 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 // Animal Genetics. 1992. V. 23. № 1. P. 11–18.
35. Verspoor E. Identification of stocks in the Atlantic salmon // Present and future Atlantic salmon management / Ed. Stroud R.H. Ipswich, Massachusetts: Atlantic salmon Federation; Savannah, Georgia: National Coalition for Marine Conserv. Inc., 1988. P. 37–46.
36. 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 & Hall, 1994. P. 52–67.
37. McElligott E.A., Cross T.F. Protein variation in wild Atlantic salmon, with particular reference to southern Ireland // J. Fish Biology. 1991. V. 39. Suppl. A. P. 35–42.
38. Осинев А.Г. Лососевые рыбы *Salmo*, *Parasalmo* и *Oncorhynchus*: генетическая дивергенция, филогения и классификация // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39. № 5. С. 595–611.
39. Verspoor E., Fraser N.H.C., Youngson A.F. Protein polymorphism in Atlantic salmon within a Scottish river: Evidence for selection and estimates of gene flow between tributaries // Aquaculture. 1991. V. 98. № 1–3. P. 217–230.
40. Khanna N.D., Juneja R.K., Larsson B., Gahne B. Electrophoretic studies on proteins and enzymes in the At-

- Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // Swedish J. Agric. Res. 1975. V. 5. P. 185–192.
41. Verspoor E., McCarthy E. Genetic divergence at the NAD⁺-dependent malic enzyme locus in Atlantic salmon from Europe and North America // J. Fish Biology. 1997. V. 51. P. 155–163.
 42. Payne R.H., Child A.R., Forrest A. Geographical variation in the Atlantic salmon // Nature. 1971. V. 231. P. 250–252.
 43. Child A.R., Burnell A.M., Wilkins N.P. The existence of two races of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the British Isles // J. Fish Biology. 1976. V. 8. P. 35–43.
 44. Payne R.H. Transferrin variation in North American population of the Atlantic salmon, *Salmo salar* // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1974. V. 31. № 6. P. 1037–1041.
 45. Verspoor E. Spatial correlations of transferrin allele frequencies in Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations from North America // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1986. V. 43. P. 1074–1078.
 46. Moller D. Transferrin polymorphism in Atlantic salmon (*Salmo salar*) // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1970. V. 27. № 9. P. 1617–1625.
 47. Pollard S.M., Danzmann R.G., Claytor R.R. Association between the regulatory locus *PGM-1r** and life-history types of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. V. 51. № 6. P. 1322–1329.
 48. Nyman O.L., Pippy J.H.C. Differences in Atlantic salmon, *Salmo salar*, from North America and Europe // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1972. V. 29. P. 179–185.
 49. Child A.R. Identification of stocks of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) by electrophoretic analysis of serum proteins // Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer. 1980. V. 176. P. 65–67.
 50. Семенова С.К., Слынько В.И. Генетическая дифференциация популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) северо-западной части СССР // Докл. АН СССР. 1988. Т. 300. № 5. С. 1239–1243.
 51. Махров А.А., Скоола О., Алтухов Ю.П., Саундерс Р.Л. Аллозимный локус *ESTD** как маркер генетической дифференциации популяций атлантического лосося (*Salmo salar* L.) Европы и Северной Америки // Докл. Акад. наук. 1998. Т. 360. № 6. С. 850–852.
 52. Makhrov A.A., Verspoor E., Artamonova V.S., O'Sullivan M. Atlantic salmon colonization of the Russian Arctic coast: pioneers from North America // J. Fish Biology. 2005. V. 67. Suppl. A. P. 68–79.
 53. Vasin O. First finding of polymorphism at esterase D loci in the Baltic salmon (*Salmo salar* L.) // ICES CM. 1998. K:9. 6 p.
 54. Шубин Ю.П., Челпанова Т.И., Шубин П.Н. Изменчивость частот аллелей *Me-2* локуса у семги рек европейского Севера // Симпозиум по атлантическому лососю: Тез. докл. Сыктывкар, 1990. С. 79.
 55. Tonteri A., Titov S., Veselov A. et al. Phylogeography of anadromous and non-anadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*) from northern Europe // Ann. Zool. Fennici. 2005. V. 42. P. 1–22.
 56. Crozier W.W., Moffett I.J.J. Amount and distribution of biochemical-genetic variation among wild populations and a hatchery stock of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., from north-east Ireland // J. Fish Biology. 1989. V. 35. № 5. P. 665–677.
 57. Тумов С.Ф., Казаков Р.В., Антонова В.П. Внутрипопуляционная дифференциация атлантического лосося *Salmo salar* L. реки Печоры. 1. Особенности генетического полиморфизма в Пижме и Верхней Печоре // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 1992. Вып. 304. С. 146–155.
 58. Hurrell R.H., Price D.J. Genetic variation in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., within the Tamar catchment in south-west England // J. Fish Biology. 1993. V. 42. P. 153–156.
 59. 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 // Aquaculture and Fish. Management. 1994. V. 25. Suppl. 2. P. 131–145.
 60. O'Connell M., Skibinski D.O.F., Beardmore J.A. Mitochondrial DNA and allozyme variation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations in Wales // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. V. 52. № 1. P. 171–178.
 61. O'Connell M., Skibinski D.O.F., Beardmore J. A. Allozyme and mtDNA divergence between Atlantic salmon populations in North Wales // J. Fish Biology. 1996. V. 48. № 5. P. 1023–1026.
 62. Студенов И.И., Тумов С.Ф., Семенова О.В. Состояние естественного воспроизводства и популяционная структура атлантического лосося *Salmo salar* в притоках реки Ваги и реке Ваеньге (бассейн р. Северной Двины) // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41. № 2. С. 210–219.
 63. Moller D. Genetic studies on serum transferrins in Atlantic salmon // J. Fish Biology. 2005. V. 67. Suppl. A. P. 55–67.
 64. Heggberget T.G., Lund R.A., Ryman N., Stahl G. Growth and genetic variation of Atlantic salmon (*Salmo salar*) from different sections of the River Alta, North Norway // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1986. V. 43. P. 126–133.
 65. Hovey S.L., King D.P.F., Thompson D., Scott A. Mitochondrial DNA and allozyme analysis of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in England and Wales // J. Fish Biology. 1989. V. 35. Suppl. A. P. 253–260.
 66. Jordan W.C., Youngson A.F., Hay D.W., Ferguson A. Genetic protein variation in natural populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Scotland: temporal and spatial variation // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1992. V. 49. P. 1863–1872.
 67. McCarthy I.D., Sanchez J.A., Blanco G. Allozyme heterozygosity, date of first feeding and life history strategy in Atlantic salmon // J. Fish Biology. 2003. V. 62. P. 341–357.

68. Blanco G., Presa P., Vazquez E., Sanchez J.A. Allozyme heterozygosity and development in Atlantic salmon, *Salmo salar* // Fish Physiology and Biochemistry. 1998. V. 19. P. 163–169.
69. Слынько В.И., Казаков Р.В., Семенова С.К. Изучение популяционно-генетической структуры атлантического лосося *Salmo salar* L. в связи с задачами его разведения. Сообщение 1 // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1980. Вып. 153. С. 71–81.
70. Consuegra S., Garcia de Leaniz C., Serdio A., Verspoor E. Selective exploitation of early running fish may induce genetic and phenotypic changes in Atlantic salmon // J. Fish. Biology. 2005. V. 67. Suppl. A. P. 129–145.
71. Штерман Л.Я. Серологические показатели молоди атлантического лосося (семги) озимой и яровой форм // Обмен веществ и биохимия рыб. М.: Наука, 1967. С. 310–313.
72. Hutchings J.A., Myers R.A. Mating success of alternative maturation phenotypes in male Atlantic salmon, *Salmo salar* // Oecologia (Berlin). 1988. V. 75. № 2. P. 169–174.
73. Jordan W.C., Youngson A.F. The use of genetic marking to assess the reproductive success of mature male Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.) under natural spawning conditions // J. Fish Biology. 1992. V. 41. P. 613–618.
74. Koljonen M.-L. Electrophoretically detectable genetic variation in natural and hatchery stocks of Atlantic salmon in Finland // Hereditas. 1989. V. 110. P. 23–35.
75. Verspoor E., Cole L.J. Genetically distinct sympatric populations of resident and anadromous Atlantic salmon, *Salmo salar* // Can. J. Zool. 1989. V. 67. P. 1453–1461.
76. Vuorinen J., Berg O.K. Genetic divergence of anadromous and nonanadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the River Namsen, Norway // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1989. V. 46. P. 406–409.
77. Verspoor E., Cole L.E. Genetic evidence for lacustrine spawning of the non-anadromous Atlantic salmon populations of Little Gull Lake, Newfoundland // J. Fish Biology. 2005. V. 67. Suppl. A. P. 200–205.
78. Vuorinen J.A. Little genetic variation in the Finnish Lake salmon, *Salmo salar sebago* (Girard) // Hereditas. 1982. V. 97. P. 189–192.
79. Артамонова В.С., Махров А.А., Холод О.Н. Неконтролируемый отбор в маточных стадах семги (*Salmo salar* L.) // Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 2005. С. 3–13.
80. Cross T.F., Healy J.A. The use of biochemical genetics to distinguish populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* // Irish Fisheries Investigations. Ser. A. 1983. V. 23. P. 61–66.
81. Sanchez J.A., Blanco G., Vazquez E. et al. Allozyme variation in natural populations of Atlantic salmon in Asturias (northern Spain) // Aquaculture. 1991. V. 93. № 4. P. 291–298.
82. Crozier W.W. Maintenance of genetic variation in hatchery stocks of Atlantic salmon, *Salmo salar* L.: Experiences from the river Bush, Northern Ireland // Aquaculture and Fish. Management. 1994. V. 25. № 4. P. 383–392.
83. Moran P., Perez J., Garcia-Vazquez E. The malic enzyme MEP-2* locus in Spanish populations of Atlantic salmon: Sea age and foreign stocking // Aquat. Sci. 1998. V. 60. P. 359–366.
84. Moffett I.J.J., Crozier W.W. A study of temporal genetic variation in a natural population of Atlantic salmon in the River Bush, Northern Ireland // J. Fish Biology. 1996. V. 48. № 2. P. 302–306.
85. Danielsdottir A.K., Marteinsdottir G., Arnason F., Gudjonsson S. Genetic structure of wild and reared Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) populations in Iceland // ICES J. Marine Science. 1997. V. 54. P. 986–997.
86. Blanco G., Ramos M.D., Vazquez E., Sanchez J.A. Assessing temporal and spatial variation in wild populations of Atlantic salmon with particular reference to Asturias (Northern Spain) rivers // J. Fish Biology. 2005. V. 67. Suppl. A. P. 169–184.
87. Moran P., Pendas A.M., Garcia-Vazquez E., Izquierdo J.I. Genetic variation among Atlantic salmon in six Spanish rivers // J. Fish Biology. 1994. V. 45. № 5. P. 831–837.
88. Moran P., Perez J., Dumas J. et al. Stocking-related patterns of genetic variation at enzymatic loci in south European Atlantic salmon populations // J. Fish Biology. 2005. V. 67. Suppl. A. P. 185–199.
89. Пономарева Е.В., Пономарева М.В., Кузищин К.В. и др. Межгодовые изменения структуры популяции и генетическая изменчивость атлантического лосося *Salmo salar* реки Нильмы (Белое море) // Вopr. ихтиологии. 2002. Т. 42. № 3. С. 347–355.
90. Cross T.F., King J. Genetic effects of hatchery rearing in Atlantic salmon // Aquaculture. 1983. V. 33. P. 33–40.
91. Youngson A.F., Martin S.A.M., Jordan W.C., Verspoor E. Genetic protein variation in farmed Atlantic salmon in Scotland: Comparison of farmed strains with their wild source populations // Scottish Fisheries Research. 1989. Report № 42. P. 1–12.
92. Cross T.F., Challanain D.N. Genetic characterisation of Atlantic salmon (*Salmo salar*) lines farmed in Ireland // Aquaculture. 1991. V. 98. P. 209–216.
93. Thompson D., Russell I.C. Allele frequency variation at the sAAT-4 locus as a potential measure of the relative performance of native and introduced Atlantic salmon in the river Test // Aquaculture. 1991. V. 98. P. 243–247.
94. Youngson A.F., Martin S.A.M., Jordan W.C., Verspoor E. Genetic protein variation in Atlantic salmon in Scotland: comparison of wild and farmed fish // Aquaculture. 1991. V. 98. P. 231–242.

95. Crozier W.W. Evidence of genetic interaction between escaped farmed salmon and wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a Northern Irish river // Aquaculture. 1993. V. 113. № 1–2. P. 19–29.
96. Mjølnerod I.B., Refseth U.H., Karlsten E. et al. Genetic differences between two wild and one farmed population of Atlantic salmon (*Salmo salar*) revealed by three classes of genetic markers // Hereditas. 1997. V. 127. № 3. P. 239–248.
97. Skaala O., Taggart J.B., Gunnes K. Genetic differences between five major domesticated strains of Atlantic salmon and wild salmon // J. Fish Biology. 2005. V. 67. Suppl. A. P. 118–128.
98. Garcia de Leaniz C., Verspoor E., Hawkins A.D. Genetic determination of the contribution of stocked and wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L., to the angling fisheries in two Spanish rivers // J. Fish Biology. 1989. V. 35. Suppl. A. P. 261–270.
99. 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. V. 119. P. 47–51.
100. Crozier W.W., Moffet I.J.J. Application of low frequency genetic marking at *GPI-3** and *MDH-B1.2** loci to assess supplementary stocking of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in a Northern Irish stream // Fisheries Management and Ecology. 1995. V. 2. P. 27–36.
101. Verspoor E., Garcia de Leaniz C. Stocking success of Scottish Atlantic salmon in two Spanish rivers // J. Fish Biology. 1997. V. 51. № 6. P. 1265–1269.
102. Moran P., Pendas A.M., Garcia-Vazquez E. et al. Electrophoretic assessment of the contribution of transplanted Scottish Atlantic salmon (*Salmo salar*) to the Esva River (Northern Spain) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. V. 51. № 2. P. 248–252.
103. Skaala O., Hindar K. Genetic changes in the river Vosso salmon stock following a collapse in the spawning populations and invasion of farmed salmon // Interactions between Salmon Culture and Wild Stocks of Atlantic Salmon: The Scientific and Management Issues. Report by the Convenors of a Symp. organized by the Intern. Council for the Exploration of the Sea (ICES) and the North Atlantic Salmon Conservation Organization (NASCO) held at Bath, England, UK during 18–22 April 1997 / Eds Youngson A.F., Hansen L.P., Windsor M.L. Trondheim: Norwegian Inst. Nature Research (NINA), 1998. P. 63–65.
104. Fleming I.A., Hindar K., Mjølnerod I.B. et al. Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population // Proc. R. Soc. Lond. B. 2000. V. 267. P. 1517–1523.
105. Артамонова В.С., Махров А.А. Популяционная структура семги (*Salmo salar* L.) и ее изменение под влиянием рыбоводства // Ихтиофауна малых рек и озер Восточного Мурмана: биология, экология, ресурсы. Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 2005. С. 144–157.
106. Stahl G. Differences in the amount and distribution of genetic variation between natural populations and hatchery stocks of Atlantic salmon // Aquaculture. 1983. V. 33. P. 23–32.
107. Verspoor E. Reduced genetic variability in first-generation hatchery populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1988. V. 45. P. 1686–1690.
108. Crozier W.W. Genetic heterozygosity and meristic character variance in a wild Atlantic salmon population and a hatchery strain derived from it // Aquaculture Intern. 1997. V. 5. P. 407–414.
109. Слынько В.И., Семенова С.К., Казаков Р.В. Изучение популяционно-генетической структуры атлантического лосося *Salmo salar* L. в связи с задачами его разведения. Сообщение 2 // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1981. Вып. 163. С. 125–129.
110. Тумов С.Ф. Особенности мониторинга генетической структуры заводских популяций атлантического лосося *Salmo salar* L. // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1992. Вып. 304. С. 156–163.
111. Luczynski M., Bartel R., Marczyński A. Biochemical genetic characteristics of the farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) stock development in Poland for restoration purposes // Archives Polish Fisheries. 1997. V. 5. № 2. P. 241–246.
112. Казаков Р.В., Христофоров О.Л., Мурза И.Г. и др. Использование сбросных теплых вод для совершенствования технологии выращивания молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. и кумжи *Salmo trutta* L. // Вопросы лососевого хозяйства на Европейском Севере. Петрозаводск, 1987. С. 79–95.
113. Васин О.П. Изменчивость генетической структуры популяций заводской молоди балтийского лосося // Современное состояние исследований лососевидных рыб: Тез. III Всес. совещ. по лососевидным рыбам (Тольятти, март 1988 г.). Тольятти, 1988. С. 54–55.
114. Офицеров М.В., Голованова Т.С., Витвицкая Л.В., Никоноров С.И. Влияние заводского выращивания на генетическое разнообразие молоди атлантического лосося *Salmo salar* // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29. Вып. 5. С. 871–874.
115. Crozier W.W. Genetic implications of hatchery rearing in Atlantic salmon: Effects of rearing environment on genetic composition // J. Fish Biology. 1998. V. 52. P. 1014–1025.
116. Артамонова В.С., Махров А.А. Адаптивная роль гетерозиготности по локусу *ESTD**, проявляющаяся у семги (*Salmo salar* L.) в условиях рыбоводного завода // Материалы науч. генетич. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения А.Р. Жебрака и 70-летию образования кафедр генетики в Московской сельскохозяйственной академии им. К.А. Тимирязева (26–27 февраля 2002 г.). М., 2002. С. 17–19.
117. Попова Э.К., Артамонова В.С., Холод О.Н., Махров А.А. Стабилизация фенотипического и гено-

- типического разнообразия молоди семги (*Salmo salar* L.) в аквакультуре путем кратковременного воздействия на личинок лазерным излучением // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря: Материалы IX Междунар. конф. (11–14 октября 2004 г., Петрозаводск). Петрозаводск, 2005. С. 263–268.
118. Cross T., Bailey J., Friars G., O'Flynn F. Maintenance of genetic variability in reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) stocks // Salmon in the sea and new enhancement strategies / Ed. Mills D. London: Fishing News Books, 1993. P. 356–366.
 119. Ward R.D., Grewe P.M., Smolenski A.J. A comparison of allozymes and mitochondrial DNA in Atlantic salmon from Tasmania and from the ancestral population in Canada // Aquaculture. 1994. V. 126. P. 257–264.
 120. Духнич А.В. Биологические основы формирования маточных стад атлантического лосося *Salmo salar* L. в заводских условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ГосНИОРХ, 2004. 24 с.
 121. Pineda H., Borrell Y.J., McCarthy I. et al. Timing of first feeding and life history strategies in salmon: genetic data // Hereditas. 2003. V. 139. P. 41–48.
 122. Borrell Y.J., Pineda H., McCarthy I. et al. Correlation between fitness and heterozygosity at allozyme and microsatellite loci in the Atlantic salmon, *Salmo salar* // Heredity. 2004. V. 92. № 6. P. 585–593.
 123. Казаков Р.В., Ляшенко А.Н., Тумов С.Ф. Использование показателей флуктуирующей асимметрии для контроля за эколого-генетическим состоянием популяций атлантического лосося *Salmo salar* L. и кумжи *S. trutta* L. // Генетика в аквакультуре. Л.: Наука, 1989. С. 169–178.
 124. Blanco G., Sanchez J.A., Vazquez E. et al. Superior developmental stability of heterozygotes at enzyme loci in *Salmo salar* L. // Aquaculture. 1990. V. 84. № 3–4. P. 199–209.
 125. Moran P., Izquierdo J.I., Pendas A.M., Garcia-Vazquez E. Fluctuating asymmetry and isozyme variation in Atlantic salmon: Relation to age of wild and hatchery fish // Transactions Amer. Fisheries Society. 1997. V. 126. № 2. P. 194–199.
 126. Vollestad L.A., Hindar K. Developmental stability and environmental stress in Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Heredity. 1997. V. 78. P. 215–222.
 127. Никоноров С.И., Витвицкая Л.В., Обухов Д.К. и др. Генетическая гетерогенность и показатели развития центральной нервной системы молоди атлантического лосося с разным темпом роста // Докл. АН СССР. 1987. Т. 294. № 2. С. 471–475.
 128. Torrissen K.R. Genetic variation of trypsin-like isozymes correlated to fish size of Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Aquaculture. 1987. V. 62. № 1. P. 1–10.
 129. Torrissen K.R. Genetic variation in growth rate of Atlantic salmon with different trypsin-like isozyme patterns // Aquaculture. 1991. V. 93. № 4. P. 299–312.
 130. Torrissen K.R., Lied E., Espe M. Differences in digestion and absorption of dietary protein in Atlantic salmon (*Salmo salar*) with genetically different trypsin isozymes // J. Fish Biology. 1994. V. 45. № 6. P. 1087–1104.
 131. Torrissen K. R., Male R., Naevdal G. Trypsin isozymes in Atlantic salmon, *Salmo salar* L.: Studies of heredity, egg quality and effect on growth of three different populations // Aquaculture and Fish. Management. 1993. V. 24. P. 407–415.
 132. Rungruangsak-Torrissen K., Carter C.G., Sundby A. et al. Maintenance ration, protein synthesis capacity, plasma insulin and growth of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) with genetically different trypsin isozymes // Fish Physiology and Biochemistry. 1999. V. 21. P. 223–233.
 133. Rungruangsak-Torrissen K., Sundby A. Protease activities, plasma free amino acids and insulin at different ages of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) with genetically different trypsin isozymes // Fish Physiology and Biochemistry. 2000. V. 22. P. 337–347.
 134. Rungruangsak-Torrissen K., Wergeland H.I., Glette J., Waagbo R. Disease resistance and immune parameters in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) with genetically different trypsin isozymes // Fish & Shellfish Immunology. 1999. V. 9. P. 557–568.
 135. 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 Biology. 1989. V. 35. Suppl. A. P. 205–213.
 136. 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*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1990. V. 47. P. 1672–1677.
 137. Jordan W.C., Youngson A.F. Genetic protein variation and natural selection in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr // J. Fish Biology. 1991. V. 39. Suppl. A. P. 185–192.
 138. Jordan W.C., Verspoor E., Youngson A.F. The effect of natural selection on estimates of genetic divergence among populations of the Atlantic salmon // J. Fish Biology. 1997. V. 51. P. 546–560.
 139. Gilbey J., Verspoor E., Summers D. Size and MEP-2* variation in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the river North Esk, Scotland // Aquatic Living Resources. 1999. V. 12. № 4. P. 295–299.
 140. Jordan W.C., Cross T.F., Crozier W.W. et al. Allozyme variation in Atlantic salmon from the British Isles: Association with geography and the environment // J. Fish Biology. 2005. V. 67. Suppl. A. P. 146–168.

**Genetic Markers in Population Studies
of Atlantic Salmon *Salmo salar* L.:
Karyotype Characters and Allozymes**

V. S. Artamonova

Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia

e-mail: valar99@mail.ru

The review, which consist of two parts, summarizes literature data on all genetic markers used in population studies of Atlantic salmon. The first part of the review concerns karyotype features and allozyme markers of *Salmo salar*. The latter are effectively used for distinguishing populations and subpopulations of Atlantic salmon, as well as for genetic monitoring of its populations. It is shown that the distribution of alleles of some allozymes may be related to selection for resistance to certain environmental conditions.