
ОБЗОРНЫЕ И ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ СТАТЬИ

УДК 575.174.015.3:597.553.2

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МАРКЕРЫ В ПОПУЛЯЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ (*Salmo salar* L.). II. АНАЛИЗ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ ДНК

© 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, применяемых в популяционных исследованиях атлантического лосося. Вторая часть посвящена анализу последовательностей ДНК: фрагментов известных генов, анонимных последовательностей генома, мини- и микросателлитов, митохондриальной ДНК. Обсуждаются основные результаты, полученные в ходе изучения генофонда атлантического лосося с помощью ДНК-маркеров. Отмечено, что большинство изученных маркеров при определенных условиях могут подвергаться действию селективных сил. Даны оценки разрешающей способности различных методов ДНК-анализа и области их применения в отношении атлантического лосося.

С начала 1990-х годов популяционно-генетические исследования атлантического лосося все чаще базировались на анализе последовательностей ДНК. Круг вопросов, которые пытаются решать этими методами, во многом традиционен – это выявление гибридов между атлантическим лососем и кумжей, поиск межконтинентальных и межпопуляционных различий.

Однако высокая разрешающая способность многих методов ДНК-анализа, вплоть до возможности идентификации отдельных особей, позволяет проводить и более тонкие исследования, в том числе нацеленные на выяснение внутривидовых взаимоотношений. Эти методы позволяют искать новые подходы к решению проблем, которые не удалось решить путем исследования морфологии, физиологии и поведения рыб. Распространению методов ДНК-анализа способствует и то, что с их помощью можно определять генотипы рыб прижизненно: достаточное количество ДНК можно получить из чешуи, нескольких капель крови или фрагмента жирового плавника лосося.

ВЫЯВЛЕНИЕ МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ МЕТОДАМИ ДНК-АНАЛИЗА

Методы анализа с использованием анонимных последовательностей ДНК

Обработка тотальной ядерной ДНК короткощепляющими рестриктазами (эндонуклеазами рестрикции) с последующим мечением фрагментов по концу и разделением их в полиакриламидном

геле позволяет получить картину полос, образуемых повторяющимися элементами генома. Среди этих полос можно выделить, в том числе, и видоспецифические. Этот метод, названный *таксон-принтом*, в принципе позволяет отличать атлантического лосося от кумжи [1], однако он трудоемок, предъявляет высокие требования к качеству ДНК, а потому в рутинных исследованиях применения не нашел.

RAPD (random amplified polymorphic DNA)-анализ (в русском варианте общепринятого сокращения нет) – метод амплификации случайных последовательностей генома при помощи одного (или более) короткого (около 10 нуклеотидов) праймера со случайно выбранной последовательностью – дает возможность выявлять перестройки генома в пределах от десятков до сотен пар нуклеотидов. В данном случае он нашел применение только для определения видовой принадлежности атлантического лосося, кумжи и их гибридов. Внутривидового полиморфизма у пресноводного атлантического лосося популяции одного из притоков оз. Сайма (Финляндия) этим методом выявить не удалось, хотя в работе, где применили данный подход, было задействовано 40 различных 10-нуклеотидных праймеров. Правда, отрицательный результат, возможно, объясняется особенностями исследовавшейся популяции: начиная с 1970-х годов она поддерживается искусственно, причем методами аллозимного анализа ранее было показано, что инбридинг в ней очень высок [2].

Анализ с использованием известных последовательностей ядерной ДНК

Один из методов ДНК-анализа, который применяли с целью выявления межвидовых гибридов, – *рестриктивный анализ*. Геномную ДНК расщепляли рестриктазами, разделяли фрагменты в геле, переносили на нитроцеллюлозный или нейлоновый фильтр и гибридизовали с радиоактивно меченной пробой, содержащей известную последовательность ДНК.

Гибридизация с клонированным фрагментом гистоновых генов [3–5], амплифицированным участком ДНК, кодирующим препрогонадолиберин (preprogonadotropin releasing hormone (GnRH)) – пептидный гормон гипоталамуса [6] или фрагмент гена трансферрина [7], позволяла отличать атлантического лосося от кумжи, а также выявлять межвидовых гибридов по расположению зон гибридизации.

Минисателлитный анализ представляет собой один из вариантов рестриктивного картирования, где рестрицированный образец тотальной ДНК гибридизуют с меченой пробой повторяющегося элемента. Минисателлитный локус может содержать от двух до нескольких сотен tandemно повторенных последовательностей длиной от девяти-десяти до сотни нуклеотидов каждая, причем конкретный локус может встречаться в геноме как один, так и несколько раз (моно- или мультилокусные пробы). С целью выявления межвидовых гибридов использовали монолокусные пробы [8].

Однако самый простой метод распознавания видовой принадлежности и идентификации гибридов первого поколения был предложен с использованием фрагмента гена, кодирующего 5S рРНК: длина амплифицируемых фрагментов у атлантического лосося и кумжи оказалась различной, что позволило не прибегать к дополнительным методическим приемам, таким как рестрикция и гибридизация [9].

Этот метод нашел применение при идентификации икры рыб, найденной в нерестовых буграх [10], а также для прижизненного выявления гибридов атлантического лосося и кумжи в реках Эстонии [11] и Южной Европы (Испания и Франция) [12]. Его использовали при идентификации гибридных особей в условиях эксперимента [5] и при оценке уровня гибридизации, которая имела место при совместной интродукции атлантического лосося и кумжи на острова архипелага Кергелен в субантарктической зоне [13]. Этим методом было показано, что крупная лососевая рыба, выловленная в 1999 г. в бассейне Средиземного моря, за пределами естественного ареала атлантического лосося, была не кумжей и не гибридом, а именно атлантическим лососем (причем, судя по всему, диким, а не заводским) [14].

При скрининге ДНК 15 видов лососевых с целью установления филогенетических отношений внутри семейства был найден еще один генетический элемент, длина которого различна у атлантического лосося и кумжи [15]. Если окажется, что по нему нет внутривидового полиморфизма, этот элемент также может быть использован для идентификации особей сомнительного видового статуса и выявления межвидовых гибридов.

Использование методов анализа аллозимов и ДНК позволило оценить долю гибридов в естественных местообитаниях. Оказалось, что она варьирует от 0 до 4.67% (в Северной Америке, где кумжа является интродуцентом) (обзор: [16]).

**ИЗУЧЕНИЕ ВНУТРИВИДОВОГО
ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ
АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ И ПУТЕЙ
РАССЕЛЕНИЯ ВИДА**

*Внутривидовое разнообразие
ядерных последовательностей*

Сравнение первичных последовательностей генов. В ходе анализа первичной последовательности транскрибируемых спейсерных районов ДНК рибосомного повтора (рДНК) оказалось, что дивергенция между атлантическим лососем и кумжей составляет здесь не более 2.0–4.5% [17] и не превышает уровня внутривидового разнообразия кумжи, хотя положения замененных нуклеотидов при внутри- и межвидовом полиморфизме обычно не совпадают [18]. Для концевых транскрибируемых районов различия более значительны и достигают почти 18%, однако они практически перекрываются различиями между отдельными особями атлантического лосося (около 17%) [17].

Для фрагмента гена трансферрина показаны не только межвидовые различия, но и описаны варианты первичной последовательности, отвечающие за присутствие в геноме *S. salar* одного из аллелей, кодирующих этот белок (видимо, *TF-1: по отношению к аллелю *100 кумжи он был идентифицирован как *80) [19].

Одним из самых вариабельных экзонов в геноме атлантического лосося оказалась последовательность внутри одного из генов главного комплекса гистосовместимости. Внутривидовые различия составили для нее более 14%, причем было показано, что они адаптивны. Среди девяти обнаруженных вариантов выделены аллели, носители которых устойчивы к бактериальному заражению или крайне чувствительны к нему, причем в условиях заражения против последних идет интенсивный отбор [20–23].

Изучение природных популяций показало, что отбор по данному локусу играет определенную роль в сохранении полиморфизма как между популяциями, так и внутри них [24–27], а в экспери-

менте был продемонстрирован еще один механизм сохранения генетического разнообразия по этому локусу. Оказалось, что при нересте дикие атлантические лососи предпочитают партнеров, максимально отличающихся от них самих аллелями генов главного комплекса гистосовместимости, что позволяет потомству приобрести устойчивость к широкому спектру инфекционных агентов [28]. При этом способностью распознавать носителей того или иного аллеля, по крайней мере одного из локусов, обладают не только производители, но и молодь атлантического лосося [29]. Для генетических маркеров, традиционно относимых к нейтральным, предпочтений выявлено не было [28].

Еще один ген с большим числом аллелей – ген, кодирующий гормон роста (*GHI*), причем полное секвенирование *GHI* у особей из разных популяций позволило выявить различия только в некоторых последовательностях [30].

Частоты различных аллелей этого гена маркируют группы искусственно выращенной молоди одного возраста, но разного размера [31], по ним различаются популяции атлантического лосося Европы [32]. Отмечены также различия в частотах аллелей между популяциями Северной Америки и Европы, однако на севере Европы выявлены варианты, сходные с “американскими” [30].

Эта находка согласуется с гипотезой об участии мигрантов из Северной Америки в заселении севера Европы, которая была выдвинута на основании аллозимного анализа (см. первую часть обзора*) и анализа мтДНК (см. ниже).

Рестриктивное картирование и разнообразие минисателлитов. Методом рестриктивного картирования было показано, что при гибридизации с клонированным участком рибосомного повтора в одних пробах ДНК удается выявить высокомолекулярные фрагменты (3600 и 2600 пар нуклеотидов), а в других нет [33]. Однако вывод о том, что данный вид полиморфизма ДНК позволяет различать атлантических лососей Европы и Северной Америки, который был сделан в цитируемой работе, не выглядит убедительным, поскольку изученные особи представляли в основном лишь популяции рек Шотландии и Ньюфаундленда. К тому же использование высокомолекулярных ДНК-маркеров предъявляет повышенные требования к качеству ДНК, а представленные в работе иллюстративные материалы показывают, что ДНК из тканей рыб европейских популяций деградировала значительно сильнее, чем ДНК рыб североамериканского континента.

А вот анализ одного из минисателлитных локусов действительно позволил обнаружить убедительные различия между лососями разных кон-

тинентов, что было показано на обширном материале, включающем рыб из 35 западноевропейских и 18 американских популяций [34]. Этим методом показаны различия между популяциями разных рек [35, 36], субпопуляциями в бассейне одной реки [37, 38], продемонстрирована генетическая стабильность исследованных популяций во времени [39].

Высокая вариабельность минисателлитных локусов позволяет применять этот вид анализа не только для обнаружения различий между популяциями. При использовании 4–6 монолокусных проб высоковариабельных минисателлитов совокупная комбинация аллелей для каждой особи в условиях эксперимента оказывается, как правило, уникальной, что дает возможность идентифицировать потомков отдельных производителей. Наряду с монолокусными в таких исследованиях задействуют и мультилокусные пробы: здесь при удачном подборе повторяющейся последовательности сразу же удается получить сугубо индивидуальный вариант гибридизационного рисунка, состоящего из нескольких полос. Такие подходы применяли для того, чтобы оценить репродуктивный успех конкретных рыб [40–49]. (Метод идентификации, при котором отдельную особь распознают по совокупности аллелей локусов, содержащих какие-либо повторяющиеся последовательности, получил название *фингерпринта*.)

В настоящее время минисателлитные локусы все чаще используют не как отдельную группу маркеров, а в комплексе с анализом других повторяющихся последовательностей – микросателлитов [50, 51].

Разнообразие микросателлитов. Микросателлитный локус представляет собой участок генома, состоящий из расположенных tandemно ди-, три- или тетра-нуклеотидов, фланкированных уникальными последовательностями, которые в других участках генома, как правило, отсутствуют. Иногда внутри локуса встречаются вставки из нескольких нуклеотидов, разрывающие повторяющийся мотив. Число повторов варьирует внутри локуса в широких пределах и при этом было замечено, что у лососевых вообще и у атлантического лосося в частности микросателлиты содержат больше повторяющихся единиц по сравнению с микросателлитами млекопитающих [52, 53]. Как и у других позвоночных, один и тот же динуклеотидный мотив встречается в геноме атлантического лосося примерно через каждые 90 тыс. пар нуклеотидов [52].

У атлантического лосося максимальное число аллелей (58) найдено для локуса BHMS7-017 (Ssa90NVH) [54], а в среднем оно составляет 10–20 аллелей на локус [51, 55–59].

Число микросателлитных локусов, обнаруженных у атлантического лосося, исчисляется

*Генетика. 2007. Т. 43. № 3. С. 293–307.

сотнями [51, 53, 54, 56, 58–62], однако подавляющее большинство из них – динуклеотидные. Тетрануклеотидные локусы в геноме этого вида встречаются, судя по всему, примерно в 10–15 раз реже [51], хотя именно они представляют для исследователей наибольший интерес. Их вариабельность примерно в 2 раза выше [56, 63], а значительные различия в длинах амплифицируемых фрагментов позволяют идентифицировать аллели с высокой точностью. В литературе были найдены упоминания только о шести тринуклеотидных локусах у атлантического лосося [57, 64].

Большое число микросателлитов в сочетании с их высокой вариабельностью дает возможность выявлять генетические различия между отдельными популяциями Северной Америки [65–68] и Европы [50, 51, 54, 69–73], делать заключения об их самостоятельности как популяционных единиц [65, 66, 68, 74], а в ряде случаев оценивать уровень миграции между популяциями [70, 73, 75]. С помощью этих маркеров успешно исследуют внутрипопуляционную структуру в пределах одной водной системы и стабильность наблюдаемых различий во времени [63, 67, 74, 76–83].

Более того, анализ ДНК, выделенной из коллекций старой чешуи атлантического лосося, позволяет оценивать изменение генетической структуры популяций за почти столетний период, а также выявлять критические периоды в их существовании, характеризующиеся снижением аллельного разнообразия (прохождение популяцией “горлышка бутылки”) [70, 73, 74, 84–90].

Разрешающая способность микросателлитного анализа столь высока, что позволяет надежно (88–95.8%, в среднем – более 90%) определять принадлежность отдельных особей к той или иной конкретной популяции, если эти популяции были предварительно охарактеризованы. Надежность идентификации повышается с увеличением числа тестируемых локусов, однако большинство исследователей сходятся на том, что для практики достаточно 6–8 наиболее высоковариабельных микросателлитов [54, 59, 91–94].

В практическом отношении особое значение имеет распознавание искусственно выращиваемых лососей, прошедших селекцию, которые убегают с лососевых ферм и в массовых количествах заходят в реки Западной Европы и Северной Америки (скрещиваясь с дикими особями, они тем самым разрушают набор локальных адаптаций, характерных для реки). Во многих исследованиях с привлечением микросателлитного анализа было показано, что генетически эти рыбы отличаются от диких (аллельное разнообразие здесь обычно снижено в 1.5 раза и более) и могут быть идентифицированы с высокой степенью надежности (обычно более 95%) [54, 59, 95–101].

Этот вид анализа позволил выявить, что сужение генетического разнообразия может произойти даже тогда, когда в задачи заводского разведения входит именно максимальное его сохранение, как это было в случае атлантического лосося, завезенного на Тасманию из Канады. Несмотря на то что в каждом поколении потомство получали от более чем 500 рыб, разнообразие по микросателлитам уменьшилось с 1960-х годов примерно на 20–25%, хотя аллозимный анализ и анализ митохондриальной ДНК заметных изменений генофонда не выявили [102].

Использование набора из 3–15 микросателлитных маркеров позволяет практически однозначно идентифицировать отдельных особей и их потомков в условиях лабораторного эксперимента [103–106], рыбоводного процесса и селекции [91, 107], а также с высокой степенью надежности выявлять родственные отношения между особями в условиях эксперимента в дикой природе [92, 107–115].

И все-таки, несмотря на массу достоинств, у микросателлитного анализа, как и у любого другого метода, имеются свои ограничения. Так, судя по всему, его возможности ограничены, когда речь идет о путях расселения вида и выявлении различий между популяциями разных регионов [27, 65, 94, 116, 117]. Хотя, с другой стороны, с помощью анализа микросателлитов удалось достаточно убедительно показать, что между атлантическими лососями Западной Европы и Северной Америки имеются значимые различия [55, 71, 100, 118–120].

Когда результаты, полученные при анализе полиморфизма микросателлитов, сравнивали с данными аллозимного анализа, между двумя видами дендрограмм, отражающих степень сходства между популяциями, иногда наблюдалось неплохое соответствие [60]. Однако если речь шла об анализе материала, собранного на значительной части ареала, результаты могли быть противоречивыми [94]. Наилучшие результаты микросателлитный анализ демонстрировал в тех случаях, когда сопоставляли популяции одного региона или двух соседних регионов [121].

Такое расхождение объясняется, по-видимому, тем, что как аллозимные, так и микросателлитные маркеры могут находиться под влиянием отбора (непосредственно или благодаря сцеплению с селективно-значимыми генами). В этом случае результаты анализа будут сильно зависеть от того, какой именно набор маркеров используется.

Действительно, было неоднократно отмечено, что некоторые выборки неравновесны по тетра-нуклеотидным локусам Ssa171 [50, 68], Ssa197 [68] и/или Ssa202 [68, 70], особенно популярным у исследователей. Кроме того, было обнаружено, что один из аллелей локуса Ssa202 присутствовал с

высокой частотой (0.39–0.65) в селектируемых линиях атлантического лосося, но был при этом довольно скромно представлен в диких популяциях (0.018–0.18) [97]. В этих же локусах были зарегистрированы и мутации *de novo* [97, 122], причем оценки скорости мутирования микросателлитов у атлантического лосося были сделаны на основании данных именно по этим трем локусам: 3.4×10^{-4} [122] и 7.8×10^{-4} [91].

Были выполнены специальные исследования по поиску маркеров, сцепленных с генами [51, 64, 123]. Показано, что из 75 сцепленных микросателлитов девять демонстрируют выраженное отклонение от нейтральности (около 12%). Более того, из 17 микросателлитных локусов, ранее использовавшихся в качестве нейтральных маркеров, четыре (т.е. более 23%), как было показано, также не являются нейтральными (среди них, в частности, и локус Ssa197) [51]. К аналогичному выводу приходят авторы, изучавшие локус трансферрина, находящийся под влиянием отбора. Они полагают, что микросателлиты, сцепленные с этим локусом, тоже не могут быть признаны нейтральными [123].

Интересно, что если во всех предыдущих исследованиях у атлантического лосося был найден только один тринуклеотидный микросателлитный локус, то в исследовании, посвященном поиску микросателлитов, сцепленных с генами, их было обнаружено сразу пять [64]. Возможно, эта особенность объясняется тем, что вставки внутри генов, кратные трем нуклеотидам, в отличие от других не сбивают рамку считывания [124].

Скорее всего маркеры данного типа помогут в дальнейшем выйти на гены, ответственные за локальные адаптации [51]. А пока появляются первые работы [125], где показано, что высокое генетическое разнообразие, маркируемое разнообразием микросателлитов, способствует лучшей адаптации группы рыб к условиям среды. И хотя в одном исследовании авторам не удалось выявить связь между гетерозиготностью по микросателлитным локусам и скоростью роста рыб [126], в другой работе такая связь показана [127]. Кроме того, есть данные о различиях в частотах аллелей микросателлитов между группами рыб с разной скоростью развития [128].

Понятно, однако, что локусы, прямо или косвенно подвергающиеся действию естественного отбора, не могут служить маркерами, характеризующими расселение вида: ведущую роль в распространении аллеля играют в этом случае условия среды [51]. Между тем для большинства микросателлитов их статус как нейтральных маркеров пока не доказан, да и наборы используемых локусов существенно разнятся, что затрудняет сопоставление результатов, полученных в разных лабораториях [59].

SNP-маркеры (single nucleotide polymorphisms) – это результат точечной мутации в геноме, поэтому в таких локусах имеется, как правило, только два аллеля. Преимущество маркеров этого типа состоит в том, что SNP встречаются в геноме значительно чаще, чем микросателлиты (примерно через 1000–2000 пар нуклеотидов), и к тому же точечные мутации имеют место как в некодирующих, так и в кодирующих участках генома. Последнее означает, что они могут непосредственно влиять на функционирование белков или уровень их экспрессии, а значит быть объектами действия эволюционных сил. Еще одно преимущество SNP – это то, что они хорошо подходят для автоматизированного анализа, где применяются ДНК-чипы, масс-спектрометрия и т.д.

В 2006 г. опубликована работа, в которой впервые SNP-маркеры пытаются применять к анализу популяционной структуры атлантического лосося и установлению родства между особями [59]. Для выявления мутации применяли методический прием, разработанный Ландегреном с соавт. [129]: для каждого SNP-локуса подбирали два олигонуклеотида, один из которых содержал на 3'-конце нуклеотид, соответствующий вариативному нуклеотиду одного из аллелей ("+"-аллель). Вторым олигонуклеотидом пристыковывался к 3'-концу первого своим 5'-концом, когда эти олигонуклеотиды отжигали на ДНК-матрице, полученной из тестируемого образца. Олигонуклеотиды могли быть сшиты друг с другом в реакции лигирования только в случае, если 3'-конец первого нуклеотида точно спаривался с вариативным нуклеотидом тестируемой ДНК. Наличие или отсутствие сшивки выявляли электрофорезом в полиакриламидном геле.

При сравнении результатов микросателлитного анализа по 16 динуклеотидным локусам с результатами анализа по 26 SNP-маркерам оказалось, что в первом случае принадлежность особи к конкретной популяции однозначно определяется в 95.8% случаев, а во втором – в 82.4% случаев. Тем самым подтвердилось положение о том, что SNP-маркеры менее информативны, чем микросателлиты, однако разрешающую способность анализа этого типа можно повысить, увеличив число тестируемых SNP [59]. К тому же авторы считают, что для рутинных исследований будет достаточно тестировать образцы только по восьми самым вариативным микросателлитным локусам или 12 SNP-маркерам.

Внутривидовое разнообразие последовательностей митохондриальной ДНК

Основное отличие митохондриальной ДНК от ядерной заключается в том, что она обычно не рекомбинирует. Это означает, что накопление мутаций в мтДНК идет последовательно, причем

в 5–10 раз быстрее, чем в ядерном геноме. Все это дает возможность не просто констатировать наличие генетического разнообразия, но и реконструировать историю расселения вида [130].

Гетероплазмия у атлантического лосося до последнего времени не отмечали. Лишь совсем недавно в р. Кереть (Карелия) нами была обнаружена одна такая особь заводского происхождения (В.С. Артамонова, О.В. Хаймина, неопубл. данные).

Полная последовательность митохондриального генома атлантического лосося (16 665 пн) известна [131] и в настоящее время это существенно облегчает работу по использованию как полноразмерной молекулы мтДНК, так и ее фрагментов в качестве генетических маркеров.

Различия между популяциями, выявляемые методом ПДРФ-анализа (полиморфизм длины рестриктных фрагментов). В первых работах по изучению полноразмерной молекулы мтДНК методом ПДРФ-анализа авторы ставили перед собой частные задачи. В первую очередь они надеялись найти маркеры, позволяющие различать рыб, происходящих из разных популяций одного региона [132, 133]. В это же время стала актуальной и другая проблема – необходимость отличать рыб селективных линий, сбегавших из садков, от диких производителей [134].

И хотя на данном этапе исследований получить адекватное представление о популяционной структуре обычно не удавалось, эти работы позволили выявить полиморфные сайты рестрикции в молекуле мтДНК. В числе информативных оказались следующие рестриктазы: *AvaI* [134], *AvaII* [132, 134, 135], *BglII*, *BstEII* [135, 136], *ClaI* [135], *DdeI* [134, 136], *DraI* [134–136], *HaeIII*, *HinfI* [132–134], *HincII* [136], *MboI* [137], *PvuII* [136], *XbaI* [138].

Более того, при сравнении наборов рестриктных фрагментов, опубликованных авторами, изучавшими атлантических лососей из некоторых популяций Северной Америки [138] и Западной Европы [132–134] по отдельности, удалось установить, что существуют сайты, которые, по-видимому, различаются у лососей двух континентов. Диагностическими были признаны рестриктазы: *BglII*, *PstI*, *PvuII* [133]. Аналогичным образом было установлено, что набор рестриктных фрагментов для *BglII* одинаков у атлантических лососей Северной Америки, Норвегии, Шотландии и некоторых других стран Европы [132, 134, 138], но отличается у изученных лососей Швеции [139].

При исследовании полноразмерного митохондриального генома авторы были вынуждены ограничиваться небольшими выборками образцов (обычно до десятка) из каждой точки ареала. При этом разрешающая способность метода была сопоставима с разрешающей способностью аллозимного анализа для выборок стандартной ве-

личины (т.е. около 40–50 образцов) [140] или даже ниже [141]. Специальные оценки показали, что для получения адекватного представления о разнообразии митохондриальной ДНК выборки должны содержать не менее 25–30 образцов, а в случае, когда необходимо получить точные оценки частот встречаемости разных гаплотипов, – еще больше [140]. При соблюдении этих условий удавалось проводить более тонкие исследования, например показать репродуктивную изоляцию проходной и жилой форм атлантического лосося в системе р. Гамбо (Gambo) на Ньюфаундленде [136].

Позже благодаря развитию техники ПЦР исследования митохондриального генома существенно упростились. Было показано, что для популяционных исследований атлантического лосося наиболее информативным является фрагмент мтДНК, содержащий (частично или полностью) ген NADH-дегидрогеназы I (*ND-1*) [69, 76, 95, 96, 120, 142–146].

Этот фрагмент тестировали с помощью более чем 40 рестриктаз [77, 143, 144], из которых информативными оказались следующие: *AvaII*, *HaeIII*, *DraI*, *HinfI*, *NlaIII*, *RsaI*, *CfoI*, *HaeII*, *HhaI*. Два последних фермента выявляли генетическое разнообразие в популяциях Северной Америки, но не Европы [144], а при помощи *CfoI* исследовали только популяции Канады [77].

ПДРФ-анализ и секвенирование других областей митохондриального генома – генов цитохрома b, *ND-3*, *ND-4*, *ND-5*, *ND-6*, а также D-петли показали, что эти последовательности мтДНК низкополиморфны и обычно непригодны в качестве маркеров для популяционных исследований [76, 142, 147]. Исключение составила последовательность D-петли, которая оказалась полезна при изучении популяций Северной Америки, но не Европы. Полиморфизм наблюдался по рестриктным сайтам для *AluI*, *MseI*, *Tsp509* [76, 77, 144].

Вообще говоря, при достаточных объемах выборок разрешающая способность ПДРФ-анализа *ND-1*-гена митохондриальной ДНК иногда позволяет вполне уверенно делать заключения о генетической обособленности популяций внутри региона и даже регистрировать различия между субпопуляциями [76, 77]. Однако часто подобной разрешающей способности оказывается недостаточно [142, 144], что не удивительно, поскольку на долю различий между популяциями приходится около 8% разнообразия митохондриального генома [143, 144], а на долю внутривидовых различий – около 48% [143].

Реконструкция расселения вида в послеледниковый период по данным анализа митохондриальной ДНК. Достоинство митохондриальных маркеров (обычно *ND-1*) атлантического лосося состоит в том, что в отличие от аллозимных и микросателлитных локусов они хорошо маркиру-

ют группы популяций определенных географических районов. Так, выяснилось, что на долю различий между группами популяций Балтики и Северной Атлантики приходится до 44% от общего генетического разнообразия, причем частоты для групп характерных гаплотипов более или менее закономерно убывают к периферии района [143]. В то же время различия между группами популяций Северной Атлантики и Северной Америки и вовсе превышают 68% [144].

Секвенирование участка митохондриального генома, содержащего ген *ND-1*, подтвердило, что первичные последовательности мтДНК рыб из разных рек Европы, относящиеся к одному гаплотипу, идентичны за единственным исключением: у одной из рыб шведской р. Atran в последовательности мтДНК обнаружена уникальная замена, которую невозможно было идентифицировать рестриктивным анализом [145]. Исследование других последовательностей митохондриального генома давало результаты, не противоречащие данным анализа по *ND-1*, но разрешение в этом случае было крайне низким [142, 145].

Разнообразие гаплотипов мтДНК у атлантического лосося североамериканского континента было в целом ниже, чем у лососей Европы. И хотя сами по себе популяции оказались почти столь же гетерогенными, разнообразие достигалось в значительной степени за счет локуса D-петли, почти мономорфного в европейских популяциях [144].

Реконструкция филогении атлантического лосося по митохондриальной ДНК убедительно демонстрирует различия между лососями разных континентов: если внутри континентальных групп наиболее сходные гаплотипы отделены друг от друга, как правило, только одной точечной мутацией, то гаплотипы двух континентов разделяют, как минимум, 10 мутаций. Это свидетельствует об очень давней изоляции двух континентальных групп (миллионы лет) [142–144].

Лососи Балтики и Северной Атлантики разделились, судя по всему, значительно позже, хотя есть многочисленные данные в пользу того, что последнее оледенение они пережили, по крайней мере, в двух разных рефугиумах [143, 145, 148]. При этом анализ мтДНК из костей атлантического лосося возрастом около 32000–41000 лет, которые были найдены в ходе раскопок на Иберийском полуострове (Испания), свидетельствует, что в тот период современные североатлантические гаплотипы ДНК уже существовали в данном районе. Частоты их встречаемости, похоже, сильно отличались от современных, однако гаплотипов митохондриальной ДНК, характерных для современного балтийского бассейна, в ископаемых образцах обнаружено не было [148].

Еще одна группа данных свидетельствует о том, что в период заселения атлантическим лосо-

сем его современного ареала (после отступления последнего ледника, 11500–10000 лет назад) группы лососей из всех трех рефугиумов контактировали друг с другом и образовали смешанные популяции. Так, типично европейские гаплотипы мтДНК найдены в реках о-ва Ньюфаундленд, континентальной Канады и Гренландии [144, 147, 149], а типично североамериканские – на севере Кольского полуострова [143, 150, 151].

В частности, ПДРФ-анализ в сочетании с аллозимным анализом позволил установить, что Кольский полуостров заселялся атлантическими лососями, происходящими из трех различных рефугиумов – североамериканского, североатлантического и балтийского [151]. Подробно проблема заселения атлантическим лососем севера Европы обсуждается в обзоре [152].

Отбор по митохондриальной ДНК в природных популяциях атлантического лосося. Еще совсем недавно считалось, что ДНК-маркеры, в том числе и митохондриальные, являются селективно-нейтральными. Однако в последнее время все чаще появляются сведения о том, что это не всегда так.

Например, еще при анализе полноразмерных молекул мтДНК лосося р. Itchen в Южной Англии было показано, что между пестрятками и покатыми одного года генерации имеются значимые различия в частотах встречаемости различных гаплотипов митохондриальной ДНК, причем они устойчивы во времени [137]. Это означает, что особенности онтогенеза атлантического лосося зависят, в том числе, от того, носителем какого гаплотипа мтДНК является особь. Некоторые условия среды могут оказаться критичными для определенных гаплотипов.

Различия в частотах гаплотипов мтДНК были обнаружены и у производителей разных сроков хода, а это означает, что селективный отлов рыб в определенные сезоны может вести к разрушению сложившейся структуры популяции [153].

Чтобы объяснить изменение частот гаплотипов митохондриальной ДНК в реках Испании за последние 40 000 лет, Консуэгра и соавт. [148] выдвигают гипотезу, согласно которой изменение частот (в особенности замена одного самого общего гаплотипа на другой) может быть связано с постоянным повышением температуры воды.

В карельской р. Кереть после проникновения в нее опасного паразита *Gyrodactylus salaris* за 15 лет произошла замена доминирующего гаплотипа, происходящего из североатлантического рефугиума, на другой, который относится к числу балтийских гаплотипов (т.е. характерен для лососей, устойчивых к заражению гиродактилезом) и который первоначально встречался не более чем у 10% особей. Характерно, что другой балтийский гаплотип (который распространен в бассей-

Сравнительная характеристика методов, используемых в популяционных исследованиях атлантического лосося

Задача	Морфологические признаки	Аллозимные маркеры	Митохондриальная ДНК	Мини- и микросателлиты	Фрагменты ядерных генов
Определение видовой принадлежности	++/+++	+++	(-/++++)	—	+++
Выявление межвидовых гибридов	++	+++	[Определение видовой принадлежности матери (++++)]	—	++++
Изучение путей расселения вида	+	++	+++	+	++
Изучение различий между популяциями	+	++/+++	+++	++/+++	++
Изучение внутривидовой структуры	++	++	++	+++	++
Оценка генетического разнообразия и его мониторинг	++	++/+++	++/+++	+++	++
Установление родственных связей между особями	—	++	++	++++	++

Примечание. “—” – метод неприменим; “+” – обычно бесполезен; “++” – может быть полезен в отдельных случаях или в сочетании с другими методами; “+++” – как правило, дает хорошие результаты; “++++” – надежен, рекомендуется использовать.

не Ладожского озера и оз. Сайма, где гиродактилюс отсутствует или редок), также исходно присутствовавший в популяции, не был поддержан отбором ([154]; Артамонова и др., неопубл. данные).

Приведенные примеры отбора не умаляют достоинств мтДНК в качестве удобного маркера, позволяющего проследить пути расселения вида, но заставляют обращать внимание не столько на частоты гаплотипов, сколько на присутствие или отсутствие в популяции каждого конкретного варианта мтДНК. К тому же при анализе результатов приходится учитывать, что локальное сужение генетического разнообразия может свидетельствовать не об изменении направления генетического потока, а о действии в этой точке неких селективных сил – температурных особенностей, паразитов и т.д.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обзор методов генетического анализа, применяемых в настоящее время в популяционных исследованиях атлантического лосося, дает возможность сделать некоторые выводы об областях применения и разрешающей способности каждого из них (таблица). В целом эти выводы совпадают с полученными ранее для других видов [130].

На основании данных, приведенных в обзоре, можно прогнозировать появление в ближайшем будущем целого набора удобных ядерных маркеров, что позволит выполнять диагностику межвидовых гибридов не только первого, но и последующих поколений. Развитие методов, основанных на использовании SNP-маркеров (в частности, аллель-специфической ПЦР), позволит проводить

тонкие популяционные исследования на больших выборках без применения относительно дорогостоящих методов тотального секвенирования протяженных участков генома. Кроме того, можно ожидать, что в ближайшее время появится много работ, где будет тестирован статус генетических маркеров (особенно микросателлитов) в отношении их нейтральности. Появятся работы, где с помощью тех или иных генетических маркеров будут выявлены конкретные гены, разнообразие по которым отвечает за адаптацию к определенным факторам окружающей среды.

Автор признательна А.А. Махрову за неоценимую помощь в подборе литературы и плодотворное 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. Медников Б.М., Шубина Е.А., Мельникова М.Н., Савваитова К.А. Проблема родового статуса тихоокеанских лососей и форелей (геносистематический анализ) // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39. № 1. С. 14–21.
2. Elo K., Ivanoff S., Vuorinen J.A., Piironen J. Inheritance of RAPD markers and detection of interspecific

- hybridization with brown trout and Atlantic salmon // *Aquaculture*. 1997. V. 152. P. 55–65.
3. Pendas A.M., Moran P., Garcia-Vazquez E. Organization and chromosomal location of the major histone cluster in brown trout, Atlantic salmon and rainbow trout // *Chromosoma*. 1994. V. 103. № 2. P. 147–152.
 4. Perez J., Martinez J.L., Moran P. et al. Identification of Atlantic salmon × brown trout hybrids with a nuclear marker useful for evolutionary studies // *J. Fish Biology*. 1999. V. 54. № 2. P. 460–464.
 5. Garcia-Vazquez E., Moran P., Perez J. et al. Interspecific barriers between salmonids when hybridization is due to sneak mating // *Heredity*. 2002. V. 89. № 4. P. 288–292.
 6. Gross R., Nilsson J., Schmitz M. A new species-specific nuclear DNA marker for identification of hybrids between Atlantic salmon and brown trout // *J. Fish Biology*. 1996. V. 49. № 3. P. 537–540.
 7. Matthews M.A., Poole W.R., Thompson C.E. et al. Incidence of hybridization between Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L., in Ireland // *Fisheries Management and Ecology*. 2000. V. 7. P. 337–347.
 8. Hartley S.E. High incidence of Atlantic salmon × brown trout hybrids in a Lake District stream // *J. Fish Biology*. 1996. V. 48. № 1. P. 151–154.
 9. Pendas A.M., Moran P., Martinez J.L., Garcia-Vazquez E. Applications of 5S rDNA in Atlantic salmon, brown trout, and in Atlantic salmon × brown trout hybrid identification // *Mol. Ecology*. 1995. V. 4. № 2. P. 275–276.
 10. Langiader C.R., Guyomard R., Roche P. Mise en évidence de la reproduction naturelle du saumon atlantique (*Salmo salar* L.) dans un affluent français du Rhin par analyse génétique d'oeufs prélevés dans des frayères // *Bull. Fr. Pêche et Piscicult.* 1996. V. 343. P. 183–188.
 11. Paaver T., Gross R., Vasemagi A. Genetic characterization of Estonian salmon populations // *Present and Potential Production of Salmon in Estonian Rivers* / Eds. Kangur M., Wahlberg B. Tallinn: Eston. Acad. Publ., 2001. P. 77–84.
 12. Garcia-Vazquez E., Moran P., Martinez J.L. et al. Alternative mating strategies in Atlantic salmon and brown trout // *J. Heredity*. 2001. V. 92. № 2. P. 146–149.
 13. Ayllon F., Martinez J.L., Davaine P. et al. Interspecific hybridization between Atlantic salmon and brown trout introduced in the subantarctic Kerguelen Islands // *Aquaculture*. 2004. V. 230. P. 81–88.
 14. Bagliniere J.L., Tabet Aoul K., Menella J.Y. Occurrence of an adult Atlantic salmon in the River Rhone, France // *J. Fish Biology*. 2002. V. 60. P. 249–255.
 15. Murata S., Takasaki N., Saitoh M. et al. Details of retropositional genome dynamics that provide rationale for a generic division: The distinct branching of all the Pacific salmon and trout (*Oncorhynchus*) from the Atlantic salmon and trout (*Salmo*) // *Genetics*. 1996. V. 142. № 3. P. 915–926.
 16. Makhrov A.A. Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*S. trutta* L.) hybridization // *J. Fish Biology*. (submitted).
 17. Reed K.M., Hackett J.D., Phillips R.B. Comparative analysis of intra-individual and inter-species DNA sequence variation in salmonid ribosomal DNA cistrons // *Gene*. 2000. V. 249. P. 115–125.
 18. Presa P., Pardo B.G., Martinez P., Bernatchez L. Phylogeographic congruence between mtDNA and rDNA ITS markers in brown trout // *Mol. Biol. Evol.* 2002. V. 19. № 12. P. 2161–2175.
 19. Antunes A., Templeton A.R., Guyomard R., Alexandrino P. The role of nuclear genes in intraspecific evolutionary inference: Genealogy of the transferrin gene in the brown trout // *Mol. Biol. Evol.* 2002. V. 19. № 8. P. 1272–1287.
 20. Langefors A., Lohm J., Grahn M. et al. Association between major histocompatibility complex class IIB alleles and resistance to *Aeromonas salmonicida* in Atlantic salmon // *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2001. V. 268. P. 479–485.
 21. Lohm J., Grahn M., Langefors A. et al. Experimental evidence for major histocompatibility complex-allele-specific resistance to a bacterial infection // *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2002. V. 269. P. 2029–2033.
 22. Grimholt U., Larsen S., Nordmo R. et al. MHC polymorphism and disease resistance in Atlantic salmon (*Salmo salar*); facing pathogens with single expressed major histocompatibility class I and class II loci // *Immunogenetics*. 2003. V. 55. P. 210–219.
 23. Miller K.M., Winton J.R., Schulze A.D. et al. Major histocompatibility complex loci are associated with susceptibility of Atlantic salmon to infectious hematopoietic necrosis virus // *Environ. Biology Fishes*. 2004. V. 69. P. 307–316.
 24. Landry C., Bernatchez L. Comparative analysis of population structure across environments and geographical scales at major histocompatibility complex and microsatellite loci in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // *Mol. Ecology*. 2001. V. 10. P. 2525–2539.
 25. Consuegra S., Megens H.J., Leon K. et al. Patterns of variability at the major histocompatibility class II alpha locus in Atlantic salmon contrast with those at the class I locus // *Immunogenetics*. 2005. V. 57. P. 16–24.
 26. Consuegra S., Megens H.-J., Schaschl H. et al. Rapid evolution of the MH class I locus results in different allelic composition in recently diverged populations of Atlantic salmon // *Mol. Biol. Evol.* 2005. V. 22. № 4. P. 1095–1106.
 27. Langefors A.H. Adaptive and neutral genetic variation and colonization history of Atlantic salmon, *Salmo salar* // *Environ. Biology Fishes*. 2005. V. 74. P. 297–308.
 28. Landry C., Garant D., Duchesne P., Bernatchez L. “Good genes as heterozygosity”: The major histocompatibility complex and mate choice in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2001. V. 268. P. 1279–1285.
 29. Rajakaruna R.S., Brown J.A., Kaukinen K.H., Miller K.M. Major histocompatibility complex and kin discrimination in Atlantic salmon and brook trout // *Mol. Ecology*. 2006. V. 15. № 14. P. 4569–4575.
 30. Ryynanen H.J., Primmer C.R. Distribution of genetic variation in the growth hormone 1 gene in Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations from Europe and

- North America // *Mol. Ecology*. 2004. V. 13. P. 3857–3869.
31. Gross R., Nilsson J. Restriction fragment length polymorphism at the growth hormone 1 gene in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and its association with weight among the offspring of a hatchery stock // *Aquaculture*. 1999. V. 173. P. 73–80.
 32. Gross R., Nilsson J., Kohlmann K. et al. Distribution of growth hormone 1 gene haplotypes among Atlantic salmon, *Salmo salar* L. populations in Europe // *Atlantic salmon: Biology, Conservation and Restoration*. Petrozavodsk: Inst. Biology KRC RAS. 2003, P. 32–37.
 33. Culter M.G., Bartlett S.E., Hartley S.E., Davidson W.S. A polymorphism in the ribosomal RNA genes distinguishes Atlantic salmon (*Salmo salar*) from North America and Europe // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1991. V. 48. P. 1655–1661.
 34. Taggart J.B., Verspoor E., Galvin P.T. et al. A minisatellite DNA marker for discriminating between European and North American Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1995. V. 52. № 11. P. 2305–2311.
 35. Mjølnerod I.B., Refseth U.H., Karlsen 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.
 36. Stone C.E., Taggart J.B., Ferguson A. Single locus minisatellite DNA variation in European populations of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // *Hereditas*. 1997. V. 126. № 3. P. 269–275.
 37. Galvin P., McKinnell S., Taggart J.B. et al. Genetic stock identification of Atlantic salmon using single locus minisatellite DNA profiles // *J. Fish Biology*. 1995. V. 47. Suppl. A. P. 186–199.
 38. Galvin P., Taggart J., Ferguson A. et al. Population genetics of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the River Shannon system in Ireland: An appraisal using single locus minisatellite (VNTR) probes // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1996. V. 53. P. 1933–1942.
 39. Perez J., Moran P., Pendas A.M., Garcia-Vazquez E. Applications of single locus minisatellite DNA probes to the study of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population genetics // *J. Heredity*. 1997. V. 88. P. 80–82.
 40. Moran P., Pendas A.M., Beall E., Garcia-Vazquez E. Genetic assessment of the reproductive success of Atlantic salmon precocious parr by means of VNTR loci // *Heredity*. 1996. V. 77. P. 655–660.
 41. McGinnity P., Stone C., Taggart J.B. et al. Genetic impact of escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) on native populations: Use of DNA profiling to assess freshwater performance of wild, farmed, and hybrid progeny in a natural river environment // *ICES J. Marine Sci.* 1997. V. 54. P. 998–1008.
 42. Thomas D., Beall E., Burke T. Alternative reproductive tactics in Atlantic salmon: Factors affecting mature parr success // *Proc. R. Soc. Lond. B*. 1997. V. 264. P. 219–226.
 43. Moran P., Garcia-Vazquez E. Multiple paternity in Atlantic salmon: A way to maintain genetic variability in relicted populations // *J. Heredity*. 1998. V. 89. P. 551–553.
 44. Thompson C.E., Poole W.R., Matthews M.A., Ferguson A. Comparison, using minisatellite DNA profiling, of secondary male contribution in the fertilization of wild and ranched Atlantic salmon (*Salmo salar*) ova // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1998. V. 55. № 9. P. 2011–2018.
 45. Mjølnerod I.B., Fleming I.A., Refseth U.H., Hindar K. Mate and sperm competition during multiple-male spawnings of Atlantic salmon // *Can. J. Zool.* 1998. V. 76. P. 70–75.
 46. Mjølnerod I.B., Refseth U.H., Hindar K. Spatial association of genetically similar Atlantic salmon juveniles and sex bias in spatial patterns in a river // *J. Fish Biology*. 1999. V. 55. P. 1–8.
 47. Martinez J.L., Moran P., Perez J. et al. Multiple paternity increases effective size of southern Atlantic salmon populations // *Mol. Ecology*. 2000. V. 9. P. 293–298.
 48. Taggart J.B., McLaren I.S., Hay D.W. et al. Spawning success in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): A long-term DNA profiling-based study conducted in a natural stream // *Mol. Ecology*. 2001. V. 10. № 4. P. 1047–1060.
 49. Webb J.H., Fryer R.J., Taggart J.B. et al. Dispersion of Atlantic salmon (*Salmo salar*) fry from competing families as revealed by DNA profiling // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2001. V. 58. № 12. P. 2386–2395.
 50. Vasemagi A., Gross R., Paaver T. et al. Analysis of gene-associated tandem repeat markers in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) populations: Implications for restoration and conservation in the Baltic Sea // *Conserv. Genetics*. 2005. V. 6. P. 385–397.
 51. Vasemagi A., Nilsson J., Primmer C.R. Expressed sequence tag-linked microsatellites as a source of gene-associated polymorphisms for detecting signatures of divergent selection in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // *Mol. Biology and Evolution*. 2005. V. 22. № 4. P. 1067–1076.
 52. Slettan A., Olsaker I., Lie O. Isolation and characterization of variable (GT)_n repetitive sequences from Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // *Animal Genetics*. 1993. V. 24. № 3. P. 195–197.
 53. Slettan A., Olsaker I., Lie O. Segregation studies and linkage analysis of Atlantic salmon microsatellites using haploid genetics // *Heredity*. 1997. V. 78. P. 620–627.
 54. Skaala O., Hoyheim B., Glover K., Dahle G. Microsatellite analysis in domesticated and wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): Allelic diversity and identification of individuals // *Aquaculture*. 2004. V. 240. P. 131–143.
 55. McConnell S., Hamilton L., Morris D. et al. Isolation of salmonid microsatellite loci and their application to the population genetics of Canadian east coast stocks of Atlantic salmon // *Aquaculture*. 1995. V. 137. P. 19–30.
 56. O'Reilly P.T., Hamilton L.C., McConnell S.K., Wright J.M. Rapid analysis of genetic variation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) by PCR multiplexing of dinucleotide and tetranucleotide microsatellites // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1996. V. 53. P. 2292–2298.
 57. Cairney M., Taggart J.B., Hoyheim B. Characterization of microsatellite and minisatellite loci in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and cross-species amplification in

- other salmonids // *Mol. Ecology*. 2000. V. 9. P. 2155–2234.
58. Paterson S., Piertney S.B., Knox D. et al. Characterization and PCR multiplexing of novel highly variable tetranucleotide Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) microsatellites // *Mol. Ecology Notes*. 2004. V. 4. P. 160–162.
 59. Rengmark A.H., Sletten A., Skaala O. et al. Genetic variability in wild and farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) strains estimates by SNP and microsatellites // *Aquaculture*. 2006. V. 253. № 1–4. P. 229–237.
 60. Sanchez J.A., Clabby C., Ramos D. et al. Protein and microsatellite single locus variability in *Salmo salar* L. (Atlantic salmon) // *Heredity*. 1996. V. 7. P. 423–432.
 61. Slettan A., Olsaker I., Lie O. Polymorphic Atlantic salmon, *Salmo salar* L., microsatellites at the SSOSL438, SSOSL439 and SSOSL444 loci // *Animal Genetics*. 1996. V. 27. P. 57–58.
 62. Vasemagi A., Nillson J., Primmer C.R. Seventy-five EST-linked Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) microsatellite markers and their cross-amplification in five salmonid species // *Mol. Ecology Notes*. 2005. V. 5. P. 282–288.
 63. Garant D., Dodson J.J., Bernatchez L. Ecological determinants and temporal stability of the within-river population structure in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // *Mol. Ecology*. 2000. V. 9. P. 615–628.
 64. Ng S.H.S., Chang A., Brown G.B. et al. Type I microsatellite markers from Atlantic salmon (*Salmo salar*) expressed sequence tags // *Mol. Ecology Notes*. 2005. V. 5. P. 762–766.
 65. Fontaine P.-M., Dodson J.J., Bernatchez L., Slettan A. A genetic test of metapopulation structure in Atlantic salmon (*Salmo salar*) using microsatellites // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1997. V. 54. P. 2434–2442.
 66. McConnell S.K.J., Ruzzante D.E., O'Reilly P.T. et al. Microsatellite loci reveal highly significant genetic differentiation among Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from the east coast of Canada // *Mol. Ecology*. 1997. V. 6. P. 1075–1089.
 67. Spidle A.P., Schill W.B., Lubinski B.A., King T.L. Fine-scale population structure in Atlantic salmon from Maine's Penobscot river drainage // *Conserv. Genetics*. 2001. V. 2. P. 11–24.
 68. Spidle A.P., Kalinowski S.T., Lubinski B.A. et al. Population structure of Atlantic salmon in Maine with reference to populations from Atlantic Canada // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 2003. V. 132. P. 196–209.
 69. Nilsson J. MtDNA and microsatellite variation in Baltic Atlantic salmon // *ICES J. Marine Sci.* 1997. V. 54. № 6. P. 1173–1176.
 70. Nielsen E.E., Hansen M.M., Loeschcke V. Genetic variation in time and space: Microsatellite analysis of extinct and extant populations of Atlantic salmon // *Evolution*. 1999. V. 53. № 1. P. 261–268.
 71. Wennevik V., Skaala O., Titov S.F. et al. Microsatellite variation in populations of Atlantic salmon from North Europe // *Environ. Biology Fishes*. 2004. V. 69. P. 143–152.
 72. Consuegra S., Verspoor E., Knox D., Garcia de Leaniz C. Asymmetric gene flow and the evolutionary maintenance of genetic diversity in small, peripheral Atlantic salmon populations // *Conserv. Genetics*. 2005. V. 6. P. 823–842.
 73. Ayllon F., Martinez J.L., Garcia-Vazquez E. Loss of regional population structure in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., following stocking // *ICES J. Marine. Sci.* 2006. V. 63. № 7. P. 1269–1273.
 74. Tessier N., Bernatchez L. Stability of population structure and genetic diversity across generations assessed by microsatellites among sympatric populations of landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // *Mol. Ecology*. 1999. V. 8. P. 169–179.
 75. Vasemagi A., Gross R., Paaver T. et al. Identification of the origin of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) population in a recently recolonized river in the Baltic Sea // *Mol. Ecology*. 2001. V. 10. P. 2877–2882.
 76. Tessier N., Bernatchez L., Presa P., Angers B. Gene diversity analysis of mitochondrial DNA, microsatellites and allozymes in landlocked Atlantic salmon // *J. Fish Biology*. 1995. V. 47. P. 156–163.
 77. Tessier N., Bernatchez L., Wright J.W. Population structure and impact of supportive breeding inferred from mitochondrial and microsatellite DNA analyses in land-locked Atlantic salmon *Salmo salar* L. // *Mol. Ecology*. 1997. V. 6. P. 735–750.
 78. Beacham T.D., Dempson J.B. Population structure of Atlantic salmon from the Conne River, Newfoundland as determined from microsatellite DNA // *J. Fish Biology*. 1998. V. 52. P. 665–676.
 79. Martinez J.L., Gephard S., Juanes F., Garcia-Vazquez E. The use of microsatellite loci for genetic monitoring of Atlantic salmon populations // *North Amer. J. Aquaculture*. 2000. V. 62. P. 285–289.
 80. Potvin C., Bernatchez L. Lacustrine spatial distribution of landlocked Atlantic salmon populations assessed across generations by multilocus individual assignment and mixed-stock analyses // *Mol. Ecology*. 2001. V. 10. P. 2375–2388.
 81. Primmer C.R., Veselov A.J., Zubchenko A. et al. Isolation by distance within a river system: Genetic population structuring of Atlantic salmon, *Salmo salar*, in tributaries of the Varzuga River in northwest Russia // *Mol. Ecology*. 2006. V. 15. P. 653–666.
 82. Skaala O., Wennevik V., Glover K.A. Evidence of temporal genetic change in wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L., populations affected by farm escapes // *ICES J. Marine. Sci.* 2006. V. 63. № 7. P. 1224–1233.
 83. Ayllon F., Martinez J.L., Juanes F. et al. Genetic history of the population of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., under restoration in the Connecticut River, USA // *ICES J. Marine. Sci.* 2006. V. 63. № 7. P. 1286–1289.
 84. Nielsen E.E., Hansen M.M., Loeschcke V. Analysis of microsatellite DNA from old scale samples of Atlantic salmon *Salmo salar*: A comparison of genetic composition over 60 years // *Mol. Ecology*. 1997. V. 6. P. 487–492.
 85. Nielsen E.E., Hansen M.M., Bach L. A. Looking for a needle in a haystack: Discovery of indigenous Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in stocked populations // *Conserv. Genetics*. 2001. V. 2. P. 219–232.
 86. Martinez J.L., Dumas J., Beall E., Garcia-Vazquez E. Assessing introgression of foreign strains in wild Atlantic salmon populations: Variation in microsatellites as

- sessed in historic scale collections // *Freshwater Biology*. 2001. V. 46. P. 835–844.
87. Saisa M., Koljonen M.-L., Tahtinen J. Genetic changes in Atlantic salmon stocks since historical times and the effective population size of a long-term captive breeding programme // *Conserv. Genetics*. 2003. V. 4. P. 613–627.
 88. Lage C., Kornfield I. Reduced genetic diversity and effective population size in an endangered Atlantic salmon (*Salmo salar*) population from Maine, USA // *Conserv. Genetics*. 2006. V. 7. P. 91–104.
 89. Saura M., Caballero P., Caballero A., Moran P. Genetic variation in restored Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) populations in the Ulla and Lerez rivers, Galicia, Spain // *ICES J. Marine. Sci.* 2006. V. 63. № 7. P. 1290–1296.
 90. Fraser D.J., Jones M.W., McParland T.L. et al. Loss of historical immigration and the unsuccessful rehabilitation of extirpated salmon populations // *Conserv. Genetics*. 2007. (in press).
 91. Norris A.T., Bradley D.G., Cunningham E.P. Parentage and relatedness determination in farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) using microsatellite markers // *Aquaculture*. 2000. V. 182. P. 73–83.
 92. McGinnity P., Prodohl P., Maoileidigh N.O. et al. Differential lifetime success and performance of native and non-native Atlantic salmon examined under communal natural conditions // *J. Fish Biology*. 2004. V. 65. Suppl. A. P. 173–187.
 93. Koljonen M.-L., Pella J.J., Masuda M. Classical individual assignments versus mixture modelling to estimate stock proportions in Atlantic salmon (*Salmo salar*) catches from DNA microsatellite data // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2005. V. 62. № 9. P. 2143–2158.
 94. 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.
 95. Clifford S.L., McGinnity P., Ferguson A. Genetic changes in an Atlantic salmon population resulting from escaped juvenile farm salmon // *J. Fish Biology*. 1998. V. 52. P. 118–127.
 96. Clifford S.L., McGinnity P., Ferguson A. Genetic changes in Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations of Northwest Irish rivers resulting from escapes of adult farm salmon // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1998. V. 55. P. 358–363.
 97. Norris A.T., Bradley D.G., Cunningham E.P. Microsatellite genetic variation between and within farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations // *Aquaculture*. 1999. V. 180. P. 247–264.
 98. McGinnity P., Prodohl P., Ferguson A. et al. Fitness reduction and potential extinction of wild populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, as a result of interactions with escaped farm salmon // *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2003. V. 270. P. 2443–2450.
 99. Withler R.E., Supernault K.J., Miller K.M. Genetic variation within and among domesticated Atlantic salmon broodstocks in British Columbia, Canada // *Animal Genetics*. 2005. V. 36. P. 43–50.
 100. O'Reilly P.T., Carr J.W., Whoriskey F.G., Verspoor E. Detection of European ancestry in escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the Magaguadavic River and Chamcook Stream, New Brunswick, Canada // *ICES J. Marine. Sci.* 2006. V. 63. № 7. P. 1256–1262.
 101. Koljonen M.-L. Annual changes in the proportions of wild and hatchery Atlantic salmon (*Salmo salar*) caught in the Baltic Sea // *ICES J. Marine. Sci.* 2006. V. 63. № 7. P. 1274–1285.
 102. Reilly A., Elliott N.G., Grewe P.M. et al. Genetic differentiation between Tasmanian cultured Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and their ancestral Canadian population: comparison of microsatellite DNA and allozyme and mitochondrial DNA variation // *Aquaculture*. 1999. V. 173. P. 459–469.
 103. Jones M.W., Hutchings J.A. The influence of male parr body size and mate competition on fertilization success and effective population size in Atlantic salmon // *Heredity*. 2001. V. 86. P. 675–684.
 104. Garant D., Dodson J.J., Bernatchez L. Differential reproductive success and heritability of alternative reproductive tactics in wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // *Evolution*. 2003. V. 57. № 5. P. 1133–1141.
 105. Tiira K., Laurila A., Peuhkuri N. et al. Aggressiveness is associated with genetic diversity in landlocked salmon (*Salmo salar*) // *Mol. Ecology*. 2003. V. 12. P. 2399–2407.
 106. Weir L., Hutchings J.A., Fleming I.A., Einum S. Spawning behaviour and success of mature male Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr of farmed and wild origin // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2005. V. 62. P. 1153–1160.
 107. Herlinger C.M., O'Reilly P.T., Verspoor E. Unravelling first-generation pedigrees in wild endangered salmon populations using molecular genetic markers // *Mol. Ecology*. 2006. V. 15. P. 2261–2275.
 108. Fontaine P.-M., Dodson J.J. An analysis of the distribution of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in nature as a function of relatedness using microsatellites // *Mol. Ecology*. 1999. V. 8. P. 189–198.
 109. Primmer C.R., Koskinen M.T., Piironen J. The one that did not get away: Individual assignment using microsatellite data detects a case of fishing competition fraud // *Proc. R. Soc. Lond. B*. 2000. V. 267. P. 1699–1704.
 110. Letcher B.H., King T.L. Parentage and grandparentage assignment with known and unknown mating: Application to Connecticut river Atlantic salmon restoration // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2001. V. 58. № 9. P. 1812–1821.
 111. Garant D., Dodson J.J., Bernatchez L. A genetic evaluation of mating system and determinants of individual reproductive success in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // *J. Heredity*. 2001. V. 92. № 2. P. 137–145.
 112. Garant D., Fontaine P.-M., Good S.P. et al. The influence of male parental identity on growth and survival of offspring in Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Evol. Ecology Research*. 2002. V. 4. P. 537–549.
 113. Garant D., Fleming I.A., Einum S., Bernatchez L. Alternative male life-history tactics as potential vehicles for speeding introgression of farm salmon traits into wild populations // *Écol. Letters*. 2003. V. 6. P. 541–549.
 114. Jones M.W., Hutchings J.A. Individual variation in Atlantic salmon fertilization success: Implications for ef-

- fective population size // Ecological Applications. 2002. V. 12. Iss. 1. P. 184–193.
115. Carr J.W., Whoriskey F., O'Reilly P. Efficacy of releasing captive reared broodstock into an imperilled wild Atlantic salmon population as a recovery strategy // J. Fish Biology. 2004. V. 65. Suppl. A. P. 38–54.
 116. Tessier N., Bernatchez L. A genetic assessment of single versus double origin of landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar*) from Lake Saint-Jean, Quebec, Canada // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2000. V. 57. № 4. P. 797–804.
 117. Saisa M., Koljonen M.-L., Gross R. et al. Population genetic structure and postglacial colonization of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Baltic Sea area based on microsatellite DNA variation // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2005. V. 62. P. 1887–1904.
 118. King T.L., Kalinowski S.T., Schill W.B. et al. Population structure of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.): A range-wide perspective from microsatellite DNA variation // Mol. Ecology. 2001. V. 10. № 4. P. 807–821.
 119. King T.L., Eackles M.S., Letcher B.H. Microsatellite DNA markers for the study of Atlantic salmon (*Salmo salar*) kinship, population structure, and mixed-fishery analyses // Mol. Ecology Notes. 2005. V. 5. P. 130–132.
 120. Gilbey J., Knox D., O'Sullivan M., Verspoor E. Novel DNA markers for rapid, accurate, and cost-effective discrimination of the continental origin of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // ICES J. Marine Sci. 2005. V. 62. № 8. P. 1609–1616.
 121. Koljonen M.-L., Tahtinen J., Saisa M., Koskiniemi J. Maintenance of genetic diversity of Atlantic salmon (*Salmo salar*) by captive breeding programs and the geographic distribution of microsatellite variation // Aquaculture. 2002. V. 212. P. 69–92.
 122. O'Reilly P.T., Herbingen C., Wright J.M. Analysis of parentage determination in Atlantic salmon (*Salmo salar*) using microsatellites // Animal Genetics. 1998. V. 29. P. 363–370.
 123. Antunes A., Gharbi K., Alexandrino P., Guyomard R. Characterization of transferrin-linked microsatellites in brown trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Mol. Ecology Notes. 2006. V. 6. № 2. P. 547–549.
 124. Li Y.-C., Korol A.B., Fahima T., Nevo E. Microsatellites within genes: structure, function, and evolution // Mol. Biol. Evol. 2004. V. 21. № 6. P. 991–1007.
 125. Garant D., Dodson J.J., Bernatchez L. Offspring genetic diversity increases fitness of female Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Behav. Ecol. Sociobiol. 2005. V. 57. P. 240–244.
 126. 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.
 127. Primmer C.R., Landry P.-A., Ranta E. et al. Prediction of offspring fitness based on parental genetic diversity in endangered salmonid populations // J. Fish Biology. 2003. V. 63. P. 909–927.
 128. 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.
 129. Landegren U., Kaiser R., Sanders J., Hood L. A ligase-mediated gene detection technique // Science. 1988. V. 241. № 4869. P. 1077–1080.
 130. Avise J.C. Molecular Markers, Natural History and Evolution. Second ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publ., 2004. 684 p.
 131. Hurst C.D., Bartlett S.E., Davidson W.S., Bruce I.J. The complete mitochondrial DNA sequence of the Atlantic salmon, *Salmo salar* // Gene. 1999. V. 239. P. 237–242.
 132. 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.
 133. Palva T.K., Lehvaslaiho H., Palva E.T. Identification of anadromous and non-anadromous salmon stocks in Finland by mitochondrial DNA analysis // Aquaculture. 1989. V. 81. № 3–4. P. 237–244.
 134. Knox D., Verspoor E. A mitochondrial DNA restriction fragment length polymorphism of potential use for discrimination of farmed Norwegian and wild Atlantic salmon populations in Scotland // Aquaculture. 1991. V. 98. № 1–3. P. 249–257.
 135. Bermingham E., Forbes S.H., Friedland K., Pla C. Discrimination between Atlantic salmon (*Salmo salar*) of North American and European origin using restriction analyses of mitochondrial DNA // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. V. 48. P. 884–893.
 136. Birt T.P., Green J.M., Davidson W.S. Mitochondrial DNA variation reveals genetically distinct sympatric population of anadromous and nonanadromous Atlantic salmon, *Salmo salar* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. V. 48. P. 577–582.
 137. King D.P.F., Hovey S.L., Thompson D., Scott A. Mitochondrial DNA variation in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., populations // J. Fish Biol. 1993. V. 42. P. 25–33.
 138. Birt T.P., Green J.M., Davidson W.S. Analysis of mitochondrial DNA in allopatric anadromous and nonanadromous Atlantic salmon, *Salmo salar* // Can. J. Zool. 1986. V. 64. № 1. P. 118–120.
 139. Йюлленстен У., Уилсон А.К. Митохондриальная ДНК лососевых (изучение внутри- и межвидовой изменчивости с помощью рестрикционных ферментов) // Популяционная генетика и управление рыбным хозяйством. М., 1991. С. 354–371.
 140. 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. Fisheries and Aquatic Sciences. 1995. V. 52. № 1. P. 171–178.
 141. 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.
 142. Nielsen E.E., Hansen M.M., Loeschcke V. Genetic structure of European populations of *Salmo salar* L. (Atlantic salmon) inferred from mitochondrial DNA // Heredity. 1996. V. 77. P. 351–358.
 143. Verspoor E., McCarthy E.M., Knox D. et al. The phylogeography of European Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) based on RFLP analysis of the ND1/16S rRNA region of the mtDNA // Biol. J. Linn. Soc. 1999. V. 68. P. 129–146.

144. King T.L., Spidle A.P., Eackles M.S. et al. Mitochondrial DNA diversity in North American and European Atlantic salmon with emphasis on the Downeast rivers of Maine // J. Fish Biology. 2000. V. 57. P. 614–630.
145. Nilsson J., Gross R., Asplund T. et al. Matrilinear phylogeography of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in Europe and postglacial colonization of the Baltic Sea area // Mol. Ecology. 2001. V. 10. P. 89–102.
146. Verspoor E., O'Sullivan M., Arnold A.L. et al. Restricted matrilineal gene flow and regional differentiation among Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) populations within the Bay of Fundy, eastern Canada // Heredity. 2002. V. 89. P. 465–472.
147. McVeigh H.P., Bartlett S.E., Davidson W.S. Polymerase chain reaction/direct sequence analysis of the cytochrome b gene in *Salmo salar* // Aquaculture. 1991. V. 95. № 3–4. P. 225–233.
148. Consuegra S., Garcia de Leaniz C., Serdio A. et al. Mitochondrial DNA variation in Pleistocene and modern Atlantic salmon from the Iberian glacial refugium // Mol. Ecology. 2002. V. 11. P. 2037–2048.
149. Knox D., Lehmann K., Reddin D.G., Verspoor E. Genotyping of archival Atlantic salmon scales from northern Quebec and West Greenland using novel PCR primers for degraded mtDNA // J. Fish Biology. 2002. V. 60. P. 266–270.
150. Asplund T., Veselov A., Primmer C.R. et al. Geographical structure and postglacial history of mtDNA haplotype variation in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) among rivers of the White and Barents Sea basins // Ann. Zool. Fen. 2004. V. 41. № 3. P. 465–475.
151. 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.
152. Махров А.А., Болотов И.Н. Пути расселения и видовая принадлежность пресноводных животных севера Европы (обзор молекулярно-генетических исследований) // Генетика. 2006. Т. 42. № 10. С. 1319–1334. (Makhrov A.A., Bolotov I.N. Dispersal routes and species identification of freshwater animals in Northern Europe: A review of molecular evidence // Rus. J. Genetics. 2006. V. 42. № 10. P. 1101–1115.)
153. 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.
154. Хаймина О.В., Махров А.А., Широков В.А. и др. Изменение генетической структуры популяции семги *Salmo salar* Linnaeus, 1758 р. Кереть (Белое море) в результате инвазии паразита *Gyrodactylus salaris* Malmberg // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2): Тез. докл. Второго междунар. симп. по изучению инвазийных видов (Борок Ярославской области, Россия, 27 сентября – 1 октября 2005 г.). Рыбинск–Борок, 2005. С. 179–180.

Genetic Markers in Population Studies of Atlantic Salmon *Salmo salar* L.: Analysis of DNA Sequences

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 second part of the review concerns analysis of DNA sequences: fragments of known genes, anonymous genome sequences, mini- and microsatellites, mitochondrial DNA. The main results of studies of the Atlantic salmon gene pool using DNA markers are discussed. Most of the markers examined in certain conditions may be under selection. The resolution power of various methods of DNA analysis and the fields of their use are considered in reference to Atlantic salmon.