

## ОСНОВНЫЕ ИТОГИ ГЕНЕТИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА СЕВЕРООХОТОМОРСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ГОРБУШИ (*ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*)

С.П. Пустовойт

Учреждение Российской академии наук Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,  
Магадан, Россия, e-mail: pustov@ibpn.ru

Рассмотрены многолетние данные о распределении частот генов в популяциях горбуши Тауйской губы за период с 1997 по 2010 гг. в связи с произошедшей на рубеже веков сменой доминантности поколений. Генетическая структура популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* стабильна в сохранении характерных частот генов вне зависимости от численности популяций.

**Ключевые слова:** горбуша, *Oncorhynchus gorbuscha*, генетический мониторинг, флуктуирующая численность популяций.

Горбуша (*Oncorhynchus gorbuscha*) – единственный вид моноциклического рода тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*, *Salmoniformes*), нерестующий на втором году жизни. Благодаря этой особенности в одной реке размножаются особи четных и нечетных генераций, между которыми существует жесткая репродуктивная изоляция. Численность четных и нечетных поколений в одной реке может различаться в десятки раз, обычно одно поколение многочисленное (доминантное), другое малочисленное. По неизвестным пока причинам иногда происходят смены доминантных поколений. Например, в крупнейшей по численности популяции горбуши, размножающейся в реках Тауйской губы, р. Ола с начала 1960-х годов до 1983 г. доминировало поколение нечетных лет. С 1984 по 1998 гг. более многочисленными стало поколение четных лет, а на рубеже прошедшего и нынешнего веков опять доминантным стало нечетное поколение (Марченко и др., 2004). При этом численность нечетных поколений горбуши, нерестующей в Гижигинской губе, осталась более высокой, чем четных поколений (Голованов, Марченко, 2001). Немаловажно отметить исключительно высокую хозяйственную значимость данного вида, поскольку в многочисленные годы горбуша определяет

успешность лососевой путины на всем Дальнем Востоке России (Черешнев и др., 2002).

За 30 лет генетического мониторинга были проанализированы не только основные параметры популяционно-генетической структуры горбуши, размножающейся в реках Тауйской губы (Макоедов и др., 1993; Пустовойт, 1999, 2010б; Гордеева и др., 2003; Голованов и др., 2009). Кроме того, оценены межполовые различия генетических параметров (Агапова и др., 2007; Пустовойт, 2008). Показано, что генетические параметры темпоральных группировок популяции горбуши имеют заметные особенности у рыб разного пола. Размах и вектор таких различий зависят от аллозимного локуса, что не позволяет охарактеризовать однозначно такую связь фразой: генетическая изменчивость (дифференциация) самцов всегда больше/меньше, чем у самок. В чем генетическая структура самок и самцов сходна, так это в их более низкой гетерозиготности в четном поколении по сравнению с нечетным. Генетические различия горбуши четных и нечетных лет оказались значимы и для межпопуляционных различий: статистически значимая гетерогенность выборок из рек Тауйской губы обнаружена только при анализе четных поколений (Голованов и др., 2009). Отмеченные более заметные меж-

популяционные отличия выборок четных лет обусловили их более высокую дифференциацию ( $G_{ST} = 1,39 \pm 0,41$ ), чем в выборках нечетных лет ( $G_{ST} = 0,740 \pm 0,09$ ). Для средней (по 5 локусам) гетерозиготности закономерность противоположная – нечетные поколения более гетерозиготны, что уже отмечено ранее. Средняя величина межпопуляционной генетической дифференциации горбуши Тауйской губы невысока, как и в иных участках ареала. Во время выполнения генетического мониторинга нами проанализирована связь генетических признаков как с морфологическими параметрами, так и с величиной флуктуирующей асимметрии по числу лучей в парных плавниках (Пустовойт, 2006, 2010а).

Благодаря выполнению вышеперечисленных работ только североохотоморские популяции из рек Тауйской губы охвачены столь длительным временем проведения генетического мониторинга. В других частях ареала основной задачей было оценить уровень межпопуляционных различий по данным, собранным за несколько лет (Beacham *et al.*, 1985; Картавец, 1991; Варнавская, 1992, 2005; Алтухов и др., 1997; Брыков и др., 1999а, б; Пустовойт, 2000; Noll *et al.*, 2001; Churikov, Gharrett, 2002; Hawkins *et al.*, 2002; Ефремов, 2002; Салменкова и др., 2006; Шпигальская и др., 2009).

Цель данной работы – рассмотреть распределение частот генов в популяциях горбуши Тауйской губы за период с 1997 по 2010 гг. в связи с произошедшей на рубеже веков смены доминантности поколений.

### Материал и методика

Материал собирали в устьевых участках рек Тауй, Яна и Ола. В табл. 1 указаны даты выборок (и их объем), собранные в период с 2005 по 2010 гг. Сбор материала по возможности охватывал весь период нерестового хода горбуши (конец июня–весь июль в доминантные по численности годы и первая половина июля в малочисленные годы).

Методом электрофореза в блоках 5 %-го полиакриламидного геля (Засыпкин, 1987) исследована генетическая изменчивость следующих локусов (с указанием аллелей): глицерол-3-фосфатдегидрогеназа (*G3PDH*\*100, \*110), ма-

латдегидрогеназа (*sMDH-B1,2*\*100, \*110, \*90), 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (*PGDH*\*100, \*95, \*90, \*105), формальдегиддегидрогеназа (*FDHG*\*100, \*105, \*95), фосфоглюкомутаза (*PGM-2*\*100, \*110). Обозначения аллозимных локусов и аллелей даны в соответствии с номенклатурой генов, кодирующих белки у рыб (Shaklee *et al.*, 1990). В табл. 1 не указаны частоты одного (самого редкого) аллеля, например, для двухаллельных локусов указана частота одного (основного).

Для гистохимического выявления активности ферментов в блоках геля использовали сводки Aebersold с соавт. (1987), Manchenko с соавт. (1994). Статистическую обработку проводили по современным руководствам (Nei, Kumar, 2000; Картавец, 2009).

### Результаты и обсуждение

Частоты аллелей полиморфных локусов в выборках горбуши рек Тауй, Яна и Ола приведены в табл. 1. Рассмотрим распределение частот генов в выборках за 13 лет: с 1997 по 2010 гг. Для анализа использованы данные, опубликованные в наших предыдущих работах (Макоедов и др., 1993; Голованов и др., 2009).

На рис. 1–5 показаны частоты аллелей полиморфных генов в популяции р. Ола, которая является наиболее многочисленной среди прочих исследованных, и по ней накоплены наиболее репрезентативные данные. В популяции р. Ола так же, как и в популяциях рек Тауй и Яна, отмечены следующие отличия частот генов между поколениями четных и нечетных лет. Частота основного аллеля локусов глицерол-3-фосфатдегидрогеназы (рис. 1) и 6-фосфоглюконатдегидрогеназы (рис. 2) заметно ниже в выборках поколений четных лет ( $0,935 \pm 0,0046$  и  $0,963 \pm 0,0035$ ) по сравнению с таковыми в нечетные годы ( $0,961 \pm 0,0030$  и  $0,980 \pm 0,0022$ ). Характер распределения частот локусов малатдегидрогеназы (рис. 3) и формальдегиддегидрогеназы (рис. 4) прямо противоположный – в выборках четного года частота основного аллеля в подавляющем большинстве случаев выше ( $0,986 \pm 0,0022$  и  $0,992 \pm 0,0017$ ), чем в выборках нечетного ( $0,970 \pm 0,0027$  и  $0,943 \pm 0,0036$ ). Еще более рельефные отличия у локуса фосфоглюкомутазы – он полиморфен только в

Таблица 1

Частоты аллелей полиморфных локусов и статистические ошибки (s) основного аллеля (\*100) в выборках горбуши рек Тауйской губы, полученные в период с 2005 по 2010 гг.

Дата	n	G3PDH*		sMDH-BI,2*			PGDH*				FDHG*		PGM-2*	
		*100	s	*100	*110	s	*100	*95	*90	s	*100	s	*100	s
р. Тауй														
15.07.10	100	0,925	0,019	0,995	0,002	0,006	0,925	0,070	0,005	0,019	1	0	1	0
27.07.10	47	0,894	0,032	0,989	0,005	0,007	0,915	0,064	0,021	0,029	1	0	1	0
р. Яна														
06.07.05	100	0,960	0,014	0,962	0,015	0,009	0,955	0,025	0,020	0,015	0,940	0,017	0,925	0,026
22.07.05	100	0,965	0,013	0,970	0,012	0,008	0,935	0,050	0,015	0,017	0,935	0,017	0,965	0,013
07.08.05	100	0,945	0,016	0,948	0,030	0,011	0,940	0,035	0,020	0,017	0,950	0,015	0,920	0,019
04.07.06	50	0,920	0,027	0,995	0,005	0,005	0,950	0,030	0,020	0,022	1	0	1	0
26.07.06	50	0,900	0,030	0,995	0,005	0,005	0,920	0,040	0,040	0,027	1	0	1	0
15.07.09	49	0,969	0,017	0,979	0,015	0,011	0,939	0,041	0,020	0,024	0,959	0,020	0,939	0,024
11+17.07.10	89	0,916	0,021	0,994	0,003	0,004	0,910	0,067	0,023	0,021	1	0	1	0
24+27.07.10	99	0,909	0,020	0,987	0,005	0,006	0,939	0,051	0,010	0,017	0,995	0,005	1	0
р. Ола														
06.07.05	100	0,965	0,013	0,955	0,025	0,010	1	0	0	0	0,950	0,015	0,930	0,018
11.07.05	100	0,965	0,013	0,967	0,028	0,009	0,980	0	0,020	0,010	0,905	0,021	0,970	0,012
16.07.05	100	0,950	0,015	0,975	0,015	0,008	0,970	0,020	0,010	0,012	0,935	0,017	0,955	0,015
21.07.05	100	0,965	0,013	0,978	0,022	0,007	0,980	0,005	0,015	0,010	0,960	0,014	0,925	0,019
17.07.06	100	0,925	0,019	0,967	0,020	0,009	0,985	0,015	0	0,009	1	0	1	0
28.07.06*	64	0,953	0,019	0,988	0,004	0,007	0,945	0,016	0,039	0,029	0,992	0,008	1	0
07.07.07	100	0,975	0,011	0,968	0,015	0,009	0,985	0,005	0,010	0,009	0,980	0,010	0,920	0,019
12.07.07	100	0,965	0,013	0,958	0,025	0,010	0,985	0,010	0,005	0,009	0,945	0,016	0,900	0,021
18.07.07	100	0,960	0,014	0,973	0,015	0,008	0,975	0,005	0,015	0,011	0,965	0,013	0,925	0,019
24.07.07	100	0,960	0,014	0,970	0,005	0,008	0,955	0,040	0,005	0,015	0,955	0,015	0,895	0,022
03.07.08	99	0,934	0,018	0,992	0,002	0,004	0,934	0,035	0,025	0,017	0,934	0,018	1	0

Окончание таблицы 1

Дата	n	G3PDH*			sMDH-BI,2*			PGDH*			FDHG*			PGM-2*		
		*100	s	*100	*110	s	*100	*95	*90	s	*100	s	*100	s		
10.07.08	31	0,935	0,031	0,992	0	0,008	0,081	0,032	0,040	1	0	1	0	1	0	
30.06.09	50	0,940	0,024	0,955	0,030	0,015	0,050	0,040	0,029	0,930	0,025	0,960	0,020	0,960	0,020	
29.06.10	100	0,905	0,021	0,987	0,013	0,006	0,045	0,025	0,018	0,990	0,007	1	0	1	0	
06.07.10	100	0,945	0,016	0,980	0,015	0,007	0,040	0,010	0,015	0,985	0,009	1	0	1	0	

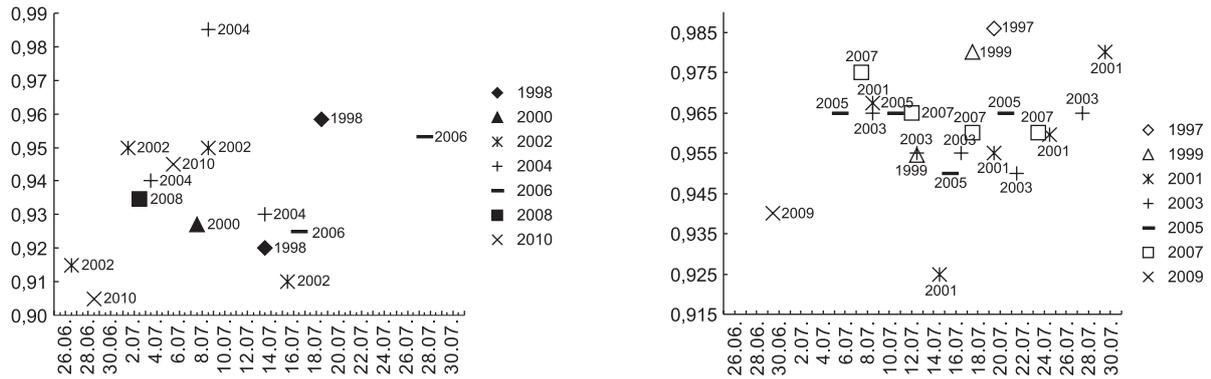
Таблица 2

Средние за год аллельные частоты (p) и значения теста на гетерогенность ( $\chi^2$ ) в выборках (1997–2010 гг.) горбуши рек Тауйской губы

Локальность, год	к	n	G3PDH*		sMDH-BI,2*		PGDH*		FDHG*		PGM-2*	
			p	$\chi^2$	p	$\chi^2$	p	$\chi^2$	p	$\chi^2$		
Тауй, 2000	3	191	0,929	2,25	0,989	1,53	0,956	0,60	0,995	5,63	1	–
Тауй, 2002	3	262	0,933	1,38	0,989	1,53	0,903	3,75	1	–	1	–
Тауй, 2010	2	147	0,915	0,27	0,993	0,56	0,922	0,06	1	–	1	–
Яна, 2004	1	99	0,904	–	0,997	–	0,980	–	0,975	–	1	–
Яна, 2006	2	100	0,910	0,12	0,995	0	0,935	0,37	1	0	1	0
Яна, 2010	2	188	0,912	0,73	0,991	0,81	0,926	0,73	0,997	–	1	0
Яна, четн.	5	487	0,909	0,59	0,994	4,28	0,942	3,86	0,994	–	1	0
Ола, 1998	2	192	0,939	1,22	0,986	0,19	0,982	0,96	1	0	1	–
Ола, 2000	1	96	0,927	–	0,979	–	0,974	–	0,995	–	1	–
Ола, 2002	4	400	0,931	1,63	0,988	0,71	0,965	0,44	1	0	1	–
Ола, 2004	3	250	0,956	3,41	0,992	1,06	0,978	2,28	0,994	2,26	1	–
Ола, 2006	2	164	0,936	0,34	0,976	0,94	0,969	2,16	0,997	6,71*	1	–
Ола, 2008	2	130	0,935	0,05	0,992	0,65	0,923	0,55	0,950	1,97	1	–
Ола, 2010	2	200	0,925	1,15	0,984	1,40	0,940	0,35	0,987	0,10	1	–
Ола, четные	16	1432	0,935	64,58*	0,986	10,49	0,963	24,79	0,992	38,28*	1	–
Тауй, 1997	2	200	0,968	0,36	0,973	0,42	0,995	1,0	0,928	0,02	–	–

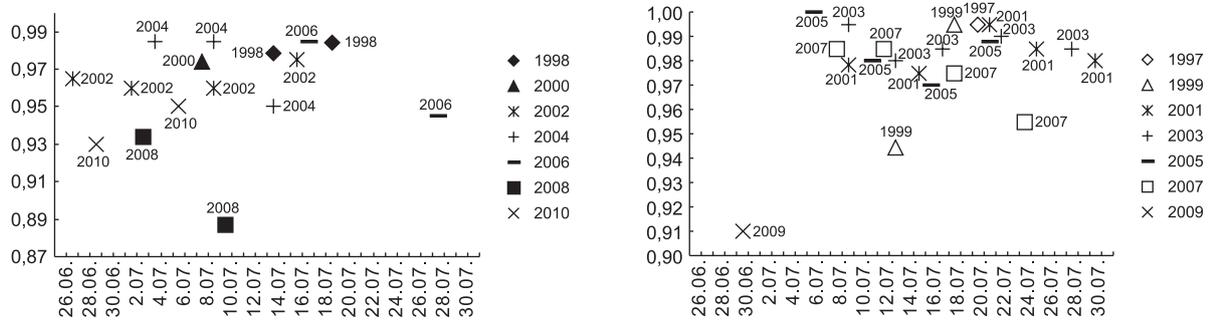
Окончание таблицы 2

Локальность, год	к	n	G3PDDH*		sMDH-B1,2*		PGDH*		FDHG*		PGM-2*	
			p	$\chi^2$	p	$\chi^2$	p	$\chi^2$	p	$\chi^2$	p	$\chi^2$
Тауй, 1999	4	399	0,941	0,52	0,963	1,76	0,979	0,02	0,935	1,59	0,936	4,14
Тауй, 2003	1	97	0,959	–	0,959	–	0,995	–	0,964	–	0,933	–
Тауй, нечет.	7	696	0,951	1,62	0,965	3,53	0,986	6,17	0,937	5,07	0,936	4,03
Яна, 1997	1	100	0,970	–	0,963	–	0,980	–	0,010	–	–	–
Яна, 2003	1	96	0,932	–	0,961	–	0,995	–	0,984	–	0,932	–
Яна, 2005	3	300	0,957	0,06	0,960	0,68	0,943	0,75	0,942	0,13	0,937	1,74
Яна, 2007	1	100	0,970	–	0,970	–	0,935	–	0,930	–	0,915	–
Яна, 2009	1	49	0,969	–	0,980	–	0,939	–	0,959	–	0,939	–
Яна, нечет.	7	645	0,958	4,29	0,964	0,03	0,955	8,88	0,943	6,74	0,932	2,74
Ола, 1997	1	100	0,985	–	0,980	–	0,995	–	0,925	–	0,940	–
Ола, 1999	2	199	0,967	1,79	0,964	0,05	0,970	3,46	0,942	0,49	0,960	0,12
Ола, 2001	5	441	0,955	4,17	0,976	1,77	0,983	0,92	0,936	6,50	0,938	1,87
Ола, 2003	5	500	0,958	0,45	0,969	0,82	0,987	1,01	0,946	2,68	0,939	5,27
Ола, 2005	4	400	0,961	1,49	0,969	0,27	0,983	1,76	0,938	2,94	0,945	2,60
Ола, 2007	4	400	0,965	0,44	0,967	0,20	0,975	2,46	0,961	1,80	0,910	0,79
Ола, 2009	1	50	0,940	–	0,955	–	0,910	–	0,930	–	0,960	–
Ола, нечет.	22	2090	0,961	9,81	0,970	7,40	0,980	30,82	0,944	21,20	0,937	14,76

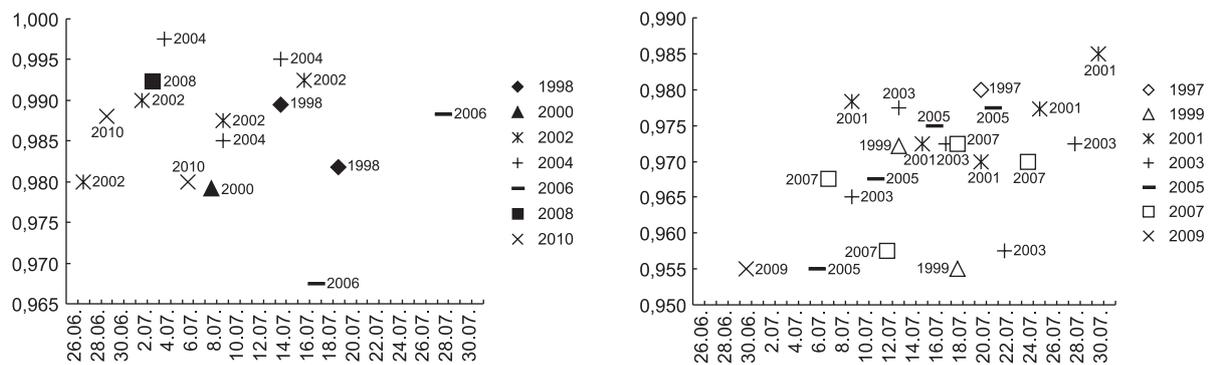


**Рис. 1.** Частоты основного аллеля локуса глицерол-3-фосфатдегидрогеназы (*G3PDH\*100*) в выборках четного (слева) и нечетного (справа) поколений горбуши р. Ола.

Здесь и далее по оси абсцисс указаны даты с 26 июня по конец июля.



**Рис. 2.** Частоты основного аллеля локуса 6-фосфоглюконатдегидрогеназы (*PGDH\*100*) в выборках четного (слева) и нечетного (справа) поколений горбуши р. Ола.



**Рис. 3.** Частоты основного аллеля локуса малатдегидрогеназы (*sMDH-B1,2\*100*) в выборках четного (слева) и нечетного (справа) поколений горбуши р. Ола.

выборках нечетных поколений (рис. 5). Аналогичные особенности генетической изменчивости четных и нечетных поколений горбуши известны и для других азиатских популяций (Макоедов и др., 1993; Алтухов и др., 1997).

В рассматриваемом ряду генераций четных лет выделяются своими аномальными частотами следующие выборки: по частотам локуса *G3PDH\** первая выборка за 2010 г. и вторая выборка за 2004 г., по частотам *sMDH-B1,2\** первая и третья выборка за 2004 г., первая выборка за 2006 г., по частоте *PGDH\** и *FDHG\** выборка за 2008 г. (см. рис. 1–5). Статистически значимая гетерогенность отмечена только по частоте гена

тамы следующие выборки: по частотам локуса *G3PDH\** первая выборка за 2010 г. и вторая выборка за 2004 г., по частотам *sMDH-B1,2\** первая и третья выборка за 2004 г., первая выборка за 2006 г., по частоте *PGDH\** и *FDHG\** выборка за 2008 г. (см. рис. 1–5). Статистически значимая гетерогенность отмечена только по частоте гена

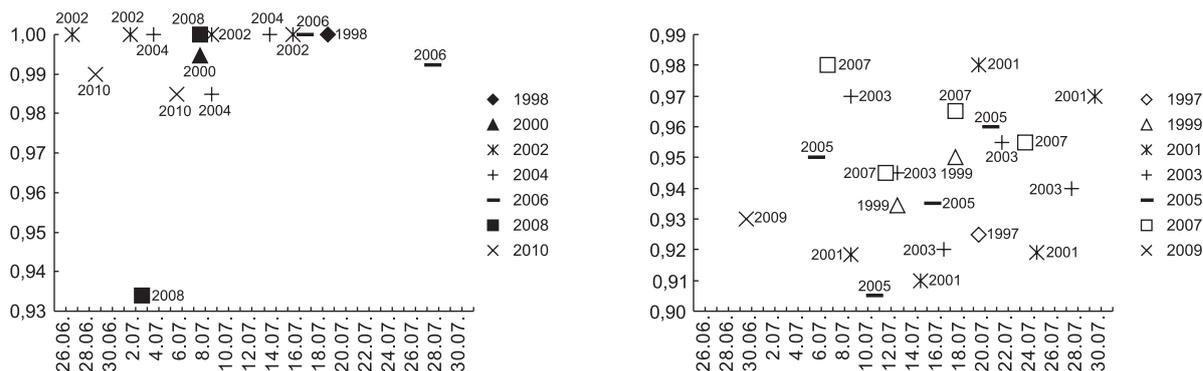


Рис. 4. Частоты основного аллеля локуса формальдегиддегидрогеназы ( $FDHG^*100$ ) в выборках четного (слева) и нечетного (справа) поколений горбуши р. Ола.

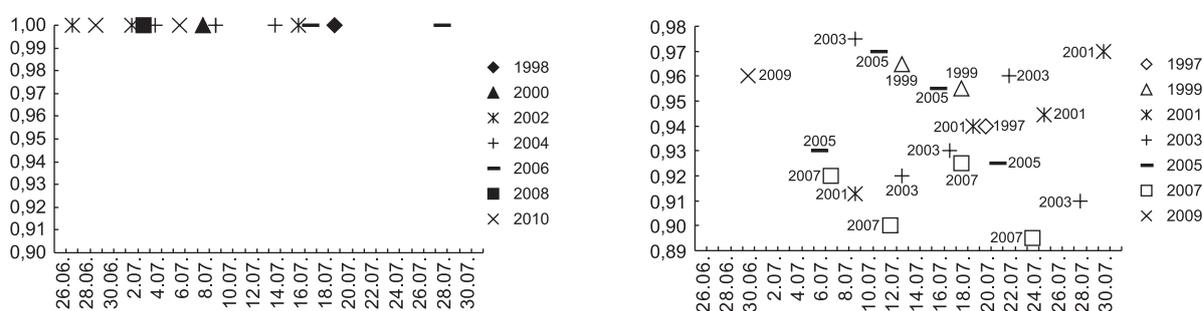


Рис. 5. Частоты основного аллеля локуса фосфоглюкомутазы ( $PGM-2^*100$ ) в выборках четного (слева) и нечетного (справа) поколений горбуши р. Ола.

$FDHG^*$  по данным за 2006 г. и за все выборки четных лет, по частотам гена  $PGDH^*$  также выявлено несходство частот генов во всех выборках четных лет (табл. 2). В выборках нечетных лет нехарактерные частоты обнаружены в 2001 г. у локусов  $G3PDH^*$ ,  $sMDH-B1,2^*$  и  $FDHG^*$  в 2009 г. – у  $G3PDH^*$   $PGDH^*$ , в 2007 г. у локуса  $PGM-2^*$ . Отметим, что все они статистически незначимо отличаются от данных для прочих выборок нечетных лет (табл. 2). Ранее нами проанализированы более многочисленные данные, собранные в период с 1993 по 2004 гг. из тех же популяций (Голованов и др., 2009). Статистически значимая гетерогенность обнаружена также только в выборках (25 шт.) четных лет по частотам локусов 6-фосфоглюконатдегидрогеназа ( $PGDH^*$ ) и формальдегиддегидрогеназа ( $FDHG^*$ ). Генетическая гетерогенность 25 выборок нечетных лет отсутствует. Данный факт связан с более высоким уровнем генетической дифференциации выборок четных ( $G_{ST} = 1,39\%$ ) поколений

по сравнению с нечетными ( $G_{ST} = 0,74\%$ ). Следовательно, величина генетической дифференциации выборок поколений четных и нечетных лет неодинакова, что является еще одним генетическим признаком, отличающим указанные генерации горбуши.

С чем связаны отмеченные колебания частот генов? Прежде всего, это могут быть внутрипопуляционные причины, обусловленные наличием половых, темпоральных и иных группировок. Некоторые генетические особенности внутрипопуляционных группировок описаны нами ранее (Пустовойт, 2006, 2008). Однако отмеченные в данной работе частоты выходят за рамки, характерные для внутрипопуляционных группировок. Видимо, их можно объяснить миграцией в р. Олу производителей из других популяций. Источник таких миграций неясен, так как отсутствуют современные сведения о генетической структуре популяций из других участков ареала. Следует отметить, что в последующие после аномальных по час-

тотам локусов годы выборки имеют сходные с многолетними частотами частоты генов. Предполагаемые мигранты не меняют существенно генетическую структуру популяции горбуши р. Ола, поскольку в следующие годы частоты генов соответствуют обычным.

Отметим, что немногие аномальные выборки обнаружены на рубеже веков, когда кардинально менялась численность четных и нечетных поколений. Если уж практически исчезновение четного поколения за один 2000 г. и рост в десятки раз численности нечетного в 2001 г. мало изменило уровень генетической изменчивости подавляющего большинства выборок из исследованных рек, то заход какой-то части производителей из иных популяций в другие годы тем более не мог существенно преобразить установившиеся ранее значения частот генов. Генетическая структура горбуши р. Ола, как и, видимо, рек Тауй и Яна, стабильна в сохранении характерных частот генов вне зависимости от численности популяций.

Ранее подробное рассмотрение межгодовой динамики частот генов у горбуши Сахалино-Курильского региона привело к формированию гипотезы о наличии у горбуши флуктуирующих стад (Глубоковский и др., 1989; Животовский и др., 1989; Zhivotovsky *et al.*, 1994). Согласно этой гипотезе границы, количество и численность локальных стад, приуроченных к нерестовым рекам, испытывают периодические изменения. Главной причиной таких изменений является миграция особей из одних регионов размножения в другие. Поскольку предполагаемая миграция происходит в разных частях ареала несинхронно (и пока по неизвестным причинам), то в одних частях ареала популяционная структура стабильна, тогда как в других может существенно меняться. За прошедшие годы нам известна только одна ситуация существенной перестройки популяционно-генетической структуры, произошедшей в середине 1980-х гг. в популяциях Западной Камчатки (Макоедов и др., 1993). В популяциях рек Тауйской губы не отмечены подобные колебания аллельных частот аллозимных локусов.

Если говорить о численности популяций, то в природе, видимо, нет нефлуктуирующих по этому параметру популяций рыб (Иванков, 1993). Колебания численности горбуши так же, как и

прочих рыб, происходят вследствие закономерных колебаний факторов окружающей среды. Для объяснения причин смены доминантности в численности поколений у североохотоморской горбуши существует следующая точка зрения. По мнению ихтиологов МагаданНИРО, падение численности четных поколений (1998 и 2000 гг.) горбуши р. Ола обусловлено неблагоприятными условиями нагула молоди в прибрежье в 1999 и 2001 гг. (Марченко и др., 2004). Наоборот, высокая выживаемость нечетных поколений начиная с 1999 г. связана с хорошими условиями нагула в 2000 и 2002 гг. Как видно, ключевым фактором рассматривается влияние гидрологических условий прибрежных участков Охотского моря. Указанное объяснение в целом соответствует модели локального стада, отрицающей существенное влияние миграции на численность популяции. По уже упоминавшейся модели флуктуирующих стад изменение численности может быть связано с перераспределением производителей по регионам нереста. Причина таких перераспределений, видимо, связана с изменениями морских течений в более отдаленных от берегов местах Охотского моря.

Для окончательного выяснения особенностей популяционной организации горбуши необходимы дополнительные исследования с использованием новых методов генетического анализа. Вместе с тем можно подчеркнуть высокую стабильность популяционно-генетических параметров североохотоморской горбуши даже в условиях огромных изменений численности ее популяций.

## Литература

- Агапова Г.А., Голованов И.С., Марченко С.Л., Пустовойт С.П. Биологическое разнообразие самок и самцов североохотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Изв. ТИНРО. 2007. Т. 149. С. 205–218.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 1997. 288 с.
- Брыков В.А., Полякова Н.Е., Скурихина Л.А. и др. Популяционно-генетическая структура горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) по результатам рестрикционного анализа митохондриальной ДНК: динамика изменчивости в поколениях // Генетика. 1999а. Т. 35. № 5. С. 657–665.

- Брыков В.А., Полякова Н.Е., Скурихина Л.А. и др. Популяционно-генетическая структура горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) по результатам рестриктазного анализа митохондриальной ДНК: временная гетерогенность в период нерестового хода // Генетика. 1999б. Т. 35. № 5. С. 666–673.
- Варнавская Н.В. Изменчивость частот 19 полиморфных генов в популяциях нечетного поколения тихоокеанского лосося – горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) Камчатки и Северной Америки // Генетика. 1992. Т. 28. № 9. С. 127–140.
- Варнавская Н.В. Геногеография по аллозимным локусам у тихоокеанских лососей // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2005. Т. 1. С. 28–62.
- Глубоковский М.К., Животовский Л.А., Викторovsky Р.М. и др. Популяционная организация горбуши // Генетика. 1989. Т. 25. № 7. С. 1275–285.
- Голованов И.С., Марченко С.Л. Современное состояние запасов, биология, динамика численности и проблемы промысла горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* материкового побережья Охотского моря // Сб. науч. тр. Магаданского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Магадан: МагаданНИРО, 2001. Вып. 1. С. 134–143.
- Голованов И.С., Марченко С.Л., Пустовойт С.П. Генетический мониторинг североохотоморских популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Цитология и генетика. 2009. Т. 43. № 6. С. 18–27.
- Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П. и др. Генетические изменения у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в ходе акклиматизации в бассейне Белого моря // Генетика. 2003. Т. 39. № 3. С. 402–412.
- Ефремов В.В. Аллозимная изменчивость горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Сахалина // Вопросы ихтиологии. 2002. Т. 42. № 3. С. 409–417.
- Животовский Л.А., Глубоковский М.К., Викторovsky Р.М. и др. Генетическая дифференциация горбуши // Генетика. 1989. Т. 25. № 7. С. 1261–1274.
- Засыпкин М.Ю. Генетическая структура популяций настоящих тюленей подсемейства Phocinae Охотского моря // Генетика. 1987. Т. 23. № 2. С. 336–343.
- Иванков В.Н. Популяционная организация у тихоокеанских лососей с коротким пресноводным периодом жизни // Вопросы ихтиологии. 1993. Т. 33. № 1. С. 78–83.
- Картавец Ю.Ф. Изменчивость частот аллелей в пространстве и во времени в популяциях горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопросы ихтиологии. 1991. Т. 31. № 3. С. 487–495.
- Картавец Ю.Ф. Молекулярная эволюция и популяционная генетика: Уч. пособие. Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 2009. 280 с.
- Макоедов А.Н., Пустовойт С.П., Ермоленко Л.Н. и др. Популяционно-генетическое исследование горбуши, размножающейся в реках Северо-Востока России // Генетика. 1993. Т. 29. № 8. С. 1366–1374.
- Марченко С.Л., Голованов И.С., Хованский И.Е. Эффективность воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) р. Ола (северное побережье Охотского моря) // Сб. науч. тр. Магаданского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Магадан: МагаданНИРО, 2004. Вып. 2. С. 227–236.
- Пустовойт С.П. Анализ морфологических различий гомо- и гетерозиготных самок и самцов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) популяции р. Ола (северное побережье Охотского моря) // Цитология и генетика. 2006. Т. 40. № 5. С. 3–9.
- Пустовойт С.П. Генетическое разнообразие популяций североохотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопросы ихтиологии. 1999. Т. 39. № 4. С. 521–526.
- Пустовойт С.П. Генетическое разнообразие самок и самок горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Изв. ТИНРО. 2008. Т. 155. С. 120–130.
- Пустовойт С.П. Генетическое разнообразие популяций кеты (*Oncorhynchus keta*), горбуши (*O. gorbuscha*) и нерки (*O. nerka*), размножающейся в реках Западной Камчатки // Усп. соврем. биологии. 2000. Т. 120. № 3. С. 273–278.
- Пустовойт С.П. Анализ взаимосвязи гетерозиготности и величины флуктуирующей асимметрии горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Информ. вестник ВОГиС. 2010а. Т. 14. № 3. С. 530–536.
- Пустовойт С.П. Генетическая дифференциация в азиатских и американских популяциях видов рода тихоокеанские лососи (*Oncorhynchus*, *Salmoniformes*) // Изв. ТИНРО. 2010б. Т. 162. С. 113–138.
- Салменкова Е.А., Гордеева Н.В., Омельченко В.Т. и др. Генетическая дифференциация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum в азиатской части ареала // Генетика. 2006. Т. 42. № 10. С. 1371–1387.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2002. 496 с.
- Шпигальская Н.Ю., Брыков В.А., Кухлевский А.Д. Полиморфизм мтДНК горбуши Камчатки и острова Сахалин // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2009. Вып. 13. С. 74–87.
- Aebersold P.B., Winans G.A., Teel D.J. *et al.* Manual for starch gel electrophoresis: a method for the detec-

- tion of genetic variation // NOAA Technical Report NMFS. 61. 1987. 19 p.
- Beacham T.D., Withler R.E., Gould A.P. Biochemical genetic stock identification of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in southern British Columbia and Puget Sound // Can. J. Fish. Aquatic Sci. 1985. V. 42. P. 1474–1483.
- Churikov D., Gharrett A.J. Comparative phylogeography of the two pink salmon broodlines: an analysis based on a mitochondrial DNA genealogy // Mol. Ecol. 2002. V. 11. P. 1077–1101.
- Hawkins S.L., Varnavskaya N.V., Matzak E.A. *et al.* Population structure of odd-broodline Asian pink salmon and its contrast to the even-broodline structure // J. Fish Biol. 2002. V. 60. P. 370–388.
- Manchenko G.P. Detection of Enzymes on Electrophoretic Gels: A handbook // CRC Press. Inc., Boca Raton, FL. 1994. 440 p.
- Nei M., Kumar S. Molecular Evolution and Phylogenetics. Oxford Univ. Press, 2000. 333 p.
- Noll C., Varnavskaya N.V., Matzak E.A. *et al.* Analysis of contemporary genetic structure of even-broodyear populations of Asian and western Alaskan pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* // Fish. Bull. 2001. V. 99. P. 123–138.
- Shaklee J.B., Allendorf F.W., Morizot D.C., Whitt G.S. Gene nomenclature for protein-coding loci in fish // Trans. Amer. Fish. Soc. 1990. V. 119. № 1. P. 2–15.
- Zhivotovsky L.A., Gharret A.J., McGregor A.J. *et al.* Gene differentiation in pacific salmon (*Oncorhynchus* sp.): facts and models with reference to pink salmon (*O. gorbuscha*) // Can. J. of Fish. Aquatic Sci. 1994. V. 21. Suppl. 1. P. 223–232.

## PRINCIPAL RESULTS OF GENETIC MONITORING OF PINK SALMON (*ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*) POPULATIONS FROM THE NORTHERN COAST OF THE SEA OF OKHOTSK

**S.P. Pustovoit**

Institute of Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Science,  
Magadan, Russia, e-mail: [pustov@ibpn.ru](mailto:pustov@ibpn.ru)

### Summary

Long-term data about the distribution of the frequencies of genes in pink salmon populations from Tauai Bay in 1997–2010 are considered in connection with the change of dominant generations that occurred at the turn of the 21st century. The genetic structure of pink salmon populations is stable with regard to the preservation of characteristic frequencies of genes regardless of population size.

**Key words:** pink salmon, genetic monitoring, fluctuating population size.