

УДК 57.018.725:575.1/2:577.1:597.553.2

С.П. ПУСТОВОЙТ

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, ул. Портовая 18,
г. Магадан, Россия
E-mail: pustov@ibp.n.ru

**АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ
РАЗЛИЧИЙ ГОМО-
И ГЕТЕРОЗИГОТНЫХ САМОК
И САМЦОВ ГОРБУШИ
ONCORHYNCHUS GORBUSCHA
(WALBAUM) ПОПУЛЯЦИИ р. ОЛА
(СЕВЕРНОЕ ПОБЕРЕЖЬЕ
ОХОТСКОГО МОРЯ)**



*В популяции горбуши р. Ола проанализированы различия в величинах средних значений и дисперсий длины и массы тела в гомо- и гетерозиготных группировках пяти локусов (*G3PDH**, *sMDH-B1,2**, *PGDH**, *FDHG** и *PGM-2**). Показано, что зависимость между генотипическим составом и морфологическим признаком не имеет обязательного и одинакового для каждого гена характера. По нашему мнению, деятельность не отдельных генов, а полигенных комплексов влияет на величину морфологического признака.*

© С.П. ПУСТОВОЙТ, 2006

ISSN 0564–3783. Цитология и генетика. 2006. № 5

Введение. Среди видов рода тихоокеанские лососи (*Oncorhynchus*, *Salmonidae*) горбуше посвящено наибольшее число разнообразных генетических работ по следующим причинам. Прежде всего, следует подчеркнуть ее исключительно высокую хозяйственную значимость как на азиатском, так и на американском побережьях Тихого океана [1]. Широкое развитие рыбоводства позволяет проводить скрещивания с анализом большого количества потомков [2–4]. Своеобразная популяционная структура является предметом интенсивных дискуссий [5–10], выводы которых могут иметь серьезное значение для рыбного хозяйства. Достаточно динамично развивающейся областью генетических исследований горбуши является анализ связи гетерозиготности по аллозимным локусам с морфологическими признаками особей [11–14].

Анализ накопленной в настоящее время информации указывает на противоречивые результаты в исследовании взаимосвязи между уровнем гетерозиготности и величиной морфологической изменчивости в выборках горбуши. Для собственного исследования нами выбрана р. Ола как типично «горбушевая» для северного побережья Охотского моря [1]. Сбор материала из одной популяции позволяет минимизировать влияние межпопуляционных генетических отличий в смешанных выборках. Кроме того, повышенный интерес именно к данной популяции в последнее время вызван прежде всего использованием ее в качестве донорской для акклиматизации вида в реках бассейна Белого моря [15]. Целью работы является изучение различий в средних значениях длины и массы тела производителей в генотипических группах (гомо- и гетерозиготы) каждого полиморфного локуса отдельно у самок и самцов.

Материал и методика. Рыбу отлавливали в устье р. Ола, где особи еще не имели признаков брачного наряда. В течение нерестового хода в июле 2001 г. собрано 252 самки и 189 самцов, в 2003 г. — соответственно 317 и 183 (табл. 1 и 2). Поколения нечетных лет выбраны по причине характерной для них высокой численности, что позволило провести корректную статистическую обработку. Генетическую изменчивость исследовали методом электрофореза в блоках 5%-ного полиакриламидного геля [10]. Гистохимическими методами [16] вы-

Таблица 1

Средние значения (\bar{x}) и среднее квадратическое отклонение (σ) показателей длины и массы тела у самок и самцов горбуши популяции р. Ола в 2001 г.

Локус	Генотип	Самки					Самцы				
		n	Длина		Масса		n	Длина		Масса	
			\bar{x}	σ	\bar{x}	σ		\bar{x}	σ	\bar{x}	σ
G3PDH*	*100,100	230	46,99	2,277	1137,79	189,150	171	48,88	3,704	1312,17	328,708
	*100,160	22	46,05	1,471	1064,18	119,987	18	49,00	3,804	1294,56	326,129
sMDH-B1,2*	*100,100	237	46,93	2,254	1132,98	185,174	161	48,75	3,763	1297,40	331,229
	*70,100	6	45,83	2,089	1030,67	204,346	5	51,00	3,953	1525,80	504,386
	*100,126	9	47,17	1,696	1155,78	171,857	23	49,43	3,138	1355,35	243,484
	*70+*126	15	46,63	1,913	1105,73	189,250	28	49,71	3,273	1385,79	300,691
PGDH*	*100,100	246	46,91	2,246	1131,33	186,950	181	48,88	3,701	1307,71	326,276
	*95,100	2	47,25	2,475	1159,50	96,874	1	52,0	—	1604,0	—
	*90,100	3	46,17	1,756	1112,33	120,865	4	48,00	4,967	1301,75	468,017
	*100,105	1	47,50	—	1140,00	—	3	50,17	3,253	1392,67	356,469
	*90+*95+*105	6	46,75	1,696	1132,67	90,923	8	49,31	3,991	1373,63	375,326
FDHG*	*100,100	230	46,92	2,236	1131,30	186,593	156	49,18	3,693	1336,65	334,666
	*100,138	21	46,83	2,304	1128,48	176,848	30	47,18	3,438	1166,03	262,583
	*138,138	1	46,5	—	1205	—	3	51,33	1,155	1395,00	183,765
PGM-2*	*100,100	179	46,79	2,336	1129,63	194,539	125	49,00	3,536	1321,93	317,076
	*100,150	16	47,03	2,164	1141,81	199,639	18	48,97	3,684	1326,83	320,236
	*150,150	2	45,0	2,828	997,00	130,108	1	45,0	—	1104,00	—

Таблица 2

Средние значения (\bar{x}) и среднее квадратическое отклонение (σ) показателей длины и массы тела у самок и самцов горбуши популяции р. Ола в 2003 г.

Локус	Генотип	Самки					Самцы				
		n	Длина		Масса		n	Длина		Масса	
			\bar{x}	σ	\bar{x}	σ		\bar{x}	σ	\bar{x}	σ
G3PDH*	*100,100	291	45,98	2,243	1256,82	218,597	167	49,27	3,895	1577,99	385,040
	*100,160	26	46,42	3,313	1293,46	262,403	16	49,75	3,679	1525,06	375,639
sMDH-B1,2*	*100,100	275	46,05	2,366	1269,18	226,110	162	49,26	3,910	1571,33	390,129
	*70,100	21	45,95	1,856	1212,86	162,085	12	51,00	2,523	1694,17	274,506
	*100,126	21	45,57	2,561	1184,29	210,584	9	47,94	4,216	1448,89	374,080
	*70+*126	42	45,76	2,218	1198,57	186,162	21	49,69	3,607	1589,05	335,990
PGDH*	*100,100	307	45,98	2,348	1255,16	221,496	180	49,27	3,867	1571,46	384,297
	*95,100	8	47,63	1,923	1452,60	171,026	2	50,50	3,536	1480,00	183,848
	*90,100	2	44,50	0,707	1205,00	289,914	1	55,00	—	2103,00	—
	*90+*95	10	47,00	2,160	1403,00	207,313	3	52,00	3,606	1687,67	382,461
FDHG*	*100,100	282	45,89	2,332	1244,80	216,863	164	49,41	3,952	1579,67	396,449
	*100,138	35	47,00	2,249	1380,86	231,318	19	48,53	3,044	1518,95	245,649
PGM-2*	*100,100	280	46,01	2,311	1259,69	217,283	161	49,34	3,942	1577,92	388,733
	*100,150	36	45,94	2,639	1256,94	262,894	21	49,24	3,419	1546,67	356,474
	*150,150	1	48,00	—	1400,00	—	1	47,00	—	1400,00	—

Таблица 3

Средние значения (\bar{x}) и среднее квадратическое отклонение (σ) показателей длины и массы тела у самок и самцов горбуши популяции р. Ола по данным за 2001 и 2003 гг.

Лocus	Генотип	Самки					Самцы				
		n	Длина		Масса		n	Длина		Масса	
			\bar{x}	σ	\bar{x}	σ		\bar{x}	σ	\bar{x}	σ
G3PDH*	*100,100	521	46,42	2,312	1204,27	214,255	338	49,07	3,799	1443,51	381,114
	*100,160	48	46,25	2,615	1188,37	237,459	34	49,35	3,708	1403,03	364,100
sMDH-B1,2*	*100,100	512	46,46	2,353	1206,13	218,794	323	49,01	3,841	1434,79	386,565
	*70,100	27	45,93	1,869	1172,37	184,92	17	51,00	2,878	1644,65	348,798
	*100,126	30	46,05	2,422	1175,73	197,249	32	49,02	3,470	1381,66	282,863
	*70+*126	57	45,99	2,160	1174,14	189,812	49	49,71	3,383	1472,90	328,974
PGDH*	*100,100	553	46,395	2,347	1200,07	215,645	361	49,07	3,785	1439,22	379,604
	*95,100	9	47,61	1,996	1375,44	200,262	3	51,00	2,646	1521,33	148,409
	*90,100	5	45,50	1,581	1149,40	175,764	5	49,40	5,320	1462,00	540,999
	*100,105	2	47,25	0,354	1350,00	296,985	3	50,17	3,253	1392,67	356,469
	*90+*95	16	46,91	1,943	1301,63	216,363	11	50,04	3,914	1459,27	386,499
FDHG*	*100,100	512	46,35	2,343	1193,82	211,325	320	49,29	3,824	1461,20	386,693
	*100,138	56	46,94	2,250	1286,21	244,235	49	47,71	3,324	1302,88	307,359
	*138,138	1	46,5	—	1205	—	3	51,33	1,155	1395,00	183,763
PGM-2*	*100,100	459	46,32	2,349	1208,97	217,948	286	49,19	3,767	1466,03	380,471
	*100,150	52	46,28	2,533	1221,52	249,062	39	49,12	3,499	1445,21	353,674
	*150,150	3	46,00	2,646	1131,33	250,201	2	46,00	1,414	1252,00	209,304

являли активность следующих генов: глицерол-3-фосфатдегидрогеназа (G3PDH*, 1.1.1.8.), малатдегидрогеназа (sMDH-B1,2*, 1.1.1.40.), 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (PGDH*, 1.1.1.44.), формальдегиддегидрогеназа (FDHG*, 1.2.1.1.), фосфоглюкомутаза (PGM-2*, 5.4.2.2.). Лocusы обозначали в соответствии с номенклатурой генов, кодирующих белки у рыб [4], а аллели — как в работе Гордеевой и др. [15]. Генетический анализ проводили отдельно для самок и самцов. По генотипам каждого полиморфного гена выделяли группировки гомо- и гетерозиготных рыб, в которых определяли среднее значение длины и массы целой рыбы. Для изолюсов sMDH-B1,2* выделены три группы с условными обозначениями: 1) гомозиготы *100,100; 2) все гетерозиготы по «медленному» аллелю *70,100; 3) все гетерозиготы по «быстрому» аллелю *100,160. Парное сравнение средних значений длины и массы целой рыбы в генотипических группах проводили с использованием непараметрического теста Манна-Уитни (U), для большего числа группировок использовали тест Крускала-Уоллиса (H). Указанный анализ проводили с помощью

статистической программы STATISTICA [17]. Для сопоставления величин дисперсий использовали F-критерий Фишера [18]. В тексте приведены значения статистических тестов, отбрасывающих нулевую гипотезу.

Результаты исследований и их обсуждение.
G3PDH*. Пойманные в 2001 г. гомозиготные (*100,100) самки были статистически значимо длиннее ($U = 1886,0$, $p = 0,049$), чем гетерозиготные (*100,160) (табл. 1). Аналогичные различия между этими же группами рыб по массе тела были близки к 5%-ному уровню значимости ($U = 2177,0$, $p = 0,064$). Отмеченная тенденция сохранилась в 2003 г. и по объединенным (2001 + 2003 гг.) данным, однако не обнаружено статистически значимых отличий в генотипических группировках самок (табл. 2 и 3). Гомо- и гетерозиготные самцы статистически значимо не различались ни по длине, ни по массе тела. Дисперсия длины и массы тела гетерозиготных самок в 2001 г. статистически значимо уменьшилась (длина: $F = 2,40$, $p < 0,05$, масса: $F = 1,40$, $p < 0,05$) по сравнению с дисперсией упомянутых признаков у гомозиготных особей (табл. 1). В 2003 г. результаты пря-

мо противоположные — дисперсия длины и массы тела гетерозиготных особей возросла ($F = 2,18$, $p < 0,05$ и $F = 1,44$, $p > 0,05$ соответственно) по сравнению с гомозиготными рыбами (табл. 2). У самцов не отмечено никаких закономерных изменений величин дисперсии в рассматриваемых группах (табл. 1–3).

sMDH-B1,2*. Самки из трех генотипических группировок, соответствующих гомозиготным (*100, 100) и двум гетерозиготным (*70,100 и *100,160) комбинациям аллелей, не отличались ни по длине тела, ни по массе (табл. 1–3). Гомозиготные самцы по сравнению с гетерозиготными по медленному аллелю (*70,100) обычно меньше по длине и легче по массе тела. Указанная тенденция статистически значима при анализе объединенного за два года материала (длина $U = 1916,5$, $p = 0,036$, масса $U = 1863,0$, $p = 0,025$). Кроме того, гетерозиготные по «медленному» аллелю (*70,100) самцы тяжелее ($U = 149,0$, $p = 0,010$), чем гетерозиготные по быстрому аллелю (*100,126). По длине тела указанные группировки не различаются. Кроме того, самцы трех генотипических группировок неодинаковы по массе тела ($H = 5,979$, $p = 0,050$). Дисперсия длины и массы тела всех гетерозиготных особей (sMDH-B1,2 *70 + *126) обычно меньше, чем гомозиготных, но указанные различия статистически незначимы, возможно, из-за небольшого числа гетерозиготных особей (табл. 1–3).

PGDH*. Поскольку полиморфизм данного гена определяется, как и у предыдущего, тремя аллелями, образуются три генотипические группировки: гомозиготная (*100,100) и две гетерозиготные (*95,100 и *90,100). Гетерозиготные (*95,100) самки, пойманные в 2003 г., длиннее ($U = 5970,0$, $p = 0,0440$) и тяжелее ($U = 522,0$, $p = 0,020$), чем гомозиготные (табл. 2). Указанные отличия сохраняются при сравнении всех (2001 + 2003 гг.) самок по массе тела ($U = 1336,0$, $p = 0,017$) (табл. 3). В отличие от предыдущего гена самцы трех генотипических группировок статистически не различались по признакам внешней морфологии, хотя обычно гетерозиготные самцы крупнее гомозиготных. Оценка степени различий дисперсий между гомо- и гетерозиготными особями так же, как и для предыдущего гена, затруднена малым числом гетерозиготных рыб.

FDHG*. Гетерозиготные самки в 2003 г. имели большие размеры ($U = 3646,5$, $p = 0,012$) и массу ($U = 3317,0$, $p = 0,002$) тела, чем гомозиготные (табл. 2). Отмеченная закономерность статистически незначима в 2001 г. (табл. 1), но по объединенным за два года данным гетерозиготные самки имели большую массу ($U = 11157,5$, $p = 0,006$) (табл. 3). У самцов, наоборот, гетерозиготные особи в среднем имели меньший размер и массу тела, чем гомозиготные. Эта закономерность статистически значима в 2003 г. (длина: $U = 1666,0$, $p = 0,012$, масса: $U = 6061,5$, $p = 0,010$) и по объединенным данным ($U = 6045,5$, $p = 0,010$ и $U = 6061,5$, $p = 0,010$ соответственно) (табл. 2 и 3). Кроме того, различна длина ($H = 8,27$, $p = 0,016$) и масса ($H = 6,56$, $p = 0,038$) тела самцов в трех генотипических группах. Однако небольшое число гомозиготных самцов редкого генотипа FDHG*138,138 указывает на необходимость дополнительных исследований. Гетерозиготные самцы имеют меньшую дисперсию морфологических признаков. Отмеченная тенденция статистически значима по данным за 2003 г. (длина $F = 1,69$, $p < 0,05$, масса: $F = 2,60$, $p < 0,05$) (табл. 2). Среди самок не отмечено однозначных отличий показателей дисперсии рассматриваемого признака.

PGM-2* — единственный ген, генетические группировки которого не различаются ни по средним значениям, ни по величине дисперсии морфологических признаков у самок и самцов.

Самой известной гипотезой, объясняющей взаимосвязь между генотипическим составом выборки особей и величиной изменчивости морфологического признака, является гипотеза Лернера [19]. По мере роста гетерозиготности увеличивается стабильность онтогенеза особи, что сопровождается снижением морфологической изменчивости. Следовательно, более гетерозиготные особи должны иметь меньшую дисперсию исследуемого признака и/или меньший уровень флуктуирующей асимметрии [20]. Однако в конечном счете формируется не какой-то максимально возможный, а оптимальный для данных условий уровень гетерозиготности [4]. Действительно, в экспериментах с заводской сахалинской горбушей показано, что минимальную смертность молоди

наблюдала в потомстве родителей со средним рангом гетерозиготности [3, 21]. Кроме того, максимальная длина тела присуща молодежи из семей с промежуточной гетерозиготностью [22]. Следовательно, максимальная приспособленность характерна для особей со средним уровнем генетического разнообразия. Интересной закономерностью является снижение уровня генетической изменчивости у более крупных позвоночных животных по сравнению с мелкими [23]. Конкретно для объекта нашего исследования Межжериным и др. [24, 25] показано, что наиболее низок уровень гетерозиготности в группировке крупных рыб по сравнению со средними и мелкими горбушинами. Более высокая гомозиготность самых крупных рыб (прежде всего самцов) сопровождалась повышенной частотой аномалий в строении жаберных тычинок.

В то же время ряд исследований не подтверждают экспериментально гипотезы Лернера. В американских популяциях производителей горбуши не обнаружено статистически значимого снижения фенотипической изменчивости в ряду проранжированных по мере роста гетерозиготности выборок [11]. Кроме того, авторами указанной работы не обнаружено зависимости между уровнем гетерозиготности и величиной асимметрии (= показатель стабильности развития), определенной по меристическим и морфометрическим признакам. Проанализировав выживаемость и рост в выборках молодежи горбуши, расположенных в порядке увеличения гетерозиготности, Бичем [12] заключает, что нет связи между изменчивостью генетической и морфологической. По мнению Ефремова [14, с. 804], «... следует констатировать, что самым определенным выводом при изучении связи между гетерозиготностью по ферментным локусам и количественным признакам является вывод о неопределенности и сложности таких связей». Кроме того, автор впервые отметил неодинаковый характер влияния гетерозиготности на морфометрические признаки у особей разного пола [13, 14].

В нашем исследовании также показаны существенные отличия между самками и самцами в характере зависимости между генотипическим составом и величиной морфологического признака. Например, гомо- и гетерозиготные

по локусу G3PDH* самки статистически значимо отличаются друг от друга (2001 г.), тогда как самцы нет. Гетерозиготные по локусу FDHG* самки имели большие размеры тела, чем гомозиготные, тогда как у самцов зависимость противоположная. Из пяти локусов только генотипические группировки гена PGM-2* не различались по средним значениям длины и массы тела как у самцов, так и самок. Гомо- и гетерозиготные по некоторым генам (G3PDH*, FDHG*) группировки имели разный для самок и самцов характер различий по величине дисперсий. Следовательно, зависимость между генотипическим составом и морфологическим признаком не имеет обязательного и одинакового для каждого гена характера.

По нашему мнению, не отдельные гены и соответственно сама по себе гетерозиготность связана с размерами тела или величиной морфологической изменчивости. Более вероятен полигенный характер наследования морфологических признаков, поэтому генные комплексы (по терминологии Добжанского «коадаптированные генные комплексы» [26, 27]) определяют длину и массу особи. По мнению Добжанского [26], неодинаковые по составу генов полигенные комплексы формируются естественным отбором в соответствии с экологическими особенностями в разных участках ареала. В случае скрещивания особей разного состава генов в полигенном комплексе образуются гибридные особи, по Добжанскому преимущественно гетерозисные. Гибридные особи лососей, образующиеся в результате экспериментальных скрещиваний, действительно имеют большую стабильность развития и/или повышенную гетерозиготность [20].

Сейчас все многообразие взаимосвязи гетерозиготности с изменчивостью морфологических признаков формально сведено к четырем типам: аддитивность, доминантность, сверхдоминантность и нейтральность [28]. Ранее нами на примере популяции нерки р. Камчатка показано, что для локуса LDH-B2* показатель аддитивности (a) у самцов отрицательный, а у самок по большей части положительный [29]. Значения показателя доминирования (d) также имеют разные знаки: у самок $d < 0$, а у самцов $d > 0$. Распределение значений количествен-

ного признака по генотипам PGM-2* имеет следующий характер: у самок a и $d < 0$, а у самцов a и $d > 0$. Таким образом, взаимосвязь генотипического состава и морфологического признака у нерки зависит не только от каждого локуса, но и от полового состава выборки. При исследовании природной популяции горбуши р. Ола также показан специфичный для каждого гена характер взаимодействия его активности с такими показателями внешней морфологии горбуши, как длина и масса тела. К сожалению, низкая частота гомозиготных по редкому аллелю особей не позволяет формально отнести отмеченные закономерности к какому-то из четырех перечисленных типов [28].

Недавний математический анализ влияния гетерозиготности отдельного гена на величину изменчивости морфологического признака показал, что в случае обычно используемого усреднения однолокусных генотипов в мультилокусные группировки неизбежно возникают специфичные закономерности [30]. При аддитивности связь между гетерозиготностью и признаком отрицательная, при доминантности и сверхдоминантности — положительная, при нейтральности — нет связи. Следовательно, объединение в мультилокусные группировки оправдано для локусов со сходным типом взаимодействия уровня гетерозиготности с величиной изменчивости морфологического признака. Принципиально важным в анализе является учет полового состава выборки.

Автор выражает благодарность сотрудникам МагаданНИРО И.С. Голованову и С.Л. Марченко за любезно предоставленные сведения о морфологических признаках горбуши р. Ола.

SUMMARY. The distinctions of the average values and dispersions of the length and the weight of a body in homo- and heterozygotic groupings of five loci (G3PDH*, sMDH-B1,2*, PGDH*, FDHG* and PGM-2*) were analysed in a population of pink salmon of the river Ola. It was shown that the character of correlation between genotypical structure and morphological trait is not obligatory and identical for each gene. In our opinion polygenic complexes and not separate genes determine the morphological traits.

РЕЗЮМЕ. В популяції горбуші р. Ола проаналізовано відмінності у величинах середніх значень та дис-

персій довжини і маси тіла в гомо- і гетерозиготних угрупованнях п'яти локусів (G3PDH*, sMDH-B1,2*, PGDH*, FDHG* и PGM-2*). Показано, що залежність між фенотипічним складом і морфологічною ознакою не має обов'язкового та однакового характеру для кожного гена. На нашу думку, діяльність не окремих генів, а полігенних комплексів впливає на величину морфологічної ознаки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Голованов И.С., Марченко С.Л. Современное состояние запасов, биология, динамика численности и проблемы промысла горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* материкового побережья Охотского моря // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. — Магадан, 2001. — С. 144—151.
2. Животовский Л.А., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А. Селективные процессы по ферментным локусам у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Генетика. — 1987. — 23, № 10. — С. 1876—1883.
3. Картавцев Ю.Ф. Аллозимная гетерозиготность и морфологический гомеостаз у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Pisces: Salmonidae) // Генетика. — 1990. — 26, № 8. — С. 1399—1407.
4. Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. — М.: Наука, 1997. — 288 с.
5. Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб. — М.: Наука, 1995. — 343 с.
6. Zhivotovsky L.A., Gharret A.J., McGregor A.J., Glubokovsky M.K., Feldman M.W. Gene differentiation in pacific salmon (*Oncorhynchus sp.*): facts and models with reference to pink salmon (*O. gorbuscha*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1994. — 21, Suppl. 1. — P. 223—232.
7. Кирпичников В.С. Состояние и задачи генетических исследований популяций горбуши // Генетика в аквакультуре. — Л.: Наука, 1989. — С. 68—79.
8. Картавцев Ю.Ф. Изменчивость частот аллелей в пространстве и во времени в популяциях горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиологии. — 1991. — 31, № 3. — С. 487—495.
9. Ефремов В.В. Аллозимная изменчивость горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Сахалина // Вопр. ихтиологии. — 2002. — 42, № 3. — С. 409—417.
10. Пустовойт С.П. Генетическое разнообразие популяций североохотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиологии. — 1999. — 39, № 4. — С. 521—526.
11. Beacham T.D., Withler R.E. Heterozygosity and morphological variability of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) from southern British Columbia and Puget Sound // Can. J. Genet. Cytol. — 1985. — 27. — P. 571—579.

12. Beacham T.D., Varnavskaya N.V. Effect of parental heterozygosity on pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) embryonic and alevin survival and development at extreme temperatures // Can. J. Zool. — 1991. — 69, № 9. — P. 2485—2489.
13. Ефремов В.В. Изменчивость горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* реки Тумнин // Вопр. ихтиологии. — 1999. — 39, № 2. — С. 182—189.
14. Ефремов В.В. Связь гетерозиготности с длиной тела и весом у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Генетика. — 1999. — 35, № 6. — С. 800—806.
15. 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. — 39, № 3. — С. 402—412.
16. Manchenko G.P. Detection of enzymes on electrophoretic gels: A handbook. — CRC Press. Inc., Boca Raton, FL, 1994. — 440 p.
17. Боровиков В. STATISTICA: искусство анализа данных на компьютере. Для профессионалов. — СПб: Питер, 2001. — 656 с.
18. Лакин Г.Ф. Биометрия. — М.: Высш. шк., 1990. — 352 с.
19. Livshits G., Kobylansky E. Lerner's concept of developmental homeostasis and the problem of heterozygosity level in natural populations // Heredity. — 1985. — 55. — P. 341—353.
20. Leary R.F., Allendorf F.W., Knudsen K.L. Developmental stability and enzyme heterozygosity in rainbow trout // Nature. — 1983. — 301, № 6. — P. 71—72.
21. Картавцев Ю.Ф., Салменкова Е.А., Рубцова Г.А., Афанасьев К.И. Семейный анализ аллозимной изменчивости и ее взаимосвязь с размером тела и выживаемостью потомства у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) // Генетика. — 1990. — 26, № 9. — С. 1610—1619.
22. Дуброва Ю.Ф., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П. и др. Влияние гетерозиготности родительских пар на межсемейную компоненту изменчивости длины тела потомства у горбуши // Генетика. — 1994. — 30, № 3. — С. 411—418.
23. Межжерин С.В. Связь генетической изменчивости с размером тела у позвоночных животных // Генетика. — 2002. — 38, № 9. — С. 1252—1258.
24. Межжерин С.В. Воздействие селективного рыболовного процесса на адаптивную генетическую структуру популяций тихоокеанского лосося горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.): Автореф канд. биол. наук. — М., 1989. — 18 с.
25. Алтухов Ю.П., Межжерин С.В., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Воздействие селективного рыболовства на адаптивную генетическую и биологическую структуру популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) // Генетика. — 1989. — 25, № 10. — С. 1843—1853.
26. Dobzhansky T. Genetic of natural populations. 19. Origin of the heterosis through natural selection in populations of *Drosophila pseudoobscura* // Genetics. — 1950. — 35. — P. 288—302.
27. Ferguson M.M. Developmental stability of rainbow trout hybrids: genomic coadaptation or heterozygosity // Evolution. — 1986. — 40(2). — P. 323—330.
28. Безруков В.Ф. Гетерозиготность, генотипическая гетерогенность и количественные признаки в популяции // Журн. общ. биологии. — 1994. — 55, № 4/5. — С. 440—457.
29. Пустовойт С.П. Анализ связи между дискретными генотипическими параметрами и количественными морфологическими признаками у нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Цитология и генетика. — 2003. — 37, № 6. — С. 47—54.
30. Картавцев Ю.Ф. Связь между гетерозиготностью и количественным признаком: внутрилокусные взаимодействия и мультилокусное усреднение // Генетика. — 2005. — 41, № 1. — С. 100—111.

Поступила 01.02.06