

С.П. ПУСТОВОЙТ

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,
ул. Портовая, 18, г. Магадан, Россия

АНАЛИЗ СВЯЗИ МЕЖДУ ДИСКРЕТНЫМИ ГЕНОТИПИЧЕСКИМИ ПАРАМЕТРАМИ И КОЛИЧЕСТВЕННЫМИ МОРФОЛОГИЧЕСКИМИ ПРИЗНАКАМИ У НЕРКИ *ONCORHYNCHUS NERKA* (WALBAUM) р. КАМЧАТКА



При помощи метода Фишера-Мазера (Безруков, 1994) проанализирована зависимость четырех морфометрических признаков от генотипического состава каждого из локусов LDH-B2* и PGM-2* в нерестовой популяции нерки р. Камчатка. Для первого локуса значения *a*-параметра (характеристика аддитивности аллелей) трех признаков из четырех у самок положительны, а у самцов для всех признаков отрицательны. Для второго локуса зависимость обратная. Параметр влияния доминирования (*d*-параметр) у самок по обоим локусам отрицательный, а у самцов по большей части положительный. Показано, что взаимосвязь генотипического состава и морфологического признака зависит не только от каждого локуса, но и от полового состава особей. Не отмечено снижения варьирования (дисперсии) морфологического признака у гетерозиготных особей по сравнению с гомозиготными.

© С.П. ПУСТОВОЙТ, 2003

Введение. Проблема анализа взаимной зависимости морфологических признаков, имеющих непрерывный характер варьирования, и дискретной генетической изменчивости — одна из фундаментальных проблем биологии. Сложность такого анализа заключается в том, что дискретные (генетические) признаки позволяют однозначно классифицировать особей на небольшое число групп. При непрерывной изменчивости подобное разделение невозможно [1]. На раннем этапе развития генетики оценка роли непрерывной и дискретной изменчивости в эволюции была предметом острой дискуссии [2, 3]. Компромисс был достигнут в рамках теории мультифакторных (полигенных) систем, подробно разработанной К. Мазером. Первый случай явного сцепления между полигенами, определявшими непрерывно варьирующую величину — массу семян, и дискретным признаком, определявшим окраску цветка у фасоли, был описан Саксом (Sax, 1923, цит. по [1]). Средняя масса семян в выборке была пропорциональна числу представленных в генотипе аллелей Р. Несколько позже Р. Фишер и К. Мазер [1] предложили параметры для описания влияния генотипического состава одного локуса на фенотип особи. Один параметр (*d*) отражает фенотипическое различие между двумя гомозиготами AA и aa, другой (*h* или *a*) — отклонение фенотипа гетерозиготы Aa от среднего значения морфологического параметра (*m*) между гомозиготами AA и aa.

Анализу взаимодействия дискретных и непрерывных признаков у живых организмов посвящено множество работ (см. обзоры [1, 4, 5]). Достаточно динамично развивающуюся отрасль генетики, занимающуюся изучением количественных признаков, предложено называть биометрической генетикой [6]. Говоря о лососевых рыбах, необходимо отметить исследования генетиков университета штата Монтана (г. Миссула, США), проведенных на некоторых видах рода благородные лососи р. Salmo. Их исследования носили специализированный характер — оценка взаимосвязи гетерозиготности и величины флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков. Обнаружена отрицательная корреляция между величиной гетерозиготности и показателем флуктуирующей асимметрии (ФА) билатеральных признаков [7–10]. Интерпретация фактов укладывалась в концепцию генетичес-

кого гомеостаза Лернера (Lerner, 1954, цит. по [11]). По мнению Лернера, сами гетерозиготные особи имеют меньшую морфологическую изменчивость, чем гомозиготы, поскольку они обладают большей стабильностью в развитии. Другим объяснением служит концепция наличия геномных коадаптаций (комбинаций сцепленных генов), которые определяют фенотипическую изменчивость (Dobzhansky, 1970, цит. по [11]). Разрушение геномных коадаптаций приводит к снижению стабильности развития особи и соответственно к увеличению морфологической изменчивости (в частности уровня ФА).

Среди видов рода тихоокеанские лососи наиболее исследованным (в интересующем нас аспекте) является горбуша. Анализ, проведенный на североамериканских популяциях горбуши, не выявил корреляции между генетическими и морфологическими признаками [12, 13]. Ефремов [14, 15] на примере популяции р. Тумнин, а также сборов неполовозрелых особей в море пришел к выводу, что связь аллельных вариантов генов с размерами тела у горбуши определяется непосредственно вкладом гетерозиготности, а не сцепленными с ними генами. Кроме того, на рассматриваемую зависимость заметно влияет половой состав. В исследованиях молоди горбуши показана зависимость между размерами, стабильностью морфотипа и гетерозиготностью [16–18]. При изучении североохотоморских популяций горбуши обнаружен независимый характер варьирования генетической и фенетической изменчивости в ее популяциях [19]. Для другого вида, нерки, упомянем работу Романова и Паренского [20]. В популяции оз. Азабачьего ими исследована связь показателей морфологической изменчивости (уровня асимметрии) с гетерозиготностью локусов LDH-B2* и PGM-2*. Между асимметричными и симметричными особями не обнаружены различия по степени гетерозиготности. Следует упомянуть, что ранее было найдено влияние физико-химических параметров нерестилищ на распределение генотипов указанных локусов у производителей, размножающихся на нерестилищах оз. Азабачьего [21].

В подавляющем большинстве работ, анализирующих связь между гетерозиготностью и

уровнем морфологической изменчивости, выборки ранжируют по числу гетерозиготных генотипов разных локусов (0, 1, 2, 3, ... гетерозигот). Каждую группу объединяет только одно — определенное число гетерозигот. Однако, что это за локусы, как они взаимодействуют друг с другом, каков биологический состав особей в выборке и прочее — не анализируется. Недавно Безруков [22–24] математически проанализировал уже упоминавшиеся идеи анализа Фишера-Мазера. Для каждого генотипа одного локуса определяется среднее арифметическое значение и дисперсия количественного (морфологического) признака. Полученные на их основе цифры позволяют найти параметры, определяющие тип зависимости количественного признака от генотипов (нейтральность, аддитивность, доминирование, сверхдоминирование). Однако экспериментальной проверки данного метода применительно к рыбам нам не известно.

Цель работы — проанализировать при помощи метода Фишера-Мазера зависимость количественных признаков от генотипического состава в нерестовой популяции нерки р. Камчатка.

Материал и методика. Выборки нерки из притоков р. Камчатки собраны в период с 1987 по 1990 гг. Анализ генетической структуры нерки р. Камчатки опубликован ранее [25–27].

Производители нерки различаются по размерам тела в зависимости от количества лет, проведенных в море [28, 29]. Обычно выделяют мелких, средних и крупных самцов, а также средних и крупных самок. Соотношение рыб из данных размерных группировок в выборках из разных мест реки и/или за разные годы определяет средний размер, вес и прочее в выборке. Однако границы размерных классов сохраняются в любом случае, поскольку размер рыбы окончательно формируется во время морского нагула. Для устранения влияния возраста на размерную изменчивость нами выбраны одновозрастные классы рыб: крупные самки с длиной тела больше 53,0 см, крупные самцы больше 58,5 см. Для рыб этих размерных классов характерно унимодальное распределение морфологических признаков, близкое к нормальному [25]. В анализ включались морфометрические признаки, обычно используе-

мые в ихтиологических исследованиях: длина тела от конца рыла до начала развилки лучей хвостового плавника (L), наибольшая высота тела (H), толщина тела (B) и вес целой рыбы (W). Генетическими признаками служили генотипы двухаллельных локусов — лактатдегидрогеназа (LDH-B2*) и фосфофруктокиназы (PGM-2*). На первом этапе работы среди всего материала выделяли группировки рыб в зависимости от генотипического состава. Первая выборка — гомозиготы LDH-B2*100,100 или PGM-2*100,100, во второй — гетерозиготы LDH-B2*100,110 или PGM-2*100,105, третья — гомозиготы LDH-B2*110,110 или PGM-2*105,105. Классификацию особей по каждому локусу проводили отдельно и независимо друг от друга. В этих группах подсчитаны основные статистические значения для всех морфологических признаков: среднее арифметическое ($\bar{x}$), дисперсия (σ^2), статистическая ошибка среднего арифметического ($\sigma_{\bar{x}}$) [30]. Для каждого морфологического признака определены *mad*-параметры: *m* — невзвешенное среднее значение

$$m = \frac{(x_{11} + x_{22})}{2},$$

a — характеристика аддитивности аллелей

$$a = \frac{(x_{11} - x_{22})}{2},$$

d — эффект взаимодействия (доминантность) аллелей у гетерозигот

$$d = x_{12} - m,$$

где x_{11} — значения морфологического признака у гомозигот LDH-B2*100,100 или PGM-2*100,100, а x_{22} — гомозигот LDH-B2*110,110 или PGM-2*105,105, x_{12} — гетерозигот LDH-B2*100,110 или PGM-2*100,105. Величина *m* является средним генотипическим значением, служащим «точкой отсчета» при анализе. Каждый отдельный аллель характеризует *a*-параметр, каждое индивидуальное сочетание аллелей — *d*-параметр [24]. В зависимости от значений *mad*-параметров Безруков выделяет следующие возможные типы взаимодействия дискретного (генетического) и непрерывного (морфологического) признаков: нейтральность ($d = a = 0$, $x_{11} = x_{12} = x_{22}$), аддитивность ($d = 0$, $a > 0$, $x_{11} > x_{12} > x_{22}$), доминирование ($d = a > 0$,

$x_{11} = x_{12} > x_{22}$), сверхдоминирование ($d > 0$, $a = 0$, $x_{11} < x_{12} > x_{22}$). Алгебраические знаки ($>$ или $=$) следует понимать в статистическом смысле (т.е. принимается или нет нулевая гипотеза).

Поскольку сами по себе величины *a*- и *d*-параметров не могут указывать на их статистическую значимость, необходимо определять степень отличия соответствующих морфологических признаков и оценивать ее подходящим статистическим тестом. Для *a*-параметра нужно сравнить признаки в генотипических группах x_{11} и x_{22} , что делалось при помощи непараметрического теста Манна-Уитни. Непараметрический тест выбран из-за того, что в 20 % генотипических групп распределение значений разных признаков (в основном «В») не соответствовало нормальному. Для *d*-параметра сравнивали средние значения морфометрических признаков в генотипической группе x_{12} и *m* при помощи одностороннего критерия Стьюдента. Использование этого теста обусловило нахождение значений дисперсии (σ^2_m) (по формуле для взвешенной дисперсии [30]) и статистической ошибки. Дисперсии признаков в генотипических группах сравнивали при помощи F-теста Фишера.

Результаты исследований и их обсуждение. Величины морфологических признаков в генотипических группах для локусов LDH-B2* и PGM-2* приведены в табл. 1 и 2 соответственно. Статистически достоверные отличия по значениям морфологических признаков между генотипическими группами отмечены только у самцов в следующих случаях. Гетерозиготные по локусу LDH-B2*100,110 рыбы отличаются от гомозиготных *110,110 по значениям признака В ($U = 591$, $p = 0,021$), а от гомозиготных *100,100 по признакам Н ($U = 5142$, $p = 0,038$) и W ($U = 7086$, $p = 0,046$). Самцы из генотипических групп *100,100 и *110,110 различаются по толщине тела В ($U = 2125$, $p = 0,032$). Дисперсии морфологических признаков в генотипических группах неодинаковы в перечисленных ниже сочетаниях. В генотипических группах локуса LDH-B2* дисперсия признака L у гомозиготных (*100,100) самок больше, чем у гомозиготных по альтернативному аллелю ($F = 2,95$, $p < 0,01$). У самцов дисперсия признака В у гомозигот *110,110 больше, чем у гетерозигот *100,110 ($F = 3,44$, $p < 0,01$) и

Таблица 1

Статистические оценки морфологических признаков в генотипических группах локуса LDH-B2*

Генотип и признак	Самки				Самцы			
	Количество	$\bar{x}$	σ^2	К-С тест	Количество	$\bar{x}$	σ^2	К-С тест
*100, 100								
L	166	57,689	6,319	0,078	166	64,311	8,910	0,079
H	152	13,045	0,775	0,085	143	16,200	2,962	0,076
B	166	7,587	0,812	0,165*	166	6,569	1,183	0,169*
W	166	2,273	0,330	0,083	166	3,099	0,239	0,111*
*100, 100								
L	95	57,300	3,257	0,104	100	64,829	7,496	0,079
H	84	13,051	0,633	0,117	86	16,721	2,707	0,073
B	95	7,673	0,737	0,164*	100	6,590	1,000	0,202*
W	95	2,230	0,082	0,086	100	3,224	0,310	0,120
*100, 100								
L	20	57,300	2,168	0,219	18	64,333	5,588	0,167
H	20	12,895	0,602	0,132	17	16,723	2,281	0,106
B	20	7,675	0,507	0,226	18	7,056	0,291	0,263
W	20	2,182	0,075	0,125	18	3,111	0,281	0,102

Примечание. $\bar{x}$ — средняя арифметическая величина; σ^2 — дисперсия, К-С тест — тест Колмогорова-Смирнова на соответствие эмпирических частот теоретически рассчитанным по нормальному закону.

Таблица 2

Статистические оценки морфологических признаков в генотипических группах локуса PGM-2*

Генотип и признак	Самки				Самцы			
	Количество	$\bar{x}$	σ^2	К-С тест	Количество	$\bar{x}$	σ^2	К-С тест
*100, 100								
L	174	57,425	4,037	0,118*	187	64,550	7,750	0,072
H	157	13,035	0,778	0,083	163	16,606	2,817	0,082
B	174	7,570	0,838	0,146*	187	6,624	1,013	0,160*
W	174	2,248	0,100	0,089	187	3,171	0,294	0,069
*100, 100								
L	80	57,518	6,033	0,086	71	64,511	8,519	0,110
H	74	13,004	0,549	0,146	61	16,009	2,561	0,064
B	85	7,704	0,549	0,230*	71	6,601	0,993	0,206*
W	85	2,255	0,096	0,102	71	3,100	0,182	0,100
*100, 100								
L	27	58,241	8,065	0,204	26	64,058	11,247	0,161
H	25	13,128	0,820	0,120	22	16,159	3,621	0,103
B	26	7,715	0,915	0,136	26	6,504	1,793	0,147
W	26	2,269	0,092	0,077	26	3,075	0,320	0,182

Таблица 3

mad-Характеристики локусов LDH-B2* и PGM-2* в популяции нерки р. Камчатка

Количество	Признак	<i>m</i>	σ^2_m	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>p</i>	<i>t</i>
LDH-132* ♀♀							
281	L	57,495	5,890	0,194	-0,195	0,482	0,829
256	H	12,970	0,757	0,075	-0,081	0,487	0,792
281	B	7,631	0,779	-0,044	-0,042	0,619	0,409
281	W	2,227	0,300	0,045	-0,003	0,144	0,068
LDH-B2* ♂♂							
284	L	64,322	8,567	-0,011	0,507	0,870	1,564
246	H	16,462	2,460	-0,262	0,259	0,288	1,272
284	B	6,812	1,091	-0,243	-0,223	0,032*	1,891*
284	W	3,105	0,243	-0,006	0,119	0,905	1,891*
PGM-2* ♀♀							
281	L	57,833	4,564	-0,408	-0,315	0,410	1,041
256	H	13,082	0,784	-0,046	-0,078	0,719	0,762
281	B	7,643	0,848	-0,073	-0,067	0,593	0,611
281	W	2,258	0,099	-0,010	-0,003	0,749	0,075
PGM-2* ♂♂							
284	L	64,308	8,164	0,246	0,207	0,205	0,537
246	H	16,383	2,910	0,224	0,374	0,185	1,612
284	B	6,564	1,106	0,060	-0,037	0,447	0,277
284	W	3,123	0,297	0,048	0,023	0,165	0,383

Примечание. *P* — значение теста Манна-Уитни для сравнения значений признаков в генотипических группах x_{11} и x_{22} (значимость *a*-параметра); *t* — показания *t*-теста Стьюдента для сравнения среднего значения признака в группе гетерозигот и величины *m* (значимость *d*-параметра).

гомозигот *100,100 ($F = 4,07$, $p < 0,01$). Для локуса PGM-2* у самок сравниваемые параметры разные только для признака L в группах альтернативных гомозигот ($F = 1,99$, $p < 0,05$). У самцов признак B более изменчив в группе *105,105 по сравнению с гетерозиготными рыбами *100,105 ($F = 1,81$, $p < 0,05$) и гомозиготными *100,100 ($F = 1,76$, $p < 0,05$). Кроме того, дисперсия признака W больше у гомозигот *100,100, чем у гетерозигот ($F = 1,75$, $p < 0,05$).

В табл. 3 приведены *mad*-параметры нерестовой нерки р. Камчатка. Рассмотрим *mad*-параметры отдельно для каждого локуса с учетом полового состава.

Локус LDH-B2*. У самок *a*-параметр отрицателен для признака B, для остальных — положителен (табл. 1). Это означает, что средние значения признаков L, H и W больше в выборке гомозигот *100,100, нежели гомозигот *110,110, тогда как для B картина обратная (табл. 3). Однако указанные отличия статистически недостоверны. У самцов значения *a*-параметров отрицательны для всех признаков. Статистически значимым этот параметр можно считать только для признака B, т.е. толщина тела самцов больше в выборке гомозигот *110,110, чем *100,100 (табл. 1 и 3.).

Значение *d*-параметра у самок для всех признаков отрицательно. Однако различия

между средними значениями каждого из признаков и соответствующим значением m недостоверны. У самцов отрицательное значение d -параметра показано для признака В, в остальных случаях $d > 0$. Амплитуда значений a - и d -параметров для разных признаков у самцов больше, чем у самок. Средние значения признаков В и W у самцов отличаются от соответствующих значений m (табл. 3), что может указывать на значимость d -параметра.

Таким образом, статистически значимые a - и d -параметры отмечены в следующих случаях. У самцов для признаков В $a < 0$ и $d < 0$. Такое сочетание параметров позволяет предполагать наличие доминирующего влияния аллеля LDH-B2*110 на этот признак. Действительно, средняя толщина тела самцов в выборке гомозигот LDH-B2*110,110 больше, чем в выборках гетерозигот LDH-B2*100,110 и гомозигот LDH-B2*110,100 (табл. 3). Для признака W у самцов отмечена значимая величина d -параметра. Поскольку для этого признака $a = 0$, то возможно влияние эффекта сверхдоминирования. Возможно по этой причине средний вес самцов наибольший в выборке гетерозигот по сравнению с выборками гомозигот (табл. 3).

Локус PGM-2*. У самок все значения a -параметров отрицательны (табл. 3). Несмотря на значительную амплитуду значений этого параметра для разных признаков, не отмечено ни в одном случае достоверных отличий между значениями признаков в выборках гомозигот PGM-2*100,100 и PGM-2*105,105. У самцов все значения a -параметров положительны, но также статистически незначимы. Выявленная закономерность свидетельствует о том, что у самок средние значения всех четырех признаков больше в выборке гомозигот *105,105 по сравнению с аналогичными показателями для гомозигот *100,100 (табл. 3). У самцов картина обратная. У самок все значения d -параметра отрицательны, тогда как у самцов значение этого параметра отрицательно только для В.

Проведенное исследование обнаружило разные значения mad -параметров морфологических признаков в зависимости от генотипического состава каждого локуса и от полового состава. Иначе говоря, влияние как разных гомозигот, так и гетерозигот каждого локуса у самок и самцов на количественный признак не совпа-

дает. Например, для локуса LDH-B2* у самок для признака L $a = 0,194$, тогда как для локуса PGM-2* $a = -0,408$. Для самцов $a = -0,011$ и $a = 0,246$ соответственно. d -Параметр этого же признака у самок по частотам локуса LDH-B2* равен $-0,195$, а для локуса PGM-2* $d = -0,315$. Для самцов $d = 0,507$ и $d = 0,207$ соответственно. Видно, что не совпадают не только величины рассмотренных параметров, но зачастую и знаки (+ или -). Следовательно, однозначное влияние гетерозиготности можно обнаружить только в генотипически гомогенных группах одного локуса отдельно для самок и самцов. В этом случае из общей дисперсии признака исключается влияние генотипической дисперсии, обусловленной наличием разнополых особей с разными генотипами. По этой причине сравнивается только негенотипическая дисперсия, обусловленная всеми иными факторами.

Как видно из табл. 1–3, сама по себе величина mad -параметров никак не связана со статистически значимыми различиями по количественным признакам между генотипически неодинаковыми выборками. Возможной причиной может быть слабое влияние локусов LDH-B2* и PGM-2* на исследованные морфологические признаки. Однако следует отметить неслучайный характер выбора именно этих локусов. Кроме того, что они используются во всех популяционно-генетических исследованиях нерки, показано неодинаковое влияние отбора на распределение их генотипов. На примере популяции оз. Азабачье доказано присутствие эффекта сверхдоминирования для поддержания полиморфизма по локусу PGM-2* [21]. Распределение генотипов локуса LDH-B2* носит более нейтральный характер. Найденные нами mad -параметры дополняют упомянутое наблюдение следующим образом. Для локуса LDH-B2* значения a -параметров (показатель аддитивности) всех промеров у самцов отрицательны, а у самок по большей части положительны. Значения показателя доминирования (d -параметра) имеют прямо противоположные знаки: у самок $d < 0$, а у самцов в большинстве случаев $d > 0$. Распределение значений количественного признака по генотипам PGM-2* носит иной характер: у самок a и $d < 0$, а у самцов в подавляющем боль-

шинстве случаев a и $d > 0$. Данное наблюдение указывает: 1) существует однонаправленная зависимость в распределении средних значений признака в генотипических группах; 2) вектор такой связи у самок и самцов прямо противоположный. Однако поскольку не для всех признаков отмечен статистически значимый характер такой взаимосвязи, то необходимы дополнительные исследования.

Значения a - и d -параметров специфичны не только для каждого локуса, но зачастую и для каждого морфологического признака отдельно для самок и самцов, поэтому объединение особей в группировки с 0, 1, 2, 3, ... гетерозиготами может дать противоречивые результаты. Создание выборки из генотипически гетерогенных (например, гетерозиготных по нескольким локусам) особей может приводить к взаимной модификации общей связи гетерозиготности с параметрами количественного признака [23]. Правильное объединение возможно только в том случае, если предварительно выявить гены, воздействие которых на признак сходно (т.е. они имеют совпадающие mad -параметры). Именно в таких группах следует искать полигенные корреляции с морфологическими признаками.

Ранее упоминалась гипотеза Лернера, объясняющая связь гетерозиготности с морфологическими признаками. Одно из положений этой гипотезы говорит, что у гетерозиготных особей в среднем дисперсия морфологического признака меньше, чем у гомозиготных. По нашим данным видно, что гетерозиготные особи редко имеют большие размеры, вес и другие морфологические признаки, чем гомозиготные. Кроме того, дисперсия морфологического признака у гетерозиготных по каждому локусу особей не отличается от дисперсии у гомозиготных особей. Следовательно, результаты нашего исследования не подтверждают гипотезу Лернера. Необходимы дополнительные экспериментальные проверки как этой, так и иных теорий, в том числе с использованием примененного нами методического подхода.

Выводы. Взаимосвязь генотипического состава и морфологического признака у нерки р. Камчатки зависит не только от каждого локуса, но и от полового состава особей. Не отмечено статистически достоверного снижения

изменчивости (дисперсии) морфологического признака у гетерозиготных особей по сравнению с гомозиготными.

SUMMARY. Correlation of m , a , d quantitative parameters with a genotypic composition of LDH-B2* and PGM-2* loci in spawned population of the sockeye salmon from the Kamchatka river has been analysed with the Fisher-Mather method (Bezrukov, 1994). Different values of m , a , d parameters were revealed for morphological characters depending on: 1) genotypic composition on each locus, 2) sexual composition of the population. The simple influence of heterozygosity was found on one locus for females and males separately.

РЕЗЮМЕ. За допомогою метода Фішера-Мазера (Безруков, 1994) проаналізовано залежність чотирьох морфометричних ознак від генотипового складу кожного з локусів LDH-B2* та PGM-2* у нерестовій популяції нерки р. Камчатка. Для першого локуса значення a -параметра (характеристика адитивності алелів) трьох ознак з чотирьох у самиць позитивні, а у самців для всіх ознак — від'ємні. Для другого локуса залежність обернена. Параметр впливу домінування (d -параметр) у самиць за обома локусами від'ємний, а у самців в основному позитивний. Показано, що взаємозв'язок генотипового складу та морфологічні ознаки залежать не тільки від кожного локуса, але й від статевого складу особин. Не відзначено зниження варіювання (дисперсії) морфологічної ознаки у гетерозиготних особин порівняно з гомозиготними.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. — М.: Мир, 1985. — 463 с.
2. Гайсинович А.Е. Зарождение и развитие генетики. — М.: Наука, 1988. — 424 с.
3. Mayr E. The growth of biological thought. Diversity, evolution and inheritance. — Harvard: Univ. Press., 1982. — 974 p.
4. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. — М.: Наука, 1989. — 328 с.
5. Животовский Л.А. Интеграция полигенных систем в популяциях. Проблемы анализа комплекса признаков. — М.: Наука, 1984. — 183 с.
6. Фолкнер Д.С. Введение в генетику количественных признаков. — М.: Агропромиздат, 1985. — 486 с.
7. Danzman R.G., Ferguson M.M., Allendorf F.W. Does enzyme heterozygosity influence developmental rate in rainbow trout? // Heredity. — 1985. — 56. — P. 417–425.
8. Danzman R.G., Ferguson M.M., Allendorf F.W., Knudsen K.K. Heterozygosity and developmental rate in a strain of rainbow trout (*Salmo gairdneri*)// Evolution. — 1986. — 40, № 1. — P. 86–93.
9. Ferguson M.M. Developmental stability of rainbow trout hybrids: genomic coadaptation or heterozygosity// Evolution. — 1986. — 40, № 2. — P. 323–330.

10. Leary R.F., Allendorf F.W., Knudsen K.L. Genetic, environmental, and developmental causes of meristic variation in rainbow trout // *Acta Zool. Fennica*. — 1992. — **191**. — P. 79–95.
11. 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.
12. Beacham T.D., Withler R.E. Developmental stability and heterozygosity in chum (*Oncorhynchus keta*) and pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) salmon // *Can. J. Zool.* — 1987. — **65**. — P. 1823–1826.
13. 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.
14. Ефремов В.В. Изменчивость горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* реки Тумнин // *Вопр. ихтиологии*. — 1999. — **39**, № 2. — С. 182–189.
15. Ефремов В.В. Связь гетерозиготности с длиной тела и весом у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // *Генетика*. — 1999. — **35**, № 6. — С. 800–806.
16. Дуброва Ю.Е., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П. и др. Влияние гетерозиготности родительских пар на межсемейную компоненту изменчивости длин тел потомства у горбуши // *Генетика*. — 1994. — **30**, № 3. — С. 411–418.
17. Картавцев Ю.Ф. Аллозимная гетерозиготность и морфологический гомеостаз у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Pisces: Salmonidae) // *Генетика*. — 1990. — **26**, № 8. — С. 1399–1407.
18. 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.
19. Агапова Г.А., Пустовойт С.П. Генетическая и фенетическая изменчивость популяций азиатской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // *Экология*. — 1999. — № 1. — С. 42–48.
20. Романов Н.С., Паренский В.А. Связь внутривидового уровня флуктуирующей асимметрии с гетерозиготностью по некоторым биохимическим маркерам у красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // *Генетика*. — 1997. — **33**, № 5. — С. 687–692.
21. Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. — М.: Наука, 1997. — 288 с.
22. Безруков В.Ф. Алгебраические закономерности соотношения гетерозиготности со средним значением и дисперсией количественного признака // *Генетика*. — 1989. — **25**, № 7. — С. 1310–1319.
23. Безруков В.Ф. Гетерозиготность, генотипическая гетерогенность и количественные признаки в популяции // *Журн. общ. биологии*. — 1994. — **55**, № 3/4. — С. 440–457.
24. Безруков В.Ф. Сопряженная изменчивость количественных и качественных признаков: однолокусная трехаллельная модель // *Цитология и генетика*. — 1999. — **33**, № 6. — С. 3–8.
25. Пустовойт С.П. Морфологическая дифференциация популяций нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) р. Камчатка // *Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии*. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1992. — С. 127–136.
26. Пустовойт С.П. Генетическая гетерогенность нерестового стада нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) р. Камчатки // *Генетика*. — 1993. — **29**, № 5. — С. 807–818.
27. Пустовойт С.П. Внутривидовая генетическая изменчивость и межвидовая дифференциация азиатской нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // *Генетика*. — 1994. — **30**, № 1. — С. 101–106.
28. Бугаев В.Ф. Азиатская нерка. — М.: Колос, 1995. — 464 с.
29. Коновалов С.М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. — Л.: Наука, 1980. — 238 с.
30. Лакин Г.Ф. Биометрия. — М.: Высш. шк., 1990. — 352 с.

Поступила 27.06.02