

АНАЛИЗ ВЗАИМОСВЯЗИ ГЕТЕРОЗИГОТНОСТИ И ВЕЛИЧИНЫ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ ГОРБУШИ (*ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*)

С.П. Пустовойт

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

Приведены результаты изучения связи между величиной флуктуирующей асимметрии (ФА) и показателем гетерозиготности в популяции горбуши р.Ола (северное побережье Охотского моря). Наши данные подтверждают вывод В.М. Захарова (1987) о том, что степень связи гетерозиготности, найденной по аллозимной изменчивости, с величиной ФА зависит от выбора как морфологического признака, так и локусов. Так, по величине ФА, найденной по числу лучей в грудных плавниках, нет различий между группировками, проранжированными по мере роста гетерозиготности. А величина ФА, подсчитанная по числу лучей в брюшных плавниках, статистически значимо снижается по мере роста гетерозиготности.

Ключевые слова: флуктуирующая асимметрия, гетерозиготность, горбуша.

В предыдущих сообщениях (Пустовойт, 2007, 2010) проанализирована внутривидовая изменчивость показателя флуктуирующей асимметрии (ФА) у горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) р. Ола (северное побережье Охотского моря). Обнаружена внутривидовая изменчивость – снижение величины ФА в более поздних по срокам нерестового хода выборках по сравнению с более ранними. Кроме того, более многочисленные нечетные поколения горбуши (2005 и 2007 гг.) имеют в среднем меньшие значения ФА по числу лучей в парных плавниках, чем малочисленные четные (2006 и 2008 гг.). Помимо изучения собственно величины ФА в популяциях как горбуши, так и других животных существует давняя проблема оценки взаимосвязи величины ФА и уровня генетической изменчивости (Захаров, 1987). Наибольшее число экспериментальных работ по семейству лососевых (*Salmonidae*, *Salmoniformes*) выполнено на видах рода благородные лососи (*Salmo*). В работах Лири с соавт. (Leary *et al.*, 1983, 1984) на примере нескольких видов разводимых форелей обнаружено наличие отрицательной корреляции между уровнем ФА и гетерозиготностью по аллозимным генам. Авторы полагают, что

найденная закономерность должна быть общей для остальных видов лососевых рыб. Дальнейшие исследования лососей не всегда подтверждали высказанные Лири закономерности (Казаков и др., 1989; Артамонова, 2007).

Горбуша была первым видом рода тихоокеанские лососи (*Oncorhynchus*), взятым для экспериментальной проверки теоретических гипотез. Особенности биологии этого вида (высокая численность в краткий период нерестового хода, двухлетняя возрастная структура и связанное с этим наличие неперекрывающихся четных и нечетных поколений) позволили считать этот вид удобным для исследований ФА. В выборках американской кеты, а также у горбуши, размножающейся в реках Британской Колумбии (Канада), не было обнаружено ассоциаций между индивидуальной гетерозиготностью по 13 локусам и величиной ФА по четырем морфологическим признакам (Beacham, Withler, 1985, 1987). Авторы пришли к выводу, что нет статистически значимой зависимости между стабильностью развития (оцениваемой по величине ФА) и гетерозиготностью. В популяциях горбуши на Сахалине также не найдено статистически достоверной корреляции

между индивидуальной гетерозиготностью и средним числом асимметричных признаков у особи (Межжерин, 1989). Более тщательные многолетние изыскания известны для нерки оз. Дальнего (Романов, Паренский, 1997). Авторы указывают на отсутствие различий в уровне гетерозиготности двух исследованных локусов между асимметричными и симметричными особями. Таким образом, существуют неоднозначные оценки взаимосвязи величины ФА и гетерозиготности у видов из двух родов семейства лососевых рыб.

Цель работы – проанализировать связь между величиной ФА и гетерозиготностью у самок и самцов горбуши р. Ола (северное побережье Охотского моря).

Материал и методы

Материал собирался во время нерестового хода горбуши в июле каждого года в период с 2005 по 2008 гг. в устье р. Ола. На сезонном наблюдательном пункте МагаданНИРО собирались выборки по 100 шт. один раз в пять дней. Выбор данной популяции определен тем, что она имеет максимальную численность среди прочих, размножающихся в других реках Тауйской губы (Марченко и др., 2004).

Для генетического анализа отбирались пробы скелетных мышц, хранившихся до обработки в замороженном состоянии. Методом электрофореза в блоках 5 %-го полиакриламидного геля исследована генетическая изменчивость следующих локусов: глицерол-3-фосфатдегидрогеназа (*G3PDH**100, *110), малатдегидрогеназа (*sMDH-B1,2**100, *110, *90), 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (*PGDH**100, *95, *90, *105), формальдегиддегидрогеназа (*FDHG**100, *105, *95), фосфоглюкомутаза (*PGM-2**100, *110) (Пустовойт, 2006). Обозначения аллозимных локусов и аллелей даны в соответствии с номенклатурой генов, кодирующих белки у рыб (Shaklee *et al.*, 1990; Алтухов и др., 1997). Для гистохимического выявления активности ферментов в блоках геля использовали сводку Г.П. Манченко (Manchenko, 1994) и Эберсолда (Aebersold *et al.*, 1987). При интерпретации зимограмм изолюкусов *sMDH-B1,2** следовали генетической модели, предполагающей наличие 2 дублированных локусов с

двумя аллелями у каждого, продукты которых обладают одинаковой электрофоретической подвижностью и имеют равные частоты (Гагальчий, 1986). В данном исследовании изучались гомо- и гетерозиготные особи без определения частот генов. В указанных генотипических группировках подсчитывалась величина ФА по числу лучей в парных плавниках. Для оценки величины ФА использована формула дисперсии: $\sigma^2 = \Sigma(d - Md)^2 / (n - 1)$, где *Md* – среднее значение отклонений от симметрии в выборке, *d* – величина асимметрии каждой особи, *n* – число особей в выборке (Захаров, Зюганов, 1980; Кожара, 1985). Оценка достоверности различий в величине ФА проводилась при помощи F-теста Фишера (Лакин, 1990).

Результаты и обсуждение

Рассмотрим сначала однолокусные сравнения отдельно для самок и самцов.

*G3PDH**. В большинстве случаев сравнения выборок нечетного поколения величина ФА в гетерозиготных группировках меньше, чем в гомозиготных (исключение – ФА для брюшных плавников у самцов). Статистически значимая разница найдена только для величины ФА у самок нечетного поколения по числу лучей в брюшных плавниках. Для выборок четного поколения не прослеживается однозначной зависимости (табл. 1).

*sMDH-B1,2**. Соотношение величины ФА в гомо- и гетерозиготных группировках выборок нечетного поколения прямо противоположное к таковому для предыдущего локуса, т. е. показатель ФА у гетерозиготных особей больше, чем у гомозиготных. Отмеченная разница статистически значима для ФА по числу лучей в грудном плавнике. Небольшое число гетерозиготных по локусу особей четной генерации не позволяет выявить какую-либо закономерность (табл. 1).

*PGDH**. В 5 случаях из 6 обнаружено статистически значимое снижение величины ФА в гетерозиготных группах горбуши нечетного поколения по сравнению с гомозиготными. Только по числу лучей в брюшном плавнике у самцов отмеченная разница не достигает статистически значимой величины. В 4 случаях из 6 аналогичная закономерность прослежи-

Таблица 1

Величины ФА в гомо- и гетерозиготных группировках у горбуши р. Ола

| Локус | Пол | Нечетные поколения | | | | Четные поколения | | | |
|------------|-----|--------------------|------------------------------------|----------------------|------------------------------------|--------------------|----------------------------------|----------------------|----------------------------------|
| | | гомозиготные особи | | гетерозиготные особи | | гомозиготные особи | | гетерозиготные особи | |
| | | n | грудной плавник | n | грудной плавник | n | грудной плавник | n | грудной плавник |
| | | | брюшной плавник | | брюшной плавник | | брюшной плавник | | брюшной плавник |
| G3PDH* | F+M | 730 | 0,649 ± 0,0170 0,569 ± 0,0149 | 55 | 0,595 ± 0,0567 0,537 ± 0,0512 | 173 | 1,121 ± 0,0603 0,621 ± 0,0334 | 25 | 1,340 ± 0,1895 0,583 ± 0,0825 |
| | F | 386 | 0,652 ± 0,0235 0,564 ± 0,0638* | 30 | 0,616 ± 0,1291 0,451 ± 0,0582* | 93 | 1,017 ± 0,0746 0,577 ± 0,0423 | 14 | 1,168 ± 0,1890 0,740 ± 0,1398 |
| | M | 344 | 0,644 ± 0,0246 0,582 ± 0,0222 | 25 | 0,583 ± 0,0825 0,640 ± 0,0905 | 81 | 1,120 ± 0,0943 0,636 ± 0,0499 | 11 | 1,091 ± 0,2326 0,331 ± 0,0705 |
| sMDH-B1,2* | F+M | 680 | 0,624 ± 0,0169* 0,566 ± 0,0153 | 105 | 0,774 ± 0,0534* 0,582 ± 0,0401 | 182 | 1,159 ± 0,0608 0,587 ± 0,0524 | 16 | 1,050 ± 0,1856 0,829 ± 0,1466 |
| | F | 360 | 0,620 ± 0,0232* 0,547 ± 0,0204 | 57 | 0,805 ± 0,0754* 0,564 ± 0,0528 | 100 | 1,097 ± 0,0776 0,531 ± 0,0375 | 7 | 0,619 ± 0,1654 1,619 ± 0,4327 |
| | M | 320 | 0,624 ± 0,0246* 0,589 ± 0,0232 | 48 | 0,751 ± 0,0767* 0,563 ± 0,0575 | 82 | 1,248 ± 0,0975 0,649 ± 0,0507 | 9 | 1,028 ± 0,2423 0,250 ± 0,0589 |
| PGDH* | F+M | 753 | 0,655 ± 0,0169* 0,575 ± 0,0148* | 33 | 0,403 ± 0,0497* 0,383 ± 0,0479* | 181 | 1,155 ± 0,0607 0,624 ± 0,0328 | 17 | 1,118 ± 0,1917 0,500 ± 0,0858 |
| | F | 400 | 0,660 ± 0,0234* 0,560 ± 0,0198 | 17 | 0,420 ± 0,0720* 0,537 ± 0,0921 | 96 | 1,078 ± 0,0778 0,629 ± 0,0453 | 11 | 1,273 ± 0,2713 0,364 ± 0,0775 |
| | M | 353 | 0,647 ± 0,0244* 0,595 ± 0,0224* | 16 | 0,463 ± 0,0818* 0,352 ± 0,0643* | 85 | 1,253 ± 0,0961 0,617 ± 0,0473 | 6 | 0,967 ± 0,2791 0,667 ± 0,1924 |
| FDHG* | F+M | 710 | 0,634 ± 0,0169 0,575 ± 0,0153 | 75 | 0,730 ± 0,0596 0,489 ± 0,0399 | – | – | – | – |
| | F | 368 | 0,630 ± 0,0233* 0,567 ± 0,0209 | 49 | 0,772 ± 0,0780* 0,504 ± 0,0509 | – | – | – | – |
| | M | 342 | 0,638 ± 0,0244 0,589 ± 0,0225 | 26 | 0,666 ± 0,0924 0,535 ± 0,0742 | – | – | – | – |
| PGM-2* | F+M | 685 | 0,643 ± 0,0174 0,595 ± 0,0161* | 100 | 0,654 ± 0,0463 0,374 ± 0,0264* | – | – | – | – |
| | F | 363 | 0,637 ± 0,0237 0,566 ± 0,0210* | 54 | 0,732 ± 0,0705 0,431 ± 0,0415* | – | – | – | – |
| | M | 322 | 0,649 ± 0,0255 0,624 ± 0,0246* | 46 | 0,574 ± 0,0598 0,317 ± 0,0330* | – | – | – | – |

* Наличие статистически достоверной разницы между гомо- и гетерозиготными группами, по F-тесту).

вается и среди выборок четного года, но различия не значимы (табл. 1). В генотипических группировках данного локуса наиболее четко прослеживается отрицательная связь между уровнем ФА и гетерозиготностью.

*FDHG**. В связи с мономорфностью данного и следующего локусов у особей четной генерации анализ возможен только для выборок нечетного поколения. Показатель ФА по числу

лучей в грудных плавниках меньше в гомозиготных группах, а по числу лучей в брюшных – больше (табл. 1).

*PGM-2**. Варьирование величины ФА в гомо- и гетерозиготных группах такое же, как и для предыдущего локуса (исключение – величина ФА для грудного плавника у самцов). Разница в величине ФА статистически достоверна для числа лучей в брюшных плавниках (табл. 1).

Таким образом, у каждого локуса имеются особенности в варьировании величины ФА в гомо- и гетерозиготных группировках. Например, вектор изменения величины ФА в гомо- и гетерозиготных группировках локуса *G3PDH** противоположен таковому для локуса *sMDH-B1,2**. Зачастую не совпадают в направлениях изменений величины ФА в гомо- и гетерозиготных группировках одного локуса, подсчитанные по числу лучей в грудном и брюшном плавниках (локус *FDHG**). Вместе с тем есть локусы, в которых хорошо просматривается закономерность в варьировании показателя асимметрии (локус *PGDH**). В целом наши данные подтверждают вывод В.М. Захарова (1987) о том, что в большинстве исследований связи гетерозиготности, найденной по аллозимной изменчивости, с величиной ФА часто зависят от выбора морфологического признака и локусов. Вряд ли активность всех исследованных нами локусов может непосредственно и однонаправленно влиять на число лучей в грудных и брюшных плавниках.

Все случаи статистически значимых отличий показателя асимметрии найдены только для выборки нечетного поколения, скорее всего это связано с огромной численностью нечетного поколения по сравнению с четным. Небольшой объем материала для четного поколения (по 1 выборке) не позволяет при помощи статистического теста подтвердить или опровергнуть

наличие различий в величине ФА между генотипическими группировками.

Сравнение величины ФА в генотипических группировках самок и самцов не позволяет выявить каких-то особенностей, характерных для особей разного пола. Результаты данных и других исследований (Пустовойт, 2010) позволяют сделать вывод о том, что половой состав выборки никак не влияет на величину ФА.

Несмотря на очевидные межлокусные отличия в анализируемых связях, попытаемся выяснить, есть ли суммарный эффект разных локусов в гетерозиготных группировках. Указанный аспект анализа обычно проводится при сравнении гетерозиготности и изменчивости морфологического признака (Картавцев, 1990; Ефремов, 1999; Москалейчик, 2007). Проанализируем изменения величины ФА в группах, различающихся по числу гетерозиготных особей: 0, 1, 2 и 3 гетерозиготы. Обнаружилась любопытная закономерность: по величине ФА, найденной по числу лучей в грудном плавнике (Р), нет различий между рассматриваемыми группировками. А величина ФА, подсчитанная по числу лучей в брюшном плавнике (V), статистически значимо снижается по мере роста гетерозиготности (табл. 2, рис. 1). Любопытно, что в американской популяции горбуши прослеживается такая же закономерность, не отмеченная авторами работы. По данным табл. 1 из работы Beacham, Withler (1987), значения

Таблица 2

Величины ФА в группировках особей горбуши р. Ола (2005+2007), различающихся уровнем гетерозиготности

| Пол | Уровень гетерозиготности | <i>n</i> | Грудной плавник | <i>n</i> | Брюшной плавник |
|-----|--------------------------|----------|-----------------|----------|-----------------|
| F+M | 0 | 485 | 0,642 ± 0,0206 | 486 | 0,627 ± 0,0642* |
| | 1 | 245 | 0,642 ± 0,0290 | 30 | 0,473 ± 0,0214* |
| | 2 | 52 | 0,638 ± 0,0626 | 52 | 0,465 ± 0,0456* |
| | 3 | 3 | 1,000 ± 0,4083 | 3 | 0,333 ± 0,1361* |
| F | 0 | 250 | 0,630 ± 0,0282 | 251 | 0,601 ± 0,0268* |
| | 1 | 132 | 0,654 ± 0,0403 | 132 | 0,485 ± 0,0298* |
| | 2 | 33 | 0,672 ± 0,0828 | 33 | 0,442 ± 0,0544* |
| M | 0 | 235 | 0,649 ± 0,0299 | 235 | 0,657 ± 0,0303* |
| | 1 | 113 | 0,633 ± 0,0421 | 112 | 0,457 ± 0,0306* |
| | 2 | 19 | 0,608 ± 0,0987 | 19 | 0,497 ± 0,0806* |

Примечание. * Статистически достоверная разница между величиной ФА в парах: 0 гет./1 гет., 0 гет./2 гет.

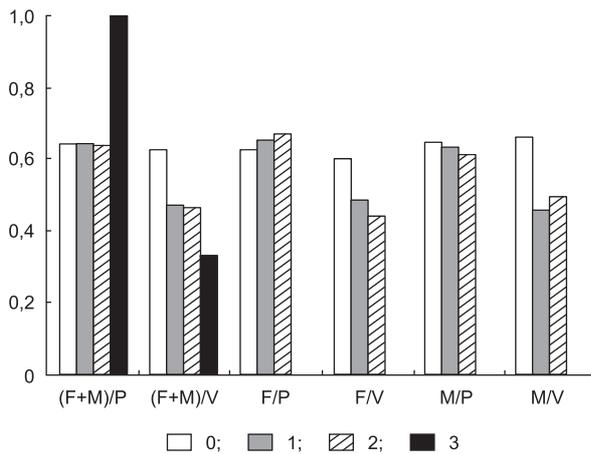


Рис. 1. Значения показателя ФА (по оси ординат) в гомо- и гетерозиготных группах (по оси абсцисс) самок (F) и самцов (M) горбуши нечетного поколения.

ФА для брюшного плавника снижаются в ряду выборок, проранжированном по мере роста числа гетерозигот, тогда как для грудного плавника нет отмеченной закономерности. Таким образом, можно предполагать аддитивное (суммарное) влияние гетерозиготных генотипов разных локусов на величину ФА, найденную по числу лучей в брюшном плавнике. Именно отрицательная корреляция между гетерозиготностью и величиной морфологического (в нашем случае асимметрия) признака предсказывается теорией при мультилокусном усреднении в случае аддитивности влияния локусов на признак (Картавцев, 2005). По-видимому, есть отрицательная корреляция между величиной ФА рассматриваемого признака (число лучей брюшных плавников) и гетерозиготностью в выборках нечетных лет у горбуши. Однако неясно, почему такой связи не прослеживается для грудного плавника.

Все разнообразие взаимодействия величины ФА (как показателя стабильности развития) и генетического разнообразия можно свести к двум общим гипотезам (Ferguson, 1986; Kark *et al.*, 2001; Пустовойт, 2006). Согласно первой (впервые высказанной Ф. Добржанским (Dobzhansky, 1950), сбалансированные коадаптированные генные комплексы способствуют более высокой стабильности развития (снижению величины ФА). По второй (высказанной в 1950-е гг. Лернером) – значения гетерозиготности локусов обратно скоррелированы с

величиной ФА, более гетерозиготные особи имеют большую стабильность в развитии. По нашему мнению, величина флуктуирующей асимметрии зависит от сбалансированности генных комплексов, а не от гетерозиготности отдельных локусов. Разрушение генных комплексов при искусственных скрещиваниях форелей в рыбоводных хозяйствах обуславливает рост величины ФА. В природных популяциях величина ФА формируется под жестким влиянием отбора и поддерживается на одном уровне. В случае правоты гипотезы Лернера следовало бы ожидать однонаправленного для всех локусов изменения величины ФА в зависимости от гетерозиготности. Однако, по нашим данным, однолокусное влияние можно предполагать, пожалуй, для *PGDH**, поскольку однонаправленные изменения ФА для обоих плавников в гомо- и гетерозиготных выборках достигают статистически значимой разницы.

Из 6 видов рода тихоокеанские лососи только для 3 (горбуша, кета и нерка) известны исследования связи между уровнем гетерозиготности и величиной ФА. По 3 видам из 6 не совсем корректно выводить закономерности, общие для всего рода тихоокеанские лососи. Однако обращает на себя внимание факт: в подавляющем большинстве работ, основывавшихся на видах рода благородные лососи (*Salmo*), отмечена отрицательная корреляция между величиной ФА и гетерозиготностью (Vollestad *et al.*, 1999; Артамонова, 2007), тогда как для видов рода тихоокеанские лососи (*Oncorhynchus*) такой закономерности не отмечается. Помимо известных различий в особенностях биологии видов этих родов (Черешнев и др., 2002), может иметь значение следующий факт. Обычно использовали форели рода *Salmo* из рыбоводных хозяйств. Искусственное разведение форелей охватывает весь период жизни рыб и проходит в пресной воде, тогда как у тихоокеанских лососей искусственное подращивание возможно только в первые полгода жизни, затем молодь выпускают на нагул в океан. Несмотря на сравнительно короткий период жизненного цикла, когда происходит заводское подращивание кеты, Н.С. Романовым (1995, 2001) показаны различия в величинах ФА между природными (не испытывающими влияния заводского выращивания) и заводскими популяциями этого

вида. Таким образом, искусственное воспроизводство кеты оказывает заметное влияние на величину ФА. Исследованную нами популяцию горбуши р. Ола можно отнести к природной, поскольку рыбоводство горбуши пока имеет очень мелкие масштабы. Возможно, отбор в рыбоводном форелевом хозяйстве не совпадает отбором, влияющим на природную популяцию горбуши. Может быть, по этой причине связь между величиной ФА и гетерозиготностью у лососей родов *Salmo* и *Oncorhynchus* разная. Для проверки высказанного предположения следует сопоставить величину ФА либо в природных, либо в заводских популяциях лососей сравниваемых родов. Для горбуши таковыми могли бы быть заводские популяции, созданные в Карелии (Гордеева и др., 2003), где размножаются и лососи рода *Salmo*.

Автор выражает благодарность сотруднице МагаданНИРО А. Кротовой, оказавшей существенную помощь в сборе материала.

Литература

- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 1997. 288 с.
- Артамонова В.С. Генетические маркеры в популяционных исследованиях атлантического лосося (*Salmo salar* L.) 1. Признаки кариотипа и аллозимы // Генетика. 2007. Т. 43. № 3. С. 293–307.
- Гагальчий Н.Г. Биохимический полиморфизм камчатской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.). Сообщение II. Частоты аллелей полиморфных локусов в генерации четного года // Генетика. 1986. Т. 22. № 12. С. 2839–2846.
- 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. Связь гетерозиготности с длиной тела и весом у горбуши // Генетика. 1999. Т. 35. № 6. С. 800–806.
- Захаров В.М., Зюганов В.В. К оценке асимметрии билатеральных признаков как популяционной характеристики // Экология. 1980. № 1. С. 10–16.
- Захаров В.М. Асимметрия животных. М.: Наука, 1987. 215 с.
- Казаков Р.В., Ляшенко А.Н., Титов С.Ф. Использование показателей флуктуирующей асимметрии для контроля за эколого-генетическим состоянием популяций атлантического лосося и кумжи // Генетика в аквакультуре. Л.: Наука, 1989. С. 169–178.
- Картавец Ю.Ф. Аллозимная гетерозиготность и морфологический гомеостаз у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Pisces: Salmonidae) // Генетика. 1990. Т. 26. № 8. С. 1399–1407.
- Картавец Ю.Ф. Связь между гетерозиготностью и количественным признаком: внутрилукусные взаимодействия и мультилукусное усреднение // Генетика. 2005. Т. 41. № 1. С. 100–111.
- Кожара А.В. Структура показателя флуктуирующей асимметрии σ_d^2 и его пригодность для популяционных исследований // Биол. науки. 1985. № 5. С. 100–104.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
- Марченко С.Л., Голованов И.С., Хованский И.Е. Эффективность воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) р. Ола (северное побережье Охотского моря) // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря: Сб. науч. тр. Магаданского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 2004. Вып. 2. С. 227–236.
- Межжерин С.В. Воздействие селективного рыбоводного процесса на адаптивную генетическую структуру популяций тихоокеанского лосося горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 18 с.
- Москалейчик Ф.Ф. Связь аллозимной и морфометрической изменчивости у горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) Южного Сахалина // Генетика. 2007. Т. 43. № 3. С. 343–355.
- 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. Оценка состояния популяции горбуши р. Ола по величине флуктуирующей асимметрии // Университет в регионе: наука, образование, культура. Магадан: СМУ, 2007. С. 87–89.
- Пустовойт С.П. Внутрипопуляционная изменчивость показателя флуктуирующей асимметрии у горбуши р. Ола // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2010. № 4. С. 20–25.
- Романов Н.С. Флуктуирующая асимметрия заглазничных костей у тихоокеанских лососей // Биология моря. 1995. № 3. С. 211–215.
- Романов Н.С. Флуктуирующая асимметрия лососей заводского и естественного воспроизводства // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2001. Вып. 1. С. 328–335.
- Романов Н.С., Паренский В.А. Связь внутрипопуляционного уровня флуктуирующей асимметрии с гетерозиготностью по некоторым биохимическим

- маркерам у красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Генетика. 1997. Т. 33. № 5. С. 687–692.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2002. 496 с.
- Aebersold P.B., Winans G.A., Teel D.J. *et al.* Manual for starch gel electrophoresis: a method for the detection of genetic variation // NOAA Techn. Rep. NMFS 61, 1987. 19 p.
- 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. and Cytol. 1985. V. 27. P. 571–579.
- Beacham T.D., Withler R.E. Developmental stability and heterozygosity in chum (*Oncorhynchus keta*) and pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) salmon // Can. J. of Zool. 1987. V. 65. P. 1823–1826.
- Ferguson M.M. Developmental stability of rainbow trout hybrids: genomic coadaptation or heterozygosity // Evolution. 1986. V. 40. № 2. P. 323–330.
- Kark S., Safriek U.N., Tabarroni C., Randi E. Relationship between heterozygosity and asymmetry: a test across the distribution range // Heredity. 2001. V. 86. P. 119–127.
- Leary R.F., Allendorf F.W., Knudsen K.L. Developmental stability and enzyme heterozygosity in rainbow trout // Nature. 1983. V. 301. № 6. P. 71–72.
- Leary R.F., Allendorf F.W., Knudsen K.L. Superior developmental stability of heterozygotes at enzyme loci in salmonid fishes // Am. Nat. 1984. V. 124. № 4. P. 540–551.
- Manchenko G.P. Detection of Enzymes on Electrophoretic Gels: A handbook. CRC Press. Inc., Boca Raton, FL, 1994. 440 p.
- Shaklee J.B., Allendorf F.W., Morizot D.C., Whitt G.S. Gene nomenclature for protein-coding loci in fish // Transactions of the Amer. Fisheries Soc. 1990. V. 119. № 1. P. 2–15.
- Vollestad L.A., Hindar K., Moller A.P. A meta-analysis of fluctuating asymmetry in relation to heterozygosity // Heredity. 1999. V. 83. P. 206–218.

CORRELATION BETWEEN HETEROZYGOSITY AND FLUCTUATING ASYMMETRY AMPLITUDE IN PINK SALMON (*ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*)

S.P. Pustovoit

Institute of Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences,
Magadan, Russia, e-mail: pustov@ibpn.ru

Summary

The results of studies of the correlation between the amplitude of fluctuating asymmetry (FA) and the heterozygosity index in the population of pink salmon in the Ola River (northern coast of the Sea of Okhotsk) are reported. They confirm the conclusion made by Zakharov (1987) that the linkage between FA and heterozygosity assessed from allozyme variability depends on the choice of both the morphological feature and the loci analyzed. The FA amplitude assessed from the number of rays in pelvic fins shows no variation among groups ranked in heterozygosity. In contrast, the FA amplitude assessed from the number of rays in ventral fins decreases significantly as heterozygosity increases.

Key words: fluctuating asymmetry, pink salmon, heterozygosity.