

Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря.
Материалы IX международной конференции
11-14 октября 2004 г., Петрозаводск, Карелия, Россия
Петрозаводск, 2005. С. 263-268.

СТАБИЛИЗАЦИЯ ФЕНОТИПИЧЕСКОГО И ГЕНОТИПИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ МОЛОДИ СЕМГИ (*SALMO SALAR* L.) В АКВАКУЛЬТУРЕ ПУТЕМ КРАТКОВРЕМЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ЛИЧИНОК ЛАЗЕРНЫМ ИЗЛУЧЕНИЕМ

Э.К. ПОПОВА¹, В.С. АРТАМОНОВА², О.Н. ХОЛОД², А.А. МАХРОВ²

¹ Государственный природный заповедник «Кивач», Республика Карелия

² Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, г. Москва

На личинок семги воздействовали излучением гелий-неонового лазера (вариант «ЛГН») или магнито-инфракрасно-лазерным излучением (вариант «МИЛТА»). Изучалась морфологическая, физиологическая и генетическая изменчивость молоди семги в возрасте 2+ и 3. Реакцией семги на фотобиологическую стимуляцию в постэмбриональный период стало ускорение роста самок. Уровень варибельности большинства изученных показателей у самок и многих показателей у самцов опытных групп ниже, чем у рыб контрольной выборки. Показано, что при выращивании молоди семги на рыбноводном заводе происходит неконтролируемый отбор по локусу *MEP-2**. В экспериментальных группах различия в жизнеспособности между рыбами с разными генотипами снижаются и неконтролируемый отбор идет менее интенсивно. Это показывает, что воздействие на рыб в раннем онтогенезе лазерным или магнито-инфракрасно-лазерным излучением в определенном дозовом интервале способствует сохранению генетического разнообразия искусственно выращиваемой молоди семги.

E.K. Popova, V.S. Artamonova, O.N. Kholod & A.A. Makhrov. Stabilization of morphological and genetic variability of the hatchery Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parrs by laser treatment of larvae // The study, sustainable use and conservation of natural resources of the White Sea. Proceedings of the IXth International Conference, October, 11-14, 2004. Petrozavodsk, Karelia, Russia. Petrozavodsk, 2005. P. 263-268.

Salmon larvae were exposed to helium-neon laser (HNL group) or infra-red laser (IRL group) radiation. Morphological, physiological and genetic variability was studied for young salmon of 2+ and 3 year old. There was found that female:male rate is increased in HNL group. Increasing of female growth and decreasing of morphological variability are revealed in both experimental groups. Unintentional selection is found for *MEP-2** allozyme locus in control group by dwarf males mortality but not in HNL or IRL groups.

Молодь семги, выращиваемая на рыбноводных заводах, отличается от природной молоди по целому ряду адаптивно-важных признаков. Физиологические недостатки «заводских» рыб хорошо изучены, предложены методики их коррекции (обзоры: Щуров, 1987; Черницкий, Лоенко, 1990; Никоноров, Витвицкая, 1993). Есть данные и о значительных морфологических отличиях «заводской» и «дикой» молоди семги (Вернидуб, 1977; Щуров, 1981; Казаков, Семенова, 1986; Салманов, 1986, 1989; Казаков, 1990; Черницкий, Лоенко, 1990; Артамонова, Махров, 2000; Юрцева и др., наст. сборник), в том числе и о морфологических аномалиях у «заводских» рыб (Зелинский, 1979; Зубченко и др., 1989; Михайленко, 1990). Способы коррекции морфологии семги пока не разработаны.

Кроме того, на рыбноводных заводах может идти так называемый неконтролируемый отбор, вызванный избирательной гибелью рыб определенных генотипов в искусственных условиях. Он выявлен на Кандалакшском, Умбском, Выгском семуужих заводах (Никоноров и др., 1989; Артамонова, Махров, 2002; Крамаренко и др., 2002). Этот процесс опасен, поскольку ведет к разрушению генетических адап-

таций, необходимых для существования популяции в природе. При регулярной сортировке молоди такой отбор идет менее интенсивно (Дирин, 1981), но она требует значительных трудозатрат и большого количества выростных сооружений.

Особенно важно сохранение морфологического и генетического разнообразия «заводской» рыбы в тех случаях, когда естественное воспроизводство подавлено. Река Кереть относится к числу таких неблагополучных рек. С 1990 г. здесь начался спад численности нерестового стада, вызванный вселением паразита *Gyrodactylus salaris* и возросшим пресом браконьерского лова (Щуров, 1998). В настоящее время популяция семги поддерживается в основном Выгским и Кемским рыбноводными заводами (Мовчан, Сохнов, 2002). Потомки производителей из Керети и были объектом нашего исследования.

С целью получения высококачественной рыбноводной продукции нами предложен фотобиологический метод стимуляции икры и личинок рыб (Попова, 1990; 2000; Попова, Осташков, 2000).

Материал и методы

Работа выполнена на Кемском лососевом рыбо-водном заводе Карелрыбвода. В 2001 г. через несколько дней после вылупления личинок на них воздействовали излучением гелий-неонового лазера с энергетической экспозицией $3,0 \cdot 10^{-2}$ Дж/см² (вариант «ЛГН») или магнито-инфракрасно-лазерным излучением, генерируемым аппаратом МИЛТА, с частотой импульсов 5 Гц (вариант «МИЛТА»). Молодь, не подвергавшаяся таким воздействиям и развивавшаяся в обычных условиях, служила контролем.

Зависимость изменчивости фенотипических признаков от параметров лазерного излучения исследовали у семги в возрасте три года. Анализ морфологических признаков проводили по стандартным методикам (Правдин, 1966). Основным критерием изменчивости признаков служил коэффициент вариации (Рокицкий, 1967, Кирпичников, 1987). Доверительный интервал для признаков «доля самок», «доля карликовых самцов» определяли с помощью ф-преобразования Фишера (Рокицкий, 1967).

Пробы мышц и печени семги в возрасте 1. (от живых рыб и отхода), 2+ и 3. (от живых рыб) замораживали и доставляли в лабораторию в жидком азоте. Электрофорез белков в геле проводили по ранее отработанным методикам (Skaala et al., 1998). Активность ферментов (в скобках указаны кодирующие их гены): аспаратаминотрансферазы (ААТ-4*), эстеразы Д (ESTD*), изоцитратдегидрогеназы (IDHP-3*), сорбитолдегидрогеназы (IDDH-2*) и малик-энзима (МЕР-2*) выявляли на гелях по стандартным методикам (Aebersold et al., 1987).

Все данные были обработаны с использованием программы BIOSYS (Swofford, Selander, 1981). Значимость различий в частотах аллелей между выбор-

ками определяли с использованием программы CHIRXC (Zaykin, Pudovkin, 1993).

Результаты и обсуждение

Изменчивость фенотипа

Одной из реакций семги на фотобиологическую стимуляцию в постэмбриональный период стало ускорение роста самок. Размеры и масса самцов из контрольного и двух опытных вариантов значимо не различаются. Оценивая изменчивость морфологических признаков, можно отметить сходство экстерьера трехгодовиков семги из разных вариантов опыта и контроля, однако уровень вариабельности большинства изученных показателей у самок и многих показателей у самцов опытных групп ниже, чем у рыб контрольной выборки. В таблице 1 приведены данные только по тем признакам, по которым были обнаружены значимые различия между опытными и контрольной группами.

Как и в случае других видов лососевых рыб, испытывавших в раннем онтогенезе действие малых доз лазерного излучения (Попова, 2004), в выборке «ЛГН» отмечено некоторое преобладание самок. Частота встречаемости самок в этом варианте оказалась выше, чем в контрольной группе и в группе рыб из варианта «МИЛТА» (Рис. 1).

В условиях нашего эксперимента наибольшая доля карликовых самцов семги в возрасте 1+ оказалась в выборке из варианта «ЛГН», что, по-видимому, связано с ускорением роста и созревания, вызванных действием лазерного излучения на личинок. Среди других возрастных групп рыб из этого варианта количество созревающих самцов меньше, чем в контроле и варианте «МИЛТА» (Рис. 2).

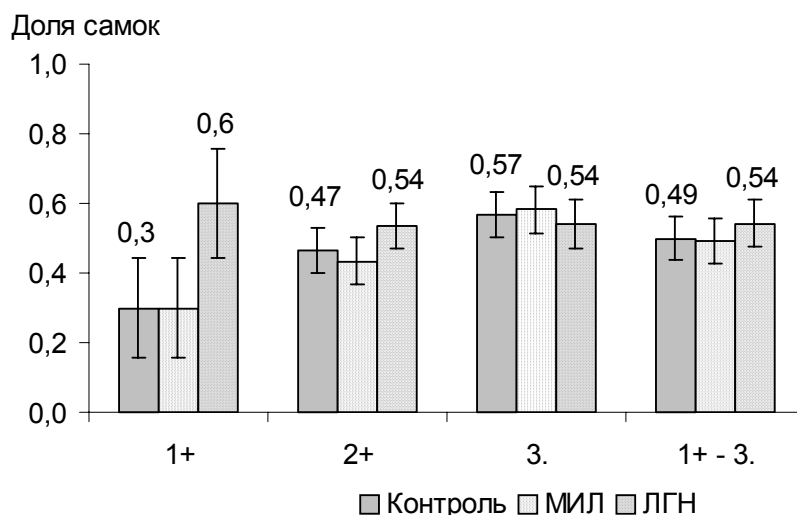


Рис. 1. Доля самок в выборках молоди семги из разных вариантов опыта

Таблица 1. Морфометрические характеристики молоди семги (3.)

Варианты опыта	♀♀				♂♂			
	$\bar{x}_{\text{ср}} \pm S_{\text{ср}}$	σ	V, %	p	$\bar{x}_{\text{ср}} \pm S_{\text{ср}}$	σ	V, %	p
<i>Масса тела, г</i>								
Контроль	77,7 ± 3,0	17,4	22,4		70,9 ± 4,6	23,32	32,9	
МИЛТА	90,9 ± 4,8	27,3	30,0	< 0,05	64,6 ± 6,1	29,09	45,0	–
ЛГН	95,3 ± 4,7	24,5	25,8	< 0,01	81,9 ± 5,6	26,80	32,7	–
<i>Длина тела ас, см</i>								
Контроль	20,1 ± 0,31	1,56	7,8		19,3 ± 0,43	2,20	11,4	
МИЛТА	21,2 ± 0,45	2,28	10,8	< 0,05	18,2 ± 0,55	2,62	14,2	–
ЛГН	21,3 ± 0,37	1,86	8,7	< 0,05	19,9 ± 0,51	2,45	12,3	–
<i>Число тычинок на первой жаберной дуге, шт</i>								
Контроль	18,4 ± 0,25	1,27	6,9		18,2 ± 0,23	1,16	6,41	
МИЛТА	17,9 ± 0,20	1,02	5,7	–	17,8 ± 0,30	1,44	8,1	–
ЛГН	17,5 ± 0,27	1,36	7,8	–	17,3 ± 0,26	1,26	7,3	< 0,05
В процентах длины по Смитту (ас)								
<i>Длина тела ad</i>								
Контроль	94,5 ± 0,09	0,51	0,54		94,3 ± 0,15	0,77	0,81	
МИЛТА	94,6 ± 0,08	0,46	0,49	–	93,9 ± 0,11	0,53	0,57	< 0,05
ЛГН	94,4 ± 0,07	0,36	0,39	–	94,3 ± 0,30	1,45	1,53	–
<i>Длина тела od</i>								
Контроль	75,1 ± 0,25	1,43	1,90		74,5 ± 0,28	1,43	1,92	
МИЛТА	75,4 ± 0,15	0,85	1,12	–	73,6 ± 0,29	1,41	1,92	< 0,05
ЛГН	75,3 ± 0,24	1,25	1,66	–	74,8 ± 0,28	1,78	1,78	–
<i>Длина головы</i>								
Контроль	20,4 ± 0,16	0,95	4,63		20,7 ± 0,19	0,95	4,59	
МИЛТА	20,3 ± 0,09	0,53	2,61	–	21,5 ± 0,15	0,73	3,42	< 0,01
ЛГН	20,0 ± 0,10	0,54	2,70	< 0,05	20,7 ± 0,21	0,99	4,79	–
<i>Наименьшая высота тела</i>								
Контроль	6,8 ± 0,07	0,40	5,86		6,7 ± 0,06	0,29	4,36	
МИЛТА	6,9 ± 0,07	0,39	5,60	–	7,1 ± 0,07	0,36	5,04	< 0,001
ЛГН	6,8 ± 0,06	0,32	4,77	–	6,8 ± 0,09	0,43	6,34	–
<i>Антедорсальное расстояние</i>								
Контроль	40,2 ± 0,17	0,95	2,36		40,3 ± 0,17	0,88	2,18	
МИЛТА	40,3 ± 0,14	0,82	2,03	–	41,3 ± 0,16	0,78	1,90	< 0,001
ЛГН	39,8 ± 0,18	0,96	2,40	–	41,0 ± 0,25	1,21	2,96	< 0,02
<i>Антевентральное расстояние</i>								
Контроль	47,5 ± 0,19	1,10	2,31		47,9 ± 0,20	1,01	2,10	
МИЛТА	47,7 ± 0,19	1,06	2,22	–	49,0 ± 0,22	1,04	2,13	< 0,001
ЛГН	47,4 ± 0,16	0,82	1,74	–	47,8 ± 0,29	1,41	2,96	–
<i>Вентроанальное расстояние</i>								
Контроль	19,7 ± 0,21	1,18	6,03		19,7 ± 0,14	0,72	3,64	
МИЛТА	19,9 ± 0,17	0,96	4,83	–	19,2 ± 0,16	0,77	4,04	< 0,02
ЛГН	20,0 ± 0,13	0,66	3,29	–	19,7 ± 0,19	0,90	4,58	–
<i>Высота спинного плавника</i>								
Контроль	11,4 ± 0,26	1,50	13,25		11,6 ± 0,28	1,45	12,46	
МИЛТА	10,4 ± 0,33	1,85	17,77	< 0,05	12,2 ± 0,23	1,11	9,13	< 0,05
ЛГН	10,3 ± 0,43	2,22	21,5	< 0,05	10,4 ± 0,49	2,35	22,46	–
<i>Длина грудного плавника</i>								
Контроль	14,0 ± 0,20	1,13	8,07		14,4 ± 0,26	1,34	9,33	
МИЛТА	13,4 ± 0,14	0,82	6,08	< 0,05	15,3 ± 0,27	1,31	8,60	< 0,02
ЛГН	13,6 ± 0,17	0,87	6,44	–	14,3 ± 0,30	1,45	10,07	–
В процентах длины головы								
<i>Высота головы у затылка</i>								
Контроль	67,6 ± 0,47	2,71	4,00		67,1 ± 0,52	2,65	3,96	
МИЛТА	67,5 ± 0,48	2,70	4,00	–	65,9 ± 0,70	3,34	5,06	–
ЛГН	69,1 ± 0,46	2,40	3,48	< 0,05	68,6 ± 0,51	2,47	3,59	< 0,05

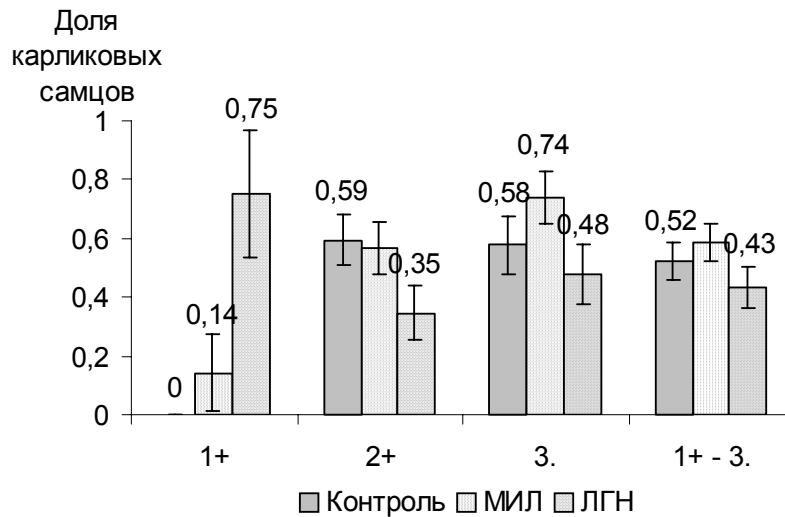


Рис. 2. Доля карликовых самцов в выборках самцов семги из разных вариантов опыта

Генетическое разнообразие

Между выборками, собранными в разные годы, различий в частотах аллелей генов не выявлено (Табл. 2), однако в выборке 2004 г. был отмечен статистически значимый дефицит гетерозигот по локусу МЕР-2* ($p < 0.01$). Дальнейший анализ показал, что наиболее ярко процесс отбора проявлялся в контрольной группе. Только выборка из контроля, взятая в 2004 г., значимо ($p = 0.037$) отличалась от выборки, взятой в 2002 году: частота «быстрого» аллеля МЕР-2* здесь оказалась ниже.

Так как среди рыб, взятых в 2004 г., отмечено уменьшение доли самцов, были рассчитаны частоты аллелей отдельно в группах самок, неполовозрелых и карликовых самцов. Дефицит гетерозигот по локусу МЕР-2* оказался значимым только в группе неполовозрелых самцов ($p < 0.01$). Кроме того, частоты «быстрого» аллеля этого локуса были

значимо ($p = 0.02$) выше в группе неполовозрелых самцов, по сравнению с группой карликовых (Табл. 3). Сопоставляя эти факты, разумно предположить, что в условиях рыбоводного завода гетерозиготные самцы быстрее созревают, а после созревания гибнут.

Таким образом, нами показано, что при выращивании молоди семги на рыбоводном заводе происходит неконтролируемый отбор по локусу МЕР-2*. Повышенная смертность гетерозигот по этому локусу была отмечена и на других рыбоводных заводах (Семенова и др., 1981). При этом для Кемского рыбоводного завода изменение генетического разнообразия отмечено только в случае, когда семгу выращивали более чем два года (в условиях производственного эксперимента). При стандартном цикле выращивания (до двухгодовика) такие изменения незначимы.

Таблица 2. Частоты аллелей 100* в изученных выборках

Год сбора	Варианты опыта	n	AAT-3*	ESTD*	IDDH-2*	IDHP-3*	MEP-2*
2002	Контроль	70	0.899	0.964	0.594	0.500	0.364
	Отход	73	0.906	0.966	0.672	0.438	0.356
2003	Контроль	60	0.875	0.892	0.642	0.550	0.458
	МИЛТА	54	0.898	0.935	0.676	0.500	0.407
	ЛГН	58	0.914	0.957	0.698	0.500	0.405
	В целом	172	0.895	0.927	0.672	0.517	0.424
2004	Контроль	60	0.900	0.925	0.625	0.508	0.500
	МИЛТА	55	0.909	0.964	0.609	0.473	0.400
	ЛГН	50	0.900	0.890	0.650	0.500	0.440
	В целом	165	0.903	0.927	0.627	0.494	0.448

Таблица 3. Частоты аллелей 100* в выборках особей разного пола и стадии зрелости

Группа	n	AAT-3*	ESTD*	IDDH-2*	IDHP-3*	MEP-2*
Карликовые самцы	88	0.898	0.943	0.630	0.500	0.506
Незрелые самцы	74	0.939	0.926	0.669	0.466	0.365
Самки	174	0.882	0.910	0.649	0.526	0.428

В экспериментальных группах различия в жизнеспособности между рыбами с разными генотипами снижаются и неконтролируемый отбор идет менее интенсивно. Это показывает, что воздействие на рыб в раннем онтогенезе лазерным или магнитоинфракрасно-лазерным излучением в определенном дозовом интервале способствует сохранению генетического разнообразия искусственно выращиваемой молоди семги.

Авторы благодарны коллективу Кемского рыбобоводного завода и Карелрыбвода, и особенно Л.П. Труновой, Н.П. Ивановой и В.А. Мовчану, за большую помощь в проведении работы. Финансовую поддержку оказывали Фонд содействия отечественной науке, РФФИ (гранты № 02-04-49224, 04-04-63135), Программа поддержки ведущих научных школ (НШ 1698.2003.4), программы «Научные основы сохранения биоразнообразия России» (Госконтракт №103), «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» (Госконтракт №10002-251) и «Динамика генофондов растений, животных и человека».

Список литературы

- Артамонова В.С., Махров А.А. 2000. Корреляция числа пятен на жаберной крышке с заболеваемостью некрозом плавников и дефектами жаберной крышки у заводской молоди семги (*Salmo salar* L.) // Марикультура северо-запада России. Тез. докл. научно-практич. конф. 25-27 октября 2000. Мурманск. С. 14-15.
- Артамонова В.С., Махров А.А. 2002. Адаптивная роль гетерозиготности по локусу ESTD*, проявляющаяся у семги (*Salmo salar* L.) в условиях рыбобоводного завода // Материалы научн. генетич. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения А.Р. Жебрака и 70-летию образования кафедр генетики в Московской сельскохозяйственной академии имени К.А. Тимирязева. 26-27 февраля 2002 г. М. С. 17-19.
- Вернидуб М.Ф. 1977. Экстерьер молоди семги и его изменения в процессе роста // Тр. ПИНРО. вып. 32. С. 119-131.
- Дирин Д.К. 1981. Вопросы селекции в рыбобоводстве в свете генетической обусловленности флюктуаций лососей // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. 11-я сессия Ученого Совета, ноябрь 1981 г. Петрозаводск. С. 128-129.
- Зелинский Ю.П. 1979. О промысловом возврате семги заводского воспроизводства // Рыбное хозяйство. №11. С. 30.
- Зубченко А.В., Воробьева Н.К., Горшкова Г.Л., Анохина В.С., Черепанов Г.О., Коваленко Е.Е. 1989. Влияние температуры инкубации икры на эмбриональное, личиночное развитие и рост ранней молоди семги // Ранний онтогенез объектов марикультуры. М.: ВНИРО. С. 71-81.
- Казаков Р.В. 1990. Искусственное формирование популяций проходных лососевых рыб. М.: Агропромиздат, 239 с.
- Казаков Р.В., Семенова О.В. 1986. Морфологическая характеристика заводской и природной молоди семги *Salmo salar* L. // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. Т. 154. С. 75-86.
- Кирпичников В.С. 1987. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука. 520 с.
- Крамаренко И.Я., Лапочкина Н.И., Артамонова В.С., Махров А.А. 2002. Опыт создания пресноводного маточного стада семги (*Salmo salar* L.) // Проблемы воспроизводства, кормления и борьбы с болезнями рыб при выращивании в искусственных условиях. Матер. научн. конф. 14-18 октября 2002 г. Петрозаводск. С. 68-72.
- Михайленко В.Г. 1990. Аномалии эмбрионов и личинок лососевидных рыб на рыбобоводных заводах Карелии // Рыбобоводство в естественных водоемах Карелии. Мурманск. С. 54-67.
- Мовчан В.А., Сохнов В.В. 2002. Состояние и перспективы искусственного воспроизводства ценных видов рыб в Республике Карелия // Воспроизводство ценных видов рыб и проблемы отрасли: Мат. совещ., г. Ростов-на-Дону, 15-19 октября 2001 г. / Вопросы рыболовства. Приложение 2. М. С. 144-152.
- Никоноров С.И., Витвицкая Л.В. 1993. Эколого-генетические проблемы искусственного воспроизводства осетровых и лососевых рыб. М.: Наука. 254 с.
- Никоноров С.И., Офицеров М.В., Витвицкая Л.В., Лоенко А.А. 1989. Неконтролируемый генетический отбор лососей // Рыбное хозяйство. № 1. С. 54-55.
- Попова Э.К. 1999. Повышение уровня компенсаторной адаптации молоди лосося *Salmo salar* L. *morpha* sebago Girard путем воздействия лазерного излучения на организм // Адаптация и эволюция живого населения полярных морей в условиях океанического перигляциала / Под ред. Г.Г. Матишова. Апатиты. С. 196-206.
- Попова Э.К. 2000. Эффективность воздействия лазерного и сочетанного магнито-инфракрасно-лазерного излучения на рост и развитие лосося *Salmo salar morpha sebago* Girard // Атлантический лосось (биология, охрана и воспроизводство) / Международная конференция, Петрозаводск, 4-8 сентября 2000 г.: Тез. докл. Петрозаводск. С. 46-47.
- Попова Э.К. 2004. Эффекты лазерного воздействия на рыб в раннем онтогенезе. Петрозаводск. 126 с. (в печати).
- Попова Э.К., Осташков О.А. 2000. Экологически чистая лазерная технология в рыбобоводстве // Современные средства воспроизводства и использования водных биоресурсов / Научно-технический симпозиум 7-й Международной выставки «Инрыбром-2000»: Тез. докл., т. 4. СПб. С. 171-174.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. промышленность. 376 с.
- Рокицкий П.Ф. 1967. Биологическая статистика. Изд. 2-е, испр. Минск: Вышэйшая школа. 326 с.
- Салманов А.В. 1986. Остеологические особенности заводской и природной молоди семги (*Salmo salar* L.) из р. Лувеньга // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. Т. 154. С. 87-98.
- Салманов А.В. 1989. Анализ изменчивости морфометрических показателей у заводской и природной молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. Т. 192. С. 126-144.
- Семенова С.К., Слынько В.И., Ермоленко Л.Н., Рудминайтис Э.А. 1981. Морфофизиологическая неоднородность заводской молоди семги и полиморфизм малькэнзима // Генетика, селекция и гибридизация рыб. Тез. докл. II Всес. совещ. Ростов-на-Дону, 16-20 марта 1981. Ростов-на-Дону. С. 153.

- Черницкий А.Г., Лоевко Л.А. 1990. Биология заводской молоди семги после выпуска в реку. Апатиты. 118 с.
- Щуров И.Л. 1981. Использование показателя «плавательная способность» для оценки качества заводской молоди семги // Матер. семинара по проблеме «Биол. ресурсы Белого моря и внутр. водоемов Европейск. Севера». 23-25 января 1980 г., г. Петрозаводск. Петрозаводск. С. 167-170.
- Щуров И.Л. 1987. Проблемы повышения качества заводской молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. Вып. 260. С. 28-37.
- Щуров И.Л. 1998. Атлантический лосось реки Керети (естественное и искусственное воспроизводство) // Проблемы лососевых на Европейском Севере. Петрозаводск. С. 51-63.
- Aebersold P.B., Winans G.A., Teel D.J., Milner G.B., Utter F.M. 1987. Manual for Starch Gel Electrophoresis: A Method for the Detection of Genetic Variation // NOAA Technical Report NMFS 61. 19 p.
- Skaala O., Makhrov A.A., Karlsen T., Jorstad K.E., Altukhov Y. P., Politov D.V., Kuzishin K.V., Novikov G.G. 1998. Genetic comparison of salmon from the White Sea and north-western Atlantic Ocean // J. Fish Biol. Vol. 53. №3. P. 569-580.
- Swofford D.L., Selander R.B. 1981. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // J. Heredity. Vol. 72. P. 281-283.
- Zaykin D.V., Pudovkin A.I. 1993. Two programs to estimate Chi-square values using pseudo-probability test // J. Heredity. Vol. 84. P. 152.