

**ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ ЛОСОСЕЙ
ЗАВОДСКОГО И ЕСТЕСТВЕННОГО ВОСПРОИЗВОДСТВА**

Н.С. Романов

Институт биологии моря ДВО РАН, г. Владивосток

Флуктуирующая асимметрия представляет собой незначительные ненаправленные отклонения от строгой билатеральной симметрии и является следствием несовершенства онтогенетических процессов, неспособности организмов развиваться по строго определенным путям.

Флуктуирующая асимметрия служит выражением особой формы изменчивости – внутрииндивидуального разнообразия как проявления случайной изменчивости развития. В силу стохастической природы этого явления его анализ оказывается возможным лишь на надиндивидуальном уровне – уровне групп особей (Захаров, 1987). Ряд исследователей использовали флуктуирующую асимметрию как показатель стабильности развития (Van Valen, 1962; Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966; Soule, 1967; Астауров, 1974). Некоторыми специалистами было отмечено в экспериментах (Tebb, Thoday, 1954a, b; Beardmore, 1960) и при изучении природных популяций (Soule, 1967; Soule, Baker, 1968; Захаров, Зюганов, 1980; Vrijenhoek, Lerman, 1982; Zakharov, 1992), что уровень флуктуирующей асимметрии (как отражение определенной стабильности развития) соответствует лишь конкретным условиям среды и может быть совершенно иным при необычных условиях развития. Как показали некоторые исследования, под воздействием антропогенных факторов (химическое, тепловое, радиационное загрязнение и др.) нарушается стабильность развития и как проявление этого отмечается увеличение показателя флуктуирующей асимметрии (Valentine, Soule, 1973; Valentine et al., 1973; Ames et al., 1979; Zakharov, 1981; Захаров, 1987; Рябов, 1985; Zakharov, Ruban, 1985; Рябов, Моллюков, 1988; Рябов, Крышев, 1990; Graham et al., 1993; Чубанишвили, 1998).

Ранее нами было показано на сине *Oncorhynchus masou* Brevoort, что искусственные условия рыбоводного завода оказывают значительное влияние на строение скелета головы молоди лососей, особенно при длительном подращивании (Романов, 1983; Романов, 1984). По мнению В.Е. Каевой (1988), значительной морфологической неоднородностью в результате несовершенства существующей биотехнологии культивирования характеризуется заводская молодь горбуши *Oncorhynchus gorbusha* Walbaum. Культивируемые личинки и мальки сима и кеты *Oncorhynchus keta* Walbaum отличаются от таковых природных и по строению органа обоняния (Бирюкова, 1995). А.Ю. Жуйков (1986) обращает внимание на то, что развитие центральной нервной системы у дикой и заводской молоди атлантического лосося *Salmo salar* (L.) имеет явные различия. Ю.А. Шустов (1995) считает, что культивируемая молодь лососей значительно отличается от природ-

ной как по причине отсутствия на заводе естественного отбора, так и в связи со значительными отличиями заводских условий содержания от природных. С первой половиной этого заявления трудно согласиться. По нашему мнению, естественный отбор присутствует и на рыбоводном заводе, но пресс его намного слабее, чем в природе.

В связи с выше изложенным, условия культивирования, на наш взгляд, должны сказываться на стабильности развития, а значит, и на уровне флуктуирующей асимметрии. Культивирование лососей, по-видимому, можно рассматривать как серьезное антропогенное воздействие, так как в цехах рыбозаводного завода практически невозможно создать точно такие же условия развития и роста, какие существуют в природе. Более того, при разведении тихоокеанских лососей принято для акселерации развития мальков использовать подогретую воду.

Целью нашего исследования является сравнение тихоокеанских лососей заводского и естественного воспроизводства по уровню флуктуирующей асимметрии как показателя стабильности развития.

Материалом для данной работы послужили сборы тихоокеанских лососей из рек Приморского края: кеты из Рязановки (ЛРЗ), Нарвы, Аввакумовки (1989–1991 гг.), Барабашевки (1989–1990 гг. и 2000 г. – ЛРЗ) и из рек Камчатской области: кеты из Плотникова (ЛРЗ) и Быстрой (1999 г.), красной из Ключевки (ЛРЗ) и Быстрой (1999 г.). На первом этапе исследования (1989–1991 гг.) использовался один признак – число заглазничных костей (*porb*); в последние годы к этому признаку добавились следующие: число ветвистых лучей в грудных (P) и брюшных (V) плавниках, число каналов второго порядка сейсмодатчиков на первой заглазничной кости (*cap on porb-1*), а для красной еще и число каналов второго порядка сейсмодатчиков на третьей заглазничной кости (*cap on porb-3*). Описание костей и методов статистической обработки дается в наших статьях, опубликованных ранее (Романов, 1995; Romanov, 1995).

Так как флуктуирующая асимметрия является показателем стабильности развития, а ее уровень зависит от условий развития, мы сочли необходимым в первую очередь провести сравнение между собой разных поколений кеты внутри каждого стада по параметрам изменчивости. При этом бросаются в глаза колебания от поколения к поколению уровней флуктуирующей асимметрии у производителей кеты из р. Рязановка (табл. 1). У кеты этого стада по дисперсии флуктуирующей асимметрии можно выделить поколения 1986 и 1988 гг. с низким, а поколения 1985 и 1987 гг. с высоким значением показателя асимметрии, что является отражением колебания стабильности развития в связи с неодинаковыми условиями эмбриогенеза и раннего постэмбрионального развития в разные годы. Такое варьирование дисперсии флуктуирующей асимметрии, а значит и стабильности развития у разных поколений кеты р. Рязановка, видимо, не случайно, так как это стадо было создано искусственно. Донором для этих целей послужило главным образом стадо кеты р. Нарва, откуда оплодотворенная икра завозилась на Рязановский лососевый рыбозаводный завод. Первые годы работы этого завода отличались значительной нестабильностью параметров содержания как эмбрионов во время инкубации, так и личинок и молоди во время их подращивания. Это явилось результатом значительных перебоев в снабжении рыбозаводного завода электроэнергией. При этом нарушались режимы водоснабжения рыбозаводного процесса, что сказывалось на содержании кислорода, а также углекислоты и других продуктов обмена в воде. Это очень важно для развивающихся лососей, так как «... При постоянстве генетических факторов абиотические условия эмбриогенеза занимают доминирующее положение в определении качества потомства. Среди абиотических условий следует выделить качество воды и интенсивность водообмена» (Канидьеv, 1984, с. 10). По-видимому, отрицательную роль сыграло и применение временного источника электричества – дизельгенератора, под воздействием вибрации которого эпизодически находились эмбрионы, личинки, мальки. Эти факторы могли отрицательно повлиять на стабильность развития, что выразилось в показателях изменчивости заглазничных костей, что мы и констатировали у производителей кеты из р. Рязановка. В противоположность этому разные поколения кеты из рек Аввакумовка, Барабашевка, Нарва достоверно не различаются по дисперсии флуктуирующей асимметрии, что говорит о стабильности их развития (табл. 1).

Таблица 1

Дисперсия флуктуирующей асимметрии (σ_d^2) по числу заглазничных костей у кеты разных генераций из некоторых рек Приморья и их сравнение с использованием критерия Фишера (F)

Год	N	σ_d^2	F		
			1985 г.	1986 г.	1987 г.
Р. Рязановка					
1985	54	0,259			
1986	25	0,110	2,35**		
1987	53	0,229	1,13	2,08*	
1988	30	0,113	2,29**	1,03	2,03*
Р. Нарва					
1985	50	0,142			
1986	79	0,111	1,28		
1987	23	0,134	1,06	1,21	
1988	20	0,095	1,49	1,17	1,41
Р. Барабашевка					
1985	41	0,160			
1986	48	0,106	1,51		
Р. Аввакумовка					
1985	28	0,110			
1986	39	0,115	1,05		
1987	57	0,122	1,11	1,06	

* – $p < 0,05$.

** – $p < 0,01$.

*** – $p < 0,001$.

Сводный материал по всем поколениям показывает наличие высокого уровня показателя флуктуирующей асимметрии у кеты р. Рязановки, что, на наш взгляд, вполне закономерно в связи с её заводским воспроизводством. Таким образом, несоответствие условий развития эмбрионов, личинок, молоди на рыбозаводском заводе таковым в природе является причиной пониженной стабильности развития кеты р. Рязановка. Эта кета достоверно ($P > 0,99$) отличается большими значениями дисперсии флуктуирующей асимметрии от кеты из рек Нарва, Барабашевка, Аввакумовка (табл. 2).

Таблица 2

Доля асимметричных особей (%) и дисперсия флуктуирующей асимметрии (σ_d^2) у кеты из некоторых рек Приморья и их сравнение с использованием критерия Фишера (F)

Река	N	σ_d^2	%	F		
				Р. Нарва	Р. Барабашевка	Р. Аввакумовка
Рязановка	162	0,205	18,5	-	-	-
Нарва	172	0,122	12,2	1,68**	-	-
Барабашевка	89	0,132	13,5	1,55**	1,08	-
Аввакумовка	124	0,119	12,1	1,72**	1,03	1,11

Примечание. Обозначения, как в табл. 1.

В 1987 г. заработал Барабашевский ЛРЗ. Сравнение природной кеты этого стада (1989–1990 гг.) с кетой смешано-естественного и заводского воспроизводства (2000 г.) показывает тенденцию увеличения доли асимметричных рыб с 13,5 до 16,9% и повышения уровня флуктуирующей асимметрии с 0,132 до 0,174, что говорит о снижении стабильности развития. Таким образом, влияние искусственного воспроизводства на популяцию кеты р. Барабашевка уже становится заметным. На стабильность развития кеты на Барабашевском ЛРЗ серьезное влияние может оказывать низкая (до 1,5° С) температура воды в зимние месяцы, что нормально для горбуши, но не для кеты. Так как доля естественного воспроизводства кеты в этой реке постоянно падает, в ближайшие годы можно ожидать повышения уровня флуктуирующей асимметрии.

Таблица 3

Показатели флуктуирующей асимметрии (σ_d^2) и средние значения признаков у природной кеты р. Быстрая (N=70)

Признак	Асимметричные		σ_d^2	M±m	Асимметричные		
	N	%			Кол-во признаков	N	%
P	12	24,0	0,174	14,39±0,05	1	31	75,6
V	11	22,0	0,159	9,34±0,04	2	8	19,5
porb	14	28,0	0,246	3,85±0,04	3	2	4,9
can on porb-1	13	26,0	0,188	3,32±0,04			
$\Sigma n_{асм}/N$	50/70=0,71				Всего	41	58,6

Примечание. M±m – средняя арифметическая с ошибкой; $\Sigma n_{асм}/N$ – число асимметричных случаев на особь.

Таблица 4

Показатели флуктуирующей асимметрии и средние значения признаков у заводской кеты р. Плотникова – ЛРЗ «Озерки» (N=94)

Признак	Асимметричные		σ_d^2	M±m	Асимметричные		
	N	%			Кол-во признаков	N	%
P	32	27,8	0,344	14,28±0,05	1	38	52,1
V	14	12,0	0,151	9,03±0,02	2	27	37,0
porb	29	25,2	0,312	3,73±0,03	3	8	11,0
can on porb-1	40	34,8	0,430	3,81±0,05			
$\Sigma n_{асм}/N$	115/94=1,22				Всего	73	77,7

Примечание. Обозначения, как в табл. 3.

Сравнение кеты заводского и естественного воспроизводства из бассейна р. Большая дает очень интересные результаты. Природная кета из р. Быстрая характеризуется тем, что большая часть экземпляров (75,6%) в нашей выборке была асимметрична по одному признаку. У заводской кеты из р. Плотникова (ЛРЗ «Озерки») доля рыб, асимметричных по одному признаку была в 1,5 раза меньше, а асимметричных по двум и трем признакам почти в 2 раза больше, чем у природной кеты (табл. 3, 4). Кроме того, асимметричные рыбы природной кеты отличаются значительно большей долей особей, асимметричных по числу ветвистых лучей в брюшных плавниках, и намного меньшей – по числу каналов второго порядка сейсмодатчиков на первой заглазничной кости (табл. 3, 4). По дисперсии флуктуирующей асимметрии заводская кета отличается от природной значительно большими значениями этого показателя по таким признакам,

как число ветвистых лучей в грудных плавниках ($P>0,99$) и число каналов второго порядка на первой заглазничной кости ($P>0,999$). Наше мнение подтверждают данные о более высоком уровне флуктуирующей асимметрии по числу лучей в грудных и брюшных плавниках у культивируемой кеты по сравнению с природной из рек Магаданской области (Петровская, 1995; Бойко, 1999). Кроме того, заводская кета отличается и большим значением числа асимметричных случаев на особь (табл. 3–5). Нельзя не отметить и тот факт, что заводская кета отличается от природной и средними значениями трех из четырех использованных признаков: у заводской кеты меньше ветвистых лучей в брюшных плавниках ($P>0,999$), меньше заглазничных костей ($P>0,95$), но больше каналов второго порядка на первой заглазничной кости ($P>0,999$) (табл. 3–5).

Не менее интересные результаты получились и при сравнении природной (р. Ключевка) и заводской (ЛРЗ «Малкинский») нерки. У заводской нерки доля рыб, асимметричных по одному признаку, была чуть больше половины, а по двум – немного больше трети; в свою очередь у природной нерки число особей, асимметричных по одному признаку, было почти в 1,5 раза больше, а по двум признакам – в 1,5 раза меньше, чем у заводской. У заводской нерки отмечен 1 экз., асимметричный по четырем признакам (табл. 6–7). Довольно большая разница существует и по доле рыб, асимметричных по отдельным признакам, среди асимметричных особей. Так, доля производителей, асимметричных по числу заглазничных костей, у природной нерки в 2,5 раза больше, а по числу каналов второго порядка на третьей заглазничной кости – в 3,5 раза меньше, чем у заводской (табл. 6–7). Дисперсия флуктуирующей асимметрии у заводской нерки намного больше, чем у природной по четырем признакам из пяти. Особенно велика разница в дисперсии флуктуирующей асимметрии между ними по числу ветвистых лучей в брюшных плавниках ($P>0,999$) и по числу каналов второго порядка на третьей заглазничной кости ($P>0,999$). Соответственно и число асимметричных случаев на особь у заводской нерки в 2 раза больше, чем у природной (табл. 6–8).

Таблица 5

Сравнение природной и заводской кеты по σ_d^2 с использованием критерия Фишера (F) и по $M \pm m$ с использованием критерия Стьюдента (t_{st})

Признак	F	t_{st}
P	1,98**	1,03
V	1,05	4,82***
porb	1,27	4,24***
can on porb-1	2,29***	5,74**

Примечание. Остальные обозначения, как в табл. 3.

Таблица 6

Показатели флуктуирующей асимметрии и средние значения признаков у природной нерки р. Быстрая (N=48)

Признак	Асимметричные		σ_d^2	$M \pm m$	Асимметричные		
	n	%			Кол-во признаков	n	%
P	7	35,0	0,148	14,74±0,05	1	11	73,3
V	3	15,0	0,063	9,01±0,02	2	3	20,0
porb	4	20,0	0,085	3,96±0,02	3	1	6,7
can on porb-1	5	5,0	0,106	2,95±0,04			
can on porb-3	1	15,0	0,021	0,99±0,01			
$\Sigma n_{асм}/N$	20/48=0,42				Всего	15	31,2

Примечание. Обозначения, как в табл. 3.

Следует отметить и разницу между природной и заводской неркой по средним значениям признаков. Эти различия касаются следующих признаков: число ветвистых лучей в грудных ($P>0,95$) и брюшных ($P>0,999$) плавниках больше у заводской, а число каналов второго порядка на третьей заглазничной кости ($P>0,999$) больше у природной нерки (табл. 6–8).

Таблица 7

Показатели флуктуирующей асимметрии и средние значения признаков у заводской нерки ЛРЗ «Малки» ($N=100$)

Признак	Асимметричные		σ_d^2	$M \pm m$	Асимметричные		
	n	%			Кол-во признаков	n	%
P	28	27,2	0,283	$29,80 \pm 0,08$	1	37	55,2
V	21	20,1	0,303	$18,36 \pm 0,08$	2	24	35,8
porb	8	7,8	0,080	$7,92 \pm 0,04$	3	5	7,5
can on porb-1	27	26,2	0,303	$5,80 \pm 0,08$	4	1	1,5
can on porb-3	19	18,4	0,192	$1,81 \pm 0,04$			
$\Sigma n_{асм}/N$	103/100=1,03				Всего	67	67,0

Примечание. Обозначения, как в табл. 3.

Таким образом, и в данном случае мы отмечаем снижение стабильности развития у лососей заводского воспроизводства. Видимо, не последнюю роль в нарушении стабильности развития лососей на рыбноводном заводе могут играть и химические вещества (формалин, малахитовая зелень и др.), которыми эмбрионы, личинки и молодь обрабатываются с профилактической и лечебной целями. Кроме того, гипомагнитная обстановка и высокий градиент магнитного поля отрицательно влияют на выживаемость эмбрионов, личинок и мальков тихоокеанских лососей (Запорожец, Абалмазова, 1985). Поэтому роль этих факторов в нарушении стабильности развития культивируемой кеты на Рязановском и Барабашевском ЛРЗ, вероятно, тоже нельзя отрицать. Это связано с тем, что раннее постэмбриональное развитие и подращивание молоди кеты проходило в железобетонных каналах и бассейнах в аномальных магнитных условиях.

Таблица 8

Сравнение природной и заводской нерки по σ_d^2 с использованием критерия Фишера (F) и по $M \pm m$ с использованием критерия Стьюдента (t_{st})

Признак	F	t_{st}
P	1,91**	2,22*
V	4,81***	3,80***
porb	1,06	0,00
can on porb-1	2,86***	0,78
can on porb-3	9,14***	3,80***

Примечание. Обозначения, как в табл. 3.

Кроме условий развития и роста эмбрионов, личинок и мальков при заводском разведении лососей серьезное, на наш взгляд, влияние на стабильность развития потомства могут оказывать условия содержания производителей до созревания, точнее, возможные стрессирующие факторы (повышенная плотность производителей в садках, сильное течение и т. д.), так как при стрессе в организме рыб, в том числе и лососевых, накапливается гормон кортизол (Schreck, 1981, 1982; Pickering et al., 1987; Pickering, 1992). Характерно, что даже в естественных условиях, например в результате значительного

увеличения плотности производителей выше оптимальных значений, на нерестилищах у красной отмечается как снижение количества выметанных половых продуктов, так и увеличение смертности эмбрионов в гнездах (Базаркин, 1990; Чебанов, 1991). Эндокринные изменения, происходящие в организме производителей лососей рода *Oncorhynchus* при увеличении плотности, и их отрицательное влияние на созревающие половые продукты и на выживание эмбрионов описаны и в экспериментальных работах (Подлесных, Ардашев, 1990; Подлесных, Сахапов, 1993). На наш взгляд, такие эндокринные изменения в организме родителей у лососей в результате воздействия различных стрессирующих факторов должны оказывать серьезное воздействие и на стабильность развития потомков. Повышенный уровень флуктуирующей асимметрии как отражения снижения стабильности развития у потомства от стрессированных родителей отмечается и для некоторых млекопитающих (Захаров и др., 1984; Mooney et al., 1985). Таким образом, на стабильность развития тихоокеанских лососей на рыбоводных, а значит и на уровень флуктуирующей асимметрии, может оказывать влияние много факторов.

На наш взгляд, флуктуирующая асимметрия может быть использована в качестве индикатора при осуществлении мониторинга за заводскими и смешанными стадами тихоокеанских лососей.

Литература

- Астауров Б.Л. Фенотипическая изменчивость гомодинамичных частей в пределах организма // Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. С. 110–115.
- Базаркин В.Н. Воспроизводство и динамика численности нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) озера Азабачьего в связи с условиями среды на нерестилищах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1990. 26 с.
- Бирюкова И.В. Морфофункциональные особенности формирования органа обоняния лососей в онтогенезе и его адаптивные возможности // Международ. симпоз. по марикультуре: Тез. докл. М.: ВНИРО, 1995. С. 47–48.
- Бойко И.А. Результаты мониторинга флуктуирующей асимметрии, проводимого для оценки состояния естественных, смешанных и индустриальных популяций кеты водоемов Магаданской области в 1997–98 гг. // Российско-американская конф. по сохранению лососевых. 18–22 апреля 1999 г. Камчатка, РФ. 1999. С. 10.
- Жуйков А.Ю. Особенности услоно-рефлекторной деятельности молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. в связи с проблемой воспроизводства: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1986. 20 с.
- Запорожец О.М., Абалмазова М.Г. Влияние электромагнитных факторов на выживаемость и качество икры у молоди кижуча // Рыб. хоз-во. 1985. № 12. С. 22–24.
- Захаров В.М., Зюганов В.В. К оценке асимметрии билатеральных признаков как популяционной характеристики // Экология. 1980. № 1. С. 10–16.
- Захаров В.М., Шефтель В.И., Александров Д.Ю. Нарушение стабильности развития на фазе пика численности в популяции млекопитающих // Докл. АН СССР. 1984. Т. 275 (3). С. 761–764.
- Захаров В.М. Асимметрия животных. М: Наука, 1987. 216 с.
- Каева В.Е. Морфологические и этологические особенности заводской и дикой молоди горбуши // IV Всесоюз. конф. по раннему онтогенезу рыб. М., 1988. Ч. 1. С. 118–120.
- Канидьев А.Н. Биологические основы искусственного разведения лососевых рыб. М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1984. 216 с.
- Петровская А.В. Сравнительное изучение флуктуирующей асимметрии мальков кеты из искусственных и естественных популяций // 1-я Международ. науч.-практ. конф. молодых исследователей. Международ. сотрудничество и образование молодежи на Севере. Магадан, 1995: Тез. докл. Магадан, 1995. С. 160–161.
- Подлесных А.В., Ардашев А.А. Влияние плотности посадки и введения кортизола на метаболические перестройки у кеты // Экология. 1990. № 6. С. 73–75.
- Подлесных А.В., Сахапов З.И. Влияние плотности посадки на эндокринные изменения производителей нерки и выживаемость их потомства // Биология моря. 1993. Т. 19, № 3. С. 68–76.
- Романов Н.С. Онтогенетический очерк морфологии тихоокеанских лососей. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. 152 с.
- Романов Н.С. Флуктуирующая асимметрия заглазничных костей у тихоокеанских лососей // Биология моря. 1995. Т. 21, № 3. С. 211–215.

- Рябов И.Н. Оценка антропогенного воздействия с помощью метода флуктуирующей асимметрии на примере популяций рыб р. Воронка // Фенетика популяций. М.: Наука, 1985. С. 161.
- Рябов И.Н., Молюков М.И. К выбору видов-индикаторов из рыбного населения в регионе морской АЭС // Методы биоиндикации окружающей среды в районах АЭС. М.: Наука, 1988. С. 125–132.
- Рябов И.Н., Крышев И.И. Оценка уровня флуктуирующей асимметрии и дозы облучения рыб морского водоема-охладителя АЭС // Вопр. ихтиол. 1990. Т. 30, вып. 3. С. 519–522.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Иванов В.И. Некоторые вопросы феногенетики // Актуальные вопросы современной генетики. М.: Изд-во МГУ, 1966. С. 114–130.
- Чебанов Н.А. О влиянии плотности нерестовых скоплений на эффективность нереста, выживаемость икры в буграх и размерную структуру потомства у нерки *Oncorhynchus nerka* // Вопр. ихтиол. 1991. Т. 31, вып. 1. С. 101–106.
- Чубанишвили А.Т. Гомеостаз развития в популяциях озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), обитающих в условиях химического загрязнения в районе средней Волги // Экология. 1998. № 1. С. 71–74.
- Шустов Ю.А. Экологические аспекты поведения молоди лососевых рыб в речных условиях. СПб.: Наука, 1995. 161 с.
- Ames L.J., Felley J.D., Smith M.H. Amounts of asymmetry in centrarchid fish inhabiting heated and nonheated reservoirs // Trans. Am. fish. Soc. 1979. V. 108. P. 489–495.
- Beardmore J.A. Developmental stability in constant and fluctuating temperatures // Am. J. Phys. Anthropol. 1960. V. 14. P. 411–422.
- Graham J.H., Roe K.L., West T.B. Effects of lead and benzene on the developmental stability of *Drosophila melanogaster* // Ecotoxicology. 1993. V. 2. P. 185–195.
- Mooney M.R., Siegel M.I., Gest T.R. Prenatal stress and increased fluctuating asymmetry in the parietal bones of neonatal rats // Am. J. Phys. Anthropol. 1985. V. 68. P. 131–134.
- Pickering A.D., Pottinger T.G., Carragher J., Sumpter J.P. The effects of acute and chronic stress on the levels of reproductive hormones in the plasma of mature male brown trout, *Salmo trutta* L. // Gen. Comp. Endocrinol. 1987. V. 68. P. 249–259.
- Pickering A.D. Rainbow trout husbandry: management of the stress response // Aquaculture. 1992. V. 100. P. 125–139.
- Romanov N.S. Effect of culture conditions on skull morphology in smolts of the masu salmon, *Oncorhynchus masou* (Brevoort) // Aquaculture. 1984. V. 41. P. 147–153.
- Romanov N.S. Fluctuating asymmetry in Chum Salmon from the Maritime province // J. Ichthyology. 1995. V. 35, N 9. P. 171–182.
- Schreck C.B. Stress and compensation in teleostean fishes: responses to social and physical factors // Stress and fish / Ed. A.D. Pickering. London: Academic Press. 1981. P. 295–321.
- Schreck C.B. Stress and rearing of salmonids // Aquaculture. 1982. V. 28. P. 241–249.
- Soule M.E. Phenetics of natural populations. II. Asymmetry and evolution in a lizard // Am. Nat. 1967. V. 101. P. 141–160.
- Soule M.E., Baker B. Phenetics of natural populations. IV: The population asymmetry parameter in the butterfly *Coenonympha tullia* // Heredity. 1968. V. 23. P. 611–614.
- Tebb G., Thoday J.M. Genetic effects of diurnal temperature change in laboratory populations of *Drosophila melanogaster* // Proc. IX Intern. Congr. Genet. Caryl. 1954a. V. 1. P. 789–791.
- Tebb G., Thoday J.M. Stability in development and relational balance of X-chromosomes in *Drosophila melanogaster* // Nature. 1954b. V. 174. P. 1109–1110.
- Valentine D.V., Soule M.E. Effect of p,p'-DDT on developmental stability of pectoral fin rays in the grunion, *Leuresthes tenuis* // Nat. Mar. Fish. Serv. Fish. Bull. 1973. N 71. P. 921–925.
- Valentine D.V., Soule M.E., Samollov P. Asymmetry analysis in fishes: a possible statistical indicator of environmental stress // Nat. Mar. Fish. Serv. Fish. Bull. 1973. N 71. P. 357–370.
- Van Valen L. A study of fluctuating asymmetry // Evolution. 1962. V. 16(2). P. 125–142.
- Vrijenhoek R.S., Lerman S. Heterozygosity and developmental stability under sexual breeding systems // Evolution. 1982. V. 36. P. 768–776.
- Zakharov V.M. Fluctuating asymmetry as an index of developmental homeostasis // Genetica (Beograd). 1981. V. 13. P. 241–256.
- Zakharov V.M. Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations // Acta Zool. Fennica. 1992. V. 191. P. 7–30.
- Zakharov V.M., Ruban G.I. The disturbance of developmental stability as an indicator of anthropogenic influence on animal population in the Baltic Sea Basin // Symp. Ecol. Invest. Baltic. Sea Env. (Riga, USSR, 1983), Helsinki: Valkion Painatukeskus, 1985. P. 526–536.