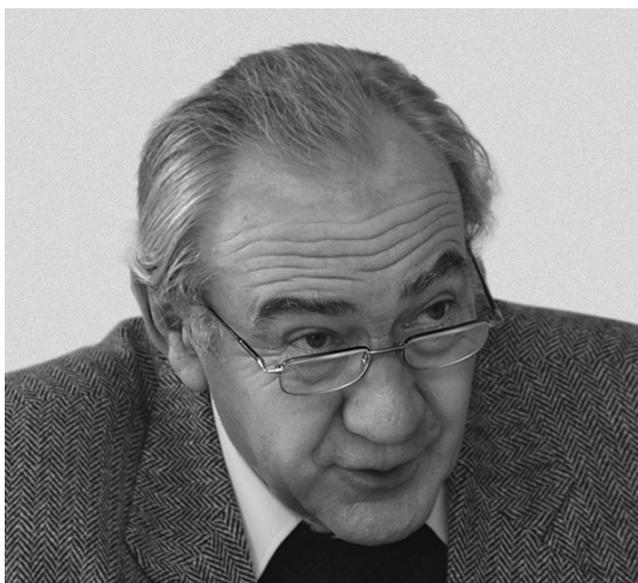


К 75-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ЮРИЯ ПЕТРОВИЧА АЛТУХОВА (1936–2006)

© 2011 г. Е. А. Салменкова, Д. В. Политов

Учреждение Российской академии наук Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва 119991
e-mail: salm@vigg.ru



Юрий Петрович Алтухов — выдающийся генетик-популяционист с мировым именем, академик Российской академии наук, директор Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН в 1992–2006 годах.

Юрий Петрович родился 11 октября 1936 г. в Воронежской области в семье агронома. В 1937 г. его отец был репрессирован и погиб в тюрьме, а в 1956 г. был реабилитирован. Окончив в 1959 г. Московский технологический институт рыбной промышленности и хозяйства по кафедре физиологии рыб, Ю.П. Алтухов начал работать на Карадагской биологической станции АН УССР в Крыму. В 1962 г. Ю.П. Алтухов поступил в аспирантуру Биолого-почвенного факультета Московского государственного университета и успешно защитил кандидатскую диссертацию, посвященную внутривидовой дифференциации черноморской ставриды. Начало научного пути Юрия Петровича связано с именами замечательных биологов — цитофизиолога Б.П. Ушакова и ихтиолога Н.В. Лебедева, пробудивших в нем глубокий интерес к вопросам эволюции, видообразования, изменчивости и популяционной структуры вида. Возрождение российской генетики, начавшееся в 1960-х годах, определило

главное (но далеко не единственное) — популяционно-генетическое — направление его научной деятельности. Первые популяционно-генетические работы Ю.П. Алтухова были связаны с изучением азово-черноморского анчоуса и морских окуней Северной Атлантики, выявившим у этих видов (с использованием иммуногенетических маркеров) наследственно обусловленную пространственную дифференциацию. Ю.П. Алтухов стал одним из пионеров, применивших генетические маркеры для характеристики скрытой в природных популяциях изменчивости.

В 1967 г. Ю.П. Алтухова приглашают во Владивосток для организации Лаборатории генетики в создававшемся тогда Институте биологии моря (ИБМ) ДВНЦ АН СССР. В те годы государство создает на Дальнем Востоке целый ряд новых академических институтов для изучения и ускоренного освоения природных ресурсов дальневосточных регионов. Это открывало широкие перспективы для развития разнообразных исследований на дальневосточных видах, в том числе на промысловых рыбах, и, конечно, — для раскрытия творческого потенциала молодого ученого. Владивостокский период (1967–1972 гг.)

оказался очень успешным в научной деятельности Юрия Петровича. Освоив и применив появившиеся тогда новые электрофоретические методы анализа генетической изменчивости белков (главным образом аллозимной), Юрий Петрович и руководимая им лаборатория положили начало изучению генетики популяций тихоокеанских лососей — кеты, горбуши, нерки — важнейших промысловых рыб Дальнего Востока. Уже в первые годы экспедиционных работ на базе создававшихся тогда же биостанций Института биологии моря впервые были показаны генетические различия между популяциями кеты разных рек Сахалина, Итурупа, бассейна Амура, а в последующие годы и среди популяций других районов ареала. Была обнаружена также внутренняя подразделенность в крупных популяциях лососей, и на этой основе Ю.П. Алтухов разработал рекомендации для искусственного воспроизводства на рыбобreedных заводах с учетом структуры популяций и получил свое первое авторское свидетельство на изобретение. В дальнейшем, уже перейдя в 1972 г. в Институт общей генетики АН СССР по приглашению директора академика Н.П. Дубинина, Юрий Петрович продолжал руководить популяционно-генетическими исследованиями лососевых рыб. Сотрудники его лаборатории практически ежегодно выезжали в экспедиции на Сахалин, Камчатку и в другие регионы страны для совместных с Институтом биологии моря работ на лососях. Продолжалось освоение новых аллозимных генетических маркеров, изучение географии у кеты и горбуши, пространственной и темпоральной генетической подразделенности их популяций. Проводились исследования механизмов поддержания популяционно-генетической структуры и действия отбора, изучалось влияние на популяции промысла, искусственного воспроизводства, межзаводских перевозок икры для инкубации и выпуска молоди; проводился также популяционно-генетический анализ акклиматизированных популяций, изучались и многие другие вопросы.

Стоит остановиться на нескольких ранних и весьма важных работах Ю.П. Алтухова, влияние которых прослеживается на его последующие научные труды. Работая на Дальнем Востоке, Юрий Петрович не прерывал научного общения со своим коллегой по МГУ профессором кафедры антропологии Юрием Григорьевичем Рычковым, с которым его связывало сходство взглядов по многим научным вопросам. В ходе совместных обсуждений собственных и мировых исследований популяций человека и других биологических видов, они приходят к серьезным теоретическим обобщениям и публикуют их в двух совместных статьях в “Журнале общей биологии”. Одна из статей — “Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность

и изменчивость” (1970) — обосновывает принцип системной, иерархически структурированной организации популяций в природе, т.е. подразделения природных популяций на структурные компоненты, связанные между собой обменом генами и относительно изменчивые. Авторы показали, что популяция — это не просто сумма ее отдельных частей, а будучи системой компонентов, взаимосвязанных некоторым обменом генами, оказывается, как целое, генетически значительно более устойчивой, чем отдельные компоненты, и следовательно способной к длительному существованию. Всестороннему изучению популяционных систем в природе и в эксперименте Юрий Петрович со своими сотрудниками посвятил целый ряд исследований. Очень хорошим примером такой популяционной системы оказалась большая популяция (стадо) тихоокеанского лосося нерки, нерестящейся в озере Азабачьем на Камчатке. Ее генетическое изучение под руководством Ю.П. Алтухова проводилось одновременно с биологическим исследованием под руководством С.М. Коновалова (зав. лабораторией популяционной биологии ИБМ ДВО АН СССР) на протяжении ряда полевых сезонов на базе биостанции ИБМ “Радуга”. Было установлено, что средние генетические характеристики стада в целом и характер распределения генетической изменчивости по структурным компонентам (субпопуляциям разного типа в бассейне озера) стабильны на протяжении нескольких наблюдавшихся поколений, тогда как в субпопуляциях аллельные частоты существенно варьировали в пространстве и времени. Позднее, уже в стенах Института общей генетики, где Юрий Петрович возглавил новую лабораторию — популяционной генетики, он организовал исследование экспериментальной лабораторной модели популяционной системы — подразделенной популяции *Drosophila melanogaster*. И в этом эксперименте структурированная популяция, представленная системой полуизолированных субпопуляций, оказалась генетически более устойчивой в поколениях, чем контрольная панмиктическая популяция той же общей численности. Аналогичный результат был получен Ю.П. Алтуховым и М.Л. Бланком и при компьютерном моделировании подразделенной популяционной системы, которая значительно дольше, чем панмиксная популяция, сохраняет генетическое разнообразие.

Дальнейшее развитие популяционных исследований показало, что концепция популяционных систем, сформулированная еще в 1970 г. на основе анализа в основном популяционно-генетических данных, имеет более широкое биологическое значение. Оно состоит в том, что важнейшим условием стабильного существования популяционной системы является ее внутренняя структура и взаимодействие между структурными компонентами. Фактически тот же принцип

устойчивости структурированной системы лежит как в основе концепции “метапопуляций”, независимо и параллельно развивавшейся за рубежом (Hanski, 1991; Hanski, Simberloff, 1997 и др.), так и в основе современных зарубежных представлений о так называемой “биокомплексности”, свойственной крупным региональным популяционным системам, например у различных промысловых видов рыб (см. Nilborn et al., 2003). Компоненты такой системы обладают своими биологическими, экологическими и генетическими особенностями и локальными адаптациями к разнообразию условий обитания, позволяющими всей системе выживать при значительных изменениях окружающей среды. Необходимость сохранения биокомплексности в процессе промышленной эксплуатации, например, региональных популяций рыб признается важным условием их устойчивости к неблагоприятным климатическим и антропогенным воздействиям.

Другое важное обобщение, сделанное Ю.П. Алтуховым и Ю.Г. Рычковым в 1972 г. в статье “Генетический мономорфизм вида и его возможное биологическое значение”, было посвящено осмыслению феномена мономорфных, инвариантных белков, существующих у вида наряду с полиморфными белками. Это исследование началось с небольшой работы Ю.П. Алтухова о соотношении моно- и полиморфизма гемоглобинов в микроэволюции рыб (1969 г.), где впервые ставилась эта проблема. Обозревая результаты собственного обширного электрофоретического анализа различных систем белков в многочисленных популяциях лососей и других видов из разных регионов видовых ареалов, а также литературные материалы, авторы приходят к выводу о реальности существования генетически мономорфных признаков вида, не имеющих географической изменчивости. Как правило, такие признаки (белки) являются видоспецифичными, т.е. по ним можно идентифицировать вид, и обычно кодируются множественными генами. Авторы постулировали двойственный характер организации генома и предположили, что основная роль генетически полиморфных белков связана с процессами адаптации к умеренным и локальным факторам среды, тогда как генетически мономорфные белки, по-видимому, маркируют кардинальные функции генома, обеспечивающие видоспецифичное постоянство внутренней среды организма. Мутации в генах мономорфных белков, очевидно, отсекаются отбором на ранних стадиях развития, а кардинальные изменения в мономорфной части генома в исключительных случаях могут приводить к образованию нового вида. В русле этих идей была обоснована “неортодоксальная модель видообразования, в которой учтены оба явления – полиморфизм и мономорфизм, а формирование нового вида рассматривается не как градуаль-

ный вероятностный процесс, протекающий на популяционном уровне, а как следствие крупных генетических реорганизаций, маркируемых мономорфными признаками” (Алтухов и др., 1996). Эти взгляды на двойственный характер организации генома и на видообразование Юрий Петрович опубликовал в двух статьях в журнале “Evolution” (1982, 1985). В дальнейшем он неоднократно возвращался к обсуждению этих вопросов, привлекая новые генетические данные, в том числе результаты последних экспериментальных исследований, открывающих инвариантные и видоспецифичные структуры на уровне ДНК.

Рассмотренные выше концепции популяционных систем и генетического мономорфизма вида неразрывно связаны с общими представлениями о внутривидовом и межвидовом генетическом разнообразии. Роль внутривидового генетического разнообразия в приспособленности на индивидуальном и популяционном уровне привлекала большое внимание Ю.П. Алтухова. Изучению связей генетического разнообразия по совокупности иммунологических и биохимических маркеров генов с изменчивостью морфофизиологических признаков и приспособленностью посвящено большое число работ, проводившихся в его лаборатории на человеке и различных видах животных и растений. Итогом этих исследований стали выдвинутые Юрием Петровичем представления о важном приспособительном значении исторически сложившихся оптимальных (промежуточных) уровней внутривидового генетического разнообразия и об оптимальности гетерозиготности на индивидуальном уровне как генетической основе адаптивной нормы. Юрий Петрович обстоятельно доказывал, что высокая индивидуальная гетерозиготность, будучи выгодной для организма, неблагоприятна для его потомства, а значит и для популяции в целом, т.к. значительное количество выщепляемых генотипов оказываются неадаптивными в субоптимальных условиях среды. Он полагал, что генетический оптимум отражает баланс между инбридингом (увеличивающим гомозиготность или частоту общих по происхождению генов) и аутбридингом (ростом гетерозиготности и снижением в популяции частоты генов, общих по происхождению). И рассматривал существующие в природе универсальные механизмы, поддерживающие генетический оптимум, такие как: ограничение свободной генетической рекомбинации; различные типы естественного отбора, варьирующего по направлению и интенсивности на разных стадиях онтогенеза или у особей разного пола; системную организацию популяций, определяющую неслучайную структуру скрещиваний (Алтухов, 1989, 1995).

Ряд работ Ю.П. Алтухова и его сотрудников посвящены роли отбора в поддержании генетического полиморфизма в популяциях и разработке

конкретных подходов к выявлению отбора. Первыми были уже упоминавшиеся исследования популяционной системы нерки озера Азабачьего, в которых было продемонстрировано влияние балансирующего отбора в поддержании наблюдавшегося аллозимного полиморфизма. Позже эффекты отбора, варьирующего по направлению на разных стадиях онтогенеза, были найдены и подробно исследованы у горбуши.

В конце 1970-х годов интерес Юрия Петровича привлекла новая группа объектов – хвойные растения, важной репродуктивной особенностью которых является наличие гаплоидной ткани мегагаметофита в семени, что позволяет вычленивать материнский и отцовский вклад в генотипах потомков от свободного опыления. С помощью аллозимного анализа под руководством Ю.П. Алтухова сотрудники его лаборатории показали, что в популяциях древесных растений, кажущихся непрерывными в пространстве, действуют те же механизмы, что в любых других популяциях животных и растений, то есть вместо неограниченной панмиксии существует система подразделенных популяций с определенной степенью изоляции. При этом географическая компонента генетической изменчивости, слабо выраженная в центральной части ареала, где растения находят близкие к видовому оптимуму условия, в значительной мере обусловлена действием балансирующего отбора. Об этом свидетельствовало сравнение уровней гетерозиготности на разных онтогенетических стадиях хвойных растений. Представления о важной роли естественного отбора в формировании самовоспроизводящейся структуры популяций во многом благодаря Ю.П. Алтухову прочно заняли свое место в научных публикациях о генетике природных популяций.

Значительный вклад Юрий Петрович внес в решение проблемы “Человек и биосфера”, будучи одним из первых генетиков-популяционистов, осознавших и активно пропагандировавших взгляды на принципы организации внутривидового генетического разнообразия и его значение для стабильного существования популяций и видов. В 1995 г. он опубликовал в журнале “Генетика” большую статью “Внутривидовое генетическое разнообразие: мониторинг и принципы сохранения”, в которой обсуждает задачи и методы мониторинга генетических процессов в норме и их изменений при антропогенном воздействии в природных, промысловых и сельскохозяйственных популяциях, а также возможные пути решения этой проблемы. Анализируя экспериментальные данные о такого рода изменениях в генофондах и развивая представления об исторически сложившемся оптимальном уровне и структуре внутривидового генетического разнообразия, Юрий Петрович формулирует методологически важное понятие о нормальном и неблагоприятном генетических

процессах. По его определению, нормальный генетический процесс – это такой тип воспроизводства видовых генофондов, при котором соотношение внутри- и межпопуляционной компонент генетического разнообразия сохраняется на эволюционно сложившемся оптимальном уровне, специфичном для каждого вида; соответственно, неблагоприятный генетический процесс связан с нарушением этого соотношения. На основе такого понимания предлагается модель генетического мониторинга популяций в условиях антропогенного воздействия и преобразования окружающей среды; формулируются принципы длительного устойчивого воспроизводства видов и популяций в природе, включающие системный характер их внутренней организации и поддержание эволюционно сложившейся структуры генетической изменчивости на разных ступенях внутривидовой иерархии. В разработке этих принципов Юрий Петрович видел реальный вклад, который популяционная генетика вносит в природоохранную генетику (conservation genetics).

Принцип сохранения генетического разнообразия Ю.П. Алтухов применил для стабилизации сортов растений и пород животных. С этой целью он разработал метод модального отбора для селекции и семеноводства, сочетавший умеренный направленный отбор по признакам продуктивности со стабилизирующим отбором по адаптивно значимым признакам. Этот подход позволяет создавать сорта или породы с повышенной, хотя и не максимально высокой, но устойчивой в поколениях продуктивностью. Таким путем был создан новый сорт подсолнечника Енисей, сочетающий высокую продуктивность с раннеспелостью и длительной устойчивостью этих свойств. Такого рода подход был применен к созданию устойчивых сортов хлопчатника, томатов, пород каракульских овец.

Придавая большое значение проблеме сохранения генетического разнообразия, как важной составной части биоразнообразия, Ю.П. Алтухов собирает в ИОГен коллектив авторов, который под его руководством и с его авторским участием публикует в 2004 г. коллективную монографию “Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях”. Вопросы, связанные с антропогенными преобразованиями популяционных генофондов и потерями генетического разнообразия в современный период, рассматриваются в монографии с привлечением большого круга различных экономически ценных видов животных и растений – объектов промысловой эксплуатации и сельского хозяйства; большой раздел монографии посвящен генетическим процессам в современных популяциях человека.

В своих работах Юрий Петрович неоднократно возвращался к мысли о том, что человек в своей де-

ятельности по отношению к живой природе должен стремиться не только к извлечению собственной выгоды, но и к максимально возможному сохранению и разумному управлению биоразнообразием с учетом природной организации видов животных и растений. Он называл такой подход моделью социально-экологического оптимума.

В последние годы Юрия Петровича очень заинтересовал анализ связей популяционного генетического разнообразия (аллозимной гетерозиготности) со скоростью роста, полового созревания и продолжительностью жизни. Он настойчиво собирал разнообразные литературные материалы и создал базу данных по этим показателям в популяциях многочисленных видов животных и древесных растений, а для популяций человека использовал базу генетических данных, имеющуюся в Лаборатории генетики человека ИОГен. Впервые на межвидовом уровне им была показана высокодостоверная отрицательная корреляция между возрастом полового созревания, продолжительностью жизни и средней гетерозиготностью по совокупности ферментных локусов; постулировалось, что в основе таких связей лежит универсальная полигенная система, поддерживаемая стабилизирующим отбором, в свою очередь связанная функционально с интенсивностью метаболизма. В продолжение этих исследований Юрий Петрович анализирует природу акселерации в популяциях человека и показывает, что в ее основе обнаруживается положительный соматический гетерозис, наблюдаемый у народов со значительным уровнем панмиксии.

В одной статье трудно охватить все разнообразие тем и работ, связанных с именем Ю.П. Алтухова. Его иницирующие идеи и, как правило, его личное участие лежат в основе очень многих работ сотрудников его лаборатории. Это в первую очередь относится ко всем исследованиям по генетике популяций лососевых и сопутствующим прикладным разработкам, к исследованиям генетического разнообразия сиговых рыб, к популяционно-генетическим работам по искусственному воспроизводству осетровых. Очень активную роль сыграл Юрий Петрович в развитии работ по популяционной генетике лесообразующих видов хвойных. Его неизменный интерес стимулировал обширные исследования сотрудников лаборатории по демографической генетике.

Интеллектуальное влияние Ю.П. Алтухова распространялось далеко за пределы Института. Нельзя не отметить, что научные работы Юрия Петровича неизменно отличали нестандартный стиль мышления, оригинальный собственный взгляд на многие общепринятые положения, стремление к глубокому проникновению в суть рассматриваемых явлений и к серьезным обобщениям.

Юрий Петрович не был кабинетным ученым. Он активно пропагандировал свои идеи, результаты собственных и проводившихся под его руководством научных исследований и сделал многое, чтобы внедрить полезные достижения в практику. Например, в связи с предложениями по оптимизации искусственного воспроизводства лососевых (а позднее сходные рекомендации были выдвинуты им и в отношении воспроизводства осетровых) Юрий Петрович неоднократно делал доклады в Главрыбводе, на коллегии Минрыбхоза, на совещаниях в Сахалинрыбводе и в других организациях, настойчиво добиваясь внедрения научных рекомендаций на лососевых рыбодных заводах Сахалина.

При активном участии Ю.П. Алтухова создавался документ “Наука на службе жизни: Глобальные проблемы”, адресованный правительствам различных государств. Юрий Петрович был включен в состав рабочей группы, готовившей доклад в правительство “Мобилизация и сохранение национальных генетических ресурсов растений, животных, микроорганизмов”.

Монография Ю.П. Алтухова “Генетические процессы в популяциях” выдержала три отечественных издания; ее обновленные авторские версии были опубликованы в Великобритании и Германии. Написанная в соавторстве с коллегами книга “Популяционная генетика лососевых рыб” также была издана в обновленном и расширенном виде в Великобритании (более детально публикации Юрия Петровича представлены в приложении к данной статье списке).

Ю.П. Алтухов — создатель и лидер отечественной научной школы биохимической генетики популяций и сравнительной генетики вида, получившей общественное признание в нашей стране и за рубежом. Многие из его бывших аспирантов ныне стали завлабами и профессорами, в том числе в США, Великобритании, Израиле и др. странах. Под его руководством было защищено более 40 кандидатских и не менее десятка докторских диссертаций. Юрий Петрович активно занимался педагогической деятельностью, был профессором МГУ и Соросовским профессором, читал курс генетики популяций, руководя дипломниками и аспирантами биофака. Его неоднократно приглашали для чтения лекций в зарубежные университеты.

Научная деятельность Ю.П. Алтухова была высоко оценена научным сообществом: в 1997 г. его избирают действительным членом РАН.

В 1995 г. Ю.П. Алтухову (совместно с Л.А. Животовским и О.Л. Курбатовой) за цикл работ по стабилизирующему отбору и сопряженной изменчивости моногенных и полигенных признаков в популяциях была присуждена премия им. И.И. Шмальгаузена Президиума РАН, а в

1996 г. он стал лауреатом Государственной премии РФ в области науки и техники за цикл работ “Наследственное биохимическое разнообразие, его роль в эволюции и индивидуальном развитии” (совместно с Ю.Г. Рычковым, Л.А. Животовским, Л.И. Корочкиным, А.А. Созиновым, Е.А. Салменковой, О.Л. Серовым, Н.П. Мертвцовым). За заслуги в развитии отечественной науки Ю.П. Алтухов был награжден орденом Дружбы.

Трудно переоценить роль Ю.П. Алтухова и как организатора науки. В 1975 г. он становится заместителем директора, а в период 1992–2006 гг. возглавляет Институт общей генетики РАН. На посту директора ИОГен Юрию Петровичу удалось в тяжелый период 1990-х годов преодолеть административные и финансовые проблемы, сохранить высокопрофессиональный научный коллектив, открыть в Институте новые лаборатории. В Академии наук он с успехом отстаивал позиции Института и добивался финансирования создаваемых под эгидой ИОГен научных программ, таких как “Приоритетные направления генетики”, “Динамика генофондов растений, животных и человека”, “Биоразнообразие и динамика генофондов”.

Юрия Петровича отличала четкая гражданская позиция не только по чисто научным проблемам. Он сознавал свою ответственность за судьбу отечественной науки (и особенно генетики) и активно отстаивал интересы ее развития в своих публикациях, выступлениях, интервью, в обращениях к власти.

Список основных публикаций Ю.П. Алтухова

(статьи даны в хронологическом порядке;

* – цитируемые или упоминаемые в тексте работы)

- Алтухов Ю.П.* Популяционная генетика рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 245 с.
- Алтухов Ю.П.* Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1983. 279 с.
- **Алтухов Ю.П.* Генетические процессы в популяциях. 2-е изд. М.: Наука, 1989. 328 с.
- Altukhov Yu.P.* Population Genetics: Diversity and Stability. L.: Harwood Acad. Publ., 1990. 367p.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т.* Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 1997. 288с.
- Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A., Omelchenko V.T.* Salmonid Fishes: Population Biology, Genetics and Management. Oxford: Blackwell Science, 2000. 354 p.
- Алтухов Ю.П.* Генетические процессы в популяциях (3-е перераб. и дополн. изд.). М.: ИКЦ “Академ-книга”, 2003. 431с.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Курбатова О.Л. и др.* Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. М.: Наука, 2004, 620 с.
- Altukhov Yu.P.* Intraspecific Genetic Diversity: Monitoring, Conservation and Management. Berlin-Heidelberg: Springer Verlag, 2005. 438 p.
- Алтухов Ю.П., Апекин В.С., Лиманский В.В.* Основные принципы исследования внутри- и межвидовой дифференциации рыб серологическими методами // Вопросы физиологии рыб Черного и Азовского морей. М.: Пищ. пром-сть, 1964. С. 53–71.
- Алтухов Ю.П.* Об иммуногенетическом подходе к проблеме внутривидовой дифференциации у рыб // Успехи современной генетики. М.: Наука, 1969. Вып. 2. С. 161–195.
- **Алтухов Ю.П.* О соотношении моно- и полиморфизма в микроэволюции рыб // Докл. АН СССР. 1969. Т. 189. № 5. С. 1115–1117.
- **Алтухов Ю.П., Рычков Ю.Г.* Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность и изменчивость // Журн. общ. биологии. 1970. Т. 31. № 5. С. 507–525.
- **Алтухов Ю.П., Рычков Ю.Г.* Генетический мономорфизм видов и его возможное биологическое значение // Журн. общ. биологии. 1972. Т. 33. № 3. С. 281–300.
- Altukhov Yu. P.* Recent physiological, biochemical and immunological studies on the problem of intraspecific differentiation in marine fish // Rapp. Proc. Verb., Cons. Intern. Exp. Mer. 1971. V. 161. P. 103–108.
- Altukhov Yu.P.* Rational management of marine biological resources in the light of population genetics // Propagation marine resources Pacific Ocean. Tokyo: Tokai Univ., 1973. P. 31–39.
- Алтухов Ю.П.* Локальные стада рыб как генетически стабильные популяционные системы // Биохимическая генетика рыб. Л.: Ин-т цитологии АН СССР, 1973. С. 43–53.
- Алтухов Ю.П., Калабушкин Б.А.* Стабильный полиморфизм в современной и ископаемой популяции моллюска *Littorina squalida* // ДАН СССР. 1974. Т. 215. С. 1447–1480.
- Дубинин Н.П., Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А. и др.* Анализ мономорфных маркеров генов в популяциях как метод оценки мутагенности среды // ДАН СССР. 1975. Т. 225. № 3. С. 693–696.
- Алтухов Ю.П.* Генетика природных популяций и ресурсы биосферы // Вестн. АН СССР. 1975. № 10. С. 37–45
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Коновалов С.М. и др.* Стационарность распределений частот генов лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутазы в системе субпопуляций локального стада рыб (на примере *Oncorhynchus nerka* Walb.). Сообщ. 1. Стабильность стада в поколениях при одновременной изменчивости слагающих их структуру субпопуляций // Генетика. 1975. Т. 11. № 4. С. 44–53.
- Алтухов Ю.П., Пудовкин А.И., Салменкова Е.А. и др.* Стационарность распределений частот генов лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутазы в системе субпопуляций локального стада рыб (на примере *Oncorhynchus nerka* Walb.). Сообщ. 2. Случайный дрейф генов, миграция и отбор как факторы стационарности // Генетика. 1975. Т. 11. № 4. С. 54–62.

- Алтухов Ю.П., Животовский Л.А., Садыков С.С. и др. Эффекты модального и направленного отбора по совокупности признаков у хлопчатника *Gossipium hirsutum* // ДАН СССР. 1976. Т. 227. № 1. С. 212–215.
- Алтухов Ю.П. Проблемы популяционно-генетической организации вида у рыб // Журн. общ. биологии. 1977. Т. 38. № 6. С. 893–906.
- Алтухов Ю.П., Победоносцева Е.Ю. Экспериментальное моделирование генетических процессов в подразделенных популяциях // ДАН СССР. 1978. Т. 238. № 2. С. 466–469.
- Алтухов Ю.П., Бернашевская А.Г., Милюшиников А.Н. и др. Экспериментальное моделирование генетических процессов в популяционной системе *Drosophila melanogaster*, соответствующей кольцевой ступенчатой модели // Генетика. 1979. Т. 15. № 4. С. 646–655.
- Алтухов Ю.П., Ботвиньев О.К., Курбатова О.Л. Популяционно-генетический подход к проблеме неспецифической биологической устойчивости человеческого организма // Генетика. 1979. Т. 15. № 2. С. 352–360.
- Altukhov Yu.P. Environmental conditions and genetic monitoring of populations // Proc. XIV Intern. Congr. Genet. M.: Mir, 1980. V. 1. b. 1. P. 238–256.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Рябова Г.Д., Куликова Н.И. Генетическая дифференциация популяций кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) и эффективность некоторых акклиматизационных мероприятий // Биология моря. 1980. № 3. С. 23–38.
- Животовский Л.А., Алтухов Ю.П. Метод выделений морфологически “средних” и “крайних” типов по совокупности количественных признаков // ДАН СССР. 1980. Т. 251. № 2. С. 473–476.
- Алтухов Ю.П., Курбатова О.Л., Ботвиньев О.К. и др. Генные маркеры и болезни: генетические, антропометрические и клинические особенности детей, больных острой пневмонией // Генетика. 1981. Т. 17. № 5. С. 920–931.
- Altukhov Yu.P. The stock concept from the viewpoint of population genetics // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1981. V. 38. № 12. P. 1523–1538.
- Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A. Applications of the stock concept to fish populations in the USSR // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1981. V. 38. № 12. P. 1591–1600.
- Алтухов Ю.П. Генетический мониторинг популяций в связи с состоянием среды // Генетика и благосостояние человечества. М.: Наука, 1981. С. 205–220.
- Алтухов Ю.П., Дуброва Ю.Е. Биохимический полиморфизм популяций и его биологическое значение // Успехи соврем. биологии. 1981. Т. 91. № 3. С. 467–480.
- *Altukhov Yu.P. Biochemical population genetics and speciation // Evolution. 1982. V. 36. P. 1168–1181.
- Алтухов Ю.П., Варнавская Н.В. Адаптивная генетическая структура и ее связь с внутривидовой дифференциацией по полу, возрасту и скорости роста у тихоокеанского лосося – нерки, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Генетика. 1983. Т. 19. № 3. С. 796–807.
- Алтухов Ю.П., Новосельская А.Ю., Салменкова Е.А. и др. Факторы дифференциации и интеграции структуры системы субпопуляций нерки *Oncorhynchus nerka* Walb. в озере Азабачьем (р. Камчатка) // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44. № 3. С. 316–331.
- Алтухов Ю.П. Концепция адаптивной нормы популяций и проблема аутбридинга // Вестн. АМН СССР. 1984. № 7. С. 16–21.
- *Altukhov Yu.P. Two kinds of genetic variability and the problem of speciation // Evolution. 1985. V. 39. P. 223–226.
- Алтухов Ю.П. Молекулярная эволюция популяций // Молекулярные механизмы генетических процессов. М.: Наука. 1985. С. 100–131.
- Алтухов Ю.П., Сусков И.И., Афанасьев К.И. и др. Частота редких белковых вариантов у человека в норме и при врожденной патологии // Генетика. 1985. Т. 21. № 12. С. 2031–2043.
- Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П., Викторовский Р.М. и др. Генетическая структура популяций кеты, размножающихся в реках Дальнего Востока и Северо-Востока СССР // Журн. общ. биологии. 1986. Т. 47. № 4. С. 529–549.
- Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A. Stock transfer relative to natural organization, management, and conservation of fish populations // Population genetics and fishery managements / Eds N. Ryman, F. Utter. Seattle: Univ. Wash. Press, 1987. P. 333–343.
- Altukhov Yu.P. and Salmenkova E.A. Population genetics of cold water fish // Proc. World symp. on selection, hybridization, and genetic engineering in aquaculture. Berlin: Heenemann, 1987. V. 1. P. 3–29.
- Алтухов Ю.П., Сарсенбаев Н.А., Ширинский М.А. и др. Модальный отбор по морфологическим признакам у каракульских овец // Интенсивная технология каракулеводства. Алма-Ата: Кайнар, 1987. С. 63–70.
- Алтухов Ю.П. Балансирующий отбор как фактор поддержания аллозимного полиморфизма // Успехи соврем. биологии. 1989. Т. 107. С. 323–340.
- Алтухов Ю.П., Курбатова О.Л. Проблема адаптивной нормы в популяциях человека // Наследственность человека и окружающая среда. М.: Наука, 1984. С. 7–34.
- Алтухов Ю.П., Межжерин С.В., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Воздействие селективного рыбоводства на адаптивную генетическую и биологическую структуру популяции горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) // Генетика. 1989. Т. 25. № 10. С. 1843–1853.
- Алтухов Ю.П., Бланк М.Л. Компьютерное моделирование генетических процессов в структурированных популяциях // ДАН СССР. 1991. Т. 319. № 6. С. 1467–1472.
- Altukhov Yu.P. The role of balancing selection and overdominance in maintaining allozyme polymorphism // Genetica (Neth.). 1991. V. 85. P. 79–90.
- Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A. The genetic structure of salmon populations // Aquaculture. 1991. V. 98. P. 11–40.
- Алтухов Ю.П. Вклад А.С. Серебровского в генетику популяций // Генетика. 1992. Т. 28. № 1. С. 8–19.

- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Алтухов Ю.П. Геногеографическое исследование популяций кеты, *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в азиатской части видового ареала // Генетика. 1992. Т. 28. № 1. С. 76–92.
- Политов Д.В., Крутовский К.В., Алтухов Ю.П. Характеристика генофондов популяций кедровых сосен по совокупности изоферментных локусов // Генетика. 1992. Т. 28. № 1. С. 93–114.
- Алтухов Ю.П., Бланк М.Л. Генетическая динамика популяционных систем с варьирующими параметрами структуры и селекции // ДАН СССР. 1992. Т. 326. С. 1068–1072.
- Алтухов Ю.П. Популяционный и типологический аспекты проблемы вида и видообразования // Проблемы теории эволюции. М.: Наука, 1993. С. 3–17.
- Altukhov Yu.P. Effects of fishing on genetic resources of aquatic organisms // FAO Spec. Publ. Background Papers, Roma, 1993. P. 1–32.
- Алтухов Ю.П. Генетические последствия селективного рыболовства // Генетика. 1994. Т. 30. № 1. С. 5–21.
- Altukhov Yu.P. The principles of population monitoring for conservation genetics // Conservation genetics / Eds V. Loeschke et al. Basel: Birkhauser Verlag, 1994. P. 337–350.
- Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A. Straying intensity and genetic differentiation in salmon populations // Aquacult. Fish. Manag. 1994. V. 25. suppl.2. P. 99–120.
- Алтухов Ю.П., Животовский Л.А., Гундаев А.И. 1994. Патент № 1445645 на изобретение “Способ селекции и семеноводства”. Приоритет изобретения от 06.05.1987.
- Krutovskii K.V., Politov D.V., Altukhov Yu.P. Study of genetic differentiation and phylogeny of stone pine species using isozyme loci // Proceedings – Intern. Workshop on Subalpine Stone Pines and Their Environment: the Status of Our Knowledge (St. Moritz 5-12 Sept., 1992). U. S. Dep. Agricult. Forest Serv. Intermountain Res. Station. Gener. Techn. Rep. INT-GTR-309. July 1994. P. 19–30.
- *Алтухов Ю.П. Внутривидовое генетическое разнообразие: мониторинг и принципы сохранения // Генетика. 1995. Т. 31. № 10. С. 1331–1357.
- Бланк М.Л., Алтухов Ю.П. Неравновесная генетическая динамика популяционных систем // Докл. РАН. 1995. Т. 344. С. 136–139.
- Dubrova Yu.E., Salmenkova E.A., Altukhov Yu.P. Family heterozygosity and progeny body length in pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum // Heredity. 1995. V. 75. P. 281–289.
- Алтухов Ю.П. Гетерозиготность генома, скорость полового созревания и продолжительность жизни // Докл. РАН. 1996. Т. 348. С. 842–845.
- Алтухов Ю.П. Аллозимная гетерозиготность, возраст первой репродукции и продолжительность жизни у древесных // Докл. РАН. 1996. Т. 351. С. 837–840.
- *Алтухов Ю.П., Корочкин Л.И., Рычков Ю.Г. Наследственное биохимическое разнообразие в процессах эволюции и индивидуального развития // Генетика. 1996. Т. 32. № 11. С. 1450–1473.
- Altukhov Yu.P. Sustainable use of biological resources: A population genetic view. Abstracts Intern. Conf. Sustainable Res. Budapest, Hungary, 1996. P. 27.
- Алтухов Ю.П. Вид и видообразование // Соросовский образов. журн. 1997. № 4. С. 1–10.
- Алтухов Ю.П. Аллозимная гетерозиготность, скорость полового созревания и продолжительность жизни // Генетика. 1998. Т. 34. № 7. С. 908–919.
- Алтухов Ю.П., Курбатова О.Л., Малинина Т.В. и др. Первый опыт изучения интегральных параметров генотипа космонавтов и испытателей по совокупности полиморфных и мономорфных локусов // Космическая биология и авиакосмическая медицина. Тез. докл. 11-й конф. М.: Слово, 1998. Т. 1. С. 32–33.
- Алтухов Ю.П., Победоносцева Е.Ю., Филатова Л.П. и др. Связь индуцированной условиями космического полета частоты доминантных летальных мутаций с уровнями аллозимной гетерозиготности популяций *Drosophila melanogaster* // Докл. РАН. 1998. Т. 361. № 5. С. 709–711.
- Алтухов Ю.П. Природоохранная генетика // Экология в России на рубеже XXI века. М.: Научный мир, 1999. С. 9–26.
- Алтухов Ю.П. Гетерозиготность генома, интенсивность метаболизма и продолжительность жизни // Докл. РАН. 1999. Т. 369. № 5. С. 704–707.
- Алтухов Ю.П., Абрамова А.Б. Мономорфная видоспецифичная ДНК, выявляемая в полимеразной цепной реакции со случайными праймерами // Генетика. 2000. Т. 36. № 12. С. 1674–1681.
- Алтухов Ю.П., Шереметьева В.А., Рычков Ю.Г. Гетерозис как причина акселерации у человека // Докл. РАН. 2000. Т. 370. № 1. С. 130–133.
- Алтухов Ю.П., Шереметьева В.А. Гетерозиготность генома и долголетие человека // Докл. РАН. 2000. Т. 371. № 5. С. 710–713.
- Politov D.V., Gordon N.Yu., Altukhov Yu.P. et al. Identification of Palearctic coregonid fish species using mtDNA and allozyme genetic markers // J. Fish Biology. 2000. V. 57. Suppl. A, P. 51–71.
- Алтухов Ю.П., Евсюков А.В. Перепроизводство молоди рыболовными заводами как причина деградации волжского стада русского осетра // Докл. РАН. 2001. Т. 380. С. 273–275.
- Алтухов Ю.П. Генетические последствия селективного рыболовства и рыбодоводства // Вопр. рыболовства. 2001. Т. 2. № 4. С. 562–603.
- Алтухов Ю.П. Природоохранная генетика // Наука в России. 2002. № 3. С. 25–32.
- Алтухов Ю.П. Катастрофа регионального масштаба // Наука в России. 2002. № 4. С. 70–74.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А. Полиморфизм ДНК в популяционной генетике // Генетика. 2002. Т. 38. № 9. С. 1173–1195.
- Алтухов Ю.П. Генетико-демографический кризис в современной Российской Федерации // Сб. Рожд. чтения. М.: Изд. Моск. Патриархии, 2002. С. 160–172.
- Алтухов Ю.П. Генетика – целостная наука // Вестник РАН. 2003. № 11. С. 10–14.
- Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П. Исследование генетической дивергенции горбуши, вселенной на Европейский север России, с использо-

ванием микросателлитных и аллозимных локусов // Генетика. 2006. Т. 42. № 3. С. 268–278.

Алтухов Ю.П., Москалейчик Ф.Ф. Аллозимная гетерозиготность, интенсивность метаболизма, скорость полового созревания и продолжительность жизни // Докл. РАН. 2006. Т. 410. № 6. С. 842–846.

Салменкова Е.А., Гордеева Н.В.,... , Алтухов Ю.П. и др. Генетическая дифференциация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum в азиатской части ареала // Генетика. 2006. Т. 42. № 10. С. 1371–1387.

В тексте также цитируются:

Hanski I. Single-species metapopulation dynamics // Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigation. London.: Acad. Press, 1991. P. 17–38.

Hanski I., Simberloff D. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation // Metapopulation Biology. Boston: Acad. Press, 1997. P. 5–26.

Hilborn R., Quinn T., Schindler D.E., Rogers D.E. Biocomplexity and fisheries sustainability // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2003. V. 100. P. 6564–6568.