

УСЛОВИЯ ВОСПРОИЗВОДСТВА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.442-1.III.05.1

**ОПЫТ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ
ДАННЫХ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ РЕАКЦИИ СТЕРЛЯДИ (*ACIPENSER
RUTHENUS LINNAEUS*) НА ЗАРЕГУЛИРОВАНИЕ РЕЧНОГО СТОКА**

© 2008 г. **Е.В. Кузьмин, О.Ю. Кузьмина**

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина
Российской Академии наук, Ярославская обл., пос. Борок 152742*

Поступила в редакцию 21.02.2007 г.

Окончательный вариант получен 31.08.2007 г.

Представлены данные анализа пространственно-временной динамики частот генотипов локуса сывороточных альбуминов волжской и окской стерляди. Количественная оценка генетического сходства выборок, полученных в результате многолетнего мониторинга, производилась при помощи нескольких, обычно используемых для этих целей индексов. Выявлены критерии, наиболее адекватные для проведения внутривидовой и внутривидовой дифференциации. Показано, что образование водохранилища в результате возведения плотины гидроэлектростанции может вынудить стерлядь, обитающую в районе затопления, совершать протяженные миграции. Установлено, что при заполнении Чебоксарского водохранилища, основное передвижение стерляди было направлено в Оку, в то время как вверх по течению Волги миграция была менее интенсивной.

ВВЕДЕНИЕ

В период с 1981 по 1993 гг., методом электрофореза в полиакриламидном геле изучалась альбуминовая система сыворотки крови стерляди, обитающей в реках европейской части России. Исследование проводилось с целью изучения гетерогенности и полиморфизма альбуминов, а также баланса частот фенотипов в популяциях. Полученные результаты частично опубликованы (Кузьмин, 1996; Кузьмин, Кузьмина, 2005). Однако, в этих работах основное внимание обращалось на описание электрофоретических спектров и обоснование гипотезы их генетической детерминации. Выявленному же феномену влияния возведения Чебоксарской ГЭС на стерлядь, оказавшуюся при заполнении водохранилища в зоне резкого изменения условий обитания, было уделено второстепенное внимание.

Строительство вышеупомянутого гидросооружения завершилось в 1980 г. Благодаря тому, что начало проведения наших исследований пришлось на период заполнения водохранилища, удалось зафиксировать некоторые особенности реакции стерляди, обитающей в этом районе, на изменение экологических условий окружающей среды. Обобщение полученных данных позволило выдвинуть гипотезу о возможном переселении части популяции стерляди из зоны затопления Чебоксарского водохранилища на значительное расстояние вверх по течению.

Цель настоящего исследования состояла в том, чтобы более подробно и углубленно проанализировать имеющуюся в нашем распоряжении базу данных

по альбуминовой системе сыворотки крови стерляди с привлечением разнообразных методов статистического анализа. Подобный подход повышает обоснованность аргументации выдвигаемых положений при интерпретации результатов и выявлении причин наблюдаемых процессов. В задачи представленной работы входил также сравнительный анализ чувствительности и сопоставимости различных индексов оценки генетического сходства для выявления внутривидовой дифференциации выборки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Фракционирование сывороточных белков производилось методом дискэлектрофореза в блоках 7%-ного полиакриламидного геля. Подробное описание условий приготовления проб, проведения электрофореза, окрашивания гелей и анализа протеинограмм опубликовано ранее (Кузьмин, 1994, 1996). Рыба отлавливалась во время летних экспедиций по Верхней Волге и Оке. В общей сложности были проанализированы альбумины сыворотки крови у 1 252 особей стерляди. Аллели, генотипы и выборки обозначались в соответствии с использованными ранее принципами: аллели – буквами латинского алфавита в порядке убывания электрофоретической подвижности, выборки – исходя из названия ближайшего к месту траления населенного пункта и года проведения исследования (Кузьмин, Кузьмина, 2005).

Ранее, анализ динамики генных частот позволил проследить перемещения отдельных субпопуляций анчоуса, обитающего в Азовском море (Алтухов, 1983). В представленной работе, для аналогичных целей были использованы несколько методов кластерного анализа, применяемых при обработке популяционных данных. Для построения дендрограмм использовались матрицы сходства между парами выборок по коэффициентам:

1. Индекс генетического подобия Джеффриса-Матуситы, который рассчитывался на основании частот генотипов (Богданов и др., 1980; Богданов, 1983).
2. Генетическая дистанция Кавалли-Сфорца (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967), основанная на упорном преобразовании частот аллелей и определении расстояния по хорде.
3. Модифицированная дистанция Роджерса (Wright, 1978), для расчета которой используются частоты аллелей.
4. Индекс G_{st} (Nei, 1975), оценивающий генетическую изменчивость в подразделенной популяции по уровню гетерозиготности выборки.
5. Индекс генетического подобия Нея (Nei, 1978), при вычислении которого используются данные по частотам аллелей.

Для оценки отклонений фактических частот генотипов от теоретически ожидаемых в соответствии с распределением Харди-Вайнберга, применяли модифицированный критерий хи-квадрат (G), с соответствующей корректировкой числа степеней свободы (v'). Критическое значение χ^2 вычисляли по формуле для 5%-ного уровня значимости (Животовский, 1991).^α

Для оценки величины и направленности отклонения фактической гетерозиготности от теоретически ожидаемой согласно распределению Харди-Вайнберга, использовался показатель Селинджера (D) (Selander, 1973).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Места отбора проб в интересующем нас районе представлены на рисунке 1. Ранее было показано, что альбуминовая система стерляди детерминирована тремя аллелями одного локуса (Кузьмин, Кузьмина, 2005). В обсуждаемых выборках мы встретили пять из шести теоретически возможных генотипов, фактические распределения которых приведены в таблице. На рисунке 2 представлены дендрограммы, построенные по результатам кластерного анализа 15 выборок стерляди по пяти тестируемым индексам.



Рис. 1. Карта-схема района проведения исследования. Обозначены только географические названия, упоминаемые в тексте.

Fig. 1. Map of collecting localities. The place names mentioned in the text are designated only.

Из приведенного рисунка следует, что хорошей чувствительностью при выявлении внутривидовой подразделенности стерляди обладают первые три индекса: Джеффриса-Матуситы, Кавалли-Сфорца и модифицированная дистанция Роджерса (рис. 2: I, II, III соответственно). Индекс G_{st} зарекомендовал себя несколько хуже. С его помощью ряд выборок дифференцировать не удалось (рис. 2: IV). Наименее чувствительным оказался индекс генетического подобия Нея (рис. 2: V). Последний, по причине его малой информативности мы исключили из дальнейшего рассмотрения.

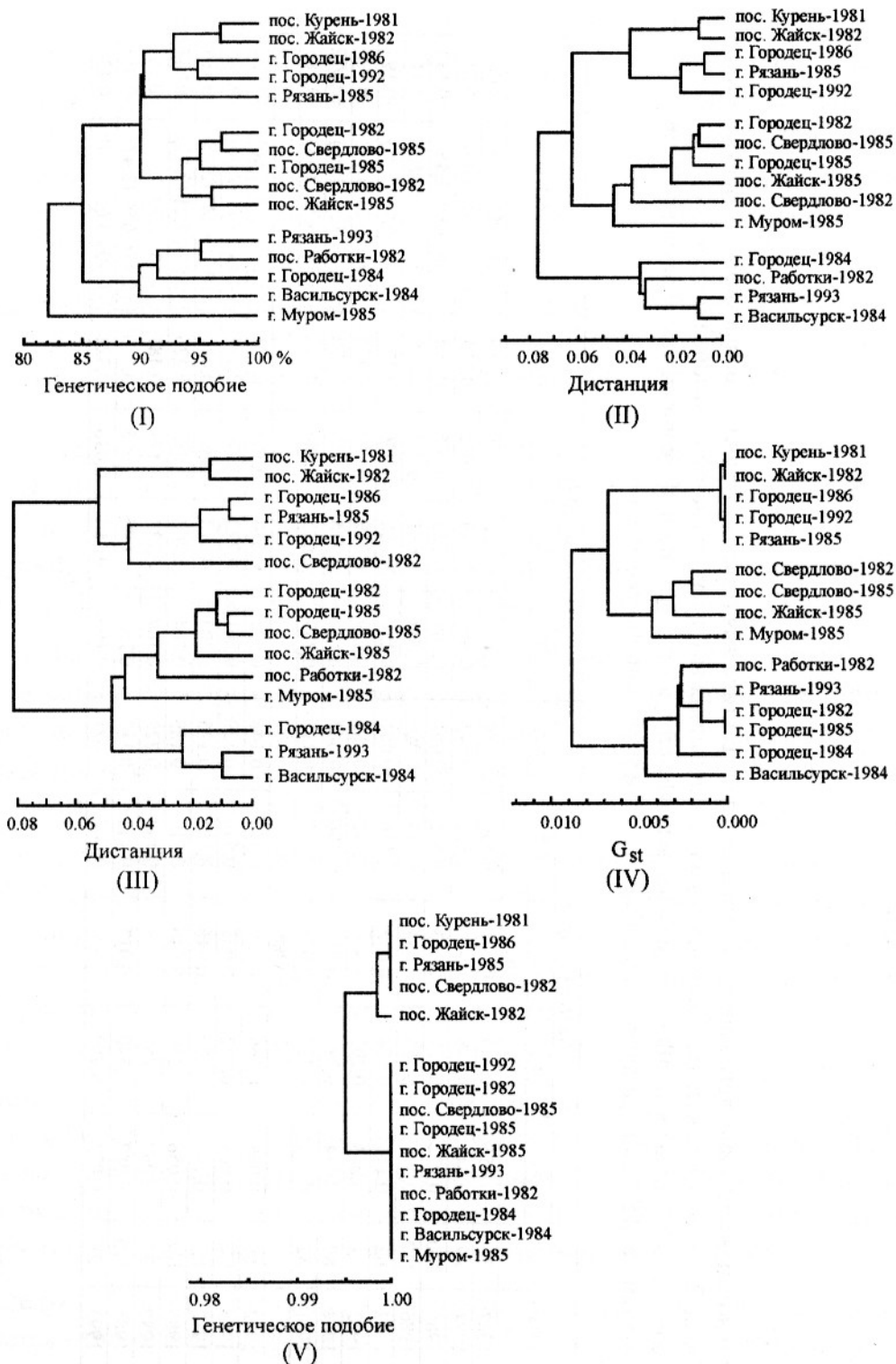


Рис. 2. Дендрограммы сходства проанализированных выборок стерляди по характеристикам альбуминового локуса. I. Индекс генетического подобия Джеффриса-Матуситы; II. Генетическая дистанция Кавалли-Сфорца; III. Модифицированная дистанция Роджерса; IV. Индекс G_{st} ; V. Индекс генетического подобия Ней.

Fig. 2. Similarity dendrogram of analysed sterlet samples under albumin locus characteristics. I. Jeffreys-Matusita genetic likelihood index; II. Cavalli-Sforza genetic distance; III. Rogers modified distance; IV. Index G_{st} ; V. Nei genetic likelihood index.

Таблица. Частоты генотипов альбуминового локуса, частоты аллелей, фактическая гетерозиготность, оценка значимости отклонений от соотношений Харди-Вайнберга и показатель Селинджера в исследованных выборках волжской и окской стерляди.
Table. Genotype frequencies of albumin locus, alleles frequencies, actual heterozygosity, estimation of the importance of deviations from Hardy-Weinberg proportions and Selander parameter in the Volga and Oka sterlet samples examined.

Место лова	Год	n	Частота генотипов						Частота аллелей (p)			H _{факт.}	G <> $\chi^2_{0,05}$ (V)	D
			a/a	a/b	a/c	b/b	b/c	b/c	*a	*b	*c			
г. Городец	1982	36	0,056	0,250	0,028	0,556	0,110	0,195	0,736	0,069	0,389	0,41 < 5,63 (1,80)	-0,065	
	1984	89	0,045	0,348	-	0,562	0,045	0,219	0,759	0,022	0,393	0,40 < 3,51 (0,90)	+0,051	
	1985	110	0,072	0,227	0,045	0,565	0,091	0,209	0,723	0,068	0,364	5,08 < 6,89 (2,46)	-0,148	
	1986	112	0,098	0,286	0,054	0,473	0,089	0,268	0,661	0,071	0,429	3,55 < 7,03 (2,53)	-0,117	
пос. Работки	1992	62	0,113	0,258	0,032	0,516	0,081	0,258	0,686	0,056	0,371	2,67 < 5,92 (1,95)	-0,193	
	1982	72	0,083	0,292	-	0,542	0,083	0,229	0,729	0,042	0,375	2,04 < 5,23 (1,61)	-0,092	
	1984	89	0,034	0,292	0,011	0,596	0,067	0,186	0,775	0,039	0,370	0,15 < 5,33 (1,66)	+0,022	
пос. Курень	1981	52	0,135	0,250	0,058	0,442	0,115	0,289	0,625	0,086	0,423	3,38 < 6,76 (2,38)	-0,185	
пос. Свердлово														
	1982	68	0,059	0,266	0,059	0,470	0,146	0,221	0,676	0,103	0,471	1,26 < 7,15 (2,60)	-0,025	
	1985	132	0,068	0,242	0,023	0,538	0,129	0,201	0,723	0,076	0,394	4,43 < 7,16 (2,60)	-0,084	
пос. Жайск	1982	152	0,145	0,270	0,046	0,414	0,125	0,303	0,612	0,085	0,441	10,38 > 7,42 (2,75)	-0,163	
	1985	108	0,056	0,250	0,046	0,519	0,129	0,204	0,708	0,088	0,426	2,04 < 7,21 (2,64)	-0,047	
г. Муром	1985	27	0,037	0,259	-	0,482	0,222	0,167	0,722	0,111	0,481	1,55 < 6,28 (2,13)	+0,101	
	1985	115	0,087	0,340	0,017	0,443	0,113	0,265	0,670	0,065	0,470	2,37 < 6,91 (2,47)	-0,013	
г. Рязань	1993	28	0,071	0,250	-	0,608	0,071	0,196	0,768	0,036	0,321	0,40 < 3,05 (0,74)	-0,132	

Обобщая данные первых трех приведенных на рисунке 2 дендрограмм, можно констатировать, что исследованные выборки отчетливо делятся на три кластера, внутри которых наблюдается довольно значительное сходство по соотношению генотипов (рис. 2: I) или аллелей (рис. 2: II, III). В целом, можно сказать также, что каждый из этих кластеров характеризуется определенным уровнем показателя Селлинджера (в скобках приведена величина последнего для данной выборки):

1-й кластер. По всем критериям, однозначно, в него входят выборки, собранные у пос. Курень в 1981 г. ($D = -0,185$), пос. Жайск в 1982 г. ($D = -0,163$), г. Рязань в 1985 г. ($D = -0,013$), г. Городец в 1986 г. ($D = -0,117$) и г. Городец в 1992 г. ($D = -0,193$).

2-й кластер. В эту группу объединены выборки, собранные у г. Городец в 1982 г. ($D = -0,065$), г. Городец в 1985 г. ($D = -0,148$), пос. Жайск в 1985 г. ($D = -0,047$), пос. Свердлово в 1985 г. ($D = -0,084$).

3-й кластер. В него распределились выборки, собранные у г. Городец в 1984 г. ($D = +0,051$), г. Васильсурск в 1984 г. ($D = +0,022$) и г. Рязань в 1993 г. ($D = -0,132$).

Следует отметить, что между дендрограммами, построенными по матрицам сходства индексов Джеффриса-Матуситы и Кавалли-Сфорца, наблюдалось особенно большое сходство. Выборки были распределены по кластерам практически идентично. Единственное различие касалось положения выборки, взятой у г. Муром в 1985 г.

Что касается дендрограммы, построенной на основании индекса G_{st} , то в первом кластере оказались все те же выборки, что и на дендрограммах I-III и эта группа в данном случае также обособилась от всех других выборок. Однако, внутри кластера не наблюдалось четкой дифференциации. Распределение выборок по двум другим кластерам частично совпадало, но в ряде случаев отличалось от кластеризации по первым трем коэффициентам (рис. 2: IV).

Не совсем устойчивое положение трех выборок: у г. Муром в 1985 г., пос. Свердлово в 1982 г. и пос. Работки в 1982 г. возможно связано с промежуточным балансом частот в них. Вследствие этого, при разных способах обработки данных, эти выборки могли быть отнесены в разные группировки в зависимости от характерных особенностей и чувствительности применяемого метода.

Следует обратить внимание, что в первой группе почти во всех выборках наблюдается значительный дефицит гетерозигот (за исключением выборки, взятой в г. Рязань в 1985 г.). Возможно, это является следствием гетерогенности популяций стерляди в этих районах (эффект Валунда). Во втором и третьем кластерах (рис. 2, табл.), значение показателя D , как правило, было небольшим, и лишь в двух случаях довольно высоким по абсолютной величине (г. Городец в 1985 г., г. Рязань в 1993 г.).

Теоретически, на соотношение частот генотипов в выборках и, соответственно, распределение выборок по кластерам, могли оказать влияние мероприятия по искусственному воспроизводству стерляди. Это связано с тем, что на рыбоводных заводах, при получении оплодотворенной икры, используется ограниченное (как правило, небольшое), количество производителей. Вследствие этого, резко возрастает вероятность случайного дрейфа генов в полученном потомстве. В результате, партии выращенной молодежи, которые выпускаются в естественные водоемы, могут сильно отличаться по балансу частот генотипов как друг от друга, так и от популяции, из которой брались производители.

В период проведения нами исследований, на Верхней Волге и Оке искусственное воспроизводство стерляди не было столь интенсивным, как в настоящее время. Активные рыбоводные мероприятия на Оке велись тогда фактически на двух предприятиях:

1) В 1976 г. был создан Орловский рыбоводный завод, на который производителей стерляди привозили из-под Волгограда, а молодежь выпускали в расположенное на Москве-реке Шаховское водохранилище (Никаноров, 1993).

2) В 1993 г. открылся рыбоводный цех на Алексинском химкомбинате, однако в это время там только началось формирование маточного стада окской стерляди. Впоследствии мальков выпускали в верховьях Оки в районе г. Алексина (Шебанин и др., 1994; Быков, 2003).

Маловероятно, что деятельность этих предприятий могла оказать влияние на структуру исследованных нами выборок, учитывая время проведения исследований, а также места выпуска молодежи, которые были отделены от верхней изученной точки Оки, как минимум, двумя плотинами (рис. 1). Таким образом, описанная нами динамика частот генотипов, скорее всего, не связана с проведением рыбоводных мероприятий.

Стерлядь является реофильным видом, необходимым условием существования которого является наличие вблизи от мест нагула и зимовки нерестовых участков с галечными грунтами и быстрым течением. В ходе своего жизненного цикла она не совершает длительных сезонных миграций (Никольский, 1971; Афанасьев, 1979, 1981; Поддубный, Малинин, 1988). Однако, при неблагоприятных изменениях условий существования, и у стерляди может проявляться (в качестве защитной меры), ответная реакция в форме бегства от очага возникновения неблагоприятного фактора. Такое ее поведение описано при образовании Куйбышевского и Чебоксарского водохранилищ. В ответ на изменение гидрологического режима, стерлядь массово переместилась вверх по течению, в места, где еще сохранились условия, близкие к речным. При этом, несмотря на то, что в центральной части водохранилищ имелись вполне благоприятные условия для нагула, молодежь с мест нереста заходила сюда в очень

небольшом количестве. Численность же взрослых особей снизилась в десятки раз по сравнению с периодом, предшествовавшим зарегулированию стока (Болдина, 1966; Лукин, 1979; Клевакин и др., 2000; Минин и др., 2001). В реке Оке также описаны перемещения локальных стад стерляди на более благоприятные биотопы, при нарушении условий обитания в результате проведения гидромеханизированных работ (Арсеньев, Ляшенко, 2000). Подобные переселения можно определить как «вынужденные», так как они спровоцированы отрицательными изменениями непериодического характера и не являются обычной составляющей жизненного цикла. У стерляди, обитающей в той части водохранилища, где речной режим не сохранился, происходят существенные сдвиги в спектре питания (Болдина, 1966; Щукина, 1984), а также нарушения процесса созревания половых продуктов (Лукин, 1979). Аналогичное поведение характерно для многих других видов животных. Передвижения могут быть вызваны внезапными стихийными бедствиями (засуха, пожары, наводнения, падение уровня воды, заморные явления), а также внутренними причинами (перенаселенность популяций) (Никольский, 1974; Шварц, 1980; Марти, 1980; Поддубный, Малинин, 1988). В ряде случаев вынужденные миграции затрагивают лишь определенную часть популяции (так называемых «мигрантов»), в то время как другая часть особей («резиденты») может оставаться на месте, пытаясь адаптироваться к изменившимся условиям (Марти, 1980; Шварц, 1980).

В свете вышеизложенного, тот факт, что изученные нами выборки, отловленные в одном и том же месте в разные годы, могут распределяться по разным кластерам, можно объяснить вынужденными перемещениями стерляди при резком изменении условий среды обитания. Конечно, нельзя исключить наличие случайного дрейфа генов и выборочной ошибки, однако на наш взгляд, наблюдаемые изменения частот явно носят не стохастический, а закономерный характер. Они логично объясняются, если принять за основу гипотезу о возможности вынужденных массовых и протяженных перемещений стерляди. Анализируя сходство выборок, можно попытаться реконструировать поведение стерляди, обитавшей в районе возведения Чебоксарской ГЭС, при изменении экологических условий в этом районе в результате возникновения водохранилища. По нашим данным, стерлядь из этого региона имела некоторые характерные особенности, выделяющие ее среди других волжских выборок. Наиболее близко от места возведения плотины расположена точка отбора проб возле поселка Курень (рис. 1). Обитавшая здесь популяция отличалась повышенной частотой встречаемости генотипа a/a (соответственно аллеля $*a$), пониженной – генотипа b/b (соответственно аллеля $*b$), а также самой высокой на Волге частотой встречаемости аллеля $*c$ (табл.). Кроме того, хотя выборка у пос. Курень в 1981 г. имела довольно высокую фактическую гетерозиготность, однако теоретически, гетерозигот должно было встретиться значительно больше ($D = -0,185$).

Все четыре обсуждаемых индекса однозначно указывают на очень большое сходство между выборками у пос. Курень в 1981 г. и у пос. Жайск в 1982 г. На наш взгляд, вполне вероятно, что это является следствием подхода в 1982 г. в район поселка Жайск стерляди, покинувшей зону изменения гидрологического режима. По мере заполнения Чебоксарского водохранилища, по-видимому, имел место массовый исход части стерляди из района с меняющейся экологической обстановкой. В пользу последнего предположения говорит также тот факт, что в выборке у пос. Жайск в 1982 г. наблюдалось достоверное отклонение фактических частот генотипов от теоретически ожидаемых (табл.). К тому же, на возможную гетерогенность этой выборки указывает значительный дефицит гетерозигот ($D = -0,163$). Восстановление в 1985 г. равновесного состояния популяции, обитающей в районе пос. Жайск, вероятно, свидетельствует о том, что мигранты не ограничилась в своем продвижении этим участком (хотя здесь имеется довольно сильное течение и издавна благополучно обитает аборигенная стерлядь), а продолжили движение вверх по течению Оки. Темпы дальнейшего перемещения можно проследить, анализируя дендрограммы, представленные на рисунке 2. В один кластер с выборками у пос. Курень в 1981 г. и у пос. Жайск в 1982 г. (в последней выборке предположительно в значительном количестве присутствовала стерлядь из зоны затопления) входят выборки у г. Рязань в 1985 г., г. Городец в 1986 г. и г. Городец в 1992 г. Такое объединение позволяет сделать вывод, что переселение первоначально было направлено в Оку и в 1985 г. эта стерлядь уже достигла Рязани.

Движение вверх по течению Волги к плотине Горьковской ГЭС, вероятно, началось позднее, и не было столь массовым, как в Оку. Характер распределения по разным кластерам выборок отобранных в районе Городца свидетельствует о том, что изменение структуры популяции здесь происходило постепенно. Направленность этих изменений можно проследить по материалам, представленным в таблице. В выборках от г. Городец в 1982 г. и в 1984 г. фактические распределения частот генотипов практически идеально соответствовали теоретически ожидаемым, при этом в первой выборке наблюдался незначительный дефицит гетерозигот, а во второй – избыток, что, скорее всего, говорит о случайности наблюдаемых отклонений. Однако, в выборке от г. Городец в 1985 г. обозначился дефицит гетерозигот, который в последующие годы (выборки у г. Городец в 1986 г., г. Городец в 1992 г.) носил устойчивый характер. Отчетливо проявилось в этот период также расхождение между фактическими и теоретически ожидаемыми частотами генотипов. С 1986 г., изменения в популяции стерляди в этом районе достигли уровня, который позволил отнести выборку от г. Городец в 1986 г. (а вслед за ней и выборку возле г. Городец в 1992 г.) в первый кластер, в который по нашему мнению входят выборки со структурой, модифицированной в результате миграционных процессов (рис. 2). Таким образом, за период наблюдений, стерлядь в районе г. Городца постепенно

приобрела черты, ранее характерные для стерляди из района строительства Чебоксарской ГЭС.

Тот факт, что выборка от г. Рязань в 1985 г. оказалась сходной с выборками, измененными за счет мигрантов из приплотинной зоны, в то время как выборка у г. Рязань в 1993 г. расположена в одном кластере с выборками из северной части Чебоксарского водохранилища, можно объяснить тем, что формирование структуры популяции стерляди в этом районе происходило в два этапа. Сначала сюда подошла первая волна наиболее активных мигрантов из зоны строительства Чебоксарской ГЭС, и лишь позднее (по мере заполнения северной части водохранилища) – вторая волна, из районов г. Васильсурска и пос. Работки.

В литературе имеются сведения о том, что у волжской стерляди наблюдается дифференциация на две биологические группы – тупорыльную и острорыльную. Первая представлена быстро растущей и поздно созревающей стерлядью, которая нерестится в то время, когда еще есть сильное паводковое течение (при создании водохранилищ условия ее нереста изменяются мало). Во вторую группу входят медленно растущие и рано созревающие особи, нерестящиеся позднее, когда паводковые воды уже сошли (эта стерлядь в водохранилищах не находит необходимых условий для размножения) (Лукин, 1979; Афанасьев, 1981). Вполне возможно, что при заполнении Чебоксарского водохранилища именно массовое переселение особей второй группы оказало основное влияние на динамику генных частот в выборках стерляди, обитающей на расположенных выше по течению участках Оки и Волги. О перемещении стерляди из Волги в Оку, косвенно могут свидетельствовать литературные данные по динамике частот встречаемости гемоглобиновых спектров. У окской стерляди выявлено четыре фенотипа гемоглобина, один из которых (Hb-IV) соответствует спектру верхневолжской стерляди, мономорфной по этому показателю. В Оке, частота встречаемости фенотипа Hb-IV, возросла с 0,008 в 1982 г., до 0,328 в 1985 г. и 0,272 в 1989 г. (Лукьяненко и др., 1991).

К концу 90-х годов XX в., в Чебоксарском водохранилище отмечено резкое снижение численности стерляди, которое пытались скомпенсировать за счет выпуска в него, начиная с 1998 г., в большом количестве сеголетков, завозимых из Самарской области (Клевакин и др., 2000; Минин и др., 2001). Однако, при наличии у стерляди возможности и потребности мигрировать из зоны неблагоприятных условий, можно предположить, что проведение подобных мероприятий окажется малоэффективным. Выходом из сложившейся ситуации, на наш взгляд, может оказаться путь по созданию искусственных нерестилищ и целенаправленной интродукции стерляди, способной освоить эти нерестилища в условиях сложившегося гидрологического режима. Возможно, одной из таких форм является быстрорастущая, позднезревающая, более светлая и упитанная тупорылая стерлядь (Лукин, 1979; Афанасьев, 1981).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ генетического сходства между выборками стерляди, отобранными в период с 1981 по 1993 гг. на разных участках Оки и Волги, показал, что изменение экологических условий среды обитания в результате заполнения водохранилища Чебоксарской ГЭС, вызвало массовые и протяженные перемещения стерляди. Основной поток переселенцев был направлен в Оку, в то время как вверх по течению Волги миграция была запоздалой и менее интенсивной.

Тестирование пяти методов кластерного анализа, применяемых при обработке популяционных данных, дает основание считать, что при оценке внутривидовой изменчивости, наиболее четкая дифференциация выборок наблюдается при использовании индекса генетического подобия Джеффриса-Матуситы и показателя генетического сходства Кавалли-Сфорца. Хорошо зарекомендовал себя и модифицированный индекс Роджерса. Критерий G_{st} также пригоден для выявления внутривидовой дифференциации, однако чувствительность его меньше, чем у трех предыдущих показателей. Индекс генетического подобия Нея оказался недостаточно чувствительным для выявления внутривидовых популяционных различий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П.* Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1983. 280 с.
- Арсеньев И.П., Ляшенко А.Г.* Экологические аспекты современного состояния популяций стерляди на территории Московской области. Сб. Осетровые на рубеже XXI века. Тез. докл. междунар. конф. Астрахань: КаспНИРХ, 2000. С. 38-39.
- Афанасьев Ю.И.* Стерлядь Куйбышевского водохранилища. Сб. Биологические основы развития осетрового хоз-ва СССР. М.: Наука, 1979. С. 146-154.
- Афанасьев Ю.И.* Биологическая неоднородность волжской стерляди в речных условиях, и факторы, обуславливающие ее изменения в водохранилищах. Сб. научн. тр. НИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва. 1981. №165. С. 76-88.
- Богданов Л.В.* Анализ биохимического полиморфизма в естественных популяциях. Сб. Биологические основы рыбоводства: проблемы генетики и селекции. Л., 1983. С. 70-83.
- Богданов Л.В., Коваль Е.З., Черноиванов В.А.* Рекомендации по использованию электрофоретических данных при межпопуляционных и межвидовых сравнениях. Владивосток: ТИНРО, 1980. 38 с.
- Болдина И.К.* Некоторые особенности биологии стерляди в Куйбышевском водохранилище. В сб.: Биология рыб волжских водохранилищ. Тр. ИБВВ АН СССР. М.-Л.: Наука, 1966. Вып. 10. №13. С. 119-130.
- Быков А.Д.* Биология и искусственное воспроизводство стерляди Верхней Оки. Автореф. дисс. на соиск. уч.ст. к.б.н. М., 2003. 18 с.
- Животовский Л.А.* Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
- Клевакин А.А., Ненашев Г.А., Блинов Ю.В., Минин А.Е.* Перспективы восстановления численности стерляди в Чебоксарском и Горьковском

водохранилищах. Сб. Осетровые на рубеже XXI века. Тез. докл. междунар. конф. Астрахань: КаспНИРХ, 2000. С. 63-64.

Кузьмин Е.В. Сравнительный анализ фракционного состава саркоплазматических мышечных белков различных представителей семейства осетровых (*Acipenseridae*) // Вопросы ихтиологии. 1994. Т. 34. №4. С. 548-556.

Кузьмин Е.В. Альбуминовая система сыворотки крови осетрообразных в речной период жизни // Вопросы ихтиологии. 1996. Т. 36. №1. С. 101-108.

Кузьмин Е.В., Кузьмина О.Ю. Популяционный анализ электрофоретической изменчивости альбуминов сыворотки крови европейской (*Acipenser ruthenus* Linnaeus) и сибирской (*A. ruthenus marsiglii* Brandt) стерляди // Генетика. 2005. Т. 41. №2. С. 246-253.

Лукин А.В. Стерлядь Куйбышевского водохранилища. В кн.: Биологические основы развития осетрового хоз-ва в водоемах СССР. М., 1979. С. 146-154.

Лукьяненко В.И., Васильев А.С., Лукьяненко В.В. Гетерогенность и полиморфизм гемоглобина рыб. СПб.: Наука, 1991. 392 с.

Марти Ю.Ю. Миграции морских рыб. М.: Пищевая промышленность, 1980. 248 с.

Минин А.Е., Блинов Ю.В., Клевакин А.А., Ненашев Г.А. Качественные и количественные изменения ихтиоценозов отдельных участков Чебоксарского водохранилища за период его существования // VIII съезд Гидробиол. общ-ва РАН. Тез. докл. Калининград, 2001. Т. 3. С. 61-62.

Никаноров Ю.И. Можно ли восстановить лов стерляди в Оке? // Рыбное хозяйство. 1993. №2. С. 27-28.

Никольский Г.В. Частная ихтиология. М.: Высшая школа, 1971. 472 с.

Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высшая школа, 1974. 367 с.

Поддубный А.Г., Малинин Л.К. Миграции рыб во внутренних водоемах. М.: ВО Агропромиздат, 1988. 224 с.

Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 280 с.

Шебанин В.М., Харитонов В.Ф., Подушка С.Б. Рыбоводный цех на предприятии // Рыбоводство и рыболовство. 1994. №2. С. 3-4.

Щукина А.А. Питание стерляди в Нижне-Камском водохранилище. Сб. Осетровое хоз-во водоемов СССР. Крат. тез. научн. докл. Всес. совещ. Астрахань, 1984. С. 393-394.

Cavalli-Sforza L.L., Edwards A.W.F. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures // Amer. J. Hum. Genet. 1967. V. 19. №2. Pp. 233-257.

Nei M. Molecular population genetics and evolution. Amsterdam: North-Holland Publishing Company. 1975. 278 p.

Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. 1978. V. 89. №3. Pp. 583-590.

Selander R.K. Genetic variation among vertebrate species // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1973. №4. Pp. 75-92.

Wright S. Evolution and the genetics of populations, V. 4: Variability within and among natural populations // Chicago: University Chicago Press. 1978. V. 4. 580 p.

**EXPERIENCE OF USE OF POPULATION GENETIC DATA FOR
STUDYING REACTION OF STERLET (*ACIPENSER RUTHENUS*
LINNAEUS) TO A RIVER FLOW REGULATION**

© 2008 y. E.V. Kuz'min, O.Yu. Kuz'mina

*Papanin Institute of a Biology of Inland Waters,
Russian Academy of Sciences, Borok*

Data of analysis of the spatial-temporal dynamics of genotypes frequencies of serum albumin locus in sterlet from the Volga River and the Oka River have been presented. The quantitative estimation of genetic similarity of samples obtained as a result of long-term monitoring has been made by means of several indices usually used for these purposes. The criteria which are most adequate for carrying out intraspecific and intrapopulation differentiation have been revealed. It has been shown, that formation of a reservoir as a result of a hydroelectric power station dam construction can force sterlet living in an area of flooding to make extended migrations. It have been established, that at filling of the Cheboksary reservoir the basic movement have been directed to the Oka, while upstream the Volga migration was less intensive.