

На правах рукописи

МОРЕВ  
Игорь Александрович



**Системный морфометрический анализ  
в изучении генетических коллекций  
осетровых и лососевых рыб**

Специальность 06.02.01 – разведение, селекция, генетика и  
воспроизводство сельскохозяйственных  
животных

Автореферат диссертации на соискание ученой степени  
кандидата сельскохозяйственных наук

Бумага тип. №2. Печать трафаретная.  
Тираж 100 экз. Заказ № 52

Кубанский государственный университет  
350040 г. Краснодар, ул. Ставропольская, 149  
Тип. ИВЦ КубГУ, центр «Универсервис»,  
тел. 33-64-92

Краснодар 1999

Работа выполнена в Кубанском государственном университете

Научные руководители: доктор биологических наук

Ю.А. Волчков

доктор биологических наук

М.С. Чебанов

Официальные оппоненты: заслуженный деятель науки Кубани, доктор сельскохозяйственных наук, профессор  
Г.А. Толпеко

кандидат сельскохозяйственных наук  
Л.А. Сержант

Ведущее предприятие – Всероссийский научно-исследовательский институт прудового рыбного хозяйства (ВНИИПРХ)

Защита диссертации состоялась \_\_\_\_\_ ноября \_\_\_\_\_ 1999 года  
в \_\_\_\_\_ часов в аудитории \_\_\_\_\_ диссертационного  
совета Д120.23.01 при Кубанском государственном аграрном университете  
по адресу: 350044, г. Краснодар

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Кубанского государственного аграрного университета

Автореферат разослан « 15 » \_\_\_\_\_

Ученый секретарь диссертационного совета

к.с.-х.н., доцент

*В.И. Покалов*  
В.И. Покалов

ВНИИПРХ  
ГО ВНИИПРХ  
ГО ВНИИПРХ

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы** Генетические коллекции являются столь важной предпосылкой успеха селекции и всех других мероприятий, связанных с искусственным воспроизводством рыб, что их создание рассматривается теперь как самостоятельное селекционное достижение.

В Краснодарском крае созданы и изучаются крайне перспективные коллекции осетровых и лососевых рыб. В их числе Федеральная генетическая коллекция осетровых рыб, созданная усилиями коллектива Южного филиала селекционно-генетического центра рыбоводства под руководством доктора биологических наук М.С. Чебанова, и коллекция пород форели крупнейшего племзавода «Адлер», сформированная под руководством кандидата сельскохозяйственных наук В.А. Бабия.

Биологическая и рыбоводная оценка образцов коллекций производится интенсивно и уже близка к завершению. Но сведения об их генетической структуре определенно недостаточны. Естественно встает вопрос о выборе подхода к анализу генетической структуры, и, прежде всего, той категории признаков, на изучении которых наиболее рационально построить работу.

Несомненный прогресс в исследованиях генетической структуры естественных и искусственных популяций достигнут в последние десятилетия за счет применения методов биохимической генетики, оценивающих электрофоретическую подвижность различных фракций белков. Достоинство таких биохимических признаков состоит в практически однозначном соответствии фенотипа генотипу. Эти признаки находятся, так сказать, «близко к гену». Но теперь уже очевидно, что, чем ближе к конкретному гену, тем дальше от системы генотипа, которая собственно и является объектом отбора. Громадный объем информации о генетической гетерогенности популяций, добытый биохимической генетикой, на удивление мало способствовал выявлению «точек приложения» отбора. Наиболее важный, по мнению специалистов, вопрос состоит не в том, насколько велика генотипическая гетерогенность популяций, оцененная по частоте генов и генотипов, а какова природа генотипической изменчивости популяций по приспособленности. Отсюда ясно сожаление, высказанное специалистом, чьи работы лежат у истоков биохимической популяционной генетики: «Мы дали правильный ответ на неверно поставленный вопрос» (Р. Левонтин, 1978. - С. 15).

Во всех работах, связанных с селекцией, искусственным воспроизводством, восполнением убыли в численности природных популяций наибольший интерес представляет генетически обусловленная изменчивость с определенными характеристиками особей. Здесь очевидно недостаточно изучены отдельные признаки (признаки), а требуется адекватное описание системы генотипа. Необходимость и основы именно такого подхода к ана-

№ \_\_\_\_\_  
Библиотека

лизу внутривидовой изменчивости определены еще в работе И.И. Шмальгаузена (1942) «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии».

Одну из основных задач исследования мы видели в показе тех широких возможностей, которые открывает в развитии этого подхода морфометрический анализ. Популярный еще два – три десятилетия назад он был в известном смысле потеснен биохимической генетикой, но не в силу неадекватности содержанию решаемых задач, а по причине недостаточного развития методов системного анализа. Установка на их совершенствование и определяет, с нашей точки зрения, актуальность исследования.

**Цель исследования** В рамках системного анализа разработать целостный комплекс методов, обеспечивающих оперативное генетическое исследование коллекций осетровых и лососевых рыб на основе изучения только фенотипической изменчивости морфометрических признаков.

На пути к ее достижению встали следующие задачи:

- характеризовать корреляционную структуру морфометрических признаков, свойственную изучаемым представителям осетровых и лососевых рыб;
- оценить межпопуляционные различия в корреляционной структуре и средних значениях этой категории признаков;
- измерить морфометрические расстояния между различными искусственными популяциями стерляди и породами форели и оценить генетическую информативность этих расстояний;
- методами системного морфометрического анализа выявить генетически обусловленную гетерогенность изучаемых искусственных популяций и определить биологический статус внутривидовых (внутрипородных) групп особей;
- определить ценность изучаемых искусственных популяций стерляди как исходного материала для создания маточных стад;
- установить основные закономерности формообразования в потомстве от скрещивания белуги и стерляди и на примере их гибрида – бестера предложить общий алгоритм распознавания помесных форм в природных популяциях осетровых рыб;
- описать генетический полиморфизм в четырех изучаемых породах форели как генетическую базу оптимизации племенной работы.

**Научная новизна** На примере стерляди и радужной форели показана адекватность системного морфометрического анализа двум основным задачам изучения генетических коллекций рыб: оценке генетических расстояний между образцами и выявления генетически обусловленной гетерогенности по признакам, связанным с приспособленностью к условиям выращивания и воспроизводства.

Определен биологический статус внутривидовых (внутрипородных) групп рыб – генотипически различные морфы, сосуществование которых в популяции отражает поддерживаемый отбором полиморфизм.

**Практическая значимость** исследования определяется следующими его результатами:

- предложен метод выявления структуры популяций рыб, элементами которой являются генотипически различные морфы, требующий анализа только фенотипической изменчивости морфотипа;
- разработан способ определения «информативного комплекса признаков», обеспечивающего полноценную реализацию системного анализа при значительном упрощении морфометрического описания рыб;
- оценены генетические различия искусственных популяций стерляди разного происхождения и уровень их собственной генотипической гетерогенности, что необходимо для формирования оптимальной структуры маточных стад;
- исследован генетический полиморфизм четырех пород форели, сведения о котором могут составить теоретическую основу последующей племенной работы;
- предложен общий алгоритм распознавания помесных форм в природных популяциях осетровых по их морфотипу.

#### **Положения, выносимые на защиту**

Системный морфометрический анализ является адекватным и достаточным инструментом генетического изучения коллекций осетровых и лососевых рыб. Он обеспечивает оперативную оценку генетического сходства их образцов (искусственных популяций, пород) и уровня их собственной генетической гетерогенности.

Выявляемая с его помощью структура искусственных популяций и пород представляет собой вариант непрерывного генетического полиморфизма, элементы которого – морфы различаются средними значениями признаков, их корреляционной структуры и отражают генетическую гетерогенность популяции по приспособленности к условиям выращивания.

**Апробация работы** Материалы диссертации обсуждались на XI–XII межреспубликанских научно-практических конференциях «Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий» (Краснодар, апрель, 1998, 1999), II Международном симпозиуме «Ресурсосберегающие технологии в аквакультуре» (Адлер, октябрь, 1999).

**Публикации** В период 1998–1999 г.г. по материалам диссертации дано 7 публикаций в соавторстве с членами научного коллектива кафедры генетики и микробиологии Кубанского государственного университета, Южного филиала селекционно-генетического центра рыбоводства и Племенного форелеводческого завода «Адлер». Вклад автора в эти работы

состоял в определении задач, участии в получении морфометрических данных, их анализе и подготовке публикаций.

**Структура и объем работы** Диссертация состоит из введения, обзора литературы, описания материала и методов исследования, двух глав, излагающих основные результаты работы, основных выводов, практических рекомендаций и приложений.

Работа представлена на 129 страницах текста, содержит 33 таблицы, 32 рисунка, 4 приложения.

Список цитированной литературы содержит 124 наименования, из которых 16 на иностранных языках.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования были два вида осетровых (Acipenseridae): стерлядь (*Acipenser ruthenus Linnaeus*), белуга (*Huso huso Linnaeus*) и их гибрид – бестер, – и один вид лососевых (Salmonidae) – радужная форель (*Salmo gairdneri irideus Gibbons*; с 1988 г. – *Oncorhynchus mikiss*).

Детальному изучению подлежали четыре искусственные популяции стерляди различного происхождения из Федеральной коллекции осетровых и четыре породы форели из коллекции племзавода «Адлер»: стальноголовый лосось, форель камлоопс, форель Дональдсона и форель «Адлер». Три первые занесены в реестр пород радужной форели США (Kincaid, 1981). Форель «Адлер» представляет собой первое отечественное селекционное достижение.

Материал для исследования получен на Экспериментальном участке Южного филиала селекционно-генетического центра рыбоводства при содействии научных сотрудников Ю.Н. Чмыря и Я.Б. Ловчиковой и на Федеральном унитарном предприятии Племенной форелеводческий завод «Адлер» (предоставлен главным селекционером, кандидатом сельскохозяйственных наук В.А. Янковской).

В период 1997 – 1999 гг. морфометрически описаны: выборка двухлеток из племенного стада стерляди объемом около 50 особей; выборки годовиков белуги и бестера по 100 особей каждая; выборки сеголетков стерляди по 100 особей, полученных от производителей из маточных стад четырех разобводных заводов: Тольяттинского, Волгореченского, Ставропольского, Пермского; выборки годовиков стальноголового лосося, форели камлоопс, форели Дональдсона и форели «Адлер» более 60 особей каждая (самцы и самки поровну). В общей сложности морфометрически изучено, таким образом, около 900 особей.

Южный филиал селекционно-генетического центра рыбоводства функционирует при тепловодном рыбоводном хозяйстве Краснодарской ТЭЦ. Температура воды близка к оптимуму (в среднем 23,4°C). Условия выращивания рыб нормативные. В качестве стартовых кормов используют:

Aquavalent (Германия), Provimi, (Нидерланды), Raisio (Финляндия); в качестве продукционных – отечественные РГМ-5В и РГМ-8В.

Племенной форелеводческий завод «Адлер» расположен в долине реки Мзымта. Для водоснабжения используется чистая вода подруслового потока и подаваемая из артезианских скважин, отвечающая самым жестким рыбоводным требованиям. Используются гранулированные корма лучших зарубежных фирм (Бабий 1995).

В основу морфометрического описания рыб положена схема измерений по И.Ф. Правдину (1939, 1966), для осетровых усовершенствованная Л.И. Соколовым и С.М. Кашиным (1965). Учету подлежали две категории морфометрических признаков: пластические (измеряемые) и меристические (счетные). Характеризуя морфотип осетровых учитывали 37 пластических и 7 меристических признаков (рис. 1): L - зоологическая (общая) длина тела; L1 - длина тела от конца рыла до конца средних лучей хвостового плавника; L2 - длина тела по Смитю; AD - антедорсальное расстояние; AV - антевентральное расстояние; AA - антеанальное расстояние; C - длина головы; R - длина рыла; CP - заглазничное расстояние; O - горизонтальный диаметр глаза; HC - наибольшая высота головы; HCO - наименьшая высота головы; IO - межглазничное расстояние; BC - наибольшая ширина головы; BC1 - ширина головы по верхним краям жаберных крышек; RC - расстояние от конца рыла до линии, проходящей через середину основания передней пары усиков; RR - расстояние от конца рыла до хрящевого свода рта; RL - расстояние от основания средней пары усиков до хрящевого свода рта; LC - длина наибольшего (бокового) усика; SRC - ширина рыла у основания средней пары усиков; SRR - ширина рыла у хрящевого свода рта; SO - ширина рта; IL - ширина перерыва нижней губы; H - наибольшая высота тела; H1 - наименьшая высота тела; PL1 - длина хвостового стебля; PL2 - длина основания хвостового стебля; LD - длина основания спинного плавника; HD - высота спинного плавника; LA - длина основания анального плавника; HA - высота анального плавника; LP - длина грудного плавника; LV - длина брюшного плавника; PV - пекто-вентральное расстояние; VA - вентроанальное расстояние; SC - наибольшая толщина тела; CC - наибольший обхват тела; SD - число спинных жучек; SL1 и SL2 - число боковых жучек слева и справа; SV1 и SV2 - число брюшных жучек слева и справа; D и A - число лучей в спинном и анальном плавниках.

При описании морфотипа радужной форели учитывали 21 пластический признак.

Измерение пластических признаков производили штангенциркулем с точностью до 0,1 см. Массу тела определяли на электрических весах, г. Латинскими буквами обозначены имена признаков, приданные им при компьютерной обработке данных.

Схема промеров тела и головы осетровых рыб

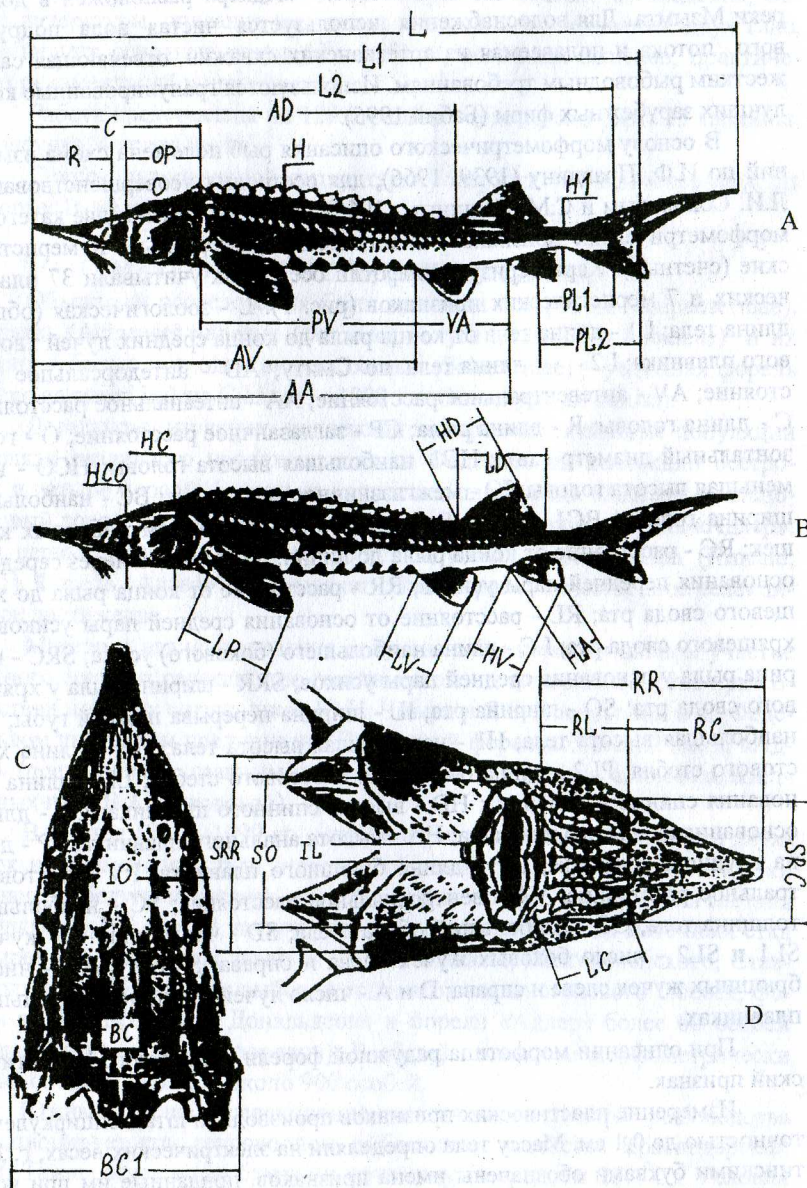


Схема промеров тела – А и В; схема промеров головы С – вид сверху и D – вид снизу.  
Рис. 1.

Круг использованных в работе математико-статистических методов определился ее ориентацией на выявление и анализ генетически обусловленной межпопуляционной (межпородной) и индивидуальной изменчивости признаков, относящихся к категории количественных.

Использованы однофакторный дисперсионный анализ отдельных признаков и их линейных комбинаций, метод главных компонент, факторный, дискриминантный и кластерный анализы. Для количественной оценки гетерогенности популяций и различий их структуры использованы показатели, предложенные Л.А. Животовским (1982).

Необходимые вычисления выполнены на ПЭВМ РС/АТ.

### СРАВНИТЕЛЬНОЕ МОРФОМЕТРИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИ РАЗЛИЧНЫХ ГРУПП РЫБ

В работе решены три различные задачи из класса, обозначенного в заглавии: сравнение популяций стерляди различного происхождения, пород радужной форели, родительских форм и гибрида белуги и стерляди – бестера.

Во всех перечисленных задачах исследованию подлежала межгрупповая и внутригрупповая изменчивость комплекса морфометрических признаков. Две эти категории изменчивости формируют иерархию в том смысле, что межпопуляционная складывается из внутрипопуляционной, межпородная – из внутрипородной. Объективная оценка межгрупповых различий не может быть, следовательно, выполнена без учета внутригрупповой изменчивости. Но специфика ситуации состоит в том, что этот учет преследует одну единственную цель – в ходе анализа по возможности изъять внутригрупповую изменчивость из всей наблюдаемой в целях точного сравнения групп. Именно такую задачу и решает примененный нами дискриминантный анализ комплекса коррелированных морфометрических признаков.

Факторный анализ показал, что морфометрические признаки формируют три тесно коррелированные группы, составленные, соответственно, пластическими признаками, числами жучек разной локализации и числами лучей в плавниках. Такая корреляционная структура свойственна, как выяснилось, всем изученным искусственным популяциям стерляди, и, по видимому, характерна для вида в целом. Отсюда следует, что полное морфометрическое описание особей должно включать, по крайней мере, некоторые признаки всех трех факторных плеяд.

Однако корреляционная структура признаков внутри плеяд обнаруживает ясные межпопуляционные различия. В качестве примера на табл. 1 и рис. 2 представлена корреляционная структура числа жучек для сеголетков тольяттинской и пермской популяций. Максимальные корреляционные пути составлены методом Л.К. Выханду (1964) и выявляют наиболее сильные связи каждого из признаков в матрице парных корреляций. Эти пути наглядно различаются Специальный коэффициент, количественно оценивающий различия и варьирующий в пределах  $0 \pm 1$  (Исачкин, Волч-

ков, 1982), равен в данном случае 0,47, что свидетельствует лишь о среднем сходстве системы связей признаков.

Таблица 1 – Матрица парных корреляций числа жучек для двух популяций стерляди

Имя признака	SD	SL1	SL2	SV1	SV2
SD		0,35*	0,27*	0,27*	0,28*
SL1	-0,08		0,57*	0,19	0,32*
SL2	0,06	0,55*		0,38*	0,14
SV1	0,03	0,29*	0,23*		0,54*
SV2	0,12	0,35*	0,20*	0,55*	

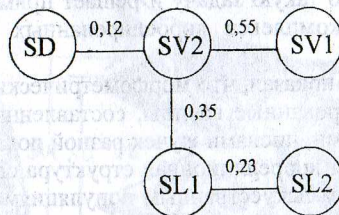
Примечания: 1) выше главной диагонали приведены коэффициенты корреляции для Тольяттинской популяции, ниже – Пермской; 2) \* отмечены связи достоверные на 5%-ом уровне значимости.

Максимальный корреляционный путь признаков плеяды «число жучек» для двух популяций стерляди

Тольяттинская популяция



Пермская популяция



SD – число спинных жучек; SL1, SL2 – число боковых жучек слева и справа; SV1, SV2 – число брюшных жучек слева и справа.

Над линией, соединяющей признаки в дендрите, указано значение коэффициента корреляции Пирсона.

Рис. 2.

Межпопуляционные различия в корреляционной структуре пластических признаков еще более значительны – показатели сходства дендритов ниже (табл. 2).

Таблица 2 – Матрица значений парных показателей сходства дендритов для плеяды пластических признаков стерляди

Популяция	Тольяттинская	Волгореченская	Ставропольская	Пермская
Тольяттинская		0,24	0,25	0,22
Волгореченская			0,45	0,23
Ставропольская				0,40
Пермская				

Дисперсионный анализ изменчивости признаков в изучаемых популяциях показал, что они различаются средними значениями всех признаков. Исключение составила лишь ширина перерыва нижней губы – П. Существенные отличия в корреляционной структуре признаков в совокупности с различиями их средних значений свидетельствуют о том, что популяции имеют различную генетическую структуру. Здесь уместен фундаментальный тезис И.И. Шмальгаузена (1968), в соответствии с которым генотип полностью детерминирует определенные пути – «каналы развития»; это выражается в конечном числе схем роста, различимых по значениям признаков и системе их корреляций.

Оценки межпопуляционных морфометрических расстояний, полученные в дискриминантном анализе (табл.3), обнаружили хорошее соответствие различиям в происхождении и истории искусственного воспроизводства сопоставляемых популяций. Действительно, производители – родоначальники изучаемых групп стерляди происходят из двух различных естественных популяций: средневолжской (Тольятти) и верхневолжской (Волгореченск). «Тольяттинская» группа представляет собой потомство средневолжских производителей или их потомков первого поколения искусственного воспроизводства. Три остальные ведут начало от производителей из верхневолжской естественной популяции и в этом смысле имеют общее происхождение. Их собственные различия сводятся к следующему: «волгореченская» – потомки 3-5 поколения искусственного воспроизводства в условиях Волгореченского осетрового завода; «пермская» – первое поколение от производителей, выращенных из оплодотворенной икры в условиях Пермского осетрового завода; «ставропольская» – потомки второго поколения искусственного воспроизводства в условиях Ставропольского осетрового завода.

Таблица 3 – Морфометрические расстояния между центрами популяций в пространстве дискриминантных функций, усл.ед.

Популяция	Тольяттинская	Волгореченская	Ставропольская	Пермская
Тольяттинская		21,6	17,6	15,2
Волгореченская	0,00		4,2	5,2
Ставропольская	0,00	0,00		0,6
Пермская	0,00	0,00	0,00	

Примечание. Выше главной диагонали матрицы приведены морфометрические расстояния, ниже – вероятность нуль-гипотезы об отсутствии межпопуляционных различий.

Судя по происхождению, наибольших различий следует ожидать между Тольяттинской и тремя другими популяциями. Эти различия, безусловно, имеют генетическую основу. Но генетическая компонента присутствует и в различиях между Волгореченской, Пермской и Ставропольской популяциями. Имея общее происхождение, они испытали различное давление естественного и искусственного отбора в процессе воспроизводства в условиях трех удаленных друг от друга осетровых хозяйств. Хорошее соответствие морфометрических расстояний описанным различиям популяций дает основание считать эти расстояния генетически информативными.

Сопоставление вкладов признаков в дискриминантные функции, разделяющие популяции, позволило выявить те характеристики морфотипа, по которым, в первую очередь, осуществляется это разделение. Такие признаки определяются по наибольшему модулю вклада в функции и, как выяснилось, столь же успешно дифференцируют особей из разных популяций, как и весь комплекс признаков. В этом смысле они и названы «информативными».

В результате специального анализа в информативный комплекс для стерляди включены 10 признаков из 44: длина тела по Смиту, антедорсальное расстояние, антевентральное расстояние, антеанальное расстояние, длина головы, наибольшая ширина головы, наибольшая высота тела, длина основания спинного плавника, наибольшая толщина тела и число лучей в анальном плавнике.

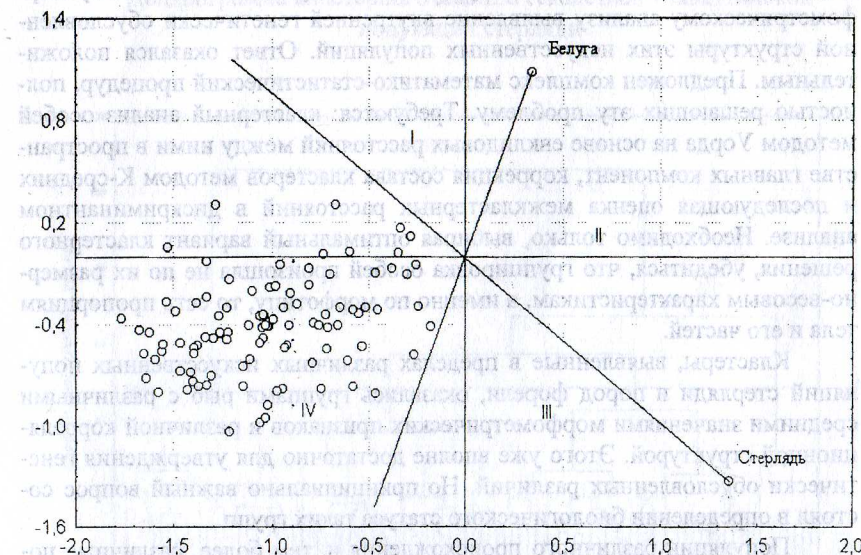
Уже обоснованная генетическая информативность морфометрических расстояний позволила оценить и различия пород форели. Выяснилось, что все межпородные расстояния статистически достоверны на 1%-ом уровне значимости, но различны по величине. Наиболее удалена от других форель «Адлер»: ее расстояние от стальноголового лосося составляет 95,0 усл.ед., от форели Дональдсона – 79,7 усл.ед. Наиболее близки стальноголовый лосось и форель Дональдсона – 2,5 усл.ед.

Информативный комплекс признаков, надежно дифференцирующий породы по морфотипу, удалось без видимого ущерба для точности сравнения сократить до трех признаков. Так, комплекс: ширина лба, горизонтальный диаметр глаза и наибольшая высота тела, - позволяет отличить форель «Адлер» от прочих пород. Комплекс: горизонтальный диаметр глаза, постдорсальное расстояние и высота головы у затылка, - отличает форель камлоопс и форель Дональдсона. Морфометрически различимы и две наиболее сходные породы – стальноголовый лосось и форель Дональдсона при учете блока из трех признаков: ширина лба, постдорсальное расстояние и наибольшая высота тела. Можно считать, таким образом, что небольшое число предварительно выбранных морфометрических признаков оправдано использовать в качестве «комплексного» маркера породы, позволяющего отличить ее по фенотипу от других. При крайней ограничен-

ности числа хороших морфологических маркеров у рыб этот вывод может представить практический интерес.

Сравнительный морфометрический анализ белуги, стерляди и их гибрида – бестера в рамках дискриминантного анализа выявил ясные их различия. Две дискриминантные функции, определить которые возможно при сравнении трех групп, надежно их разделили ( $\chi^2$  равен 136,8;  $p < 0,01$ ). Но главный вопрос исследования состоял в том, к какой категории гибридов: родительского типа, промежуточных или гибридов-новообразований, относится бестер. Ординация особей бестера в пространстве главных компонент со встроенными осями родительских форм вполне однозначно отвечает на этот вопрос. Все, без исключения, гибридные особи являются новообразованиями (рис. 3).

Ординация особей бестера в пространстве главных компонент со встроенными осями родительских форм



Оси родительских форм построены по линиям, соединяющим их центры с началом координат; в I и III квадрантах могли бы располагаться гибриды родительского типа, сходные с белугой или стерлядью, соответственно; во II – промежуточные гибриды; IV квадрант соответствует гибридам-новообразования, одинаково удаленным от обеих родительских форм.

Рис. 3.

Оценка морфометрических расстояний между бестером и белугой, бестером и стерлядью выявила их соизмеримость: 121,5 усл.ед и 111,7 усл.ед., соответственно.

Можно допустить, что при скрещивании других видов осетровых обнаружатся и какие-либо иные закономерности формообразования. Но это не может изменить существа предлагаемого подхода к распознаванию гибридных форм в природных популяциях. Этот подход требует разделения выловленных рыб методами кластерного анализа с последующим изучением ординации центров найденных групп и отдельных особей в пространстве главных компонент со встроенными осями родительских видов. Создание такой методики – дело будущего, но самого ближайшего.

### АНАЛИЗ ГЕТЕРОГЕННОСТИ ИСКУССТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ

Морфометрические межпопуляционные (межпородные) расстояния названы генетически информативными в том смысле, что они отражают различие генетической структуры искусственных популяций стерляди и пород форели. Встал важный вопрос о том, доступно ли системному морфометрическому анализу выявление внутренней генетически обусловленной структуры этих искусственных популяций. Ответ оказался положительным. Предложен комплекс математико-статистических процедур, полностью решающих эту проблему. Требуется: кластерный анализ особей методом Уорда на основе евклидовых расстояний между ними в пространстве главных компонент, коррекция состава кластеров методом К-средних и последующая оценка межкластерных расстояний в дискриминантном анализе. Необходимо только, выбирая оптимальный вариант кластерного решения, убедиться, что группировка особей произошла не по их размерно-весовым характеристикам, а именно по морфотипу, то есть пропорциям тела и его частей.

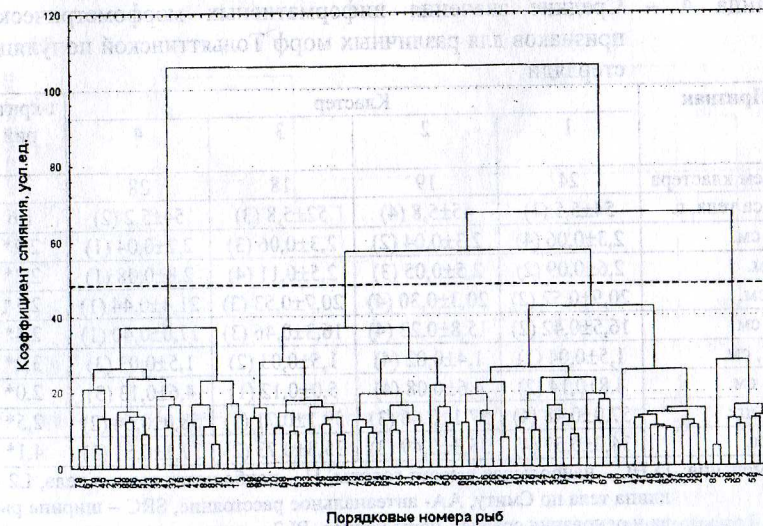
Кластеры, выявленные в пределах различных искусственных популяций стерляди и пород форели, оказались группами рыб с различными средними значениями морфометрических признаков и различной корреляционной структурой. Этого уже вполне достаточно для утверждения генетически обусловленных различий. Но принципиально важный вопрос состоял в определении биологического статуса таких групп.

Популяции различного происхождения и, тем более, различные породы – продукты селекционной работы, безусловно, различаются по общепринятым параметрам генетической структуры популяций – частоте генов и частоте генотипов. Свидетельством тому являются выявленные методами биохимической генетики различия частот аллелей и генов четырех пород форели по пяти полиморфным локусам (Бабий, 1997; Янковская, 1999). Но ясно и существование популяционной структуры более высокого порядка, формируемой и поддерживаемой отбором в конкретных условиях

существования. У растений, где проблема структуры популяций разработана лучше, такая структура названа экоэлементной (Синская, 1948). Экоэлементы рассматриваются как первичные групповые образования в пределах популяции, с которыми оперирует естественный отбор. Аналогичная структура была выявлена нами в искусственных популяциях стерляди и породах форели. Ее элементы в соответствии с принятой в популяционной биологии животных терминологией (J. Huxley, 1955) именуется морфами, а сама выявленная структура – полиморфизмом.

Иллюстрацией могут быть сравнительные характеристики четырех морф рыб, выявленных в тольяттинской популяции стерляди в результате кластерного анализа по Уорду (рис. 4). Об их различии ясно свидетельствуют ординация центров в пространстве дискриминантных функций (рис. 5); низкие значения показателей сходства корреляционных структур морфометрических признаков (0,21-0,50); и, наконец, статистически достоверные различия средних значений признаков информативного комплекса, наилучшим образом разделяющего морфы в пределах популяции (табл. 4).

Дендрограмма кластерного анализа сеголетков тольяттинской популяции стерляди



Пунктирная линия – уровень разрезания дендрограммы, выделяющего морфометрически сходные кластеры рыб.

Рис. 4.



Распределение центров морф тольяттинской популяции стерляди  
в пространстве трех дискриминантных функций

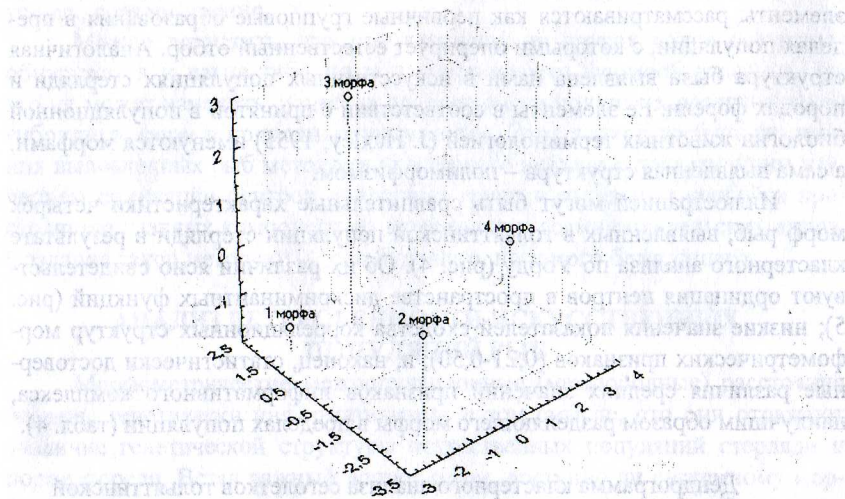


Рис. 5.

Таблица 4 – Средние значения информативных морфометрических признаков для различных морф Тольяттинской популяции стерляди

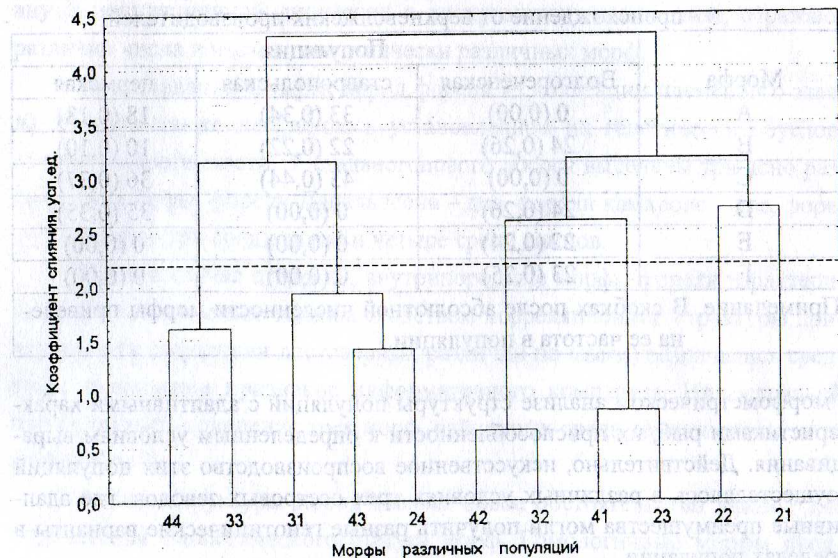
Признак	Кластер				t-критерий
	1	2	3	4	
Объем кластера	24	19	18	28	
Масса тела, г.	54±5,5 (1)	45±5,8 (4)	52±5,8 (3)	54±5,2 (2)	1,6
НС, см.	2,3±0,06 (4)	2,3±0,04 (2)	2,3±0,06 (3)	2,2±0,04 (1)	2,7*
Н, см.	2,6±0,09 (2)	2,5±0,05 (3)	2,5±0,11 (4)	2,8±0,08 (1)	2,3*
L2, см.	20,9±0,52 (2)	20,3±0,30 (4)	20,7±0,53 (3)	21,4±0,44 (1)	2,1*
AA, см.	16,5±0,42 (2)	15,8±0,23 (4)	16,3±0,46 (3)	17,0±0,40 (1)	2,4*
SRC, см.	1,5±0,04 (1)	1,4±0,02 (4)	1,5±0,03 (2)	1,5±0,03 (3)	3,2*
PL2, см.	4,8±0,14 (2)	4,6±0,08 (4)	5,0±0,12 (1)	4,6±0,13 (3)	2,0*
SL2, шт.	57,0±0,48 (4)	57,1±0,66 (3)	59,1±0,71 (1)	58,0±0,64 (2)	2,5*
D, шт.	34,0±0,57 (4)	35,3±0,49 (3)	35,3±0,73 (2)	37,1±0,51 (1)	4,1*

Примечания: 1) НС - наибольшая высота головы, Н - наибольшая высота тела, L2 - длина тела по Смигу, AA- антеанальное расстояние, SRC - ширина рыла у основания средней пары усиков, PL2 - длина основания хвостового стебля, SL2 - число боковых жучек справа, D - число лучей в спинном плавнике; 2) \* обозначены значения t-критерия, превышающие стандартное для 5%-го уровня значимости; 3) в скобках приведен ранг кластера по среднему значению признака.

Отсутствие достоверных различий между морфами по массе рыб означает, что группировка особей внутри популяции не привела к их разделению на относительно крупных или мелких. В то же время, максимальные и минимальные средние значения (сопоставлялись морфы первого и четвертого рангов) во всех случаях различаются достоверно. Тот факт, что ранги любой из морф по разным признакам не совпадают, означает, что морфы различаются пропорциями тела - морфотипом.

Важный результат получен при сопоставлении характеристик морф, выделенных в составе искусственных популяций стерляди различного происхождения. Морфы тольяттинской популяции, как и следовало ожидать, не нашли своих аналогов среди волгореченской, ставропольской и пермской популяций. Но в последних, как выяснилось, гомологичные морфы встречаются. В этом убедил кластерный анализ, где в качестве характеристик морф выступали средние значения информативного комплекса признаков (рис. 6).

Дендрограмма кластерного анализа морф популяций, происходящих от верхневолжских производителей



21-24 - морфы волгореченской популяции; 31-33 - ставропольской популяции; 41-44 - пермской популяции.

Пунктирная линия - уровень разрезания дендрограммы.

Рис. 6.

Стало ясно, что гомологичными являются следующие морфы: четвертая из пермской популяции (44) и третья из ставропольской (33); первая из ставропольской (31), третья из пермской (43) и четвертая из волгореченской (24); вторые из пермской и ставропольской (42 и 32) и, наконец, первая из пермской (41) и третья из волгореченской (23). Первая и вторая морфы из волгореченской популяции в состав групп не вошли, иными словами, отличаются как друг от друга, так и всех прочих морф. Таким образом, по итогам кластерного анализа морф трех популяций общего происхождения выделяется только шесть морфологически хорошо различимых групп рыб, некоторые из которых представлены не в одной, а в двух или даже трех различных искусственных популяциях. Эти шесть морф обозначены А, В, С, D, E, F.

Обладая гомологичными морфами, популяции, ведущие происхождение от верхневолжских производителей, различаются, однако, по их частоте (табл. 5). В этом и заключается один из наиболее значимых результатов исследования их структуры. Он свидетельствует о связи выявленной

Таблица 5 – Частоты различных морф в популяциях стерляди, ведущих происхождение от верхневолжских производителей

Морфа	Популяция		
	Волгореченская	ставропольская	пермская
А	0 (0,00)	33 (0,34)	18 (0,18)
В	24 (0,26)	22 (0,22)	10 (0,10)
С	0 (0,00)	43 (0,44)	36 (0,37)
D	24 (0,26)	0 (0,00)	35 (0,35)
E	22 (0,24)	0 (0,00)	0 (0,00)
F	23 (0,25)	0 (0,00)	0 (0,00)

Примечание. В скобках после абсолютной численности морфы приведена ее частота в популяции.

в морфометрическом анализе структуры популяций с адаптивными характеристиками рыб, их приспособленности к определенным условиям выращивания. Действительно, искусственное воспроизводство этих популяций осуществлялось в различных условиях трех осетровых заводов, где адаптивные преимущества могли получить разные генотипические варианты в пределах популяции.

На основе данных табл. 5 вычислены значения показателя сходства популяции по Л.А. Животовскому. Они уже с полным основанием могут рассматриваться как генетические расстояния, поскольку оценивают различия в частоте генотипически различных морф (табл. 6).

Таблица 6 – Показатель сходства популяций стерляди, ведущих происхождение от верхневолжских производителей

Популяция	Волгореченская	Ставропольская	Пермская
Волгореченская		0,24±0,061	0,47±0,096
Ставропольская	186,6*		0,81±0,054
Пермская	138,8*	39,8*	

Примечание. Выше главной диагонали приведены значения показателя сходства популяций, ниже – значения критерия  $\chi^2$ .

Сопоставление таблиц 3 и 6 свидетельствует о хорошем соответствии ранее вычисленных морфометрических расстояний показателям сходства популяций (по Животовскому). Так, например, морфометрическое расстояние между ставропольской и пермской популяциями является наименьшим (0,6), а показатель сходства, соответственно, - наибольшим (0,81). Это означает, что морфометрические расстояния между популяциями, оцененные на величинах популяционных средних при минимизации внутрипопуляционной дисперсии в дискриминантном анализе, отражают различия числа и частот генотипически различных морф.

Исследование четырех пород форели из коллекции племенного завода «Адлер» также завершилось установлением их генетически обусловленной гетерогенности. У стальноголового лосося выделены три ясно различимые морфы, форели Дональдсона – две, форели камлоопс – две, форели «Адлер» – три среди самок и четыре среди самцов.

Как и в случае стерляди, внутривидовые морфы форели характеризовались относительно низким сходством корреляционной структуры признаков, и (в отсутствие достоверных различий по массе) различались средними значениями признаков информативного комплекса. Иллюстрацией может служить сравнение трех морф, найденных среди самок породы «Адлер» (табл. 7).

Анализ структуры пород выявил новое обстоятельство важное для определения биологического статуса морф. Гомологичные морфы представлены как среди самок, так и среди самцов всех исследованных пород. Именно этого и следовало ожидать, если выявляемая гетерогенность представляет собой генетический полиморфизм.

Таблица 7 – Средние значения информативных морфометрических признаков для различных морф самок породы «Адлер»

Признак	Кластер			t-критерий
	1	2	3	
Объем кластера	22	43	33	
Масса тела, г.	455±34,10 (2)	466±24,17 (1)	405±19,36 (3)	1,97
RL, см.	3,0±0,05 (1)	2,9±0,06 (2)	2,8±0,11 (3)	2,3*
O, см.	1,0±0,05 (3)	1,4±0,02 (1)	1,4±0,03 (2)	7,2*
PV, см.	10,0±0,13 (1)	9,9±0,12 (2)	9,5±0,11 (3)	2,6*
LD, см.	4,1±0,05 (3)	4,2±0,06 (1)	4,1±0,14 (2)	2,4*
HA, см.	2,6±0,06 (3)	3,0±0,08 (1)	2,9±0,08 (2)	3,0*

Примечания: 1) RL – длина нижней челюсти, O – диаметр глаза, PV – пектоventральное расстояние, LD – длина основания спинного плавника, HA – высота анального плавника; 2) \* обозначены значения t-критерия, превышающие стандартное для 5%-го уровня значимости; 3) в скобках приведен ранг кластера по среднему значению признака.

У трех пород частота различных морф среди самцов и самок практически одинакова (см. например, табл. 8). В породе «Адлер» три морфы самцов и самок гомологичны, но четвертая морфа самцов среди самок не представлена. Это имеет, с нашей точки зрения, простое объяснение.

Таблица 8 – Распределение особей форели Дональдсона по полу и принадлежности к морфе

Пол особи	Номер кластера	
	1	2
Самка	14 (40,0)	13 (38,2)
Самец	21 (60,0)	21 (61,8)

Примечания. В скобках после абсолютной численности класса двумерного распределения приведена его частота в процентах.

Порода «Адлер» относительно недавно создана, и искусственный отбор при ее формировании был, по существу, ограничен самками, среди которых проводилась селекция по сроку созревания в нерестовом сезоне, репродуктивным признакам и темпу роста. Самцы практически не селекционировались и, поэтому, генотипически более гетерогенны.

### ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Морфометрические признаки стерляди образуют три тесно коррелированные группы – факторные плеяды: пластических признаков (промеров тела или его частей), числа жучек разной локализации и числа лучей в плавниках. Такая корреляционная структура свойственна всем изученным искусственным популяциям, и, по видимому, характерна для вида в целом. Межпопуляционные различия затрагивают корреляционную структуру

признаков внутри перечисленных плеяд, и весьма существенны: значения показателя сходства корреляционных путей пластических признаков для разных популяций варьируют в пределах 0,24-0,45 (при максимально возможном значении 1,00), то есть являются низкими или средними.

2. Существенные отличия популяций стерляди по системе связей признаков в совокупности с достоверными различиями по их средним значениям свидетельствует о разной генетической структуре популяций.

3. Системный морфометрический анализ выявляет такую структуру, как в пределах популяций стерляди, так и пород форели. Ее составляющими (элементами) являются морфометрически ясно различимые группы особей – морфы. Ни одна из морф не представлена в популяциях стерляди или породах форели единичными особями, что свидетельствует о формировании и поддержании генетического полиморфизма естественным отбором в конкретных условиях выращивания и воспроизводства.

4. Различие числа и частот морф в искусственных популяциях отражает их гетерогенность по адаптивным характеристикам рыб, приспособленности к конкретным условиям среды. В пользу этого свидетельствуют, в частности, различия структур популяций стерляди, имеющих общее происхождение, но прошедших разное число поколений искусственного воспроизводства в условиях разных осетровых заводов.

5. Измеренные в дискриминантном анализе морфометрические расстояния и оценка различия популяций по частоте морф свидетельствуют о наибольшей генетической удаленности тольяттинской популяции стерляди от трех других изучаемых; но и различия между последними достоверны. Стратегия формирования маточных стад стерляди с оптимальным уровнем гетерогенности должна строиться, поэтому, на объединении генофондов популяций, составляющих коллекцию, прежде всего, Тольяттинской и Волгореченской.

6. Основной закономерностью формообразования при гибридизации белуги и стерляди является появление отдаленных гибридов – новообразований, то есть форм, одинаково удаленных от родительских. При всем разнообразии гибридов – бестеров вследствие расщепления принадлежность каждого из них к гибридной форме может быть установлена в системном морфометрическом анализе. Это позволяет разработать методику распознавания отдаленных гибридов осетровых в природных популяциях, основанную на анализе распределения особей в пространстве главных компонент комплекса морфометрических признаков со встроенными осями родительских форм.

7. Системный морфометрический анализ является адекватным и достаточным средством изучения генетических коллекций осетровых и лососевых рыб, обеспечивающим корректную оценку генетического различия составляющих эти коллекции образцов и исследование их собственной генетической гетерогенности.

### ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1. Маточные стада стерляди, предназначенные для производства молоди, выпускаемой в естественные водоемы, сформировать на основе объединения генофондов Тольяттинской и Волгореченской искусственных популяций как генетически наиболее удаленных и внутренне высоко гетерогенных.
2. Для выявления структуры популяций, отражающей их гетерогенность по приспособленности, использовать разработанный и апробированный алгоритм: морфометрическое описание особей, кластерный анализ по Уорду для определения числа внутривидовых групп, коррекция состава групп методом К-средних, дискриминантный анализ групп для оценки генетических расстояний между ними.
3. В целях упрощения морфометрического описания рыб использовать сокращенный, но информативный комплекс признаков, выявляемый при исследовании «обучающих» выборок.

### По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Янковская В.А., Морев И.А. Выбор комплекса морфометрических признаков рыб информативного в сравнении генетически различных групп // Сб. Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Краснодар, КубГУ, 1998. – С. 170-173.
2. Морев И.А., Тюрин В.В. Системный анализ изменчивости морфотипа в оценке закономерностей формообразования при отдаленной гибридизации осетровых // Сб. Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Краснодар, КубГУ, 1999. – С. 93-94.
3. Морев И.А., Янковская В.А., Волчков Ю.А. Структура породы, выявляемая в системном анализе изменчивости комплекса морфометрических признаков (на примере породы «Адлер» радужной форели *Salmo Gairdneri Irideus Gibbson*) // Сб. Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Краснодар, КубГУ, 1999. – С. 96-100.
4. Волчков Ю.А., Тюрин В.В., Морев И.А., Чмырь Ю.Н., Ловчикова Я.Б. Структура искусственных популяций стерляди выявляемая в системном морфометрическом анализе // Сб. Ресурсосберегающие технологии в аквакультуре. Краснодар, 1999. – С. 27.
5. Чебанов М.С., Чмырь Ю.Н., Ловчикова Я.Б., Тюрин В.В., Морев И.А. Сравнительный морфометрический анализ искусственных популяций стерляди различного происхождения // Сб. Ресурсосберегающие технологии в аквакультуре. Краснодар, 1999. – С. 27.
6. Морев И.А. Генетический полиморфизм искусственных популяций стерляди // Сб. Человек и ноосфера. Краснодар, 1999. – С. 24-25.
7. Морев И.А. Сравнение искусственных популяций стерляди различного происхождения методами морфометрического анализа // Сб. Человек и ноосфера. Краснодар, 1999. – С. 33-34.