

На правах рукописи

УДК 575.1.: 597.5:599.9

Пак Ирина

**Комплексная морфогенетическая оценка
состояния природных популяций рыб
(на примере сиговых Обь-Тазовского бассейна)**

03.00.16 - экология

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Тюмень - 2004

Работа выполнена на кафедре экологии и генетики Тюменского государственного университета

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор, Мухачев Игорь Семенович

доктор биологических наук, профессор, Смирнов Василий Васильевич

доктор биологических наук, профессор, Пьянов Владимир Дмитриевич

Ведущая организация – Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ), г. Санкт-Петербург

Защита диссертации состоится 3 июня 2004 года в 10 часов на заседании диссертационного совета Д. 212.274.08 при Тюменском государственном университете по адресу: 625043 г. Тюмень, ул. Пирогова, 3, ТюмГУ, биофак.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Тюменского государственного университета.

Автореферат разослан « _____ » _____ 2004 года.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

С.Н. Гашев

Общая характеристика работы

Актуальность исследований. Разработка научных основ мониторинга, проводимая в последние годы, анализ целей системы мониторинга и ее рациональной структуры выявили целый спектр нетрадиционных научных задач, требующих для своего решения создания принципиально новых подходов.

Цели, методы и практика регулирования состояния природной среды различны на разных уровнях: локальном, региональном, глобальном. Это обуславливает специфические подходы к оптимизации систем экологического мониторинга на этих уровнях. На региональном уровне оптимизация экологического мониторинга возможна на основе разработки подходов для получения точной количественной характеристики состояния природных экосистем. При этом самостоятельный интерес приобретает оценка состояния природных популяций живых существ.

Однако, любое прогнозирование осуществимо лишь на основе концепции нормы – нормального состояния или нормального процесса. Только такой подход дает нам необходимую точку отсчета и позволяет понять механизмы негативного влияния человеческой деятельности на популяции, виды и целые экосистемы (Алтухов, 2003). Однако, для оценки природных популяций и экосистем до последнего времени не было достаточно надежных комплексных характеристик, по количественным изменениям которых можно было бы судить о фоновых вариациях в среде обитания и выделять отклонения, отличные от фоновых.

Цели и задачи работы. Цель настоящей работы заключалась в разработке подходов для получения точной количественной характеристики состояния природных популяций рыб с использованием методов, основанных на морфогенетических показателях стабильности развития и цитогенетического гомеостаза.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи.

1. Изучить морфогенетическую гетерогенность природных популяций сиговых рыб Обь-Тазовского бассейна по количественным и качественным признакам.
2. Выявить уровни межгрупповой и внутrigрупповой фенотипической изменчивости представителей пяти видов сиговых рыб в пространственно-временном аспекте и определить исторически сложившиеся пределы гетерогенности природных популяций.
3. Исследовать корреляционную структуру сиговых рыб и определить степень корреляционной дивергенции видов.
4. Оценить степень генетического благополучия природных популяций рыб на фоне неуклонного повышения загрязнения их мест обитания.
5. Определить экологическую точку отсчета для оценки состояния природных популяций сиговых рыб, обитающих в экосистемах Обь-Тазовского бассейна.

Новизна исследований. Для оценки состояния природных популяций рыб впервые применен комплексный подход, включающий методы морфогенетического, цитогенетического и биохимического анализа. Для пяти видов сиговых рыб определены исторически сложившиеся пределы фенотипической изменчивости, что позволяет их использовать в качестве региональной нормы. Впервые для Тюменской области проведен эколого-генетический мониторинг природных популяций сиговых рыб, вскрывший негативную динамику частоты хромосомных нарушений в клетках развивающихся эмбрионов в течение последнего десятилетия.

Научно – практическая значимость работы. Показано, что стационарный популяционно-генетический процесс является механизмом установления и закрепления региональной адаптивной нормы состояния природных популяций сиговых Обь-Тазовского бассейна, определяя оптимальный размах фенотипической изменчивости рыб.

Предложенный и примененный комплексный подход положен в основу эколого-генетического мониторинга природных популяций рыб из речных и озерных экосистем. Данный подход позволил одновременно с оценкой состояния популяций рыб получить информацию о мутагенности среды.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Соотношение внутри – и межгрупповой компонент фенотипической изменчивости сиговых рыб Обь-Тазовского бассейна поддерживается на стабильном уровне в течение последних шести десятилетий, что позволяет рассматривать его как фундаментальную «точку отсчета» при эколого-генетическом мониторинге природных популяций, испытывающих антропогенные воздействия.
2. Хроническое загрязнение водоемов в регионе привело к существенному ухудшению качества среды, что выразилось в значительном повышении хромосомной мутабельности у сиговых рыб.
3. Комплексные морфогенетические исследования, в которых учитывается как дискретная, так и непрерывная изменчивость, существенно расширяют возможности изучения самых разнообразных сторон структуры и динамики природных популяций рыб в меняющихся условиях среды.

Реализация результатов исследований. Исследования по теме диссертации являлись частью работ по выполнению гранта Минобразования (1990г.); и гранта Губернатора Тюменской области (2001г.) Результаты работы используются при чтении лекций по курсам: «Введение в биотехнологию»; «Общая цитогенетика»; по разработанному автором курсу «Биологическое разнообразие и проблема сохранения генофондов» и при проведении спецпрактикумов «Популяционно-генетический анализ» и «Цитогенетический анализ» в Тюменском государственном университете (имеется акт о внедрении).

Аппробация работы. Результаты исследований докладывались на Региональной конференции «Биологические ресурсы и проблемы экологии

Сибири» (Улан-Удэ, 1990); Всероссийском научно-производственном совещании по проблемам развития пресноводной аквакультуры (Москва, ВНИИПРХ, 1993); 2-й Международной научно-практической конференции (Пермь, 1995); Международной научно-практической конференции «Безопасность жизнедеятельности в Сибири и на Крайнем Севере» (Тюмень, 1995); Международной конференции «Экология и рациональное природопользование на рубеже веков» (Томск, 2000); 4-м Всероссийском популяционном семинаре «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии» (Нижний Тагил, 2002).

Публикации. Материалы исследования опубликованы в 59 печатных работах, в том числе 13 – в центральных академических журналах.

Структура и объем диссертации. Работа изложена на 207 страницах машинописного текста, проиллюстрирована 42 таблицами и 15 рисунками, состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы, включающего 356 наименований, из которых 123 на иностранных языках, и приложения.

Содержание работы

1. Методические подходы к исследованию

В настоящей работе нами использованы следующие методические подходы к исследованию.

1) популяционный подход. Говоря об экологии популяций, мы придерживаемся именно популяционного подхода, который по своему теоретическому и прикладному значению, разнообразию используемых методов не уступает экосистемному. Популяционный подход концентрирует свое внимание на отдельных видах. В нашем случае это виды- представители сиговых рыб, имеющих важное промысловое значение.

2) морфологический подход. Методические преимущества морфологического подхода создают возможность изучать как индивидуальную (внутрипопуляционную), так и групповую (межпопуляционную) изменчивость на основе анализа большого числа морфологических признаков. Изучение

индивидуальной изменчивости позволяет оценивать приспособительные возможности популяций в неустойчивых условиях среды. Изучение межпопуляционной изменчивости помогает выявить наследственную неоднородность популяций, которая способствует сохранению целостности вида.

Для изучения фенотипической изменчивости в пространственно-временном аспекты нами были использованы литературные (Букиреев,1938; Есипов,1938,1941;Бурмакин,1941;1953;Шапошникова,1941; Меньшикова,1949; Амстиславский,Иванов,1970;Кириллов,1972;Фролова,1973;Вышегородцева, 1973,1975;Амстиславский,1976;Шишмарев,1972,1976,1979,1985;Коломин, 1974;Беляев,Венглинский,1976;Крохалевский,1978; Следь и др.,1984; 1990; Мухачев,1981;Павлов,1980,1981;Яковлева,1966,1984;Прасолов,1989) и собственные данные за 1985; 1998-2001 гг. о морфологических признаках сиговых рыб (пеляди-*Coregonus peled* (Gmelin), пыжьяна-*Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin), чира-*Coregonus nasus* (Pallas), ряпушки-*Coregonus sardinella* (Valenciennes) и тугуна-*Coregonus tugun* (Pallas)) из различных экосистем Обь-Тазовского бассейна. Был проведен сравнительный морфологический анализ 20 популяций пеляди (14 речных и 8 озерных); 12 популяций пыжьяна, 8 популяций чира, 6 популяций ряпушки и популяции тугуна, обитающего в р. Северной Сосьве. Объемы выборок колебались от 21 до 161 экз. В число исследованных морфологических признаков были включены только те, сведения о которых содержатся во всех цитируемых работах. К ним относятся 5 меристических и 18 пластических признаков (число ветвистых лучей в спинном плавнике – D; число ветвистых лучей в анальном плавнике – A; число чешуй в боковой линии - l.l.; число жаберных тычинок на первой жаберной дужке – sp.br.; число позвонков – v.t; длина головы – C; высота головы – hC; ширина лба – io; длина рыла – r; диаметр глаза – o; заглазничное расстояние – ро; наибольшая высота тела – H; наименьшая высота тела – h; антедорсальное расстояние – aD; постдорсальное расстояние – pD; антевентральное

расстояние – aV ; антеанальное расстояние – aA ; пектоventральное расстояние – PV ; вентроанальное – VA ; длина основания спинного плавника – ID ; длина основания анального плавника – IA ; длина грудного плавника – IP ; длина брюшного плавника – IV . Пластические признаки анализировались в системе индексов.

Для расчета флуктуирующей асимметрии нами были использованы следующие парные признаки: число тычинок, число чешуй в боковой линии, число лучей в грудных и брюшных плавниках, число ребер.

В качестве элементарной модели для исследования процесса перестройки функциональной структуры организмов в популяции мы использовали величины связей между каждой парой признаков, выраженные через коэффициенты корреляции Пирсона и Спирмена.

3) цитогенетический подход. Для оценки степени генетического благополучия природных популяций рыб в условиях неуклонного загрязнения среды наиболее информативны показатели цитогенетического мониторинга: хромосомная мутабельность и микроядерный тест. Материалом наших исследований были развивающиеся эмбрионы пеляди, пыжьяна, чира и муксуна. Оценку цитогенетической стабильности у сиговых рыб проводили по частоте встречаемости аномальных митозов в клетках развивающихся зародышей и по частоте микроядер в клетках эмбрионов на поздних стадиях эмбриогенеза.

4) биохимический подход. Популяционно-генетические исследования в значительной мере опираются на использование биохимической наследственной изменчивости организмов. Сбор проб белых скелетных мышц и печени для электрофоретического анализа проводили одновременно с промерами рыб. Электрофорез в полиакриламидном геле и гистохимическое выявление белков и ферментов проводили по стандартным методикам (Davis, 1964; Корочкин и др., 1977). Для оценки степени межпопуляционных различий

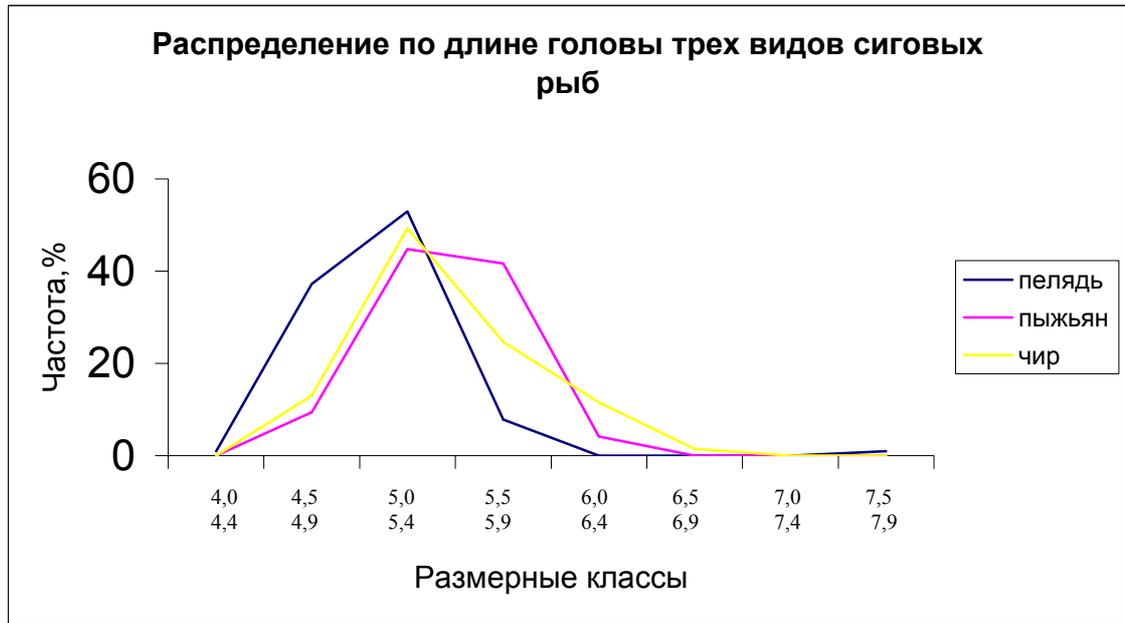
использовали частоты генов и генотипов, показатели полиморфности и гетерозиготности.

2. Изменчивость сиговых рыб

Фенотипическая оценка состояния природных популяций рыб, основанная на данных морфологического анализа сопряжена с определенными методическими сложностями. Это в основном связано с очень высокой модификационной изменчивостью пеляди, которая делает бессмысленным использование абсолютных значений признаков. Поэтому при морфологическом сравнении различных совокупностей рыб оперируют не абсолютными значениями признаков, а их относительными величинами. Преимущество относительных величин проявляется также в более симметричном характере кривой распределения абсолютных значений, что лучше отражает определенное состояние для данной совокупности в данных условиях среды (рис.1). При симметричном характере кривой распределения средняя арифметическая выражает оптимальное значение признака для данных условий, а разброс значений вокруг средней отражает степень генотипической неоднородности совокупности. По этой причине, при проведении экологических исследований, сопоставление показателей изменчивости является более наглядным, чем сопоставление средних, и по существу, выражает более глубокое свойство совокупности.

Фенотипический анализ изменчивости 14 речных и 8 озерных популяций пеляди был построен на выборочных данных, полученных за период с 1938 по 1998 гг. Сравнение пеляди как из речных, так и озерных экосистем выявило неоднородную картину. Из 14 выборок речной пеляди 13 имеют хотя бы один признак, по которому данная выборка достоверно отличается от всех других. Из 7 озерных выборок пеляди, каждая выборка достоверно отличается от шести остальных по меньшей мере по трем морфологическим признакам. Общее сравнение пеляди из различных экосистем по 23 морфологическим признакам выявило существенные различия у рыб из рек и озер по 5

А



Б

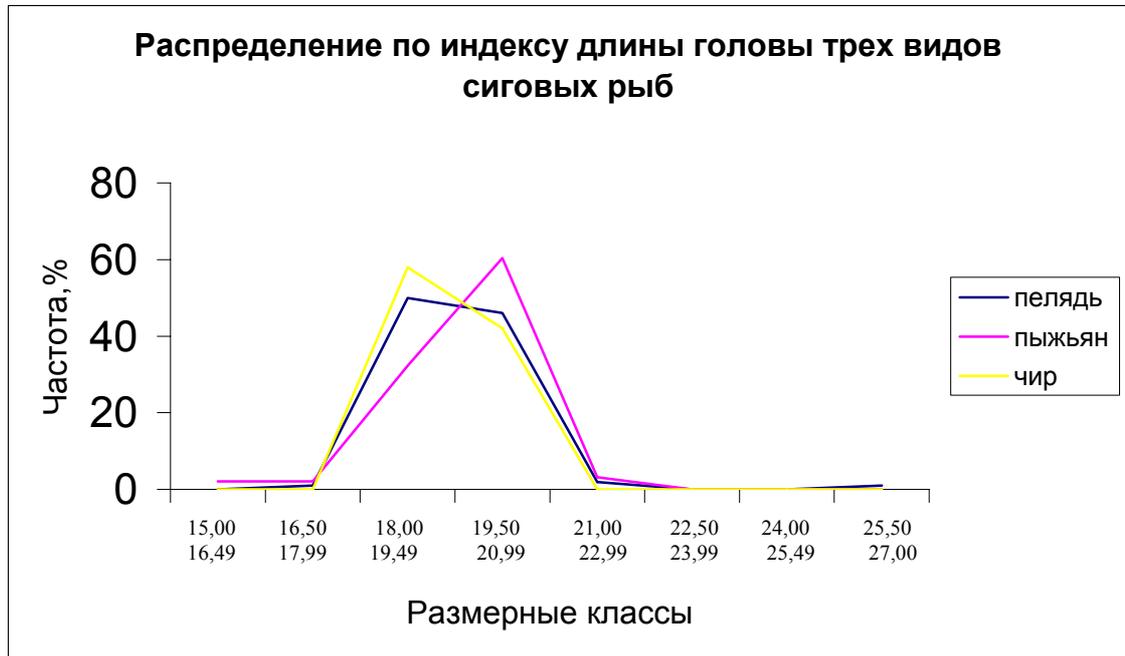


Рис. Кривые распределения по абсолютным значениям (А) и индексам (Б) длины головы пеляди (n=96); пыжьяна (n=96); чира (n=62)

меристическим и 15 пластическим признакам. При этом изменчивость озерной пеляди по подавляющему числу признаков выше, чем озерной.

Однако, общий характер биотопической изменчивости пеляди свидетельствует об отсутствии существенной генетической дивергенции между речными и озерными группировками. Объединение всех выборок в единую совокупность практически не привело к увеличению изменчивости. Убедительным подтверждением данного заключения служат результаты сравнения дисперсий (табл.1). Несмотря на морфогенетическую дифференциацию элементарных популяций пеляди из речных и озерных экосистем, стадо, в целом, предстает устойчивой стационарной системой, и, что особенно важно, эта устойчивость отражает его адаптацию к конкретной окружающей среде Обь-Тазовского бассейна. При колебаниях средовых факторов, не выходящих за пределы исторически сложившегося адаптационного оптимума, именно это субпопуляционное разнообразие служит залогом стабильности популяционной системы во времени и пространстве.

Сравнительный морфологический анализ сига-пыжьяна показывает, что по показателям средних значений меристических и пластических признаков пыжьяны второй половины 20 столетия мало отличаются друг от друга. В отличие от пеляди у пыжьянов максимальное существенное различие установлено только по пяти признакам. Между пелядью и пыжьяном наблюдается большое сходство в фенотипической изменчивости. Но на этом фоне изменчивость пыжьяна ниже, чем изменчивость пеляди. Так, из 23 морфологических признаков по 16 признакам изменчивость пыжьяна достоверно ниже, чем у пеляди и только по 4 признакам выше.

Соотношения межгрупповых и внутригрупповых компонент фенотипической изменчивости, как и в случае с группировками пеляди, не дает оснований для выделения какой-либо внутривидовой совокупности пыжьяна в Обь-Тазовском бассейне.

Таблица 1. Соотношение внутри- и межгрупповой компонент фенотипической изменчивости пеляди, обитающей в Обь-Тазовском бассейне

Признаки	Дисперсия (σ^2)		F		
	внутри- групповая	меж- групповая	фактическое	теоретическое	
				при P<0,05	при P<0,01
Число жаберных тычинок	10,690	4,237	0,396	1,72	2,15
Число чешуй в боковой линии	12,597	1,213	0,096	1,72	2,15
Число позвонков	1,592	1,949	1,224	1,97	2,59
Число ветвистых лучей спинного плавника	0,530	0,088	0,167	1,75	2,20
Число ветвистых лучей анального плавника	0,848	0,365	0,431	1,75	2,20
В % длины тела					
Длина головы	0,733	0,388	0,529	1,72	2,15
Наибольшая высота тела	2,641	1,859	0,704	1,76	2,21
Наименьшая высота тела	0,226	0,142	0,628	1,79	2,28
Антедорсальное расстояние	2,367	0,172	0,072	1,76	2,21
Постдорсальное расстояние	2,596	0,735	0,283	1,81	2,31
Антевентральное расстояние	3,119	1,022	0,328	1,81	2,31
Антеанальное расстояние	2,548	2,386	0,936	1,79	2,28
Вентроанальное расстояние	2,014	0,614	0,305	1,76	2,21
Пектоцентрально-анальное расстояние	1,892	1,218	0,644	1,74	2,17
Длина спинного плавника	0,874	0,151	0,172	1,74	2,17
Длина анального плавника	1,342	0,582	0,434	1,77	2,25
Длина грудного плавника	0,866	0,382	0,442	1,82	2,31
Длина брюшного плавника	0,855	0,442	0,517	1,79	2,28
В % длины головы					
Наибольшая высота головы	25,351	9,804	0,387	1,93	2,51
Длина рыла	2,641	3,101	1,174	1,87	2,40
Ширина лба	3,941	8,222	2,086	1,82	2,31
Диаметр глаза	2,728	2,600	0,953	1,82	2,31
Заглазничное расстояние	5,251	1,291	0,246	1,87	2,40
Среднее	3,837	1,868	0,487	2,00	2,70

Таблица 2. Соотношение внутри- и межгрупповой компонент фенотипической изменчивости чира, обитающего в Обь-Газовском бассейне

Признаки	Дисперсия (σ^2)		F		
	внутри- групповая	меж- групповая	фактическое	теоретическое	
				при P<0,05	при P<0,01
Число жаберных тычинок	1,772	0,067	0,038	2,05	2,74
Число чешуй в боковой линии	13,113	0,999	0,076	2,05	2,74
Число позвонков	6,527	0,130	0,020	3,09	4,82
Число ветвистых лучей спинного плавника	0,441	0,163	0,370	2,05	2,74
Число ветвистых лучей анального плавника	0,518	0,137	0,264	2,05	2,74
В % длины тела					
Длина головы	0,403	0,392	0,973	2,12	2,87
Наибольшая высота тела	1,654	1,431	0,856	2,21	3,04
Наименьшая высота тела	0,339	0,026	0,077	2,12	2,87
Антдорсальное расстояние	7,014	0,688	0,098	2,21	3,04
Постдорсальное расстояние	1,554	0,298	0,192	2,12	2,87
Антевентральное расстояние	2,025	0,132	0,065	2,35	3,29
Антеанальное расстояние	4,667	1,540	0,330	2,35	3,29
Вентроанальное расстояние	1,576	0,347	0,220	2,50	3,60
Пектоцентрально-анальное расстояние	2,141	0,363	0,170	2,35	3,29
Длина спинного плавника	0,745	0,445	0,597	2,12	2,87
Длина анального плавника	0,688	0,204	0,296	2,12	2,87
Длина грудного плавника	2,289	0,212	0,093	2,12	2,87
Длина брюшного плавника	0,659	0,220	0,334	2,12	2,87
В % длины головы					
Наибольшая высота головы	22,232	4,935	0,222	2,35	3,29
Длина рыла	3,840	5,493	1,430	2,12	2,87
Ширина лба	3,302	0,373	0,113	2,21	3,04
Диаметр глаза	2,747	3,728	1,357	2,12	2,87
Заглазничное расстояние	4,846	11,473	2,367	2,21	3,04
Среднее	3,700	1,469	0,397	2,00	2,70

Общий уровень индивидуальной фенотипической изменчивости чира несколько выше, чем у пеляди и пыжьяна. Соотношение межгрупповых и внутригрупповых компонент фенотипической изменчивости чира указывают на тенденцию к дивергенции экологических групп по индексам частей головного отдела рыб. По крайней мере, по 3 признакам головного отдела внутригрупповая дисперсия меньше межгрупповой (табл.2).

При определении экологической изменчивости сибирской ряпушки из рек Гыда, Юрибей, Обь, Пур, а также Гыданского залива, было показано, что размах индивидуальной и межгрупповой изменчивости не выходит за пределы видовой нормы реакции ряпушки.

Общий уровень индивидуальной и межгрупповой изменчивости тугуна, оцененный по смежным поколениям за период в 27 лет, по сравнению с изменчивостью других сиговых рыб Обь-Тазовского бассейна, оказался самым низким. Это свидетельствует о невысокой генотипической изменчивости сосьвинской популяции тугуна, которая может служить отправной точкой при оценке состояния природных популяций данного вида рыб. Таким образом, сравнительный подход позволяет обнаружить длительную стабильность популяционной системы сосьвинского тугуна во времени, несмотря на определенную изменчивость ее составных частей.

3. Корреляционная структура морфологических признаков рыб Обь-Тазовского бассейна

Для получения данных об особенностях корреляционной структуры разных видов сиговых рыб были подсчитаны коэффициенты корреляции между значениями всех изученных признаков каждой совокупности рыб. Общее их число составило 1445 показателей.

С целью получения общего показателя степени сходства и различий сопряженной изменчивости разных совокупностей был рассчитан коэффициент ранговой корреляции Спирмена. На основании полученных данных можно утверждать, что пять видов сиговых рыб пелядь (речная),

пыжьян, чир, сибирская ряпушка и тугун характеризуются сходной сопряженной изменчивостью, что является отражением общности их происхождения и процесса морфологической дифференцировки в сходных условиях речных экосистем Обь-Тазовского бассейна (табл.3). На этом фоне очень отчетливо проявляются различия между двумя экологическими формами пеляди. Если пелядь из речных экосистем проявляет достаточно существенную близость в сопряженной изменчивости к другим видам сиговых обитающих в реках, то пелядь из озерных экосистем отличается меньшей сопряженной изменчивостью с остальными видами.

Таблица 3. Коэффициенты ранговой корреляции сопряженной изменчивости популяций сиговых рыб Обь-Тазовского бассейна (критическое значение коэффициента при $n=23$, $v=21$, $P \leq 0,05$, $r_s=0,415$; при $P \leq 0,01$, $r_s=0,532$)

Виды	Пелядь «озерная»	Пыжьян	Чир	Ряпушка	Тугун
Пелядь «речная»	+0,647	+0,717	+0,601	+0,543	+0,622
Пелядь «озерная»	-	+0,278	+0,235	+0,171	+0,464
Пыжьян		-	+0,598	+0,446	+0,470
Чир			-	+0,407	+0,337
Ряпушка				-	+0,446

Простое сопоставление коэффициентов корреляций морфологических признаков 5 видов сиговых рыб и двух экологических форма пеляди позволило установить, что из 230 типов корреляций, в среднем для вида, 42 типа имели значения менее 0,1. Такие показатели были приравнены к нулю и в последующем сравнительном анализе не использовались. Из оставшихся 188 типов 30 (15,96%) имели стойкие сходные значения у всех пяти видов рыб, на основании чего были отнесены к разряду родовых корреляций. Показатели остальных 158 типов колебались у разных видов в широком диапазоне значений, поэтому были отнесены к разряду видовых. Настоящий

корреляционный анализ дает возможность проследить степень корреляционной дивергенции у двух экологических форм пеляди и предположить, что типичной (исходной) формой пеляди является речная форма (табл.4).

Распределение корреляционных значений у двух экологических форм пеляди оказалось очень сходным. Различие с другими видами было существенным только в пределах низких (до 0,2) значений корреляции.

Далее, для оценки степени интегрированности и целостности исследуемых популяций рыб, нами был использован вариант метода корреляционных плеяд – построение корреляционных цилиндров. При этом, кроме описания состава плеяд определялись следующие показатели: G – мощность плеяды (число признаков, членов плеяды), D – крепость плеяды (средняя арифметическая абсолютных величин внутрплеядных коэффициентов корреляций).

Критическими уровнями корреляций, на которых явно выделяется большинство плеяд, оказываются уровни $r \geq 0,6-0,7$ (рис. 2). На уровне $r \geq 0,4-0,5$ разделение внутри – межплеядных связей у рыб становится крайне затруднительным. Все шесть форм сиговых рыб (5 видов + 1 экологическая форма) отличаются друг от друга по числу и составу плеяд, распределению плеяд по уровням корреляционных комплексов, по максимальному выражению мощности (G) и крепости (D).

В то же время, между чиром, ряпушкой и «озерной» пелядью, с одной стороны, и пыжьяном, «речной» пелядью и тугуном, с другой, можно обнаружить существенные групповые различия. Эти различия касаются показателей, характеризующих степень интегрированности и целостности совокупностей. Первая группа рыб представлена более интегрированными формами, чем вторая. При этом наибольшей интегрированностью отличается чир, а наименьшей тугун (табл. 5).

Таблица 4. Примеры родовых и видовых корреляций морфологических признаков у видов *Coregonus*

Коррелирующие признаки	Виды					
	чир	пыжьян	ряпушка	тугун	пелядь	
					«речная»	«озерная»
Родовые корреляции						
D - h	+0,11±0,042	+0,17±0,040	+0,74±0,017	+0,09±0,049	+0,19±0,036	+0,13±0,037
C - PV	-0,52±0,031	-0,27±0,038	-0,39±0,035	-0,35±0,044	-0,46±0,030	-0,28±0,035
H - io	+0,47±0,029	+0,16±0,037	+0,66±0,021	+0,16±0,037	+0,19±0,036	-0,41±0,031*
hC - io	+0,33±0,038	+0,24±0,038	+0,54±0,029	+0,31±0,045	+0,42±0,031	+0,68±0,020
hC - o	+0,27±0,039	+0,45±0,033	+0,54±0,029	+0,59±0,032	+0,69±0,020	+0,50±0,028
IP - IV	+0,43±0,035	+0,57±0,028	+0,47±0,032	+0,42±0,041	+0,79±0,014	+0,54±0,027
Видовые корреляции						
sp.br - PV	-0,39±0,032	+0,55±0,026	-	+0,21±0,036	-0,24±0,036	+0,68±0,020*
H - ID	+0,54±0,027	-0,49±0,029	+0,66±0,021	-0,45±0,030	-0,22±0,036	-0,75±0,016
h - io	+0,14±0,037	-0,17±0,037	+0,64±0,022	+0,35±0,033	+0,22±0,036	+0,94±0,003*
h - o	+0,52±0,028	-0,76±0,016	+0,64±0,022	+0,01±0,038	-0,25±0,035	+0,29±0,035
aD - ID	+0,06±0,038	+0,13±0,037	+0,16±0,037	+0,50±0,028	-0,11±0,028	-0,87±0,009
A - aD	-0,35±0,033	-0,11±0,037	-0,70±0,019	+0,53±0,027	+0,29±0,035	-0,69±0,020

Примечание: * - экологические новообразования

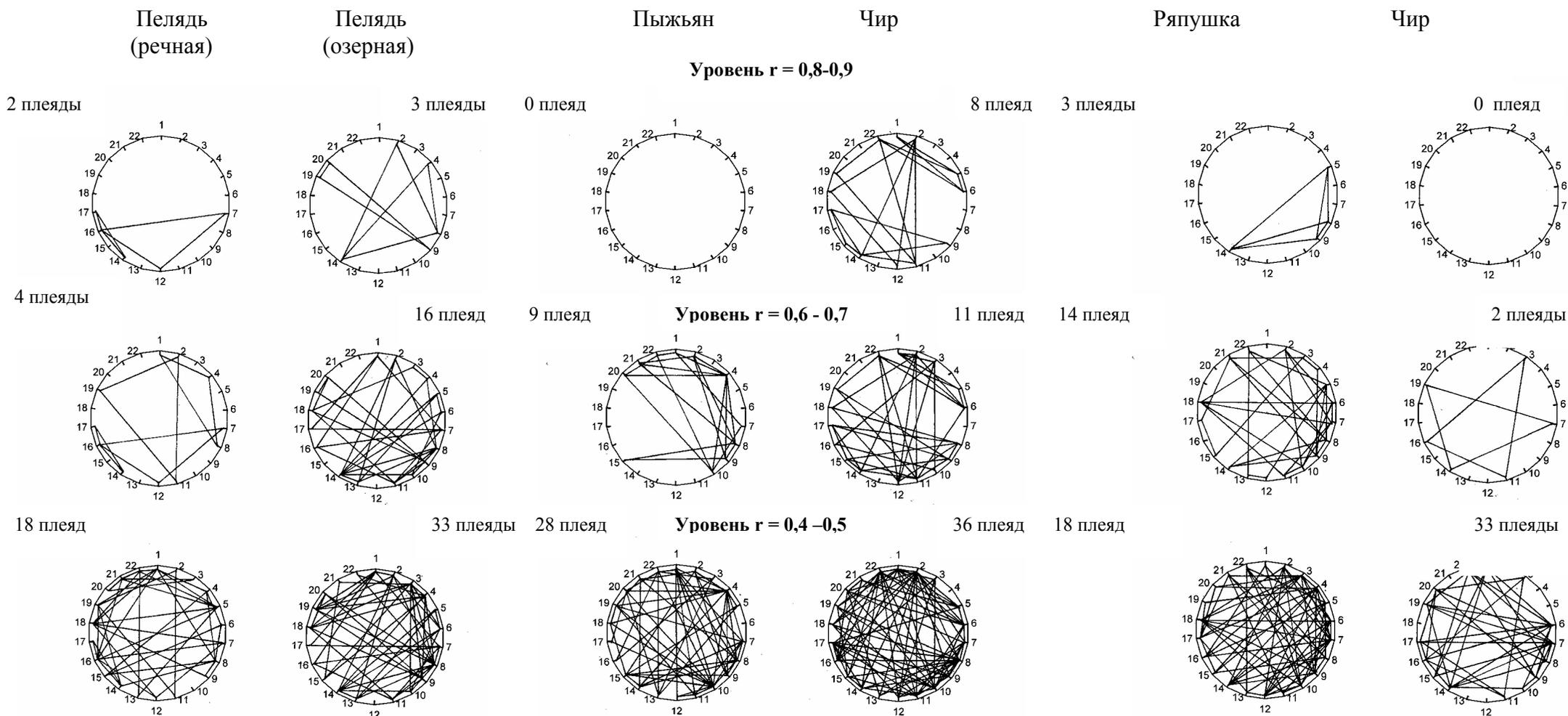


Рис. 2. Корреляционные плеяды сиговых рыб на разных уровнях сечения цилиндров

Таблица 5. Характеристика морфологических корреляционных плеяд у сиговых рыб Обь-Тазовского бассейна

Популяции рыб	Число плеяд	Макс. мощность пеляд	Средняя крепость плеяд	Популяции рыб	Число плеяд	Макс. мощность пеляд	Средняя крепость плеяд
Чир	53	8	0,695 ±0,025	Пыжьян	37	5	0,593 ±0,019*
Пелядь (озерная)	55	5	0,687 ±0,021	Пелядь (речная)	24	4	0,559 ±0,028*
Ряпушка	48	6	0,680 ±0,017	Тугун	23	5	0,487 ±0,015*

Примечание: * различие с показателями трех других форм достоверно на уровне $P < 0,001$

Снижение или повышение интегрированности систем связано с интенсивностью естественного отбора. Так, коэффициенты корреляции принимают средние значения, когда естественный (стабилизирующий) отбор имеет слабую интенсивность или осуществляются многими разнообразными функциями, каждая из которых требует своего размера и своей меры стабильности. Высокая интенсивность стабилизирующего отбора (повышающая интегрированность) обеспечивается генотипической изменчивостью популяций или изменением их мест обитания. Слабой интенсивностью стабилизирующего отбора (или хорошей адаптированностью) мы склонны объяснить пониженную морфологическую интегрированность пеляди, пыжьяна и тугуна, обитающих в условиях речных экосистем. Высокую интегрированность чира мы связываем с незавершенностью становления его кариотипа, в результате чего поддерживается высокая генотипическая изменчивость популяций, на основе которой формируются сильные коррелятивные связи.

Высоко интегрированная корреляционная структура пеляди из озерных экосистем, по нашему мнению, сформировалась на экологической основе. Озерные системы Обь-Тазовского бассейна, в которых обитают представители сиговых рыб, не являются замкнутыми (изолированными) водоемами, а имеют связи с речными системами, что обеспечивает рыбам миграционные процессы. Систематическое обогащение генофондов озерных популяций пеляди является механизмом, поддерживающим стабилизирующий отбор на достаточно высоком уровне, через который, в первую очередь, проходят более целостные фенотипические варианты.

4. Онтогенетический подход к оценке гомеостаза развития природных популяций рыб Обь-Тазовского бассейна

Для оценки стабильности развития природных популяций сиговых нами были использованы 2 подхода: изучение флуктуирующей асимметрии и цитогенетический анализ.

Изучение уровней флуктуирующей асимметрии в природных популяциях сиговых рыб Обь-Тазовского бассейна проведено нами на выборках пеляди и ряпушки из реки Пур и выборки тугуна из реки Северная Сосьва (табл.6).

Таблица 6. Флуктуирующая асимметрия морфологических признаков у трех видов сиговых рыб

Признаки	Пелядь (n=96)		Ряпушка (n=64)		Тугун (n=56)	
	FA1	FA2 x 1000	FA1	FA2 x 1000	FA1	FA2 x 1000
sp.br	0,07±0,001	1,20±0,002	0,02±0,001	0,50±0,003	0,03±0,001	0,99±0,005
l.l.	0,13±0,001	1,47±0,002	0,04±0,001	0,53±0,002	0,21±0,001	2,54±0,002
c.t.	0,17±0,003	2,83±0,009	0,20±0,005	3,19±0,001	0,02±0,009	0,37±0,004
P	0,01±0,001	0,53±0,006	0,08±0,005	5,89±0,0036	0,05±0,003	3,71±0,004
V	0,02±0,001	1,83±0,005	0,04±0,004	3,64±0,003	0,05±0,002	4,92±0,004
Средняя на признак	0,08±0,003	1,57±0,035	0,07±0,004	2,75±0,114	0,07±0,004	2,51±0,101

Аналізу подвергнуты пять билатеральных меристических признаков: число жаберных тычинок на первой дужке, число чешуй в боковой линии, число ребер, число лучей в грудных плавниках, число лучей в брюшных плавниках.

В работе использовались два индекса флуктуирующей асимметрии – FA1 и FA2, вычисляемые по формуле Палмера (Palmer, 1994).

Исследование флуктуирующей асимметрии показало, что для пеляди, ряпушки и тугуна, диапазон значений интегрального показателя стабильности – частота асимметричного проявления на признак – легко выявило достоверное различие в проявлении флуктуирующей асимметрии по всем пяти билатеральным признакам, что в конечном итоге, выразилось в различии между видами по общему показателю стабильности развития – FA2.

Первые исследования по программе эколого-генетического мониторинга природных популяций сиговых рыб Обь-Тазовского бассейна были проведены в 1989 году. Материалом исследования были развивающиеся эмбрионы пеляди, пыжьяна, чира и муксуна.

Цитогенетический анализ развивающихся эмбрионов сиговых рыб, населяющих водоемы Тюменской области, выявил картину, не вызывающую большой тревоги за генетическое состояние популяций на данный период времени. Исключение составляло положение с чиром, что потребовало специального осмысления (табл. 7).

Если частота встречаемости у эмбрионов рыб спонтанных хромосомных нарушений отражает стабильность и устойчивость наследственного аппарата в конкретных условиях среды, то наиболее благополучными можно считать популяции пеляди и пыжьяна, обитающие в р. Войкар. Близко к ним по этому показателю примыкает пелядь из р. Ляпин. Обе реки являются уральскими притоками Оби.

Таблица 7. Частота хромосомных нарушений в эмбриональных (гаструла) клетках разных видов сиговых рыб, представляющих популяции из речных и озерных экосистем Обского бассейна

Популяция		Исследовано		Среднее число аномальных митозов на один зародыш, %	Типы хромосомных нарушений, %		
вид	местообитание	зародышей, шт.	клеток		одиночные мосты и фрагменты	групповые мосты	другие нарушения
пелядь	р. Войкар	32	8772	1,38±0,132	47,59±4,54	52,41±4,54	
пелядь	р. Ляпин	32	6940	2,00±0,223	50,81±4,28	49,19±4,28	
пелядь	оз. Ендырь	32	3150	3,79±0,487	54,40±4,57	45,60±4,57	
пелядь	оз. Челбаш	38	6536	3,49±0,655	52,19±3,31	47,81±3,31	
пыжьян	р. Войкар	36	9358	1,28±0,106	61,10±4,45	38,90±4,45	
чир	р. Ляпин	40	4274	23,82±1,916	43,32±1,55	50,49±2,46	6,19±0,76
муksун	р. Обь (Большой Послон)	32	4036	2,82±0,615	52,80±4,68	45,80±4,67	1,40±1,10

В отличие от рыб из речных экосистем у эмбрионов пеляди, населяющих оз. Ендырь и Челбаш, встречаемость хромосомных нарушений оказалась достоверно выше в 1,5 – 2,5 раза. Возможно, в этом проявилось различие в каких-то экологических факторах речных и озерных экосистем. То же время, следует отметить, что частота хромосомных нарушений у эмбрионов пеляди и пыжьяна из разных экосистем в 1989 году, не превышала частоту спонтанных нарушений хромосом, наблюдавшихся у пеляди из оз. Ендырь двумя десятилетиями ранее (Цой, 1969).

Особый интерес вызвали результаты цитогенетического анализа эмбрионов чира, обитающего в р. Ляпин. Необычайно высокая встречаемость хромосомных перестроек в виде одиночных и групповых мостов в ранних эмбриональных клетках представителей этого вида сиговых свидетельствует о наличии механизмов, обеспечивающих неустойчивость хромосомного аппарата. Здесь, очевидно, следует обратить внимание на то, что для чира характерна очень высокая (до 90% и выше) смертность эмбрионов при искусственном воспроизводстве, в то время как при абсолютно идентичных условиях инкубации смертность эмбрионов других сиговых (пеляди, рипуса и др.) может составлять не более 10%. Для объяснения высокой эмбриональной смертности чира разные авторы находили различные причины: неподходящие гидрологические условия прудов, озер, в которых осуществлялся нагул производителей чира (Кузьмин, 1975; Буланов, Семенова, 1982); неблагоприятные температурные условия во время выдерживания самок в садках и получения от них икры (Белоусов, Леонов, 1990).

По нашему мнению, причина высокой смертности эмбрионов чира кроется в генетической природе рыб. Известно, что среди представителей рода *Coregonus* чир в эволюционном плане стоит несколько особняком. Так, у 16 обследованных видов сиговых (исключающих чира) 14 видов имеют среднее число хромосом $2n=80$ и число хромосомных плеч $NF=98$. Два вида сиговых – пелядь и муксун имеют $2n=74$. В отличие от всех сиговых для чира

установлены следующие признаки кариотипа: $2n=58-60$, $NF=92$, суммарное число мета- и субметацентрических хромосом около 56 %. Таким образом, число акроцентриков у чира имеет дефицит примерно в 6 хромосом.

Совокупность материалов, приведенных в настоящей работе свидетельствует в пользу того, что у чира не завершен процесс эволюционного преобразования кариотипа, в становлении которого важное место занимают парацентрические инверсии и транслокации. Последнее служит причиной формирования несбалансированных по хромосомам гамет и появления на свет большого количества неполноценных зародышей. В процессе эмбрионального развития чира можно отчетливо наблюдать проявление действия интенсивного отбора на уровне клеток и зародышей, в результате чего уже к середине эмбрионального периода встречаемость клеток с хромосомными нарушениями у сохранившихся особей становится близкой к нормальной для сиговых рыб.

Повторное исследование цитогенетической стабильности популяции пеляди из оз. Ендырь и популяции чира из р. Ляпин было проведено в 1992 году, то есть через три года после первого (табл. 8). Результаты исследования показали, что за прошедший период спонтанная хромосомная мутабельность у эмбрионов обоих видов не только не возросла, но даже несколько снизилась, хотя различия с показателями 1989 года были статистически недостоверными. Тем не менее, это свидетельствовало о стабильности средовых условий водоемов, которые обеспечивали популяциям устойчивый цитогенетический гомеостаз.

Однако, последующие мониторинговые исследования, проведенные в 1996, 2001 и 2002 годах, выявили негативные изменения в показателях стабильности развития популяций сиговых, как в условиях озерных, так и в условиях речных экосистем (табл. 8). Так, частота клеток с хромосомными нарушениями у эмбрионов пеляди из оз. Ендырь к 1996 году повысилась на 157%. А к 2001 г. еще на 14,3%; у эмбрионов пеляди из оз. Челбаш это увеличение к 1996 г. составило 100%. У муксуна из низовья р. Оби частота

аберрантных клеток у развивающихся зародышей к 1996 г. возросла на 138,6%, а к 2001 г. еще на 42,5%. У эмбрионов чира из р. Ляпин встречаемость аберрантных клеток, наоборот, к 1996 г. снизилась на 41%, но затем вновь (2002 г.) восстановилась до уровня 1989 г., значительно превосходя показатели у других видов сиговых рыб. С другой стороны, обращает внимание то, что при значительно более высоких показателях средней частоты аберрантных клеток на зародыш, изменчивость зародышей по встречаемости аберрантных клеток у чира самая низкая. Последнее объясняется тем, что у чира практически все зародыши имеют аномальные клетки, тогда как среди зародышей других видов рыб встречались эмбрионы без видимых нарушений.

Исследования зародышей на разных стадиях развития показали, что максимальное число аберрантных клеток выявляется на стадии поздней бластулы (рис.3). На этой стадии хромосомные нарушения встречаются преимущественно в виде одиночных и групповых мостов, а также хромосомных фрагментов, которые в отдельных случаях сопряжены с нехваткой хромосом. В это время в аберрантных клетках зародышей отсутствуют признаки, свидетельствующие об элиминации сильно поврежденных хромосом или их фрагментов. Эти признаки структурно измененных хромосом в виде микроядер начинают встречаться в клетках при гастрюляции. Прозрачная оболочка яиц сиговых рыб обеспечивает возможность визуального наблюдения за развитием зародышей и позволяет регистрировать многие нарушения развития, связанные с нарушениями цитогенетического гомеостаза. Некоторые нарушения развития оказываются столь значительными, что делают особей нежизнеспособными. На поздних стадиях эмбриогенеза частота аберрантных клеток снижается и значительно уменьшается встречаемость эмбрионов с видимыми нарушениями развития. Данная закономерность может быть результатом проявления двух механизмов: межклеточным отбором у зародышей, сохранивших жизнеспособность и гибелью эмбрионов с нарушениями, несовместимыми с жизнью.

Таблица 8. Встречаемость клеток с хромосомными нарушениями у зародышей сиговых рыб Обь-Тазовского бассейна в разные годы наблюдений

Популяции		Исследовано		Число аномальных митозов на один зародыш	
вид	место-обитание	зародышей	клеток	%±m%	C.V. ± m _{C.V.}
1992 год					
Пелядь	оз. Ендырь	40	3537	2,88±0,272	59,73±6,68
Чир	р. Ляпин	20	2712	18,76±0,633	15,09±2,39
1996 год					
Пелядь	оз.Ендырь	40	2810	9,74±0,422*	24,40±2,73
Пелядь	оз.Царево	40	3253	7,01±0,375	33,83±3,78
Пелядь	оз.Челбаш	40	3200	6,98±0,321*	29,08±3,25
Чир	р.Ляпин	59	5823	16,87±0,520*	23,68±2,65
Пыжьян	оз.Челябинской обл.	40	3536	11,32±0,328	18,33±2,05
Муксун	р.Обь (Большой Послон)	40	4255	6,73±0,316*	29,70±3,32
2001 год					
Пелядь	оз.Ендырь	40	1477	11,13±0,531	30,17±3,37
Чир	р.Ляпин	40	3442	16,39±0,602*	23,23±2,60
Муксун	р.Обь (Большой Послон)	20	1732	9,58±0,466*	21,75±3,44
2002 год					
Пелядь	оз.Ендырь	52	3276	10,85±0,384*	25,52±2,50
Чир	р.Ляпин	40	4583	24,70±0,431	11,04±1,23

Примечание: * различие с показателем 1989 г. достоверно на уровне $P < 0,001$

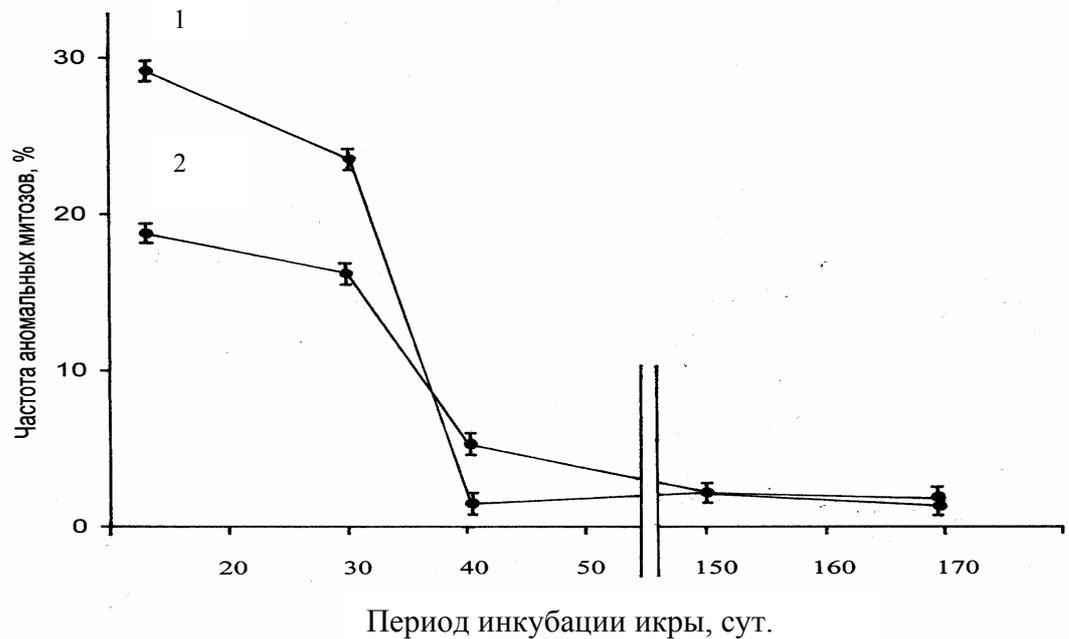


Рис. 3. Встречаемость клеток с хромосомными нарушениями в процессе эмбрионального развития чира. 1 и 2 – повторности наблюдений

Базовую основу экономики Тюменского Севера составляет нефтегазовый комплекс, оказывающий как прямое, так и опосредованное влияние на его экологическое состояние. Особую угрозу для водоемов Обского бассейна представляют нефтепродукты, на долю которых приходится около 80% общего загрязнения. В сложившейся ситуации возрастание давления на экосистемы не может не отразиться на состоянии обитающих в них организмов. Многие загрязнители непосредственно или в результате трансформации способны повышать естественный мутагенный фон, что, в свою очередь, может привести к снижению генетической стабильности популяций. Очевидно, повышение хромосомной мутабельности у рыб Обского бассейна во времени и является следствием происходящих в регионе процессов.

6. Генетическая структура популяций сиговых рыб

7. Обь-Тазовского бассейна

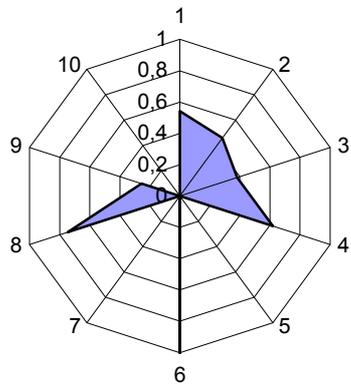
Комплексная оценка состояния популяций в настоящее время невозможна без вовлечения в анализ генетических маркеров, так как использование их позволяет изучать внутри- и межвидовую изменчивость, решать широкий круг вопросов, связанных с действующими в популяциях микроэволюционными процессами, а также с устойчивостью популяционных систем во времени и пространстве.

Исследование 10 белковых и ферментных систем, которые кодируются 23 локусами, выявило соотношение моно- и полиморфных белков у разных видов сиговых рыб. У пеляди, пыжьяна из р. Пур и тугуна из р. Северной Сосьвы картина полиморфизма оказалась сходной (табл. 9). Считается, что узкоспециализированные формы менее изменчивы, чем виды с более широкими пределами адаптации. Очевидно, этим можно объяснить низкую полиморфность чира и более высокую ряпушки, пеляди и пыжьяна.

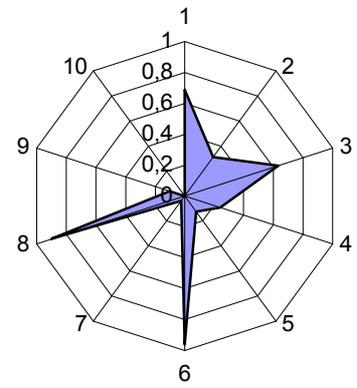
Таблица 9 . Показатели генетической изменчивости сиговых рыб

Виды	Полиморфность ($P_{0,99}$)	Средняя (на особь) гетерозиготность
Пелядь	0,1304	0,0589±0,0159
Пыжьян	0,1304	0,0521±0,0227
Чир	0,0869	0,0412±0,0185
Ряпушка	0,1739	0,0489±0,0270
Тугун	0,1304	0,0593±0,0243

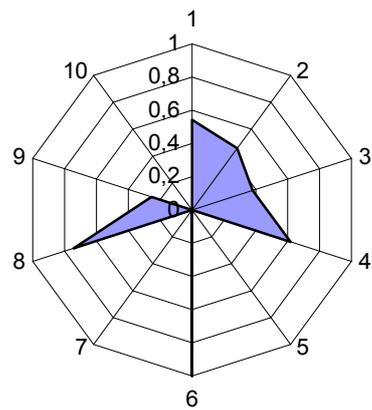
Пелядь



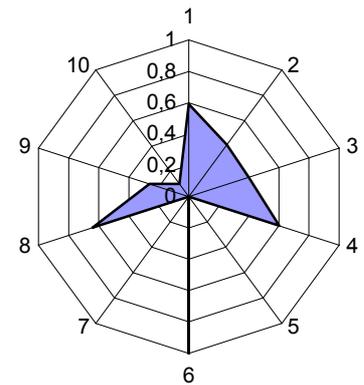
Ряпушка



Пыжьян



Тугун



Чир

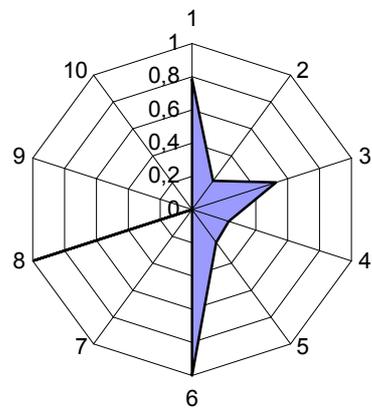


Рис. 4. Полигоны частот генов у разных видов сиговых рыб:

1,2 – локус Es 1;
 3,4,5 – локус Es 2;
 6,7 – локус PGD;
 8,9,10 – локус Pgm

Анализ распределения частот фенотипов не выявил отклонений от равновесного по большинству полиморфных локусов у всех изученных видов. Единственный случай неравновесного распределения генотипов отмечен по локусу фосфоглюкомутазы (Pgm) у тугуна. Очевидно, это связано с наличием у данного вида аллеля С, который присутствует лишь в гетерозиготе АС, встречающейся с невысокой частотой. У всех остальных видов аллель С по данному локусу отсутствует, что может свидетельствовать о его слабом селективном преимуществе. Наличие его у тугуна в небольших количествах нарушает равновесие популяции, которая по остальным локусам является близкой к максимальному равновесию. Возможно, относительно стабильные условия существования на протяжении длительного времени, способствуют сохранению в популяции таких аллелей.

Распределение по частотам генов и анализ полигонов генных частот выявили общность и различия в генетической структуре изученных популяций сиговых рыб. Можно разделить виды на 2 группы по сходству генетических профилей: 1 – пелядь и пыжьян; 2 – чир и ряпушка (рис.4).

Показатели средней (на особь) гетерозиготности колеблются у изученных видов от 0,0412 у чира до 0,0593 у тугуна. Уровень генетической изменчивости, оцененный по этому показателю, у сиговых рыб из р. Пур не превышал значений, полученных для этих же видов из других водоемов (табл.9).

Расчет индексов генетического сходства на основании частот генов исследованных систем и построение дендрограмм позволило подчеркнуть наибольшую близость пеляди и тугуна с одной стороны, чира и ряпушки с другой стороны. Генетическое расстояние между пелядью и пыжьяном было несколько выше оценок других авторов, которые исследовали популяции, обитающие в водоемах Восточной Сибири и р. Северная Сосьва. Ряд исследователей отмечали ранее генетическую обособленность тугуна от других представителей рода *Coregonus* по полиморфизму ДНК и изозимов, а

также кариологические отличия по числу хромосом. В нашем случае тугун продемонстрировал близость к пеляди по индексу Нея, однако, при этом его генетический профиль отличается от профиля других видов (рис. 4).

Сопоставление морфологической и генетической изменчивости 5 видов сиговых рыб, обитающих в р. Пур, выявило обратную зависимость. Сравнение проводили по показателям фенотипической изменчивости (обобщенным $S.V.$) и показателям гетерозиготности (He). Коэффициент корреляции между ними составил $r=-0,511$.

6. Обсуждение

Концептуальный аппарат экологической генетики представляет возможности анализа и осмысления структурных и количественных характеристик отдельных фенотипических признаков, а в рамках некоторых систем признаков биологически цельных фенотипов, а также внутривидовой и межвидовой фенотипической гетерогенности. Вместе с тем, очевидно, что для постановки и решения генетико-диагностических задач в экологии необходимо понимание генетической (экологической) «нормы», нормального состояния или же нормального процесса.

Концепция нормы предопределяет концепцию сравнительного анализа. Сравнение признака с некоторым эталоном, принимаемым в качестве нормы, является элементарным актом аналитического процесса, что делает норму операциональной основой анализа (Ростовцев, 1986).

Классическая концепция нормы, рассматривая только популяционную норму признака, является частным случаем общей концепции, включающей три типа нормы, которые отражают уровни ее детерминации: индивид, популяция, вид. Общая концепция нормы опирается на биологические закономерности генетического контроля признаков и фенотипической структуры популяций, позволяет формально определить понятия индивидуальной нормы признака и фенотипа, объясняет характер зависимости

нормы от генотипа и внешней среды, и, наконец, подсказывает методы решения генетико-экологических задач.

В настоящее время вопросы генетических последствий загрязнения окружающей среды приобрели особую актуальность (Дубинин, 2001). Количество токсических соединений введенных в среду, велико. По опубликованным данным, более 182 000 веществ, антропогенно введенных в среду, обладают токсическим эффектом. Анализу мутагенности этих веществ посвящено более 60 000 публикаций (Waters et al., 1988).

Основная доля загрязнения нерестовых рек Севера Тюменской области приходится на нефтепродукты (Брусынина и др., 1992). На основании многочисленных данных за 1981-1987 гг. И.Н. Брусынина с сотрудниками указали на основные источники загрязнения, представлявшие опасность для рыбного населения Обь-Газовского бассейна. Это нефтяная и лесная промышленность (Сургутская Обь – Сургут, Нижневартовск, Мегион); добыча газа, бурого угля, руд цветных металлов и леса (бассейн р. Северной Сосьвы); добыча нефти и газа (Обская губа); вырубка и сплав леса. Устьевые участки рек и соры накапливают нефтяные углеводороды в донных отложениях и имеют различные уровни загрязнения в зависимости от характера рек. На период 1987г. средняя загрязненность оценивалась исследователями как незначительная, но учитывая перспективу возрастания загрязненности воды, ученые прогнозировали повышение смертности молоди ценных промысловых рыб (Брусынина и др., 1992).

Результаты проведенных нами цитогенетических исследований эмбрионов сиговых рыб согласуются с данным прогнозом. Показатели цитогенетической нестабильности популяций стали возрастать после 1992 г. , то есть через 5 лет.

Возросшее за последние десятилетие загрязнение нефтяными углеводородами и другими токсическими веществами нерестовых угодий рек и озер Обского бассейна, очевидно, привело к существенному повышению

мутагенности среды. Реакция сиговых рыб на данное экологическое изменение выразилась в значительном повышении частоты хромосомных нарушений в клетках развивающихся зародышей, что является отражением цитогенетической нестабильности, то есть нарушением генетического гомеостаза. Нестабильность генома может быть причиной возникновения разрывов в ДНК, укорочения теломер, активации мобильных генетических элементов, снижения эффективности процессов репарации (Зайнуллин, Москалев, 2000; Лучник, 2002). В свою очередь, со всеми этими изменениями связана инициация избыточного апоптоза, воспринимаемого как форму межклеточного отбора.

Выводы

На основании проведенных исследований были сделаны следующие выводы:

1. Полупроходные, речные и озерные формы сиговых рыб Обь-Тазовского бассейна представляют собой региональные подразделенные популяционные системы. Эколого-генетические взаимодействия между элементами (субпопуляциями) обеспечивают устойчивое функционирование популяционной системы в целом. Такая организация отражает универсальную адаптивную стратегию видов, определяющую стабильность их генетической структуры в неограниченном ряду поколений.
2. Соотношение внутри- и межгрупповой компонент фенотипической изменчивости сиговых рыб Обь-Тазовского бассейна сохраняет стабильность в течение длинной цепи последних десятилетий, что позволяет рассматривать его как фундаментальную «точку отсчета» при эколого-генетическом мониторинге природных популяций рыб, испытывающих антропогенные воздействия.
3. Стационарный популяционно-генетический процесс, определяя оптимальный размах изменчивости морфогенетических признаков,

выступает механизмом установления и закрепления адаптивной (экологической) нормы. Вся область изменчивости, лежащая за пределами нормы и составляющая потенциальный материал отбора, представляет собой совокупность aberrаций нормального развития.

4. Анализ корреляционных плеяд позволяет внести количественную меру в интенсивность стабилизирующего отбора на разных формах сиговых рыб. Более низкие показатели коэффициентов корреляции и коэффициентов вариации фенотипических признаков у пеляди («речной»), пыжьяна и тугуна свидетельствуют о большей независимости формообразовательных процессов у этих форм от внешних факторов. Более высокая фенотипическая интегрированность чира, ряпушки и пеляди («озерной») указывают на большую нестабильность.
5. Самая низкая устойчивость чира, очевидно, связана с его генетической нестабильностью, обусловленной неполной завершенностью становления кариотипа. Несбалансированность генетического материала в процессе гаметогенеза и образования зигот ведет к избыточному расширению генотипического разнообразия, выходящему за пределы «нормы».
6. За период последнего десятилетия (после 1992 г.) непрекращающееся загрязнение водоемов Обского бассейна привело к существенному изменению качества среды на нерестовых участках. Одним из наиболее негативных изменений является повышение мутагенности среды, которая регистрируется по динамике повышения частоты хромосомных нарушений в клетках развивающихся зародышей рыб.
7. Особенности динамики структурных нарушений хромосом у сиговых рыб выражаются в том, что наибольшая часть aberrаций регистрируется в период гастрюляции, однако в процессе длительного эмбрионального периода, под воздействием жесткого межклеточного отбора и отбора эмбрионов к началу вылупления личинок практически все хромосомные aberrации элиминируются.

8. Проведенные исследования изменчивости билатеральных признаков пеляди, ряпушки и тугуна выявили незначительные межвидовые различия в уровнях асимметрии. Полученные количественные характеристики хорошо согласуются с показателями общей фенотипической изменчивости популяций и указывают на целесообразность использования данных флуктуирующей асимметрии при оценке состояния природных популяций рыб.
9. Между уровнем гетерозиготности по белковым локусам и морфологической изменчивостью популяций сиговых рыб установлена отрицательная зависимость ($r = -0,511$). Генетические профили (по частотам генов) наиболее близки у чира и ряпушки. Таким образом, чир и ряпушка проявили сходство по уровню морфологической изменчивости, по степени фенотипической интегрированности и по частотам генов.
10. Комплексные морфогенетические исследования, в которых учитывается как дискретная, так и непрерывная изменчивость, существенно расширяют возможности изучения самых разнообразных сторон структуры и динамики природных популяций рыб в меняющихся условиях среды.

Список основных работ по теме диссертации

1. Предварительная оценка генетической структуры казахстанского карпа по некоторым белковым системам сыворотки крови и белых скелетных мышц// Сб. научных трудов: Генетика и селекция прудовых рыб. 1982. М.: ВНИИПРХ. Вып. 33. С. 91-1-3. Соавтор: Цой Р.М.
2. Вклад химического мутагенеза в создание генетического резерва в линейной селекции карпа// Химический мутагенез в создании сортов с новыми свойствами. М.: Наука, 1986. С. 237-242. Соавтор: Цой Р.М.
3. Внутрипородная дифференциация казахстанского карпа и ее селекционное значение// Генетика. 1986. Т. 22, № 11. С. 140-145. Соавтор: Цой Р.М.
4. Повышенная жизнестойкость промышленных гибридов казахстанского карпа// Вопросы ихтиологии. 1987. Т. 27, Вып. 3. С. 521-529. Соавтор: Зак Т.С.

5. Влияние интенсивной селекции на изменение генетической структуры линий карпа при смене поколений// Генетика. 1989. Т.25, № 9. С.1645-1651. Соавтор: Цой Р.М.
6. Сопряженность некоторых качественных и количественных признаков у казахстанского карпа и ее селекционное значение// Вопросы ихтиологии. 1992. Т. 32, Вып.3. С. 148-155. Соавтор Цой Р.М.
7. Уровень генетической стабильности популяций сиговых рыб из разных экосистем Обь-Иртышского бассейна// Сб. науч. трудов: Селекционно-генетические и экологические проблемы эукариот. Тюмень: ТюмГУ. 1995. С.34-36. Соавторы: Цой Р.М., Бирверт С.В.
8. Цитогенетический эффект ПАБК при воздействии на зародышевые клетки рыб. Сообщение 1: эффект ПАБК при воздействии на зрелые спермии и оплодотворенную икру чира// Сб. науч. трудов: Селекционно-генетические и экологические проблемы эукариот. Тюмень: ТюмГУ. 1995. С.37-40. Соавторы: Цой Р.М., Чопорова М.А.
9. Цитогенетический эффект ПАБК при воздействии на зародышевые клетки рыб. Сообщение 2: эффект действия двух генетически активных соединений на развивающуюся икру пеляди// Сб. науч. трудов: Селекционно-генетические и экологические проблемы эукариот. Тюмень: ТюмГУ. 1995. С. 41-50. Соавторы: Цой Р.М., Косолапова Н.Б.
10. Генетические процессы в популяции казахстанского карпа под воздействием интенсивной линейной селекции// Научный вестник ТГУ. Биология. Тюмень. 1996. С. 90-95. Соавтор: Цой Р.М.
11. Хромосомная мутабельность у сиговых рыб из речных и озерных экосистем Обь-Иртышского бассейна// Генетика. 1996. Т. 32, № 1. С. 137-139. Соавторы: Цой Р.М., Сергиенко Л.Л.
12. Эффективность различных тест-систем в оценке мутагенной активности загрязненных вод// Экология. 1996. . № 3. С.194-197. Соавтор: Цой Р.М.

13. Перспективы методов индуцированного мутагенеза и гиногенеза в популяционно-генетических исследованиях// Научный вестник ТюмГУ. Биология. Тюмень. 1996. С. 80-89. Соавтор: Цой Р.М.
14. Генетические особенности приобской популяции зеркального карпа по некоторым полиморфным белковым системам// Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. Новосибирск: СО ВАСХНИЛ. 1996. С.3-6. Соавторы: Иванова З.И., Морузи И.В.
15. Сравнительная оценка генетической изменчивости жителей г.Когалыма Тюменской области // Сб. науч. трудов: Проблемы общей биологии и прикладной экологии. 1997. Саратов: изд-во Саратовского ГУ. вып.1. С.104-107. Соавтор: Боброва И.А.
16. Биохимические полиморфные системы в популяции пришлых жителей г. Когалыма// Вестник ТюмГУ. 1998. Тюмень: изд-во ТюмГУ. № 2. С.146-151. Соавторы: Боброва И.А., Бутакова Н.А.
17. Популяционно-генетический подход к оценке состояния населения г. Когалыма// Вестник ТюмГУ. № 3. Тюмень:ТюмГУ. 2000.С.145-149. Соавторы: Цой Р.М., Боброва И.А.
18. Иммуно-генетическая оценка состояния пришлого населения северного города// Вестник ТГУ. Тюмень:ТюмГУ. 2001. № 3. 89-95. Соавторы: Цой Р.М., Боброва И.А.
19. Генетическая изменчивость сиговых рыб Обь-Иртышского бассейна// Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2000. Вып.1. Тюмень. ИПОС СО РАН. С.56-60. Соавторы: Цой Р.М., Сергиенко Л.Л., Жигилева О.Н.
20. Цитологическая характеристика сиговых рыб и влияние ПАБК на частоту аномальных нарушений в наследственном аппарате// Материалы научно-технического симпозиума: Современные средства воспроизводства и использования водных биоресурсов. 2000. Т.4. Санкт-Петербург. С.182-184. Соавторы: Цой Р.М., Сергиенко Л.Л.

21. Цитогенетический мониторинг популяций сиговых рыб из речных и озерных экосистем Обь-Иртышского бассейна // Материалы Международной конференции: Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы. Т. 2. 2000. Томск. С.122-124. Соавторы: Цой Р.М., Сергиенко Л.Л.
22. Показатели иммунного ответа на антиген вируса гепатита В у жителей северного города// Иммунология. М.:Медицина. № 3. 2001. С. 49-51. Соавторы: Цой Р.М., Жданюк Н.В.
23. Распределение групп крови четырех систем и групповая несовместимость у пришлого населения северного города// Физиология человека. 2003. Т.29. № 3. С.125-128. Соавторы: Цой Р.М., Боброва И.А.
24. Оценка стабильности развития природных популяций рыб// Материалы 6 Всероссийского популяционного семинара: Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии. 2002. С.123-125.
25. Сопряженная генетическая изменчивость сиговых рыб и их паразитов// Вестник ТюмГУ. 2002. № 4. С. 84-93. Соавторы: Жигилева О.Н., Цой Р.М.
26. Методические подходы к проведению комплексных исследований состояния природных популяций рыб// Сб. науч. трудов: Проблемы энтомологии и арахнологии. 2003. Тюмень: ВНИИВЭА. № 45. С.178-186.
27. Особенности внутривидовой изменчивости пеляди *Coregonus peled* (Gmelin)// Сб. науч. трудов: Проблемы энтомологии и арахнологии. 2003. Тюмень: ВНИИВЭА. № 45. С.187-197.
28. Морфогенетическая характеристика двух рас байкальского омуля (*Coregonus autumnalis migratorius*)// Вестник ТюмГУ. 2003. № 2. С. 33-39. Соавтор: Алехин И.Е.
29. Онтогенетический подход оценки стабильности развития природных популяций сиговых рыб// Онтогенез. 2004. Т. 35, № 1. С. 37-40.

Учебно-методические работы

30. Использование электрофореза в полиакриламидном геле при изучении генетической изменчивости организмов// Методические указания для студентов биологического факультета. Тюмень:изд-во ТюмГУ. 1993. 16 с.
31. Методы анализа хромосом рыб// Методические указания для студентов биологического факультета. Тюмень: ТюмГУ.1995. 9 с.
32. Использование иммунологических и биохимических маркеров генов в популяционно-генетических исследованиях// Методические указания для студентов биологического факультета. Тюмень: :изд-во ТюмГУ. 1998. 14 с.

Авторские свидетельства

33. Способ повышения жизнеспособности и продуктивности рыб путем обработки зрелых спермиев и яйцеклеток растворами ПАБК. Авторское свидетельство № 1269770. 1985. Соавторы: Цой Р.М., Зак Т.С.
34. Способ селекции карповых рыб. Авторское свидетельство № 1453640. 1988. Соавторы: Цой Р.М., Зак Т.С., Шустова С.Ф.

Учебные пособия

35. Основы иммунологии. Учебное пособие. Тюмень: изд-во ТюмГУ. 2001. 195 с. Соавтор: Цой Р.М.
36. Введение в биотехнологию. Учебное пособие с грифом УМО. Тюмень:изд-во ТюмГУ. 2002. 185 с. Соавтор: Цой Р.М.