

УДК 597.553.1-575.174
ББК 28.693.324-4

Д. П. Карabanов

**БИОХИМИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ
В ПОПУЛЯЦИЯХ ЧЕРНОМОРСКО-КАСПИЙСКОЙ ТЮЛЬКИ
CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS (NORDMANN, 1840)
ИЗ РАЗНЫХ ЧАСТЕЙ АРЕАЛА¹**

D. P. Karabanov

**BIOCHEMICAL POLYMORPHISM IN POPULATIONS
OF THE BLACK-CASPIAN SEA SARDELLE
CLUPEONELLA CULTRIVENTRIS (NORDMANN, 1840)
FROM DIFFERENT PARTS OF THE AREA**

Рассмотрены особенности распределения аллелей четырёх генетических локусов различных популяций ареала черноморско-каспийской тюльки. Установлена географическая дифференциация между популяциями по частотам аллелей мышечной лактатдегидрогеназы-А. Частота аллеля *LDH-A*100* выше в естественноисторической части ареала. Аллель *LDH-A*120* преобладает в волжских популяциях тюльки, где, вероятно, закрепился со времени существования жилой пресноводной формы.

Ключевые слова: черноморско-каспийская тюлька, *Clupeonella cultriventris*, генетика, аллозимы, лактатдегидрогеназа.

The features of allocation of alleles of four genetical loci of various populations of an areal of the Black-Caspian Sea sardelle are considered. Geographical differentiation between populations on frequencies of alleles of muscular lactate dehydrogenase-A is stated. Frequency of allele *LDH-A*100* is higher in a natural-historical part of an areal. Allele *Ldh-A*120* predominates in the Volga sardelle populations where it was possibly fixed since existence of the residential freshwater form.

Key words: Black-Caspian Sea sardelle, *Clupeonella cultriventris*, genetics, allozymes, lactate dehydrogenase

Введение

Изучение географической изменчивости частот аллелей является важнейшим компонентом популяционной биологии рыб. В большинстве случаев пространственная генетическая неоднородность обусловлена пониженной вероятностью генетического обмена из-за удалённости между разными популяциями животных [1, 2]. Зависимость частоты встречаемости определённых аллелей от географического положения популяции описано, например, для американского угря [3], лососевых [4] и ряда других рыб [5, 6]. Очень часто особенности географического распределения генетических маркеров связаны с экологией вида. Так, для чукучана (по локусу Est) и нерки (по локусу Ldh-B1) различия в температурной устойчивости аллозимов соответствуют направлению клин аллелей соответствующих локусов [5, 7]. Географические особенности распределения аллелей могут быть связаны не только с экологическими особенностями, они могут возникнуть в результате вторичного контакта между генетическими расами одного вида. Примером этого служит распределение аллеля гемоглобина Hb-1 у балтийской трески, который является маркером разных физиологических рас с узкой зоной смешивания [8]. Некоторые авторы [9, 10] полагают, что выбор оптимальной среды существования генетически различными особями является основным фактором поддержания белкового полиморфизма в популяциях животных самой разной систематической принадлежности.

Удобным объектом для изучения генетической изменчивости служат рыбы с широким ареалом, активно расселяющиеся по водным экосистемам Европы. Высочайший темп саморасселения по рекам Евразии демонстрирует маленькая рыбка из сем. Сельдевых – черноморско-каспийская тюлька *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840). Естественноисторическим ареалом черноморско-каспийской тюльки являются Азовское, Каспийское моря, опресненные части

¹ Работа выполнена в рамках проекта МК-2049.2013.4 Совета по грантам Президента РФ для государственной поддержки молодых российских учёных.

Черного моря и нижние участки рек Понто-Каспийского бассейна [11]. После создания каскада водохранилищ на крупных реках бассейна тюлька широко расселилась по водохранилищам Волги, Дона и Днепра. По Волге она за довольно короткий период (40–50 лет) продвинулась на север вплоть до Белого озера. Столь высокие темпы расселения, широкий ареал и высокая численность тюльки делают актуальным всестороннее изучение этого вида. Данное сообщение посвящено определению особенностей географического распределения аллелей некоторых генетических локусов в ареале черноморско-каспийской тюльки.

Материал и методы исследования

Для исследований использовались представители различных популяций черноморско-каспийской тюльки. В основе работы лежат сборы, произведённые нами в экспедиционный сезон 2003–2011 гг. Сбор материала проводился с использованием малого пелагического трала с горизонтальным раскрытием 12 м, вертикальным – 2 м, ячеей в крыльях 30–10 мм, в кутке – 5 мм. Время одного траления – 15 минут. На ряде водоёмов применялся мальковый невод с горизонтальным раскрытием 25 м, вертикальным – 2 м, ячеей в крыльях 20–10 мм, в кутке – 3 мм. Объём выборки составлял не менее 40 экз. половозрелых самцов и самок; всего генотипировано по 8–17 генетическим локусам 2 635 особей тюльки. Объём изученного материала представлен в табл. 1.

Таблица 1

Характеристика материала для генетико-биохимического анализа

Год	Водоём	Количество, экз. локусов	
2003	Рыбинское вдхр.	156	12
	Иваньковское вдхр.	40	12
	Угличское вдхр.	39	12
	Чебоксарское вдхр.	39	12
	Устье р. Дон	34	12
	Азовское море, Порт Кантон	40	12
2004	Рыбинское вдхр.	489	17
	Куйбышевское вдхр.	39	12
	Река Волга у г. Саратов	30	14
	Волгоградское вдхр.	20	14
	Азовское море, Чумбур-Коса	39	12
	Днестровский лиман	39	12
	Маньчский каскад вдхр.	126	17
2005	Рыбинское вдхр.	238	17
	Шекснинское вдхр.	16	17
	Горьковское вдхр.	80	13
	Северный Каспий, устье р. Сулак	160	17
	Река Днепр	80	16
	Азовское море, Чумбур-Коса	76	12
2006	Рыбинское вдхр.	198	12
2007	Рыбинское вдхр.	197	17
2008	Рыбинское вдхр.	160	12
2011	Рыбинское вдхр.	160	8
2011	Горьковское вдхр.	80	8
2011	Камское вдхр.	60	8

Живую рыбу непосредственно после отлова помещали в жидкий азот в сосудах Дьюара СК-50 либо замораживали целиком при температуре не выше -27°C . Для предотвращения вымораживания тканей проэтикетированную общую пробу заворачивали в алюминиевую фольгу. В лабораторных условиях проводили биологический анализ рыб и отделяли образцы для био-

химического исследования. В качестве основного метода исследований был выбран диск-электрофорез полипептидов в полиакриламидном геле, PAGE [12, 13]. Наиболее удобны для популяционно-генетических исследований методом PAGE водорастворимые ферменты белых скелетных мышц. Эта ткань имеет набор ферментов всех основных классов, легко отделяется от других тканей даже неспециалистами, а также способна довольно долго храниться в замороженном состоянии (до 90 суток) без значимых потерь активности. В качестве экстрагирующего раствора, после ряда экспериментов, использовался 20 %-й раствор сахарозы на 0,05 М трис-НСI буфере рН 7,5 с добавлением 0,001 М раствора EDTA·Na₂ [14].

В работе представлен материал по наиболее показательным локусам: мышечная лактатдегидрогеназа-А (Ldh-A, Е.С. 1.1.1.27), малатдегидрогеназа NADP-зависимая (Me, Е.С. 1.1.1.40), аспартатаминотрансфераза (Aat, Е.С. 2.6.1.1), 2-нафтилацетат-зависимая эстераза (β -Est, Е.С. 3.1.1.x). Для выявления ферментов в сложной смеси белков после электрофореза использованы реакции, специфичные для конкретной ферментной системы. При гистохимическом выявлении изоферментов пользовались общепринятыми методиками, основанными на базовых руководствах по выявлению ферментативной активности [15]. Подробно протокол электрофоретического выявления аллозимов именно для тюльки представлен в [14].

Результаты исследования и их обсуждение

Результаты исследований представлены в табл. 2. При анализе этих данных была установлена особенность распределения аллелей локуса лактатдегидрогеназы-А. Аллель *LDH-A*100* значительно преобладает в популяциях тюльки Каспийского ($p = 0,81$) и Азовского ($p = 0,75$) морей. В Днестровском лимане Чёрного моря, подверженном значительному опреснению из Днестра, частота этого аллеля несколько ниже ($p = 0,73$). Для речных популяций тюльки (кроме волжских и камских) концентрация варианта *LDH-A*100* ниже, чем для морских популяций, но всё равно составляет не менее 50 %.

Таблица 2

Распределение аллелей четырёх исследованных генетических локусов черноморско-каспийской тюльки по основным частям ареала

Популяция	Частота аллеля			
	<i>LDH-A*100</i> (<i>LDH-A*120</i>)	<i>ME-1*100</i> (<i>ME-1*112</i>)	<i>bEST-2*41</i> (<i>bEST-2*45</i>)	<i>AAT*100</i> (<i>AAT*110</i>)
Днестровский лиман	0,73 (0,27)	0,25 (0,75)	0,32 (0,68)	0,52 (0,48)
Река Днепр, Карачуновское вдхр.	0,54 (0,46)	0,13 (0,87)	0,10 (0,90)	0,50 (0,50)
Азовское море, район пос. Порт Кантон	0,75 (0,25)	0,45 (0,55)	0,35 (0,65)	0,48 (0,52)
Река Маныч, Пролетарское вдхр.	0,47 (0,53)	0,41 (0,59)	0,32 (0,68)	0,57 (0,43)
Северная часть Каспийского моря	0,81 (0,19)	0,60 (0,40)	0,25 (0,75)	0,51 (0,49)
Средняя зона Волгоградского вдхр.	0,35 (0,65)	0,38 (0,62)	0,14 (0,86)	0,53 (0,47)
Река Волга у г. Саратов	0,18 (0,82)	0,34 (0,66)	0,03 (0,97)	0,45 (0,55)
Камский плёс Куйбышевского вдхр.	0,25 (0,75)	0,16 (0,84)	0,17 (0,83)	0,39 (0,61)
Чебоксарское вдхр.	0,26 (0,74)	0,24 (0,76)	0,11 (0,89)	0,56 (0,44)
Горьковское вдхр.	0,29 (0,71)	0,21 (0,79)	0,08 (0,92)	0,58 (0,42)
Рыбинское вдхр.	0,25 (0,75)	0,36 (0,64)	0,14 (0,86)	0,53 (0,47)
Угличское вдхр.	0,26 (0,74)	0,32 (0,68)	0,18 (0,82)	0,59 (0,41)
Иваньковское вдхр.	0,25 (0,75)	0,25 (0,75)	0,15 (0,85)	0,44 (0,56)
Шекснинское вдхр.	0,28 (0,72)	0,14 (0,86)	0,19 (0,81)	0,60 (0,40)
Камское вдхр., г. Пермь	0,15 (0,85)	0,54 (0,46)	0,18 (0,82)	0,50 (0,50)

Принципиально иная картина наблюдается в водохранилищах р. Волги (табл. 2). Здесь значительно преобладает аллельный вариант *LDH-A*120*. Лишь для самого нижнего, Волгоградского водохранилища, его доля чуть менее двух третей ($p = 0,65$). В р. Волге у г. Саратова частота встречаемости аллеля *LDH-A*120* максимальна ($p = 0,82$) и несколько снижается при продвижении вверх по каскаду водохранилищ. Столь существенные различия в аллельных частотах могут свидетельствовать о наличии частичной репродуктивной изоляции между популяциями. Вместе с тем, как показано при исследованиях *Cichlidae* [16], отсутствие фиксации альтернативных аллелей указывает на относительно недавнее прекращение генетических обменов либо на отсутствие абсолютной изоляции, что в полной мере справедливо по отношению к тюльке. На распределение аллелей в ареале тюльки оказывает влияние и среда. Как было показано ранее [17], имеется связь частоты встречаемости аллеля *LDH-A*120* с минерализацией среды обитания конкретной популяции в исторический период. Это было подтверждено и в экспериментах *in vitro* [18], которые показали, что аллельные продукты некоторых генетических локусов черноморско-каспийской тюльки отличаются друг от друга по функциональным особенностям, в частности по устойчивости к абиотическим факторам.

Особенности распределения аллелей в популяциях тюльки р. Волги, вероятно, кроются в микрофилогенезе волжских популяций тюльки. На основании ДНК-фингерпринтинга с применением RAPD-маркеров установлено, что филогенетически волжская тюлька происходит от тюльки Каспийского моря [19]. Характерное лишь для р. Волги преобладание аллеля *LDH-A*120* можно объяснить либо особым физиологическим статусом пресноводных тюлек, либо особым происхождением этих популяций.

В случае существования пресноводной физиологической расы, маркером которой служит аллель *LDH-A*120*, следовало бы ожидать и преобладания этого аллеля в другом пресноводном водоёме – р. Днепр. Однако для популяций тюльки среднего течения Днепра частота встречаемости аллеля *LDH-A*120* $p = 0,31$. Это существенно ниже, чем в водохранилищах р. Волги. Другое объяснение, больше соответствующее наблюдаемым фактам, заключается в происхождении волжской тюльки от жилой формы саратовских затонов. До зарегулирования р. Волги данная малоизученная пресноводная форма обитала в затомах и ильменах у г. Саратова [20, 21]. Согласно предположению И. В. Шаронова [22], после создания каскада водохранилищ именно эта пресноводная тюлька могла получить возможность расселиться по акватории Саратовского водохранилища, а в дальнейшем и по всей Волге.

Если принять предположение о происхождении волжских популяций тюльки от формы, адаптированной к условиям пресных вод, то становится понятной и высокая скорость её расселения. И генетически, и морфологически черноморско-каспийская тюлька на всём своём ареале представляет один вид. Таким образом, вероятно, жилая тюлька саратовских затонов представляла собой пресноводную физиологическую расу *C. cultriventris*. Маркером этой расы может служить аллель *LDH-A*120*. Косвенно такое предположение подтверждается максимальной концентрацией данного аллеля именно в популяции тюльки, выловленной у г. Саратова ($p = 0,82$). Таким образом, географические особенности генетической структуры тюльки являются следствием их происхождения, что было показано и при исследовании дрозофил [23].

Аналогичная ситуация складывается и при рассмотрении особенностей распределения аллелей локуса *bEST-2**. В водохранилищах р. Волги частота встречаемости аллеля *bEST-2*41* не превышает 17 % (минимальна в саратовской популяции – 3 %), тогда как в остальных частях ареала она гораздо больше. Для остальных исследованных генетических локусов такой закономерности не наблюдается.

Заключение

Для тюльки, расселившейся по всей Волге, наблюдаемое генотипическое разнообразие организмов определяется в биохимических адаптациях на уровне изоферментов. Это прослеживается для аллозимов мышечной лактатдегидрогеназы-А. Аллельный вариант *LDH-A*100*, вероятнее всего, имеет исторически «морское» происхождение. На популяционном уровне такая гипотеза подтверждается особенностями географического распределения аллелей локуса *LDH-A**. В морях частота аллозима *LDH-A*100* максимальна, а у родственного, облигатно морского вида – *C. engrauliformes* – изофермент представлен только продуктом аналогичного аллеля [14]. В популяциях атлантической и тихоокеанской сельдей *Clupea harengus* и *C. pallasii* также преобладает аналогичный аллозим лактатдегидрогеназы-А [24].

Частота варианта *LDH-A*120* возрастает в пресноводных экосистемах, что прослеживается на популяциях тюльки рек Днепр, Волга и Кама. При рассмотрении генетических характеристик этих групп популяций становится возможным проследить скорость микроэволюционных преобразований в условиях частичной изоляции. Необычность волжско-камских популяций тюльки (существенное преобладание аллеля *LDH-A*120*) можно объяснить происхождением их от пресноводной формы, обитавшей в затоках у г. Саратова. Вероятно, эта жилая форма возникла в результате хвалынской трансгрессии и последующего отступления Каспия около 20–40 тыс. лет назад. За этот период произошли значительные адаптации рыб к обитанию в условиях пресных вод речных экосистем, что отразилось в существенном перераспределении аллельных частот *LDH-A**. В р. Днепр таких процессов не было, а продвижение тюльки по реке затрудняли Днепровские пороги. После начала гидростроительства на р. Днепр в начале XX в. гидрологический режим реки сильно изменился: пороги исчезли и возникли водохранилища. В результате этого произошло расселение тюльки из солоноватоводных лиманов в р. Днепр. Так как эволюционный возраст этих популяций мал и такого срока, вероятно, недостаточно для существенного изменения генетических показателей, то и наблюдаемая дивергенция между популяциями тюльки лиманов и р. Днепр невелика и не достигает таких значений, как для рек Волга и Кама и Каспийского моря.

Таким образом, географические особенности генетической структуры тюльки являются, вероятно, следствием их происхождения, как, например, это было показано при исследованиях дрозофил [23].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Shaklee J. B.* Electrophoretic characterization of odd-year pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) populations from the Pacific coast of Russia, and comparison with selected North American populations / J. B. Shaklee, N. V. Varnavskaya // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1994. Vol. 51. P. 158–170.
2. *Simoës P.* How repeatable is adaptive evolution? The role of geographical origin and founder effects in laboratory adaptation / P. Simoës, J. Santos, I. Fragata, L. D. Mueller, M. R. Rose, M. Matos // *Evolution*. 2008. Vol. 62. P. 1817–1829.
3. *Williams G. S.* Genetic differentiation without isolation in the American eel, *Anguilla rostrata* / G. S. Williams, R. K. Koehn, J. B. Mitton // *Evolution*. 1973. Vol. 27. P. 192–201.
4. Алтухов Ю. П. Популяционная генетика лососевых рыб / Ю. П. Алтухов, Е. А. Салменкова, В. Т. Омельченко. М.: Наука, 1997. 288 с.
5. *Кирпичников В. С.* Генетика и селекция рыб / В. С. Кирпичников. Л.: Наука, 1987. 520 с.
6. *Алтухов Ю. П.* Генетические процессы в популяциях / Ю. П. Алтухов. М.: Академкнига, 2003. 431 с.
7. *Koehn R. K.* Esterase heterogeneity: dynamic of a polymorphism / R. K. Koehn // *Science*. 1969. Vol. 163. P. 943–944.
8. *Mork J.* Genetic variation in Atlantic cod (*Gadus morhua* L.): a quantitative estimate from a Norwegian coastal population / J. Mork, C. Reyterwall, N. Ryman, G. Stahl // *Hereditas*. 1982. Vol. 96, N 1. P. 55–61.
9. *Powell J. R., Taylor C.E.* Genetic variation in ecologically diverse environments / J. R. Powell, C. E. Taylor // *American Scientist*. 1979. Vol. 67. P. 590–596.
10. *Голубцов А. С.* Внутрипопуляционная изменчивость животных и белковый полиморфизм / А. С. Голубцов. М.: Наука, 1988. 168 с.
11. *Атлас пресноводных рыб России* / Ред. Ю. С. Решетников. М.: Наука, 2003. Т. 1. 379 с.
12. *Глазко В. И.* Генетика изоферментов сельскохозяйственных животных / В. И. Глазко // *Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер.: Общая генетика*. 1988. 212 с.
13. *Walker J. M.* Nondenaturing polyacrylamide gel electrophoresis of proteins / J. M. Walker // *The Protein Protocols Handbook* (Walker J. M., ed.) / J. M. Walker. Totowa, NJ: Humana Press Inc. 2002. P. 57–60.
14. *Карабанов Д. П.* Генетические адаптации черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae) / Д. П. Карабанов. Воронеж: Науч. кн., 2013. 179 р.
15. *Manchenko G. P.* Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels. CRC Press. 2003. P. 1–553.
16. *McKaye K. R.* Genetic evidence for allopatric and sympatric differentiation among color morph of a Lake Malawi cichlid fish / K. R. McKaye, T. Kocher, P. Reinthal, I. Kornifield // *Evolution*. 1984. Vol. 1. P. 215–219.
17. *Карабанов Д. П.* Влияние степени минерализации водоемов на процесс генетико-биохимической адаптации костистых рыб / Д. П. Карабанов // *Вода: химия и экология*. 2011. № 4. С. 50–53.
18. *Карабанов Д. П.* Функциональные различия в устойчивости к абиотическим факторам некоторых изоферментов костистых рыб / Д. П. Карабанов // *Вода: химия и экология*. 2012. № 7. С. 50–58.

19. Слынько Ю. В. Генетический анализ внутривидовой структуры черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae) / Ю. В. Слынько, Д. П. Карабанов, В. В. Столбунова // Докл. акад. наук. 2010. Т. 433, № 2. С. 283–285.
20. Световидов А. Н. Сельдьевые (Clupeidae). Фауна СССР. Рыбы / А. Н. Световидов. Т. 2, вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 333 с.
21. Казанчев Е. Н. Рыбы Каспийского моря / Е. Н. Казанчев. М.: Рыбное хоз-во, 1963. 180 с.
22. Шаронов И. В. Расширение ареала некоторых рыб в связи с зарегулированием Волги / И. В. Шаронов // Волга-1. Тр. 1-й конф. по изучению водоёмов бассейна Волги. Куйбышев, 1971. С. 226–232.
23. Simoes P. How repeatable is adaptive evolution? The role of geographical origin and founder effects in laboratory adaptation / P. Simoes, J. Santos, I. Fragata, L. D. Mueller, M. R. Rose, M. Matos // *Evolution*. 2008. Vol. 62. P. 1817–1829.
24. Jorstad K. E. Evidence for two highly differentiated herring groups at Goose Bank in the Barents Sea and the genetic relationship to Pacific herring, *Clupea pallasii* / K. E. Jorstad // *Environmental Biology of Fishes*. 2004. Vol. 69. P. 211–221.

REFERENCES

1. Shaklee J. B., Varnavskaya N. V. Electrophoretic characterization of odd-year pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) populations from the Pacific coast of Russia, and comparison with selected North American populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1994, vol. 51, pp. 158–170.
2. Simoes P., Santos J., Fragata I., Mueller L. D., Rose M. R., Matos M. How repeatable is adaptive evolution? The role of geographical origin and founder effects in laboratory adaptation. *Evolution*, 2008, vol. 62, pp. 1817–1829.
3. Williams G. S., Koehn R. K., Mitton J. B. Genetic differentiation without isolation in the American eel, *Anguilla rostrata*. *Evolution*, 1973, vol. 27, pp. 192–201.
4. Altukhov Iu. P., Salmenkova E. A., Omel'chenko V. T. *Populatsionnaya genetika lososevykh ryb* [Population genetics of salmon]. Moscow, Nauka Publ., 1997. 288 p.
5. Kirpichnikov V. S. *Genetika i selektsiya ryb* [Genetics and selection of fish]. Leningrad, Nauka Publ., 1987. 520 p.
6. Altukhov Iu. P. *Geneticheskie protsessy v populatsiyakh* [Genetic processes in populations]. Moscow, Akademkniga Publ., 2003. 431 p.
7. Koehn R. K. Esterase heterogeneity: dynamic of a polymorphism. *Science*, 1969, vol. 163, pp. 943–944.
8. Mork J., Reyterwall C., Ryman N., Stahl G. Genetic variation in Atlantic cod (*Gadus morhua* L.): a quantitative estimate from a Norwegian coastal population. *Hereditas*, 1982, vol. 96, no. 1, pp. 55–61.
9. Powell J. R., Taylor C. E. Genetic variation in ecologically diverse environments. *American Scientist*, 1979, vol. 67, pp. P. 590–596.
10. Golubtsov A. S. *Vnutripopulatsionnaya izmenchivost' zhivotnykh i belkovyi polimorfizm* [Variability of animals within population and protein polymorphism]. Moscow, Nauka Publ., 1988. 168 p.
11. *Atlas presnovodnykh ryb Rossii* [Atlas of freshwater fish in Russia]. Redaktor Iu. S. Reshetnikov. Moscow, Nauka Publ., 2003. Vol. 1. 379 p.
12. Glazko V. I. *Genetika izofermentov sel'skokhoziaistvennykh zhivotnykh* [Genetics of isoenzymes of agricultural animals]. Itogi nauki i tekhniki. VINITI. Seriya: Obschaia genetika, 1988. 212 p.
13. Walker J. M. *Nondenaturing polyacrylamide gel electrophoresis of proteins. The Protein Protocols Handbook* (Walker J. M., ed.). Totowa, NJ: Humana Press Inc., 2002, pp. 57–60.
14. Karabanov D. P. *Geneticheskie adaptatsii chernomorsko-kaspiiskoi tiul'ki Clupeonella cultriventris (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae)* [Genetic adaptations of the Black-Caspian sardelle *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae)]. Voronezh, Nauchnaia kniga Publ., 2013. 179 p.
15. Manchenko G. P. *Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels*. CRC Press, 2003, pp. 1–553.
16. McKaye K. R., Kocher T., Reinthal P., Kornfield I. Genetic evidence for allopatric and sympatric differentiation among color morph of a Lake Malawi cichlid fish. *Evolution*, 1984, vol. 1, pp. 215–219.
17. Karabanov D. P. Vliianie stepeni mineralizatsii vodoemov na protsess genetiko-biokhimicheskoi adaptatsii kostistykh ryb [Influence of the level of mineralization of water basins on the process of genetic biochemical adaptation of bony fish]. *Voda: khimiia i ekologiya*, 2011, no. 4, pp. 50–53.
18. Karabanov D. P. Funktsional'nye razlichia v ustoychivosti k abioticheskim faktoram nekotorykh izofermentov kostistykh ryb [Functional differences in the resistance to the abiotic factors of some isoenzymes of bony fishes]. *Voda: khimiia i ekologiya*, 2012, no. 7, pp. 50–58.
19. Slyn'ko Iu. V., Karabanov D. P., Stolbunova V. V. Geneticheskii analiz vnutrividovoi struktury chernomorsko-kaspiiskoi tiul'ki *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae) [Genetic analysis of intraspecific structure of the Black-Caspian sardelle *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae)]. *Doklady akademii nauk*, 2010, vol. 433, no. 2, pp. 283–285.
20. Svetovidov A. N. *Sel'devye (Clupeidae). Fauna SSSR. Ryby* [Herrings (Clupeidae). USSR fauna. Fish]. Vol. 2, iss. 1. Moscow, Leningrad, Izd-vo AN SSSR, 1952. 333 p.
21. Kazanchev E. N. *Ryby Kaspiiskogo moria* [Caspian Sea fish]. Moscow, Rybnoe khoz-vo Publ., 1963. 180 p.

22. Sharonov I. V. Rasshirenie areala nekotorykh ryb v sviazi s zaregulirovaniem Volgi [Enhancement of the areal of some fishes in relation to the Volga regulation]. *Volga-1. Trudy 1-i konferentsii po izucheniiu vodoemov basseina Volgi*. Kuibyshev, 1971, pp. 226–232.

23. Simoes P., Santos J., Fragata I., Mueller L. D., Rose M. R., Matos M. How repeatable is adaptive evolution? The role of geographical origin and founder effects in laboratory adaptation. *Evolution*, 2008, vol. 62, pp. 1817–1829.

24. Jorstad K. E. Evidence for two highly differentiated herring groups at Goose Bank in the Barents Sea and the genetic relationship to Pacific herring, *Clupea pallasii*. *Environmental Biology of Fishes*, 2004, vol. 69, pp. 211–221.

Статья поступила в редакцию 14.05.2013

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРЕ

Карabanов Дмитрий Павлович – Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук, Ярославская обл., поселок Борок; научный сотрудник лаборатории экологии рыб; dk@ibiw.yaroslavl.ru.

Karabanov Dmitriy Pavlovich – I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters of Russian Academy of Sciences, Yaroslav region, Borok; Scientist of the Laboratory of Fish Ecology; dk@ibiw.yaroslavl.ru.