

УДК 639.2.081.7(470)(282.2)

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЕЧНОГО ОКУНЯ *Perca fluviatilis* В ОЗЕРНО-РЕЧНОЙ СИСТЕМЕ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА “СЕБЕЖСКИЙ”

© 2025 г. А. В. Семенова^{a, b, *}, М. Н. Мельникова^a, Е. А. Пивоваров^a, С. Д. Павлов^a,
В. Р. Хохряков^c, Е. Е. Кислица^a

^aМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

^bИнститут общей генетики Российской академии наук им. Н.И. Вавилова, Москва, Россия

^cНациональный парк “Себежский”, Псковская обл., Себежский р-н, Россия

*e-mail: seman2000@yandex.ru

Поступила в редакцию 18.04.2024 г.

После доработки 15.11.2024 г.

Принята к публикации 20.11.2024 г.

На основании 10 микросателлитных локусов ядерной ДНК впервые проведен анализ генетической изменчивости речного окуня *Perca fluviatilis* (L., 1758) из четырех водных объектов Национального парка “Себежский” Себежского р-на Псковской обл., входящих в единую озерно-речную систему. Средние оценки аллельного разнообразия микросателлитных локусов и наблюдаемой гетерозиготности были $A = 8.87$ и $H_E = 0.694$ и достоверно не различались между исследованными локальностями. Общая генетическая дифференциация окуня составила $\theta = 0.002$, 95% CI (–0.0007; 0.005) и была достоверно незначимой. Популяционно-генетическая структурированность на основании исследованных мультилокусных генотипов методом анализа Байеса не выявлена. Полученные данные свидетельствуют о высоком уровне потока генов у окуня на всей исследованной акватории и дают возможность предположить наличие генетически единой панмиксной популяции в системе себежских озер и рек.

Ключевые слова: популяционно-генетическая структура, генофонд, микросателлиты, *Perca fluviatilis*, ООПТ, Национальный парк “Себежский”

DOI: 10.31857/S0320965225030099, EDN: IYBLSD

ВВЕДЕНИЕ

Речной окунь *Perca fluviatilis* (L., 1758), один из наиболее многочисленных видов пресноводной ихтиофауны, широко распространен в водоемах Евразии от Франции на западе до Колымы на востоке (Берг, 1949; Атлас..., 2002). Вид характеризуется значительной экологической пластичностью и может обитать в водоемах разного типа, где зачастую играет важную роль в ихтиоценозах, в том числе подверженных сильному антропогенному воздействию, часто используется как биоиндикатор (Lindesjö, Thulin, 1990; Karås et al., 1991; Ericson et al., 1998; Кашулин и др., 1999; Ericson, Larsson, 2000; Olsson et al., 2011).

В водоемах Европы окунь является одним из лучших модельных объектов для изучения популяционно-генетических взаимоотношений и филогенетической истории пресноводных рыб, оценки возможного антропогенного воздействия на структуру видов, эксплуатируемых в коммерческих целях (Nesbø et al., 1999; Butkauskas et al., 2012;

Khadher et al., 2015; Ragauskas et al., 2023). Однако на территории Российской Федерации исследования генетической изменчивости и установление границ природных популяций *P. fluviatilis* немногочисленны (Жигилева и др., 2017, 2019; Zhigileva, Egorova, 2022; Бачевская и др., 2023).

Национальный парк “Себежский” — уникальное природоохранное и научно-исследовательское учреждение площадью >500 км², на территории которого расположены 115 озер. Одной из основных задач ООПТ (особо охраняемых природных территорий) является сохранение видового разнообразия живых организмов, населяющих территорию, в том числе рыб и рыбообразных, на организменном, популяционном, видовом и экосистемном уровнях. Окунь широко распространен во всех озерах и реках парка, играет важнейшую роль в водной экосистеме и является привлекательным объектом любительского рыболовства (Лобырев и др., 2023).

Цель настоящего исследования — изучить генетическую изменчивость окуня из крупнейшей

системы себежских озер Ороно — Озерявки — Нечерица. Это первое и на данный момент единственное исследование популяционно-генетической структуры природных популяций окуня в водах РФ по микросателлитным локусам ядерной ДНК.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в сентябре 2023 г. в четырех локальностях, входящих в единую озерно-речную систему НП “Себежский” — оз. Ороно (50 экз.), р. Угоринка (42 экз.), оз. Озерявки (51 экз.) и оз. Нечерица (50 экз.) (рис. 1). Все места сбора проб не изолированы, через реки или протоки они сообщаются друг с другом, расстояние между максимально удаленными объектами ~20 км.

Для отлова рыб применяли ставные жаберные сети с ячейей размером 35–70 мм (озера Озерявки и Нечерица) и мальковый невод (размер ячеей крыла 10 мм, “кармана” — 5 мм) (озера Ороно и Нечерица, р. Угоринка). В каждом водоеме, в местах точек сбора проб, указанных на карте (рис. 1), было несколько постановок сетей и заметов невода. В р. Угоринка был один замет невода, который перекрывал водоток полностью от берега до берега и от дна до поверхности воды. Биологический анализ по стандартной схеме проведен у 193 особей (Правдин, 1966). Измеряли полную длину рыб (TL), пол и стадию зрелости гонад. Возраст рыб определяли по чешуе два оператора независимо друг от друга, полученные оценки согласовывали.

Для генетического анализа у рыб непосредственно после вылова брали кусочек грудного плавника, фиксировали и хранили в 96%-ном растворе этилового спирта, объем выборки для генетического анализа состоял из 40 экз. каждой локальности.

Тотальную ДНК выделяли по стандартной методике, с помощью набора реактивов “Diatom DNA Prep” (“ИзоГен”, Россия). Изменчивость окуня оценивали по 10 тетрауклеотидным микросателлитным локусам: *HLJHL007*, *HLJHL022*, *HLJHL045*, *HLJHL052*, *HLJHL090*, *HLJHL105*, *HLJHL153*, *HLJHL169*, *HLJHL174*, *HLJHL179*, описание которых приведено в работе (Xu et al., 2022). Для амплификации использовали 5 мкл готовой смеси 5X ScreenMix-HS (Евроген, Россия), добавляя 10 мкл воды, 5 мкл смеси праймеров (0.5 мкМ) и 5 мкл ДНК. Амплификацию проводили при следующем режиме: 3 мин при 94°C, 35 циклов: 30 с — 94°C, 30 с — 50–52°C, 1 мин — 72°C; 10 мин при 72°C. Продукты амплификации разделяли в 6%-ном неденатурирующем полиакриламидном геле в 0.5 × TBE буфере (2–3 ч при 300 в), окрашивали бромистым этидием и фотографировали в УФ-свете. В качестве маркеров длины фрагментов использовали ДНК плазмиды pBr322, обработанную рестриктазами *Hae*III или



Рис. 1. Карта-схема района исследования (Псковская обл., Себежский р-н).

*Hpa*II. Размеры аллелей по каждому локусу определяли в соответствии с электрофоретической подвижностью полос с использованием программы 1D Image Analysis Software Version 3.5 фирмы “Кодак”.

В программе Micro-Checker 2.2.3 данные исследовали на возможные ошибки генотипирования, а также присутствие нуль-аллелей (Oosterhout et al., 2004). Программу GDA 1.0 (Lewis, Zaykin, 2001) использовали для оценки частот аллелей, аллельного разнообразия (A), наличия частных (private) аллелей, ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности (H_e , H_o), степени дифференциации популяций θ (аналог F_{ST}) (Вейр, 1995). Отклонения от равновесия Харди-Вайнберга тестировали с помощью коэффициента инбридинга F_{IS} в программе GENEPOP 3.4 (Raymond, Rousset, 1995), их достоверность оценивали с применением точных тестов Фишера. Однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) проводили в программе Excel для оценки различий A и H_e между выборками. Уровень статистической значимости для

множественных тестов корректировали с использованием процедуры Бонферрони (Rice, 1989).

Для оценки возможного влияния демографических изменений в недавнем прошлом (снижения эффективной численности, или “горлышко бутылки”) на генетическое разнообразие в популяциях окуня использовали программу BOTTLENECK со стандартными параметрами. Была протестирована гипотеза об избытке гетерозиготности, поскольку в процессе уменьшения размера популяции потеря числа аллелей происходит быстрее, чем уменьшение гетерозиготности (Piry et al., 1999).

Поток генов оценивали как эффективное число мигрантов N_m на основе островной модели Райта, предполагающей равные и постоянные эффективные размеры популяций и равновесие дрейфа и миграции; в этом случае $F_{ST} = 1/4N_m + 1$ (Wright, 1951; Weir, Hill, 2002).

Значимость корреляции генетических $F_{ST}/(1 - F_{ST})$ и географических (по кратчайшему водному пути, км) дистанций между группировками проверяли с помощью теста Мантела (Mantel, 1967) в программе GENEPOP с использованием 1000 пермутаций.

Для определения возможной генетической структуры окуня на основании мультилокусных генотипов использовали программу STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al., 2000). Применяли модель, допускающую генетическое смешение и корреляцию аллельных частот среди кластеров, без предварительной информации о принадлежности особей к выборкам, с 10^5 первоначальными (впоследствии отброшенными) и 10^6 MCMC (метод Монте-Карло для марковских цепей) итерациями, для K от 1 до 4, по 10 повторов для каждой величины K . Для оценки наиболее вероятного числа кластеров использовали наибольшую оценку среднего значения вероятности лог-правдоподобия $P(X/K)$, где X — генотип взятого индивида, P — доверительная вероятность.

Метод максимального правдоподобия на основании мультилокусных генотипов применяли для оценки генеалогического родства между парами индивидов. С помощью программы *ML-Relate* (Kalinowski et al., 2006) определяли долю особей в выборках, которые могут состоять в родственных взаимоотношениях в двух наиболее близкородственных категориях: родители — потомки (*PO*) и полные сибсы (*FS*), т. е. потомки одних и тех же родителей. Достоверность различия полученных данных оценивали с помощью углового преобразования Фишера с введением поправки Йетса (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Размерный, возрастной и половой состав окуня в выборках. Размерный, возрастной и половой состав окуня в выборках приведен в табл. 1. В

Таблица 1. Возрастной (лет), размерный (TL , мм) (min—max) и половой состав (%) окуня в выборках из НП “Себежский”

Водный объект	n	Возраст	TL	Половой состав		
				Juv	♀	♂
Оз. Ороно	2	0+ – 5+	61–105	78	0	22
Оз. Озерявки	51	1+ – 14+	105–390	6	80	14
Оз. Нечерица	50	1+ – 12+	73–350	31	47	22
Р. Угоринка	50	0+ – 10+	69–130	58	6	36

Примечание. n — объем выборки, экз.

оз. Ороно окунь представлен особями в возрасте от 0+ до 5+ лет, в основном неполовозрелыми. Только 22% (11 экз.) особей в выборке достигали половой зрелости и были исключительно самцами. В р. Угоринка основная часть выборки состояла из младшевозрастных рыб, однако отмечено несколько экземпляров более старшего возраста, возрастной диапазон был от 0+ до 10+ лет. На особей, достигших половой зрелости, приходилось 42% выборки. В оз. Озерявки возраст окуня варьировал от 1+ до 14+ лет, преобладали особи старших возрастов и больших размеров, в основном половозрелые рыбы. Окунь из оз. Нечерица представлен большим количеством возрастных классов от 1+ до 12+ лет.

Генетическая изменчивость окуня по микросателлитным локусам. Анализ выборок окуня в программе Micro-Checker возможных ошибок генотипирования или присутствия нуль-аллелей ни в одном из изученных локусов не обнаружил. Распределение генотипов в локусах во всех выборках соответствовало теоретическому распределению Харди–Вайнберга после проведения коррекции Бонферрони (табл. 2). Также распределение генотипов по каждому локусу было равновесным, как и для общей совокупности окуня при объединении всех выборок. При проверке неравновесия по сцеплению достоверной корреляции между генотипами ни по одному из локусов не выявлено.

Тестирование в программе BOTTLENECK не показало прохождение окунем этапа “горлышка бутылки” в недавнем прошлом ($0.995 < p < 0.999$).

Все исследованные микросателлитные локусы полиморфны, число аллелей в локусе варьировало от 4 (*HLJHL007*) до 17 (*HLJHL179*), в среднем 10.8, всего обнаружено 108 различных аллелей (табл. 2). Наибольшую изменчивость наблюдали по локусам *HLJHL179* и *HLJHL174*. Наименее полиморфными оказались локусы *HLJHL007* и *HLJHL052*.

Средние оценки гетерозиготности и аллельного разнообразия (H_E и A) в изученных выборках варьировали от 0.682 (оз. Ороно) до 0.698 (оз. Озерявки) и от 8.5 (р. Угоринка) до 9.3 (оз. Нечерица) соответственно. Достоверных различий

Таблица 2. Генетическая изменчивость в выборках окуня по микросателлитным локусам

Оценка	Ороно	Угоринка	Озерявки	Нечерица	Всего
<i>HLJHL007</i> 118–134 п.н.					
<i>n</i>	40	40	40	40	160
<i>A</i>	3	3	4	3	4
H_E/H_O	0.229/0.200	0.355/0.375	0.309/0.325	0.208/0.175	0.276/0.268
<i>f</i>	0.129	–0.055	–0.049	0.162	0.028
<i>P</i>	0.26	1.00	0.75	0.21	0.60
<i>HLJHL022</i> 104–140 п.н.					
<i>n</i>	40	40	40	40	160
<i>A</i>	7	7	7	7	9
H_E/H_O	0.458/0.425	0.515/0.375	0.563/0.500	0.651/0.625	0.578/0.481
<i>f</i>	0.073	0.274	0.114	0.041	0.122
<i>P</i>	0.67	0.027	0.53	0.35	0.18
<i>HLJHL045</i> 88–128 п.н.					
<i>n</i>	38	40	40	40	158
<i>A</i>	11	10	8	10	11
H_E/H_O	0.843/0.684	0.812/0.900	0.781/0.900	0.815/0.825	0.809/0.829
<i>f</i>	0.19	–0.11	–0.15	–0.01	–0.02
<i>P</i>	0.01	0.91	0.21	0.81	0.12
<i>HLJHL052</i> 104–120 п.н.					
<i>n</i>	38	40	39	40	157
<i>A</i>	4	4	4	5	5
H_E/H_O	0.737/0.815	0.752/0.725	0.754/0.692	0.771/0.800	0.752/0.757
<i>f</i>	–0.107	0.037	0.083	–0.037	–0.007
<i>P</i>	0.34	0.61	0.04	0.90	0.28
<i>HLJHL090</i> 117–165 п.н.					
<i>n</i>	40	39	40	40	159
<i>A</i>	11	11	11	10	13
H_E/H_O	0.855/0.900	0.804/0.820	0.824/0.800	0.843/0.775	0.835/0.823
<i>f</i>	–0.053	–0.020	0.029	0.082	0.013
<i>P</i>	0.43	0.13	0.33	0.21	0.19
<i>HLJHL105</i> 109–157 п.н.					
<i>n</i>	38	40	39	40	157
<i>A</i>	12	10	10	12	13
H_E/H_O	0.834/0.842	0.823/0.850	0.834/0.846	0.864/0.775	0.843/0.828
<i>f</i>	–0.008	–0.032	–0.014	0.105	0.018
<i>P</i>	0.003	0.38	0.89	0.53	0.06
<i>HLJHL153</i> 129–157 п.н.					
<i>n</i>	39	40	39	40	158
<i>A</i>	6	6	8	7	8
H_E/H_O	0.512/0.538	0.441/0.425	0.578/0.615	0.419/0.400	0.488/0.493
<i>f</i>	–0.05	0.038	–0.06	0.04	–0.011
<i>P</i>	0.61	0.74	0.76	0.43	0.87
<i>HLJHL169</i> 104–160 п.н.					
<i>n</i>	40	39	40	40	159
<i>A</i>	10	9	12	12	14
H_E/H_O	0.583/0.625	0.629/0.743	0.586/0.625	0.626/0.625	0.606/0.654
<i>f</i>	–0.07	–0.18	–0.06	0.002	–0.078
<i>P</i>	0.86	0.99	0.78	0.57	0.98
<i>HLJHL174</i> 137–185 п.н.					
<i>n</i>	40	40	37	38	155
<i>A</i>	12	12	11	11	14
H_E/H_O	0.862/0.875	0.850/0.925	0.871/0.864	0.854/0.868	0.860/0.883
<i>f</i>	–0.014	–0.089	0.007	–0.017	–0.027
<i>P</i>	0.81	0.86	0.58	0.22	0.77

Таблица 2. Окончание

Оценка	Ороно	Угоринка	Озерявки	Нечерица	Всего
<i>HLJHL179</i> 112–176 п.н.					
<i>n</i>	39	39	39	38	155
<i>A</i>	13	13	13	16	17
H_E/H_O	0.906/0.948	0.873/0.974	0.875/0.871	0.910/0.921	0.897/0.829
<i>f</i>	–0.046	–0.116	0.004	–0.011	–0.035
<i>P</i>	0.45	0.81	0.95	0.44	0.88
Среднее					
<i>n</i>	39.2	39.7	39.3	39.6	39.5
<i>A</i>	8.9	8.5	8.8	9.3	8.87
H_E/H_O	0.682/0.685	0.685/0.711	0.698/0.704	0.696/0.678	0.690/0.694
<i>f</i>	–0.004	–0.037	–0.008	0.025	–0.006
<i>P</i>	0.057	0.76	0.70	0.61	0.481

Примечание. *A* – число аллелей; H_E – ожидаемая гетерозиготность, H_O – наблюдаемая гетерозиготность; *f* – внутривидовой коэффициент инбридинга; *P* – вероятность соответствия равновесию Харди–Вайнберга, п.н. – пар нуклеотидов. Статистически значимые после коррекции Бонферрони отклонения от равновесия Харди–Вайнберга не обнаружены.

между локальностями по показателям генетического разнообразия не обнаружено (*A*: $F = 0.089$, $p = 0.96$; H_E : $F = 0.012$, $p = 0.99$). Также ни в одной из выборок не выявлено наличие частных (private) аллелей с частотой $>5\%$.

Генетическая дифференциация окуня Себежской озерно-речной системы. Общая оценка генетической дифференциации окуня на исследованном участке ареала была недостоверна ($F_{ST} = 0.002$ с 95%-ным доверительным бутстреп-интервалом (–0.0007; 0.005)). Индивидуальные локус-специфичные оценки изменялись от 0.001 (*HLJHL174*) до 0.008 (*HLJHL179*) и были достоверно незначимы для каждого локуса, за исключением *HLJHL179* ($p = 0.005$). Уровень попарной межвыборочной дифференциации в величинах F_{ST} изменялся от 0.0005 до 0.009 и достоверно не отличался от нуля для всех пар сравнений, за исключением пары выборок оз. Ороно – р. Угоринка ($F_{ST} = 0.009$; $p = 0.003$).

Результаты, демонстрирующие генетическую однородность *P. fluviatilis*, описанные выше, были подтверждены данными кластеризации с помощью анализа Байеса, реализованного в программе STRUCTURE. Максимальная величина вероятности, соответствующая минимальной оценке лог-правдоподобия $\ln P(X/K)$, была найдена для $K = 1$, т. е. наиболее вероятно принадлежность всех особей окуня из НП “Себежский” к одному генетическому кластеру.

Для проверки связи между генетическими ($F_{ST}/(1 - F_{ST})$) и географическими дистанциями был применен тест Мантелла, указывающий на отсутствие значимой корреляции между матрицами их значений ($p = 0.91$, $r = -0.59$).

Используя формулу Райта $F_{ST} = 1/(1 + 4N_e m)$, где $N_e m$ – мера абсолютной интенсивности генных миграций за поколение, можно приблизительно

Таблица 3. Доля (%) близкородственных особей окуня исследуемой акватории по данным программы ML-Relate.

Выборки	Ороно	Угоринка	Озерявки	Нечерица
Ороно	1/0.6	1.4	1.8	1
Угоринка	1	2.2/1	1.5	1.3
Озерявки	1.5	1.9	0.6/0.8	1.3
Нечерица	1.5	1.3	1.3	0.5/0.5

Примечание. Над диагональю – доля особей, определенных в категорию *PO* (родители–потомки), под диагональю – доля особей, определенных в категорию *FS* (полные сибсы).

оценить число мигрантов на поколение среди всех группировок окуня. На основании данных дифференциации по 10 микросателлитным маркерам это число 124.75 экз.

Доля индивидуумов, связанных близким родством, представлена в табл. 3. Процент особей в категории *PO* в локальностях, а также между парами локальностей изменялся от 0.5% до 1.8%. Достоверно значимы ($p < 0.05$) во всех парах сравнения только оценки в выборках оз. Ороно и оз. Нечерица, с одной стороны, и паре Ороно – Озерявки, с другой стороны. Процент сибсов (*FS*) варьировал в схожих пределах (0.5–2.2%). Достоверно значимы были показатели в р. Угоринка и выборки из озер Озерявки и Нечерица.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Размерно-возрастной состав особей в выборках значительно варьировал между исследованными водными объектами, что можно объяснить различиями в примененных орудиях лова. Особи младших возрастов и меньших размеров были пойманы в оз. Ороно и р. Угоринка мальковым неводом, тогда как выборка из оз. Озерявки

представлена значительно более крупными экземплярами, выловленными с использованием жаберных сетей. В выборке оз. Нечерица объединены окуни, пойманные как мальковым неводом, так и жаберными сетями, что находит свое отражение в размерном и возрастном составе окуня.

В целом каждая выборка представлена особями нескольких возрастных классов (от 6 до 14), собранных на разных участках вблизи обозначенных точек лова, что позволяет считать полученные выборки репрезентативными и дает возможность оценить генетические различия между группировками окуня из различных локальностей НП «Себежский».

Результаты анализа генетической изменчивости в совокупности свидетельствуют об отсутствии генетической дифференциации выборок в пределах Себежской озерно-речной системы, т. е. популяцию окуня следует рассматривать как единую, представленную общим генофондом. Даже в случае единственного достоверного отличия от нуля показателя попарной F_{ST} между выборками оз. Ороно и р. Угоринка его значение минимально. Согласно работе Р.С. Уэплса (Waples, 1998), статистическая достоверность не всегда указывает на наличие реальных препятствий для генетического обмена. Во многих случаях различия могут быть следствием случайных процессов, приводящих к генетической дифференциации между когортами, которые часто встречаются у видов с высокой плодовитостью и высокой смертностью на ранних стадиях развития, в том числе и у *P. fluviatilis* (Hedgcock, 1994; Waples, 1998; Bergek, Olsson, 2009).

Хотя выборки собраны не во время нереста, а в нагульный период, нет оснований предполагать существование генетической дифференциации между нерестовыми группами из различных локальностей. Распределение генотипов совокупной выборки окуня соответствует теоретическому равновесному распределению Харди–Вайнберга по всем локусам, и общая оценка генетической дифференциации достоверно от нуля не отличается.

Также не получено подтверждение модели генетической изоляции, связанной с расстоянием (Wright, 1943), свидетельствующей, что существуют какие-либо ограничения для миграций и потока генов на исследуемой акватории. Расчетные оценки потока генов $N_e m = 124.75$ весьма высоки и не позволяют предполагать наличия барьеров для распространения молоди или взрослых рыб в пределах исследуемого ареала (Slatkin, 1985).

Помимо классических оценок дифференциации единство популяции окуня подтверждается и байесовскими методами анализа (данные STRUCTURE).

Исследования генетической изменчивости популяций *P. fluviatilis* в водоемах Российской

Федерации проводили с использованием аллозимов, маркеров ядерной ДНК (ISSR) (Жигилева и др., 2017, 2019; Zhigileva, Egorova, 2022) либо мтДНК (Бачевская и др., 2023), что не дает возможности прямого сравнения с нашими оценками генетической изменчивости окуня, полученными по микросателлитным локусам. В вышеперечисленных работах был отмечен низкий уровень аллозимного полиморфизма у окуня из водоемов Западной Сибири при значительной генетической изменчивости по нейтральным ДНК-маркерам.

Для популяций окуня из водоемов Европы показаны оценки генетического разнообразия по микросателлитным локусам H_o в пределах 0.41–0.61 (Gerlach et al., 2001; Bergek, Bjorklund, 2007, 2009; Bergek, Olsson, 2009; Olsson et al., 2011; Khadher et al., 2015), а у окуня Прикаспийского региона 0.56 (Gharibkhani, 2009), что несколько ниже средних показателей у окуня из Себежской озерно-речной системы ($H_o = 0.694$, табл. 2). Однако в работах вышеупомянутых авторов использована отличная от нашей панель микросателлитных локусов. Сравнение с данными изменчивости, полученными по одинаковым локусам в популяциях окуня из Китая ($H_o = 0.47–0.66$) (Xu et al., 2022), также демонстрирует несколько более высокие оценки генетической изменчивости окуня Себежской системы. По сравнению со средними оценками генетической дифференциации, полученными для пресноводных рыб ($H_o = 0.54 \pm 0.25$) (DeWoody, Avise, 2000), изменчивость окуня в исследованной нами популяции выше.

Многими исследователями выявлено наличие значимой генетической дифференциации между группировками *P. fluviatilis* в ареале как среди водоемов различных географических районов, так и в пределах одного речного или озерного водотока, иногда на очень небольшой пространственной шкале (Bodaly et al., 1989; Nesbø et al., 1998, 1999; Gerlach et al., 2001; Bergek, Bjorklund, 2007, 2009; Bergek, Olsson, 2009; Bergek et al., 2010; Olsson et al., 2011; Fokina et al., 2015; Жигилева и др., 2017, 2019). Часто очевидных барьеров, ограничивающих поток генов и способствующих формированию генетической структурированности, обнаружить не удается. Наблюдаемые паттерны генетической дифференциации авторы связывают с ограниченным распространением окуня на ранних стадиях развития, с незначительной миграционной активностью, свойственной виду в целом, с родственными предпочтениями при формировании нагульных и нерестовых группировок, с температурой нереста (Gerlach et al., 2001; Behrmann-Godel et al., 2006; Bergek, Bjorklund, 2007, 2009; Bergek et al., 2010).

Было показано, что окуню несвойственны дальние миграции, и в ряде случаев они ограничиваются расстоянием в 1 км (Kipling, Le Cren,

1984; Imbrock et al., 1996; Zamora, Moreno-Amich, 2002; Říha et al., 2013). В нашем исследовании расстояние между самыми удаленными локальностями составляет >20 км, при этом система озер связана небольшими узкими протоками, тем не менее ограничения потока генов в популяции окуня мы не наблюдали.

В работах (Wang, Eckmann, 1994; Imbrock et al., 1996; Gerlach et al., 2001, Behrmann-Godel et al., 2006) показано, что личинки и молодь окуня (от 0+ до 2+) держатся на отменях разновозрастными группами, в ряде случаев с высокой степенью родства особей. Некоторое подтверждение этому факту получено и в нашем исследовании. Наибольший процент полных сибсов (2.2%) отмечен в выборке из р. Угоринка, которая содержала >50% неполовозрелых рыб и была собрана одномоментно (табл. 3). В остальных выборках процент родственных особей категории *FS* достоверно ниже и изменяется от 1% в выборке оз. Ороно (также содержащей большое количество младшевозрастных экземпляров) до 0.5 и 0.6% в выборках оз. Нечерица и оз. Озерявки соответственно. Однако однозначно трактовать эти результаты в пользу наличия родственных предпочтений молоди некорректно, поскольку при сравнении родственных взаимоотношений между особями разных выборок число братьев-сестер сопоставимо с показателями в пределах одной выборки (от 1 до 1.9 %). Распределение особей, которых можно считать родителями и их потомками (*PO*), варьирует между парами сравниваемых локальностей в еще меньших пределах, чем доля *FS* (полных сибсов), и не позволяет выявить какие-либо закономерности. Эти данные демонстрируют широкое распространение окуня по всей акватории себежской озерно-речной системы и отсутствие тенденции к формированию родственных групп в исследованной популяции.

В многочисленных озерах национального парка “Себежский” обитают 32 вида рыб и рыбообразных (Александров, Курьянович, 2001). Анализ генетической структуры ранее был проведен только у одного вида — леща *Abramis brama* L. из озер Нечерица и Себежское (Лобырев и др., 2024). Как и у окуня, исследованного в настоящей работе, по данным изменчивости микросателлитных локусов было продемонстрировано наличие генетически единой панмиксной популяции леща в Себежской озерно-речной системе с высоким уровнем потока генов.

В пределах национального парка “Себежский” есть озера, подвергающиеся повышенному антропогенному воздействию, такие как Ороно и Себежское, по сравнению с другими, почти не затронутыми цивилизацией. Единый генофонд и миграционная активность окуня в озерной системе не позволяет дать оценку возможному влиянию антропогенных факторов на генетическую

структуру популяции. Как было показано для многих видов пресноводных рыб, такие факторы, как чрезмерная рыболовная активность, фрагментация, деградация и загрязнение водоемов, могут оказывать значительное влияние на генетическую структуру природных популяций (Belfiore, Anderson, 2001; DiBattista, 2008; Faulks et al., 2011; Eschbach et al., 2021). Однако многовозрастная структура окуня в каждой исследованной локальности, высокие оценки генетической изменчивости и отсутствие информации по генетическим маркерам о процессах редукции численности в недавнем прошлом свидетельствуют о процветании этого вида на территории Национального парка. Полученные данные о генетическом полиморфизме окуня можно принять за точку отсчета при проведении дальнейшего генетического мониторинга природных генофондов, в том числе испытывающих антропогенные воздействия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты демонстрируют однородность генетической структуры окуня в Себежской озерно-речной системе, свидетельствуют о высоком уровне потока генов на всей исследованной акватории и дают основание предполагать единство генофонда окуня в системе Себежских озер. Многовозрастная структура исследованной популяции и высокие оценки генетического разнообразия демонстрируют хорошее состояние популяции окуня на территории Национального парка.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность Н.Н. Подоплекиной за всестороннюю поддержку исследований, а также всем инспекторам и сотрудникам Национального парка “Себежский”, участвовавшим в полевых работах.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках государственного задания МГУ имени М.В. Ломоносова и плановых научных исследований, проводимых Национальным парком “Себежский”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров Ю.В., Курьянович В.И. 2001. Миноги (*Petromyzonidae*, *Cyclostomata*) и рыбы (*Pisces*) // Биоразнообразие и редкие виды Национального парка “Себежский”. СПб.: Тр. СПбОЕ. Сер. 6. Т. 4. С. 199.
- Атлас пресноводных рыб России. 2002. М.: Наука. Т. 2. С. 64.
- Бачевская Л.Т., Переверзева В.В., Аганова Г.А., Примак А.А. 2023. Генетическое разнообразие речного окуня (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) из некоторых рек России // Успехи соврем. биол. Т. 143. № 3. С. 261. <https://doi.org/10.31857/S0042132423030031>

- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.: Изд-во АН СССР. Т.3. С. 1031.
- Бейр Б.С. 1995. Анализ генетических данных. М.: Мир.
- Жигилева О.Н., Егорова А.Г., Сарьянова А.В. 2019. Морфология и генетическая изменчивость речного окуня *Perca fluviatilis* (Percidae) речных и озерных экосистем Западной Сибири // Вестн. рыбохоз. науки. Т. 6. № 3(23). С. 4.
- Жигилева О.Н., Егорова А.Г., Хохлов Д.А. 2017. Особенности генетики популяций некоторых видов хищных рыб Обь-Иртышского бассейна. Проблемы популяционной биологии // Матер. XII Всерос. популяционного семинара. С. 91.
- Кашулин Н.А., Лукин А.А., Амундсен П.А. 1999. Рыбы пресных вод Субарктики как биоиндикаторы техногенного загрязнения. Апатиты: Изд-во Колеского науч. центра РАН.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Изд-во "Выш. шк.". Лобырев Ф.С., Пивоваров Е.А., Хохлаков В.Р., Павлов С.Д. 2023. Популяционные характеристики плотвы, густеры и окуня в оз. Озерявки (Национальный парк "Себежский") // Тр. ВНИРО. Т. 191. С. 37. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2023-191-37-52>
- Лобырев Ф.С., Семенова А.В., Мельникова М.Н. и др. 2024. Генетические особенности популяции леща *Abramis brama* из озерной системы национального парка "Себежский" // Биология внутр. вод. № 4. С. 604. <https://doi.org/10.31857/S0320965224040087>
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Изд-во "Пищ. пром-сть".
- Behrmann-Godel J., Gerlach G., Eckmann R. 2006. Kin and population recognition in sympatric Lake Constance perch (*Perca fluviatilis* L.): can assortative shoaling drive population divergence // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 59. P. 461. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0070-3>
- Belfiore N.M., Anderson S.L. 2001. Effects of contaminants on genetic patterns in aquatic organisms: a review // Mutat. Res. V. 489. P. 97. [https://doi.org/10.1016/S1383-5742\(01\)00065-5](https://doi.org/10.1016/S1383-5742(01)00065-5)
- Bergek S., Björklund M. 2007. Cryptic barriers to dispersal within a lake allow genetic differentiation of Eurasian perch // Evolution. V. 61. P. 2035. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00163.x>
- Bergek S., Björklund M. 2009. Genetic and morphological divergence reveals local subdivision of perch (*Perca fluviatilis* L.) // Biol. J. Linn. Soc. V. 96. P. 746. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01149.x>
- Bergek S., Olsson J. 2009. Spatiotemporal analysis shows stable genetic differentiation and barriers to dispersal in the Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) // Evol. Ecol. Res. V. 11. P. 827.
- Bergek S., Sundblad G., Björklund M. 2010. Population differentiation in perch *Perca fluviatilis*: Environmental effects on gene flow // Fish Biol. V. 76. P. 1159. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02565.x>
- Bodaly R.A., Ward R.D., Mills C.A. 1989. A genetic stock study of perch, *Perca fluviatilis* L., in Windermere // Aquat. Sci. P. 965. <https://doi.org/10.1007/BF00878023>
- Butkauskas D., Ragauskas A., Sruoga A. et al. 2012. Investigations into genetic diversity of the perch inhabiting Ignalina nuclear power plant cooler and other inland water bodies of Lithuania on the basis of mtDNA analysis // Veterinarija ir Zootechnika. V. 60. P. 7.
- DeWoody J.A., Avise J.C. 2000. Microsatellite variation in marine, freshwater and anadromous fishes compared with other animals // J. Fish Biol. V. 56. P. 461. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb00748.x>
- DiBattista J.D. 2008. Patterns of genetic variation in anthropogenically impacted populations // Conserv. Genet. V. 9. P. 141. <https://doi.org/10.1007/s10592-007-9317-z>
- Ericson G., Lindesjö E., Balk L. 1998. DNA adducts and histopathological lesions in perch (*Perca fluviatilis*) and northern pike (*Esox lucius*) along a polycyclic aromatic hydrocarbon gradient on the Swedish coastline of the Baltic Sea // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 55. P. 815. <https://doi.org/10.1139/f97-296>
- Ericson G., Larsson A. 2000. DNA adduct in perch (*Perca fluviatilis*) living in coastal water polluted with bleached pulp mill effluents // Ecotoxicol. Environ. Safety. V. 46. P. 167. <https://doi.org/10.1006/eesa.1999.1892>
- Eschbach E., Nolte A.W., Kohlmann K. et al. 2021. Genetic population structure of a top predatory fish (northern pike, *Esox lucius*) covaries with anthropogenic alteration of freshwater ecosystems // Freshwater Biol. V. 66. P. 884. <https://doi.org/10.1111/fwb.13684>
- Faulks L.K., Gilligan D.M., Beheregaray L.B. 2011. The role of anthropogenic vs. natural in stream structures in determining connectivity and genetic diversity in an endangered freshwater fish, Macquarie perch (*Macquaria australasica*) // Evol. Appl. V. 4. P. 589. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2011.00183.x>
- Fokina O., Grauda D., Rashal I. 2015. Genetic diversity of two perch *Perca fluviatilis* populations of the Latgale region, Environment // Tech. Res. V. 11. P. 96. <https://doi.org/10.17770/etr2015vol2.280>
- Gerlach G., Schardt U., Eckmann R., Meyer A. 2001. Kin-structured subpopulations in Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) // Heredity. V. 86. P. 213. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2001.00825.x>
- Gharibkhani M. 2009. The genetic structure and phylogenetics of pikeperch (*Sander lucioperca*) Anzali and Amirkolaye wetlands and perch (*Perca fluviatilis*) populations in Aras Dam and south-west of the Caspian Sea. PhD Thesis, Islamic Azad University, Science and Research Branch, Tehran.
- Hedgecock D. 1994. Does variance in reproductive success limit effective population size of marine organisms in genetics and evolution of aquatic organisms. London: Chapman & Hall.

- Imbrock F., Appenzeller A., Eckmann R. 1996. Diet and seasonal distribution of perch in Lake Constance: a hydroacoustic study and in situ observations // J. Fish Biol. V. 49. P. 1.
- Kalinowski S.T., Wagner A.P., Taper M.L. 2006. ML-Relate: a computer program for maximum likelihood estimation of relatedness and relationship // Mol. Ecol. V. 6. P. 576.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01256.x>
- Karås P., Neuman E., Sandström O. 1991. Effects of a pulp mill effluent on the population dynamics of perch, *Perca fluviatilis* // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 48. P. 28.
<https://doi.org/10.1139/f91-004>
- Khadher S.B., Agnèse J.F., Milla S. et al. 2015. Patterns of genetic structure of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) in Lake Geneva at the end of the spawning season // J. Great Lakes Res. V. 4. P. 846.
<https://doi.org/10.1016/j.jglr.2015.04.006>
- Kipling C., Le Cren E.D. 1984. Mark recapture experiments on fish in Windermere // J. Fish. Biol. V. 24. P. 395.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1984.tb04811.x>
- Lewis P.O., Zaykin D. 2001. Genetic Data Analysis: Computer program for the analysis of allelic data. Version 1.0 (d 16c). Free program distributed by the authors over the internet from <https://lewis.eeb.unconn.edu/lewishome/software.html>
- Lindesjö E., Thulin J. 1990. Fin erosion of perch *Perca fluviatilis* and ruffe *Gymnocephalus cernua* in a pulp mill effluent area // Dis. Aquat. Organ. V. 8. P. 119.
<https://doi.org/10.3354/dao008119>
- Mantel N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach // Cancer Research. V. 27. P. 209.
- Nesbø C., Magnhagen C., Jakobsen K. 1998. Genetic differentiation among stationary and anadromous perch (*Perca fluviatilis*) in the Baltic Sea // Hereditas. V. 129. P. 241.
<https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1998.00241.x>
- Nesbø C., Fossheim T., Vollestad L., Jakobsen K. 1999. Genetic divergence and phylogeographic relationships among European perch (*Perca fluviatilis*) populations reflect glacial refugia and postglacial colonization // Mol. Ecol. V. 8. P. 1387.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1999.00699.x>
- Olsson J., Mo K., Florin A.B. et al. 2011. Genetic population structure of perch *Perca fluviatilis* along the Swedish coast of the Baltic Sea // J. Fish Biol. V. 79. P. 122.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.02998.x>
- Piry S., Luikart G., Cornuet J.M. 1999. Computer note. BOTTLENECK: a computer program for detecting recent reductions in the effective size using allele frequency data // J. Heredity. V. 90. P. 502.
<https://doi.org/10.1093/jhered/90.4.502>
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. V. 155. P. 945.
<https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
- Ragauskas A., Ignatavičienė I., Rakauskas V. et al. 2023. Trends of eurasian perch (*Perca fluviatilis*) mtDNA ATP6 region genetic diversity within the hydro-systems of the eastern part of the Baltic Sea in the anthropocene // Animals. V. 13. P. 3057.
<https://doi.org/10.3390/ani13193057>
- Raymond M., Rousset F. 1995. GENEPOP (version 1.2): Population genetics software for exact tests and ecumenicism // J. Heredity. V. 8. P. 248.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a111573>
- Rice W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests // Evolution. V. 43. P. 223.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1989.tb04220.x>
- Říha M., Hladík M., Mrkvička T. et al. 2013. Post-spawning dispersal of tributary spawning fish species to a reservoir system // Folia Zoologica. V. 62. P. 1.
<https://doi.org/10.25225/fozo.v62.i1.a1.2013>
- Slatkin M. 1985. Gene flow in natural populations // Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 16. P. 393.
- Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P.M., Shipley P. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // Mol. Ecol. Notes. V. 4. P. 535.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2004.00684.x>
- Wang N., Eckmann R. 1994. Distribution of perch (*Perca fluviatilis* L.) during their first year of life in Lake Constance // Hydrobiologia. V. 277. P. 135.
<https://doi.org/10.1007/BF00007295>
- Waples R.S. 1998. Separating the wheat from the chaff: patterns of genetic differentiation in high gene flow species // J. Heredity. V. 89. P. 438.
<https://doi.org/10.1093/jhered/89.5.438>
- Weir B.S., Hill W.G. 2002. Estimating F-statistics // Ann. Rev. Genet. V. 36. P. 721.
<https://doi.org/10.1146/annurev.genet.36.050802.093940>
- Wright S. 1943. Isolation by distance // Genetics. V. 28. P. 114.
- Wright S. 1951. The genetical structure of populations // Ann. Eugenics. V. 15. P. 323.
- Xu P., Lu C., Sun Z. et al. 2022. In silico screening and development of microsatellite markers for genetic analysis in *Perca fluviatilis* // Animals. V. 12. P. 1809.
<https://doi.org/10.3390/ani12141809>
- Zamora L., Moreno-Amich R. 2002. Quantifying the activity and movement of perch in a temperate lake by integrating acoustic telemetry and a geographic information system // Aquatic telemetry: proceedings of the fourth conference on fish telemetry in Europe. Netherlands: Springer.
<https://doi.org/10.1023/A:1021396016424>
- Zhigileva O.N., Egorova A.G. 2022. Genetic variability and phenotypic diversity in populations of the Eurasian perch, *Perca fluviatilis* (Actinopterygii, Percidae) // Acta Biol. Sibirica. V. 8. P. 237.
<https://doi.org/10.1134/S2079086423060026>

Genetic Variability of the European Perch *Perca fluviatilis* in the Lake-River System of the Sebezhsy National Park

A. V. Semenova^{1, 2, *}, M. N. Melnikova¹, E. A. Pivovarov¹, S. D. Pavlov¹,
V. R. Khokhryakov³, E. E. Kislitsa¹

¹Moscow State University, Moscow, Russia

²Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

³Sebezhsy National Park, Sebezhsy District, Pskov region, Russia

*e-mail: seman2000@yandex.ru

Based on 10 microsatellite loci of nuclear DNA, the analysis of the genetic variability of perch *Perca fluviatilis* (L., 1758) from four reservoirs of the Sebezhsy National Park, Sebezhsy district of the Pskov region, which are part of a single lake-river system, was carried out for the first time. The average estimates of the allelic diversity of microsatellite loci and the observed heterozygosity were $A = 8.87$ and $H_E = 0.694$ and did not significantly differ between the studied localities. The overall genetic differentiation of perch was $\theta = 0.002$. 95% CI (-0.0007 ; 0.005) and was non-significant. The population-genetic structure based on the studied multilocus genotypes has not been revealed by the Bayesian analysis method. The data obtained indicate a high level of gene flow in perch throughout the studied water area and make it possible to assume the presence of a genetically unified panmix population in the system of Sebezhsy lakes and rivers.

Keywords: population-genetic structure, gene pool, microsatellites, *Perca fluviatilis*, protected areas, Sebezhsy National Park