









DOI 10.23859/estr-230810

EDN MWCIOQ

УДК 597.2/5; 575.17

*Научная статья*

## **Популяционно-генетическая структура стерляди *Acipenser ruthenus* L., 1758 реки Молога (Вологодская область) в условиях ее реакклиматизации**

А.А. Игнашев<sup>1</sup> , В.Д. Щербакова<sup>2</sup> , М.Я. Борисов<sup>1\*</sup> ,  
А.Е. Барминцева<sup>2</sup> , Н.В. Думнич<sup>1</sup> , Н.С. Мюге<sup>2</sup> 

<sup>1</sup> Вологодский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ВологодНИРО»), 160012, Россия, г. Вологда, ул. Левичева, д. 5

<sup>2</sup> Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), 105187, Россия, г. Москва, Окружной пр., д. 19

\*myaborisov@mail.ru

**Аннотация.** В работе рассмотрены особенности размерно-возрастной структуры, рост и генетический полиморфизм формируемой в ходе реакклиматизационных мероприятий популяции стерляди р. Молога Вологодской области. Вселение стерляди в р. Молога началось в 2016 г., а в научно-исследовательских уловах она стала встречаться с 2018 г. На русловых медиальных участках реки доля стерляди в общих уловах составляла от 31.4% до 49.3% по численности и от 26.0% до 64.0% по биомассе. В 2022 г. в составе уловов отмечены рыбы длиной 22–51 см, массой 64–958 г пяти возрастных групп. Размерный, весовой и возрастной состав формируемой популяции в настоящее время определяется количеством выпускаемой в отдельные годы молоди стерляди. Анализ митохондриальной ДНК выявил 23 различных мтДНК гаплотипа и низкое относительное гаплотипическое разнообразие. Уровень наблюдаемой гетерозиготности ядерной ДНК составил в среднем 0.567 с диапазоном от 0.149 до 0.871. Генетическая разнородность особей в формируемой популяции стерляди р. Мологи достаточна для локальной популяции отдельно взятой реки.

**Ключевые слова:** размерно-возрастная структура, линейный рост, весовой рост, микросателлитные локусы, аллели, митохондриальная ДНК, гаплотипы, генетический полиморфизм

### **ORCID:**

А.А. Игнашев, <https://orcid.org/0000-0003-2149-2465>

В.Д. Щербакова, <https://orcid.org/0009-0008-2468-4837>

М.Я. Борисов, <https://orcid.org/0000-0002-0406-0540>

А.Е. Барминцева, <https://orcid.org/0009-0005-5870-5454>

Н.В. Думнич, <https://orcid.org/0000-0001-9599-0358>

Н.С. Мюге, <https://orcid.org/0000-0001-8957-1931>

**Для цитирования:** Игнашев, А.А. и др., 2023. Популяционно-генетическая структура стерляди *Acipenser ruthenus* L., 1758 реки Молога (Вологодская область) в условиях ее реакклиматизации. *Трансформация экосистем* 6 (4), 79–95. <https://doi.org/10.23859/estr-230810>

Поступила в редакцию: 10.08.2023

Принята к печати: 31.08.2023

Опубликована онлайн: 13.11.2023

---

DOI 10.23859/estr-230810

EDN MWCIOQ

UDC 597.2/5; 575.17

### Article

## Population-genetic structure of the sterlet *Acipenser ruthenus* L., 1758 in the Mologa River during its re-acclimatization

Andrey A. Ignashev<sup>1</sup>, Viktoria D. Shcherbakova<sup>2</sup>,

Mikhail Ya. Borisov<sup>1\*</sup>, Anna E. Barmintseva<sup>2</sup>,

Nelya V. Dumnich<sup>1</sup>, Nikolay S. Muge<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Vologda Branch of FSBSI “VNIRO” (“VologodNIRO”), ul. Levicheva 5, Vologda, 160012 Russia

<sup>2</sup> Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI “VNIRO”), Okruzhnoy pr. 19, Moscow, 105187 Russia

\*myaborisov@mail.ru

---

**Abstract.** This paper examines the size-age structure, growth and genetic polymorphism of the sterlet population of the Mologa River, Vologda Oblast, formed during reacclimatization measures. The introduction of sterlet into the Mologa River began in 2016, and since 2018 it has been found in research catches. In the channel medial sections of the river, the proportion of sterlet in total catches ranged from 31.4% to 49.3% in numbers and from 26.0% to 64.0% in biomass. In 2022, the catches included fish with a length of 22–51 cm and a weight of 64–958 g of five age groups. The size, weight and age composition of the emerging population is currently determined by the number of juvenile sterlet released in individual years. Mitochondrial DNA analysis revealed 23 different mtDNA haplotypes and low relative haplotype diversity. The level of observed nuclear DNA heterozygosity averaged 0.567 with a range from 0.149 to 0.871. Genetic heterogeneity of individuals in the emerging population of sterlet from the Mologa River is sufficient for the local population of a river.

**Key words:** size-age structure, linear growth, weight growth, microsatellite loci, alleles, mitochondrial DNA, haplotypes, genetic polymorphism

### ORCID:

A.A. Ignashev, <https://orcid.org/0000-0003-2149-2465>

V.D. Shcherbakova, <https://orcid.org/0009-0008-2468-4837>

M.Ya. Borisov, <https://orcid.org/0000-0002-0406-0540>

A.E. Barmintseva, <https://orcid.org/0009-0005-5870-5454>

N.V. Dumnich, <https://orcid.org/0000-0001-9599-0358>

N.S. Mugue, <https://orcid.org/0000-0001-8957-1931>

**To cite this article:** Ignashev, A.A. et al., 2023. Population-genetic structure of the sterlet *Acipenser ruthenus* L., 1758 in the Mologa River during its re-acclimatization. *Ecosystem Transformation* 6 (4), 79–95. <https://doi.org/10.23859/estr-230810>

Received: 10.08.2023

Accepted: 31.08.2023

Published online: 13.11.2023

---

## Введение

Стерлядь *Acipenser ruthenus* L., 1758 в водоемах Вологодской области является самым ценным видом рыб и единственным представителем осетровых с естественным воспроизводством (Борисов и др., 2019). В нативный ареал данного вида в границах Вологодской области входили крупные притоки р. Волга – Шексна и Молога, а также оз. Белое. В XIX в. этот вид через Северо-Екатерининский канал проник в бассейн р. Северная Двина, а через Мариинский канал – в Онежское озеро (Коновалов и Коновалов, 2016). В настоящее время самовоспроизводящиеся немногочисленные популяции данного вида сохранились только в реках Малая Северная Двина, Сухона, Юг и Вага северодвинского бассейна. В реках волжского бассейна Шексне и Мологе стерлядь потеряла промысловое значение в начале XX века, хотя ранее здесь существовал её специализированный лов (Коновалов и Коновалов, 2016). За последние десятилетия достоверных сведений о существовании популяции стерляди в реках волжского бассейна в границах Вологодской области не поступало (Зеленецкий, 2006; Рыбы Рыбинского..., 2015).

В водоемах европейской части России численность этого вида в основном поддерживается за счет искусственного воспроизводства (Быков и Бражник, 2022). В Вологодской области с 2014 г. в рамках компенсации вреда, нанесенного водным биологическим ресурсам, реализуются мероприятия по вселению молоди стерляди. К настоящему моменту в водные объекты региона (реки Сухона, Юг, Вага, Молога и речную часть Шекснинского водохранилища) выпущено свыше 2 миллионов сеголеток стерляди. Наиболее значимый положительный результат от выпусков молоди стерляди зафиксирован в р. Молога (Игнашев и Борисов, 2022). С 2016 г. в нее было выпущено свыше 450 тыс. сеголеток стерляди средней навеской 5.0–10 г, в том числе: в 2016 г. – 13.3 тыс. экз., в 2017 г. – 142.8 тыс. экз., в 2019 г. – 120.6 тыс. экз., в 2020 г. – 170 тыс. экз., в 2021 г. – 2.6 тыс. экз. и в 2022 г. – 1.2 тыс. экз. Выпуск молоди стерляди в р. Молога осуществлялся в нижнем ее течении примерно в 30 км от устья в районе д. Ванское Устюженского района Вологодской области. С 2018 г. стерлядь стала встречаться в научно-исследовательских уловах, а в 2020 г. начался генетический мониторинг формируемого стада.

Известно, что проблемами искусственного воспроизводства животных, в том числе и рыб, является снижение генетического разнообразия популяций, инбридинг, нарушение половой структуры и самовоспроизводства (Алтухов, 2001). В связи с этим определение генетического разнообразия формируемой популяции в отдельно взятом водном объекте имеет особую актуальность. Целью настоящей работы является оценка популяционно-генетической структуры стерляди р. Молога в условиях мероприятий по ее реакклиматизации.

## Материалы и методы

Река Молога является крупнейшим притоком Рыбинского водохранилища; ее длина составляет 456 км, а площадь водосборного бассейна – почти 30 тыс. км<sup>2</sup> (Шестакова, 2007). Она протекает по территории Тверской, Новгородской и Вологодской областей. В местах проведения исследований в нижнем течении ширина реки составляет 200–360 м, глубина до 6 м, скорость течения 0.05–0.10 м/сек.

Ихтиологический материал собирался из ставных жаберных сетей с шагом ячеи 20–60 мм. Сети в 2018–2022 гг. устанавливались на одних и тех же участках порядками в прибрежной и медиальной частях реки в районе деревень Ванское и Бугры Устюженского муниципального округа Вологодской области (Рис. 1). Сети выдерживались в водотоке в течение суток. Все рыбы подвер-



Рис. 1. Картограмма размещения участков отлова стерляди на р. Молога.

гались полному биологическому анализу согласно общепринятым методикам (Правдин, 1966). Длину рыб измеряли до корней средних лучей хвостового плавника. Возраст стерляди определяли в лабораторных условиях по спилам маргинальных лучей грудных плавников. Общий объем собранного ихтиологического материала составил 571 экземпляр.

Сбор генетического материала производился у свежельовленных особей согласно методическим рекомендациям<sup>1</sup>. Отбор включал взятие фрагмента грудного плавника. Перед отбором плавник очищался от слизи и прочих внешних загрязнений марлевым тампоном, обильно смоченным 94–96% раствором этанола. Все инструменты, используемые при взятии материала (скальпели, ножницы, пинцеты), при переходе от особи к особи тщательно очищались от остатков тканей предыдущего взятия проб механически (чистой марлевой салфеткой), промывались детергентом, дистиллированной водой и обеззараживались спиртом. Проба от каждой особи помещалась в индивидуальную пробирку, заливалась фиксирующим 94–96% раствором ректификованного этилового спирта высшей очистки; отношение спирт : образец составляло 10:1. Пробе присваивался индивидуальный буквенно-цифровой код. Морфометрические показатели особи указывались в ведомости для соответствующей пробы. В среднем через трое суток осуществлялась вторичная фиксация образца спиртом в соотношении 5:1. Далее образцы помещались

<sup>1</sup> Методические рекомендации МР4.2.001-2015 «Методики молекулярно-генетического анализа водных биоресурсов и объектов аквакультуры, а также продукции из них», утвержденные директором ФГБНУ «ВНИРО» 27.01.2015 г.

на хранение в морозильную камеру с температурой  $-10^{\circ}\text{C}$ . Всего для проведения генетических исследований отобраны образцы грудных плавников от 223 особей.

Все взятые образцы хранятся в Российской национальной коллекции эталонных генетических материалов (РНКЭГМ) ВНИРО (свидетельство об официальной регистрации базы данных № 2006620351), каждому образцу присвоен индивидуальный идентификационный номер. Выделение и последующую очистку ДНК из плавников осетровых рыб проводили на адсорбционных колонках PALL 5051 (AcroPrep™ 96 1 ml filter plate with 1.0  $\mu\text{m}$  Glass Fibermedia, natural housing) в соответствии с протоколом Канадского центра по ДНК-штрихкодированию (Ivanova et al., 2006). Образцы ядерной ДНК молоди стерляди анализировались по 14 микросателлитным локусам (Табл. 1) с флуоресцентными метками, условия проведения ПЦР оптимизированы для осетровых видов рыб (Барминцева и Мюге, 2013).

**Табл. 1.** Микросателлитные локусы для анализа полиморфизма стерляди р. Молога.

Локус	Праймеры 5'–3'	Метка
An20	F:AATAACAATCATTACATGAGGCT R:TGGTCAGTTGTTTTTTATTGAT	HEX
AfuG41	F:TGACGCACAGTAGTATTATTTATG R:TGATGTTTGCTGAGGCTTTTC	FAM
AfuG51	F:ATAATAATGAGCGTGCTTTCTGTT R:ATTCCGCTTGCGACTTATTTA	HEX
AoxD165	F:TTTGACAGCTCCTAAGTGATACC R:AAAGCCCTACAACAAATGTCAC	TAMRA
AoxD161	F:GTTTGAAATGATTGAGAAAATGC R:TGAGACAGACACTCTAGTTAAACAGC	FAM
AfuG63	F:TCCTGGCTAGCGAACGAA R:CTTTTAAATGGGGGACAGACTAT	FAM
AfuG67	F:CAAAGCTAGAACAAGTAAAGAGAA R:GGGGTGTCCCTATAATAAAAGTGC	FAM
AfuG112	F:TATTGTTCCTTTATGGTTATG R:TATTTCACTGTCTGTTGTATGTA	HEX
AfuG174	F:CAATGGGGTGGGCAAAAA R:ATTAGGAGTATGGCAGTGTAGAAC	FAM
AoxD234	F:AACTGGCTTTGTGATTGATCC R:TGAAGCAAAGGGTATTATTTGAG	TAMRA
LS-19	F:CATCTTAGCCGTCTGGGTAC R:CAGGTCCCTAATACAATGGC	FAM
LS-39	F:TTCTGAAGTTCACACATTG R:ATGGAGCATTATTGGAAGG	HEX
LS-68	F:TTATTGCATGGTGTAGCTAAAC R:AGCCCAACACAGACAATATC	TAMRA
Aox-45	F:TTGTTCAATAGTTTCCAACGC R:TGTGCTCCTGCTTTTACTGTC	HEX

Для постановки реакций были подобраны следующие условия: конечный объем составлял 15 мкл, включая 16.6 мМ  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ; 70 мМ Трис-НСI (рН 8.6); по 200 мкМ каждого dNTP; 1.8 мМ  $\text{MgCl}_2$ ; 1 пкМ праймера, модифицированного на 5' конце флуоресцентным красителем FAM, HEX или TAMRA; 50–100 нг ДНК; 4 пкМ обратного (немеченного) праймера; 0.8 единиц *Taq*-полимеразы (Силекс, Москва). Реакция амплификации была проведена по схеме: предварительная денатурация ДНК 94 °С – 1 мин; 8 циклов: плавление – 95 °С – 20 с, отжиг праймеров – 58 °С в первом цикле – 25 с, в каждом последующем цикле температура отжига снижалась на 0.5 °С, синтез ДНК – 65 °С – 40 с; 25 циклов: плавление – 95 °С – 20 с, отжиг праймеров – 54 °С – 30 с, синтез ДНК – 65 °С – 40 с; досинтез ДНК при 65 °С – 10 мин. Полученную в результате амплификации смесь ПЦР разбавляли водой (milliQ) в три раза, затем переносили 1 мкл смеси в новую плашку и добавляли 12 мкл формамида HiDi с молекулярным стандартом для определения размера амплифицируемых фрагментов ДНК. Продукты амплификации электрофоретически разделяли в системе капиллярного электрофореза “ABI 3500 Genetic analyzer”. После этого с помощью программного обеспечения GeneMarker (Version 1.2) определяли длины аллелей.

Амплификация контрольного региона мтДНК (D-петли) проводилась с праймерами: DL651 (ATCTTAACATCTTCAGTG) и M13AHR3 (TCACACAGGAAACAG-CTATGACATACCATA-ATGTTTTCATSTACC) (Мюге и др., 2008). Реакция ПЦР проводилась в конечном объеме 15 мкл, содержала 100 нг ДНК. Состав реакционной смеси: 16.6 мМ  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ , 70 мМ Трис-НСI (рН 8.3), 2 мМ  $\text{MgCl}_2$ , по 1.5 пкМ каждого праймера, по 100 мкМ dNTP, 1 ед. *ColarTaq*-полимеразы (Силекс, Москва). Амплификация была проведена по следующей схеме: предварительная денатурация ДНК 95 °С – 10 мин; синтез ПЦР-продуктов (30 циклов): плавление – 94 °С – 20 с, отжиг праймеров – 52 °С – 40 с, синтез ДНК – 72 °С – 60 с; окончательная достройка цепей: 72 °С – 10 мин. Визуализация продуктов ПЦР была проведена в 2% агарозном геле в 0.5X TBE буфере с окрашиванием SYBR Green I. Секвенирование контрольного региона мтДНК было проведено с одной цепи с универсального праймера M13(-22) – TCACACAGGAAACAGCTATGAC (5 пкМ) на «ABI 3500 Genetic analyzer», с использованием набора реактивов BigDye™ Terminator Kit v. 3.1 (Applied Biosystems, USA) в объеме реакции 10 мкл и с использованием прилагающегося к набору 5X реакционного буфера. В планшет с 96 лунками, в каждой из которых находился предварительно осажденный ПЦР-продукт, была добавлена реакционная смесь: 5X BigDye буфер – 1.7 мкл, BigDye – 0.25 мкл, праймер M13(-22) – 3 пкМ, вода (milliQ) до 10 мкл.

Вероятность принадлежности особи к возрастной группе вычислена в программе Structure 2.3.4 (Pritchard et al., 2000) при следующих параметрах: 1000000 MCMC шагов, исключая первые 100000. Статистические данные (среднее число аллелей ( $N_a$ ), относительные частоты аллелей, наблюдаемая ( $H_o$ ) и ожидаемая гетерозиготность ( $H_e$ ), индекс фиксации Райта (F),  $F_{ST}$ ) получены в программе GenAlex (Peakall and Smouse, 2006).

Выравнивание и анализ секвенированных последовательностей мтДНК проводили в программе Sequencing Analysis 5.4 (Applied Biosystems, USA) при помощи биоинформационного пакета программ SeqMan® version 12.0 DNASTAR (Madison, WI, США). Номера гаплотипов мтДНК присваивали в соответствии с реестром мтДНК-гаплотипов осетровых видов рыб ФГБНУ «ВНИРО». Сеть гаплотипов построена в программе PopART (Leigh and Bryant, 2015).

Выборки по году выпуска оказались очень неравномерными: основную массу составляли особи 2017 (89 экз.) и 2019 гг. (112 экз.), в то время как 2020, 2021 и 2016 гг. были представлены всего 3, 5 и 14 особями соответственно. В связи с этим сравнительный анализ был проведен только среди выборок 2016, 2017 и 2019 гг. выпуска.

## Результаты и обсуждение

### Рост и размерно-возрастная структура

При проведении научно-исследовательского лова ставными сетями разновозрастная стерлядь начала регулярно отмечаться с 2018 г. Она обнаружена как непосредственно в месте выпуска молоди в районе деревни Ванское, так и в 25 км ниже по течению в районе деревни Бугры. Доля стерляди в общих уловах на русловых участках реки варьировала в разные годы от 31.4% до 49.3% по численности и от 26.0% до 64.0% по биомассе (Табл. 2). Наиболее высокая доля стерляди в уловах по численности отмечалась в 2019, 2020 и 2021 гг., а самые высокие показатели улова стерляди на одну сеть в сутки фиксировались в 2019, 2021 и 2022 гг., составляя

Табл. 2. Промыслово-биологическая характеристика стерляди р. Молога по результатам научно-исследовательского лова ставными сетями в 2018–2022 г.

Год	Доля по численности, %		Длина, см		Улов на сеть в сутки, экз.		Доля по биомассе, %		Масса, г.		Улов на сеть в сутки, кг	
	средняя	мин	max	мин	max	средняя	мин	max	средняя	мин	max	мин
2018	33.1	28.9 ± 0.32	24	36	5.0	26.0	135.5 ± 4.55	74	224	0.68		
2019	48.1	32.4 ± 0.25	26	41	7.5	56.3	192.0 ± 5.23	82	380	1.63		
2020	47.7	36.9 ± 0.92	20	44	3.9	46.2	264.4 ± 20.84	44	676	1.04		
2021	49.3	29.0 ± 0.45	20	46	8.3	64.0	191.9 ± 12.36	56	736	2.58		
2022	31.4	35.2 ± 0.44	22	51	9.4	57.1	300.7 ± 14.85	64	958	2.83		

Табл. 3. Возрастной состав уловов стерляди р. Молога, %.

Год	Возраст, лет						Численность, экз.
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	
2018	95.6	4.4	–	–	–	–	45
2019	–	97.1	2.9	–	–	–	136
2020	39.4	–	57.8	2.8	–	–	71
2021	2.0	74.5	–	21.5	2.0	–	149
2022	2.9	28.3	43.8	–	23.5	1.8	170

Табл. 4. Размерный состав уловов стерляди р. Молога, %.

Год	Длина, см											Численность, экз.
	20–22	23–25	26–28	29–31	32–34	35–37	38–40	41–43	44–46	47–49	50–52	
2018	–	11.1	35.6	51.1	–	2.2	–	–	–	–	–	45
2019	–	–	7.4	33.1	36.0	19.1	2.9	1.5	–	–	–	136
2020	8.5	23.9	7.0	–	7.0	15.5	22.5	8.5	7.0	–	–	71
2021	1.3	14.8	48.3	12.1	4.0	5.4	8.1	4.7	1.3	–	–	149
2022	0.6	1.8	2.9	18.8	36.5	10.6	5.9	13.5	5.9	1.8	1.8	170

Табл. 5. Весовой состав уловов стерляди р. Молога, %.

Год	Масса, г											Численность, экз.
	менее 100	100–200	200–300	300–400	400–500	500–600	600–700	700–800	800–900	900–1000		
2018	11.1	86.7	2.2	–	–	–	–	–	–	–	–	45
2019	0.7	59.6	33.8	5.9	–	–	–	–	–	–	–	136
2020	38.0	4.2	7.0	21.1	23.9	4.2	1.4	–	–	–	–	71
2021	10.7	65.8	3.4	7.4	3.4	6.7	1.3	1.3	–	–	–	149
2022	3.5	36.4	29.4	6.5	7.1	8.2	4.1	1.8	2.4	0.6	0.6	170



соответственно 7.5, 8.3, 9.4 экз. Наряду со стерлядью в уловах в значительных количествах отмечались густера, белоглазка, плотва, в меньших – окунь, ерш, лещ, берш, чехонь, синец, единично – судак, сом, голавль. При постановке сетей в прибрежных участках реки стерлядь в уловах не отмечалась.

В условиях искусственного воспроизводства размерный, весовой и возрастной состав уловов стерляди определяется прежде всего объемами выпуска молоди. Так, если в 2018 г. в уловах встречалась стерлядь двух возрастных групп (1+, 2+) от выпусков 2016 и 2017 гг., то в 2022 г. отмечено уже пять возрастных групп (1+, 2+, 3+, 5+, 6+) от выпусков 2016, 2017, 2019, 2020 и 2021 гг. (Табл. 3). С ростом числа возрастных групп в популяции размерный и весовой состав уловов становится более разнообразным. В уловах 2018 г. длина рыб варьировала в пределах 24–36 см, в 2019 г. – 26–41 см, в 2020 г. – 20–44 см, в 2021 г. – 20–46 см, а в 2022 г. – 22–51 см, при этом масса рыб составила соответственно 74–224, 82–380, 44–676, 56–736 и 64–958 г (Табл. 2, 4, 5).

Первый крупный выпуск (142.8 тыс. экземпляров) стерляди в р. Молога был произведен в 2017 г., а уже на следующий год выросшие до 24–31 см и 76–198 г. рыбы в большом количестве отмечались в уловах (Табл. 3, 4, 6). Общая доля рыб 2017 г. выпуска на следующий год составила

Табл. 6. Линейный и весовой рост стерляди р. Молога.

Год	Возраст	Длина, см		Масса, грамм		N
		средняя	min–max	средняя	min–max	
2018	1+	28.3 ± 0.36	24–31	133.5 ± 3.77	76–198	43
	2+	33.3 ± 0.86	31–35	210.0 ± 9.02	196–224	2
2019	2+	32.2 ± 0.23	26–39	187.8 ± 4.78	82–330	132
	3+	40.3 ± 0.67	39–41	376.7 ± 2.41	372–380	4
2020	1+	23.7 ± 0.35	20–27	72.6 ± 2.78	44–104	28
	3+	36.2 ± 0.54	32–42	378.1 ± 14.32	182–584	41
	4+	43.3 ± 1.22	41–44	616.3 ± 56.88	562–676	2
2021	1+	22.3 ± 0.16	20–25	62.6 ± 0.64	56–70	3
	2+	26.8 ± 0.13	24–31	118.3 ± 1.64	70–156	111
	4+	38.5 ± 0.51	33–42	439.2 ± 19.43	240–596	32
	5+	44.3 ± 0.54	44–47	728.0 ± 24.44	656–736	3
2022	1+	22.9 ± 0.48	22–24	70.0 ± 3.56	64–80	5
	2+	29.3 ± 0.27	26–30	142.8 ± 5.34	80–174	48
	3+	33.5 ± 0.19	30–38	221.1 ± 5.28	142–408	74
	5+	42.7 ± 0.30	38–47	550.8 ± 12.19	344–912	40
	6+	49.8 ± 0.30	49–51	928.0 ± 18.79	902–958	3
В среднем	1+	26.1 ± 0.33	20–31	103.6 ± 4.08	44–198	79
	2+	29.7 ± 0.20	24–39	155.7 ± 3.19	70–330	293
	3+	35.0 ± 0.28	30–42	269.7 ± 8.21	142–584	119
	4+	38.4 ± 0.27	33–44	426.1 ± 20.33	240–676	34
	5+	42.8 ± 0.29	39–47	561.5 ± 18.52	344–912	43
	6+	49.8 ± 0.30	49–51	928.0 ± 18.79	902–958	3

95.6%, а в 2019 г. – 97.1% (Табл. 3). Высокая доля рыб этого поколения в первые два года наблюдений связана как с большими объемами вселения, так и с незначительным количеством выпущенных рыб в 2016 г. и отсутствием мероприятий по искусственному воспроизводству в 2018 г. В последующие годы исследований численность стерляди поколения 2017 г. оставалась высокой, а его доля в уловах составила 57.8% в 2020 г., 21.5% – в 2021 г. и 23.5% – в 2022 г. В целом, для формирования многочисленного поколения ежегодные объемы выпуска должны быть на уровне приемной емкости, которая в соответствии с биологическим обоснованием при вселении молоди навеской не менее 5 г для р. Молога определена в количестве 170 тыс. экземпляров.

В условиях р. Молога наибольший прирост длины у стерляди отмечается в первый год жизни. Через год после выпуска длина некоторых особей стерляди превышала 30 см, а масса – 198 г. Наиболее интенсивно выпущенная молодь росла в первые годы искусственного воспроизводства данного вида в р. Молога. Так, средняя длина годовиков от выпуска 2017 г. составила 28.3 см, 2019 г. – 23.7 см, 2020 г. – 22.3 см, 2021 г. – 22.9 см. Еще более значительные отличия отмечаются в весовом росте. Если в 2018 г. средняя масса годовиков была 133.5 г, то в 2020 г. она снизилась до 72.6 г, в 2021 г. составила 62.6 г, а в 2022 г. – 70 г. (Табл. 6).

Выявленные отличия в линейно-весовом росте рыб на первом году жизни, по-видимому, связаны со снижением их обеспеченности пищей в условиях роста численности популяции. В дальнейшем линейный ежегодный прирост рыб снижается до 3–6 см в год. В то же время на фоне замедления линейного роста отмечается интенсивный рост массы. В отдельные годы ежегодные приросты массы тела превышают 300–400 г. Даже несмотря на замедление роста стерляди в последние годы, его общий темп в р. Молога высок по сравнению с природными популяциями из рек Волга, Кама, Ока и водохранилищ Волжского каскада (Афанасьев, 1985; Афанасьев и Шурухин, 1987; Васянин, 1972; Гранин и др., 2020; Кузнецов, 1983). Он сопоставим с показателями для этого вида в среднем течении р. Ока, где также осуществляется искусственное воспроизводство стерляди (Быков и Палатов, 2019). Высокий темп роста «заводских» популяций в младших возрастных группах, а в особенности в первый год, связан с тем, что рыба, выращенная в бассейнах, имеет большие размеры и повышенную выживаемость (Быков, 2021).

### **Анализ митохондриальной ДНК**

Анализ митохондриальной ДНК выявил 23 различных мтДНК гаплотипа у 223 изученных особей (Табл. 7). Все гаплотипы характерны для стерляди волжского бассейна, для которого к настоящему времени описан 161 мтДНК гаплотип (Рис. 2) (Щербакова и др., 2022). Уникальных гаплотипов не обнаружено. В целом общее относительное гаплотипическое разнообразие ( $H_o$ ) у выпускаемой в р. Мологу молоди достаточно низкое – 0.10. При этом для природной популяции волжской стерляди относительное гаплотипическое разнообразие составляет 0.67 (Щербакова и др., 2022). Данные анализа более многочисленных выборок 2017 и 2019 годов выпуска показывают схожий результат – 0.19 и 0.12 соответственно. Данные за 2020 и 2021 годы из-за малой численности выборки недостоверны, но выловленные 5 особей 2021 года выпуска с единственным мтДНК гаплотипом говорят об инбредности выпускаемой молоди в этом году. В 2016 г., напротив, выпускаемая молодь была относительно более гетерогенной, чем выпуски в другие годы.

Наиболее часто в выборке 2017 года выпуска отмечены мтДНК гаплотипы № 77, № 61 и № 40, а 2019 года выпуска – № 11, № 71 и № 62 (Табл. 8). В то же время мтДНК гаплотип № 22 встретился только у особей, выпущенных в 2021 г., № 68 и № 137 – в 2019 г., № 75, № 83, № 144 и № 245 – в 2017 г., а № 82 – в 2016 г. Многочисленные группы мтДНК гаплотипов представляют собой потомство одной самки (поколение F1) или потомство от поколения F1 (поколение F2).

**Табл. 7.** Характеристика мтДНК гаплотипов стерляди реки Молога 2016–2021 годов выпуска.

Год выпуска	2016	2017	2019	2020	2021	Общее
Количество исследованных особей	14	89	112	3	5	223
Количество гаплотипов	8	17	13	3	1	23
Относительное гаплотипическое разнообразие	0.57	0.19	0.12	1.0	0.20	0.10

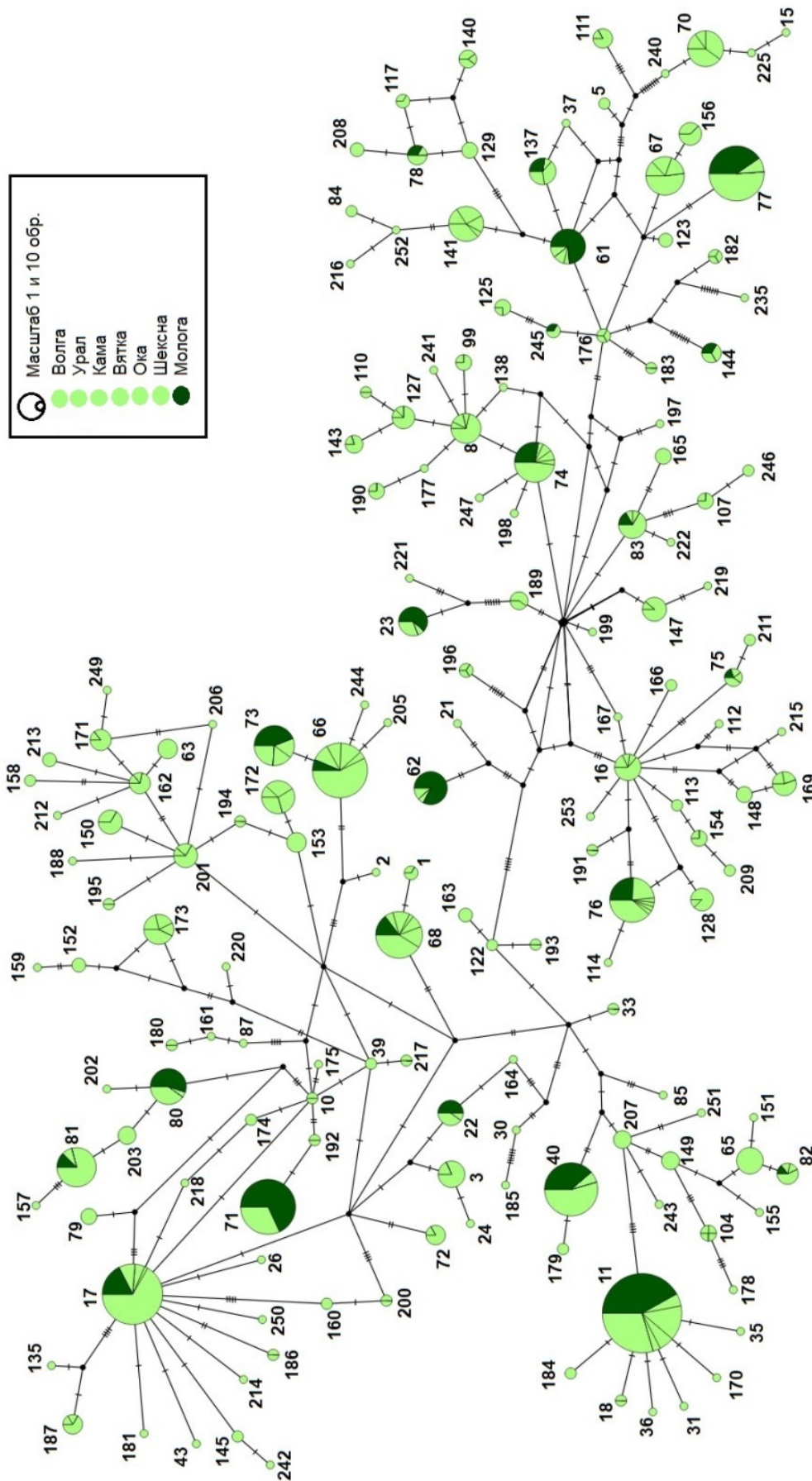


Рис. 2. Схема мтДНК гаплотипов стерляди Волго-Каспийского бассейна (светло-зеленый – гаплотипы, характерные для стерляди из рек Волга, Урал, Кама, Вятка, Ока, Шексна; темно-зеленый – гаплотипы, обнаруженные в р. Молога).

Табл. 8. Количество мтДНК-гаплотипов у стерляди р. Молога 2016–2021 гг. выпуска.

Год выпуска	№ мтДНК гаплотипа																				Всего			
	11	17	22	23	40	61	62	66	68	71	73	74	75	76	77	78	80	81	82	83		137	144	245
2016	–	–	–	–	2	–	–	2	–	–	4	2	–	–	1	1	1	–	1	–	–	–	–	14
2017	2	9	–	–	12	14	–	1	–	2	7	2	1	6	16	1	9	2	–	2	–	2	1	89
2019	39	1	–	8	2	–	14	–	5	32	–	3	–	2	1	–	1	1	–	–	3	–	–	112
2020	–	–	–	–	1	–	–	–	–	1	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	3
2021	–	–	5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5
Всего	41	10	5	8	17	14	14	3	5	35	11	7	1	8	19	2	11	3	1	2	3	2	1	223

### Анализ ядерной ДНК

Анализ ядерной ДНК по 14 микросателлитным локусам, как и ожидалось, не выявил специфических аллелей, характеризующих данную популяцию стерляди (Табл. 9). Все 14 локусов амплифицируются, не мономорфны, имеют от 4 до 22 аллелей на локус и характеризуются, в основном, высокой наблюдаемой гетерозиготностью ( $H_o$ ). В более чем 60% локусов (9 из 14) показатель наблюдаемой гетерозиготности имеет значения более 0.5. Наиболее высок этот показатель у локусов An 20 (0.871), AfuG112 (0.867) и Afu G41 (0.845). Наименьшая гетерозиготность выявлена у локусов AoxD234 (0.149), AfuG67 (0.188), LS39 (0.281), AfuG51 (0.333) и AfuG63 (0.363). Эти же локусы являются и малоаллельными (от 6 до 8 аллелей на локус), кроме самого многоаллельного локуса AoxD234. Уровень наблюдаемой гетерозиготности составил в среднем 0.567 с диапазоном от 0.149 (AoxD234) до 0.871 (An20). Остальные локусы показывают высокий уровень генетического разнообразия восстанавливаемой стерляди в р. Молога, что способствует лучшей адаптации к условиям обитания и экологической пластичности популяции в целом.

Сравнение выпусков разных лет по данным показателям продемонстрировало, что в выпусках 2017 и 2019 гг. наблюдаемая гетерозиготность меньше, чем ожидаемая, имеется некоторый дефицит гетерозигот, а индекс фиксации Райта принимает положительные значения (Табл. 10). В выпуске же 2016 г. значение наблюдаемой гетерозиготности превышало теоретически ожидаемую, а индекс фиксации Райта имел отрицательное значение. Как и по результатам анализа мтДНК, несмотря на небольшое количество выпущенных особей, выпуск 2016 г. оказался более полиморфным по отношению к выпускам других годов.

Кластерный анализ показателей ядерной ДНК для сравнения неоднородности выпускаемой стерляди трех различных годов выпуска дал четкое разделение на две группы (Рис. 3). В первую группу попали выпуски 2016 и 2017 гг. Обе выборки представлены смешением двух кластеров (синий и красный), а выпуск 2019 г. представлен смешением двух других кластеров (зеленый и красный) и образует вторую группу. Вместе с тем небольшая часть особей по генетическому профилю соответствует другому году выпуска. В выборке 2017 г. одна особь на 100%, а 4 особи – более чем на 50% (обозначены зеленым цветом в «синем кластере») ложатся в кластер выборки 2019 г. В то же время шесть особей 2019 г. (синий цвет в «зеленом кластере») генетически относятся к выборке 2017 г. Однако по размерно-весовым характеристикам и определенному по спилам возрасту они относятся к другому году выпуска. В целом, наличие различных кластеров в восстанавливаемой популяции стерляди р. Молога свидетельствует об имеющейся генетической разнородности, которая, конечно, гораздо меньше, чем у волжской популяции в целом, но достаточна для выживания локальной популяции отдельно взятой реки.

Табл. 9. Характеристика исследованных микросателлитных локусов стерляди р. Молога.

Локус	Число аллелей на локус	Диапазон пар нуклеотидов	Массовый аллель, пар нуклеотидов (в скобках – частота встречаемости)	Наблюдаемая гетерозиготность ( $H_o$ )	Ожидаемая гетерозиготность ( $H_e$ )
AoxD161	9	102–134	102 (0.52)	0.634	0.612
An20	10	145–181	177 (0.61)	0.871	0.870
AoxD165	13	164–202	176 (0.31)	0.574	0.525
AfuG51	8	232–268	252 (0.81)	0.333	0.321
AfuG41	16	197–257	229(0.20)	0.845	0.773
AoxD234	22	188–296	256(0.17)	0.149	0.157
AfuG112	19	195–291	207 (0.15) 215 (0.15) 223 (0.15)	0.867	0.871
AfuG174	6	139–163	147(0.9)	0.700	0.884
AfuG67	7	180–204	188(0.7)	0.188	0.197
AfuG63	6	104–152	132(0.9)	0.363	0.359
LS39	7	115–139	124(0.4) 127(0.5)	0.281	0.278
LS19	4	134–143	137(0.8)	0.537	0.572
Aox45	17	108–159	129(0.19)	0.796	0.861
LS68	16	177–253	189 (0.13) 201 (0.13) 209 (0.13) 213 (0.13)	0.794	0.868

Табл. 10. Значения ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности стерляди р. Молога по всем локусам в разные годы выпуска молоди.

Год выпуска	$H_o$	$H_e$	F
2016	0.551	0.544	-0.049
2017	0.561	0.601	0.057
2019	0.587	0.601	0.035
Общая	0.567	0.582	0.014

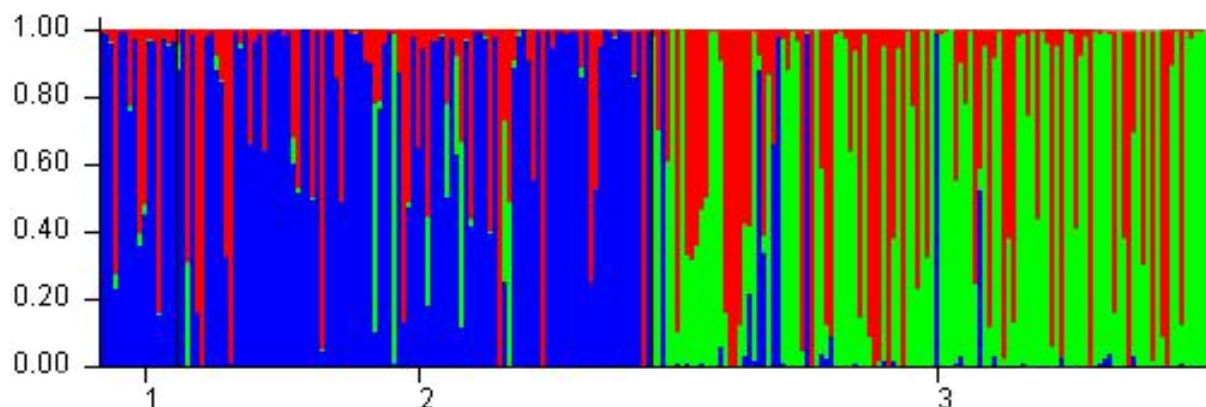


Рис. 3. Апостериорная вероятность принадлежности к кластерам стерляди р. Молога от выпусков 2016 (1), 2017 (2) и 2019 (3) гг.



## Заключение

В результате реакклиматизационных мероприятий стерлядь стала играть ведущую роль в иктиоценозе открытых медиальных участков р. Молога. Доля стерляди в общих уловах на русловых участках реки в 2018–2022 гг. варьировала в пределах 31.4–49.3% по численности и 26.0–64.0% по биомассе. Размерный, весовой и возрастной состав формируемой популяции в настоящее время определяется количеством выпускаемой в отдельные годы молоди стерляди, причем с ростом числа возрастных групп в популяции размерный и весовой состав уловов становится более разнообразным. Как и в других водных объектах, в р. Молога наиболее интенсивный линейный рост стерляди отмечается в первый год жизни, а в более старших возрастах повышается весовой рост.

Анализ митохондриальной ДНК выявил 23 различных мтДНК гаплотипа, характерных для стерляди волжского бассейна. Общее относительное гаплотипическое разнообразие выпускаемой в реку Мологу молоди невысоко (0.10), при этом у рыб, выпущенных в водоток в 2016 г., эта величина была заметно больше (0.57). МтДНК гаплотипы формирующейся популяции стерляди в р. Молога принадлежат к различным гаплогруппам, которые в основном характерны и многочисленны для волжской популяции стерляди. Анализ ядерной ДНК по 14 микросателлитным локусам не выявил в р. Молога специфических и не характерных для стерляди волжского бассейна аллелей. Уровень наблюдаемой гетерозиготности составил в среднем 0.567 и варьировал от 0.149 (AoxD234) до 0.871 (An20). По результатам анализа ядерной ДНК отмечена существенная дифференциация между выпусками 2016–2017 гг. и выпуском 2019 г. Следовательно, для формируемой популяции стерляди р. Молога характерна меньшая в сравнении с природными популяциями волжского бассейна генетическая разнородность особей.

Для формирования многовозрастной популяционной структуры стерляди с высокой численностью каждой возрастной группы необходимы ежегодные выпуски сеголеток данного вида навеской не менее 5 г в количестве 170 тыс. экземпляров ежегодно. При вселении молоди рыб в реку с целью увеличения генетического разнообразия популяции, улучшения адаптации к условиям обитания и повышения экологической пластичности рекомендуется использовать более генетически разнородных производителей.

## Список литературы

- Алтухов, Ю.П., 2001. Генетические последствия селективного рыболовства и рыбоводства. *Вопросы рыболовства* 4 (8), 562–603.
- Афанасьев, Ю.А., 1985. Закономерности изменчивости роста стерляди в условиях незарегулированной Волги в районе Чебоксарского водохранилища. *Сборник научных трудов ГосНИОРХ* 240, 73–85.
- Афанасьев, Ю.И., Шурухин, А.С., 1987. Морфологическая характеристика волжской и окской стерляди. *Сборник научных трудов ГосНИОРХ* 267, 62–81.
- Барминцева, А.Е., Мюге, Н.С., 2013. Использование микросателлитных локусов для установления видовой принадлежности осетровых (Acipenseridae) и выявления особей гибридного происхождения. *Генетика* 9, 1093–1105.
- Борисов, М.Я., Коновалов, А.Ф., Думнич, Н.В., 2019. Рыбы в Вологодской области. Порт-Апрель, Череповец, Россия, 128 с.
- Быков, А.Д., 2021. Рост и размерно-возрастная структура стерляди реки Ока. *Труды ВНИРО* 183, 49–60.
- Быков, А.Д., Бражник, С.Ю., 2022. Современное состояние запасов и искусственного воспроизводства стерляди в России. *Вопросы рыболовства* 3, 5–30.
- Быков, А.Д., Палатов, Д.М., 2019. Биология стерляди *Acipenser ruthenus* среднего течения Оки. *Труды Окского государственного природного биосферного заповедника* 38, 103–137.

- Васянин, К.И., 1972. Стерлядь. *Труды Татарского отделения ГосНИОРХ* 12, 146–151.
- Гранин, А.В., Шакирова, Ф.М., Таиров, Р.Г., Горшков, М.А., Калайда, А.Э. и др., 2020. Рост стерляди *Acipenser ruthenus* L. Куйбышевского водохранилища (по материалам 2012–2019 гг.). *Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство* 3, 40–47.
- Зеленецкий, Н.М., 2006. Об изменении ихтиофауны Дарвинского заповедника за 60-летний период. *Труды Дарвинского государственного природного биосферного заповедника* 16, 188–193.
- Игнашев, А.А., Борисов, М.Я., 2022. Рост и размерно-возрастная структура стерляди (*Acipenser ruthenus* L.) р. Молога Вологодской области в условиях ее реакклиматизации. *Материалы докладов X Международной научно-практической конференции молодых ученых и специалистов «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса»*. ВНИРО, Москва, Россия, 42–44.
- Коновалов, А.Ф., Коновалов, Ф.Я., 2016. Промысел осетровых рыб в реках Вологодской области в XVI–XX веках. *Вопросы рыболовства* 2, 148–164.
- Кузнецов, В.А., 1983. Морфофизиологическая характеристика стерляди Нижнекамского водохранилища. *Экология* 1, 89–91.
- Мюге, Н.С. Барминцева, А.Е., Расторгуев, С.М., Мюге, В.Н., Барминцев, В.А., 2008. Полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК восьми видов осетровых и разработка системы ДНК-идентификации видов. *Генетика* 7, 913–919.
- Правдин, И.Ф., 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). Пищевая промышленность, Москва, Россия, 376 с.
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология, 2015. Герасимов, Ю.В. (ред.). Филигрань, Ярославль, Россия, 418 с.
- Шестакова, Л.Г., 2007. Река Молога. Воробьев, Г.А. (ред.), *Природа Вологодской области*. Издательский дом Воложанин, Вологда, Россия, 144–145.
- Щербакова, В.Д., Барминцева, А.Е., Мюге, Н.С., 2022. Дифференциация стерляди (*Acipenser ruthenus* L., 1758) Европы и Западной Сибири по данным митохондриальной ДНК. *Материалы докладов X Международной научно-практической конференции молодых ученых и специалистов «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса»*. ВНИРО, Москва, Россия, 151–154.
- Ivanova, N.V., Dewaard, J.R., Hebert, P.D.N., 2006. An inexpensive, automation friendly protocol for recovering high quality DNA. *Molecular Ecology Notes* 6, 998–1002.
- Leigh, J.W., Bryant, D., 2015. PopART full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution* 6 (9), 1110–1116.
- Peakall, R., Smouse, P.E. 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6, 288–295.
- Pritchard, J.K., Stephens, M., Donnelly, P., 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155, 945–959.

## References

- Afanasiev, Yu.A., 1985. Zakonomernosti izmenchivosti rosta sterlyadi v usloviyakh nezaregulirovannoi Volgi v rayone Cheboksarskogo vodokhranilishcha [Patterns of changes in the growth of sterlet in the conditions of the unregulated Volga in the area of Cheboksary reservoir]. *Sbornik nauchnyh trudov GosNIORH [Collection of scientific papers of State Research Institute of Lake and River Fisheries]* **240**, 73–85. (In Russian).
- Afanasiev, Yu.I., Shurukhin, A.S., 1987. Morfologicheskaya kharakteristika volzhskoi i okskoi sterlyadi [Morphological characteristics of the Volga and Oka sterlet]. *Sbornik nauchnyh trudov GosNIORH [Collection of scientific papers of State Research Institute of Lake and River Fisheries]* **267**, 62–81. (In Russian).
- Altukhov, Yu.P., 2001. Geneticheskie posledstviya selektivnogo rybolovstva i rybovodstva [Genetic consequences of selective fishing and fish farming]. *Voprosy rybolovstva [Problems of Fisheries]* **4** (8), 562–603. (In Russian).
- Barmintseva, A.E., Mague, N.S., 2013. Ispol'zovanie mikrosatellitnykh lokusov dlya ustanovleniya vidovoi prinadlezhnosti osetrovyykh (Acipenseridae) i vyiavljeniya osobei gibridnogo proiskhozhdeniya [The use of microsatellite loci for identification of sturgeon species (Acipenseridae) and hybrid forms]. *Genetica [Russian Journal of Genetics]* **9**, 1093–1105. (In Russian).
- Borisov, M.Ya., Konovalov, A.F., Dumnich, N.V., 2019. Ryby v Vologodskoy oblasti [Fishes in the Vologda Oblast]. Port-Aprel', Cherepovets, Russia, 128 p. (In Russian).
- Bykov, A.D., 2021. Rost i razmerno-voznrastnaya struktura sterlyadi reki Oka [Growth and size-age structure of the Oka river sterlet]. *Trudy VNIRO [Proceedings of the All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography]* **183**, 49–60. (In Russian).
- Bykov, A.D., Brazhnik, S.Yu., 2022. Sovremennoe sostoyanie zapasov i iskusstvennogo vosproizvodstva sterlyadi v Rossii [The current state of stocks and artificial reproduction of Sterlet in Russia]. *Voprosy rybolovstva [Problems of Fisheries]* **3**, 5–30. (In Russian).
- Bykov, A.D., Palatov, D.M., 2019. Biologiya sterlyadi *Acipenser ruthenus* srednego techeniya Oki [Biology of the sterlet *Acipenser ruthenus* in the middle reaches of the Oka]. *Trudy Okskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika [Proceedings of the Oka Nature Reserve]* **38**, 103–137. (In Russian).
- Granin, A.V., Shakirova, F.M., Tairov, R.G., Gorshkov, M.A., Kalaida, A.Ye. et al., 2020. Rost sterlyadi *Acipenser ruthenus* L. Kuibyshevskogo vodokhranilishcha (po materialam 2012–2019 gg.) [Growth of the sterlet *Acipenser ruthenus* L. of the Kuibyshev Reservoir (based on materials of 2012–2019)]. *Vestnik AGTU. Seriya: Rybnoe khozyaistvo [Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry]* **3**, 40–47. (In Russian).
- Ignashev, A.A., Borisov, M.Ya., 2022. Rost i razmerno-voznrastnaya struktura sterlyadi (*Asipenser ruthenus* L.) r. Mologa Vologodskoi oblasti v usloviyakh eyo reakklimatizatsii [Growth and size-age structure of the sterlet (*Asipenser ruthenus* L.) Mologa river of the Vologda Oblast in the conditions of its reaclimatization]. *Materialy dokladov X Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii molodykh uchyonnykh i specialistov "Sovremennyye problemy i perspektivy razvitiya rybokhozyaistvennogo kompleksa" [Report materials of the X International Scientific and Practical Conference of Young Scientists and Specialists "Modern problems and prospects for the development of the fisheries complex"]*. All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), Moscow, Russia, 42–44. (In Russian).
- Ivanova, N.V., Dewaard, J.R., Hebert, P.D.N., 2006. An inexpensive, automation friendly protocol for recovering high quality DNA. *Molecular Ecology Notes* **6**, 998–1002.



- Konovalov, A.F., Konovalov, F.Ya., 2016. Promysel osetrovyykh ryb v rekakh Vologodskoi oblasti v XVI–XX vekakh [Fishing for sturgeons in the rivers of the Vologda Oblast in the XVI–XX centuries]. *Voprosy rybolovstva* [Problems of Fisheries] **2**, 148–164. (In Russian).
- Kuznetsov, V.A., 1983. Morfofiziologicheskaya kharakteristika sterlyadi Nizhnekamskogo vodokhranilishcha [Morphophysiological characteristics of the sterlet of the Nizhnekamsk Reservoir]. *Ekologiya* [Russian Journal of Ecology] **1**, 89–91. (In Russian).
- Leigh, J.W., Bryant, D., 2015. PopART full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution* **6** (9), 1110–1116.
- Mugue, N.S., Barmintseva, A.E., Rastorguev, S.M., Mugue, V.N., Barmintsev, V.A., 2008. Polimorfizm kontrol'nogo regiona mitohondrial'noi DNK vos'mi vidov osetrovyykh i razrabotka sistemy DNK-identifikatsii vidov [Polymorphism of the mitochondrial DNA control]. *Genetika* [Russian Journal of Genetics] **7**, 913–917. (In Russian).
- Peakall, R., Smouse, P.E. 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* **6**, 288–295.
- Pravdin, I.F., 1966. Rukovodstvo po izucheniyu ryb [Guide to the study of fish]. Pishchevaya promyshlennost', Moscow, Russia, 376 p. (In Russian).
- Pritchard, J.K., Stephens, M., Donnelly, P., 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* **155**, 945–959.
- Ryby Rybinskogo vodokhranilishcha: populyatsionnaya dinamika i ekologiya [Fishes of the Rybinsk Reservoir: population dynamics and ecology], 2015. Gerasimov, Yu.V. (ed.). Filigran, Yaroslavl, Russia, 418 p. (In Russian).
- Shcherbakova, V.D., Barmintseva, A.E., Mugue, N.S., 2022. Differentsiatsiya sterlyadi (*Acipenser ruthenus* L., 1758) Evropy i Zapadnoi Sibiri po dannym mitohondrial'noi DNK [Differentiation of sterlet (*Acipenser ruthenus* L., 1758) of Europe and Western Siberia according to mitochondrial DNA data]. *Materialy dokladov X Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii molodykh uchyonykh i specialistov "Sovremennye problemy i perspektivy razvitiya rybokhozyaistvennogo kompleksa"* [Report materials of the X International Scientific and Practical Conference of Young Scientists and Specialists "Modern problems and prospects for the development of the fisheries complex"]. All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), Moscow, Russia, 154–154. (In Russian).
- Shestakova, L.G., 2007. Reka Mologa [The Mologa River]. Vorob'ev, G.A. (ed.), *Priroda Vologodskoi oblasti* [The nature of the Vologda Oblast]. Publishing House Vologzhanin, Vologda, Russia, 144–145. (In Russian).
- Vasyanin, K.I., 1972. Sterlyad' [Sterlet]. *Trudy Tatarskogo otdeleniya GosNIORH* [Proceedings of the Tatar branch of the All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography] **12**, 146–151. (In Russian).
- Zelenetsky, N.M., 2006. Ob izmenenii ikhtiofauny Darvinskogo zapovednika za 60-letnii period [On the change of the ichthyofauna of the Darwin Reserve over a 60-year period]. *Trudy Darvinskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika* [Proceedings of the Darwin State Natural Biosphere Reserve] **16**, 188–193. (In Russian).