



## Промысловые виды и их биология

# Полиморфизм контрольного региона мтДНК белуги на всем её ареале и проблемы сохранения генетического разнообразия вида на примере искусственного воспроизводства на Каспии

А.Е. Барминцева, В.Д. Щербаклова, А.С. Сафронов, Н.С. Мюге

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО»), проезд Окружной, 19, Москва, 105187  
E-mail: barm@vniro.ru

SPIN-код: А.Е. Барминцева – 6869–5100; В.Д. Щербаклова – 7931–7567; А.С. Сафронов – 2617–6501; Н.С. Мюге – 1916–2289

**Цель работы:** изучение популяционной структуры и генетической разнородности белуги для научно-обоснованного построения процесса искусственного воспроизводства вида.

**Научная новизна:** впервые представлены результаты изучения полиморфизма контрольного региона мтДНК белуги на всем её ареале и в ремонтно-маточных стадах белуги на ОРЗ Каспийского региона.

**Материалы и методы:** в работе использован материал, депонированный в УНУ «Биоресурсная коллекция ВБР» ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО». Секвенирование контрольного региона мтДНК проводили на генетических анализаторах ABI3500xL (Applied Biosystems, США). Дополнительно на ОРЗ проведён сбор и анализ рыбоводно-биологических показателей, материалов по искусственному нересту производителей в период с 2016 по 2021 гг.

**Результаты:** определены 100 различных митохондриальных гаплотипов длиной 614 п. н. у 246 особей белуги. Наибольшее количество гаплотипов встречается в каспийской популяции, наименьшее – в азовской. Общее для белуги гаплотипическое разнообразие составило  $Hd=0,983$ , стандартное отклонение 0,002, нуклеотидное разнообразие  $\pi=0,0138\pm 0,00712$ . Сравнение популяций показало высокую внутрипопуляционную и низкую межпопуляционную изменчивость. Наиболее выраженная генетическая дифференциация наблюдается между каспийскими и черноморскими популяциями белуги, в то же время дифференциации между популяциями Каспийского и Азовского морей не выявляется. Оценены и занесены в реестр производителей белуги такие рыбоводно-биологические характеристики как средняя масса, межнерестовый интервал, относительная и рабочая плодовитость, генеративный индекс и др. данные. Показано, что генетический полиморфизм белуг, используемых на ОРЗ для получения молоди, достаточно высок и обеспечивает формирование генетически разнообразного потомства, сравнимого с природной популяцией Каспийского моря.

**Практическая значимость:** данные используются при проведении генетического мониторинга и искусственного воспроизводства природной популяции белуги.

**Ключевые слова:** осетровые, белуга *Huso huso*, аквакультура, митохондриальный гаплотип, искусственное воспроизводство.

## Genetic polymorphism of mitochondrial DNA of beluga throughout its range and genetic monitoring of restocking in the Caspian Sea

Anna E. Barmintseva, Viktoria D. Shcherbakova, Alexandr S. Safronov, Nikolai S. Muge

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography («VNIRO»), 19, Okruzhnoy proezd, Moscow, 105187, Russia

**The purpose of the work:** to study the genetic structure and genetic heterogeneity inherent in various beluga populations for the competent construction of the restocking process of the species.

**Scientific novelty:** for the first time, the results of studying the genetic diversity of mtDNA control region of beluga in its entire range and brood stock of beluga in the SFF of the Caspian region are presented.

**Materials and methods:** the work uses material from the RNCRCM FGBNU VNIRO (Russian National Collection of Reference Genetic Materials). The mtDNA control region was sequenced using ABI3500xL genetic analyzers (Applied Biosystems, USA). The collection and analysis of fish-breeding and biological indicators, materials on artificial spawning of producers in the period from 2016 to 2021 was carried out, the effectiveness of crosses was assessed by the degree of development of eggs at the stage of 4 blastomeres.

**Results:** 100 different mitochondrial haplotypes with a length of 614 bp were identified in 246 beluga individuals. The largest number of haplotypes is found in the Caspian population, the smallest in the Azov one. The total haplotypic diversity for beluga was  $Hd=0.983$ , standard deviation 0,002, and nucleotide diversity  $\pi=0,0138\pm 0,00712$ . Comparison of populations showed high intra-population and low inter-population variability. There is no genetic differentiation between the beluga populations of the Caspian and Azov Seas, the most pronounced differentiation is between the Caspian and Black Sea belugas. Such fish-breeding and biological characteristics as average weight, inter-spawning interval, relative and working fertility, generative index, and other data were evaluated and entered into the register of beluga producers. It has been shown that the genetic polymorphism of belugas used in SFF to produce juveniles is sufficient for the formation of genetically diverse offspring.

**Practical significance:** the data are used in genetic monitoring and restocking of the natural beluga population.

**Keywords:** sturgeon, beluga *Huso huso*, aquaculture, mitochondrial haplotype, restocking.

## ВВЕДЕНИЕ

Белуга *Huso huso* (L., 1758) – проходная рыба семейства осетровых (Acipenseridae), самая крупная из всех ныне живущих пресноводных рыб, её масса может достигать более 1,5 тонн [Завьялов и др., 2010]. Распространена в Азовском, Чёрном и Каспийском морях и ранее заходила на нерест в такие крупные реки как Волга, Кура, Терек, Урал, Дунай, Днепр, Днестр, Дон, Кубань [Берг, 1948; Емтыль, Иваненко, 2002].

До середины XX века белуга встречалась также в Адриатическом море, откуда входила для нереста в р. По. На сегодняшний день данная популяция считается вымершей [Boscari et al., 2021].

Наибольшие уловы белуги наблюдались в начале XX века и доходили до 10–15 тыс. т, тогда же и были подорваны промысловые запасы белуги Каспийской популяции [Зонн, 2004]. Как и для большинства видов осетровых, природные популяции белуги с начала 90-х гг. прошлого столетия находятся практически на грани исчезновения в связи с чрезмерной антропогенной нагрузкой и потерей привычной среды обитания – возможности миграции к историческим естественным местам нереста [Ходоревская, 2015].

На сегодняшний день белуга находится в статусе особо ценного вида водных биоресурсов и запрещена к промыслу, за исключением научно-исследовательских и целей искусственного воспроизводства. Вид включён в Красный список МСОП со статусом EN A2d (вид в угрожаемом состоянии с резко сокращающейся численностью в результате эксплуатации) и занесён в Приложение II СИТЕС (Конвенция ООН «О международной торговле видами дикой фауны и флоры, находящимися под угрозой уничтожения»<sup>1</sup>).

Каспийская половозрелая белуга ещё вылавливается в период нерестовой миграции в устье р. Урал для целей искусственного воспроизводства в количестве не более 1–3 штук и не каждый год, но естественный нерест в последние годы не был отмечен как в Волге [Ходоревская, 2015], так и в Урале [Исбеков и др., 2018; Ким и др., 2018]. Доля рыб заводского происхождения в уловах молоди Северного Каспия составляет около 98% [Васильева и др., 2012].

Азовская популяция белуги занесена в Красную книгу РФ [2021], так как её численность угрожающе мала, она практически не встречается в мониторинговых уловах, и её численность поддерживается только за счёт искусственного воспроизводства популяции

на заводах, расположенных в Краснодарском крае [Алимова и др., 2022], но акцент смещён на воспроизводство менее ценных видов, таких как стерлядь [Полин и др. 2023]. Азовская белуга в первый-второй год жизни уходит в Чёрное море на нагул, где кормовая база лучше соответствует потребностям этой крупной рыбы и возвращается уже только в половозрелом возрасте [Котельникова, 1964].

Численность черноморской популяции белуги невелика, она также нуждается в охране и мероприятиях по искусственному воспроизводству естественных популяций. Восстановлением черноморской популяции, в основном, занимаются страны ЕС, такие как Румыния, Болгария и др., а также Турция и Грузия.

В настоящий момент искусственное воспроизводство в нашей стране является основным источником пополнения природных популяций осетровых. Ежегодно рыбоводные заводы, расположенные на Нижней Волге, производят выпуск 32–34 миллионов мальков осетровых [Анохина, Зайцев, 2018], среди которых белуга, русский осётр, севрюга и стерлядь. При этом в маточных стадах ОРЗ региона численно преобладают производители русского осетра (85%), малую долю составляют белуга (8%), севрюга (4%) и стерлядь, содержащаяся только на Лебяжьем ОРЗ (3%). Среди выпускаемой молоди также преобладают мальки русского осетра – 33,7 млн экз. (90,8% выпуска), стерляди – 2,359 млн экз. молоди (6,2%), белуги – 1,008 млн экз. молоди (2,6%), севрюги – 0,171 млн экз. (0,4%) (данные по выпуску 2020 г.).

Преобладание в выпусках молоди русского осетра связано с тем, что осетровым заводам удалось наиболее эффективно сформировать маточные стада именно этого вида, успешно domestцировать большое число рыб, изъятых из природы, наладить процесс содержания производителей, получения половых продуктов, инкубации и подращивания молоди и другие рыбоводные технологические процессы.

Объём выпускаемой молоди белуги в реки бассейна Каспийского моря в 80-х гг. прошлого века составлял 18 млн штук в России, 3 млн мальков в Казахстане и по 1,5 млн мальков в Азербайджане и Иране [Лепилина и др., 2010]. Однако, уже в начале этого века объём выпуска резко сократился [Ходоревская, Калмыков, 2012]. В последние десятилетия вылавливать достаточно крупных особей для заготовки маточных стад стало невозможно, но рыбоводам ОРЗ удалось наладить выращивание белуги «от икры» и подобрать оптимальные условия для рыб, в результате чего половое созревание белуг в искусственных условиях происходит на 2–3 года раньше, чем в естественных [Тяпугин, 2006; Судакова и др., 2018].

<sup>1</sup> <https://www.cites.org/eng/app/appendices.php>

В данной работе мы представляем данные по анализу контрольного региона (Д-петли) мтДНК у 246 образцов белуги, собранных за последние 20 лет во всех водных бассейнах, где на сегодняшний день распространена белуга.

Исследование генетического полиморфизма белуги маточных стад, так же как и анализ их рыбоводно-биологических производителей, имеет непосредственное значение как для разработки мер по охране и восстановлению природных популяций этого вида с учётом принципов природоохранной генетики [DeSalle et al., 2004], так и для развития аквакультуры этого вида.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Образцы для настоящей работы были собраны в период с 2002 по 2022 гг. Пробы отбирали прижизненным методом, отрезая фрагмент спинного или грудного плавника, без вреда для жизни рыбы. Образцы фиксировали 96%-ным этиловым спиртом на местах сбора материала. Все взятые образцы были занесены и хранятся в настоящее время в Российской Национальной Коллекции Эталонных Генетических Материалов (РНКЭГМ) «ВНИРО» (Свидетельство об официальной регистрации базы данных № 2006620351),<sup>2</sup> где каждому образцу присваивается индивидуальный идентификационный номер. С 2023 г. РНКЭГМ ФГБНУ «ВНИРО» включена в УНУ «Биоресурсная коллекция ВБР»<sup>3</sup> ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО».

В работе исследован контрольный регион мтДНК 246 образцов белуги, собранных из Каспийского (р. Волга, Урал), Азовского (р. Дон) и Чёрного морей (р. Дунай, Днепр, Днестр). Выборки составлялись таким образом, чтобы максимальное число рыб имело естественное происхождение, а исследованные аквакультурные особи были в прошлом domestцированы из природных популяций. Исследованный материал представлен в табл. 1.

Выделение ДНК из плавников осетровых рыб проводили на адсорбционных колонках PALL 5051 (AcroPrep™ 96 1 ml filter plate with 1.0 µm Glass Fibermedia, natural housing) в соответствии с протоколом Канадского центра по штрихкодированию ДНК [Ivanova et al., 2006].

Амплификация контрольного региона митохондриальной ДНК (Д-петля) проводилась с использованием праймеров DL651 и M13AHR3 по ранее опубликованному протоколу [Мюге и др., 2008]. Секвенирование

**Таблица 1.** Характеристика исследованного материала белуги из природных популяций

**Table 1.** Characteristics of the studied beluga from natural populations

№	Популяция	Место отбора проб	Количество образцов, шт.
1	Каспийская	Каспийское море, р. Урал, р. Волга	149
2	Азовская	Азовское море, р. Дон	31
3	Черноморская	Чёрное море, р. Дунай, р. Днепр, р. Днестр	66
Итого			246

проводилось 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) согласно инструкции производителя.

Анализ и выравнивание последовательностей проводились с помощью биоинформационного пакета программ SeqMan®.ver.12.0. DNASTAR. (Madison, WI, США). Гаплотипическая сеть построена в программе PopART [Leigh, Bryant, 2015], анализ межпопуляционной изменчивости проводился методом AMOVA, реализованным в программе Arlequin v.3.5 [Excoffier, Lischer, 2010]. Анализ попарных расстояний (mismatch distribution), гаплотипическое разнообразие (*Hd*) и стандартное отклонение (*Sd*) посчитаны в программах Arlequin и DNAsp 5.10.1 [Rozas, 2009].

Проведение генетического мониторинга стад белуги на ОРЗ каспийского региона, помимо отбора генетических образцов, также включало сбор рыбоводно-биологических показателей. Проведён анализ материалов по искусственному нересту производителей маточных стад в период с 2016 по 2021 гг., сформированных на заводах как domestцированных (отловленных из естественной среды), так и аквакультурного происхождения (выращенных в заводских условиях от икры в ремонтных стадах на трёх ОРЗ Каспийского филиала ФГБУ «Главрыбвод» (КОРЗ – Кизанский ОРЗ, СОРЗ – Сергиевский ОРЗ, АОРЗ – Александровский ОРЗ). Самок оценивали по следующим биологическим показателям: возрасту (либо продолжительности domestцикации), массе тела, плодовитости (рабочей, относительной и величине оосоматического индекса), доле самок, продуцирующих икру рыбоводного качества. Результативность скрещиваний оценивали по степени развития икры на стадии 4-х бластомеров – оплодотворяемости икры [Детлаф и др., 1981]. Количество самок белуги, рыбоводно-биологические характеристики которых использованы в статье, приведено в табл. 2.

<sup>2</sup> <http://elib.vniro.ru/lib/document/DB8/ADC5F95B-3FA8-4432-BAD2-1A4B34A14C6A/>

<sup>3</sup> <https://ckp-rf.ru/catalog/usu/3990221/>

Таблица 2. Объём исследованного материала белуги на осетровых рыбоводных заводах Каспия

Table 2. Volume of studied beluga at sturgeon fishfarms in the Caspian Sea

ОРЗ	Год исследований				
	2016	2018	2019	2020	2021
АОРЗ	4	8	15	22	25
КОРЗ	3	5	5	3	6
СОРЗ	4	6	9	20	12
Всего	11	19	29	45	43

Для определения происхождения молоди сравнивались генетические профили (гаплотип мтДНК и результаты генотипирования по 6 микросателлитным локусам) производителей и молоди, выловленной на нагульных участках северного Каспия [Мюге и др., 2016].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Природный полиморфизм контрольного региона мтДНК белуги*

Нами исследованы последовательности контрольного региона мтДНК 246 особей белуги различного происхождения, а также белуг, депонированных в Genbank NCBI. Выявлены 100 различных митохондриальных гаплотипов, различающихся между собой точечными однонуклеотидными заменами, а также изменчивостью в участке полицитозина (Cn), содер-

жащего в разных гаплотипах от 4 до 11 оснований цитозина. Всего в пределах фрагмента длиной 614 п. н. выявлены 110 полиморфных сайтов. Из 100 выявленных гаплотипов четыре являются общими для всех исследованных популяций и 15 – между двумя популяциями, остальные представлены только в одной локальной популяции. Для азовской популяции белуги определено 16 мтДНК гаплотипов, для черноморской – 50, и самая многочисленная выборка гаплотипов определена для каспийской популяции белуги – 57. Распределение гаплотипов по популяциям показано в табл. 3.

Общее для белуги гаплотипическое разнообразие составило  $Hd=0,983$ , стандартное отклонение  $0,002$ , нуклеотидное разнообразие  $\pi=0,0138\pm 0,00712$ .

Характеристика генетической изменчивости для каждой популяции приведена в табл. 4.

Таблица 3. Распределение выявленных гаплотипов белуги в исследованных природных популяциях

Table 3. Distribution of the identified beluga haplotypes in the studied natural populations

№ Нар	CASPIAN	AZOV	BLACK	№ Нар	CASPIAN	AZOV	BLACK
1	3	1		51	2		2
2	2	2		52			3
3	9	2		53	2		
4		2		54			3
5		1		55	3		
6		1		56	1		
7	7			57	1		
8	1			58	1		
9	4			59	4		
10	4			60	2		9
11	2			61	1		3
12	2	1	7	62	5		
13		1	7	63	4		
14		2	1	64	4		
15	4	5	1	65	1		
16	11	2	7	66			10
17	1			67	2		

№ Неп	CASPIAN	AZOV	BLACK	№ Неп	CASPIAN	AZOV	BLACK
18			7	68	1		
19			2	69	1		
20			1	70			7
21	1		7	71			1
22	3		4	72			4
23	4		4	73			5
24			1	74			5
25			2	75			5
26	8		2	76			3
27	4	2		77			2
28			1	78			1
29			2	79			2
30	3	6	7	80			3
31			3	81			1
32		1	3	82			1
33	2			83			1
34	1			84			1
35	2			85			2
36	3			86			3
37	1			87			1
38	2			88			1
39			6	89	2		
40	2			90	1		
41	1			91	1		
42	2			92	1		
43	3			93	3		
44	1	1		94	3		
45	1			95			1
46	1			96		1	
47	2			97			2
48	2			98			1
49	2			99			1
50			7	100	2		

Таблица 4. Характеристика генетической изменчивости популяций белуги  
Table 4. Characteristics of the genetic variability of beluga populations

Популяция	Объём выборки, N	Число гаплотипов, H	Число переменных сайтов, S	Нуклеотидное разнообразие, π	Гаплотипическое разнообразие, h	Среднее число попарных различий между гаплотипами, Pi.
Азовская	31	16	45	0,0130±0,007	0,933± 0,026	7,85
Каспийская	149	57	60	0,0135±0,007	0,978± 0,003	8,16
Черноморская	167*	50	61	0,0140±0,007	0,974 ± 0,003	8,44

Примечание. \* – с учётом Genbank NCBI

**Таблица 5.** Парные значения вариации,  $F_{ST}$ , P-value для трёх популяций белуг  
**Table 5.** Pairwise values of variation,  $F_{ST}$ , P-value for three populations of beluga

Популяции	AMOVA, % вариации		$F_{ST}$	P-value
	Между популяциями	Внутри популяции		
Каспийская -Черноморская	2,36	97,64	0,0236	<b>0</b>
Азовская – Черноморская	1,6	98,4	0,01604	0,10811
Каспийская – Азовская	0,31	99,69	0,00308	0,308

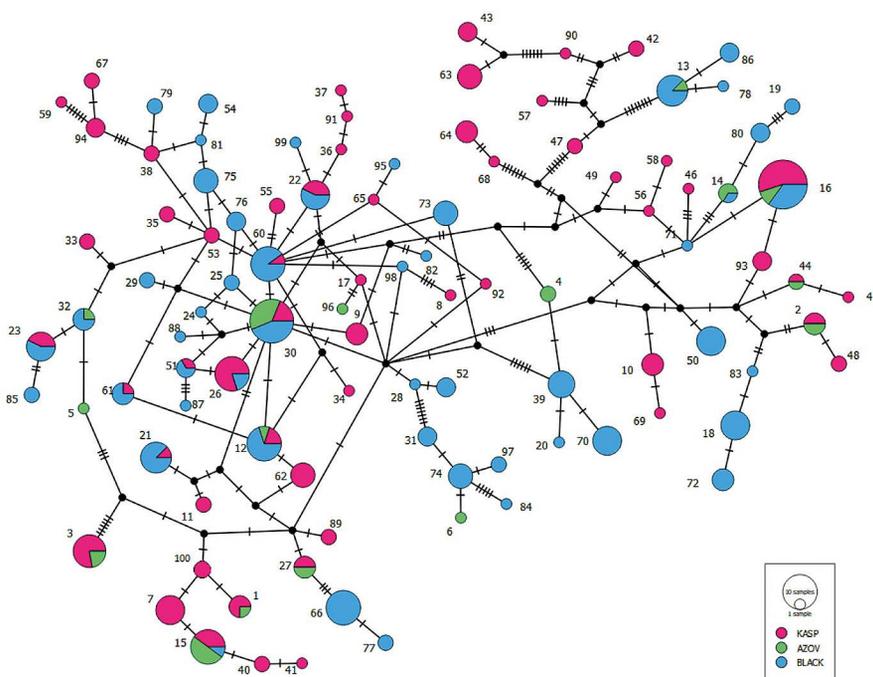
Примечание: жирным шрифтом в таблице отмечены достоверно значимые значения дифференциации.

Сравнение популяций (AMOVA), проведённое в программе Arlequine v.3.5.2.2, показало высокую внутрипопуляционную и низкую межпопуляционную изменчивость (см. табл. 5).

Генетическая дифференциация между популяциями белуги Каспийского и Азовского морей не выявляется (межпопуляционная изменчивость 0,31%,  $F_{ST}=0,00308$ ,  $p=0,308$ ), наиболее выраженная дифференциация между каспийскими и черноморскими белугами.

На основании полученных данных была построена сеть гаплотипического разнообразия популяций белуги (см. рис. 1).

На рис. 1 видно, что общие гаплотипы для двух или трёх популяций (такие как Hus30, Hus15, Hus12 и Hus16) являются наиболее массовыми, и можно предположить, что они являются предковыми для всех современных популяций белуги, сформированных ещё в то время, когда бассейн Чёрного, Азовского и Каспийского морей представлял единый водоём.



**Рис. 1.** Сеть гаплотипического разнообразия белуги из трёх природных популяций. Обозначения: синий – черноморская популяция; зелёный – азовская популяция; красный – каспийская популяция; кругами обозначены различные митохондриальные гаплотипы, размер круга зависит от количества особей, несущих данный гаплотип, цвет – принадлежность к определённой популяции, количество чёрточек на линии, связывающей два гаплотипа, соответствует количеству однонуклеотидных замен (мутаций), отличающих гаплотипы друг от друга

**Fig. 1.** The network of haplotypic diversity of beluga from three natural populations. Notes: blue – the Black Sea population; green – the Azov population; red – the Caspian population; circles indicate various mitochondrial haplotypes, the size of the circle depends on the number of individuals carrying this haplotype, color – belonging to a certain population, the number of dashes on the line connecting the two haplotypes corresponds to the number of single nucleotide substitutions (mutations) distinguishing haplotypes from each other

Гаплотип Nus30 программой DNAsp был назначен базальным гаплотипом, что также подтверждает его предковое происхождение для всего вида.

Гаплотипы, которые специфичны для какой-либо одной популяции, являются результатом накопления мутаций уже после разделения общего Понто-Каспийского бассейна на бассейны Каспийского и Чёрного морей. Поскольку гаплотипы каждого исследованного бассейна не образуют отдельных кластеров, можно предположить, что основное гаплотипическое разнообразие сформировалось в едином Понто-Каспийском бассейне и в дальнейшем распределилось в существующие ныне популяции. Отдельные гаплотипические веточки, сформированные гаплотипами из одного бассейна, определённо, сформировались уже после разделения единого Понто-Каспийского бассейна.

Характерно отсутствие гаплотипов, встречающихся только в Азовском море, а также отсутствие генетической дифференциации между популяциями Азовского и Каспийского морей. Обилие в Азове гаплотипов, характерных для Каспийского моря, может быть объяснено имевшими в прошлом массовыми перевозками оплодотворённой икры белуги из Каспийского региона. Построенные в бассейне Азовского моря ОРЗ из-за наступившего в 1960-х гг. коллапса азовской популяции белуги с самого начала своего функционирования в большей мере выполняли план по выпуску молоди за счёт трансбассейновых перевозок. Всего в XX веке в бассейн Азовского моря выпустили 18 млн шт. азовской белуги и 38 млн шт. каспийской белуги [Макаров, Баландина, 2000].

С другой стороны, отсутствие специфичных гаплотипов для Азовского моря объясняется биологией самого вида. Азовская белуга нагуливается в бассейне Чёрного моря и может быть там выловлена и идентифицирована как черноморская белуга, однако размножается она в реках, впадающих в Азовское море. Поэтому, если белуга не выловлена в устье р. Дон при заходе на нерест, то при нагульных миграциях её происхождение может быть установлено не точно.

В то же время поддержание популяции белуги Чёрного моря происходит за счёт как естественного, так и искусственного воспроизводства на р. Дунай, и данные о трансбассейновых перевозках отсутствуют. Это подтверждается высокой степенью уникальности гаплотипического разнообразия белуг Чёрного моря и их отличиями от рыб Каспийского бассейна.

Основным фактором, приведшим к смешиванию гаплотипов, безусловно, является преднамеренная интродукция рыб из Каспийского в Азово-Черноморский

бассейн. Подобные вселения белуг происходили без контроля природоохранной генетики, что привело к загрязнению исходного гаплотипического разнообразия рыбами, нуклеотидные последовательности которых являлись чужеродными для данного местообитания. Также в литературе приводится информация, что выживаемость выпущенных в Азовское море мальков каспийской белуги существенно ниже выживаемости азовской молоди [Горбачева, Воробьева, 1979; Горбачева и др., 1981].

В состоянии критически низкой численности всех природных популяций белуги необходимо тщательно следить за происхождением производителей и выпускать только молодь, полученную от domesticированных особей локального происхождения.

### *Генетический мониторинг искусственного воспроизводства белуги на осетровых рыбободных заводах Нижней Волги*

Согласно расчётной оценке кормовой обеспеченности Северного Каспия для осетровых рыб до начала 90-х гг. прошлого века соблюдалось следующее оптимальное соотношение видов при выпуске молоди: белуги – 10%, русского осетра – 60%, севрюги – 30% [Ходоревская, 2015]. Далее в выпусках это соотношение всё более смещалось в сторону увеличения доли молоди русского осетра, при этом сохранялся естественный нерест и научный лов, главным образом, севрюги. К моменту настоящих наблюдений с 2015 по 2022 гг. выпуски внутри этой тройки видов перераспределились следующим образом: молодь белуги – 2%, молодь русского осетра – 97,5%, молодь севрюги – 0,5%. Изучив состав РМС на каспийских и волжских ОРЗ, можно констатировать, что другого распределения не могло получиться.

Сравнивая маточное поголовье, сформированное на ОРЗ преимущественно из природных производителей, адаптированных к искусственным условиям содержания (первое поколение доместикации), становится очевидным, что безусловным лидером является русский осётр, производители которого составляют 96% от общего количества половозрелой рыбы на заводах (см. рис. 2).

Так как формирование маточных стад на заводах Нижней Волги шло преимущественно за счёт заготовки природных производителей, преобладание в них русского осетра связано с широкими адаптивными возможностями этого вида, особенно в плане трофических предпочтений, что обеспечило высокую выживаемость природных производителей в процессе их одомашнивания в сравнении с белугой и особенно с севрюгой.

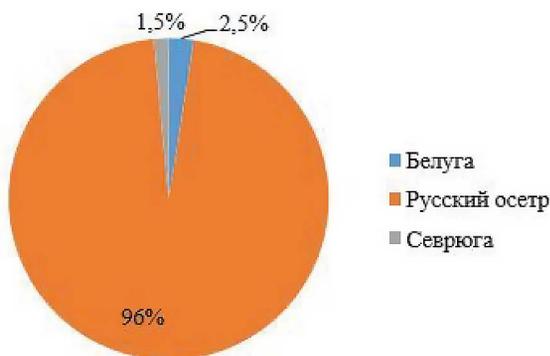


Рис. 2. Видовой состав маточного поголовья осетровых рыб на Волжско-Каспийских ОРЗ

Fig. 2. Species composition of the broodstock of sturgeon fish in the Volga-Caspian SRP

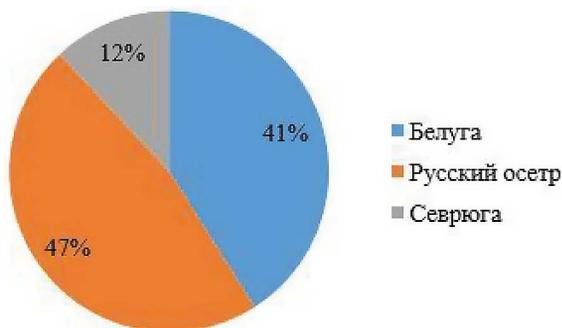


Рис. 3. Видовой состав ремонтного стада осетровых рыб на Каспийских ОРЗ

Fig. 3. Species composition of the recruit stocks in the Caspian SRP

Таблица 6. Суммарное количество производителей белуги, созревающее ежегодно на 4-х Прикаспийских ОРЗ за 7 лет

Table 6. The total number of beluga producers maturing annually in 4 Caspian SFF for 7 years

Год исследования	Общее количество производителей, экз.	
	самки	самцы
2015	14	11
2016	18	20
2017	18	23
2018	31	25
2019	37	28
2020	50	35
2021	49	40
Итого	217	182

Таким образом, в ближайшие годы для увеличения количества молоди белуги и севрюги в выпусках у ОРЗ просто нет ресурсов – достаточного числа производителей.

На ОРЗ ФГБУ «Главрыбвод» в 2021 г. в рамках Госзадания было выращено 1,854504 млн экз. молоди белуги и 0,247325 млн экз. молоди севрюги. Средняя масса молоди белуги (4,5 г) превышала стандартную навеску (3 г), что делает её менее доступной для потребления хищными видами рыб.

Несколько лучше обстоит ситуация с ремонтными стадами неполовозрелых особей этих видов, однако и здесь предпочтение отдано русскому осетру (рис. 3).

За 7 лет исследования в нерестовых кампаниях каспийских осетровых рыбоводных заводов в создании нерестовых пар участвовали 165 самок и 137 самцов белуги. При этом число участвующих в нересте рыб ежегодно незначительно, но увеличивается (см. табл. 6).

В процессе адаптации особей белуги обоих полов к условиям содержания в ОРЗ межнерестовые интервалы существенно сокращаются с 5–6 лет до 2–3 лет у самцов и до 3–4 лет у самок. Некоторые статистические рыбоводно-биологические характеристики зрелых самок белуги, используемых в нересте на ОРЗ, представлены в табл. 7. Из табл. 7 видно, что при использовании domesticiрованных производителей (на КОРЗ в 2020 и 2021 гг.) значения рабочей и относительной плодовитости самок, генеративный индекс, оплодотворяемость ооцитов были выше, чем у вступающих в нерестовую кампанию достигших полового созревания самок, выращенных в условиях ОРЗ.

Очевидно, с каждым годом доля самок заводского происхождения в маточных стадах будет только увеличиваться, так как заготовка производителей из естественных водных объектов не осуществляется, хотя ранее создание РМС считалось временной мерой на восстановительный период естественной популяции осетровых [Бурцев, 2015]. На сегодняшний день благодаря формированию ремонтно-маточных стад, в общей массе зрелых самок белуги соотношение одомашненных и выращенных групп за последние несколько лет изменилось в сторону преобладания последней, составляющей около 83% от числа участвующих в нерестовой кампании.

Абсолютные репродуктивные показатели domesticiрованных самок в целом соответствовали нормативным [Приказ Министерства ..., 2015]<sup>4</sup> и традиционно были выше, чем у самок, выращенных в условиях ОРЗ, в том числе из-за меньшей массы самок.

<sup>4</sup> <http://publication.pravo.gov.ru/document/0001202404010007>

Таблица 7. Рыбоводно-биологические характеристики самок белуги трёх ОРЗ Нижневолжского филиала ФГБУ «Главрыбвод» в период 2016–2021 гг.

Table 7. Fish-breeding and biological characteristics of beluga females of three SFF of the Nizhnevolzhsky branch FGBU «Glavrybvod» in the period 2016–2021

ОРЗ	Год нерестовой кампании	Доместицированная (Д) или РМС	Длительность доместикации или возраст, лет	Средняя масса созревающих рыб, кг	Плодовитость рабочая (Qp), тыс. шт.	Плодовитость относительная (Qo), тыс. шт./кг	Генеративный индекс (Q%), %	Соотношение самок и самцов при оплодотворении	Оплодотворяемость икры, %	Доля самок, от которых получена рыбоядная икра, %
АОРЗ	2016	Д	6–15*	80,4	286,3	3,7	7,2	1:2	84	50
	2017			64,95						
	2018	РМС	-/17*	80,5	311,1	3,9	8,9	от 1:2 до 1:3	47,8	50
	2019	Д/РМС	9/16*	77,2	326,1	4,4	10,4	от 1:1 до 1:2	67,8	55
	2020	РМС	-/16*	65,6	269	4,1	9,5	1:2–1:6	61	77
	2021	РМС	-/18*	80,1	358	4,5	10,9			
	<b>среднее</b>				<b>74,8</b>	<b>310,1</b>	<b>4,1</b>	<b>9,4</b>		<b>65,1</b>
СОРЗ	2016	РМС	-/16*	68,9	156,8	2,3	5,6	1:1	61,3	75
	2018				365	3,4	8,0	от 1:3 до 1:4	55,8	100
	2019	Д/РМС	11/17–19*	94,4	318	3,4	7,5	от 1:3 до 1:4	76,9	100
	2020	5/95 Д/РМС	14/20*	104,5	358,	3,5	8,7	1:3–1:4	51	80
	2021	17/83 Д/РМС	15/20*	146,5 99,8	590,7 394	4,0 4,5	11,9 9,1			
	<b>среднее</b>				<b>102,8</b>	<b>363,8</b>	<b>3,5</b>	<b>8,5</b>		<b>61,3</b>
КОРЗ	2020	Д	18/*	140,7	548	3,9	11,8	1:2–1:3	79	100
	2021	Д	17–21/*	128,2	681,6	5,3	14,3	от 1:1 до 1:3	81,1	100
	<b>среднее</b>				<b>134,5</b>	<b>614,8</b>	<b>4,6</b>	<b>13,05</b>		<b>80,05</b>

Примечания: КОРЗ – Кизанзский ОРЗ; СОРЗ – Сергиевский ОРЗ; АОРЗ – Александровский ОРЗ. \* – длительность доместикации / возраст указаны через слэш (/)

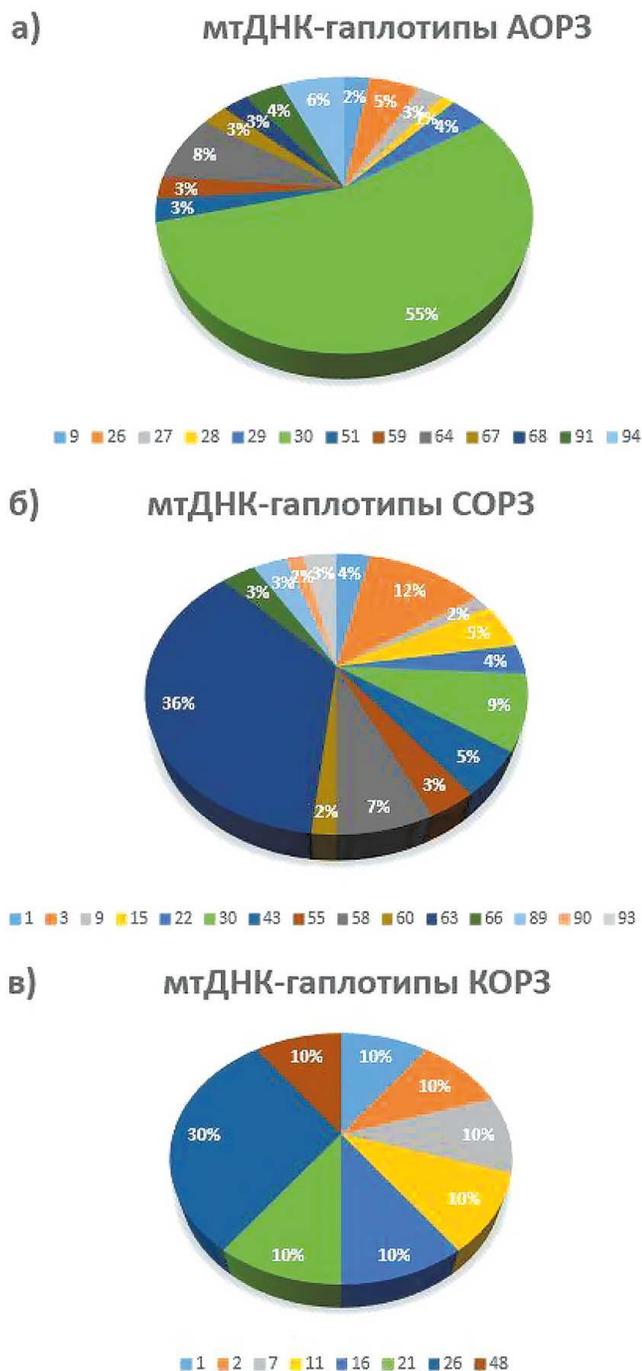
Следует отметить, что подобная тенденция наблюдается в течение ряда лет при постепенном улучшении некоторых показателей части самок (оплодотворяемость икры, рабочая плодовитость, выживаемость личинок) от первого созревания к повторному.

У исследованных производителей белуги, содержащихся на ОРЗ и участвовавших в нерестовых кампаниях, выявлены 38 различных мтДНК гаплотипов, что составляет 67% от всех известных для Каспийского бассейна мтДНК гаплотипов. Однако, распределение этих гаплотипов неравномерно от завода к заводу. Примеры распределения мтДНК гаплотипов по разным ОРЗ приведены на рис. 4 а-в.

Как видно из рис. 4, для каждого ОРЗ характерен определённый мажорный гаплотип созревших самок белуг искусственного (от икры) разведения, остальные гаплотипы распределены достаточно равномерно, хотя тоже включают белуг искусственного разведения. Для КОРЗ мажорным гаплотипом является HUShap26, для СОРЗ – HUShap63, для АОРЗ – HUShap30. Меж-

ду этими тремя заводами Нижневолжского филиала ФГБУ «Главрыбвод» всего 4 мтДНК гаплотипа встречаются одновременно на двух заводах, остальные – легко позволяют идентифицировать выпускаемую молодь и приписать её к определённому заводу. Дальнейший анализ по ядерным маркерам даёт возможность определять происхождение молоди до конкретной родительской пары.

Доля выпускаемой молоди белуги по сравнению с русским осетром на порядок меньше, поэтому и отлов молоди во время учётных морских съёмок затруднителен ввиду её малочисленности. За все годы наблюдений в морских рейсах по мониторингу молоди осетровых Каспийским филиалом ФГБНУ «ВНИРО» было выловлено всего несколько особей молоди белуги (1–2 экз. в сезон и то не в каждый), которые были приписаны к одному из рыбоядных заводов. Такие малые величины вылова не позволяют сделать ни статистических расчётов, ни научно-обоснованных выводов о выживаемости молоди, за исключением



**Рис. 4.** (а, б, в) – распределение мтДНК гаплотипов по трём ОРЗ за 2015–2021 гг. Легенда – номера мтДНК гаплотипов в реестре отдела молекулярной генетики ФГБНУ «ВНИРО»  
**Fig. 4.** Distribution of mtDNA haplotypes in beluga producers, participated in 2015–2021 in juvenile production in the three SFFs. Legend – mtDNA haplotype numbers in the registry of the Department of Molecular Genetics (VNIRO)

того, что вся пойманная молодь имела заводское происхождение.

В заключение необходимо отметить, что искусственное воспроизводство белуги находится в состо-

янии, близком к катастрофическому, и требуются неотложные меры по восстановлению природной популяции этого наиболее ценного вида красной рыбы. Если в 80-х гг. прошлого столетия белуга составляла примерно четверть от всей выпускаемой молодежи осетровых, то сейчас доля молодежи белуги в выпусках редко превышает 2%. В связи с этим увеличение РМС белуги и проведение генетического мониторинга с целью формирования генетически полноценной молодежи является первостепенной задачей, которая позволит не потерять природную популяцию белуги Каспийского моря.

### Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

### Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» на базе ЦКП «Рыбохозяйственная геномика»<sup>5</sup>.

### ЛИТЕРАТУРА

- Алимова А.Ш., Воробьева А.В., Гайдамаченко В.Н., Головинов И.В., Небесихина Н.А., Абросимова Е.Б. 2022. Оценка генетического разнообразия белуги (*Huso huso*) Азово-Черноморского бассейна на основании идентификации митохондриальных гаплотипов // Развитие и современные проблемы аквакультуры. Сб. науч. тр. II Межд. науч.-практ. конф., с. Дивноморское, 26.09–02.10.2022 г. Ростов-н/Д.: ОАО «ДГТУ-ПРИНТ». С. 12–14. DOI 10.23947/aquaculture.2022.12–14.
- Анохина А.З., Зайцев В.Ф. 2018. К вопросу о состоянии естественного и искусственного воспроизводства осетровых рыб в Волго-Каспийском бассейне // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. № 1. С. 111–117. DOI: 10.24143/2073-5529-2018-1-111-117.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран (в 3-х частях). М.-Л.: Изд-во АН СССР. Ч. 1. 467 с.
- Богущая Н.Г., Кияшко П.В., Насека А.М., Орлова М.И. 2013. Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 1. Рыбы и моллюски. СПб.-М.: Товарищество научных изданий КМК. 543 с.
- Бурцев И.А. 2015. Биологические основы и взаимосвязь товарной и пастбищной аквакультуры осетровых рыб. М.: ВНИРО. 196 с.
- Васильева Л.М., Смирнова Л.М., Юсупова А.З. 2012. К вопросу сохранения и восстановления запасов осетровых рыб в Волго-Каспийском бассейне // Юг России: экология, развитие. № 1. С. 40–44.

<sup>5</sup> <https://ckp-rf.ru/catalog/ckp/3579654/>

- Горбачева Л.Т., Воробьева О.А. 1979. Воспроизводство белуги на Дону // Осетровое хозяйство внутренних водоёмов СССР. Тез. и реф. II Всес. Совещ. 26.02.-02.03.79 г. Астрахань. С. 63–64.
- Горбачева Л.Т., Казакова Н.М., Воробьева О.А. 1981. Результаты интродукции икры каспийских осетровых в Азово-Донском районе // Тез. докл. обл. науч. конф. по итогам работы АзНИИРХа в X пятилетке. 31.03–02.04.1981 г. Ростов-н/Д.: АзНИИРХ, С. 192–194.
- Емтыль М.Х., Иваненко А.М. 2002. Рыбы юго-запада России. Краснодар: КубГУ. 340 с.
- Детлаф Т.А., Гинзбург А.С., Шмальгаузен О.И. 1981. Развитие осетровых рыб (созревание яиц, оплодотворение, развитие зародышей и предличинок). М: Наука. 224 с.
- Завьялов Е.В., Болдырев В.С., Ильин В.Ю., Лукьянов С.Б., Мосолова Е.Ю., Помазенко О.А., Попов Е.В., Ручин А.Б., Табачишин В.Г., Шляхтин Г.В., Якушев Н.Н. 2010. Рыбы севера Нижнего Поволжья. Саратов: СГУ им. Н.Г. Чернышевского. 336 с.
- Зонн И.С. 2004. Каспийская энциклопедия. М: Международные отношения. 464 с.
- Камелов А.К., Кадимов Е.Л., Асылбекова С.Ж., Искеков К.Б., Куликов Е.В. 2018. Современное состояние естественного воспроизводства осетровых рыб (Acipenseridae) в реке Урал // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. № 2. С. 81–88. DOI: 10.24143/2073-5529-2018-2-81-88
- Ким А.И., Асылбекова С.Ж., Кадимов Е.Л. 2018. Исследование естественного воспроизводства рыб реки Урал в Западно-Казахстанской области Республики Казахстан // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. № 4. С. 39–45. DOI: 10.24143/2073-5529-2018-4-39-45.
- Котельникова Т.Г. 1964. Мечение осетровых рыб в 1962 году // Аннотации работ, выполненных АзНИИРХ по плану исследований 1962 года. Ростов-н/Д.: С. 103–105.
- Красная книга Российской Федерации. 2021. 2-е изд. М.: ВНИИ Экология. 1128 с.
- Лепилина И.Н., Васильева Т.В., Абдусаматов А.С. 2010. Состояние запасов каспийских осетровых в многолетнем аспекте (литературный обзор) // Юг России: экология, развитие. № 3. С. 57–65.
- Макаров Э.В., Баландина Л.Г., Корниенко Г.Г., Реков Ю.И. 1998. Пути развития осетрового хозяйства в бассейне Азовского моря // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна. Сб. науч. трудов 1996–1997 гг. Ростов-н/Д.: АзНИИРХ. С. 192–207.
- Макаров Э.В., Баландина Л.Г. 2000. Пути развития осетрового хозяйства в бассейне Азовского моря // Матер. совещ. Воспроизводство рыбных запасов. Ростов-н/Д.: 28 сент.-2 окт. 2000 г. М.: ООО «Полимаг». С. 49–57.
- 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. Т. 44. № 7. С. 913–919.
- Мюге Н.С., Бурлаченко И.В., Барминцева А.Е., Базельюк Н.Н. 2016. Первые результаты Программы «Осетровые Каспия» – массовое генетическое мечение с целью мониторинга эффективности искусственного воспроизводства. // Тез. докл. Межд. совещ. WSCS по осетровым ISM-2016. Краснодар, 01–05.06.2016. Краснодар: Кубаньбиоресурсы. С. 72.
- Полин А.А., Шевченко В.Н., Суетников А.В. 2023. Темрюкский осетровый рыболовный завод. Искусственное воспроизводство осетровых в период с 1967 по 2022 год // Вестник Керченского ГМТУ. № 4. С. 79–87. DOI 10.26296/2619–0605.2023.4.4.007.
- Судакова Н.В., Микодина Е.В., Васильева Л.М. 2018. Смена парадигмы искусственного воспроизводства осетровых рыб (Acipenseridae) в Волжско-Каспийском бассейне в условиях дефицита производителей естественных генераций // Сельскохозяйственная биология. Т. 53. № 4. С. 698–711. DOI: 10.15389/agrobiology.2018.4.698rus
- Тяпугин В.В. 2006. Приручение производителей белуги естественной генерации один из способов ускоренного формирования репродуктивных стад. // Матер. 4-й междунар. научн.-практ. конф. Аквакультура осетровых рыб: достиж. и перспективы развития. М.: ВНИРО. С. 130–131.
- Ходоревская Р.П., Власенко А.Д., Судаков Г.А. 2011. Состояние запасов осетровых Каспийского бассейна и меры по их сохранению // Рыбоводство и рыбное хозяйство. № 11. С. 19–21.
- Ходоревская Р.П. 2015. Значение естественного нереста и искусственного осетроводства в формировании запасов осетровых Каспийского моря // Астраханский вестник экологического образования. № 2 (32). С. 74–89.
- Ходоревская Р.П., Калмыков В.А. 2012. Современное состояние популяции белуги в Волго-Каспийском рыбохозяйственном бассейне после запрета Российской Федерацией её промыслового изъятия // Вопросы рыболовства. Т. 13 № 4(52). С. 887–894.
- Boscari E., Marino I.A.M., Caruso C., Zane L., Congiu L., Gessner J., Lari M., Mugue N., Barmintseva A., Suci R., Onara D. 2021. Defining criteria for the reintroduction of locally extinct populations based on contemporary and ancient genetic diversity: The case of the Adriatic Beluga sturgeon (*Huso huso*) // Divers Distrib. V. 27. P. 816–827. DOI: 10.1111/ddi.13230
- DeSalle R., Amato G. 2004. The expansion of conservation genetics // Nature Rev Genet. № 5. P. 702–712. DOI: 10.1038/nrg1425
- Excoffier L., Lischer H. 2010. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. // Mol Ecol Resour. V. 10(3). P. 564–567. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x
- Ivanova N.V., de Waard J., Hebert P.D.N. 2006. An inexpensive, automation-friendly protocol for recovering high-quality DNA // Mol. Ecology Notes. V. 6. P. 998–1002. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2006.01428.x
- Leigh J.W., Bryant D. PopART: Full-feature software for haplotype network construction // Methods Ecol. Evol.

2015. V. 6. № 9. P. 1110–1116. DOI 10.1111/2041–210X.12410.
- Rozas J. 2009. DNA Sequence Polymorphism Analysis using DNAsp // *Bioinformatics for DNA Sequence Analysis; Methods in Molecular Biology* / Posada D. ed. NJ. USA: Humana Press. V.537. P. 337–350. DOI: 10.1007/978-1-59745-251-9\_17
- ### REFERENCES
- Alimova A.Sh., Vorobyova A.V., Gaidamachenko V.N., Golovinov I.V., Nebesikhina N.A., Abrosimova E.B. 2022. Characterization of the genetic diversity of the great sturgeon (*Huso huso*) in the Azov-Black Sea basin based on the identification of mitochondrial haplotypes // *Development and modern problems of aquaculture*. Coll. scient. papers of the II Intern. Scient. and Pract. Conf. Divnomorskoye village, 26.09–02.10.2022. Rostov-on-Don: OAO «DSTU-PRINT» P. 12–14. DOI 10.23947/aquaculture.2022.12–14. (In Russ.).
- Anokhina A.Z., Zaitsev V.F. 2018. Revisiting the state of natural and artificial reproduction of sturgeon in the Volga-Caspian basin // *Vestnik ASTU*. Series: Fisheries. No. 1. P. 111–117. DOI: 10.24143/2073-5529-2018-1-111-117. (In Russ.).
- Berg L.S. 1948. Freshwater fish of the USSR and neighboring countries (in 3 parts). Moscow-Leningrad: AS USSR Publishing House. P. 1. 467 p. (In Russ.).
- Bogutskaya N.G., Kiyashko P.V., Naseka A.M., Orlova M.I. 2013. The determinant of fish and invertebrates of the Caspian Sea. V. 1. Fish and shellfish. St. Petersburg-Moscow: Association of Scientific Publications KMK. 543 p. (In Russ.).
- Burtsev I.A. 2015. Biological bases and interrelation of commercial and pasture aquaculture of sturgeon fish. Moscow: VNIRO Publish. 196 p. (In Russ.).
- Vasilyeva L.M., Smirnova L.M., Yusupova A.Z. 2012. On the issue of conservation and restoration of sturgeon stocks in the Volga-Caspian basin // *South of Russia: ecology, development*. No. 1. P. 40–44. (In Russ.).
- Gorbacheva L.T., Vorobyova O.A. 1979. Reproduction of beluga on the Don // *Sturgeon farming of inland reservoirs of the USSR*. Abstr. of the II All-Union Meeting 26.02.02.-02.03.79 Astrakhan. P. 63–64. (In Russ.).
- Gorbacheva L.T., Kazakova N.M., Vorobyova O.A. 1981. The results of the introduction of caviar of Caspian sturgeon in the Azov-Don region // *Abstr. dokl. region. scientific. conf. based on the results of the work of the AzNIIRKH in the X five-year plan*. 31.03–02.04.1981 Rostov-on-Don: AzNIIRKH Publish. P. 192–194. (In Russ.).
- Emtyl M.H., Ivanenko A.M. 2002. Fishes of the south-west of Russia. Krasnodar: KubGU Publish. 340 p. (In Russ.).
- Detlaf T.A., Ginzburg A.S., Schmalhausen O.I. 1981. Development of sturgeon fish (egg maturation, fertilization, development of embryos and pre-larvae). Moscow: Nauka. 224 p. (In Russ.).
- Zavyalov E.V., Boldyrev V.S., Ilyin V.Yu., Lukyanov S.B., Mosolova E. Yu., Pomazhenko O.A., Popov E.V., Ruchin A.B., Tabachishin V.G., Shlyakhtin G.V., Yakushev N.N. 2010. Fish of the north of the Lower Volga region. Saratov: N.G. Chernyshevsky SU Publish. 336 p. (In Russ.).
- Zonn I.S. 2004. The Caspian Encyclopedia. Moscow: International. relationships. 464 p. (In Russ.).
- Kamelov A.K., Kadimov E.L., Asylbekova S.Zh., Isbekov K.B., Kulikov E.V. 2018. Present status of natural reproduction of sturgeon (Acipenseridae) in the Ural river // *Vestnik AGTU*. Series: Fisheries. No. 2. P. 81–88. DOI:10.24143/2073-5529-2018-2-81-88. (In Russ.).
- Kim A.I., Asylbekova S.J., Kadimov E.L. 2018. Research of natural fish reproduction in the Ural River in the West Kazakhstan region of the Republic of Kazakhstan // *Vestnik AGTU*. Series: Fisheries. № 4. P. 39–45. DOI: 10.24143/2073-5529-2018-4-39-45. (In Russ.).
- Kotelnikova T.G. 1964. Tagging of sturgeon fish in 1962 // *Annotations investigations of AzNIIRH according to the research plan of 1962*. Rostov-on-Don. P. 103–105. (In Russ.).
- The Red Book of the Russian Federation. 2021. 2nd ed. Moscow: VNIIEkologiya. 1128 p. (In Russ.).
- Lepilina I.N., Vasilyeva T.V., Abdusamadov A.S. 2010. The state of Caspian sturgeon stocks in a long-term aspect (literary review) // *South of Russia: ecology, development*. No. 3. P. 57–65. (In Russ.).
- Makarov E.V., Balandina L.G., Kornienko G.G., Rekov Yu.I. 1998. Ways of development of sturgeon farming in the Azov Sea basin // *Main problems of fisheries and protection of fishery reservoirs of the Azov-Black Sea basin*. Coll. scient. papers 1996–1997. Rostov-on-Don: AzNIIRKH. P. 192–207. (In Russ.).
- Makarov E.V., Balandina L.G. 2000. Ways of development of sturgeon farming in the Azov Sea basin // *Mater. the meeting. «Reproduction of fish stocks»*. Rostov-on-Don. September 28 – October 2, 2000. Moscow: LLC «Polymag». P. 49–57. (In Russ.).
- Mugue N.S., Barmintseva A.E., Rastorguev S.M., Mugue V.N., Barmintsev V.A. 2008. Polymorphism of the mitochondrial DNA control region in eight sturgeon species and development of a system for DNA-based species identification // *Russian Journal of Genetics* V. 44. No. 7. P. 793–798. DOI: 10.1134/S1022795408070065. (In Russ.).
- Mugue N.S., Burlachenko I.V., Barmintseva A.E., Bazelyuk N.N. 2016. The first results of the Caspian Sturgeon Program are mass genetic tagging in order to monitor the effectiveness of artificial reproduction. // *Tez. dokl. The WSCS International Meeting on Sturgeon ISM-2016*. Krasnodar, 01–05.06.2016 Krasnodar: Kubanbioresources. P. 72. (In Russ.).
- Polin A.A., Shevchenko V.N., Suetnikov A.V. 2023. Temryuk sturgeon hatchery. Artificial reproduction of sturgeon in the 1967–2022. // *Vestnik Kerch STU*. No. 4. P. 79–87. DOI 10.26296/2619–0605.2023.4.4.007. (In Russ.).
- Sudakova N.V., Mikodina E.V., Vasilyeva L.M. 2018. Sturgeon (Acipenseridae) artificial reproduction paradigm

- changeover under conditions of natural stock deficit of sturgeon in the Volga-Caspian basin // *Agricultural Biology*. V. 53. No. 4. P. 698–711. DOI: 10.15389/agrobiology.2018.4.698rus. (In Russ.).
- Турупугин В.В. 2006. Доместикация белуги производителей натурального поколения является одним из способов ускорения формирования репродуктивных стад. // *Матер. 4th Intern. Scient. pract. conf. Aquaculture of sturgeon fish: achievements. and development prospects*. Moscow: VNIRO Publish. P. 130–131. (In Russ.).
- Khodorevskaya R.P., Vlasenko A.D., Sudakov G.A. 2011. The state of sturgeon stocks in the Caspian basin and measures for their conservation // *Fish farming and fisheries*. No. 11. P. 19–21. (In Russ.).
- Khodorevskaya R.P. 2015. The importance of natural spawning and artificial sturgeon breeding in the formation of sturgeon stocks in the Caspian Sea // *Astrakhan Bulletin of Environmental Education*. No. 2 (32). P. 74–89. (In Russ.).
- Khodorevskaya R.P., Kalmykov V.A. 2012. The current state of the beluga population in the Volga-Caspian Fisheries basin after the Russian Federation banned its commercial seizure // *Voprosy rybolovstva*. V. 13 No. 4(52). P. 887–894. (In Russ.).
- Boscari E., Marino I.A.M., Caruso C., Zane L., Congiu L., Gessner J., Lari M., Mugue N., Barmintseva A., Suci R., Onara D. 2021. Defining criteria for the reintroduction of locally extinct populations based on contemporary and ancient genetic diversity: The case of the Adriatic Beluga sturgeon (*Huso huso*) // *Divers Distrib*. V. 27. P. 816–827. DOI: 10.1111/ddi.13230
- DeSalle R., Amato G. 2004. The expansion of conservation genetics // *Nature Rev Genet*. № 5. P. 702–712. DOI: 10.1038/nrg1425
- Excoffier L., Lischer H. 2010. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. // *Mol Ecol Resour*. V.10(3). P. 564–567. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x.
- Ivanova N.V., de Waard J., Hebert P.D.N. 2006. An inexpensive, automation-friendly protocol for recovering high-quality DNA // *Mol. Ecology Notes*. V. 6. P. 998–1002. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2006.01428.x
- Leigh J.W., Bryant D. PopART: Full-feature software for haplotype network construction // *Methods Ecol. Evol.* 2015. V. 6. № 9. P. 1110–1116. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
- Rozas J. 2009. DNA Sequence Polymorphism Analysis using DNAsp // *Bioinformatics for DNA Sequence Analysis; Methods in Molecular Biology / Posada D. ed. NJ. USA: Humana Press*. V.537. P. 337–350. DOI: 10.1007/978-1-59745-251-9\_17

Поступила в редакцию 30.08.2024 г.  
Принята после рецензии 22.10.2024 г.