

АКВАКУЛЬТУРА И ИСКУССТВЕННОЕ ВОСПРОИЗВОДСТВО

УДК 597.17: 597.442

**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ
И МОРФОМЕТРИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЗАВОДСКОЙ МОЛОДИ
И ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ СЕВРЮГИ СЕВЕРНОГО КАСПИЯ**

© 2013 г. Г.Д. Рябова¹, В.О. Климонов, Д.И. Выпкварцев², А.Б. Рябов³

¹ – *Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова*

Российской академии наук, г. Москва, 119901;

² – *Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского*

Российской академии наук, г. Владивосток, 690059;

³ – *Institute for Chemistry and Biology of Marine Environment,
University of Oldenburg, Oldenburg, 26129*

Статья поступила в редакцию 8.11.2011 г.

Окончательный вариант получен 22.08.2012 г.

Размеры самцов и плодовитость самок производителей севрюги положительно связаны с гомозиготностью локуса *PGM-1** по частому аллелю. Уральская севрюга обнаружила больший процент таких производителей по сравнению с волжской, где велик вклад заводских рыб. Подращивание мальков в прудах с пониженной плотностью посадки увеличивает выживаемость и скорость роста молоди с генотипом, доминирующим при естественном нересте, что может способствовать росту численности популяции.

Ключевые слова: воспроизводство, севрюга, генетическая и морфометрическая изменчивость.

ВВЕДЕНИЕ

Севрюга, как и другие осетровые, – белуга, русский осетр, является одним из наиболее ценных промысловых объектов в акватории Каспийского моря и впадающих в него рек. После зарегулирования Волги в конце 50-х гг. естественное воспроизводство запасов дополняется выпуском молоди с рыбозаводов.

Подход к проблеме искусственного воспроизводства осетровых следует признать в определенной степени упрощенным. При всей глобальности задач экологические и генетические аспекты воспроизводства практически не учитывались. Снижение численности молоди севрюги в море отмечалось уже с середины 70-х гг., несмотря на возросшие почти в 50 раз объемы выпуска (Пироговский, 1983). Последовавшие затем политические, экономические и социальные потрясения привели к тому, что оскудение промысловых запасов началось с пугающей скоростью. Наряду со снижением уловов (до запрета лова в 2008 г.), большое количество данных свидетельствовало об уменьшении размеров и плодовитости, нарушениях воспроизводительных функций (Довгопол и др., 1993; Вещев и др., 2007) и других неблагоприятных изменениях в биологии разводимых видов осетровых. В настоящее время экологическая катастрофа, произошедшая с осетровыми, стала очевидной, и для спасения видов и восстановления стал необходимыми беспрецедентные меры.

Среди очевидных причин падения численности осетровых отмечают превышение вследствие браконьерства допустимого уровня вылова и резкое снижение числа производителей, ведущие вместе с маловодностью рек последних лет к сокращению естественного нереста. Снижение количества и качества

производителей естественной генерации и недостаточный уровень материально-технической базы рыбоводных заводов ведут к уменьшению воспроизводства заводской молоди (Ходоревская и др., 2007 а). В то же время из-за уменьшения естественного нереста доля заводской севрюги в стаде увеличивается, составляя в уловах до 45% (Ходоревская и др., 2007 б).

В условиях столь значимого воздействия искусственного воспроизводства на стадо необходимой задачей является анализ и минимизация связанных с этим негативных факторов, таких как: 1) отбор особей, быстрее созревающих при рыбоводном процессе; 2) отбор молоди, приспособленной к жизни в прудах; 3) инбридинг, связанный с небольшим количеством производителей и дрейф генов; 4) скрещивание особей из разных биологических групп и аутбредная депрессия; 5) единовременный выпуск большого количества молоди, ведущий к быстрому истощению пастбищ.

Некоторые аспекты подобного воздействия на генотипические и фенотипические характеристики севрюги уже рассматривались ранее (Рябова и др., 1984; 1996; 2006 а, б; Никоноров, Витвицкая, 1993; Алтухов, Евсюков, 2001). Исследования производителей, заводской и естественной молоди севрюги рек Волга и Урал, показали существование генетической гетерогенности стад. Была найдена связь между генетической изменчивостью на уровне аллозимов и такими компонентами приспособленности, как выживаемость и скорость роста при подращивании молоди в прудах, плодовитость и продолжительность жизни самок, размеры тела особей (Рябова и др., 1995).

В данной работе мы сравниваем генетические характеристики молоди и производителей и анализируем возможные связи между генетическими и фенотипическими параметрами. Сопоставление этих данных позволяет понять, носители каких генотипов наиболее приспособлены к жизни в естественной среде обитания и как условия заводского выращивания влияют на концентрацию этих генотипов у молоди, выпускаемой в природу.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для анализа использовали производителей севрюги, взятых в 1983, 1984 гг. из волжского стада для рыбоводного процесса (99 самцов и 76 самок), из уловов 1985, 1996 гг. на гонях Волги (260 самцов и 131 самка) и Урала в 1984, 1985 гг. (236 самцов и 165 самок). У производителей измеряли длину тела по Смигу, оценивали рабочую плодовитость самок и определяли возраст по методу Н.И. Чутуновой (1959). Данные были получены при участии сотрудников КаспНИРХ и Е.И. Шишановой (Рябова и др., 1995; 2006 в).

Чтобы нивелировать влияние связи между возрастом производителей и преобладающей у них частотой отдельных генотипов, для анализа были выбраны наиболее многочисленные классы самцов в возрасте 11-14 лет и самок в возрасте 13-16 лет.

Материал по молоди собран на осетровых рыбоводных заводах Астраханской области (АОРЗ) в 1994, 1996 и 1997 гг. (табл. 1) при поддержке рыбоводов и сотрудников КаспНИРХ. В 1996 г. две пары прудов Лебяжьего завода были зарыблены молодь севрюги – потомками одних и тех же производителей, при этом в одном из прудов каждой пары была нормативная, а в другом вдвое меньшая плотность посадки. В 1997 г. также анализировалась молодь севрюги, выращенная в

прудах с нормативной и пониженной плотностью зарыбления. Материал был неоднороден по происхождению от разных производителей и возрасту (от 23 до 39 дней).

Таблица 1. Возраст молоди севрюги и число особей, взятых для анализа из прудов со стандартной и пониженной плотностью посадки.

Table 1. Age and the number of stellate sturgeon juveniles from ponds with standard and reduced density of rearing.

Завод, год	Номер пруда	Плотность, тыс. шт./га	Возраст, дни (количество, шт.)
Стандартная плотность			
Александровский, 1994	-	100	30 (102)
Лебяжий, 1996	6	136	11 (100), 21 (88)
	34	127	18 (100), 28 (110)
Кизанский, 1996	38	116	34 (84)
Бергюльский, 1996	24	96	35 (84)
Лебяжий, 1997	25	110	32 (116)
	30	110	32 (94)
Пониженная плотность			
Лебяжий, 1996	5	68	11 (100), 21 (65)
	35	64	18 (134), 28 (119)
Лебяжий, 1997	31	55	39 (113)
	32	55	39 (102)
	33	55	36 (76)

Взятые ткани (белые скелетные мышцы, сердце, печень) хранили при температуре -18 и -70°C . Молодь измеряли, взвешивали и хранили при том же режиме.

Генетическую изменчивость севрюги анализировали методом электрофореза в полиакриламидном и крахмальном гелях по 3-9 ферментным системам: лактатдегидрогеназа, эстераза, малатдегидрогеназа, фосфоглюкомутаза, аспартатаминотрансфераза, глюкозо-фосфатизомераза, 6-фосфоглюконатдегидрогеназа, малик энзим, изоцитрататдегидрогеназа (Рябова, Кутергина, 1990; Рябова и др., 2008).

Отметим, что хотя в последнее время анализ аллозимного полиморфизма в популяциях рыб значительно уступает по объему исследованиям молекулярно-генетических ДНК-маркеров, последние зачастую не отражают генетической изменчивости, имеющей отношение к приспособленности популяции и являющейся объектом действия естественного отбора (Thelen, Allendorf, 2001).

Для генетического анализа был выбран локус, кодирующий фермент фосфоглюкомутазу (*PGM-1**), который на наш взгляд лучше других маркеров подходит для решения поставленной задачи, поскольку играет ключевую роль в гликолизе, чувствителен к давлению отбора (Johnson, 1974), маркируя, возможно, адаптивно значимые блоки генов. У севрюги локус *PGM-1** высоко полиморфен и выявляется в экстрактах белых мышц, сердца и печени. Полиморфизм в этом локусе обнаружен у изученных нами каспийских и сибирских осетровых (Рябова и др., 2008) и многих других видов рыб (Кирпичников, 1987). Простая система изменчивости выгодно отличает этот маркер от высоко полиморфных систем севрюги, кодируемых дублированными локусами, такими, например, как лактатдегидрогеназа, *LDH-3** и *LDH-4** (в волжских выборках идентифицирован 21 генотип) или аспартат-аминотрансфераза (14 генотипов). Не в последнюю

очередь выбор подхода определялся также существованием собранных по единой методике данных.

Фермент *PGM-1** является мономером и при электрофорезе у особей в зоне близкой к старту видны быстрая, медленная или обе полосы аллозимов. Изменчивость локуса *PGM-1** у севрюги определяется наличием двух аллелей и соответственно представлена тремя генотипами – частой гомозиготой (11), гетерозиготой (12) и редкой гомозиготой (22). В двух выборках молоди с низкой частотой встречался третий аллель, который, однако, не принимался во внимание из-за отсутствия его у производителей.

Значимость различий частот генотипов в выборках оценивали при помощи критерия χ^2 к четырехпольным таблицам (Рокицкий, 1967). Распределения длины, массы тела и плодовитости отличались от нормального, поэтому при сравнении средних применяли критерий Манна-Уитни. Сопоставление вариабельности молоди проводили по критерию Миллера (Холлендер и Вульф, 1983).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ частот генотипов по локусу PGM-1 в выборках производителей севрюги*

В период взятия выборок из уральской популяции севрюги (1984-1985 гг.), в р. Урал еще сохранились обильные перестелища осетровых, и воспроизводство было естественным, в то время как р. Волга уже утратила около 85% нерестовых площадей. Принимая во внимание экологию нереста и речного периода жизни молоди, условия Урала можно, очевидно, отнести к более благоприятным. Поэтому уральская популяция явилась эталоном, с которым сравнивали выборки из волжского стада.

На рисунке 1 показаны частоты генотипов производителей севрюги. Наблюдаемые пропорции генотипов локуса *PGM-1** находятся в хорошем соответствии с ожидаемыми согласно закону Харди-Вайнберга, однако в большинстве заводских и промысловых волжских выборок наблюдался незначительный избыток гетерозигот, а в уральских преобладал их дефицит (Рябова и др., 1996). Преобладание генотипа 11 во всех выборках позволяет сделать вывод о том, что особи с этим генотипом являются наиболее приспособленными для выживания в естественных условиях.

Остановимся на деталях различий между волжской и уральской популяциями. Как видно из данных рисунка 1, частота генотипа 11 выше в более благоприятных условиях р. Урал, в то время как в р. Волге увеличено число гетерозигот (12) и редких гомозигот (22). Для определения различий в пропорциях особей с генотипом 11 их количество сравнивалось с суммарным количеством особей с генотипами 12 и 22 (Рокицкий, 1967). Между самцами волжского и уральского стада обнаружены значительные различия по частоте встречаемости гомозигот 11, $\chi^2 = 3,84$; $p = 0,05 < 0,1$. У самок разница частот особей с генотипом 11 между уральской и волжской выборками показывает ту же тенденцию, $\chi^2 = 3,04$. Таким образом, частота производителей с гомозиготным генотипом по локусу *PGM-1** в данной возрастной группе уральской популяции выше, чем в волжской, хотя эти различия проявляются скорее на уровне выраженной тенденции.

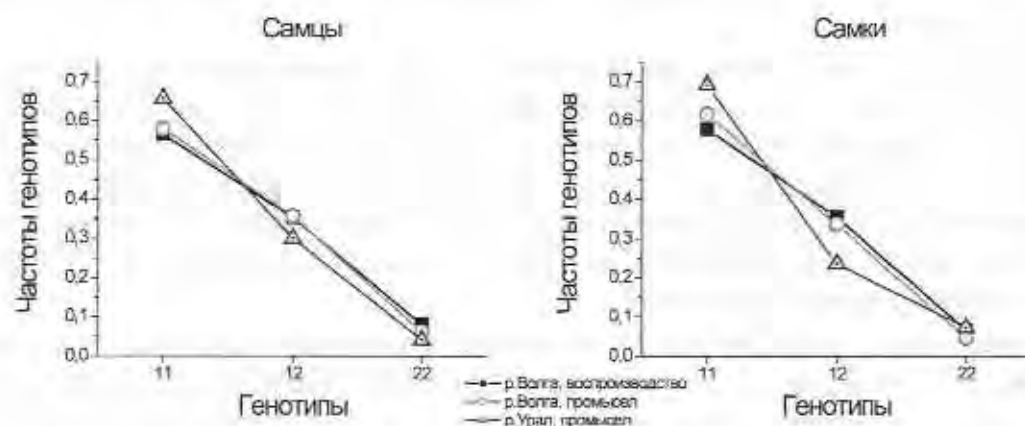


Рис. 1. Частоты генотипов локуса *PGM-I** у производителей севрюги из рек Волга и Урал.

Fig. 1. Frequency distribution of *PGM-I** locus genotypes of stellate sturgeon spawners of rivers Volga and Ural.

*Изменчивость производителей севрюги с разными генотипами по локусу PGM-I**

На рисунке 2 представлены биометрические данные для особей севрюги с разными генотипами в выбранных возрастных группах производителей. Характерной особенностью является отчетливый тренд снижения длины самцов от частой гомозиготы 11 к гетерозиготе 12 и редкой гомозиготе 22. Для особей, выбранных для воспроизводства, значимость этого изменения мала. В то же время достоверные различия найдены в промысловых волжских выборках (при сравнении 11 и 12: $p=0,031^{**}$; 11 и 22: $p=0,057^{*}$) и в выборке, суммирующей данные по Волге и Уралу (при сравнении 11 и 12: $p=0,054^{*}$; 11 и 22: $p=0,011^{**}$). Данные со значимыми различиями выделены черным цветом.

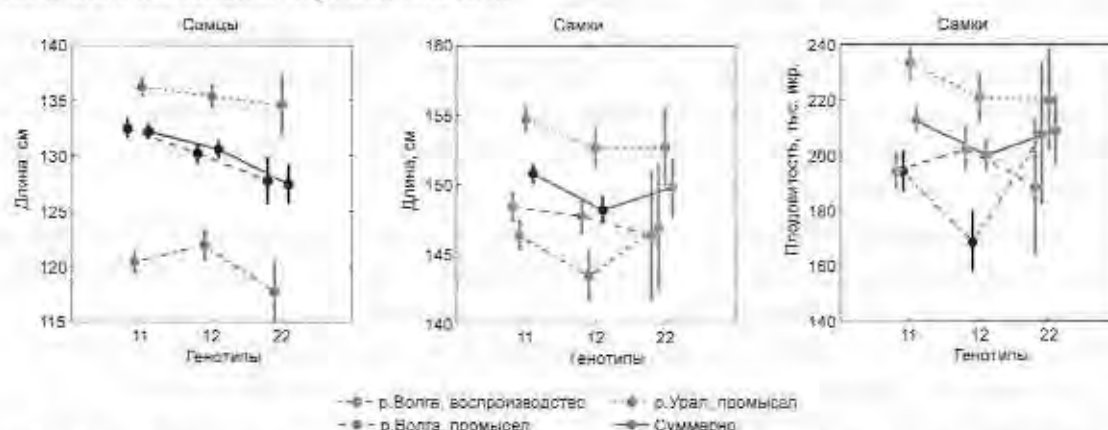


Рис. 2. Длина самцов и самок и плодовитость самок севрюги в зависимости от генотипа *PGM-I**; черным выделены значения, между которыми найдены значимые различия (подробности в тексте).

Fig. 2. The length of male and female, and the fecundity of female stellate sturgeon in dependence on the genotype of *PGM-I**; the black dots denote the genotypes with essential difference in parameters.

При анализе длины самок можно видеть, что подобная тенденция также имеет место, хотя менее выражена. Она наблюдается в основном при сравнении длины тела самок с генотипом частой гомозиготы 11 с гетерозиготным генотипом 12,

— гомозиготные особи во всех случаях крупнее. В объединенной выборке эти различия достигают значимой величины ($p=0,025^{**}$). У самок, взятых для рыбоводного процесса, наблюдается аналогичная тенденция изменения плодовитости в зависимости от генотипа по локусу *PGM-1**. Эти различия были существенны при сопоставлении плодовитости рыб с генотипами частой гомозиготы и гетерозиготы в объединенной выборке производителей ($p=0,054^{*}$).

Частоты генотипов по локусу PGM-1 молоди севрюги в условиях разной плотности посадки*

Приведенный выше анализ показывает, что производители севрюги с генотипом 11 демонстрируют ряд преимуществ в естественной среде обитания. Особи с этим генотипом преобладают как в Урале, так и в Волге, и, как правило, отличаются более крупными размерами тела и большей плодовитостью самок. В связи с этим встает важный вопрос о влиянии различных факторов искусственного выращивания на выживаемость этого генотипа.

Эксперименты по содержанию молоди в прудах позволяют считать, что плотность зарыбления является одним из факторов, оказывающих существенное влияние на генетический состав севрюги (рис. 3). Можно видеть, что в прудах с пониженной плотностью посадки распределение молоди по генотипам варьировало в достаточно узких пределах: частота особей с гомозиготным генотипом 11 составляла от 0,67 до 0,74, а с гетерозиготным генотипом 12 от 0,26 до 0,33. Аналогичное распределение по частотам генотипов найдено среди производителей уральской севрюги. В то же время в прудах со стандартной плотностью посадки наблюдалась заметная вариабельность в распределении генотипических частот, частота генотипа 11, как правило, ниже, за счет увеличения частоты особей с генотипами 12 и 22. Так, выборки из пруда 25 Лебяжьего завода и экспериментального пруда Александровского завода демонстрируют высокую (0,35) долю особей с генотипом 22, который практически не встречается в естественных условиях. Сравнение объединенных выборок из прудов со стандартной и пониженной плотностью показывает, что частоты генотипа 11 значимо выше в прудах с пониженной плотностью посадки ($\chi^2=28,48$; $p<0,001$).

Нельзя исключить, что наблюдаемые распределения частот в стандартных прудах связаны со случайными причинами, такими, как количество производителей и их генотипы. Например, в одной из выборок (Кизанский завод) доминировал генотип 11. Однако предположение о негативном влиянии плотности посадки подтверждает опыт, проведенный в 1996 г., когда генетически однородная молодь от одних и тех же производителей была посажена в два пруда с пониженной и стандартной плотностью. В том же году опыт был повторен (Рябова и др., 2006а). В каждом из экспериментов пробы брались дважды, в середине выращивания и в момент выпуска.

Распределение частот генотипов молоди из этого эксперимента представлены на рисунке 4. Как видно из рисунка, в разреженных прудах частота особей с генотипом 11 сохраняется на существенно более высоком уровне по сравнению с особями из прудов со стандартной плотностью, где увеличивалось количество молоди с генотипами 12 и 22. Более того, редкий генотип 22 встречался в каждом из прудов со стандартной плотностью посадки и был найден лишь в одной из четырех выборок из разреженных прудов. Тест на значимость различий по частоте

встречаемости мальков с генотипом 11 при сравнении данных прудов 5 и 6 составил $\chi^2 = 5,65$; $p < 0,01$; для прудов 34 и 35 $\chi^2 = 3,82$; $p < 0,05$. Таким образом, выращивание молоди севрюги при пониженной плотности посадки благоприятствует выживанию молоди с генотипом 11. При стандартной плотности зарыбления увеличивается количество особей гетерозиготных и гомозиготных по редкому аллелю локуса *PGM-1**.

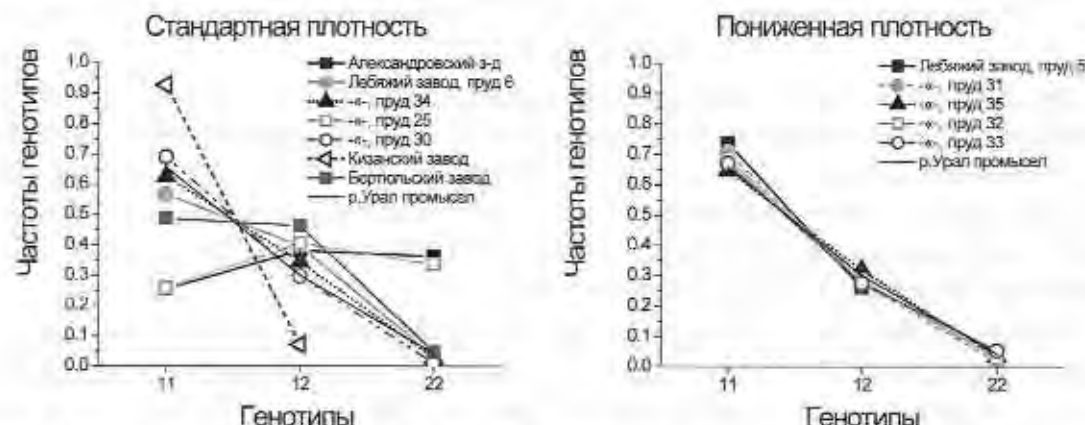


Рис. 3. Частоты генотипов *PGM-1** у молоди севрюги в прудах со стандартной и разреженной плотностью посадки. Для сравнения в обоих случаях показано распределение частот генотипов в уральской популяции (тонкая черная линия).

Fig. 3. Frequency distribution of *PGM-1** locus genotypes plotted for stellate sturgeon fry which were grown in the ponds with standard (left panel) and reduced (right panel) stock density. The black solid line shows the frequencies of genotype in the Ural population of stellate sturgeon.

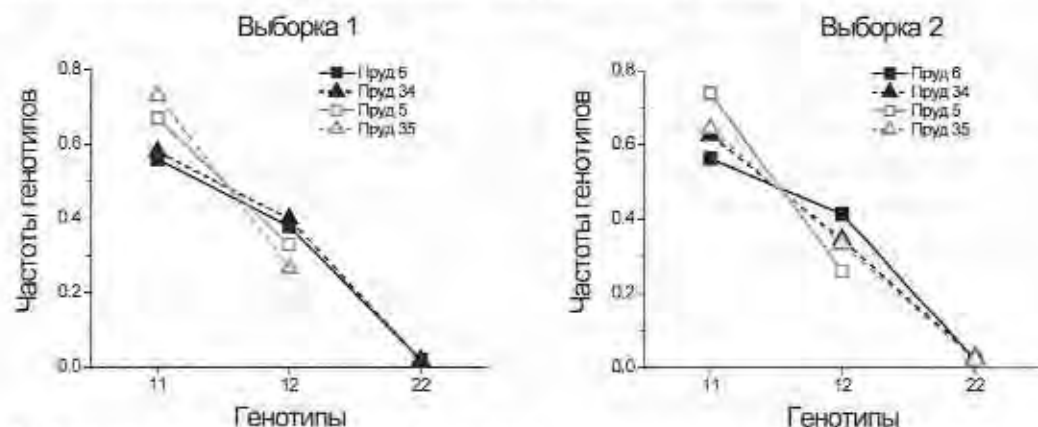


Рис. 4. Частоты генотипов *PGM-1** у молоди севрюги в прудах со стандартной плотностью посадки (пруды 6 и 34) и пониженной плотностью посадки (пруды 5 и 35).

Fig. 4. Frequency distribution of *PGM-1** locus genotypes plotted only for juveniles of the same lineage, ponds 5, 6 and 34, 35.

Фенотипическая изменчивость молоди с разными генотипами по локусу PGM-1 при выращивании в условиях разной плотности посадки*

Условия посадки влияют на выживаемость молоди и ее фенотипические характеристики. Более того, на первый взгляд эксперименты по выращиванию молоди, полученной от одних и тех же производителей, подтверждают гипотезу о том, что увеличение плотности посадки способствует выращиванию более жизнестойкой и крупной молоди (Мильштейн, 1983). Так, в обоих экспериментах выживаемость молоди из прудов со стандартной плотностью посадки была выше,

а сама молодь обладала большими размерами. Сравнение средней длины и массы тела (табл. 2) обнаруживает значимые различия для пары прудов 34-35, — молодь при стандартной плотности крупнее ($p=0,07^*$) и большей массы ($p=0,004^{**}$). Для прудов 5-6, скорее всего из-за значительно меньшего периода выращивания (вследствие повышения температуры проведен досрочный выпуск), разница по длине и массе тела разнонаправлена и незначима. Дисперсии массы и длины больше у молоди из стандартных условий выращивания, для молоди из прудов 34 и 35 различия дисперсии длины достоверны, $p<0,001$. Кроме того, анализ показал более высокую упитанность молоди во всех прудах со стандартной плотностью зарыбления. Для молоди обоих пар прудов различия значимы, для прудов 34-35 $T_{st}=4,24^{**}$, для прудов 5-6 $T_{st}=4,99^{**}$.

Таблица 2. Сравнение характеристик молоди из прудов с разной плотностью посадки (в скобках ошибка).

Table 2. Comparison of characteristics of stellate sturgeon juveniles from ponds with the different density of rearing (s.e.).

Признак	Стандартная плотность	Пониженная плотность	Значимость различий
	пруд 34	пруд 35	
<i>Молодь, первое взятие</i>			
Выборка, шт.	100	146	
Масса, г	0,52 (0,02)	0,28 (0,01)	<0,001***
Дисперсия массы	0,037	0,007	<0,001***
<i>Молодь на выпуске</i>			
Выживаемость, %	36,7	30,1	
Выборка, шт.	110	119	
Длина, см	6,03 (0,10)	5,85 (0,07)	0,07*
Дисперсия длины	0,986	0,510	<0,001***
Масса, г	0,70 (0,03)	0,59 (0,02)	0,004**
Дисперсия массы	0,080	0,043	<0,001***
Асимметрия	0,431	1,386	
Упитанность	0,304 (0,003)	0,285 (0,003)	<0,001***
	пруд 6	пруд 5	
<i>Молодь, первое взятие</i>			
Выборка, шт.	100	100	
Масса, г	0,12 (0,00)	0,14 (0,00)	<0,001***
Дисперсия массы	0,002	0,001	0,17
<i>Молодь на выпуске</i>			
Выживаемость, %	25,8	14,3	
Выборка, шт.	88	65	
Длина, см	4,44 (0,06)	4,57 (0,06)	0,189
Дисперсия длины	0,273	0,218	
Масса, г	0,30 (0,01)	0,29 (0,02)	0,396
Дисперсия массы	0,011	0,014	0,16
Асимметрия	1,220	2,834	
Упитанность	0,331 (0,007)	0,292 (0,005)	<0,001***

Однако, подобные «позитивные» показатели предстают в ином свете, если рассмотреть связь длины молоди с ее генотипом. Влияние генотипа по локусу *PGM-1** на длину мальков в раннем онтогенезе, по всей видимости, отличается от найденного для производителей. Если у взрослых особей с генотипом 11 чаще наблюдается большая длина тела (рис. 2), то у молоди, независимо от плотности посадки, более крупные размеры у особей с генотипом 22 (рис. 5). В то же время

разница в скорости роста между генотипами 11 и 12 при низкой плотности уменьшается. Таким образом, увеличение средних размеров молоди в плотных прудах может быть связано с увеличением доли гетерозигот 12 и редких в естественных условиях гомозигот 22 (как показано на рис. 4). Следуя этой логике, можно предположить, что дисперсия массы и длины у молоди в условиях стандартной плотности возрастает потому, что носители генотипов, которые менее приспособлены в таких условиях, прежде всего мальки – гомозиготы 11, растут медленнее других генотипов, увеличивая тем самым диапазон варибельности.

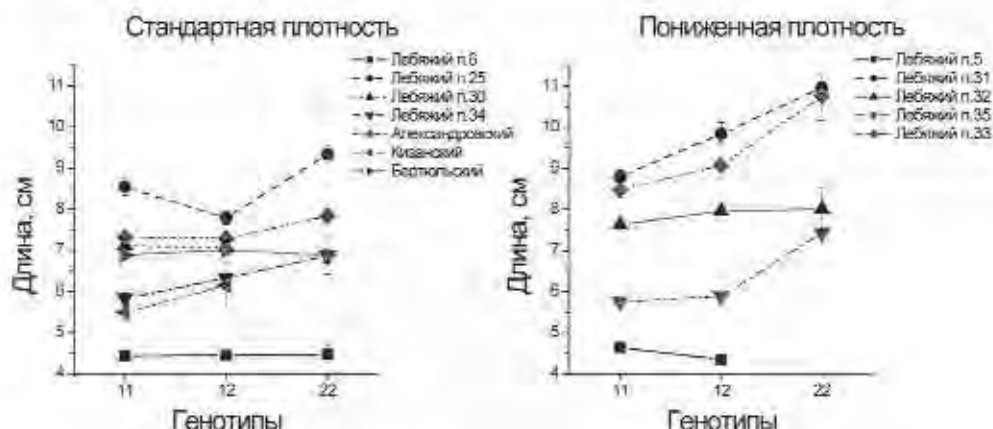


Рис. 5. Длина молоди севрюги с разными генотипами по локусу *PGM-1** в прудах со стандартной и пониженной плотностью посадки.

Fig. 5. The length of stellate sturgeon fry with different locus *PGM-1** genotypes in the ponds of standard (left) and reduced (right) stock density.

ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время, в связи с истощением рыбных запасов, все чаще высказывается тревога по поводу недостаточной эффективности искусственного воспроизводства и его неблагоприятного влияния на генетическую структуру и численность объектов разведения (Алтухов, 2001). Хотя изначально рост искусственного воспроизводства волжских осетровых сопровождался подъемом их численности, потом уловы стали катастрофически падать. Введенный запрет промысла осетровых представляется необходимой, но недостаточной мерой для сохранения видов. Кроме этого должны быть рассмотрены и радикально усовершенствованы особенности их искусственного воспроизводства.

О некоторых негативных факторах, связанных с заводским воспроизводством, говорилось во введении. Так, выпуск большого количества молоди, полученной от небольшого числа производителей (порой из разных экологических групп), и выращенной в среде, отличающейся от условий естественных нерестилищ, чреват снижением эффективной численности, аутбредной и инбредной депрессией, последствиями искусственного отбора.

Другие недостатки носят неявный характер. Например, сроки отбора производителей севрюги для рыбоводного процесса совпадают со временем хода в Волгу севрюги меньших размеров, с пониженной плодовитостью, меньшим средним возрастом самок, а также повышенным уровнем гетерозиготности по ряду локусов, в том числе *PGM-1** (Рябова и др., 1995; 1996). Кроме того, самки с гетерозиготным по

нескольким локусам генотипом лучше переносят инъектирование и отдают икру (собств. неопубл. данные). Однако у более гетерозиготных особей может быть больше частота нарушений развития и выживаемости потомства, как это найдено у горбуши (Алтухов и др., 1991).

Влияние условий выращивания

Особенности выращивания молоди в прудах (повышенная по сравнению с речной температура воды, высокая плотность посадки, низкая проточность в прудах, в некоторых случаях – дефицит кислорода, недостаточное или неполноценное питание и т.д.) приводят к отбору молоди, приспособленной к этим условиям.

Известно, что с увеличением температуры среды увеличивается темп, но уменьшается общий период роста и максимальные размеры, достигаемые взрослыми особями рыб (Мина, Клевезаль, 1976). У особей с разными генотипами зоны оптимальных температур могут различаться как по модальным величинам, так и по ширине диапазона. При высоких температурах преимущество в темпе роста получают те особи, у которых диапазон благоприятных температур шире или находится на более высокой отметке. Например, гетерозиготные по некоторым аллозимным локусам мальки севрюги отличаются большей резистентностью к субоптимальным условиям среды, лучше выдерживают в опыте более высокую температуру, дефицит кислорода и затемнение (Серов, Никоноров, 1987; Козлов, 1989; Никоноров, Витвицкая, 1993). Подобная связь между выживаемостью, скоростью роста, генетическими особенностями и условиями выращивания обнаружена и у белуги (Рябова и др., 2000; Ryabova, 2007).

Увеличение плотности популяции, как и повышение температуры, ускоряет первоначальное развитие, но в дальнейшем тормозит рост (Галковская, Сушеня, 1978). Влияние плотности на рост и развитие молоди осетровых носит сложный характер и может меняться от стимулирующего (групповой эффект) до угнетающего. Групповой эффект связан, возможно, с оптимизацией обмена веществ – снижением энергозатрат при уменьшении двигательной активности, как у сибирского осетра (Жакимуллин, 1987), либо с увеличением интенсивности питания (Гершанович, Тауфик, 1991). По нормативам плотность посадки составляла для севрюги 120 тыс.экз./га в I-ом и 85 тыс.экз./га во II-ом цикле (Лукьяненко и др., 1984). При этом в прудах на 1 м² приходилось 9-12 особей, в то время, как в условиях естественного нереста не более 2 особей осетровых (Сбикин, 1996). Массовый отбор крупных рыб в раннем онтогенезе представлялся выбраковкой особей с низкими продуктивными качествами (Гершанович и др., 1987).

Как показывают наши эксперименты, повышение плотности посадки действительно может приводить к увеличению размеров молоди, однако это связано с повышением доли редких в естественных условиях, но быстрее растущих в таких условиях особей с генотипами 12 и 22 по локусу *PGM-1** (рис. 3 и рис. 4). Кроме того, эксперименты, проводившиеся на разных видах осетровых, показали неблагоприятное влияние увеличения плотности зарыбления на физиологическое состояние и биохимические особенности выпускаемой молоди (Комоликова, 1984; Кокоза, 2004; Григорьева, Солохина, 2001), в связи с чем были рекомендованы сниженные стандарты зарыбления.

Сравнение характеристик молоди и производителей севрюги

Чтобы оценить возможное влияние плотности посадки на генетические и фенотипические параметры севрюги, мы сопоставили данные по молоди и производителям, полученные в 1980-х и 1990-х гг. Сравнение генетических характеристик производителей позволило выявить наиболее приспособленные к естественным условиям генотипы, а анализ генетической структуры молоди показал, каким генотипам благоприятствуют те или иные условия.

В оптимальных (естественных и близких к ним) условиях р. Урал, преимущество в выживаемости получают особи с гомозиготным генотипом 11 (рис. 1). Обладая, по всей видимости, более узким, чем у гетерозигот, диапазоном приемлемых температур, эти особи позже созревают, дольше живут, достигают более крупных размеров и плодовитости (Рябова и др., 1995). В волжской выборке частота особей гомозигот 11 локуса *PGM-1** находится на более низком уровне. Возможно, это связано с особенностями экологии естественного нереста на Урале. Однако вероятен и вклад заводского выращивания, - при анализе севрюги волжских стад 1985 и 1996 гг. было найдено не только снижение размеров производителей и плодовитости самок, но и увеличение со временем доли гетерозигот по локусу *PGM-1** в стаде (Рябова и др., 2006 б, в).

Эксперименты по выращиванию показывают, что плотность посадки существенно влияет на генетический состав молоди. В прудах с пониженной плотностью зарыбления частота генотипов близка к наблюдаемой у производителей уральской популяции (рис. 3). В то же время у молоди из прудов со стандартной плотностью распределение частот генотипов варьирует и, как правило, отмечается повышение частоты особей гетерозигот 12 и гомозигот 22. Данные по молоди от одних и тех же производителей, выращенной в условиях разной плотности, также убеждают, что пониженная плотность посадки благоприятствует сохранению в популяции рыб с генотипом 11 по локусу *PGM-1**.

Мы видим, что некоторые особенности применявшихся методов выращивания молоди севрюги в прудах (повышенная плотность посадки наряду с повышенной температурой воды и длительным временем выращивания) могут приводить к негативным результатам. Происходит уменьшение частоты генотипов «элитных» особей по сравнению с производителями. Наблюдаемое при стандартной плотности увеличение упитанности не может служить благоприятным признаком, - выращивание молоди осетровых при повышенной плотности обнаружило повышение перекисного числа жиров и содержания насыщенной пальмитиновой кислоты, что связано со снижением адаптивных способностей (Крупина, 2002). Снижение при высокой плотности зарыбления скорости роста у молоди с генотипом, доминирующим в природных условиях, свидетельствует о более низкой приспособленности его в искусственных условиях, что должно негативно сказываться на жизнеспособности этой молоди в дальнейшем. В результате искусственное воспроизводство формирует генетически деформированную и в фенотипическом отношении менее сходную с дикой молодью когорту рекрутов - будущих производителей. В перспективе это, наряду с другими причинами, ведет к снижению численности стада.

Соотношения между генотипами разводимых видов рыб и морфометрическими признаками или характеристиками жизненного цикла предполагают решение двух основных задач:

1) выращивание молоди с высокой жизнеспособностью и индивидуальной приспособленностью. Сюда входят не только выживаемость и скорость роста, но и продуктивные характеристики производителей, будущая плодовитость самок и продолжительность жизни;

2) сохранение популяционной структуры и генетического разнообразия (это необходимо для поддержания приспособленности и высокой численности стада).

Исходя из этого, оптимальная политика воспроизводства популяции, должна базироваться на анализе генетических и демографических характеристик особей, выявлении связи между генетическими и фенотипическими признаками и изучении ее зависимости от факторов среды. Решение задачи восстановления стада севрюги предполагает проведение мониторинга на разных стадиях рыбоводного процесса; подбор производителей, и, с учетом более сильного давления искусственной среды на элитных особей, выращивание молоди в условиях, максимально приближенных к экологии естественного нереста.

Работа поддержана грантами программ Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (Подпрограмма «Генофонды и генетическое разнообразие»), «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами», программы фундаментальных исследований РАН «Живая природа» (подпрограмма «Динамика и разнообразие генофондов») и грантом РФФИ № 10-04-00866.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Картацев Ю.Ф. Связь аллозимпой гетерозиготности с жизнеспособностью и скоростью роста горбуши // Цитология и генетика. 1991. Т. 25. №1. С. 47-51.

Алтухов Ю.П. Генетические последствия селективного рыболовства и рыбоводства // Вопр. рыболовства. 2001. Т.2. №4. С. 562-603.

Алтухов Ю.П., Евсюков А.Н. Перепроизводство молоди рыбоводными заводами как причина деградации волжского стада русского осетра // Докл. РАН. 2001. Т. 380. №2. С. 273-275.

Вещев П.В., Довгопол Г.Ф., Озерянская Т.В. Современное состояние нерестовой части популяции и естественного воспроизводства севрюги *Acipenser stellatus* // Вопр. рыболовства. 2007. Т.8. №4 (32). С. 623-640.

Галковская Г.А., Суцеля Л.М. Рост водных животных при переменных температурах. Минск: Наука и техника, 1978. 144 с.

Гершанович А.Д., Пегасов В.А., Шатуновский М.И. Экология и физиология молоди осетровых М.: Агропромиздат, 1987. 215 с.

Гершанович А.Д., Тауфик Л.Р. Влияние концентрации корма и плотности посадки на размер рациона молоди осетровых // ДАН СССР. 1991. Т. 317. №5. С. 1 277-1 280.

Григорьева Т. Н., Солохина Т.А. Особенности выращивания молоди севрюги в прудах рыбоводных заводов дельты Волги / Сб. Осетровые на рубеже XXI века. Тез. докл. Астрахань. 2000. С. 233-235.

Довгопол Г.Ф., Вещев П.В., Озерянская Т.В. Оценка численности поколений севрюги *Acipenser stellatus* (Pallas) // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33. № 1. С. 93-99.

Киртичников В.С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 1987. 520 с.

Козлов А.Б. Использование генетико-нейробиологических методов для оценки качества прудовой молоди севрюги. Сб. Осетровое хозяйство водоемов СССР. ч.1. Астрахань, 1989. С. 145-147.

Кокоза А.А. Искусственное воспроизводство осетровых рыб. Астрахань: АГТУ, 2004. 208 с.

Комоликова Л.И. Физиологическая характеристика молоди осетровых рыб, выращенных в прудах с различной плотностью посадки / Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань, 1984. С. 123-125.

Крутина Т.С. Биохимическая характеристика дикой и заводской молоди осетря кеты, калуги и осетра // Труды ВНИРО. 2002. Т. 141. С. 176-183.

Лукьяненко В. И., Касимов Р. Ю., Кокоза А. А. Возрастно-весовой стандарт заводской молоди каспийских осетровых. Волгоград, 1984. 229 с.

Мильштейн В.В. Теоретические и биологические аспекты прудового выращивания осетровых. Сб. Биологические основы осетроводства. М.: Наука, 1983. С. 135-138.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.

Никоноров С.И., Витвицкая Л.В. Эколого-генетические проблемы искусственного воспроизводства осетровых и лососевых рыб. М.: Наука, 1993. 254 с.

Пироговский М.И. К вопросу об эффективности осетроводства в Волго-Каспийском районе. Сб. Биологические основы осетроводства. М.: Наука, 1983. С. 191-200.

Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. Минск: Вышэйшая школа, 1967. 328 с.

Рябова Г.Д., Никоноров С.И., Кутергина И.Г. и др. Связь между уровнем гетерозиготности по гену лактатдегидрогеназы ЛДГ-В² и некоторыми характеристиками производителей и молоди севрюг. Сб. Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань, 1984. С. 303-305.

Рябова Г.Д., Кутергина И.Г. Анализ аллозимной изменчивости севрюги *Acipenser stellatus* (Pallas) Северного Каспия // Генетика. 1990. Т. 26. № 5. С. 902-911.

Рябова Г.Д., Офицеров М.В., Шишанова Е.И. Исследование связи между аллозимной изменчивостью и некоторыми компонентами приспособленности у севрюги *Acipenser stellatus* (Pallas) // Генетика. 1995. Т. 31. №12. С. 1 679-1 692.

Рябова Г.Д., Офицеров М.В., Климонов В.О. и др. О возможном влиянии рыбоводства на генетические и биологические характеристики севрюги / Сб. Состояние и перспективы научно-практических разработок в области марикультуры России. М. ВНИРО, 1996. С. 269-274.

Рябова Г.Д., Малинина Т.В., Холод О.Н. и др. Анализ генетической изменчивости и флуктуирующей асимметрии в выборках молоди белуги прудового и бассейнового содержания / Сб. Осетровые на рубеже XXI века. Астрахань, 2000. С. 188-189.

Рябова Г.Д., Климонов В.О., Афанасьев К.И., Вышкварцев Д.И. и др. Изменчивость морфометрических и генетических характеристик молоди севрюги при выращивании в прудах с различной плотностью посадки // Генетика. 2006 а. Т. 42. №2. С. 244-255.

Рябова Г.Д., Климонов В.О., Афанасьев К.И. и др. Влияние рыбоводства на генотипические и фенотипические характеристики волжской поздней яровой севрюги / Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития. Изд. ВНИРО. 2006 б. С. 213-216.

Рябова Г.Д., Климонов В.О., Афанасьев К.И. и др. Сравнение динамики хода на нерест и генетических и биологических параметров сеярыги волжского стада 1985, 1996 гг. // Генетика. 2006 в. Т. 42. №10. С. 1 406-1 414.

Рябова Г.Д., Климонов В.О., Шишанова Е.И. Генетическая изменчивость в природных популяциях и доместифицированных стадах осетровых рыб. Атлас аллозимов. М.: Россельхозакад., 2008. 94 с.

Сбикин Ю.Н. Некоторые аспекты социального и оборонительного поведения молоди осетровых (*Acipenseridae*) // Зоол. журнал. 1996. Т. 75. Вып. 3. С. 383-390.

Серов Д.В., Никоноров С.И. Механизмы и факторы генетического отбора по локусам лактатдегидрогеназы у сеярыги // Докл. АН СССР. 1987. Т. 297. №5. С. 1 237-1 239.

Хакимуллин А.А. Интенсивность газообмена у одиночных и сгруп-пированных особей молоди сибирского осетра *Acipenser baeri* // Вопр. Ихтиологии. 1987. Т. 27. Вып. 6. С. 978 - 983.

Ходоревская Р.П., Рубан Г.И., Павлов Д.С. Поведение, миграции, распределение и запасы осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2007 а. 242 с.

Ходоревская Р.П., Судиков Г.А., Романов А.А. Современное состояние запасов водных биологических ресурсов Каспийского бассейна// Вопр. рыболовства. 2007 б. Т.8. №4 (32). С. 608-622.

Холлендер М., Вульф Д. Непараметрические методы статистики. М.: Финансы и статистика, 1983, 518 с.

Чузунова И.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Из-во АН СССР, 1959. 164 с.

Johnson G.B. Enzyme polymorphism and metabolism // Science. 1974. V. 184. № 4 132. P. 28-37.

Ryabova G.D. Conservation problem and hatchery effect on diversity of some Caspian sturgeons. Abstr. XII Europ. Cong. Ichthyol. Cavtat (Dubrovnik). 2007. P. 141.

Thelen G.C., Allendorf F.M. Heterozygosity – fitness correlations in rainbow trout: effects of allozyme loci or associative overdominance // Evolution. 2001. V. 55. №6. P. 1 180-1 186.

COMPARATIVE ANALYSIS FOR GENETIC AND MORPHOMET-RIC VARIABILITY OF HATCHERY JUVENILES AND SPAWNERS OF STELLATE STURGEONS OF NORTH CASPIAN

© 2013 y. G.D. Ryabova ¹, V.O. Klimonov ¹, D.I. Vyshkvartsev ², A.B. Ryabov ³

1 – Vavilov Institute of General Genetics RAS, Moscow

2 – Zhirmunsky Institute of Marine Biology RAS, Vladivostok

3 – Institute of Chemistry and Biology of Marine Environment, Oldenburg

Size of adult male and fecundity of adult female of stellate sturgeon positively correlates with the genotype homozygosity of the most frequent allele of *PGM-1** locus. Ural sturgeon demonstrate a greater fraction of such spawners in comparison with Volga sturgeon, whose reproduction is affected by hatcheries. Rearing fingerlings in ponds with low-density planting increases survival and growth rate of juveniles with the genotypes dominant in natural spawning. It may contribute to the growth of population size.

Key words: hatchery, stellate sturgeon, genetic and morphometric variability.