

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.17:597.442

Е. И. Шишанова, Д. А. Кавтаров, М. В. Офицеров, Г. А. Шишанов

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЕВРЮГИ *ACIPENSER STELLATUS PALLAS* В ОНТОГЕНЕЗЕ ПРИ ИНДУСТРИАЛЬНОМ ВЫРАЩИВАНИИ

Представлены результаты генетического мониторинга репродуктивного стада севрюги *Acipenser stellatus* Pallas, выращенного из икры в условиях замкнутого водоснабжения, по генам лактатдегидрогеназы и эстеразы. В течение четырех лет погибших рыб собирали и проводили генетико-биохимический анализ методом вертикального электрофореза в полиакриламидном геле. Погибшие рыбы были объединены по возрасту, в котором они погибли, и количеству отхода за данный период в три группы: мелкий, средний и крупный отход. Были проанализированы также все живые особи четырехлетнего возраста. Для сравнения выборок и оценки направления отбора служили собственные данные по молоди и производителям севрюги, полученные на астраханских осетровых рыбоводных заводах и в Научно-производственном центре по осетроводству «БИОС», потомство которых 2009 г. было частично использовано для закладки репродуктивного стада севрюги на Можайском производственно-экспериментальном рыбоводном заводе, а также литературные данные по нерестовым мигрантам севрюги в р. Волгу в 1985 г. Анализ динамики гетерозиготности и генотипов лактатдегидрогеназы и эстеразы показал, что на первых этапах выращивания генетическая структура отхода наиболее соответствовала соотношению генотипов и гетерозиготности у выборок рыб из прудовой и природной среды, но большая часть рыб, именно с этими генотипами, погибла в индустриальных условиях выращивания. К моменту полового созревания выжили генотипы, наиболее приспособленные к индустриальным условиям. Отбор по локусу лактатдегидрогеназы шел в пользу гетерозигот 70/100, по локусу эстеразы – в пользу гомозигот *ee*. Генетическая структура выживших четырехлеток севрюги, прошедших отбор на приспособленность к индустриальным условиям выращивания, по исследованным локусам достоверно отличается от совокупности производителей из природной среды по гетерозиготности и соотношению генотипов. Тем не менее в современных условиях выращенное стадо севрюги может использоваться как дополнительный ресурс для пополнения природных популяций.

Ключевые слова: севрюга, аквакультура, генетический мониторинг, лактатдегидрогеназа, эстераза, выращивание, замкнутое водоснабжение, отбор, генетическая структура, гомозиготы, гетерозиготы, генотипы.

Введение

В настоящее время искусственное воспроизводство осетровых рыб в индустриальных условиях для пополнения природных популяций все больше замещает их естественное воспроизводство. На этом фоне актуализируется предложение о переходе на выращивание крупной молоди в установках замкнутого водоснабжения (УЗВ) [1–3]. К заводским условиям, существенно отличающимся от природных, адаптирован весь цикл воспроизводства – от получения икры до выращивания производителей. Научные и технологические разработки все интенсивнее продвигаются в направлении механизации и унификации процесса воспроизводства осетровых, в то время как изменчивая природная среда предопределяет адаптивное разнообразие половозрелых рыб и их потомства.

Объективные данные о негативном влиянии заводского воспроизводства на популяции рыб накапливаются с начала 1980 гг. На примере лососевых и осетровых рыб было показано, что на фоне измельчания и снижения плодовитости искусственно полученной генерации половозрелых рыб происходит устойчивое повышение гетерозиготности производителей и их потомства по генам лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутазы [4–8]. Выявлено также влияние высоких и стандартных плотностей посадки в прудах осетровых рыбоводных заводов (ОРЗ)

в Астраханской области на морфогенетические характеристики потомства белуги и севрюги, выражающееся в повышенной гетерозиготности по этим ферментам [9–11]. К настоящему времени вполне определенно установлено негативное влияние заводского воспроизводства на генотип и рыбоводные характеристики искусственно полученных генераций.

Целью нашего исследования было выявление особенностей естественного отбора при выращивании севрюги в условиях полноциклического культивирования за пределами естественного ареала для оценки целесообразности использования репродуктивных стад, сформированных в искусственных условиях, для пополнения природных популяций и реинтродукции.

Материал и методы исследований

Исследования проводили на Можайском производственно-экспериментальном рыбоводном заводе (МПЭРЗ) в 2009–2012 гг. Материалом для исследования послужили 753 экз. волжской севрюги, выращенной из икры, привезенной в 2009 г. из Научно-производственного центра по осетроводству «БИОС» (НПЦ «БИОС»). Выращивание проводили в УЗВ со средней температурой воды 20,1 °С, при содержании кислорода от 8 до 3,0 мг/л, водообмене 3–4 раза в час в лотках и бассейнах, кормлении полнорационным комбикормом различных фирм-производителей. Переход на активное питание осуществляли с использованием рачка *Artemia salina* [12].

Генетико-биохимические исследования проводили методом электрофореза в полиакриламидном геле в лаборатории Всероссийского научно-исследовательского института ирригационного рыбоводства [13]. В качестве генетических маркеров использовали эстеразу (локус *Est-2*) и лактатдегидрогеназу (локус *LDH-3*) [14]. Генетическую гетерогенность выборок оценивали по следующим параметрам: частота встречаемости аллелей и генотипов; уровень гетерозиготности наблюдаемой (*Ноб*) и ожидаемой (*Не*); отклонение гетерозиготности от ожидаемой (*D*). Соответствие между наблюдаемыми и теоретически ожидаемыми частотами оценивалось по закону Харди – Вайнберга (критерий χ^2) [15]. Данные по частотам генов были проанализированы с помощью теста χ^2 на гетерогенность Д. В. Ниля и У. Д. Шелла [16].

Сбор проб, из-за высокой ценности материала, проводили в виде свежего отхода, после перехода личинок на активное питание и достижения размера 30 мм, последовательно на всех этапах выращивания (табл. 1). Самый мелкий и многочисленный отход в виде предличинок и личинок не удалось проанализировать в связи с преобладанием материнского (икорного) генотипа. После перехода личинок на активное питание, в связи с их небольшими размерами, происходила быстрая деструкция организмов в водной среде, и результат исследования зависел не от качества генотипа, а от сохранности белка. В частности, у личинок, собранных после двухчасового пребывания в воде, читаемый фенотип проявлялся только у 10–15 % проб.

Погибшие рыбы были объединены по возрасту, в котором они погибли, и количеству отхода за данный период в 3 группы: мелкий, средний и крупный отход. Были проанализированы также все живые особи четырехлетнего возраста (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика исследованной совокупности севрюги *

| Год | Группа рыб | Возраст рыб | Количество рыб в стаде, шт. | Выход, % | Средний вес, г | Количество рыб в выборке, шт. |
|------|-------------------------------------|--|-----------------------------|----------|----------------|-------------------------------|
| 2009 | Не исследовали | Свободные эмбрионы | 3950 | 80,0 | 0,028 | – |
| | Мелкий отход | Молодь: начало выращивания конец выращивания | 2360 1560 | 59,0 | 3,0 | 224 |
| | | Средний отход | Сеголетки-годовики | 987 | 63,0 | |
| 2010 | Средний отход | Годовики и двухлетки | 853 | 86,0 | 243,98 | 202 |
| 2011 | Крупный отход | Двухгодовики и трехлетки | 758 | 89,0 | 812,23 | 103 |
| 2012 | Крупный отход Живые четырехлетки | Трехгодовики | 610 | 92,0 | 1436,1 | 245 |
| | | Четырехлетки | 305 | | | |

* В процессе выращивания осуществлялась передача севрюги в другие хозяйства, поэтому доля отхода не соответствует количеству оставшихся рыб.

Для сравнения и оценки направления отбора использовали собственные данные по молодежи и производителям севрюги с ОРЗ в Астраханской области и НПЦ «БИОС» в 2009 г., когда было начато выращивание ремонтно-маточного стада на МПЭРЗ, а также литературные данные по нерестовым мигрантам севрюги в р. Волгу в 1985 г. [14].

Результаты исследований

Анализ генетической изменчивости аквакультурной севрюги по локусу *LDH-3* показал, что на первых этапах выращивания наблюдается отбор ($\chi^2 = 72,12$), направленный против гомозигот. Наблюдаемая гетерозиготность выборок мелкого (0,183) и среднего отхода (0,141) почти в 2 раза ниже ожидаемой гетерозиготности (соответственно 0,339 и 0,358), и основная часть погибшей молоди, сеголеток и годовиков представлена гомозиготами (табл. 2, рис. 1).

К двухлетнему возрасту количество погибших рыб уменьшилось до 11 %, гибель рыб происходила в основном за счет травматизации и разрыва желчного пузыря. С этого возраста в группе крупного отхода, который собирали в течение 3-х лет, наблюдается повышение гетерозиготности до 0,383, что почти в 2 раза выше, чем у группы среднего отхода. Гетерозиготность оставшихся живых пятилеток практически не отличается от гетерозиготности группы рыб крупного отхода, что свидетельствует о прекращении средового отбора у рыб после первых двух лет жизни (рис. 1, а). Это означает, что к моменту полового созревания выжили гетерозиготные генотипы, наиболее приспособленные к условиям УЗВ.

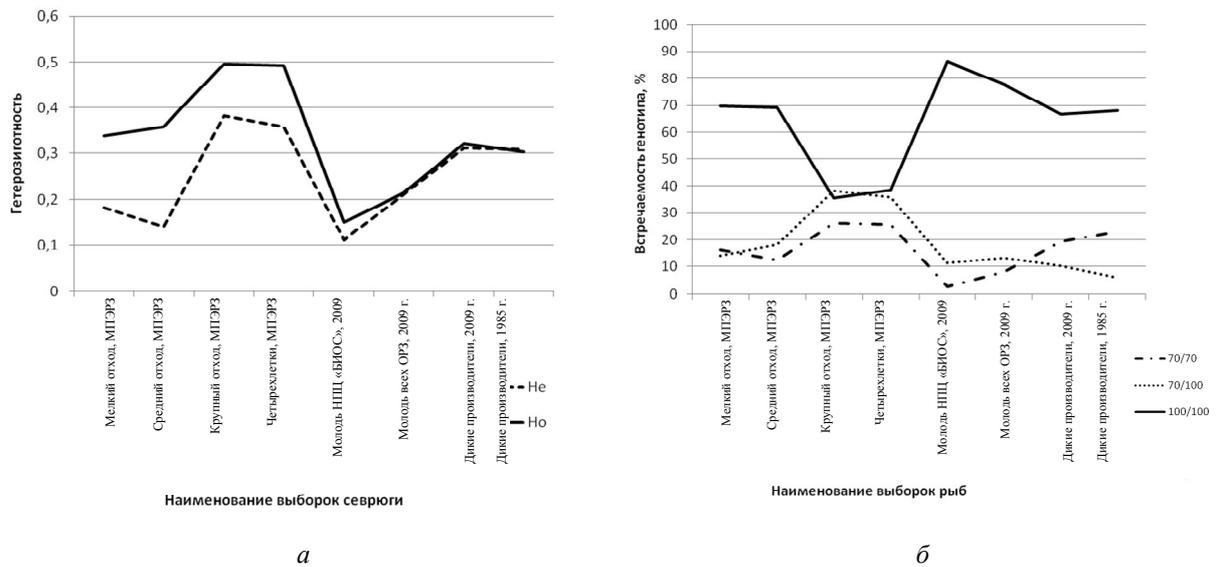


Рис. 1. Распределение в выборках севрюги из индустриальной, прудовой и природной среды по локусу *LDH-3*:
а – гетерозиготности; б – генотипов

Для оценки направления отбора в онтогенезе в УЗВ провели сравнение с процессами, которые происходят в природной среде и прудовых условиях ОРЗ в Астраханской области. Из табл. 1 следует, что гетерозиготность молоди, выращенной на ОРЗ, фактически соответствует таковой у выборки погибшей молоди на МПЭРЗ. Генетические показатели выборки живых четырехлеток МПЭРЗ находятся на уровне выборок диких производителей волжской севрюги в 1985 и 2009 гг. Однако, в отличие от них, она неравновесна по критерию χ^2 , и в ней отмечен дефицит гетерозигот. В целом наблюдается тенденция к повышению гетерозиготности и у диких производителей севрюги.

Анализ распределения генотипов *LDH-3* показал дефицит гомозигот обычного аллеля 100/100 и избыток гетерозигот 70/100 у рыб с возраста от двух до четырех лет, выращенных в условиях аквакультуры, по сравнению с совокупностями рыб из природной и прудовой среды (рис. 1, б). На рис. 1 видно, что на первых этапах выращивания генетическая структура отхода наиболее соответствовала соотношению генотипов у выборок рыб из прудовой и природной среды, но большая часть рыб, именно с этими генотипами, оказалась наименее приспособленной к индустриальным условиям выращивания и погибла.

Таким образом, полученные нами материалы показывают, что в условиях аквакультуры погибают прежде всего гомозиготные по локусу *LDH-3* рыбы групп мелкого и среднего отхода, генетические характеристики которых наиболее соответствуют природным и прудовым популяциям.

Таблица 2

**Генетические показатели по локусу *LDH-3*
у севрюги из индустриальной, прудовой и природной среды ***

| Группа рыб | Количество, шт. | Частота встречаемости аллелей | | | Гетерозиготность | | D | χ^2 | p |
|-----------------------------|-----------------|-------------------------------|----------------------|---------------|------------------|---------------|--------|----------|---------|
| | | 70 ± m | 100 ± m | 112 ± m | Ho ± m | He ± m | | | |
| Мелкий отход | 224 | 0,216 ± 0,02 | 0,784 ± 0,02 | 0 | 0,183 ± 0,025 | 0,339 ± 0,022 | -0,46 | 47,5 | < 0,001 |
| Средний отход | 198 | 0,232 ± 0,03 | 0,768 ± 0,03 | 0 | 0,141 ± 0,035 | 0,358 ± 0,032 | -0,604 | 72,12 | < 0,001 |
| Крупный отход | 107 | 0,453 ± 0,034 | 0,548 ± 0,034 | 0 | 0,383 ± 0,047 | 0,496 ± 0,007 | -0,227 | 5,508 | < 0,05 |
| Живые четырехлетки, МПЭРЗ | 217 | 0,436 ± 0,025 | 0,564 ± 0,025 | 0 | 0,359 ± 0,034 | 0,492 ± 0,007 | -0,27 | 14,221 | < 0,001 |
| Молодь, НПЦ «БИОС», 2009 г. | 195 | 0,082 ± 0,014 | 0,918 ± 0,014 | 0 | 0,113 ± 0,023 | 0,151 ± 0,023 | -0,251 | 12,29 | < 0,001 |
| Молодь всех ОРЗ, 2009 г. | 714 | 0,078 ± 0,007 | 0,882 ± 0,009 | 0,04 ± 0,005 | 0,212 ± 0,015 | 0,215 ± 0,014 | -0,016 | 11,558 | < 0,05 |
| Производители, 2009 г. | 99 | 0,813 ± 0,028 | 0,106 ± 0,022 | 0,081 ± 0,019 | 0,313 ± 0,047 | 0,321 ± 0,040 | -0,025 | 3,868 | > 0,05 |
| Производители, 1985 г. | 485 | 0,852 ± 0,015 | 0,134 ± 0,015 | 0,041 ± 0,005 | 0,309 ± 0,021 | 0,303 ± 0,017 | 0,026 | 9,220 | > 0,05 |

* Выделены частоты аллелей, по которым обнаружены достоверные различия между группами рыб.

Таблица 3

**Генетические показатели по локусу *EST-2*
у севрюги из индустриальной, прудовой и природной среды ***

| Группа рыб | Количество, шт. | Частота встречаемости аллелей | | | | | Гетерозиготность | | D | χ^2 | p |
|-----------------------------|-----------------|-------------------------------|----------------------|---------------|----------------------|----------------------|------------------|---------------|---------------|----------|---------|
| | | a ± m | c ± m | d ± m | e ± m | i ± m | Ho ± m | He ± m | | | |
| Мелкий отход | 224 | 0,025 ± 0,007 | 0 | 0,19 ± 0,018 | 0,786 ± 0,019 | 0 | 0,317 ± 0,031 | 0,346 ± 0,024 | -0,08 | 3,57 | 01 |
| Средний отход | 202 | 0,129 ± 0,024 | 0,025 ± 0,011 | 0,045 ± 0,015 | 0,792 ± 0,029 | 0,01 ± 0,007 | 0,208 ± 0,040 | 0,353 ± 0,040 | -0,412 | 17,69 | < 0,001 |
| Крупный отход | 103 | 0,019 ± 0,007 | 0 | 0,079 ± 0,014 | 0,902 ± 0,016 | 0 | 0,109 ± 0,023 | 0,184 ± 0,025 | -0,39 | 48,4 | < 0,01 |
| Живые четырехлетки, МПЭРЗ | 245 | 0,047 ± 0,010 | 0,002 ± 0,002 | 0,071 ± 0,012 | 0,880 ± 0,015 | 0 | 0,151 ± 0,023 | 0,219 ± 0,024 | -0,31 | 60,32 | < 0,05 |
| Молодь, НПЦ «БИОС», 2009 г. | 195 | 0,027 ± 0,01 | 0,24 ± 0,009 | 0,079 ± 0,016 | 0,866 ± 0,02 | 0,003 ± 0,003 | 0,212 ± 0,034 | 0,242 ± 0,032 | -0,12 ± 0,168 | 107,46 | < 0,01 |
| Молодь всех ОРЗ, 2009 г. | 700 | 0,324 ± 0,01 | 0,009 ± 0,009 | 0,118 ± 0,016 | 0,832 ± 0,02 | 0,008 ± 0,003 | 0,192 ± 0,034 | 0,219 ± 0,032 | -0,34 ± 0,168 | 758,0 | < 0,001 |
| Производители, 2009 г. | 99 | 0,081 ± 0,005 | 0,071 ± 0,003 | 0,061 ± 0,009 | 0,763 ± 0,01 | 0,025 ± 0,002 | 0,313 ± 0,016 | 0,403 ± 0,016 | -0,22 | 42,6 | > 0,001 |
| Производители, 1985 г. | 430 | 0,057 ± 0,008 | 0,062 ± 0,008 | 0,097 ± 0,01 | 0,78 ± 0,014 | 0,005 ± 0,002 | 0,271 ± 0,021 | 0,375 ± 0,02 | -0,33 | 234,8 | < 0,001 |

* Выделены частоты аллелей, по которым обнаружены достоверные различия между группами рыб.

Исследование генетической изменчивости аквакультурной севрюги по локусу *EST-2* показало, что, в отличие от локуса *LDH-3*, в первые 2 года выращивания происходил отбор рыб с гетерозиготным генотипом, поэтому гетерозиготность была высокой (0,317 и 0,208) по сравнению с гетерозиготностью групп крупного отхода и живых четырехлеток (0,109 и 0,151) (табл. 3, рис. 2, а). Гетерозиготность производителей севрюги в 2009 г. была на уровне гетерозиготности у выборки погибшей молоди МПЭРЗ – 0,317 и 0,313 соответственно. Это свидетельствует о том, что по локусу *EST-2* на первых этапах выращивания отбор идет против гетерозигот. Гетерозиготность группы рыб, оставшихся в живых, почти в 2 раза меньше гетерозиготности природных производителей.

Анализ динамики в процессе выращивания количества самых распространенных генотипов – гомозиготного *ee* и гетерозиготного *de*, позволил выявить, что тенденция динамики генотипа *ee* зеркально отражает варьирование гетерозиготности у сравниваемых групп рыб (рис. 2). Вследствие этого можно сделать вывод, что в промышленных условиях отбор по локусу *EST-2* идет против гетерозигот всех типов и преимущество получают гомозиготы распространенного аллеля *ee*.

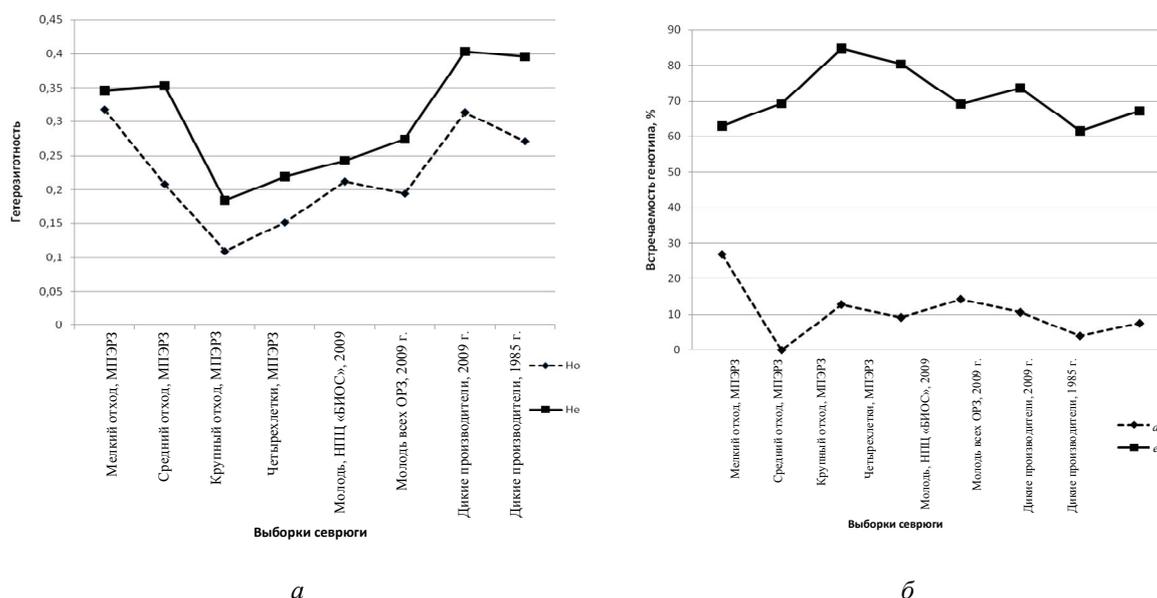


Рис. 2. Распределение в выборках севрюги из промышленной, прудовой и природной среды по локусу *EST-2*:
а – гетерозиготности; б – генотипов

Следовательно, по локусу *EST-2*, аналогично локусу *LDH-3*, на первых этапах выращивания происходил отбор против генотипов, доминирующих в природной и прудовой среде, только в данном случае отмечена направленность отбора против гетерозигот.

Сравнение по тесту на гетерогенность выживших четырехлеток с производителями 2009 г., из совокупности которых происходила аквакультурная севрюга, показало между ними достоверные различия ($p > 0,001$) по частоте встречаемости в локусе *LDH-3* аллелей 70 и 100 ($p > 0,001$ при χ^2 20,8 и 100,58 соответственно) и по частоте встречаемости в локусе *EST-2* распространенного аллеля *e* ($\chi^2 - 5,354$, $p > 0,05$) и аллеля *c* ($\chi^2 - 45,89$, $p > 0,001$), при выщеплении редкого аллеля *i* (табл. 2, 3).

Таким образом, создана совокупность рыб, прошедших отбор на приспособленность к промышленным условиям выращивания, достоверно отличающаяся по генетическим параметрам от природных популяций севрюги.

Обсуждение результатов

Генетическая структура любой совокупности организмов находится под влиянием условий среды. Адаптивный характер белкового полиморфизма позволяет оценить это влияние, поскольку в трансформированных условиях среды получают преимущество особи с теми или

иными генотипами ферментов. Нами исследованы ферменты, включенные в дыхательный и пищеварительный процессы, которые в промышленных условиях подвергаются наиболее сильному воздействию из-за кормления рыбы искусственными полнорационными кормами; измененного качественного состава воды, характеризующегося высоким содержанием азота и низким кислорода; искаженного светового и температурного режимов, а также других факторов.

Связь количества кислорода в воде с выживаемостью молоди севрюги с разными генотипами по локусам *LDH* была ранее экспериментально выявлена в аквариальных емкостях [17]. Позже было показано устойчивое повышение у молоди севрюги доли гетерозигот по локусам *LDH-3* и *LDH-4* при прудовом выращивании с высокими значениями плотности посадки и во втором рыбоводном цикле, когда из-за высокой температуры снижается насыщение воды кислородом [8–11, 17]. Аналогичная тенденция к увеличению доли гетерозигот по локусу *LDH-3* и гетерозиготности у живых четырехлеток севрюги наблюдается и в нашем опыте на МПЭРЗ, проходившем в производственных условиях при высоких значениях плотности посадки и колебаниях кислорода.

Наблюдаемый отбор в пользу гетерозигот можно отнести к одному из проявлений стабилизирующего отбора, когда множественность генных продуктов и их комбинаций позволяет гетерозиготному организму поддерживать постоянство своих функций в широком диапазоне изменений среды [18]. На популяционном уровне это позволяет совокупности рыб восстанавливать свою структуру за счет генетического гомеостаза и не имеет изначально негативного характера [19].

Однако на примере локуса *EST-2* отмечено проявление дизруптивного отбора, при котором происходит фиксация одного аллеля с утерей другого (в нашем случае аллеля *i* и, в перспективе, аллеля *c*). Рыбы, гетерозиготные по локусу эстеразы, оказались менее приспособленными к условиям УЗВ, чем гомозиготные с генотипом *ee*. Можно было бы предположить, что это направление отбора связано с качеством искусственного корма, к которому адаптируется рыба, но с увеличением среди волжских производителей севрюги доли рыб искусственного происхождения и у заводской молоди также возрастает количество гомозигот «распространенного» аллеля *e* и сокращается количество редких аллелей [11, 20, 21].

Таким образом, направления отбора в онтогенезе севрюги в условиях УЗВ по локусам *LDH-3* и *EST-2* в целом совпадают с таковыми при искусственном воспроизводстве севрюги на ОРЗ в Астраханской области, но имеют более выраженный характер.

На лососевых видах рыб и стерляди показано также, что одомашнивание и искусственное разведение приводят к потере аллельных генов, повышению или снижению наблюдаемой гетерозиготности в зависимости от направления отбора – дизруптивного или стабилизирующего [18, 21–23]. Разнонаправленность отбора по разным локусам связана с тем, что «любая природная популяция эволюционирует одновременно по множеству локусов и соответствующие генотипы могут взаимодействовать самым различным образом» [18, с. 51].

Наблюдаемая трансформация генетической структуры искусственных популяций рыб непосредственно связана с деградацией их рыбоводных и продукционных характеристик [6–9, 11, 18, 20]. Ранее для севрюги нами было показано, что гомозиготы по локусам *LDH-3* и *LDH-4* по сравнению с гетерозиготами характеризуются более крупными размерами и массой, а гетерозиготы по локусу фосфоглюкомутазы отличаются более ранним созреванием и мелкими размерами [24]. В связи с этим для предотвращения возможных последствий искусственного воспроизводства на ОРЗ, при выращивании крупной молоди осетровых в УЗВ и во всех репродуктивных стадах, необходимо проводить генетический мониторинг и паспортизацию рыб не только по ДНК-маркерам, но и с учетом генетико-биохимического полиморфизма рыб по адаптивным ферментным системам. Эти данные необходимы для разработки мер по поддержанию генетического разнообразия в искусственно созданных репродуктивных стадах, природных популяциях севрюги и для селекции.

Репродуктивное стадо севрюги, выращенное в условиях УЗВ, в силу его геноспецифичности, может быть использовано, с одной стороны, как основа для селекционной работы, а с другой, при направленном пополнении генофонда или генетически обоснованном подборе родительских пар, – для реинтродукции в природную среду.

Заключение

Полученные нами материалы по генетической изменчивости севрюги в онтогенезе позволяют уверенно констатировать, что индустриальные условия воспроизводства и выращивания обусловили достоверные изменения в генетической структуре данного репродуктивного стада. Впервые выявлено, что в индустриальных условиях отбор по локусу *EST-2* идет против гетерозигот всех типов и преимущество получают гомозиготы распространенного аллеля *ee*, а по локусу *LDH-3* отбор направлен против гомозигот 70/70 и 100/100. Показано, что в условиях УЗВ происходит трансформация генофонда в направлении, которое отлично от направления трансформации генофонда интактных естественных популяций. В связи с этим выращенное репродуктивное стадо можно использовать для реинтродукции в природную среду только после генетико-биохимической паспортизации и (или) пополнения генофонда выращенного репродуктивного стада.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бурцев И. А. К определению оптимальных размерно-весовых стандартов заводской молоди осетровых для воспроизводства / И. А. Бурцев // Тепловодная аквакультура и биологическая продуктивность водоемов аридного климата: материалы и докл. Междунар. симпоз. (16–18 апреля 2007 г., Астрахань). Астрахань: Изд-во АГТУ, 2007. С. 298–302.
2. Пономарёв С. В. Развитие искусственного воспроизводства на ОРЗ дельты Волги в свете вопроса об изменении возрастного-весового стандарта молоди осетровых рыб / С. В. Пономарёв, А. А. Кокоза, В. М. Распопов, Е. Н. Пономарёва, Ю. М. Баканёва // Осетровое хозяйство. СПб.: Береста, 2010. № 4. С. 47–51.
3. Васильева Л. М. Искусственное воспроизводство осетровых рыб укрупненной навески / Л. М. Васильева // Воспроизводство естественных популяций ценных видов рыб: тез. и докл. Междунар. науч. конф. СПб.: ГосНИОРХ, 2010. С. 34–35.
4. Рябова Г. Д. Связь между уровнем гетерозиготности по гену лактатдегидрогеназы *ЛДГ-В²* и некоторыми характеристиками производителей и молоди севрюги / Г. Д. Рябова, С. И. Никоноров, И. Г. Куртергина, М. В. Офицеров, Е. И. Шишанова // Всесоюз. совещ. «Осетровое хозяйство водоемов СССР» (11–14 декабря 1984 г., Астрахань): тез. науч. докл. Волгоград: Волгоград. правда, 1984. С. 303–304.
5. Алтухов Ю. П. Адаптивная генетическая структура и ее связь с внутривидовой дифференциацией по полу, возрасту, скорости роста у тихоокеанского лосося – нерки / Ю. П. Алтухов, Н. В. Варнавская // Генетика. 1983. Т. 19, № 3. С. 769–807.
6. Никоноров С. И. Эколого-генетические проблемы искусственного воспроизводства осетровых и лососевых рыб / С. И. Никоноров, Л. В. Витвицкая. М.: Наука, 1993. 254 с.
7. Алтухов Ю. П. Гетерозиготность генома, скорость полового созревания и продолжительность жизни / Ю. П. Алтухов // Докл. РАН. 1996. Т. 348, № 6. С. 842–845.
8. Рябова Г. Д. О возможном влиянии рыбоводства на генетические и биологические характеристики севрюги / Г. Д. Рябова, М. В. Офицеров, В. О. Климонов, Е. И. Шишанова, Г. Ф. Довгопол, Р. П. Ходоревская // Состояние и перспективы науч.-практ. разработок в области марикультуры России: материалы совещ. (Ростов-на-Дону, август 1996 г.). М.: Изд-во ВНИРО, 1996. С. 269–274.
9. Рябова Г. Д. Влияние рыбоводства на генотипические и фенотипические характеристики волжской поздней яровой севрюги / Г. Д. Рябова, В. О. Климонов, К. И. Афанасьев, Г. А. Рубцова, Ф. Ф. Москалейчик // Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития. М.: ВНИРО, 2006. С. 213–216.
10. Рябова Г. Д. Влияние плотности посадки на некоторые характеристики молоди белуги / Г. Д. Рябова // Развитие аквакультуры в регионах: проблемы и возможности. Междунар. науч.-практ. конф., 10–11 ноября 2011 г. М.: Изд-во РГАУ – МСХА им. К. А. Тимирязева, 2011. С. 157–167.
11. Рябова Г. Д. Сравнительный анализ генетической и морфометрической изменчивости заводской молоди и производителей севрюги Северного Каспия / Г. Д. Рябова, В. О. Климонов, Д. И. Вышкварцев, А. Б. Рябов // Вопросы рыбоводства. 2013. Т. 14, № 1. С. 106–119.
12. Бубунец Э. В. Технология выращивания севрюги (*Acipenser stellatus*) в индустриальных условиях / Э. В. Бубунец, Е. И. Шишанова, А. В. Лабенец, Д. А. Кавтаров, А. В. Новосадова, И. В. Стародворская. М.: Изд-во РГАУ – МСХА им. К. А. Тимирязева, 2010. 62 с.
13. Peacock A. C. Serum protein electrophoresis in acrylamide gel / A. C. Peacock, S. L. Bunting, K. G. Queen // Science. 1965. Vol. 147. P. 1451–1543.
14. Рябова Г. Д. Генетическая изменчивость в природных популяциях и domestцированных стадах осетровых рыб России. Атлас аллозимов / Г. Д. Рябова, В. О. Климонов, Е. И. Шишанова. М.: Россельхозакадемия, 2008. 94 с.
15. Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику / Ф. Айала. М.: Мир, 1984. 232 с.
16. Ниль Д. В. Наследственность человека / Д. В. Ниль, У. Д. Шелл. М.: Изд-во иностр. лит., 1958. 389 с.
17. Серов Д. В. Механизмы и факторы генетического отбора по локусам лактатдегидрогеназы севрюги / Д. В. Серов, С. И. Никоноров // Докл. АН СССР. 1987. Т. 297, № 5. С. 1237–1239.

18. Алтухов Ю. П. Динамика популяционных генофондов / Ю. П. Алтухов, Е. А. Салменкова, О. Л. Курбатова, Е. Ю. Победоносцева, Д. В. Политов, А. Н. Евсюков, О. В. Жукова, И. А. Захаров, И. Г. Моисеева, Ю. А. Столповский, В. А. Пухальский, А. А. Поморцев, В. П. Упельник, Б. А. Калабушкин. М.: Наука, 2004. 619 с.
19. Lerner I. M. Genetic homeostasis / I. M. Lerner. N. Y.: Willey, 1954. 134 p.
20. Рябова Г. Д. Сравнение динамики нерестовой миграции, генетических и биологических параметров севаги волжского стада 1985, 1996 гг. / Г. Д. Рябова, В. О. Климонов, К. И. Афанасьев, Г. А. Рубцова, Г. Ф. Довгопол, Р. П. Ходоревская // Генетика. 2006. Т. 42, № 10. С. 1406–1414.
21. Шишанова Е. И. Генетическое разнообразие молоди волжской севаги в условиях искусственного воспроизводства / Е. И. Шишанова // Естественные и технические науки. 2013. № 2. С. 119–121.
22. Варнавская Н. В. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей / Н. В. Варнавская. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 2006. 488 с.
23. Шишанова Е. И. Генетическая изменчивость стерляди (*Acipenser ruthenus*, Linnaeus, 1758) в процессе доместикиции в условиях установки замкнутого водоснабжения / Е. И. Шишанова, А. Д. Павлов // Естественные и технические науки. 2013. № 1. С. 85–88.
24. Рябова Г. Д. Исследования связи между аллозимной изменчивостью и некоторыми компонентами приспособленности у севаги (*Ac. stellatus*) / Г. Д. Рябова, М. В. Офицеров, Е. И. Шишанова // Генетика. 1995. Т. 31, № 12. С. 1679–1692.

Статья поступила в редакцию 10.11.2014

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Шишанова Елена Ивановна – Россия, 142460, поселок им. Воровского, Ногинский район, Московская область; Всероссийский научно-исследовательский институт ирригационного рыбоводства; канд. биол. наук; зам. директора по научной работе; lena-vniir@mail.ru.

Кавтаров Джавад Агулович – Россия, 143222, п/о Горетово, Можайский район, Московская область; Можайский производственно-экспериментальный рыболовный завод; директор; mperz@mail.ru.

Офицеров Михаил Владимирович – Россия, 142460, поселок им. Воровского, Ногинский район, Московская область; Всероссийский научно-исследовательский институт ирригационного рыбоводства; лаборатория разведения речных раков; канд. биол. наук; старший научный сотрудник; miha-akademik@yandex.ru.

Шишанов Григорий Андреевич – Россия, 142460, поселок им. Воровского, Ногинский район, Московская область; Всероссийский научно-исследовательский институт ирригационного рыбоводства; младший научный сотрудник лаборатории рыбохозяйственных исследований и поликультуры рыб; grigoriy.rock@mail.ru.



E. I. Shishanova, D. A. Kavtarov, M. V. Ofitserov, G. A. Shishanov

GENETIC VARIABILITY OF STELLATE STURGEON *ACIPENSER STELLATUS* PALLAS IN ONTOGENESIS UNDER CONDITIONS OF INDUSTRIAL CULTIVATION

Abstract. The results of genetic monitoring of stellate sturgeon *Acipenser stellatus* Pallas broodstock grown in recirculating aquaculture system on basis of genes of lactate dehydrogenase and esterase are presented. During four years we collected dead specimens and carried out genetics-biochemical analysis by the method of vertical electrophoresis in polyacrylamide gel. The dead fishes were classified on three groups: small, middle and large specimens, in connection with their age and percentages of mortality in these periods. All surviving four-year-old specimens were tested as well. For the analysis of the results and estimation of direction of selection we used our

data on fry and breeders of stellate sturgeons from the Astrakhan fish-farming plants and scientific-industrial centre on sturgeon breeding "BIOS", and literature data on spawning migrants caught in Volga river in 1985. The production of the above-mentioned farms was partly used for forming initial broodstock in 2009 at Mozhaisk industrial-experimental fish-farming plant. The analysis of dynamics of heterozygosity and genotypes of lactate dehydrogenase and esterase showed that in initial periods of fry growing, the genetic structure of non-surviving fishes mostly corresponded to the relationship of genotypes and heterozygosity in samples of fishes from ponds and natural environment, but the main part of the fishes with such genotypes could not be adapted to industrial conditions of growing and died. The genotypes mostly adapted to industrial conditions survived up to time of gonad maturation. The selection on the locus of lactate dehydrogenase went in favor of heterozygotes in proportion 70/100, the selection on the locus of esterase went in favor of its homozygotes. The genetic structure of breeders from four-year-old stellate sturgeon grown under selection on the studied loci in direction of adaptability to industrial conditions differed significantly from such characteristics of breeders from nature. However, under contemporary conditions this broodstock can be used as an additional genetic resource for enrichment of natural populations.

Key words: stellate sturgeon, aquaculture, genetic monitoring, lactate dehydrogenase, esterase, growing, recirculating aquaculture system, selection, genetic structure, homozygotes, heterozygotes, genotypes.

REFERENCES

1. Burtsev I. A. K opredeleniiu optimal'nykh razmerno-vesovykh standartov zavodskoi molodi osetrovyykh dlia vosproizvodstva [To the determination of optimal size and mass standards of farm sturgeon fry for reproduction]. *Teplovodnaia akvakul'tura i biologicheskaiia produktivnost' vodoemov aridnogo klimata. Materialy i doklady Mezhdunarodnogo simpoziuma (16–18 aprelia 2007 g., Astrakhan')*. Astrakhan, Izd-vo AGTU, 2007. P. 298–302.
2. Ponomarev S. V., Kokoza A. A., V. M. Raspopov, E. N. Ponomareva, Iu. M. Bakaneva. Razvitie iskusstvennogo vosproizvodstva na ORZ del'ty Volgi v svete voprosa ob izmenenii vozrastno-vesovogo standarta molodi osetrovyykh ryb [Development of artificial reproduction at sturgeon fish farms of the Volga delta in relation to the questions of changing age and mass standard of sturgeon fry]. *Osetrovoe khoziaistvo*. Saint-Petersburg, Beresta Publ., 2010, no. 4, pp. 47–51.
3. Vasil'eva L. M. Iskusstvennoe vosproizvodstvo osetrovyykh ryb ukрупnennoi naveski [Artificial reproduction of sturgeon of enlarged hinge]. *Vosproizvodstvo estestvennykh populiatsii tsennykh vidov ryb. Tezisy i doklady Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii*. Saint-Petersburg, GosNIORKh, 2010. P. 34–35.
4. Riabova G. D., Nikonorov S. I., Kutergina I. G., Ofitserov M. V., Shishanova E. I. Sviaz' mezhdu urovnem geterozigotnosti po genu laktatdegidrogenazy LDG-V2 i nekotorymi kharakteristikami proizvoditelei i molodi sevriugi [The connection between the level of heterozygotes by the gene of lactate dehydrogenase LDH-B2 and some characteristics of breeders and sturgeon fry]. *Vsesoiuznoe soveshchanie «Osetrovoe khoziaistvo vodoemov SSSR» (11–14 dekabria 1984 g., Astrakhan')*. *Tezisy nauchnykh dokladov*. Volgograd, Volgogradskaiia pravda Publ., 1984. P. 303–304.
5. Altukhov Iu. P., Varnavskaia N. V. Adaptivnaia geneticheskaiia struktura i ee sviaz' s vnutripopulatsionnoi differentsiatsiei po polu, vozrastu, skorosti rosta u tikhookeanskogo lososia – nerki [Adaptive genetic structure and its connection with intrapopulation differentiation in sex, age, growth rate of Pacific Ocean red salmon]. *Genetika*, 1983, vol. 19, no. 3, pp. 769–807.
6. Nikonorov S. I., Vitvitskaia L. V. *Ekologo-geneticheskie problemy iskusstvennogo vosproizvodstva osetrovyykh i lososevykh ryb* [Ecological and genetic problems of artificial reproduction of sturgeon and salmon]. Moscow, Nauka Publ., 1993. 254 p.
7. Altukhov Iu. P. Geterozigotnost' genoma, skorost' polovogo sozrevaniia i prodolzhitel'nost' zhizni [Heterozygosity of genome, maturity rate and life duration]. *Doklady Rossiiskoi akademii nauk*, 1996, vol. 348, no. 6, pp. 842–845.
8. Riabova G. D., Ofitserov M. V., Klimonov V. O., Shishanova E. I., Dovgopol G. F., Khodorevskaia R. P. O vozmozhnom vliianii rybovodstva na geneticheskie i biologicheskie kharakteristiki sevriugi [On possible influence of fishery on genetic and biological characteristics of stellate]. *Sostoianie i perspektivy nauchno-prakticheskikh razrabotok v oblasti marikul'tury Rossii. Materialy soveshchaniia (Rostov-na-Donu, avgust 1996 g.)*. Moscow, Izd-vo VNIRO, 1996. P. 269–274.
9. Riabova G. D., Klimonov V. O., Afanas'ev K. I., Rubtsova G. A., Moskaleichik F. F. Vliianie rybovodstva na genotipicheskie i fenotipicheskie kharakteristiki volzhskoi pozdnei iarovoi sevriugi [Influence of fishery on genotypic and phenotypic characteristics of Volga late autumn stellate]. *Akvakul'tura osetrovyykh ryb: dostizheniia i perspektivy razvitiia*. Moscow, VNIRO, 2006. P. 213–216.
10. Riabova G. D. Vliianie plotnosti posadki na nekotorye kharakteristiki molodi belugi [Influence of stocking density on some characteristics of beluga fry]. *Razvitie akvakul'tury v regionakh: problemy i vozmozhnosti. Mezhdunarodnaia nauchno-prakticheskaiia konferentsiia (10–11 noiabria 2011 g.)*. Moscow, Izd-vo RGAU – MSKha im. K A. Timiriazeva, 2011. P. 157–167.
11. Riabova G. D., Klimonov V. O., Vyshkvartsev D. I., Riabov A. B. Sravnitel'nyi analiz geneticheskoi i morfometricheskoi izmenchivosti zavodskoi molodi i proizvoditelei sevriugi Severnogo Kaspiia [Comparative

analysis of genetic and morphometric variability of farm fry and Northern Caspian stellate breeders]. *Voprosy rybolovstva*, 2013, vol. 14, no. 1, pp. 106–119.

12. Bubunets E. V., Shishanova E. I., Labenets A. V., Kavtarov D. A., Novosadova A. V., Starodvorskaia I. V. *Tekhnologiia vyrashchivaniia sevriugi (Acipenser stellatus) v industrial'nykh usloviakh* [Technology of stellate breeding in industrial conditions]. Moscow, Izd-vo RGAU – MSKha im. K. A. Timiriazeva, 2010. 62 p.

13. Peacock A. C., Bunting S. L., Queen K. G. Serum protein electrophoresis in acrylamide gel. *Science*, 1965, vol. 147, pp. 1451–1543.

14. Riabova G. D., Klimonov V. O., Shishanova E. I. *Geneticheskaiia izmenchivost' v prirodnykh populiatsiakh i domestitsirovannykh stadakh osetrovyykh ryb Rossii. Atlas allozimov* [Genetic variability in natural populations and domesticated stocks of Russian sturgeon. Atlas of allozymes]. Moscow, Rossel'khozakademiia, 2008. 94 p.

15. Aiala F. *Vvedenie v populiatsionnuu i evoliutsionnuu genetiku* [Introduction to population and evolution genetic]. Moscow, Mir Publ., 1984. 232 p.

16. Nil' D. V., Shell U. D. *Nasledstvennost' cheloveka* [Man inheritance]. Moscow, Izd-vo inostrannoi literatury, 1958. 389 p.

17. Serov D. V., Nikonov S. I. Mekhanizmy i faktory geneticheskogo otbora po lokusam laktatdegidrogenazy sevriugi [Mechanisms and factors of genetic selection by the loci of lactate dehydrogenase of sturgeon]. *Doklady Akademii nauk SSSR*, 1987, vol. 297, no. 5, pp. 1237–1239.

18. Altukhov Iu. P., Salmenkova E. A., Kurbatova O. L., Pobedonostseva E. Iu., Politov D. V., Evsiukov A. N., Zhukova O. V., Zakharov I. A., Moiseeva I. G., Stolpovskii Iu. A., Pukhal'skii V. A., Pomortsev A. A., Upel'niek V. P., Kalabushkin B. A. *Dinamika populiatsionnykh genofondov* [Dynamics of population genotypes]. Moscow, Nauka Publ., 2004. 619 p.

19. Lerner I. M. *Genetic homeostasis*. N. Y.: Willey, 1954. 134 p.

20. Riabova G. D., Klimonov V. O., Afanas'ev K. I., Rubtsova G. A., Dovgopol G. F., Khodorevskaia R. Sravnenie dinamiki nerestovoi migratsii, geneticheskikh i biologicheskikh parametrov sevriugi volzhskogo stada 1985, 1996 gg. [Comparison of dynamics of spawning migration, genetic and biological parameters of the Volga sturgeon stock of 1985, 1996]. *Genetika*, 2006, vol. 42, no. 10, pp. 1406–1414.

21. Shishanova E. I. Geneticheskoe raznoobrazie molodi volzhskoi sevriugi v usloviakh iskusstvennogo vosproizvodstva [Genetic variability of the Volga sturgeon fry in conditions of artificial reproduction]. *Estestvennye i tekhnicheskie nauki*, 2013, no. 2, pp. 119–121.

22. Varnavskaia N. V. *Geneticheskaiia differentsiatsiia populiatsii tikhookeanskikh lososei* [Genetic differentiation of populations of the Pacific Ocean salmon]. Petropavlovsk-Kamchatsky, Izd-vo KamchatNIRO, 2006. 488 p.

23. Shishanova E. I., Pavlov A. D. Geneticheskaiia izmenchivost' sterliadi (Acipenser ruthenus, Linnaeus, 1758) v protsesse domestikatsii v usloviakh ustanovki zamknutogo vodosnabzheniia [Genetic variability of stellate during the process of domestication in conditions of installations with the closed water circulation]. *Estestvennye i tekhnicheskie nauki*, 2013, no. 1, pp. 85–88.

24. Riabova G. D., Ofitserov M. V., Shishanova E. I. Issledovaniia svyazi mezhdu allozimnoi izmenchivost'iu i nekotorymi komponentami prisposoblennosti u sevriugi (Ac. stellatus) [Study of the relation between allozyme variability and some components of adaptability of sturgeon]. *Genetika*, 1995, vol. 31, no. 12, pp. 1679–1692.

The article submitted to the editors 10.11.2014

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Shishanova Elena Ivanovna – Russia, 142460, Village named after Vorovskiy, Noginsk region, Moscow region; All-Russian Scientific Research Institute of Irrigation Fish Breeding; Candidate of Biology; Deputy Director for Scientific Work; lena-vniir@mail.ru.

Kavtarov Djavad Adyovich – Russia, 143222, Goretovo, Mozhaisk region, Moscow region; Mozhaisk Industrial-Experimental Fish-farming Plant; Director; mperz@mail.ru.

Ofitserov Mikhail Vladimirovich – Russia, 142460, Village named after Vorovskiy, Noginsk region, Moscow region; All-Russian Scientific Research Institute of Irrigation Fish Breeding; Laboratory of Crayfish Cultivation; Candidate of Biology; Senior Research Worker; miha-akademik@yandex.ru.

Shishanov Grigoriy Andreevich – Russia, 142460, Village named after Vorovskiy, Noginsk region, Moscow region; All-Russian Scientific Research Institute of Irrigation Fish Breeding; Junior Research Worker of Laboratory of Fishery Investigations and Fish Polyculture; grigoriy.rock@mail.ru.

