

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«Астраханский государственный технический университет»

На правах рукописи

Борисова Татьяна Юрьевна

**АНТИГЕННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ СЕВРЮГИ
(*ACIPENSER STELLATUS PALLAS, 1771*) КАСПИЙСКОГО МОРЯ**

Специальности 03.02.06 – ихтиология,
03.02.08 – экология (биология)

Диссертация на соискание
ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
Гераскин Петр Петрович

Астрахань – 2015

Оглавление

Введение.....	4
Глава 1. Систематика и биологические особенности севрюги.....	14
Глава 2. Географическое распространение, биология и экология популяций севрюги Каспийского моря.....	22
Глава 3. Исследование популяций осетровых рыб методами иммунохимического анализа.....	35
Глава 4. Материал и методы исследований.....	51
4.1. Объект исследования, объем собранного и обработанного материала....	51
4.2. Методика иммунизации кроликов и получения антисывороток узкой специфичности.....	53
4.3. Реакция двойной иммунодиффузии.....	55
4.4. Иммуноэлектрофоретический анализ.....	56
Глава 5. Внутривидовая антигенная дифференциация сывороточных белков севрюги, нерестящейся в реках Куре, Урале и Волге.....	58
5.1. Антигенные различия уральской и волжской севрюги.....	58
5.2. Антигенные различия куринской и волжской севрюги.....	61
5.3. Антигенные различия уральской и куринской севрюги.....	65
Глава 6. Иммунохимическое выявление экологических (сезонных) рас севрюги.....	71
6.1. Антигенные различия экологических рас волжской севрюги.....	71
6.2. Антигенные различия экологических рас уральской севрюги.....	75
6.3. Антигенные различия экологических рас куринской севрюги.....	77
Глава 7. Закономерности распределения различных популяций севрюги в морской период жизни.....	83
7.1. Распределение различных популяций севрюги в зимний период в Северном и западной части Среднего Каспия.....	83
7.2. Размеры и масса тела, соотношение полов и стадий зрелости половых желез волжской севрюги.....	95
7.3. Влияние основных абиотических факторов среды на распределение	

волжской севрюги.....	98
Глава 8. Использование популяционного принципа при искусственном воспроизводстве севрюги.....	101
Заключение.....	108
Выводы.....	116
Практические рекомендации.....	118
Список литературы.....	120

Введение

Актуальность темы исследования. В настоящее время организация эффективно действующего осетрового хозяйства невозможна без четкого представления о внутривидовой структуре каждого вида осетровых рыб, которая формируется на основе экосистемных механизмов, а также определения популяционной принадлежности отдельных особей в нагульный период. Это важно, как с практической точки зрения, для эффективного воспроизводства осетровых рыб на рыбноводных заводах, так как смешение разных популяций рыб сопровождается нарушением их генофонда, приводит к аномалиям в развитии половых желез, снижению количества и качества выращиваемой молодежи на рыбноводных заводах. В конечном итоге – к снижению экономической результативности заводского разведения осетровых рыб. Кроме того, возможна дезорганизация хоминга из-за чего производители не смогут возвратиться в родные реки и отнереститься там.

С теоретических позиций важность внутривидовой дифференциации осетровых рыб и индивидуальной их идентификации диктуется необходимостью изучения особенностей пространственного распределения популяций и организации их демографической структуры в изменяющихся экологических условиях Каспийского моря. Особого внимания с этих позиций заслуживает каспийская севрюга.

Севрюга (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771) до недавнего времени была многочисленным видом в фауне Азовского, Черного и Каспийского морей и имела существенное значение в промысле. Сегодня она включена в Приложение II CITES. Катастрофичное уменьшение количества севрюги в море, объясняется наличием многочисленных гидротехнических сооружений, снижением пополнения от естественного и заводского воспроизводства, а также непомерным выловом [Распопов, Кобзева, 2007; Ходоревская, Рубан, Павлов, 2007].

Возмещение численности севрюги в весомой степени происходит путем выращивания её на заводах. Примерно 50% молодежи в море составляют особи, выпущенные с рыбноводных заводов [Иванов, Мажник, 1997; Ходоревская, Довго-

пол, Журавлева, 2000; Ходоревская, Калмыков, Жилкин, 2012]. Поэтому мероприятия по поддержанию численности севрюги в море должны учитывать сохранение её устойчивости, которая обусловлена генетической гетерогенностью, и, следовательно, диктуют необходимость знаний о сформировавшейся в процессе эволюции популяционной структуре вида, а также методов определения популяционной принадлежности [Алтухов, 1995, 1989, 2003].

Положение осложняется тем, что естественные популяции севрюги, нерестящиеся в реках Урале и Куре, остались за пределами Российской Федерации. В таких условиях накопление новых данных, отражающих генетическое разнообразие и экологические особенности севрюги, становятся всё более проблематичным.

Усугубляюще действуют на структуру популяций севрюги и современное экологическое состояние Каспийского моря, в результате которого возможна трансформация полового соотношения, возрастного состава популяции, нарушение в популяционном соотношении внутривидового устройства.

Антропогенные стрессоры разнообразны по форме, но всегда приводят не только к прямым последствиям в виде массовой гибели икры, молоди, половозрелых особей и, в конечном счете, сокращению уловов. Они оказывают ещё и скрытое негативное влияние на популяционно-генетическую структуру вида, что приводит к потере отдельных популяций и вида в целом.

Пренебрежение в практике рыбного хозяйства популяционным принципом однозначно квалифицируется как «непрямая генетическая эрозия» [Алтухов, 1995, 1989, 2003; Популяционная генетика ..., 1991; Динамика популяционных генофондов ..., 2004; Зиничев и др., 2012].

Как отмечает Р. К. Левонтин [1981] «отдельные виды легко приспособляются к новой для них среде, другие не могут, и оказываются под угрозой исчезновения. Вид всегда остается позади, немного не достигая идеальной приспособленности. В конце концов, если вид отстает от изменений среды из-за недостаточной биологической изменчивости, на основе которой работает естественный отбор, вид элиминируется». Несбалансированность, лабильность многих антропо-

генных биоценозов, их неестественно высокий динамизм являются причинами исчезновения аборигенных видов.

В результате утраты местообитаний, во-первых, исключается часть фауны, особенно малочисленные редкие виды с пятнистым распределением и, во-вторых, увеличивается скорость вымирания оставшихся видов из-за уменьшения размеров популяции [Ли, 1978; Шварц, 1980; Айала, Кайгер, 1987; Яблоков, 1987; Алтухов, 1995, 1989, 2003; Динамика популяционных генофондов ..., 2004].

Степень разработанности темы исследования. Внутривидовая структура севрюги до настоящего времени остается предметом научных дискуссий. Основываясь на меристических, экологических и поведенческих признаках, одни авторы [Державин, 1922] считают, что севрюга, живущая в Каспийском море, представлена единой формой, одновременно признавая существование стад, приуроченным к нерестовым рекам.

Другие авторы [Берг, 1948; Абдурахманов, 1962] полагали, что севрюга в северной части Каспийского моря представлена типичной формой *Acipenser stellatus*, а в южной части – самостоятельным племенем *Acipenser stellatus stellatus natio cyrensis*.

Третьи авторы [Борзенко, 1932] сначала высказывали предположение о том, что в Каспийском море существуют две самостоятельные формы севрюги – северная, нерестящаяся в реках Волге и Урале, и южная, идущая на нерест в реку Куру. Затем они высказывали мнение, что между указанными формами нет реальных различий [Борзенко, 1942]. Однако позднее опять приходили к выводу о том, что севрюга, нерестящаяся в Куре, является самостоятельной формой, отличной от севрюги, которая нерестится в Волге [Борзенко, 1961, 1964].

Интерес к изучению севрюги вызван также дискуссией о структуре семейства *Acipenseridae*. Данные П.П. Гераскина [1977], В.И. Лукьяненко [1979], В.П. Васильева [1999], Е.Н. Артюхина [2008], В.С. Шишкина и Д.С. Павлова [2012] свидетельствуют о том, что севрюгу можно выделить в самостоятельный род.

Изучение особенностей севрюги иммунохимическими методами начато давно. Тем не менее, внутривидовое дифференцирование исследовано недоста-

точно. Проведен только сравнительный анализ между севрюгой, нерестящейся в реках Урале и Волге [Лукьяненко, Седов, 1967 а; Лукьяненко, Переварюха, 1985 а]. Антигенная структура белков сыворотки севрюги, нерестящейся в Куре и Урале, совершенно не изучена. Как не исследован и характер различий между экологическими, «сезонными», по Л.С. Бергу [1953], расами севрюги.

Применение иммунохимических методов, с характерной для них специфичностью и высокими разрешительными способностями, явилось весьма полезным способом обнаружения внутривидовой дифференцировки значительного количества видов рыб [Алтуфьев, 1969; Алтуфьев, Умеров, 1969; Алтухов, 1969; Алтухов, Лиманский, Паюсова, 1969; Лиманский, 1969; Седов, 1973; Лукьяненко, Каратаева, Терентьев, 1973; Суриаль, 1974; Каратаева, 1977; Лукьяненко, Каратаева, Камшилин, 1988; Субботкин, 1991; Субботкин, Субботкина, 1998 а, б; 2000; 2001 а, б; 2002 и др.]. Неоценимыми в этом плане оказались работы В.И. Лукьяненко, Б.Б. Каратаевой, А.А. Терентьева [1973], Б.Б. Каратаевой [1977], В.И. Лукьяненко, Б.Б. Каратаевой, И.Н. Камшилина [1988] по дифференцировке антигенов у сезонных рас русского и персидского осетров, а также белуги. Эти работы стали основой научных рекомендаций по изменению режима промысла в дельте Волги.

Целью работы было исследование пространственного распределения популяций и демографической структуры севрюги в Северном и западной части Среднего Каспия (зоне ответственности Российской Федерации) на основе антигенной дифференциации сывороточных белков и выявления специфичных маркеров, позволяющих идентифицировать севрюг, нерестящихся в Волге, Урале и Куре, а также её экологические (сезонные) расы.

В рамках поставленной цели были определены следующие **задачи**:

1. Определить антигенный состав сывороточных белков различных популяций севрюги, обитающей в Каспийском море.
2. Выявить антигенные маркеры, специфичные для популяций куринской, волжской и уральской севрюги, а также её экологических рас.

3. Исследовать особенности распределения популяций куринской, уральской и волжской севрюги зимой в Северном и западной части Среднего Каспия в современных экологических условиях.

4. Изучить демографическую структуру волжской популяции севрюги.

Научная новизна работы. С помощью иммунохимических методов впервые проведен сравнительный анализ антигенов сывороточных белков волжской, уральской и куринской севрюги, а также её экологических рас (яровой и озимой). Выявлена многокомпонентность и сложность антигенного состава белков сыворотки крови севрюги. Установлено принципиальное сходство сывороточных антигенов севрюги и других видов осетровых рыб.

Впервые у волжской севрюги выявлены молекулярные маркеры – два специфичных антигена (в зоне β_1 -глобулинов), отсутствующих у севрюги куринской. У куринской севрюги впервые выявлены два специфичных антигена (в зоне α_2 -глобулинов), которые отсутствуют у уральской севрюги. Впервые у яровой расы волжской севрюги обнаружен один антиген (в зоне α_2 -глобулинов), отсутствующий у озимой севрюги. Впервые доказана иммунохимическая идентичность антигена специфичного для яровой расы у волжской, уральской и куринской севрюги. Подтверждено существование в сыворотке крови волжской севрюги одного антигена (в зоне α_2 -глобулинов), отсутствующего в сыворотке уральской севрюги. Специфичные антигены выявляются у самцов и самок различной массы и размеров тела, имеющих половые железы на разных стадиях зрелости.

Установлено существование у каспийской севрюги локального стада, обитающего в Северном и западной части Среднего Каспия. Впервые изучение с помощью выявленных антигенов популяционной принадлежности рыб, составляющих локальное стадо, показало, что оно состоит из особей куринской, волжской и уральской популяций. Небольшое скопление куринской севрюги выявлено на акватории у западного побережья Среднего Каспия между пос. Дивичи и пос. Хачмас. Волжская и уральская севрюги обитают на акватории от г. Избербаш до островов Чечень и Тюлений, банок Средняя Жемчужная, Кулалинская, Большая Жемчужная. Показано, что основу стада составляет волжская севрюга. Доля

волжской севрюги варьировала от 100% в 2007 году, до 69% в 2009 году. Основную часть стада волжской севрюги составляют особи яровой расы. В 2007 году примерно 78% стада состояло из рыб яровой расы. В 2009 году количество рыб яровой расы выросло до 81%.

Установлено, что стадо волжской севрюги является репродуктивно самостоятельным, поскольку состоит примерно в равной пропорции из самцов и самок, имеющих различные размеры и массу тела, и гонады на разных стадиях зрелости. В стаде имеются неполовозрелые особи, впервые созревающие рыбы и повторно созревающие производители. Размах колебаний длины и массы тела очень широк. У самок промысловая длина колеблется от 59 до 129 см, масса тела – от 1,1 до 8,3 кг. Промысловая длина у самцов варьирует от 50 до 113 см, масса тела изменяется в пределах от 0,9 до 7,0 кг. Самки на II–III и III стадиях зрелости составляли примерно 15,4%, самцы – 29,4%.

Зимой 2007–2009 годов в Северном и Среднем Каспии волжская севрюга обитала в диапазоне температур воды у дна от 0,7 до 2,8⁰ С. Средняя температура воды составила 1,2⁰ С. Соленость воды у дна варьировала от 2,7 до 10,0‰. Средний показатель солености воды в районах обитания севрюги составил 4,8‰. Прозрачность воды варьировала в диапазоне от 0,9 до 2,0 м, составив в среднем 1,3 м.

Впервые проведенная оценка нормативно-правовой базы по выращиванию севрюги и других видов осетровых на заводах показала, что популяционный принцип воспроизводства осетровых рыб либо совсем не учитывается, либо искажается.

Практическая значимость работы. Выявленные у севрюги специфические антигены являются хорошими молекулярными маркерами, позволяющими устанавливать идентичность рыб различных популяций и рас. Результаты работы могут служить основой оптимизации формирования маточных стад для искусственного воспроизводства севрюги на основе популяционного принципа. Популяционный принцип заключается в переходе на воспроизводство локального стада волжской севрюги, обитающего в Северном и западной части Среднего Каспия – зоне ответственности Российской Федерации. В соответствии с этим принципом

необходимо формирование маточных стад севрюги производить из особей обеих экологических рас локального стада волжской севрюги. Обязательным этапом отбора должна стать идентификация производителей севрюги на популяционную принадлежность с помощью выявленных нами генетических маркеров – антигенов сыворотки крови. Новый принцип разведения севрюги рекомендуется внести в нормативные документы – инструкции и методические указания, которыми руководствуются рыболовные заводы в своей деятельности.

Это направление исследований в области прикладной экологии, направленное на разработку принципов и практических мер с целью создания искусственных экосистем в Каспийском море путем воспроизводства локального стада волжской севрюги, имеет существенное значение для развития рыбной отрасли в Волжско-Каспийском рыбохозяйственном бассейне.

Методология и методы исследования. Работа выполнена на севрюге, обитающей в Каспийском море, с применением комплекса методов исследований включающего в себя морфометрические, гидрологические, иммунохимические методы: иммунопреципитация и иммуноэлектрофорез. Использовались информационные GIS – технологии построения распределения концентраций различных популяций севрюги на акватории моря.

Методологической базой диссертационной работы является исследования таких ученых как Ю.П. Алтухов [2003, 2004], Б.Б. Каратаева [1977], Д.М. Никулина [1991], В.И. Лукьяненко, Б.Б. Каратаева, И.Н. Камшилин [1988], М.Ф. Субботкин [1991] и др.

Основные результаты отображены в таблицах и рисунках, представлены микрофотографии специфических комплексов антиген-антитело.

Количественные данные обработаны вариационно-статистическими методами.

Положения, выносимые на защиту:

1. Иммуноэлектрофоретическое исследование белков сыворотки крови у волжской, куринской и уральской популяций севрюги выявило в их антигенном контенте от 22 до 25 компонентов, у экологических рас севрюги выявляется 20–21

компонент. Это свидетельствует о высокой гетерогенности их сывороточных белков, которая сопоставима с антигенными спектрами у других видов осетровых рыб.

2. В сыворотке крови волжской севрюги обнаружен один специфичный антиген, отсутствующий у уральской севрюги и два специфичных антигена, которых нет у куринской севрюги. У куринской севрюги выявлены два антигена, отсутствующие в сыворотке уральской севрюги. У яровой расы волжской севрюги обнаружен один антиген, которой отсутствует у рыб озимой расы.

3. Выявленный нами у яровой волжской севрюги специфичный антиген, имеется также у яровых особей уральской и куринской севрюги, что свидетельствует об иммуногенетической идентичности экологических рас у волжской, уральской и куринской популяций.

4. Установлено существование у каспийской севрюги локального стада, обитающего в Северном и западной части Среднего Каспия. В котором при доминировании особей волжской севрюги, имеются особи куринской и уральской популяций. Стадо волжской севрюги, круглогодично обитающее в Северном и западной части Среднего Каспия (зоне ответственности РФ), является репродуктивно самостоятельным, поскольку состоит примерно в равной пропорции, как из самцов, так и самок, имеющих различные размеры, массу тела и половые железы на разных стадиях зрелости.

5. Распределение волжской севрюги в Каспийском море связано с различными факторами среды. В зимний период она концентрируется на участках с пониженной соленостью и прозрачностью. Зимой волжская севрюга избегает относительно холодных участков.

Степень достоверности и апробация результатов. Все результаты данной работы получены лично автором. Степень достоверности определяется достаточным объемом собранного материала, применением методов соответствующих поставленным задачам, а также использованием общепринятых методов статистической обработки данных. Описание собственных исследований, анализ и осмысление результатов выполнены автором самостоятельно.

Результаты исследований были представлены, обсуждены и получили положительную оценку на национальных и международных конференциях: 52-й научно-практической конференции профессорско-преподавательского состава Астраханского государственного технического университета (Астрахань, 2008); IV международной научно-практической конференции «Человек и животные» (Астрахань, 2008); международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения В.С. Кирпичникова «Генетика, селекция, гибридизация, племенное дело и воспроизводство рыб» (Санкт-Петербург, 2008); VIII всероссийской конференции «Нейроэндокринология-2010» (Санкт-Петербург-2010); III международной научно-практической конференции «Наука и современность-2010» (Новосибирск, 2010); международной научной конференции и международной школы для молодых ученых «Проблемы экологии» (Иркутск, 2010); всероссийской молодежной конференции «Вклад молодых ученых в рыбохозяйственную науку России» (Санкт-Петербург, 2010); 54-й международной отраслевой научной конференции профессорско-преподавательского состава Астраханского государственного технического университета (Астрахань, 2010); 55-й всероссийской научной конференции профессорско-преподавательского состава Астраханского государственного технического университета (Астрахань, 2011); международной научно-практической конференции «Сохранение биологических ресурсов Каспия» (Астрахань, 2014).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 25 научных работ, из них 5 статей в журналах, рекомендованных ВАК РФ, 9 статей в изданиях, не вошедших в список ВАК, 11 публикаций в материалах национальных и международных конференций.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 8 глав, заключения, практических рекомендаций, выводов и списка литературы. Работа изложена на 151 странице текста, содержит 16 таблиц и 17 рисунков. Список цитируемой литературы включает 285 источников.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность своему научному руководителю д.б.н. П.П. Гераскину за внимательное и конструктивное ру-

ководство, доценту, к.б.н. И.В. Мельник за постоянный интерес к работе, заведующему кафедрой гидробиологии и общей экологии, д.с.х.н., проф. В.Ф. Зайцеву за ценные советы при подготовке работы.

Глава 1

Систематика и биологические особенности севрюги

Род *Acipenser* впервые описан К. Линнеем в 1758 году. Типовым видом рода стал атлантический осетр (*Acipenser sturio* Linnaeus, 1758) [Берг, 1948]. Первое научное описание севрюги сделано российским академиком Петром Симоном Палласом на рыбах, выловленных в Волге у г. Симбирска. Паллас включил севрюгу в род *Acipenser*, назвав её *Acipenser stellatus* [Паллас, 1809].

От других видов осетровых рыб севрюга отличается своеобразной формой тела. Тело севрюги вытянутое, торпедообразное. Оно прекрасно приспособлено к преодолению течения, рыло удлиненное, мечевидное, конец его слегка вздернут, рот небольшой, полулунный. Окраска боков варьирует от черной до белой [Берг, 1928].

Оригинальность внешнего морфологического облика видов осетровых рыб, особенно севрюги, являлась основанием для разделения рода *Acipenser* на группы, подрода или даже рода. Так, в 1833 году J. F. Brandt выделил севрюгу в подрод *Helops*. Позже в 1836 году L. J. Fitzinger и J. J. Heckel разделили род *Acipenser* на 6 подродов, включив севрюгу в подрод *Helops*. Затем С.Л. Вонапарте в 1846 году поднял ранг подразделений у предыдущих авторов до рода. Сведения, содержащиеся в этом абзаце, приведены в работе J. Holčíka [1989].

Позже Л.С. Берг [1911] разделил род *Acipenser* на 3 подрода, включив севрюгу в качестве единственного вида в подрод *Helops* Вонапарте, 1836. В 1948 году Л.С. Берг выделил в роду *Acipenser* те же 3 подрода. Но изменил название подрода *Helops* Вонапарте, 1846 на *Gladostomus* Holly, 1936.

Очевидно, что у систематиков не было точного представления о характере родства видов в пределах рода *Acipenser*. Поэтому попытки ревизии систематического положения осетровых рыб в дальнейшем предпринимались неоднократно. Например, Н.Н. Николюкин [1966], на основании близости кариотипов стерляди и белуги, предлагал ликвидировать род *Huso*. Некоторые исследователи предлагали 120-хромосомные и 240-хромосомные виды осетровых рыб отнести к разным ро-

дам [Васильев, 1985; Birstein, 1993, Birstein et al., 1993]. Сходство гемоглобина стерляди, шипа и белуги позволило В.И. Лукьяненко и П.П. Гераскину [1972, 1979] высказать предложение «о выведении стерляди и шипа из рода *Acipenser* и включении их в род *Huso*».

Иммунохимическое исследование белков сыворотки крови дало основание М.Ф. Субботкину и Т.А. Субботкиной [2000] высказать предложение «о ревизии структуры сем. *Acipenseridae*. Предлагается стерлядь и белугу объединить в один род *Huso*. Шипа выделить в самостоятельный род *Lioniscus*, а севрюгу – в род *Helops*. Русского, персидского и сибирского осетров объединить в один подрод, а амурского и сахалинского осетров в два разных подрода в составе рода *Acipenser*».

На основании кладистического анализа морфологических и анатомических признаков была предложена новая система рода *Acipenser*, разделившая его на 7 подродов [Artyukhin, 1995]. Севрюга была отнесена к роду *Gladostomus* Holly, 1936 в качестве единственного вида. Анализ распределения видов осетровых рыб на дендрограмме, построенной Е. Н. Артюхиным [2008], и отражающей филогенетические отношения в подсемействе *Acipenserinae*, показал, что севрюга не имеет аналогов среди тетраплоидных видов и отображена базальным сестринским видом по отношению ко всему кластеру многохромосомных видов осетров. По характеру кожных окостенений севрюга достаточно близка к русскому, персидскому и адриатическому осетрам. Возможно, несмотря на оригинальность морфологии, севрюга является ближайшим парафилетическим потомком эволюционной линии, от которой на основе позднейшей дупликации кариотипа мог возникнуть непосредственный предок всех современных многохромосомных видов. Следует отметить, что в целом виды малохромосомной группы (севрюга, шип, белуга, стерлядь, атлантический осетр) значительно сильнее отличаются по морфологическим особенностям друг от друга, чем виды многохромосомной группы. По мнению Е. Н. Артюхина [2008], это свидетельствует, «во-первых, о более древнем происхождении 120-хромосомных видов, а во-вторых, о чрезвычайной важности

и уникальности процесса дупликации хромосом в эволюции современных осетров».

По современной классификации севрюга (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771) относится к группе *Pisces* (Рыбы), классу *Osteichthyes* (Костные рыбы), подклассу *Actinopterygii* (Лучеперые), отряду *Acipenseriformes* (Осетрообразные), семейству *Acipenseridae* (Осетровые), роду *Acipenser* (Осетры) [Аннотированный каталог ..., 1998; Атлас пресноводных рыб ..., 2003; Нельсон, 2009; Шишкин, Павлов, 2012]. Осетрообразные рыбы – одни из древнейших среди ныне живущих позвоночных животных. Самые древние представители отряда появились на планете более 250 млн лет назад, в начале юрского периода [Никольский, 1971; Нельсон, 2009]. Севрюга относится к малохромосомной группе осетровых рыб. Кариотип севрюги согласно данным В.П. Васильева [1985] насчитывает $2n=120$ хромосом.

Севрюга, как и другие виды осетровых рыб, обитающих в Каспийском море, принадлежат к наиболее хорошо изученным группам рыб. Это обусловлено её коммерческой ценностью, а также особенностями биологии, наиболее важными из которых являются следующие:

1) большая продолжительность жизни и позднее созревание. Максимальный зарегистрированный возраст севрюги составил 41 год [Соколов, Цепкин, 1969], у современных рыб – 27 лет [Довгопол, 1981; Казанчеев, 1981]. Половое созревание у волжской севрюги впервые наступает у самцов в возрасте 7–9 лет, а у самок – 9–12 лет. Русский осетр и белуга созревают позже;

2) полицикличность – неоднократный, но не ежегодный нерест. Повторное созревание севрюги происходит через 2–4 года, у русского осетра – через 4–6 лет, а у белуги через 5–9 лет [Казанчеев, 1981; Иванов, Комарова, 2008];

3) хоминг – способность возвращаться на нерест в родную нерестовую реку после продолжительных миграций в море, а затем в реку. У разных популяций, естественной и заводской молоди хоминг выражен в разной степени;

4) наличие сложной внутривидовой организации. В настоящее время многими исследователями доказано, что в природе осетровые рыбы существуют в виде сложно организованных популяционных систем.

Наиболее существенной особенностью осетровых рыб обычно считают хоминг. Рыбы семейства *Acipenseridae* обладают уникальной способностью приплывать обратно на нерест в реки, в которых они родились. Это может быть даже конкретное нерестилище. Хоминг позволяет создать предварительные условия для сложной внутривидовой дифференцировки осетровых видов рыб разной степени сложности.

Популяционная биология каспийских осетровых рыб относительно неплохо исследована многими авторами [Берг, 1948, 1953; Гербильский, 1957, 1965 а, 1967; Алтуфьев, 1969; Алтуфьев, Умеров, 1969; Седов, 1973; Суриаль, 1974; Артюхин, 1974, 1983, 2008; Казанский, 1975; Баранникова, 1975; Каратаева, 1977; Лукьяненко, 1979; Лукьяненко, Седов, 1967 а, б; Лукьяненко Каратаева, Камшилин, 1988; Субботкин, 1991; Субботкин, Субботкина, 1998 а, б; 2001 а, б; 2002; и др.]. Считается убедительно доказанным тот факт, что дикие стада осетровых рыб, родившиеся в одной и той же родной для них реке, являются сложно организованными популяционными системами. Их структура строго упорядочена в пространстве и во времени. Обсуждая внутривидовую дифференцировку каспийских осетровых рыб, прежде всего, необходимо отметить обособленность стад, которые воспроизводятся в реках, впадающих самостоятельно в море. Ю.П. Алтухов [2003] считает, что именно такая обособленность по месту появления на свет и лежит в основе термина «локальное стадо или репродуктивная популяция». Общеизвестно, что репродуктивные популяции так приспособились к конкретным экологическим условиям воспроизводства в своей реке, что попытки перевозить оплодотворенную человеком икру севрюги, осетра или белуги из водоемов – доноров в водоемы – реципиенты с целью увеличения в них численности рыбы не привели к положительным результатам. Например, многолетние массовые перевозки оплодотворенной икры севрюги и осетра из Каспийского в Азовское море по данным Ю.Б. Цветненко [1993] и А.С. Чихачева [1983, 2000] дали отрицательный результат.

Таким образом, воспроизводство естественным образом в родных реках – самый рентабельный вариант пополнения запасов осетровых видов рыб на опти-

мальном уровне. При условии, естественно, что природная среда обитания в этих реках не нарушена.

Популяции, являясь самыми мелкими воспроизводящимися самостоятельно группировками вида, по-мнению многих авторов [Майр, 1974; Ли, 1978; Шварц, 1980; Айала, Кайгер, 1987; Яблоков, 1987; Алтухов, 1989, 1999; 2003; Популяционная генетика ..., 1991; Динамика популяционных генофондов ..., 2004; Павлов, 2010], являются объектами сохранения, изучения, и практического использования. Что касается каспийской севрюги, то репродуктивные популяции нужно считать той эволюционно сложившейся совокупностью рыб, которые должны быть объектом прогнозных оценок возможных уловов, и на которых должны быть сосредоточены действия по сохранению биологического разнообразия и пополнению запасов, а также научно обоснованному промыслу.

Популяции каспийской севрюги в процессе исторической эволюции адаптировались к гидрологии и гидрографии локального водного бассейна, образовали внутривидовую подразделенность – внутривидовые биологические группы, экологические (сезонные) расы. На каждом биотопе реки и на каждом нерестилище рыбы обладают своими особенностями. Как раз из таких малочисленных совокупностей и складывается общая структура стада, создается багаж его генетической и экологической прочности. При разнообразном климате, различной численности в разные годы, этот резерв изменчивости позволяет, по данным ряда авторов [Ли, 1978; Айала, Кайгер, 1987; Яблоков, 1987; Популяционная генетика ..., 1991; Алтухов, 1999, 2003; Динамика популяционных генофондов ..., 2004], выживать стаду и сохранять целостное единство.

Необходимо отметить одну особенность: чем сложнее гидрография нерестовой реки, тем сложнее структура популяций воспроизводящихся на её нерестилищах стад севрюги. В популяциях, которые нерестятся в соседних реках, например в Урале и Волге, нередко проявляется синхронная динамика численности половозрелой части стада. Одновременно и по другим популяционным параметрам у них проявляется несомненное сходство. Очевидно, соседние локальные стада можно считать составляющими сложных структур, рассматривать как компонен-

ты структур более высокого уровня – популяционных систем [Алтухов, 1989, 2003; Динамика популяционных генофондов ..., 2004].

Принимая во внимание имеющиеся представления о популяционной организации каспийской севрюги, промысел, по-нашему мнению, должен быть, направлен, прежде всего, на облов отдельных локальных стад.

В ходе мониторинга запасов осетровых видов рыб в Каспийском море на протяжении примерно последних 100 лет было зафиксировано несколько глобальных изменений их биомассы [Бабушкин, Борзенко, 1951; Коробочкина, 1964; Иванов, 2000; Ходоревская, Рубан, Павлов, 2007; Сокольский, Рабазанов, Кузьменко, 2012]:

1) период до зарегулирования стока Волги плотиной Волжской ГЭС в 1958 году. Пополнение запасов осетровых рыб осуществлялось только за счет естественного нереста. Численность производителей поколений 1940–1958 годов составила по севрюге – 400 тыс. экз., русского осетра – 700 тыс. экз., у белуги – 20 тыс. экз.;

2) в период с 1959 по 1972 годы запасы осетровых видов рыб создавались в основном за счет естественного нереста. Этот период совпал с запретом морского промысла в 1962 году и началом работы осетровых рыбоводных заводов. Численность производителей поколений 1959–1972 годов была максимальной. Она составила у севрюги – от 334 до 450 тыс. экз., у русского осетра – от 600 до 907 тыс. экз., и у белуги – от 5,7 до 11 тыс. экз. После постройки в 1958 году плотины Волгоградской ГЭС сократилась протяженность нерестовых миграций популяций осетровых рыб. В.П. Иванов и А.Ю. Мажник [1997], позже В.П. Иванов [2000], Р.П. Ходоревская, Г.Ф. Довгопол и О.Л. Журавлева [2000] отмечали, что работа рыбоводных заводов стала весомым вкладом в формирование запасов осетровых рыб. У белуги к концу этого периода основу пополнения составляли особи, полученные в результате искусственного воспроизводства;

3) период с 1973 по 1977 годы считается критическим для состояния запасов всех видов осетровых рыб и особенно русского осетра. Для него характерно резкое уменьшение естественного воспроизводства, вследствие переполнения сохранившихся нерестилищ, вызвавшего массовую гибель выметанной икры [Власен-

ко, 1982], а также снижения выживаемости молоди в результате понижения уровня моря, которое привело к увеличению солености и сокращению нагульных площадей;

4) период с 1978 по 1989 годы – началось повышения уровня Каспийского моря, снижение солености, увеличение нагульных площадей молоди. Это сопровождалось лучшей выживаемостью поколений 1978–1989 годов. Выпуск молоди с заводов на Волге вырос до 18 млн экз. севрюги; 19 млн экз. белуги и 45,7 млн экз. русского осетра. Вместе с тем, неблагоприятная экологическая обстановка поспособствовала сокращению поколений от естественного нереста. В эти годы случилось массовое заболевание осетровых рыб, которое оказало негативное влияние на общее состояние, внутренние органы и особенно половую систему взрослых рыб [Алтуфьев, Романов, 1989; Гераскин, 1989; Алтуфьев, 1990, 1999; Металлов и др., 1990; Романов и др., 1990; Романов, Шевелева, 1992]. Причиной заболевания согласно данным В.И. Лукьяненко [1989] была «хроническая интоксикация рыб». Результаты проведенных в этот период исследований доказали генетическую самостоятельность сезонных рас русского осетра, белуги и персидского осетра. На их основе в 1973 году был предложен новый режим промысла, способствующий повышению эффективности естественного воспроизводства яровых рас осетровых видов рыб. Однако новый режим был внедрен лишь частично в 1981 году. Только в 1984 году он был внедрен полностью. Но эти меры уже запоздали. Промышленники постоянно нарушали режим промысла, продлевая сроки вылова. Увеличивались масштабы браконьерства. Продолжилось снижение численности популяций осетровых видов рыб и результативность нереста;

5) начиная с 1990 года, последующие годы, характеризуются резкой вспышкой уровня браконьерства на побережье Каспийского моря и впадающих в него реках. Появились новые прикаспийские государства, их общее количество достигло пяти. Произошло разрушение сложившейся системы рационального использования биоресурсов, воспроизводства и охраны осетровых рыб. Отсутствие межгосударственного соглашения по Каспийскому морю усугубляет положение.

Эколого-токсикологическая обстановка на Волге и в Каспийском море, несмотря на высокую самоочищающую поверхность дельты Волги, остается сложной [Хорошко и др., 1997; Катунин и др., 2001; Рылина и др., 2003; Катунин и др., 2004]. По сведениям Т.В. Усовой [2005] «пополнение от естественного нереста сведено к минимуму. Доля естественной молоди в общей численности поколений севрюги уменьшилась с 64,6% в 1988–1990 годы, до 27,3% в 1996–2000 годы. Объемы выпуска молоди с рыбоводных заводов снизились. В перспективе поколения этих лет будут малочисленными».

Глава 2

Географическое распространение, биология и экология популяций севрюги Каспийского моря

Ареал севрюги чрезвычайно широк и охватывает бассейны рек Адриатического, Черноморского, Азовского и Каспийского бассейнов. Западная граница распространения севрюги проходит по реке По, восточная граница по реке Урал [Берг, 1948; Танасийчук, 1951; Svetovidov, 1984; Sokolov, Berdichevski, 1989]. В Волге наиболее высоко севрюга поднималась, заходя в её многочисленные притоки – Оку, Каму, Москву, Клязьму, Жиздру и др. Исследования Л.И. Соколова и Е.Ф. Цепкина [1969] показали, что «до середины XIX века она вылавливалась у г. Рыбинска. По Уралу севрюга поднималась до г. Уральска, по Куре она доходила до г. Самух».

В настоящее время ареал ограничен плотинами гидроузлов. По Волге севрюга поднимается только до нижнего бьефа Волгоградской ГЭС [Державин, 1922; Берг, 1948; Абдурахманов, 1962; Митрофанов, Дукравец, Песериди и др., 1986; Иванов, 2000; Иванов, Комарова, 2008; 2012].

Каспийская севрюга относится к экологической группе проходных рыб. Она совершает нерестовые анадромные миграции и после нерестовые катадромные миграции. В соответствии с теорией происхождения миграций В. В. Васнецова [1953], «нерестовые миграции осетровых рыб носят приспособительный характер и направлены, прежде всего, на сохранение и увеличение численности мигрирующих видов».

Как в свое время отмечали Л.С. Берг [1953], Н.Л. Гербильский [1953] и В.И. Владимиров [1957], «севрюга образует яровую и озимую расы». Учитывая наличие сезонных (экологических) рас и протяженность нерестовых миграций до зарегулирования рек, можно сказать, что севрюге «свойственны одношаговые и двухшаговые анадромные нерестовые миграции» [Bemis, Kynard, 1997; Shubina et al., 1989].

В Волгу мигрирует в основном яровая раса севрюги. Её доля до 1950-х годов составляла 70–80% от числа мигрирующих в реку производителей [Гримм, 1893; Борзенко, 1942].

В период с 1971 по 1975 годы, доля яровой севрюги составила в среднем 87%. В 1997–2001 годы доля яровой севрюги среди мигрирующих в Волгу производителей составила в среднем примерно 89%. Данные этого исследования приведены в работе Довгопол Г.Ф. и Озерянской Т.В [2003].

В Каспийском море севрюга обитает по всей акватории до глубин 75–130 м. Распределение её в море формируется в процессе нагульных, зимовальных и нерестовых миграций. В связи с этим, как было показано рядом авторов [Борзенко, 1942; Державин, 1947; Соколова, 1952; Пискунов, 1965; Коробочкина, 1970; Шубина, 1972, 1974; Легеза, 1969, 1973; Никольский, 1974; Shubina et al., 1989; Ivanov et al., 1997; Иванов, 2000; Ходоревская, Рубан, Павлов, 2007; Зыкова, Коноплева, 2012; Сафаралиев, 2012; Сафаралиев, Коноплева, Смирнова, 2013], оно зависит от абиотических факторов среды, сезонов года и общей численности.

По существующим представлениям севрюга совершает в Каспийском море сезонные миграции, направленные осенью из северной части в среднюю и южную части моря. А весной, наоборот, из южной и средней частей в северную часть моря. Распределение севрюги в море неравномерно и связано с глубиной, температурой, соленостью и характером грунта, поскольку именно они определяют распределение и численность донных животных, являющихся её кормом. Исторически сложившиеся миграционные циклы севрюги в Каспийском море, направлены на наиболее полное использование кормовых ресурсов. По данным авторов А.А. Шорыгина [1952], И.А. Пискунова [1965] и А.А. Поляниновой с соавторами [1999, 2001] нагульные миграции севрюги из одного участка моря в другой, позволяют ей использовать для нагула участки моря с наиболее обильной в данный момент времени кормовой базой, а также позволяют восстановиться биомассе кормовых организмов на покинутых местах нагула.

Основные места нагула севрюги расположены в западной части Северного и шельфовой зоне Среднего Каспия. Концентрируется севрюга в основном у за-

падного побережья, от Аграханского залива до Апшеронского полуострова, где ощутимо влияние пресного стока реки Волги и рек дагестанского побережья. В Южном Каспии скопления севрюги наблюдаются на туркменском шельфе, в районе Гасан-Кули и залива Кендырли.

Зимой у севрюги основным местом обитания является средняя часть моря. Весной севрюга мигрирует на север. Максимальная плотность её скоплений наблюдается у западного побережья средней части моря на мелководьях, богатых кормовыми организмами. В конце весны севрюга концентрируется на западном шельфе северной части моря. Летом севрюга распределена более равномерно по всей акватории, но плотность скоплений в северо-западном и юго-восточном районах моря несколько выше. Осенью севрюга раньше других видов осетровых рыб начинает миграцию на юг, концентрируясь у западного побережья средней и у восточного побережья южной частей Каспийского моря [Пискунов, 1965; Легеза, 1969, 1970, 1973; Фадеева, Пироговский, 1981].

Распределение севрюги в Каспийском море по данным ряда авторов [Легеза, 1969; Шубина, 1972, 1974; Фадеева, Пироговский, 1981; Ходоревская, Рубан, Павлов, 2007], связано с различными абиотическими факторами среды. Весной в северной части Каспийского моря молодь севрюги нагуливается при температуре воды от 4 до 22⁰ С. Половозрелые особи мигрируют в северную часть моря уже при 3⁰ С. Наибольшие их концентрации наблюдаются в широком диапазоне температур – от 8 до 20⁰ С. Летом в северной части моря севрюга нагуливается в диапазоне температур воды от 21 до 31⁰ С. Повышенные концентрации наблюдаются в районах с температурой воды от 24 до 31⁰ С. В средней части моря летом преобладают половозрелые особи. Наибольшие их концентрации наблюдаются в глубоководных районах с температурой воды от 13 до 18⁰ С. В южной части моря севрюга предпочитает нагуливаться в районах с температурой от 21 до 25⁰ С. Осенью в северной части моря наиболее плотные скопления половозрелой севрюги наблюдаются в районах с температурой от 12 до 16⁰ С. Неполовозрелые особи предпочитают участки с температурой воды от 22 до 26⁰ С. Зимой наибольшие плотности скоплений половозрелых особей отмечены в районах с температурой от 4

до 5°C , а молоди на участках с температурой 9°C . В южной части моря все возрастные группы севрюги предпочитают районы с температурой воды от 9 до 11°C .

Весной в северной части моря половозрелая севрюга нагуливалась на глубинах от 3 до 12 м. Молодь предпочитала глубины от 3 до 9 м. Летом в средней части моря половозрелая севрюга концентрируется на участках глубиной от 10 до 30 м. Молодь нагуливается в более широком диапазоне, на глубинах от 10 до 50 м. В южной части моря эта закономерность сохраняется. Половозрелые особи нагуливаются на участках глубиной 10–30 м. Молодь предпочитает районы с глубинами от 10 до 40 м. Осенью в северной части моря севрюга перемещается с мелководий на более глубоководные участки. Половозрелые особи в основном встречаются на глубинах от 3 до 12 м. Больше всего молоди встречается на глубинах 10–11 м. Зимой в средней части моря наиболее плотные скопления половозрелых рыб отмечены на глубинах от 10 до 50 м, а молоди – от 20 до 80 м. В южной части Каспийского моря половозрелые особи концентрировались на глубинах от 20 до 30 м, а молодь осваивает участки глубиной до 80 м.

Севрюга весной предпочитает в северной части моря опресненные участки с соленостью от 0,1 до 3‰. В летний период больше всего севрюги встречается в районах с соленостью от 2 до 7‰. Осенью и зимой основное стадо севрюги предпочитает районы с соленостью от 0,1 до 11‰.

Весной и летом в северной части Каспийского моря наиболее плотные скопления севрюги отмечены в водах с прозрачностью 2–3 м. Осенью основное количество севрюги вылавливалось в районах с прозрачностью воды 1–2 м.

Приведенные данные свидетельствуют, что распределение севрюги в Каспийском море обнаруживает связь с температурой, глубиной, соленостью и прозрачностью воды, предпочитаемые значения которых не одинаковы в разные сезоны года у неполовозрелых и половозрелых особей. Плотность скоплений севрюги в течение большей части года выше в районах с пониженной соленостью и прозрачностью, а также с относительно небольшой глубиной. Весной и летом севрюга предпочитает относительно хорошо прогреваемые участки. Р.П. Ходо-

ревская, Г.И. Рубан и Д.С. Павлов [2007] отметили, что по сравнению с другими видами каспийских осетровых рыб севрюга более теплолюбива.

Предельные размеры, которых этот вид достигал в прошлом – 270 см. Максимальный возраст севрюги по археологическим материалам составил 41 год [Соколов, Цепкин, 1969]. Согласно данным М.П. Борзенко [1942] «в первой половине XX века самый крупный экземпляр севрюги имел длину 218 см и массу 54 кг».

Наиболее полно характеризует состояние популяции её нерестовая часть, то есть те физиологически полноценные особи, которые в той или иной степени готовы к нересту и мигрируют в реки. Обычные размеры половозрелой севрюги, выловленной в Волге в конце 1960-х – середине 1970-х годов колебались от 87 до 195 см, а масса – от 2,2 до 24,7 кг. Средняя масса самок составляла 12,2 кг, самцов – 6,8 кг. У самок преобладали особи от 140 до 165 см, у самцов – от 125 до 140 см. Г.Ф. Довгопол [1981] и Е.Н. Казанчеев [1981] указывали, что «среди производителей, мигрирующих в Волгу, встречались особи в возрасте от 7 до 27 лет».

Размеры севрюги в Урале в 1970-х годах XX века колебались от 87 до 208 см, преобладали особи длиной 111–160 см, составляя в уловах в среднем 90%. Средние размеры самок составляли 145 см, самцов – 125 см. Масса самок колебалась от 2,0 до 30,5 кг, средняя масса составляла 10,4 кг. Масса тела самцов колебалась от 2,0 до 14,0 кг, средняя масса самцов – 6,0 кг. Возрастная структура популяции представлена рыбами от 6 до 25 лет [Песериди, 1968; Захаров, Пащенко, Исламгазиева, 1976].

Длина тела севрюги, отловленной в Куре, колебалась от 98 до 192 см, самок – от 114 до 192 см, в среднем – 143 см, самцов – от 98 до 149 см, в среднем – 115 см. Средняя масса самок севрюги в низовьях Куры составляла 11,2 кг, самцов – 5,2 кг. Возрастной состав куринской севрюги колебался от 8 до 31 года [Абдурахманов, 1962; Казанчеев, 1981; Иванов, Комарова, 2008, 2012].

По сведениям Л.С. Берга [1948] половая зрелость у севрюги в различных водоемах наступает в разное время. Половое созревание у волжской севрюги впервые наступает у самцов в возрасте 7–9 лет, а у самок в 9–12 лет [Казанчеев, 1981; Иванов, Комарова, 2008, 2012]. Согласно данным Н.Е. Песериди, В.П. Мит-

рофанова, Г.М. Дукравец с соавторами [1986] «на Урале самцы севрюги начинают созревать в возрасте 4–6 лет. Массовое созревание наступает в 7–9 лет. Самки созревают позже самцов на 3–4 года». М.П. Борзенко [1942], Ю.А. Абдурахманов [1952], В.П. Иванов и Г.В. Комарова [2008] указывали, что куринская севрюга созревает позже волжской и уральской. Самцы куринской севрюги созревают в возрасте 11–13 лет, самки – 15–17 лет.

Место нереста является приспособлением рыб к наиболее благоприятным условиям эмбрионального и постэмбрионального развития. В работе С.Г. Крыжановского [1948] было показано, что «по типу размножения севрюга относится к экологической группе литофилов и размножается на каменистых, гравийных и твердых глинистых грунтах рек с достаточно быстрым течением. Нерестилища севрюги в реках располагаются ниже, чем у белуги и русского осетра».

На Волге нерест севрюги происходит на русловых и весеннезатопляемых нерестилищах общей площадью 372 га, в том числе 16-ти русловых нерестилищах общей площадью 248,4 га, которые могут быть разделены на три зоны: верхнюю, среднюю и нижнюю. Нижняя зона – участок реки протяженностью 136 км, от с. Сероглазовка до с. Соленое Займище. Средняя зона имеет протяженность 153 км, от с. Соленое Займище до пристани Барбаши. Верхняя зона протянулась на 60 км от пристани Барбаши до Волгоградского гидроузла. Наиболее продуктивными являются нерестилища расположенные в средней и нижней нерестовых зонах. В годы с высоким уровнем паводковых вод севрюга может использовать весеннезатопляемые нерестилища [Хорошко, 1967, 1972, 1973; Хорошко, Власенко, 1971, 1972; Вещев, 1998; Вещев, Гутенева, Муханова, 2012].

На Урале севрюга нерестится на нерестилищах, находящихся на участке реки от пос. Махамбет (130 км от взморья) до пос. Рубежка (950 км). Эти нерестилища также могут быть разделены на три нерестовых зоны: верхнюю, среднюю и нижнюю. Нерестилища нижней зоны расположены на участке реки от пос. Махамбет до пос. Красные Яры (370 км). Следует отметить, что отдельные самки нерестятся на грядах вплоть до дельты. К средней зоне отнесены нерестилища на участке от пос. Красные Яры до г. Чапаево (650 км). Нерестилища верхней зоны

расположены на участке реки протяженностью 300 км от г. Чапаево до пос. Рубежка [Песериди, 1968; Митрофанов, Дукравец, Песериди и др., 1986; Бокова, 2010; Бокова, Камнева, Утеулиев, 2013].

До зарегулирования Куры основные нерестовые участки располагались между селами Пираза и Оджек с центром в г. Мингечауре (650 км от устья). В настоящее время миграции севрюги ограничены плотиной Мингечаурской ГЭС. Общая площадь нерестилищ в Куре составляет 52,8 га, из них 51,1 га русловых и 1,7 га – затопляемых. В Араксе нерестилища севрюги расположены на участке между селами Карадонлы и Баграмтепе, на расстоянии 330 км от устья. В Араксе площадь сохранившихся нерестилищ составляет около 290 га, из них 220 га русловые и 70 га затопляемые нерестилища [Маилян, Махмудбеков, 1970; Захарян, 1972, 1973].

В пионерской работе Н.Л. Гербильского [1957] было показано, что «необходимым условием начала анадромной нерестовой миграции производителей осетровых рыб является достижение определенной стадии зрелости половых желез». Увеличение активности эндокринной и нейросекреторной систем стимулирует начало этой миграции [Гербильский, 1965 б, в; Поленов, 1968; Баранникова, 1975].

Г.Е. Шульман [1972] и Г.К. Шелухин [1974] свидетельствуют, что существует тесная связь уровня метаболизма осетровых рыб со сроками их нерестовой миграции. Кроме этого показано, что такие абиотические факторы как температура, соленость, мутность и уровень воды являются важными внешними стимулами миграции производителей осетровых рыб [Городничий, 1955; Козловский, 1956; Песериди, Чертихина, 1967; Сливка, 1974 а, б; Баранникова, 1975; Ходоревская и др., 1986; Журавлева, 2000; Rostami, 1961; Harden Jones, 1968].

Миграция севрюги в реки начинается позже, чем у русского осетра и белуги. В Волгу и Урал севрюга начинает идти в середине апреля при температуре воды 6–9⁰ С. Массовый заход наблюдается в конце апреля – начале мая при температуре воды от 10 до 15⁰ С. В июне ход ослабевает. Интенсивность хода снова возрастает в августе, сентябре и октябре. Миграция заканчивается в декабре. По

банкам западной части дельты Волги мигрирует около 80% севрюги. Нерестовая миграция севрюги в Куру происходит в течение всего года, обнаруживая два хорошо выраженных максимума, весной в апреле–мае и осенью в сентябре–октябре [Хорошко, 1967, 1972; Песериди, Бекешев, 1967; Шубина, 1971; Захарян, 1972, 1973; Хорошко, Власенко, 1972; Лагунова, 1979; Тарабрин, 1979; Вещев, 1998; Усова, 2005; Вещев, Гутенева, Муханова, 2012].

Плодовитость волжской севрюги по данным Е. Н. Казанчеева [1981] «колеблется от 106 до 502 тыс. икринок. Средняя плодовитость волжской севрюги составляет 250 тыс. икринок». По данным Г. Ф. Довгопол [2005] «абсолютная индивидуальная плодовитость волжской севрюги значительно колеблется от 42 до 729 тыс. икринок и изменяется пропорционально длине, массе тела и возрасту рыб. Минимальную плодовитость 42 тыс. икринок имеют рыбы длиной до 105 см, максимальную плодовитость 729 тыс. икринок имеют самки длиной более 200 см». Плодовитость уральской севрюги варьирует в пределах от 53 до 916 тыс. икринок. Средняя абсолютная плодовитость равна 237 тыс. икринок [Митрофанов, Дукравец, Песериди и др., 1986]. «Абсолютная плодовитость куриной севрюги колеблется от 35 до 363 тыс. икринок, составляя в среднем 155 тыс.» [Абдурахманов, 1962].

Действие температуры на развитие икры севрюги было исследовано А.С. Гинзбург и Т.А. Детлаф [1969] в частности отмечено, что «развитие икры волжской севрюги при температуре 16⁰ С продолжается 132 часа, при 23⁰ С – 67,5 часов. Эмбриональное развитие уральской севрюги при температуре 15⁰ С длится около 144 часов. При температуре 25⁰ С эмбрионы выклеваются через 55–60 часов». Инкубационный период у куриной севрюги при температуре 20–28⁰ С продолжается 44–80 часов [Детлаф, 2001].

После нереста взрослая севрюга и выклюнувшаяся молодь не задерживаются в реках и скатываются в море к местам нагула. Посленерестовая катадромная миграция производителей севрюги начинается в мае и продолжается до ноября. Максимум её интенсивности наблюдается в июле. Как было показано Т.Н. Шубиной [1971], «в дельте Волги пути посленерестовой миграции производителей сев-

рюги не совпадают с путями их нерестовых миграций и пролегают преимущественно по фарватеру восточных рукавов дельты».

Сроки, количественные и качественные показатели ската производителей, личинок и молоди севрюги колеблются по годам и находятся в прямой зависимости от времени и мест нереста, состояния нерестового субстрата, термического и гидрологического режимов рек, численности и физиологического состояния пропускаемых к нерестилищам производителей и других факторов.

Исследованиями Д.С. Павлова с коллегами [1999] показано, что «покатная миграция личинок и мальков севрюги представляет собой сложную форму поведения и функционально является нагульной миграцией. В процессе ската предличинок, личинок и молоди севрюги происходит смена пассивной формы миграции, на активно-пассивную, а также адаптивных механизмов, регулирующих их скорость».

На Урале и Волге основная часть молоди скатывается в море в июне и июле, преимущественно в придонном 3-метровом слое воды [Хорошко, 1967; Песериди, Бекешев, 1967; Хорошко, Власенко, 1972; Лагунова, 1979; Тарабрин, 1979; Вещев, Гутенева, Муханова, 2012]. Согласно данным Т.В. Усовой [2005], «в 1996–2000 годах на Волге скат основной части молоди севрюги, примерно 60%, сместился на август и протекал при меженных расходах воды, вне зависимости от водности года». На Куре, по исследованиям Р.А. Маиляна и А.А. Махмудбекова [1970], а также Г.Б. Захаряна [1972, 1973], основной период ската приходится на май и июнь.

Исследованиями Л.С. Краюшкиной [1983] было установлено, что «молодь севрюги, начиная с размера примерно 15 см, свободно выдерживает соленость 12,5‰».

Личинки и мальки севрюги в период ската с нерестилищ питаются червями (олигохетами), ракообразными (гаммарусами, корофидами, мизидами), личинками хирономид и ручейников. В море характер питания севрюги меняется в зависимости от района обитания. В Северном Каспии годовики и двухгодовики питаются ракообразными (гаммаридами и мизидами). У рыб старших возрастных

групп в пище преобладает червь nereis, меньшее значение имеют моллюск синдесмия, крабы, рыба (килька, бычки). В приустьевом пространстве Куры молодь севрюги питается главным образом ракообразными (гаммаридами). По мере роста в пище севрюги появляются мизиды, кумацеи и nereis. Взрослая севрюга питается в Южном Каспии в основном рыбой (бычками, пуголовками, килькой). Моллюски (дрейсена, гидробия и др.) являются примесью к основной пище [Державин, 1922; Борзенко, 1942; Шорыгин, 1952; Казанчеев, 1981; Полянинова и др., 1999, 2001; Мухтаров, Канбетов, Захарьяева, Жунусова, 2012; Сокольский и др., 2012].

В период с 1970 по 1979 годы отмечался рост численности севрюги. Наибольшей численности этот вид в Каспийском море достигал в конце 1960-х – первой половине 1970-х годов, когда насчитывали более 90 млн экз. Это было следствием положительного влияния запрета промысла осетровых рыб в море и успешной деятельности рыбоводных заводов. Данные этого исследования приведены в работе А.Д. Власенко с соавторами [2006].

С 1980 года начинается постепенный спад численности как следствие интенсивного промысла. Кроме того, эти годы характеризуются как наиболее неблагоприятные по токсикологическому загрязнению [Розенберг, Краснощеков, 1996] и уровню заболеваемости осетровых рыб кумулятивным токсикозом [Алтуфьев, 1990; Кузьмин, 1990; Лукьяненко, 1990; Металлов и др., 1990; Шелухин, 1990; Евгеньева, 2000 и др.].

Постепенное снижение численности севрюги началось в первой половине 1990 года. Численность нагуливающейся в море севрюги снизилась с 35,3 млн экз. в 1991 году, до 13,6 млн экз. в 1994 году. В 2004 году численность севрюги уменьшилась до 7,3 млн экз. Промысловый запас не превысил 16,25 тыс. т., нерестовый составил всего 0,73 тыс. т. В среднем за 2003–2006 годы биомасса производителей составила 1,62 тыс. т. Как отмечали Р.П. Ходоревская, Г.И. Рубан и Д.С. Павлов [2007] «снижение численности севрюги обусловлено воздействием ряда антропогенных факторов: беспрецедентным развитием браконьерства, сокращением части улова при легальном промысле, сокращением объемов искусст-

венного воспроизводства, вызванного дефицитом производителей, снижением их качества».

Рядом авторов [Зайцев и др., 1997; Зайцев и др., 1998; Власенко и др., 2003; Крючков, Абдурахманов, Федорова, 2004; Мехтиев, Гюль, 2006; Комов, 2007; Зайцев, Монахов, Курапов, 2008; Сокольский, Рабазанов, Кузьменко, 2012], было показано, что свою лепту внесло загрязнение водного бассейна нефтью, пестицидами, тяжелыми металлами и другими химическими продуктами.

Накопление в различных средах пестицидов, нефтяных фракций, тяжелых металлов, передача их по трофическим сетям экосистем самым негативным образом сказывается на выживаемости икры и молоди в естественных водоемах, отрицательно воздействует на различные органы и ткани взрослых осетровых, ухудшает возможности выращивания осетровых в искусственных условиях [Алтуфьев, Романов, 1989; Гераскин, 1989, 1997, 2006; Земков и др., 1989; Алтуфьев, 1990, 1999; Металлов и др., 1990; Шелухин, 1990; Алтуфьев, Романов, Шевелева, 1992; Неваленный, 1996; Krutchkov, Hadi, 1997; Крючков и др., 1999; Федорова и др., 2002; Земков, 2003; Абдурахманов и др., 2006; Гераскин и др., 2010].

Соответствующие негативные изменения претерпели биологические показатели севрюги. С 1990 по 2004 годы средняя длина уменьшилась с 116,8 до 94,4 см., масса тела – с 5,7 до 3,0 кг. Средний возраст рыб сократился до 9,5 лет при общем сокращении числа возрастных групп с 22–28 до 12–19. Недавние исследования Г.Ф. Довгопол и Т.В. Озерянской [1994], А.Д. Власенко с соавторами [2006], Р.П. Ходоровской с А.А. Романовым [2007] и Г.Ф. Довгопол [2011] показали, что омоложение популяции произошло за счет изъятия рыб старших возрастных групп.

С 1990 года во многих районах Каспийского моря, где ранее севрюга была обычной, во время траловых съемок она не встречается. Севрюга практически отсутствует в траловых уловах у западного побережья средней и южной частей моря, что объясняется интенсивным браконьерским ловом на местах нагула [Khodorevskaya, Krasikov, 1999].

Снизилась плотность скоплений севрюги. Так, летом 1994 года в северной части Каспийского моря плотность скоплений севрюги составила 0,1–3,7 экз./10000 м³. Летом 2004 года плотность скоплений снизилась до 0,05–0,8 экз./10000 м³ [Ходоревская, Рубан, Павлов, 2007].

Таким образом, в течение многих лет наблюдалась тенденция уменьшения численности и биомассы севрюги с одновременным снижением плотности её скоплений в Каспийском море.

В регионе Каспийского моря традиционно наибольшее количество севрюги добывалось в водах России и Казахстана. В последние годы катастрофическое уменьшение запасов этого вида отрицательно сказалось на её добыче всеми прикаспийскими странами. До введения в 1962 году запрета морского промысла, вылов севрюги в водах России не превышал 3 тыс. т. в год. После запрета уловы севрюги в Волге начали расти, и к 1986 году достигли 4,68 тыс. т. В Урале уловы севрюги достигли максимума в 1977 году, составив 9,87 тыс. т. В водах Азербайджана официальный ежегодный вылов севрюги не превышал 0,17 тыс. т. С 1991 года уловы постепенно снижались в связи с открытием незаконного морского промысла и увеличением браконьерского вылова в реках. Режим промысла постоянно нарушался промышленностью. Резко снизилась, начиная с 1991 года, эффективность естественного воспроизводства [Распопов и др., 1992, 1995; Khodorevskaya et al., 1997]. В 2000–2001 годах вылов на Волге не превышал 150–160 т, на Урале – 170 т. Кура практически потеряла значение для промысла севрюги.

Промысел осетровых рыб с 1999 года лимитируется общими допустимыми уловами (ОДУ), которые утверждаются Правительством Российской Федерации. С 2000 года приказом Государственного Комитета Российской Федерации по рыболовству специализированный промысел осетровых видов рыб запрещен. С этого же года осетровые рыбы включены в Приложение 2 СИТЕС, и их экспорт осуществляется под её контролем. Они вылавливались только как прилов при промысле других видов рыб. Причем вылов белуги был разрешен только для целей искусственного воспроизводства и научных исследований. С 2005 года на Волге

вылов осетра и севрюги разрешен только для искусственного воспроизводства и научно-исследовательских работ. В 2005 году по данным В.П. Иванова и Г.В. Комаровой [2008] «на Волге было поймано около 40 т севрюги».

Таким образом, севрюга обладает большой морфологической и биологической пластичностью. Севрюге свойственна эврибионтность, эвригалинность, эвритермность, сложная многовозрастная структура нерестовых стад, многократный повторный нерест, относительно большая длительность жизненного цикла.

От других видов каспийских осетровых рыб севрюга отличается быстрым созреванием, относительно короткими межнерестовыми интервалами, отсутствием туводных форм и своеобразной формой тела. Севрюга относится к проходным рыбам. Большая часть её жизненного цикла проходит в море, где она нагуливается. Для размножения севрюга заходит практически во все крупные реки Каспийского бассейна с сохранившимися нерестовыми угодьями.

Экологическое значение севрюги, обитающей в Каспийском море, состоит в том, что, заселяя столь обширный ареал с разнообразными условиями, она была вынуждена приспособливаться к ним. Именно это обусловило высокую физиологическую и экологическую пластичность и устойчивость к неблагоприятным условиям, которые в свою очередь сделали её одним из наиболее предпочитаемых объектов рыболовства и перспективным объектом аквакультуры.

К сожалению, в настоящий момент севрюга находится под угрозой исчезновения. К такому бедственному положению привели постройка плотин, которые сделали недоступными для севрюги большую часть её привычных нерестилищ. Ситуацию усугубляет постоянное браконьерство. Особенно беззащитна севрюга весной, когда мигрирует на нерест.

Глава 3

Исследование популяций осетровых рыб методами иммунохимического анализа

В исследованиях осетровых рыб велико значение популяционного подхода. Данные, приведенные в работах Э. Майра [1974], А.В. Яблокова [1987], Д.С. Павлова [2013] и других авторов свидетельствуют, что приоритетное значение популяционного подхода обусловлено, во-первых, признанием популяции в качестве элементарной единицы эволюции, во-вторых, закономерно вытекающим из первого пункта, определением популяции как единицы управления при эксплуатации, воспроизводстве и охране, в-третьих, тем, что только популяции являются единицами биомониторинга. Именно популяции оказываются точкой приложения разного рода антропогенных воздействий [Алтухов, 1989, 1999, 2003; Динамика популяционных генофондов ..., 2004; Павлов, Стриганова, Букварева, 2010], нередко имеющих негативные последствия. Из этого следует, что популяционная организация каждого вида должна быть оценена, исходя из понимания его уникальности. То есть градации или элементы иерархии популяционной структуры и их наименования не могут быть тождественны, например, у севрюги и горбуши или у килек и минтая. Если первые лишь нагуливаются в море, а размножаются в реках, то у последних весь жизненный цикл протекает в морских условиях.

Проблема внутривидовой дифференциации у осетровых рыб, механизмы этого явления, подробно разрабатывались Н. Л. Гербильским [1950, 1953, 1957, 1965 а, б, в; 1967] и его последователями: И.А. Баранниковой [1957, 1975, 1983, 1988], А.Л. Поленовым [1968], Н.Е. Песериди [1971] и Б.Н. Казанским [1962, 1975], на основе представлений Л. С. Берга [1934] о экологических (сезонных) расах у проходных рыб. Были изучены особенности нерестовой миграции осетровых рыб в реки Черного, Азовского и Каспийского морей. Вместе с разработанным методом гипофизарных инъекций эти данные позволили сформировать теоретическую базу для создания крупномасштабной индустрии заводского разведения осетровых рыб в Советском Союзе [Гербильский, 1950, 1953, 1962, 1965 а,

1972; Гербильский, Исаев, 1963; Кожин, Гербильский, Казанский, 1963]. Натурные исследования показали также, что при изменениях состояния экосистем, вызывающих нарушение процессов миграции и размножения осетровых рыб, происходит многофазовый ответ популяций. Он заключается в изменении количественного соотношения озимых и яровых мигрантов. Были выявлены его начальные фазы и значение для осетрового хозяйства [Гербильский, 1957, 1965 б, в; 1967; Баранникова, 1975; Казанский, 1975].

Поскольку главным критерием вида является его генетическое единство, все концепции популяционной биологии и экологии должны быть основаны, в первую очередь на генетическом исследовании популяций. Однако собственно генетическое (с анализом изучаемых признаков в скрещивании) изучение сколько-нибудь значительного числа популяций в природе весьма затруднено. Генетически исследована примерно сотая доля процента видов, а значительные данные по популяционной генетике есть лишь для тысячной доли процента всех существующих видов. Как отмечали А.В. Яблоков [1987] и Ю.П. Алтухов [2003], в этом заключается главное методологическое противоречие современной популяционной генетики. Из создавшегося положения предложены два пути выхода. Первый путь – проникновение идей и методов популяционной генетики во все остальные направления популяционной биологии, например, развитие биохимической генетики. Вторым путем – моделирование микроэволюционных процессов [Алтухов, 2003; Динамика популяционных генофондов ..., 2004].

Таким образом, возникновение и развитие генетико-биохимического подхода к изучению популяций было обусловлено, главным образом, противоречием между назревшей необходимостью широких популяционных исследований различных видов, с одной стороны, и сохраняющейся до сих пор технической сложностью их генетического изучения, с другой.

В XX веке весьма широкое распространение получили генетико-биохимические исследования, основным объектом которых является электрофоретическая подвижность и иммунохимическая специфичность белков. Первые работы в области биохимической генетики связаны с описанием аномального элек-

трофоретического поведения гемоглобина при серповидноклеточной анемии у человека и доказательствами наследования этой патологии как простого менделирующего признака [Neel, 1949; Pauling et al., 1949].

V. M. Ingram [1960, 1961] методом пептидных карт исследовал триптические гидролазы гемоглобина и показал, что «разница между нормальным и аномальным электрофоретическими типами определяется мутационным замещением глутаминовой кислоты валином в положении 6 глобиновой β -цепи». Эти исследования представили прямые доказательства влияния генных мутаций на первичную структуру белка и заложили основу использования электрофоретических методов для выявления биохимической наследственной изменчивости.

Принципиальное значение имело создание высокоразрешающих аналитических методов электрофореза белков в крахмальном, агаровом и полиакриламидном гелях [Вязов, 1962; Грабар, Буртэн, 1963; Маурер, 1971; Иммунологические методы, 1979]. Благодаря достижениям в области теории гена и механизмов действия и взаимодействия генов вскрыты основные закономерности, лежащие в основе обнаружения и трактовки проявлений наследственного полиморфизма белков [Майр, 1974; Корочкин и др., 1977; Ли, 1978; Созинов, 1985; Айала, Кайгер, 1987; Алтухов, 2003].

В результате проведенных исследований были сформулированы основные положения относительно генетического контроля синтеза белков и их наследственной изменчивости:

- 1) молекула ДНК является носителем информации о первичной структуре всех белков организма;
- 2) аминокислотная последовательность конкретного белка непосредственно отражает последовательность нуклеотидов соответствующего гена (участка ДНК или генного локуса);
- 3) один структурный ген (цистрон), как правило, кодирует синтез одной полипептидной цепи. Известны случаи перекрывающихся и альтернативных генов, когда один ген является одновременно частью другого гена, или отдельная последовательность ДНК принимает участие в кодировании разных белков;

4) многие белки с четвертичной структурой (например, гемоглобин, различные ферменты) состоят из нескольких полипептидных цепей или субъединиц, кодируемых разными генными локусами;

5) определенные мутационные изменения нуклеотидной последовательности гена приводят к заменам отдельных аминокислот соответствующего белка, что можно регистрировать по изменению свойств белковой молекулы.

Индивидуальные различия на уровне белков выявляются либо иммунологическими тестами, либо методами электрофореза.

В иммунологических работах была обнаружена индивидуальная изменчивость эритроцитарных антигенов (группы крови) и тканевых антигенов. С их помощью появилась возможность выявлять дискретные молекулярно-генетические различия между особями, а по соотношению числа особей, относящихся к разным генетическим типам, – различия между популяциями или их компонентами [Алтухов, 1969, 1995, 2003; Алтухов и др., 1969; Созинов, 1985; Кирпичников, 1987; de Ligny, 1969; Utter, 1991].

Начиная с 1960 года, иммунологические методы в популяционных исследованиях стали дополняться методами электрофоретического разделения белков, отличающихся зарядом. Для электрофореза используют гели-носители из крахмала, агара, агарозы, полиакриламида. Этот метод, названный методом иммуноэлектрофореза, оказался довольно простым и удобным, поскольку дает возможность разделять белки непосредственно из жидкостей или экстрактов тканей организма и, таким образом, выявлять генетический полиморфизм у любых биологических видов.

Теоретические основы современного направления исследований особенностей антигенного состава тканевых и сывороточных белков заложил ближайший ученик И. И. Мечникова – Ф. Я. Чистович [1899], открывший «феномен образования кроликом преципитинов к чужеродным белкам, в частности к сывороточным белкам угря». Открытие Ф. Я. Чистовичем антигенных особенностей сывороточных белков различных животных послужило толчком к широкому использованию

реакции преципитации в зоологических исследованиях для решения различных таксономических задач.

Главным итогом этих работ является обоснование тезиса о соответствии степени сходства или различия антигенных свойств белков филогенетическим отношениям сопоставляемых видов. Правило это оказалось справедливым в отношении различных по высоте организации животных – от беспозвоночных до млекопитающих.

Эти работы имели большое значение и в общеиммунологическом плане для понимания одной из основных функций антигена – его чужеродности. Белки одного вида животных становятся чужеродными для организма другого вида, поскольку в процессе развития и экологического обособления биологические виды получили различия в отношении не только анатомо-физиологических особенностей, но и биохимической структуры белков организма. Различия между белками связаны, прежде всего, с видовыми биологическими особенностями. В процессе эволюционного развития наряду с появлением видовых антигенных особенностей тех или иных белков основная масса белкового фонда организма сохраняет черты сходства у различных видов внутри рода, семейства, отряда и даже класса. Чем ближе друг к другу стоят сопоставляемые виды, тем больше сходных в антигенном отношении белков они имеют [Жуков-Вережников, 1944, 1974; Конюхов, 1958; Вязов, 1962; Аверкина, Андреева, Карташев, 1965].

Следует отметить, что изучение внутривидовой антигенной дифференциации сывороточных белков рыб, начиная с классических работ Д. Н. Талиева [1935, 1941], проводилось только с использованием метода кольцепреципитации. К сожалению, этот метод позволяет выявить только сам факт сходства или различия сопоставляемых сывороточных препаратов, не вскрывая природу выявленных различий.

Вследствие сложности жизненного цикла, разобщенности нагульной и репродуктивной частей ареала, осетровые виды рыб, обитающие в бассейне Каспийского моря, представляют одну из трудных групп животных в плане изучения видовой организации.

Суждения о структуре вида во многом определяются установками исследователей, владеющих теми или иными методами. Очевидно, что в адекватном описании внутривидовой структуры должна присутствовать связь всех этапов жизненного цикла, однако реализация данного условия на практике крайне затруднена. На практике, при изучении популяционной организации каспийских осетровых рыб, обычно используют косвенные методы оценки групповых взаимоотношений особей, то есть установления сходства особей по комплексу различных признаков.

Одним из таких методов является иммунохимический метод. Использование иммунохимического подхода для изучения популяционной организации осетровых видов рыб, обитающих в Каспийском море, по сравнению с другими методами, например морфологическими, дает исследователю существенные преимущества, такие как:

- 1) методическая доступность и относительная простота, соответственно большая оперативность в сборе и особенно обработке материала, что облегчает применение данного подхода для организации мониторинговых исследований;
- 2) относительно высокая информативность получаемых результатов. Иммунохимический метод улавливает все особенности межпопуляционной дифференциации, которые стали известны благодаря применению других методов при изучении таксономии осетровых рыб;
- 3) прижизненное взятие крови, отсутствие обязательного безвозвратного изъятия особей из водоемов и соответственно в отношении малочисленных группировок сохранение структуры на самых низких уровнях внутривидовой иерархии без деградации последних.

Новые возможности применения иммунологических методов в экологии и ихтиологии открылись в конце 1950-х начале 1960-х годов, благодаря появлению таких иммунохимических методов анализа антигенов тканевых и сывороточных белков как двойная иммунодиффузия [Ouchterlony, 1953, 1958] и иммуноэлектрофорез [Грабар, Буртэн, 1963]. Эти методы дают возможность проводить исследования на уровне индивидуальных антигенов. Сопоставлять степень их иммунохи-

мического сходства и устанавливать природу выявляемых специфических компонентов. Широкое использование этих методов позволило получить обширную информацию относительно межвидовой и внутривидовой антигенной дифференциации сывороточных белков осетровых рыб, обитающих в Черном, Азовском и Каспийском морях.

Сопоставление антигенного контента белков сыворотки крови у представителей разных родов – русского осетра, стерляди, севрюги и белуги, проведенное В.И. Лукьяненко и С.И. Седовым [1967 б], позволило выявить существование четко выраженных видовых особенностей. Причем выраженность антигенных различий увеличивается по мере удаления видов друг от друга. «Антигенные различия между осетром и стерлядью более выражены, чем между севрюгой и стерлядью. Еще более значительные иммунологические различия выявлены при сопоставлении сывороточных антигенов осетра, севрюги и стерляди с одной стороны, и белуги с другой».

Изучение В.И. Лукьяненко, Ж.Г. Умеровым и Ю.В. Алтуфьевым [1970] сывороточных антигенов у видов рода *Acipenser* – атлантического, русского и сибирского осетров показало, что «у русского осетра существуют сывороточные антигены, отсутствующие у двух других видов. В сыворотке русского осетра обнаружены два антигена, которые отсутствуют у атлантического осетра. Один из них находится в зоне электрофоретической подвижности α_2 -глобулинов, а второй локализован в зоне β_2 -глобулинов. Антигенный спектр русского и сибирского осетров оказался более сходен по сравнению с атлантическим осетром. Сравнительный иммуноэлектрофоретический анализ выявил в сыворотке русского осетра одну дугу преципитации, которой нет у сибирского осетра. Она начинается в зоне α_2 -глобулинов и продолжается до зоны β_2 -глобулинов с небольшим изломом в середине дуги, что свидетельствует о неоднородности этого специфического компонента».

Исследование сывороточных антигенов шипа, стерляди и севрюги, выполненное М.Ф. Субботкиным и Т.А. Субботкиной [2001 а] позволило выявить видоспецифические антигены у каждого из этих видов. Наименьшие антигенные

различия установлены между шипом и стерлядью, а более глубокие – между стерлядью и севрюгой.

Исследованиями М.Ф. Субботкина и Т.А. Субботкиной [2001 б] было показано, что «четыре вида осетров: русский, персидский, сибирский и амурский, имеют однотипный план распределения антигенов на иммуноэлектрофореграммах сывороточных белков». Вместе с тем, для каждого вида характерны особенности, обусловленные различиями по числу компонентов, выявляемых в одних и тех же зонах электрофоретической подвижности, по форме и интенсивности их дуг преципитации. На межвидовом уровне наиболее сходны сибирский и русский осетры. Персидский осетр является близким к ним видом. Самые значительные отличия характерны для амурского осетра. Русский, персидский и сибирский осетры по антигенному составу сывороточных белков составляют единую родственную группу в роду *Acipenser*, а амурский осетр является удаленной от них филогенетической ветвью. Интересно, что высокое сходство антигенов сывороточных белков установлено у русского осетра р. Волги и сибирского осетра рек Оби и Енисея. Более глубокие различия выявлены между русским осетром из Волги и сибирским осетром из Лены. Высказана гипотеза, согласно которой близкое родство русского осетра из Волги и сибирского осетра из Оби является результатом их естественной гибридизации вследствие проникновения русского осетра в водоемы Западной Сибири в послеледниковый период через Убаган-Тургайскую долину.

Недавними исследованиями М.Ф. Субботкина и Т.А. Субботкиной [2002] антигенной дифференциации дальневосточных осетров – амурского и сахалинского, была выявлена «видоспецифичность иммуноэлектрофореграмм антигенов их сывороточных белков». Эти результаты подтвердили полученные ранее данные о том, что амурский осетр представляет собой наиболее уклонившуюся форму среди осетров рода *Acipenser*. В то же время у сахалинского осетра обнаружено сходство с русским осетром. Очевидно, сахалинский осетр относится к обширной родственной группе осетров, которые в ходе эволюции освоили водоемы различной солености и благодаря этому широко расселились.

Таким образом, иммунохимические исследования показали, что каждому виду осетровых рыб характерен свой определенный набор специфических антигенов. Проведенный анализ всех видовых особенностей позволил выделить три типа иммуноэлектрофореграмм: «севрюжий», «осетровый» и «шиповой».

Обращает на себя внимание русский осетр и шип. Русский осетр обладает универсальным набором антигенов, по отношению к которому антигены других видов осетровых рыб малоспецифичны. Шипу, напротив, свойственно пониженное количество специфических антигенов.

По-видимому, межвидовые особенности осетровых рыб, проявляющиеся различным количеством специфических антигенов, имеют двойственную природу. С одной стороны они обусловлены степенью дивергенции сывороточных белков. С другой стороны – уровнем полиморфизма этих белков. Поэтому виды с сильно выраженным полиморфизмом различаются в большей степени, чем виды с преобладанием мономорфизма.

П.П. Гераскин [1977], А.В. Попов [1983] и В.С. Кирпичников [1987] свидетельствуют что, русский осетр по гетерогенности альбуминов и трансферринов превосходит все остальные виды осетровых рыб. По результатам изоэлектрофокусирования гемоглобина А.С. Васильев [1999] выявил «у шипа 2 фенотипа, у севрюги – 3 фенотипа. У русского осетра практически каждая особь имеет индивидуальный спектр гемоглобина».

Особый интерес представляют исследования внутривидовой антигенной дифференцировки белков сыворотки крови у различных видов осетровых рыб, потому что они позволяют решить конкретные практические задачи – определить число популяций в пределах каждого бассейна и дать рекомендации промышленности по их правильной промысловой эксплуатации.

Сравнительное иммунохимическое исследование белков сыворотки крови трех аллопатрических популяций русского осетра – волжской, кубанской и днепроградской, выполненный В.И. Лукьяненко и Ж.Г. Умеровым [1971] показал, что «наряду с общностью большинства их сывороточных антигенов, количественное содержание отдельных антигенов у осетров разных популяций неодинаково.

Дальнейший анализ с использованием абсорбированных антисывороток позволил установить существование специфических для каждой популяции антигенов. В антигенном наборе сыворотки крови днепровского осетра выявлено два антигена отсутствующие у волжского осетра. Один расположен в зоне альбуминов, а другой – в зоне β_1 -глобулинов. Одновременно в сыворотке волжского осетра выявлен один антиген в зоне альбуминов, которого нет у днепровского осетра. У кубанского осетра обнаружены два антигена в зоне альбуминов и α_1 -глобулинов, отсутствующие у волжского осетра. В антигенном составе сывороточных белков волжского осетра нет антигенов, иммунохимически отличных от антигенного спектра кубанского осетра. Сопоставление сывороточных антигенов кубанского и днепровского осетров выявило различия лишь в количественном содержании отдельных антигенов».

Таким образом, в многокомпонентной системе сывороточных белков трех аллопатрических популяций русского осетра выявлены антигены специфичные для каждой популяции. Это свидетельствует об их генетической самостоятельности. Наиболее удалены друг от друга волжская и днепровская популяции русского осетра. Более близки между собой осетры волжской и кубанской популяций. Между осетрами кубанской и днепровской популяций обнаружены только количественные различия в содержании антигенных компонентов.

Сравнительный анализ антигенного контента сывороточных белков днепровского и дунайского осетров позволил В.И. Лукьяненко, Ю.В. Алтуфьеву и Ж.Г. Умерову [1969] обнаружить «в сыворотке днепровского осетра от 2 до 4 (в отдельных опытах) специфических компонентов, отсутствующих у дунайского осетра. Они расположены в зонах α_1 - и β_2 -глобулинов». Эти данные свидетельствуют о субпопуляционной иммуногенетической дифференциации стад русского осетра, мигрирующих в Днепр и Дунай. Однако степень этой гетерогенности нуждается в уточнении.

Исследования В.И. Лукьяненко и А.А. Терентьева [1966], В.И. Лукьяненко и С.И. Седова [1967 б] антигенов сыворотки крови южнокаспийского и северокаспийского осетров, позволили выявить существенные различия между ними.

Уровень этих различий сопоставим с различиями между систематически близкими видами рода *Acipenser*.

Как известно Л.С. Берг [Berg, 1934] у русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt), обитающего в бассейне Каспийского моря, выделял подвид персидского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii persicus* Borodin). В Урале и Волге персидский осетр долгое время рассматривался как одна из внутривидовых биологических групп русского осетра – летненерестящийся или позднеяровой осетр [Баранникова, 1957, 1975; Vlasenko et al., 1989 a].

В результате проведенной Е.Н. Артюхиным [1974, 2008], В.И. Лукьяненко, Ж.Г. Умеровым и Б.Б. Каратаевой [1974], Л.А. Путилиной [1983] ревизии, по морфологическим, экологическим, физиолого-биохимическим и иммунохимическим данным видовой статус персидского осетра, данный ему Н. А. Бородиным [1897] был восстановлен. Более того, как было установлено Е. Н. Артюхиным и З. Г. Заркуа [1986], а также М. Ф. Субботкиным и Т. А. Субботкиной [1998 б], так называемый колхидский осетр (*Acipenser gueldenstaedtii* var. *colchica*), описанный Ю.Ю. Марти [1940] из восточной части Черного моря, по морфологическим, экологическим и иммунохимическим показателям и особенностям биологии оказался идентичным персидскому осетру из Каспия.

Таким образом, по современным данным, персидский осетр (*Acipenser persicus* Borodin) имеет два подвида: *Acipenser persicus persicus* Borodin, 1897 – Каспийское море и *Acipenser persicus colchicus* Marti, 1940 – восточная часть Черного моря [Аннотированный каталог ..., 1998; Атлас пресноводных рыб ..., 2003; Vlasenko et al., 1989 b].

Значительно менее контрастные, но вполне реальные различия выявлены Ю.В. Алтуфьевым [1969] между уральским и волжским осетрами. «Иммунохимическое исследование индивидуальных сывороточных препаратов полученных от осетров, выловленных в Урале, показало, что примерно 75% рыб являются осетрами волжской субпопуляции. Остальные 25% относятся к уральской субпопуляции русского осетра». Миграция особей волжского осетра в Урал, очевидно, связана с регулированием стока Волги и освободившейся экологической нишей в

Урале, в связи с резким сокращением в результате перелома численности уральского осетра.

Как показали иммунологические исследования, в частности опыты анафилактики с десенсибилизацией, сделанные Б.Б. Каратаевой, В.И. Лукьяненко и А.А. Терентьевым [1971], «популяция каспийской белуги представлена тремя субпопуляциями: волжской, уральской и куринской».

Последующий иммуноэлектрофоретический анализ выявил специфические антигены, позволяющие идентифицировать рыб каждой популяции. «У волжской белуги имеется два антигена, отличающие её от уральской белуги и три антигена, отличающие её от куринской белуги. Уральская белуга отличается от куринской по двум антигенам» [Переварюха, 1989]. Функциональной основой дифференциации популяции каспийской белуги на отдельные репродуктивные субпопуляции очевидно является длительная экологическая изоляция на самом важном этапе индивидуального развития – периоде размножения и развития молоди.

Б.Б. Каратаевой [1973] удалось выявить антигенные различия между уральским и куринским шипами. «В сыворотке крови уральского шипа обнаружен один специфический для него антигенный компонент, расположенный в зоне подвижности α_1 -глобулинов». Эти данные вместе с имеющимися литературными материалами по экологии и биологии, позволяют считать, что подобно другим видам осетровых рыб, шип в бассейне Каспийского моря имеет две репродуктивные популяции – куринскую и уральскую [Каратаева, Суриаль, 1973; Суриаль, 1974].

Применение реакции анафилактики с десенсибилизацией дало возможность В.И. Лукьяненко и А.А. Терентьеву [1966] установить факт «общности и различия антигенной структуры сывороточных белков у северокаспийской и южнокаспийской севрюги». Последующие исследования с помощью этой реакции показали, что волжская и уральская севрюги различаются по антигенным свойствам сывороточных белков. То же самое следует сказать и о волжской и куринской севрюге. Уральская севрюга не имеет отличных от волжской севрюги белков. Данные этого исследования приведены в работе Ю.В. Алтуфьева и Ж.Г. Умерова [1969].

Сравнительное изучение антигенного контента белков сыворотки у волжской и уральской севрюги, выполненное методами двойной иммунодиффузии и иммуноэлектрофореза, позволило В.И. Лукьяненко и Ю.Н. Переварюхе [1985 а] конкретизировать выявленные различия. Оказалось, что у волжской севрюги «имеется один специфический антиген, отсутствующий у уральской севрюги. Он находится в зоне электрофоретической подвижности α_2 -глобулинов». С помощью этого молекулярного маркера в 1976–1978 годах был проведен иммунохимический анализ (реакция двойной иммунодиффузии) индивидуальных сывороточных препаратов полученных от производителей севрюги мигрирующих в Урал и Волгу. Результаты выполненного исследования свидетельствуют о несомненной привязанности волжской и уральской севрюги к своим родным нерестовым рекам. Однако эта привязанность не стопроцентная. Волжская севрюга регулярно заходит в Урал. Доля производителей волжского происхождения в Урале составила в 1976 году в среднем 23,7%. В 1977 году она выросла до 28,5%. В 1978 году доля рыб волжского происхождения составила 24,2%. Средняя за три года частота встречаемости волжской севрюги в Урале составила 25,2%. При этом удельный вес самцов (67%) был в 2 раза выше по сравнению с самками (33%). Большая часть волжской севрюги мигрировала в Урал в мае, т. е. во второй половине хода. Миграция уральской севрюги в Волгу также имеет место, но в значительно меньших масштабах. За три года исследований средняя частота встречаемости в Волге уральской севрюги составила 4,3%. По-мнению авторов, заход волжской севрюги в Урал обусловлен изменением гидрологического режима Волги после её зарегулирования. В частности, сказалась деформация весеннего паводка реки. Как известно, после зарегулирования Волги начало весеннего паводка сместилось на более поздние сроки, а его объем и продолжительность значительно уменьшились. Все эти факторы существенным образом повлияли на характер миграции севрюги в Урал и в Волгу, прежде всего на сроки её хода и направление миграционных трасс. Результаты исследований позволили предложить унифицировать правила рыболовства на обеих реках и согласовывать лимиты вылова на Волге и Урале с целью предотвращения перелова севрюги.

Изучение М.Ф. Субботкиным и Т.А. Субботкиной [1998 а] внутривидовой иммунохимической дифференцировки стерляди, обитающей в бассейне Волги, дало возможность установить существование, «по меньшей мере, шести географических популяций: верхневолжской, средневолжской, нижневолжской, дельтовой, камской и окской, а также двух экологических рас: туводной и полупроходной».

Использование иммунохимических методов позволило внести ясность в проблему экологических рас у осетровых видов рыб. Суть её заключается в том, чтобы установить существуют ли между расами генетические различия или же имеющиеся между ними физиологические и экологические различия обусловлены конкретными условиями жизни рыб на данном отрезке времени в данном водоеме. Изменение этих условий может привести к трансформации озимого осетра в ярового и наоборот.

Решение этой проблемы помимо теоретического значения имеет первостепенное практическое значение для организации промысла. Если осетровые рыбы могут свободно «переходить» из одной расы в другую, то в таком случае правила рыболовства должны основываться на представлении о единой годичной нерестовой миграции. И перелов одной сезонной расы может быть компенсирован за счет усиленного воспроизводства другой расы. Если же сезонные расы различаются генетически, то правила рыболовства должны быть таковы, чтобы промысловая нагрузка равномерно распределялась на все популяции.

Результаты выполненных В.И. Лукьяненко, Б.Б. Каратаевой и А.А. Терентьевым [1973], Б.Б. Каратаевой [1977], В.И. Лукьяненко, Б.Б. Каратаевой и И.Н. Камшилиным [1988] исследований «антигенной дифференциации сывороточных белков сезонных рас у русского и персидского осетров, а также белуги свидетельствуют о том, что между яровыми и озимыми расами осетровых рыб существуют генетические различия». И, следовательно, превращения яровых осетров в озимых и, наоборот, в природе невозможны.

У каждого исследованного вида были выявлены расовые антигены. «В сыворотке крови русского озимого осетра в зоне α_1 -глобулинов обнаружены два ан-

тигена отсутствующие у ярового осетра. В сыворотке ярового персидского осетра выявлены два антигена, которых нет у рыб озимой расы. Один из этих антигенов является β_1 -глобулином, а другой тянется из зоны α_1 - в зону β_1 -глобулинов. Каждая из двух рас белуги имеет по два специфических антигена. Они расположены в зонах подвижности α_2 - и β_1 -глобулинов». Данные этого исследования приведены в работах В.И. Лукьяненко с соавторами [1973] и Б.Б. Каратаевой [1977].

Согласно существовавшему мнению, яровые формы осетровых рыб входят на нерест в реки весной, а озимые – летом и осенью. С помощью специфических расовых антигенов Б.Б. Каратаевой [1977] была изучена динамика хода сезонных рас русского осетра в дельте Волги. Как показали эти исследования, «миграция озимого осетра из моря в реку происходит более или менее одновременно с яровым осетром. Но интенсивность миграций различна. Ход ярового осетра начинается в марте, нарастает в апреле и достигает максимума в первой половине мая. Начиная со второй половины апреля, удельный вес озимого осетра постепенно растет. В мае он составляет уже несколько более половины ходового осетра. Часть нерестовой популяции ярового осетра проходит к плотине Волгоградского гидроузла, где его концентрация во второй половине мая становится преобладающей. Но, с первой половины июня концентрация ярового осетра у плотины резко снижается, а озимого – начинает нарастать. В период с августа по апрель здесь находится исключительно озимый осетр». Сходная картина нерестовой миграции наблюдается и у белуги [Каратаева, 1974 а, б; 1977; Каратаева, Лукьяненко, Терентьев, 1974].

Таким образом, у осетровых рыб нерестовая миграция производителей озимой расы происходит хоть и несколько позже, но более или менее одновременно с производителями яровой расы и продолжается в течение всего года. Поскольку заготовка яровых производителей русского осетра для целей рыбоводства производится в апреле – первой половине мая, то весьма высока вероятность, встретить среди заготовленных рыб производителей озимой расы. Как известно у озимых производителей заготовленных весной после гипофизации процент оплодотворения икры почти в два раза ниже, в сравнении с яровыми производителями, заго-

товленными в те же сроки. Специальное изучение Б.Б. Каратаевой [1977] «расового состава заготовленных производителей русского осетра на Икрянинском осетровом рыбноводном заводе в течение двух рыбноводных сезонов, в 1973 и 1974 годах, показало, что среди заготовленных производителей весьма значителен процент особей озимой расы. В 1973 году доля озимых рыб составила 25%, в 1974 году она выросла до 35,5%». Следовательно, заготовка производителей осетровых видов рыб в дельте Волги и уж тем более в прибрежье Северного Каспия должна обязательно сопровождаться тестированием на принадлежность к той или иной экологической расе.

Результаты проведенных исследований позволили предложить новый режим промысла осетровых в Волге: изменить его сроки и локализацию (места лова). Суть этих предложений – повысить эффективность естественного воспроизводства яровых рас.

Материал и методы исследований**4.1. Объект исследования, объем собранного и обработанного материала**

Объектом нашего исследования была севрюга (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771), обитающая в бассейне Каспийского моря (рисунок 1).



Рис. 1. Севрюга (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771)

Она относится к роду осетров (*Acipenser*, Linnaeus, 1758), подсемейству осетроподобных (*Acipenserinae*), семейству осетровых (*Acipenseridae*, Bonaparte, 1831) [Аннотированный каталог ..., 1998; Атлас пресноводных рыб ..., 2003].

Сбор проб сывороток крови проводился в морской и речной периоды жизни севрюги. В 2007–2009 годах (с апреля по октябрь) от особей, отловленных в дельте Волги (таблица 1) на тонях «9-я и 10-я огневки» – 126 экз., в устье Урала на тоне «Нижне-Дамбинская» – 87 экз., а также в Северном и Среднем Каспии в январе – феврале – 218 экз.

Работа выполнена на кафедре гидробиологии и общей экологии АГТУ. Обработка материала, по ходатайству АГТУ, осуществлялась в лаборатории физиологии и генетики КаспНИРХа под руководством заведующего лабораторией д.б.н. П.П. Гераскина. Использовали замороженные индивидуальные пробы сыворотки крови севрюги, выловленной в р. Куре, из коллекции лаборатории физиологии и генетики рыб КаспНИРХа. Пробы сыворотки крови были любезно предоставлены нам для исследований П.П. Гераскиным. Взятие крови для анализа чаще всего производили прижизненно пункцией хвостовой вены. Для взятия крови использо-

Таблица 1 – Места сбора, объем собранного и обработанного материала

Водоем	Район сбора	Количество индивидуальных сывороток
р. Волга	тони «9-я и 10-я огневки»	126
р. Урал	тоня «Нижне-Дамбинская»	87
р. Кура	устье реки	22
Каспийское море	Северный и западная часть Среднего Каспия	218
Итого		453

вали одноразовые шприцы на 5 мл с инъекционной иглой. Иногда кровь брали при рассечении жаберной артерии или отсечении хвостового стебля. Кровь само-теком наливалась в пробирку. Место пункции или рассечения для удаления слизи на коже протирали 70% спиртом и просушивали марлевым тампоном.

У всех особей определяли длину и массу тела, пол и стадию зрелости половых желез. Определение пола и стадии зрелости гонад севрюги проводили двумя методами: прижизненно, методом биопсии, используя специальный стальной щуп и после умерщвления, и вскрытия рыбы. Предварительно продезинфицированный щуп вводили между рядами боковых и брюшных жучек в задней трети брюшка рыбы под острым углом к оси тела на глубину 5–7 см. При повороте щупа по оси, в канавке остаётся ткань гонады.

Математическую обработку материала проводили с использованием вариационно-статистических методов [Плохинский, 1970] и компьютерной программы MS Excel 2003. Используя пакет прикладных программ ГИС Arc View, версии 3.1 в контексте проекта «Каспийское море» нами были построены карты распределения севрюги на акватории Северного и западной части Среднего Каспия зимой (январь–февраль) 1981 года по материалам лаборатории физиологии и биохимии ЦНИОРХа. Зимой (январь–февраль) 1992 и 2005 годов по материалам лаборатории физиологии и генетики КаспНИРХа. Данные за эти годы были взяты как наи-

более репрезентативные. В настоящее время эта акватория моря относится к зоне ответственности Российской Федерации.

С помощью выявленных нами специфических антигенов изучались индивидуальные пробы сывороток крови, взятые у севрюг, отловленных в Северном и западной части Среднего Каспия зимой (январь-февраль) 2007–2009 годах. Были исследованы образцы сыворотки, взятые у 218 рыб (таблица 1). Каждый образец исследовался в 3-х кратной повторности. На основании полученных данных были построены карты распределения различных популяций севрюги в зимний период на обследуемой акватории. Для большей репрезентативности при построении карт распределения материал за 3 года был объединен.

4.2. Методика иммунизации кроликов и получения антисывороток узкой специфичности

Для иммунизации кроликов, содержащихся в виварии лаборатории, из индивидуальных сывороток готовили сборные сыворотки (пул), используя самцов независимо от стадии зрелости и самок только на I и II стадиях зрелости половых желез, чтобы исключить влияние половых фракций. Использование пулов сывороток позволяет оперировать со спектром антигенов, в большей степени характерным для исследуемой группировки рыб в целом, чем сыворотки отдельных особей. Сыворотки консервировали борной кислотой и хранили в холодильнике при 4⁰ С в плотно закрытых пробирках.

Продуцентами антисывороток служили кролики пород шиншилла и белый великан. Иммунизацию проводили по новой, разработанной нами схеме, позволившей получить антисыворотки с более высокими разрешающими способностями. Основным циклом состоял обычно из серии четырех подкожных инъекций в брюшную область животного с 10–12 дневными интервалами. Вводили возрастающие дозы эмульсии сыворотки с адьювантом Фрейнда в соотношении 1:1, начиная с 1 мл и доводя до 3 мл на каждое животное к концу основного цикла. Первые две инъекции выполняли с полным адьювантом, а последующие – с непол-

ным адъювантом. Через 10–12 дней после последней инъекции прижизненно брали 40–50 мл крови из краевой вены уха. Взятую у иммунизированного кролика кровь инкубировали в течение 30 минут при 37⁰ С. Затем отстаивали в течение суток в холодильнике. После чего полученную антисыворотку отсасывали пипеткой, разливали в пробирки и хранили в холодильнике при 4⁰ С.

Спустя 1–1,5 месяца проводили реиммунизацию 3 мл эмульсии с неполным адъювантом подкожно. Через 10–12 дней снова брали кровь. Каждую последующую реиммунизацию проводили аналогично. Использовали антисыворотки, полученные после 4–5 реиммунизаций.

На каждую популяцию иммунизировали не менее четырех кроликов. В работе использовали пять типов антисывороток:

1) антисыворотка против сывороточных белков севрюги, отловленной в р. Волге;

2) антисыворотка против сывороточных белков севрюги, отловленной в р. Урале;

3) антисыворотка против сывороточных белков севрюги, отловленной в р. Курае;

4) антисыворотка, полученная против сывороточных белков яровой севрюги, отловленной в р. Волге;

5) антисыворотка против сывороточных белков озимой севрюги из р. Волги.

Опыты ставили, используя нормальные и абсорбированные антисыворотки. Абсорбцию антисывороток проводили с целью выявления специфических антигенов, по которым одна популяция может отличаться от другой. Наличие подобных антигенов у осетровых рыб на межвидовом и внутривидовом уровнях показано исследованиями С. И. Седова [1973], А. И. Суриалы [1974], Б. Б. Каратаевой [1977], М. Ф. Субботкина [1991], М. Ф. Субботкина и Т. А. Субботкиной [1998 а, б; 2000; 2001 а, б].

Для выявления специфических антигенов проводили абсорбцию (истощение) поливалентных иммунных сывороток по принципу Кастеллани. Если антисыворотка была получена путем иммунизации кроликов сывороткой севрюги од-

ной популяции (расы), то абсорбцию проводили сывороткой севрюги другой популяции (расы).

Как показали проведенные ранее В.И. Лукьяненко и Ю.Н. Переварюхой [1985 б] исследования, возможен заход волжской севрюги в Урал и уральской севрюги в Волгу. Поэтому предварительно проводили абсорбцию полученных антисывороток индивидуальными сыворотками. Антисыворотку делили по пробиркам на равные объемы (3 мл). В каждую пробирку постепенно добавляли 1 мл гетерологичной сыворотки (абсорбента). Полученную смесь инкубировали в течение одного часа при температуре 37°C и помещали на ночь в холодильник при 4°C . Затем образовавшийся преципитат осаждали центрифугированием при 3000 об./мин в течение 30 мин и удаляли. После этого проверяли полноту абсорбции в опытах двойной иммунодиффузии. Контролем служили антигены, которые использовались в качестве абсорбента. При необходимости абсорбцию продолжали, но уже небольшими дозами (0,1–0,2 мл), до отсутствия реакции с антигенами гетерологичной сыворотки.

Для увеличения концентрации антител в сыворотке проводили её концентрирование. Наиболее простой метод концентрирования использованный в наших исследованиях – концентрирование в потоке воздуха. Раствор антисыворотки помещали в мешочек, изготовленный из диализной трубки, и сгущали под вентилятором до нужного объема. Обычно в 2–3 раза меньше первоначального объема. Еще раз проверяли полноту абсорбции. Полученная таким образом антисыворотка узкой специфичности использовалась для выявления качественных различий между сывороточными препаратами.

Иммунохимический анализ выполнен с использованием методов двойной иммунодиффузии и иммуноэлектрофореза.

4.3. Реакция двойной иммунодиффузии

Метод двойной иммунодиффузии позволяет проводить анализ антигенной смеси, так как каждая пара антиген–антитело образует свою линию преципита-

ции, а также сравнение антигенных компонентов в различных системах [Ouchterlony, 1953, 1958; Иммунологические методы, 1979].

Микромодификация метода двойной иммунодиффузии, предложенная А.И. Гусевым [1968], дает возможность очень экономно использовать такой ценный препарат, как специфическая антисыворотка.

Реакцию двойной иммунодиффузии ставили в 1% растворе агара фирмы «Дифко» (США), приготовленном на физиологическом растворе, руководствуясь рекомендациями по микрометоду. Основным штампом служил вариант «семёрка» с диаметром лунок и расстоянием между ними 4 мм. Для получения полной серологической характеристики двух систем антиген–антитело применяли постановку реакции диффузии по «квадратной схеме» [Зильбер, Абелев, 1962; Гусев, 1968; Никулина, 1991]. Опыты ставили в чашках Петри размером 60x15 мм или предметных стеклах. Стекла после заполнения лунок помещали в чашки Петри размером 110x20 мм. Преципитация проходила в течение 24–48 часов. После чего проводили регистрацию результатов опытов.

Расшифровку реакции осуществляли в соответствии с общепринятой схемой, согласно которой полная идентичность сопоставляемых антигенов проявляется слиянием соответствующих им дуг преципитации. Полное различие сравниваемых антигенов проявляется образованием перекреста, т. е. пересечения линий преципитации. Частичное сходство сравниваемых антигенов можно обнаружить по образованию «шпоры» (отростка) в результате неполного слияния линий преципитации.

4.4. Иммуноэлектрофоретический анализ

Иммуноэлектрофорез проводили на предметных стеклах. Использовали 1% агар «Дифко», приготовленный на веронал-мединаловом буфере или 1% гель агарозы «Н» на трис-барбитуратном буфере. Ионная сила буфера 0,02; рН 8,6.

Консервированные сыворотки перед анализом диализировали против кюветного буфера и выравнивали по белку до концентрации 35 мг/мл.

Электрофорез проводили в модифицированной камере прибора ПЭФ–3, снабженной охлаждающей плитой. Благодаря этому поддерживался температурный режим от 11 до 13⁰ С. Продолжительность электрофореза при напряжении 10 В/см составляла в зависимости от условий опытов около 45 или 75 мин.

Преципитация длилась 24–48 часов во влажной камере с раствором антисептика. Затем препараты отмывали в физиологическом растворе от не прореагировавшего белка и сканировали. Результаты хранили в компьютерной базе данных.

При расшифровке результатов реакций учитывали число полос преципитации, их форму, интенсивность и локализацию [Грабар, Буртэн, 1963; Зильбер, Абелев, 1962; Иммунологические методы, 1979; Каратаева, 1977; Никулина, 1991, Субботкин, 1991].

Опыты двойной иммунодиффузии и иммуноэлектрофореза с цельными (многокомпонентными) антисыворотками проводили в 10–15 кратной повторности, а с абсорбированными (моноспецифическими) антисыворотками в 5 кратной повторности.

Глава 5

Внутривидовая антигенная дифференциация сывороточных белков севрюги, нерестящейся в реках Куре, Урале и Волге

5.1. Антигенные различия уральской и волжской севрюги

В опытах двойной иммунодиффузии антисыворотка против сывороточных белков волжской севрюги формирует с гомологичными антигенами до 11 полос преципитации, а с гетерологичными антигенами – белками уральской севрюги до 10 полос преципитации. Они плавно переходят из одной зоны в другую без образования видимых шпор и перекрестов.

Постановка реакции двойной иммунодиффузии с цельной антисывороткой уральской севрюги позволила выявить в сыворотке волжской и уральской севрюги одинаковое количество антигенных компонентов – по 10.

С помощью иммуноэлектрофореза сывороточные белки волжской и уральской севрюги удалось разделить на 24–25 индивидуальных антигенных компонентов (таблица 2).

Таблица 2 – Общее число и распределение антигенных компонентов по зонам электрофоретической подвижности у севрюг, отловленных в Волге и Урале

Антисыворотки	Антигены	Общее число компонентов	Зоны электрофоретической подвижности					
			Alb	α_1 -	α_2 -	β_1 -	β_2 -	γ -
ВС	ВС	25	1	5	9	6	3	1
ВС	УС	24	1	5	8	6	3	1
УС	УС	25	1	5	9	6	3	1
УС	ВС	25	1	5	9	6	3	1

Примечание. - ВС – волжская севрюга; УС – уральская севрюга.

Оценка результатов расшифровки иммуноэлектрофореграмм показала, что наиболее подвижные альбумины и наименее подвижные γ -глобулины представлены у волжской и уральской севрюги одним компонентом. Наиболее гетерогенны, как и у других видов осетровых рыб, α_2 -глобулины, которые в опытах с обеими антисыворотками удается разделить на 8–9 компонентов. В области β_1 -глобулинов, находящихся на втором месте по уровню гетерогенности, обнаружено по 6 компонентов. Несколько менее гетерогенными являются α_1 -глобулины, представленные 5 компонентами. Немногочисленная группировка антигенов, относящихся к β_2 -глобулинам, представлена 3 компонентами.

Большинство этих компонентов у волжской и уральской севрюги иммунохимически идентичны. Но в опытах с антисывороткой против сывороточных белков волжской севрюги в зоне α_2 -глобулинов в сыворотке крови волжской севрюги выявлено 9 компонентов. Одновременно в сыворотке крови уральской севрюги обнаружено только 8 компонентов.

Точные различия антигенного состава сывороточных белков волжской и уральской севрюги удалось выявить в опытах с абсорбированными антисыворотками.

Антисыворотка против белков волжской севрюги, абсорбированная белками уральской севрюги, продолжала реагировать с гомологичным препаратом, формируя в опытах двойной иммунодиффузии четко выраженную полосу преципитации. В то же время антисыворотка против уральской севрюги, абсорбированная сывороточными белками волжской севрюги, переставала реагировать как с гомологичными, так и с гетерологичными антигенами.

Этот факт позволил нам предположить, что в антигенном наборе волжской севрюги имеется один специфический компонент, отсутствующий у уральской севрюги.

В опытах двойной иммунодиффузии он проявляется в виде четкой дуги (А), слегка изогнутой по направлению к лунке с антигеном и расположенной несколько дальше от лунки с антисывороткой (рисунок 2).

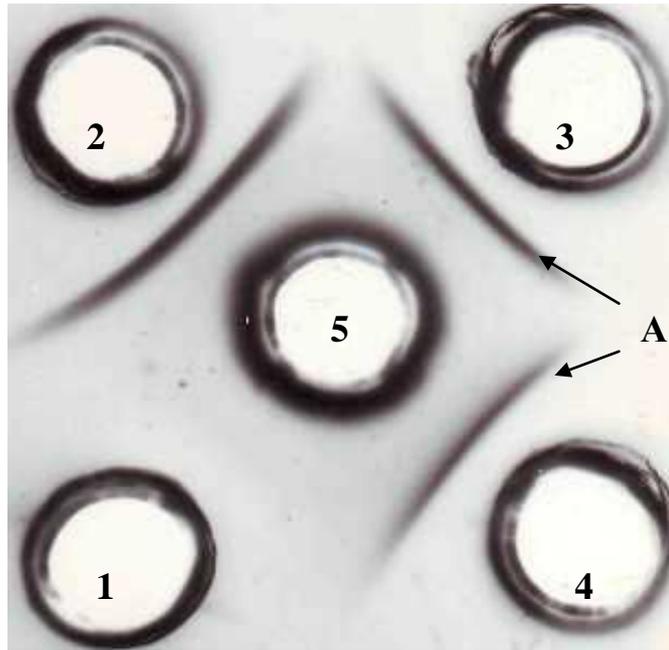


Рис. 2. Выявление специфического антигенного компонента в сыворотке волжской севрюги, отсутствующего у уральской севрюги.

В центре (5) антисыворотка волжской севрюги, абсорбированная белками уральской севрюги. Антигены: 1 – уральской севрюги, 2, 3, 4 – волжской севрюги. А – специфический антиген волжской севрюги.

Иммуноэлектрофорез с антисывороткой против белков волжской севрюги, абсорбированной сывороточными белками уральской севрюги, показал, что специфический для волжской севрюги компонент локализуется в зоне электрофоретической подвижности α_2 -глобулинов.

На иммунофореграмме специфический для волжской севрюги антигенный компонент представлен в виде среднеизогнутой дуги, расположенной несколько ближе к траншее с антисывороткой. Эта дуга преципитации, начинаясь в зоне α_1 -глобулинов, тянется в виде довольно интенсивной полосы через всю зону α_2 -глобулинов в зону β_1 -глобулинов, где и оканчивается. Однако максимальная концентрация белка этого компонента приходится на зону α_2 -глобулинов (рисунок 3).

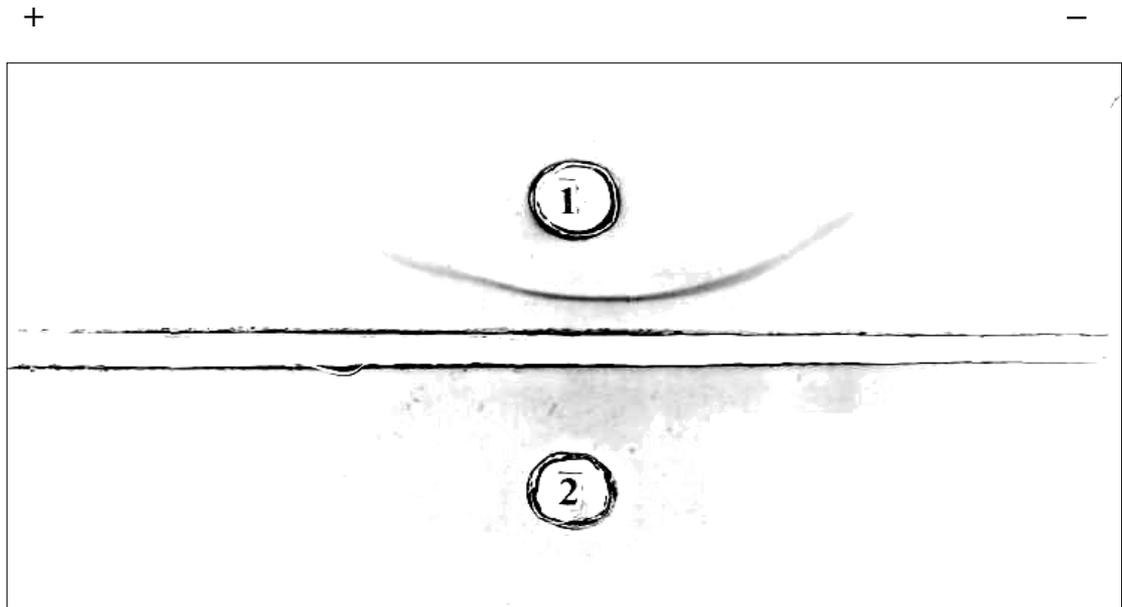


Рис. 3. Иммуноэлектрофоретический анализ локализации специфического антигенного компонента волжской севрюги, отсутствующего у уральской севрюги. В траншее – антисыворотка волжской севрюги, абсорбированная белками уральской севрюги. Антигены севрюги: 1 – волжской, 2 – уральской.

Таким образом, у волжской севрюги имеется один антигенный компонент-маркер, отсутствующий у уральской севрюги. Специфичный для волжской севрюги антиген локализуется в зоне подвижности α_2 -глобулинов.

После абсорбции антисыворотки против белков уральской севрюги белками волжской севрюги она переставала реагировать и с гомологичными, и с гетерологичными антигенами. То есть, в антисыворотке уральской севрюги нет специфичных антигенов, отсутствующих у волжской севрюги.

5.2. Антигенные различия куринской и волжской севрюги

Серия опытов направленная на выявление особенностей антигенного состава белков сыворотки крови у волжской и куринской севрюги показала, что при постановке реакции двойной иммунодиффузии антисыворотка против сывороточных белков волжской севрюги формирует с гомологичным антигеном до 11

полос преципитации, а с гетерологичными антигенами – белками куринской севрюги до 9–10 полос преципитации.

Антисыворотка против белков куринской севрюги выявляет в гомологичной сыворотке до 10–11 полос преципитации, а в опытах с гетерологичными сыворотками волжской севрюги до 11 линий преципитации, переходящих из одной зоны в другую без образования феноменов как частичной, так и полной неидентичности (шпор и перекрестов).

С помощью иммуноэлектрофореза сывороточные белки каждой из двух популяций севрюги удалось разделить на 22–25 индивидуальных антигенных компонентов (таблица 3).

Таблица 3 – Общее число и распределение антигенных компонентов по зонам электрофоретической подвижности у севрюг, отловленных в Волге и Куре

Антисыворотки	Антигены	Общее число компонентов	Зоны электрофоретической подвижности					
			Alb	α_1 -	α_2 -	β_1 -	β_2 -	γ -
ВС	ВС	25	1	5	9	6	3	1
ВС	КС	22–24	1	5	8–9	4–5	3	1
КС	КС	25	1	5	9	6	3	1
КС	ВС	25	1	5	9	6	3	1

Примечание. - ВС – волжская севрюга; КС – куринская севрюга.

Расшифровка результатов иммуноэлектрофореза показала, что в зонах электрофоретической подвижности альбуминов и наименее подвижных γ -глобулинов у волжской и куринской севрюги выявляется по одному компоненту. Наиболее гетерогенными оказались α_2 -глобулины, которые в опытах с обеими антисыворотками удается разделить на 8–9 компонентов. В области β_1 -глобулинов, находящихся на втором месте по уровню гетерогенности, обнаружено от 4 до 6 компонентов. Несколько менее гетерогенными являются α_1 -глобулины, представлен-

ные 5 компонентами. В зоне подвижности антигенов, относящихся к β_2 -глобулинам, у волжской и куринской севрюги выявлено по 3 компонента.

Основная масса этих компонентов иммунохимически идентична. Но в опытах с антисывороткой против сывороточных белков волжской севрюги в зоне α_2 -глобулинов в сыворотке крови волжской севрюги выявлено 9 компонентов. Одновременно в сыворотке крови куринской севрюги выявляется от 8 до 9 антигенных компонентов. В зоне электрофоретической подвижности β_1 -глобулинов у волжской севрюги обнаружено 6 антигенных компонентов, а у куринской севрюги выявляется от 4 до 5 антигенов сывороточных белков.

Опыты с реакцией двойной иммунодиффузии показали, что после абсорбции антисыворотки, полученной против белков волжской севрюги, сывороточными белками куринской севрюги, она продолжала реагировать с белками волжской севрюги, формируя две полосы преципитации (рисунок 4).

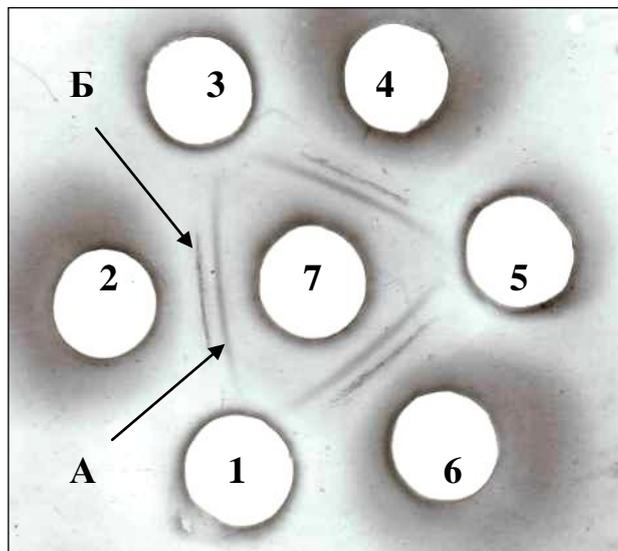


Рис. 4. Выявление специфических антигенных компонентов в сыворотке волжской севрюги, отсутствующих у куринской севрюги.

В центре (7) антисыворотка волжской севрюги, абсорбированная белками куринской севрюги. Антигены: 1, 3, 5 – куринской севрюги, 2, 4, 6 – волжской севрюги. А, Б – специфические антигены волжской севрюги.

Один из этих специфичных для волжской севрюги компонентов (А) проявляется в виде интенсивной, длинной, слегка изогнутой на концах линии преципитации. Она расположена ближе к лунке с антисывороткой. Второй специфичный компонент (Б) проявляется в виде прямой линии преципитации. Она несколько короче линии преципитации образуемой первым компонентом. Эта линия преципитации расположена ближе к лункам с антигенами. С белками куринской севрюги полосы преципитации не формируются.

Результаты иммуноэлектрофоретического анализа показали, что эти два специфических для волжской севрюги компонента находятся в зоне β_1 -глобулинов (рисунок 5).

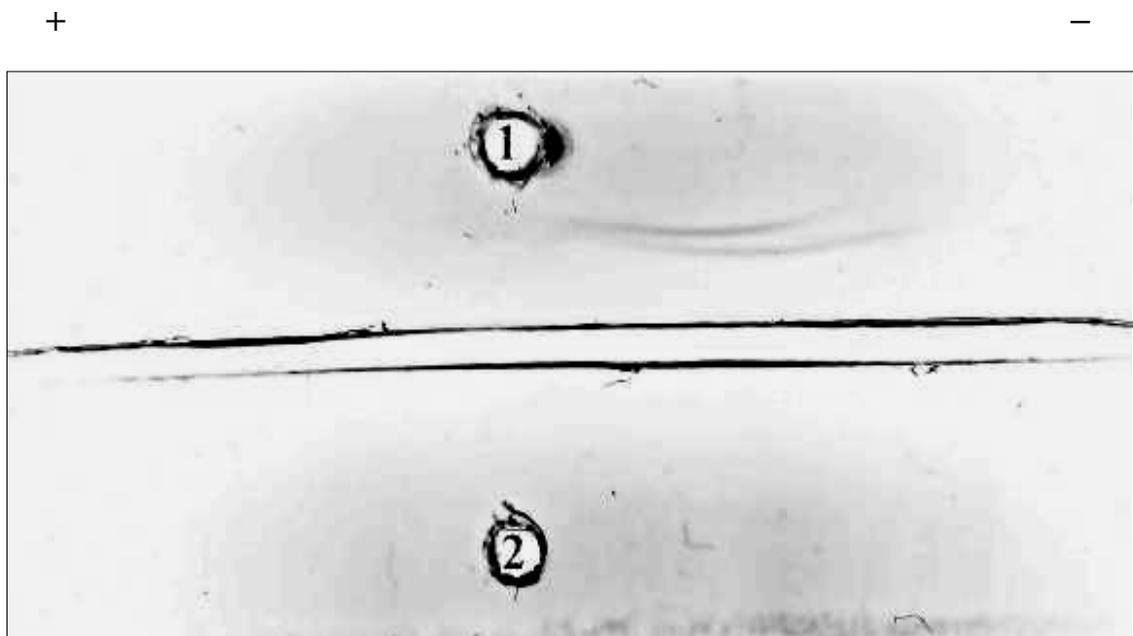


Рис. 5. Иммуноэлектрофоретический анализ локализации специфических антигенных компонентов волжской севрюги, отсутствующих у куринской севрюги. В траншее – антисыворотка волжской севрюги, абсорбированная белками куринской севрюги. Антигены севрюги: 1 – волжской, 2 – куринской.

На иммуноэлектрофореграмме они представлены в виде двух слабоизогнутых дуг, расположенных ближе к лунке с антигенами. Обе дуги преципитации, начинаясь в зоне α_2 -глобулинов, тянутся в виде узких полос через всю зону β_1 -глобулинов, немного заходят в зону β_2 -глобулинов, где и оканчиваются.

Таким образом, у волжской севрюги имеются два антигенных маркера, отсутствующих у куринской севрюги. Оба специфических для волжской севрюги антигенных маркера локализируются в зоне электрофоретической подвижности β_1 -глобулинов.

После абсорбции антисыворотки против белков куринской севрюги белками волжской севрюги она переставала реагировать и с гомологичными, и с гетерологичными антигенами. Иными словами, в антисыворотке куринской севрюги нет специфичных антигенов, отсутствующих у волжской севрюги [Переварюха, 2011].

5.3. Антигенные различия уральской и куринской севрюги

При анализе сывороточных препаратов севрюги отловленной в Урале и Кууре были установлены вполне реальные различия между ними как по числу отдельных антигенных компонентов, так и по наличию качественно различных антигенов.

Антигены белков сыворотки крови куринской и уральской севрюги методом двойной иммунодиффузии с цельной антисывороткой куринской севрюги иммунологически разделяются на 11 компонентов в гомологичных реакциях и 9–10 компонентов в гетерологичных реакциях. Постановка реакции двойной иммунодиффузии с цельной антисывороткой уральской севрюги дала возможность выявить в сыворотке куринской и уральской севрюги одинаковое количество антигенных компонентов – по 11.

Изучение сывороточных белков куринской и уральской севрюги методом иммуноэлектрофореза позволило выявить в их сыворотке крови от 23 до 25 антигенных компонентов (таблица 4).

Анализ полученных данных показал, что в зонах наиболее подвижных альбуминов и наименее подвижных γ -глобулинов у куринской и уральской севрюги выявляется по одному компоненту. Распределение индивидуальных антигенных

компонентов по зонам электрофоретической подвижности α_1 -, β_1 - и β_2 -глобулинов у куринской и уральской севрюги также одинаково.

Таблица 4 – Общее число и распределение антигенных компонентов по зонам электрофоретической подвижности у севрюг, отловленных в Куре и Урале

Антисыворотки	Антигены	Общее число компонентов	Зоны электрофоретической подвижности					
			Alb	α_1 -	α_2 -	β_1 -	β_2 -	γ -
КС	КС	25	1	5	9	6	3	1
КС	УС	23–24	1	5	7–8	6	3	1
УС	УС	25	1	5	9	6	3	1
УС	КС	25	1	5	9	6	3	1

Примечание. - КС – куринская севрюга; УС – уральская севрюга.

В зоне электрофоретической подвижности α_1 -глобулинов проявляется по 5 компонентов. В зонах подвижности β_1 - и β_2 -глобулинов выявлено соответственно по 6 и по 3 антигенных компонента.

Наиболее гетерогенны сывороточные белки, локализующиеся в зоне подвижности α_2 -глобулинов. На иммуноэлектрофореграммах с цельной антисывороткой куринской севрюги в зоне α_2 -глобулинов у куринской севрюги обнаружены 9 антигенов, а у уральской севрюги от 7 до 8 антигенов. Очевидно, что у куринской севрюги существуют дополнительные по сравнению с уральской севрюгой 1 или 2 антигена в области α_2 -глобулинов.

Имуноэлектрофоретический анализ, проведенный с использованием цельной антисыворотки уральской севрюги, позволил выявить полную идентичность антигенного состава уральской и куринской севрюги. Иными словами в сыворотке крови уральской севрюги не обнаружены антигены, которых нет в сыворотке куринской севрюги.

Специальная серия опытов проведена с антисывороткой куринской севрюги, абсорбированной белками уральской севрюги. Эта антисыворотка продолжала реагировать с гомологичными антигенами, формируя в опытах двойной иммунодиффузии две полосы преципитации (рисунок 6).

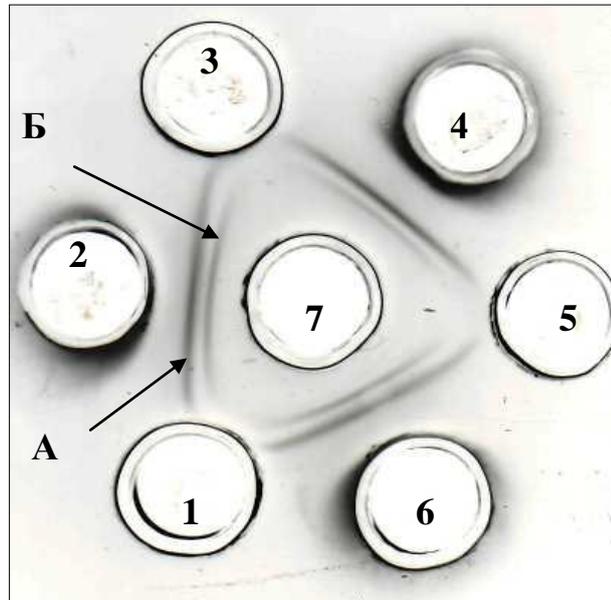


Рис. 6 Выявление специфичных антигенных компонентов в сыворотке куринской севрюги, отсутствующих у уральской севрюги.

В центре (7) антисыворотка куринской севрюги, абсорбированная белками уральской севрюги. Антигены: 1, 3, 5 – уральской севрюги, 2, 4, 6 – куринской севрюги. А, Б – специфичные антигены куринской севрюги.

Один из этих специфичных для куринской севрюги компонентов (А) проявляется в виде довольно длинной, слегка изогнутой на концах линии преципитации. Он расположен ближе к лункам с антигенами. Второй специфичный компонент (Б) проявляется в виде прямой короткой линии преципитации, также слегка изогнутой на концах. Она примерно в два раза короче линии преципитации образуемой первым компонентом. Линия преципитации второго компонента расположена ближе к лунке с антисывороткой.

Иммуноэлектрофоретический анализ позволил выявить локализацию специфичных для куринской севрюги антигенных компонентов. Оба компонента находятся в зоне α_2 -глобулинов. Они проявляются в виде двух близко расположенных четких дуг, средне изогнутых по направлению к лунке с антигенами и расположенных примерно посередине между лункой с антигенами и траншеей с антисывороткой (рисунок 7).

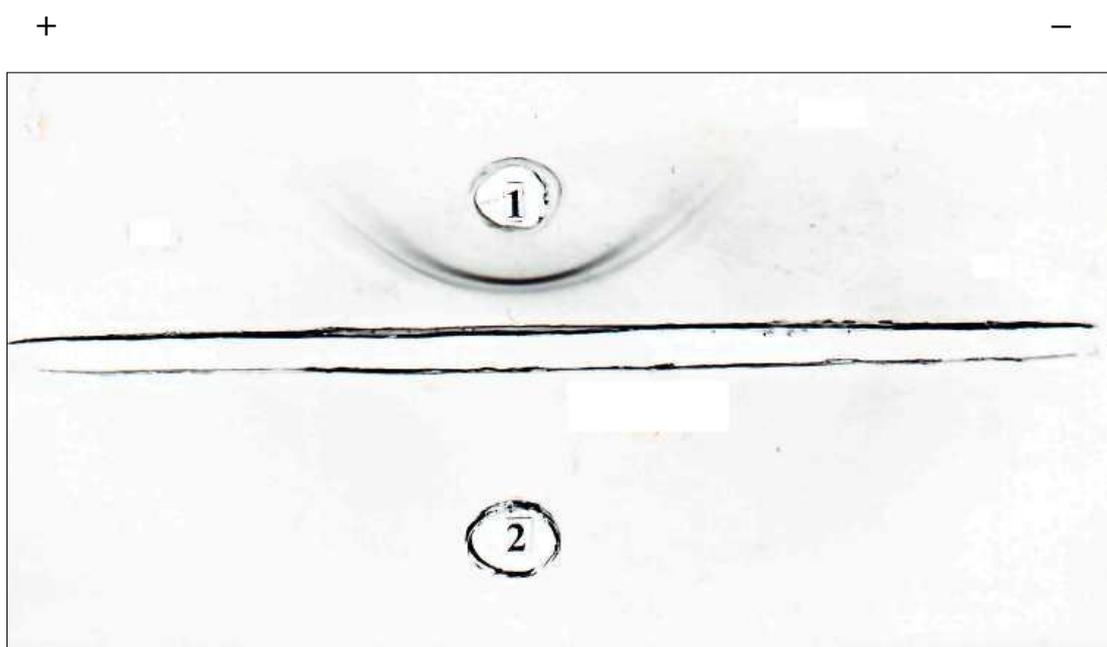


Рис. 7. Иммуноэлектрофоретический анализ локализации специфичных антигенных компонентов куринской севрюги, отсутствующих у уральской севрюги. В траншее – антисыворотка куринской севрюги, абсорбированная белками уральской севрюги. Антигены севрюги: 1 – куринской, 2 – уральской.

Интенсивность линии преципитации компонента, расположенного ближе к лунке с антигенами, гораздо выше, чем компонента расположенного ближе к траншее с антисывороткой. Это обстоятельство свидетельствуют о большем количественном содержании белка, приходящегося на компонент, расположенный ближе к лунке с антигенами.

Антисыворотка против белков сыворотки крови уральской севрюги, абсорбированная сывороточными белками куринской севрюги, переставала реагировать с сывороточными белками обеих севрюг.

Таким образом, у куринской севрюги имеются два антигенных компонента – маркера, отсутствующих у уральской севрюги. Оба специфичных для куринской севрюги антигенных маркера локализируются в зоне электрофоретической подвижности α_2 -глобулинов.

После абсорбции антисыворотки против белков уральской севрюги белками куринской севрюги она переставала реагировать как с гомологичными, так и с гетерологичными антигенами. Из чего можно сделать вывод о том, что в антисыворотке уральской севрюги нет специфичных антигенов, отсутствующих у куринской севрюги.

Обобщая полученные данные необходимо отметить, что севрюга, обитающая в бассейне Каспийского моря, гетерогенна по антигенам белков сыворотки крови и сопоставима в этом отношении с другими видами осетровых рыб. Например, С. И. Седову [1973], А. И. Суриалю [1974] и Б. Б. Каратаевой [1977] методом иммуноэлектрофореза в белках сыворотки русского осетра и шипа удалось выявить от 15 до 18 самостоятельных в антигенном отношении индивидуальных белков, у белуги – от 16 до 19 компонентов.

Нам удалось, используя новую схему иммунизации кроликов, выявить у севрюги от 22 до 25 антигенных компонентов. У севрюги, как и у других видов осетровых, альбумины оказались гомогенными в антигенном отношении, а глобулины – наиболее высоко гетерогенными. Причём у персидского осетра и севрюги наиболее гетерогенными являются альфа глобулины (α_1 - и α_2 -), а у русского осетра и белуги гетерогенность различных фракций глобулинов (альфа- и бета-) более или менее одинакова. Наконец, гамма глобулины, представляющие собой наиболее тяжёлые и наименее подвижные сывороточные белки, у всех исследованных видов каспийских осетровых гомогенны в антигенном отношении. И в этом проявляется их сходство с наиболее легкими и наиболее подвижными сывороточными белками – альбуминами.

Перекрестная абсорбция антисывороток позволила установить наличие специфических антигенов – молекулярных маркеров, по которым волжская, уральская и куринская севрюги различаются между собой.

Необходимо отметить, что антигенные различия между волжской и ку-ринской севрюгами, а также между куринской и уральской севрюгами более выражены в сравнении с тем, что выявлено при сопоставлении волжской и уральской севрюг. Поскольку у волжской севрюги имеется один антигенный маркер, отличающий её от уральской севрюги, и два антигенных маркера, отличающих её от куринской севрюги. А у куринской севрюги имеется два антигенных компонента, отличающих её от уральской севрюги.

Глава 6

Иммунохимическое выявление экологических (сезонных) рас севрюги

6.1. Антигенные различия экологических рас волжской севрюги

Результаты реакции двойной иммунодиффузии показали, что антисыворотка против белков яровой волжской севрюги формирует с гомологичными сывороточными белками до 9 полос преципитации, а с гетерологичными белками озимой волжской севрюги эта же антисыворотка формирует до 8 полос преципитации. Антисыворотка против сывороточных белков озимой волжской севрюги в опытах с гомологичными и гетерологичными сывороточными антигенами формирует от 8 до 9 линий преципитации, плавно переходящих из одной зоны в другую.

Дальнейшее изучение антигенного состава белков сыворотки сезонных рас волжской севрюги проводилось с помощью иммуноэлектрофоретического анализа. Методом иммуноэлектрофореза сывороточные белки яровой и озимой волжской севрюги удается разделить на 20–21 самостоятельных в антигенном отношении компонентов против 8–9, выявляемых с помощью двойной иммунодиффузии.

Анализ полученных данных показал, что наиболее подвижные альбумины и наименее подвижные гамма глобулины представлены одним компонентом (таблица 5). На иммуноэлектрофореграммах сывороток волжской севрюги обеих сезонных рас в зоне подвижности α_1 -глобулинов антисыворотки против сывороточных белков как озимой, так и яровой севрюги формируют по 4 линии преципитации. Наиболее гетерогенные α_2 -глобулины в опытах с антисывороткой против сывороточных белков озимой севрюги удается разделить на 7 компонентов в гомологичной и гетерологичной постановках.

Имуноэлектрофорез с антисывороткой против белков сыворотки яровой севрюги позволил выявить в зоне электрофоретической подвижности α_2 -глобулинов в гомологичной постановке 7 компонентов, а в гетерологичной постановке до 6 компонентов. В зоне электрофоретической подвижности β_1 -глобулинов

Таблица 5 – Общее число и распределение антигенных компонентов по зонам электрофоретической подвижности у экологических рас волжской севрюги

Антисыворотки	Антигены	Общее число компонентов	Зоны электрофоретической подвижности					
			Alb	α_1 -	α_2 -	β_1 -	β_2 -	γ -
СВЯ	СВЯ	21	1	4	7	5	3	1
СВЯ	СВО	20	1	4	6	5	3	1
СВО	СВО	21	1	4	7	5	3	1
СВО	СВЯ	21	1	4	7	5	3	1

Примечание. - СВЯ – севрюга волжская яровая; СВО – севрюга волжская озимая.

выявляется по 5 компонентов у обеих экологических рас волжской севрюги. А в зоне электрофоретической подвижности β_2 -глобулинов у обеих рас удается выделить по 3 антигенных компонента.

Различия в антигенной совокупности белков сыворотки крови яровой и озимой рас волжской севрюги были выявлены в ходе проведения опытов с абсорбированными антисыворотками. Оказалось, что антисыворотка против сывороточных белков крови яровой севрюги, абсорбированная сывороточными белками крови озимой севрюги, продолжала реагировать с гомологичным антигеном, формируя в опытах двойной иммунодиффузии одну линию преципитации (рисунок 8). Следовательно, в антигенном наборе сывороточных белков яровой севрюги имеется, по крайней мере, один компонент (А), отсутствующий у озимой севрюги.

В опытах двойной иммунодиффузии он проявляется в виде четкой линии преципитации средней интенсивности, расположенной примерно посередине между лункой с антисывороткой и лунками с антигенами.

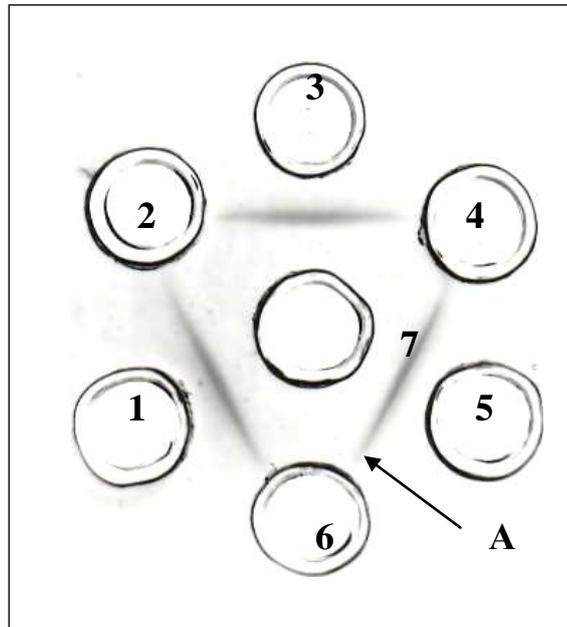


Рис. 8. Выявление специфического антигенного компонента в сыворотке яровой волжской севрюги, отсутствующего у озимой волжской севрюги.

В центре (7) антисыворотка яровой волжской севрюги, абсорбированная белками озимой волжской севрюги. Антигены: 1, 3, 5 – яровой севрюги, 2, 4, 6 – озимой севрюги. А – специфичный антиген яровой волжской севрюги.

Таким образом, исследование особенностей антигенного контента белков сыворотки яровой и озимой рас волжской севрюги показало, что в антисыворотке, полученной против белков сыворотки крови яровой севрюги имеется один антиген, отличающий её от озимой севрюги. В опытах двойной иммунодиффузии данный антиген проявляется в виде интенсивной прямой линии, находящейся примерно посередине между лункой с антисывороткой и лунками с антигенами.

Этот специфичный антиген согласно данным иммуноэлектрофоретического исследования является α_2 -глобулином (рисунок 9). На иммунофореграмме он представлен в виде весьма интенсивной, короткой, средне изогнутой дуги, расположенной примерно посередине между лункой с антигенами и траншеей с антисывороткой. Эта дуга преципитации локализуется целиком в зоне α_2 -глобулинов.

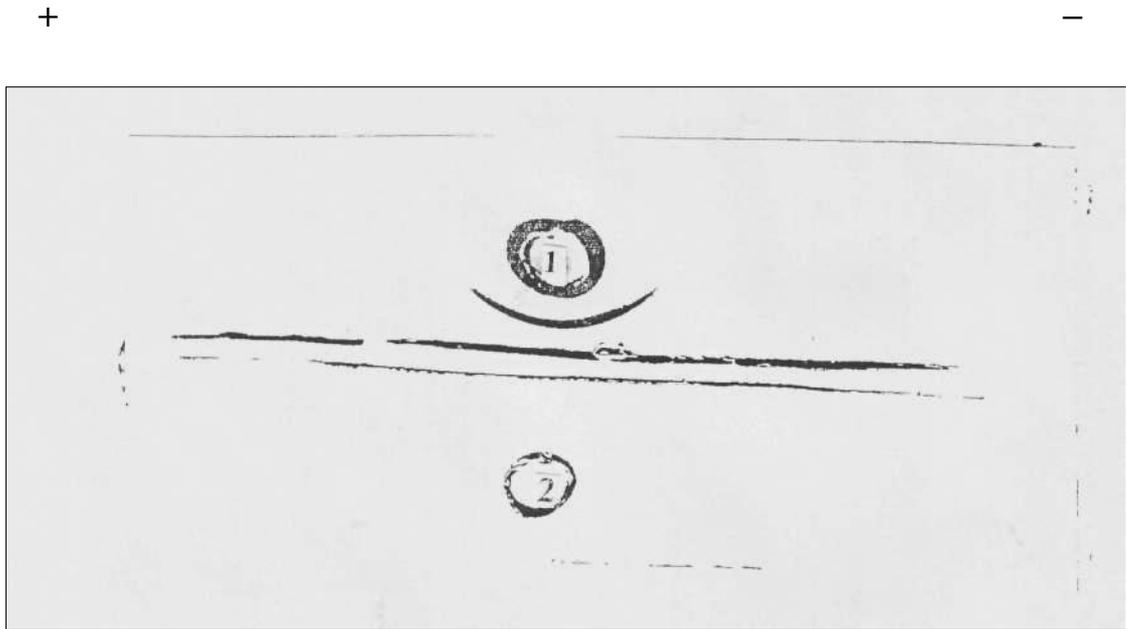


Рис. 9. Иммуноэлектрофоретический анализ локализации специфического антигенного компонента в сыворотке яровой севрюги волжской популяции.

В траншее – антисыворотка яровой севрюги, абсорбированная сывороточными белками озимой севрюги той же популяции. Антигены: 1 – яровой севрюги; 2 – озимой севрюги.

Таким образом, полученные нами данные свидетельствуют о четкой генетической изоляции экологических рас волжской севрюги. В сыворотке яровой волжской севрюге выявлен один антигенный маркер, отсутствующий у рыб озимой расы. По данным иммуноэлектрофоретического анализа специфичный для яровой расы волжской севрюги антиген – маркер локализуется в зоне электрофоретической подвижности α_2 -глобулинов.

Следует отметить, что изучение антигенного контента белков сыворотки крови у экологических рас русского осетра выявило идентичность расовых антигенов у русского осетра из Волги, Урала и Куры. Расовые антигены волжской белуги, выявляются также у уральской, и у куринской белуги. Такая же картина отмечена Б.Б. Каратаевой [1977], В.И. Лукьяненко, Б.Б. Каратаевой и И.Н. Камшилиным [1988] и у персидского осетра. Особый интерес, в связи с этим, представ-

ляют исследования идентичности расовых антигенов у северяги, обитающей в Урале и Куре.

6.2. Антигенные различия экологических рас уральской северяги

В опытах двойной иммунодиффузии антигены белков сыворотки яровой волжской и яровой уральской северяги в реакции с цельной антисывороткой яровой волжской северяги иммунологически дифференцируются на 9 компонентов в гомологичных и гетерологичных реакциях. Постановка реакции двойной иммунодиффузии с цельной антисывороткой озимой волжской северяги дала возможность выявить в сыворотке озимой волжской и озимой уральской северяги до 8–9 антигенных компонентов.

Иммуноэлектрофоретическое исследование антигенов сыворотки у сезонных рас уральской северяги проводили с использованием антисыворотки против белков яровой расы волжской северяги. Расшифровка иммуноэлектрофореграмм позволила выявить в сыворотке яровой уральской северяги 21 антигенный компонент, а в сыворотке озимой уральской северяги – 20 компонентов (таблица 6).

Таблица 6 – Общее число и распределение антигенных компонентов по зонам электрофоретической подвижности у экологических рас уральской северяги

Антисыворотка	Антигены	Общее число компонентов	Зоны электрофоретической подвижности					
			Alb	α_1 -	α_2 -	β_1 -	β_2 -	γ -
СВЯ	СВЯ	21	1	4	7	5	3	1
СВЯ	СУЯ	21	1	4	7	5	3	1
СВЯ	СВО	20	1	4	6	5	3	1
СВЯ	СУО	20	1	4	6	5	3	1

Примечание. - СВЯ – северяга волжская яровая; СВО – северяга волжская озимая; СУЯ – северяга уральская яровая; СУО – северяга уральская озимая.

Антигены, локализованные в области альбуминов, представлены 1 компонентом. Следующая зона α_1 -глобулинов дифференцируются на 4 компонента. Область α_2 -глобулинов уральской севрюги наиболее многочисленна и здесь выявляются 7 антигенных компонентов у яровой севрюги и 6 компонентов у озимой севрюги. Другая высоко гетерогенная группа антигенов – β_1 -глобулины представлена у обеих рас уральской севрюги 5 компонентами. Группа β_2 -глобулинов дифференцируется на 3 компонента. У яровой и озимой уральской севрюги γ -глобулины представлены одним компонентом.

Эти данные свидетельствуют о том, что у рыб яровой расы уральской севрюги, как и у яровой волжской севрюги, в области α_2 -глобулинов, имеется один антиген, отсутствующий у рыб озимой расы.

Иммуноэлектрофорез сывороток яровой и озимой уральской севрюги с антисывороткой яровой волжской севрюги, абсорбированной белками озимой волжской севрюги, позволил получить иммуноэлектрофореграмму фактически идентичную той, что получается при иммуноэлектрофорезе с этой же самой антисывороткой сывороток яровой и озимой волжской севрюги (рисунок 9). Возможно, что это один и тот же антиген. В этой связи оказалось необходимым провести сравнительный анализ и определить идентичность ярового антигена волжской севрюги и ярового антигена уральской севрюги.

Результаты постановки реакции двойной иммунодиффузии с антисывороткой против белков яровой расы волжской севрюги абсорбированной белками рыб озимой расы свидетельствуют о том, что выявленный у яровой уральской севрюги специфичный антиген идентичен яровому антигену волжской севрюги (рисунок 10).

В сыворотке крови яровой волжской севрюги (1) и яровой уральской севрюги (2) имеется один и тот же антигенный компонент (А), плавно переходящий из зоны преципитации яровой волжской севрюги (1) в зону яровой уральской севрюги (2), без образования шпор и перекрестов. В зонах преципитации озимой волжской (3) и озимой уральской севрюги (4) этого антигена нет.

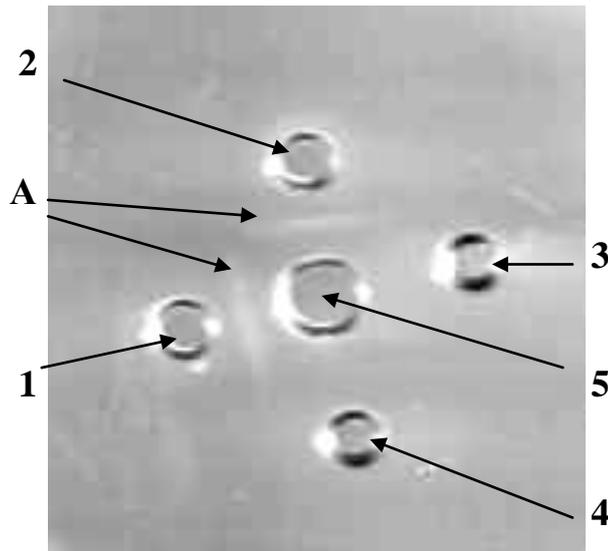


Рис. 10. Выявление общего специфического антигена в сыворотках яровых волжской и уральской севрюг.

В центре (5) антисыворотка яровой волжской севрюги, абсорбированная сывороточными белками озимой волжской севрюги. Антигены: 1– яровой волжской севрюги, 2– яровой уральской севрюги, 3– озимой волжской севрюги, 4 – озимой уральской севрюги. А – специфичный антиген яровой севрюги.

Таким образом, совокупность полученных иммунохимических данных свидетельствует о полной идентичности специфического антигена обнаруженного у яровых рас уральской и волжской севрюги. В сыворотках рыб озимой расы волжской и уральской севрюги не обнаружено специфических антигенных компонентов, которые отличали бы их от рыб яровой расы. Это позволяет проводить идентификацию на принадлежность к той или иной экологической расе рыб не только волжского, но и уральского происхождения.

6.3. Антигенные различия экологических рас куриной севрюги

Цельная антисыворотка против белков яровой волжской севрюги в опытах двойной иммунодиффузии формирует как с гомологичными сывороточными белками, так и с сывороточными белками яровой куриной севрюги до 9 полос пре-

ципитации. Постановка реакции двойной иммунодиффузии с цельной антисывороткой озимой волжской севрюги дала возможность выявить в сыворотке озимой волжской и озимой уральской севрюги до 8 антигенных компонентов.

Иммуноэлектрофоретическое исследование с использованием антисыворотки против белков яровой расы волжской севрюги позволило разделить сывороточные белки яровой и озимой волжской и куринской севрюги на 20–21 самостоятельных в антигенном отношении компонентов против 8–9, выявляемых с помощью двойной иммунодиффузии (таблица 7).

Таблица 7 – Общее число и распределение антигенных компонентов по зонам электрофоретической подвижности у экологических рас куринской севрюги

Антисыворотка	Антигены	Общее число компонентов	Зоны электрофоретической подвижности					
			Alb	α_1 -	α_2 -	β_1 -	β_2 -	γ -
СВЯ	СВЯ	21	1	4	7	5	3	1
СВЯ	СКЯ	21	1	4	7	5	3	1
СВЯ	СВО	20	1	4	6	5	3	1
СВЯ	СКО	20–21	1	4	6–7	5	3	1

Примечание. - СВЯ – севрюга волжская яровая; СВО – севрюга волжская озимая; СКЯ – севрюга куринская яровая; СКО – севрюга куринская озимая.

Рассмотрение полученных данных показало, что в зоне наиболее подвижных альбуминов присутствует один антигенный компонент. Наименее подвижные γ -глобулины также представлены одним компонентом. В зоне электрофоретической подвижности α_1 -глобулинов формируется 4 дуги преципитации, как с гомологичными, так и с гетерологичными антигенами. Наиболее гетерогенные по электрофоретической подвижности α_2 -глобулины в опытах с антигенами сыворотки крови яровой волжской и яровой куринской севрюги удается разделить на 7 компонентов.

В опытах с антигенами озимой волжской севрюги в зоне α_2 -глобулинов выявляется 6 компонентов, а постановка опытов с антигенами озимой куринской севрюгой позволила выявить от 6 до 7 компонентов. В зоне подвижности β_1 -глобулинов выявляется по 5 компонентов у обеих сезонных рас волжской и куринской севрюги. В зоне электрофоретической подвижности β_2 -глобулинов у обеих рас удается выделить по 3 антигенных компонента.

Постановка опытов с абсорбированной, узко специфичной антисывороткой яровой волжской севрюги, позволила установить, что она реагирует не только с гомологичными антигенами, но и с гетерологичными антигенами яровой куринской севрюги, формируя одну линию преципитации. В опытах иммуноэлектрофореза этот специфический для яровых рас волжской и куринской севрюги антиген проявляется в виде небольшой четкой дуги слегка изогнутой по направлению к лунке с антигеном. Он локализуется в зоне подвижности α_2 -глобулинов и по внешнему виду очень сходен со специфическим антигеном, выявленным ранее у яровой волжской севрюги (рисунок 9).

Результаты постановки реакции двойной иммунодиффузии со специфичной антисывороткой против белков сыворотки крови яровой расы волжской севрюги абсорбированной белками сыворотки озимой расы свидетельствуют, что в сыворотке яровой куринской севрюги (3) и яровой волжской севрюги (4) имеется один и тот же иммунохимически идентичный антигенный компонент (А), плавно переходящий из зоны преципитации куринской севрюги в зону преципитации волжской севрюги (рисунок 11). В зонах преципитации озимой волжской (1) и озимой куринской севрюги (2) этот антиген отсутствует.

Таким образом, совокупность полученных данных однозначно свидетельствует о полной идентичности специфичного антигена выявленного у яровых рас волжской и куринской севрюги. В сыворотках рыб озимых рас волжской и куринской севрюги не обнаружено специфичных антигенных компонентов, которые отличали бы их от рыб яровых рас.

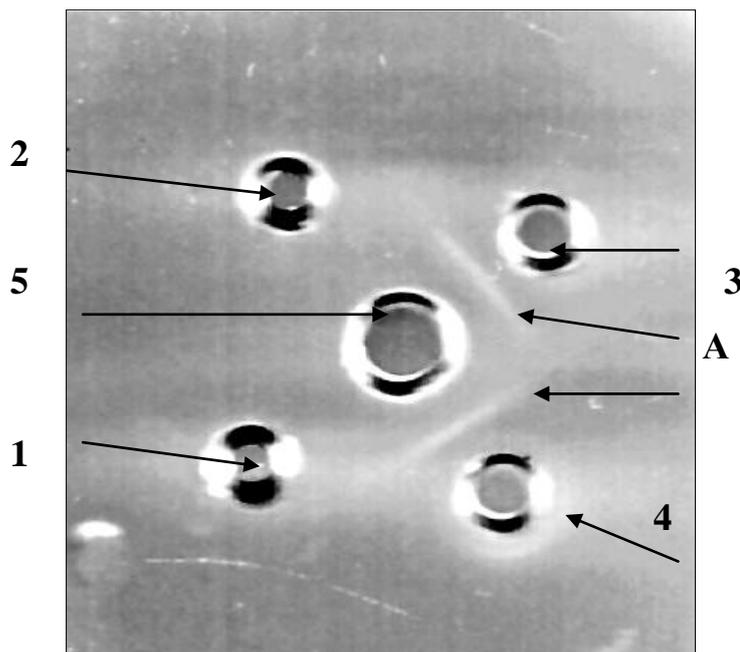


Рис. 11. Выявление общего специфического антигена в сыворотке яровой волжской и куринской севрюги.

В центре (5) антисыворотка яровой волжской севрюги, абсорбированная сывороточными белками озимой волжской севрюги. Антигены: 1 – озимой волжской севрюги, 2 – озимой куринской севрюги, 3 – яровой куринской севрюги, 4 – яровой волжской севрюги, А – специфичный антиген яровой севрюги.

Обобщая результаты иммунохимического анализа белков сыворотки крови у экологических рас каспийской севрюги, следует, прежде всего, отметить, что полученные данные расширяют представление о внутривидовой изменчивости каспийской севрюги. Сравнительный анализ антигенов сыворотки крови экологических рас севрюги, свидетельствует о высокой гетерогенности антигенного контента белков у яровой и озимой севрюги. Которая сопоставима с гетерогенностью антигенных спектров экологических рас у других видов осетровых рыб [Каратаева, 1974 а, 1977; Лукьяненко, Каратаева, Камшилин, 1988].

Анализируя результаты исследований антигенов у экологических рас севрюги, следует отметить, что выявленный нами у яровой волжской севрюги спе-

цифичный антиген, выявляется и у рыб яровой расы уральской и куринской севрюги.

Наличие в сыворотке крови специфического антигена, по которому рыбы яровой расы волжской, уральской и куринской севрюги отличаются от рыб озимой расы, свидетельствует об идентичной иммуногенетической самостоятельности экологических рас у волжской, уральской и куринской популяций.

Данное обстоятельство позволяет проводить установление идентичности особей севрюги на расовую принадлежность без предварительной идентификации их на принадлежность к популяциям, приуроченным к нерестовым рекам: Уралу, Волге или Куре.

Необходимо сказать, что Б. Б. Каратаевой [1974 а, 1977] при изучении антигенной дифференцировки белков сыворотки у экологических рас русского и персидского осетров, в сыворотке крови лишь у рыб одной расы были выявлены специфичные антигенные маркеры, отличающие эту расу от другой (таблица 8).

Таблица 8 – Общее число и локализация по зонам электрофоретической подвижности специфичных антигенов у экологических рас каспийских осетровых.

Вид	Раса	Общее число антигенов	Зоны электрофоретической подвижности					
			Alb	α_1 -	α_2 -	β_1 -	β_2 -	γ -
Севрюга	Яровая	1			1			
Русский осетр ¹	Озимая	2		2				
Персидский осетр ¹	Яровая	2		1		1		
Белуга ¹	Яровая	2			1	1		
	Озимая	2			1	1		

Примечание. - ¹ данные Б. Б. Каратаевой [1977].

Интересно отметить, что у персидского осетра, также как и у севрюги, специфические антигенные маркеры обнаружены в сыворотке крови рыб яровой расы. В связи с этим следует сказать, что в прошлом у севрюги, мигрирующей в Волгу и у персидского осетра, идущего на нерест в Куру, яровые расы являлись наиболее многочисленными.

У русского осетра специфические антигены – маркеры найдены в сыворотке крови рыб озимой расы, также наиболее многочисленной в Волге.

У каспийской белуги каждая экологическая раса имеет специфические антигены, а численность обеих экологических рас примерно одинакова [Берг, 1953; Казанский, 1957; Абдурахманов, 1962; Казанчев, 1981; Лукьяненко, Каратаева, Камшилин, 1988; Артюхин, 2008].

Глава 7

Закономерности распределения различных популяций севрюги в морской период жизни

7.1. Распределение различных популяций севрюги в зимний период в Северном и западной части Среднего Каспия

Выявленные нами молекулярные маркеры – антигены сыворотки крови, специфичные для волжской и куринской популяций, а также для яровой расы каспийской севрюги, позволяют исследовать закономерности распределения различных популяций севрюги в морской период жизни. Прежде всего, в Северном и западной части Среднего Каспия.

В весенне-летне-осенний период, как известно, вся обследуемая акватория является основным нагульным ареалом севрюги и остальных видов осетровых рыб [Борзенко, 1932, 1942, 1961; Державин, 1947; Соколова, 1952; Пискунов, 1965; Легеза, 1973; Полянинова, Молодцова, Кашенцева, 1999; Полянинова и др., 2001; Ходоревская и др., 2007; Зыкова, Коноплева, 2012; Сафаралиев, 2012; Коноплева, 2013; Сафаралиев, Коноплева, Смирнова, 2013]. Зимой, по мнению вышеперечисленных авторов, осетровые откочевывают в Южный Каспий. Однако, как показали исследования А. П. Сливки [1974 а, б] в зимний период значительные скопления севрюги, а также русского осетра и белуги разного размера и возраста отмечены в Северном и западной части Среднего Каспия. С понижением температуры воды осетровые начинают концентрироваться на свале глубин и бороздинах в северной части моря. Наибольшие скопления были отмечены в западной части Северного Каспия. Например, в районе банок Тбилиси и Средней Жемчужной на одну постановку орудий лова улов севрюги составил 16 штук. В центральных районах Северного Каспия и в Уральской бороздине концентрации севрюги были меньше. Несмотря на понижение температуры воды до $0,9-1,4^{\circ}\text{C}$, значительная часть осетровых рыб активно питалась ракообразными и рыбой. На всей акватории Северного Каспия встречались половозрелые рыбы всех видов, доля которых

достигала в среднем 23%. В предельтовом опресненном пространстве с глубинами от 1,8 до 3,6 м доля половозрелых рыб оказалась гораздо выше. В этой части моря стадо севрюги состояло только из рыб с половыми железами на IV стадии зрелости. У осетра доля таких рыб составляла на различных траловых станциях от 63 до 73%, а у белуги – от 67 до 83%. Молодь концентрировалась в более глубоководных зонах Северного и Среднего Каспия.

Исследования, проведенные в 1981–1985 годах Е.В. Красиковым [1986], В.Н. Крючковым [1986] и В.А. Пальгуй [1986], подтвердили, существование скоплений севрюги, осетра и белуги зимой в Северном и Среднем Каспии. Однако было отмечено уменьшение численности, как взрослых, так и молоди у всех видов осетровых рыб.

Результаты учетной траловой съемки проведенной зимой 1992 года свидетельствуют о том, что закономерности распределения севрюги в северной части моря, отмеченные в 1970-х – 1980-х годах, сохранились. Данные этого исследования приведены в работе Е.В. Красикова и А.А. Федина [1996]. Однако численность рыб на всей акватории моря продолжала снижаться.

Данные зимней траловой съемки проведенной в 2004 году показали, что в Северном и Среднем Каспии по-прежнему имеются скопления севрюги, осетра и белуги [Романов и др., 2005]. Продолжалось снижение численности всех видов осетровых рыб.

Причинами отмечаемой в последние десятилетия тенденции сокращения численности осетровых рыб в море являются фактическое возобновление с 1991 года морского промысла и резкий рост масштабов браконьерства, которые изымают в первую очередь наиболее крупных и зрелых рыб [Ходоревская, Рубан, Павлов, 2007].

Таким образом, на протяжении нескольких десятилетий в Северном и Среднем Каспии зимой отмечаются стабильные постоянные скопления севрюги. Причем эти скопления состоят из особей обоих полов, разного возраста и с разной стадией зрелости половых желез. Эти данные свидетельствуют о том, что у сев-

рюги существует стадо, ареал которого ограничивается Северным и Среднем Каспием, и даже в зимний период оно не откочевывает в Южный Каспий.

Анализ данных вышеперечисленных авторов, а также материалов лаборатории физиологии и биохимии ЦНИОРХа, лаборатории физиологии и генетики КаспНИРХа, использованных при построении карт распределения севрюги в зимний период на акватории Северного и западной части Среднего Каспия показал, что зимой 1981 года севрюга в этом районе моря нагуливалась на акватории обширного района, который тянулся сплошной полосой вдоль западного побережья, начиная от Апшеронского полуострова до острова Тюлений, банок Тбилиси, Средней Жемчужной, Кулалинской, Большой Жемчужной (рисунок 12). Доля севрюги в этом районе составляла в среднем примерно 42% от общего количества особей, выловленной в ходе проведения зимней учетной траловой съемки. Максимальный улов севрюги доходил до 25 экз./трал и был отмечен на свале глубин вблизи устьев Самура, Кусарчая, Кудиялчая, Карачая и других близко расположенных рек Дагестанского побережья, впадающих в море. Улов севрюги в районе острова Тюлений и банок Тбилиси и Средней Жемчужной доходил до 15 экз./трал.

Спустя десять лет, в 1992 году, было установлено, что зона нагула севрюги в зимний период значительно сократилась (рисунок 13). В районе от северного побережья Апшеронского полуострова и до пос. Каякент севрюга в траловых уловах не встречалась. Южная граница зимнего обитания севрюга у западного побережья Среднего Каспия находилась на траверзе г. Избербаш. По-прежнему севрюга встречалась в уловах в районах острова Тюлений, банок Тбилиси, Сигнал, Средней Жемчужной и Большой Жемчужной. В среднем доля севрюги, выловленной в этих районах Северного и западной части Среднего Каспия составила примерно 45% от всего количества севрюги, выловленной за время проведения траловой съемки. Значительно снизились уловы севрюги. В районе от г. Избербаш и до устья реки Сулак максимальные уловы севрюги не превышали 8 экз./трал и были зафиксированы на трех небольших участках. Один из которых находился на траверзе г. Избербаш. А два других находились севернее г. Махачкалы.

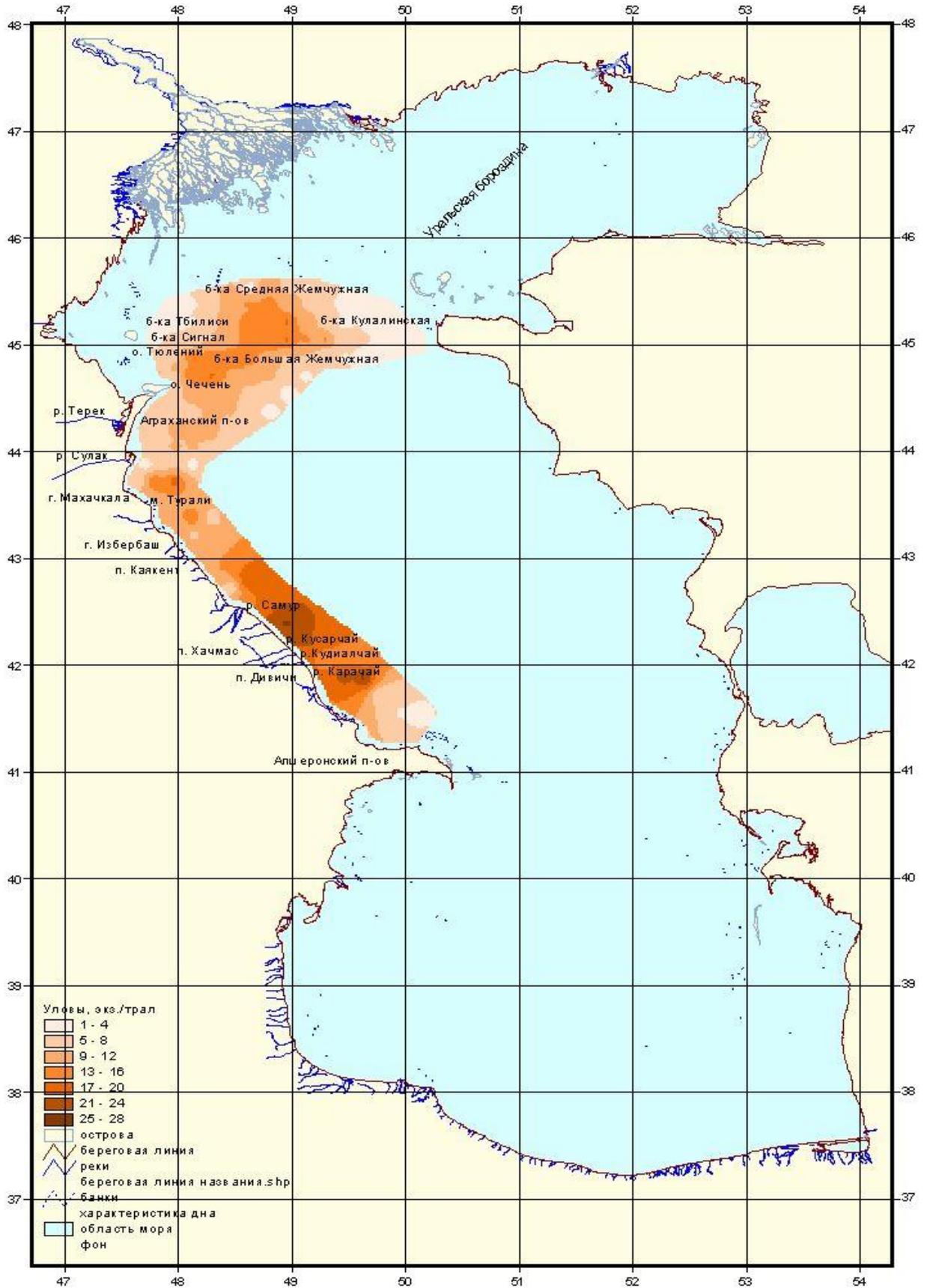


Рис. 12. Распределение севрюги в Северном и западной части Среднего Каспия зимой 1981 г, по материалам лаборатории физиологии и биохимии ЦНИОРХа.

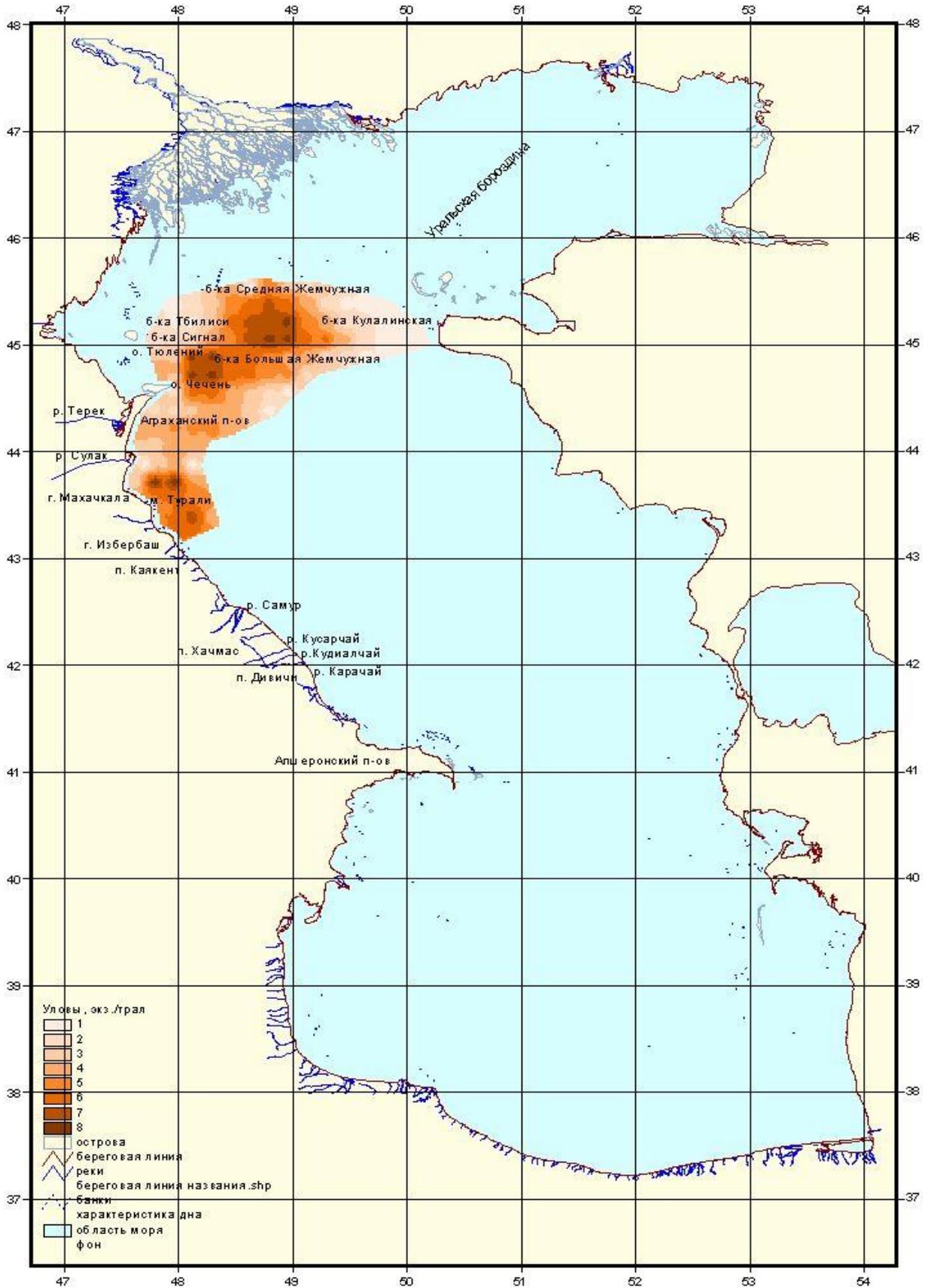


Рис. 13. Распределение севриги в Северном и западной части Среднего Каспия зимой 1992 г, по материалам лаборатории физиологии и генетики КаспНИРХа.

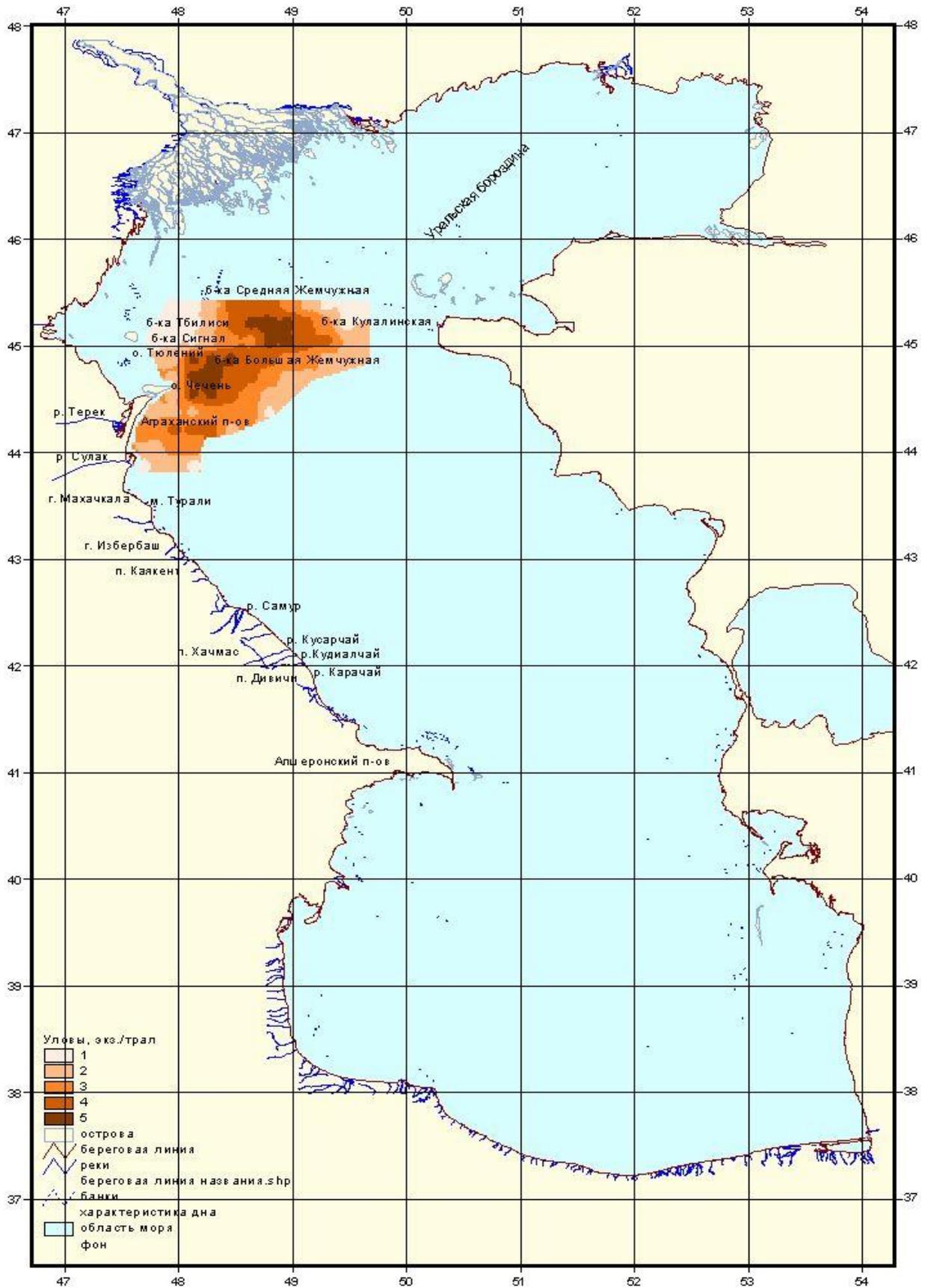


Рис. 14. Распределение севрюги в Северном и западной части Среднего Каспия зимой 2005 г, по материалам лаборатории физиологии и генетики КаспНИРХа.

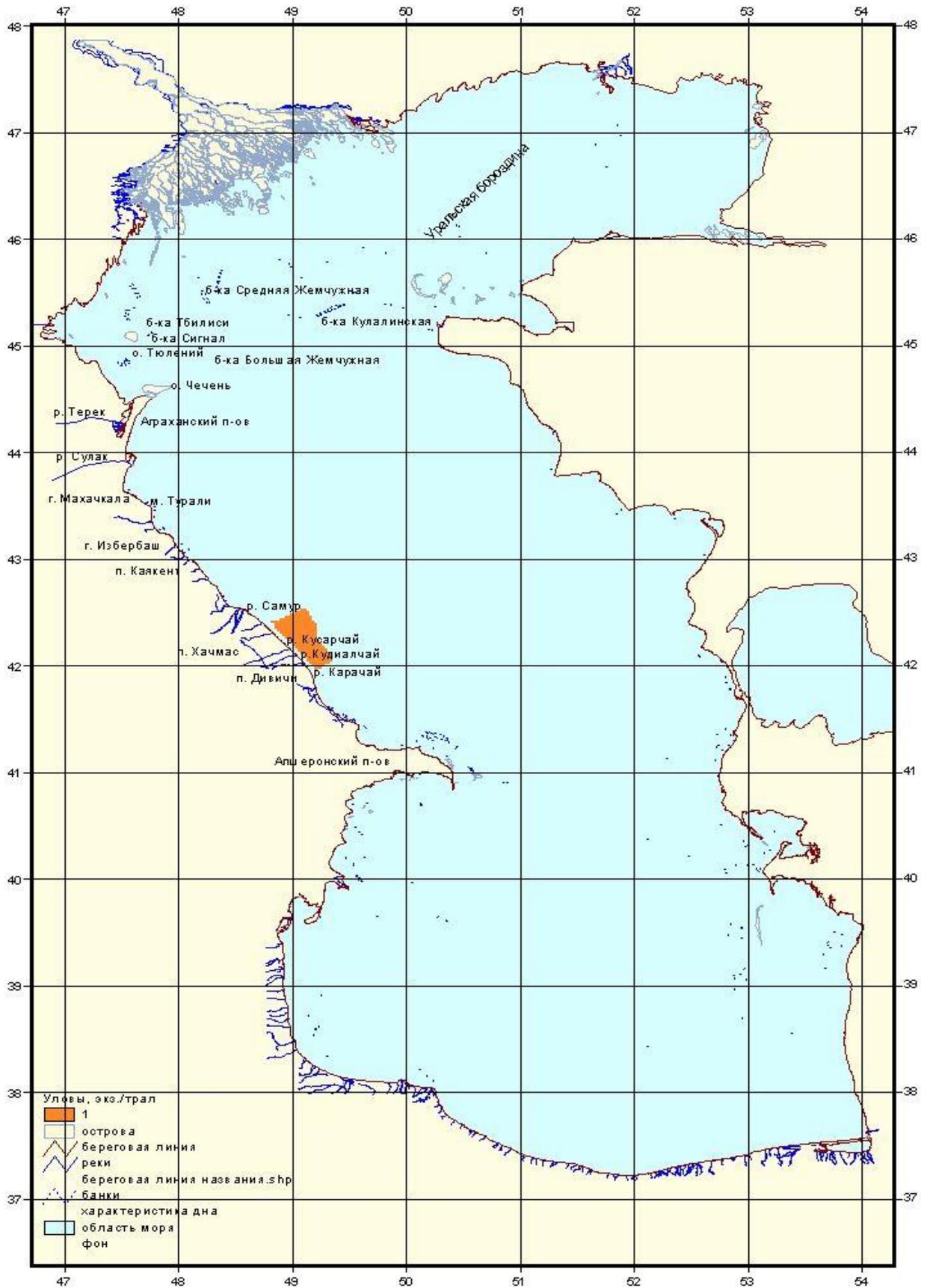


Рис. 15. Распределение куринской севрюги в Северном и западной части Средне-го Каспия зимой 2007–2009 гг.

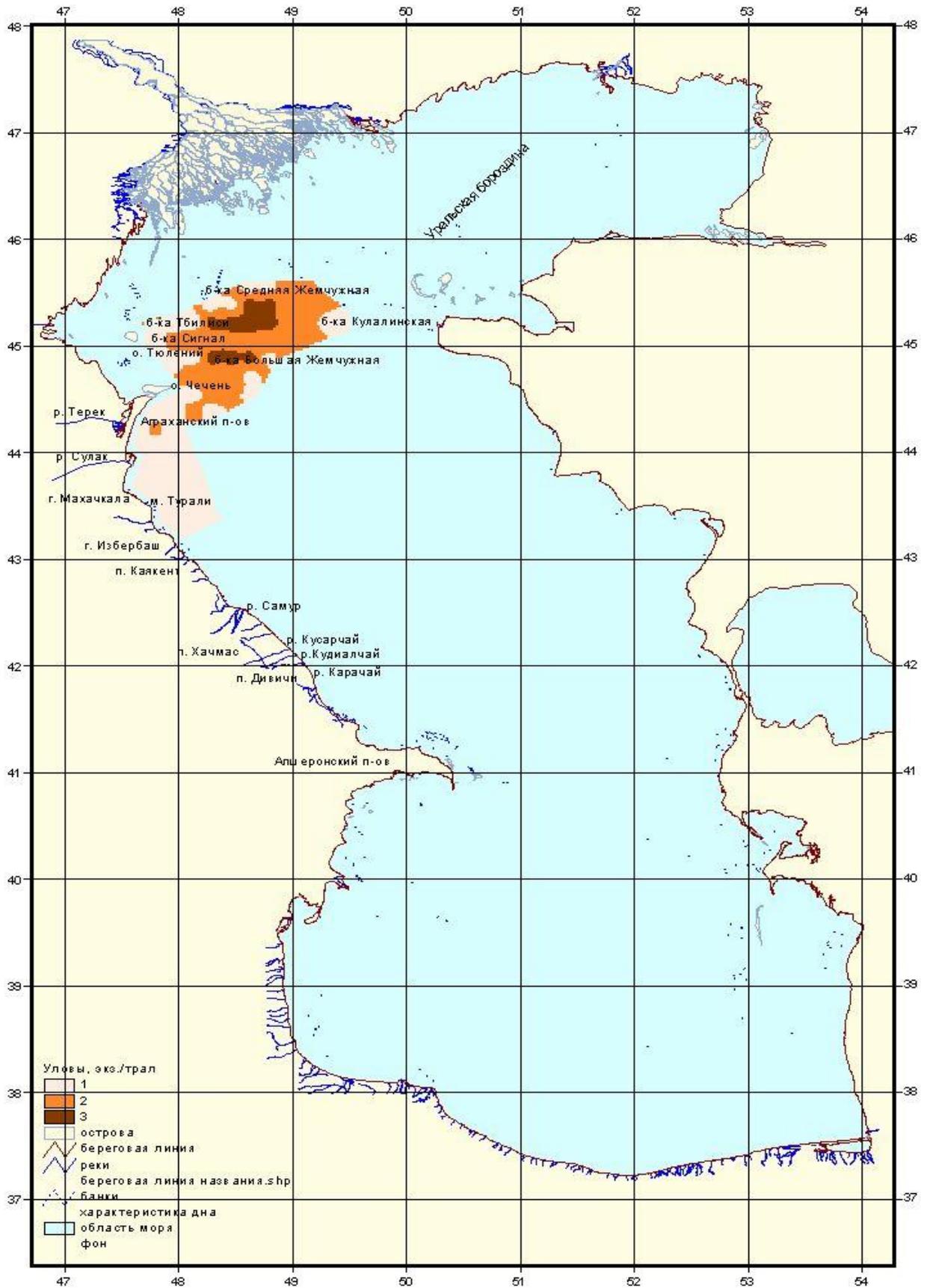


Рис. 16. Распределение волжской севрюги в Северном и западной части Среднего Каспия зимой 2007–2009 гг.

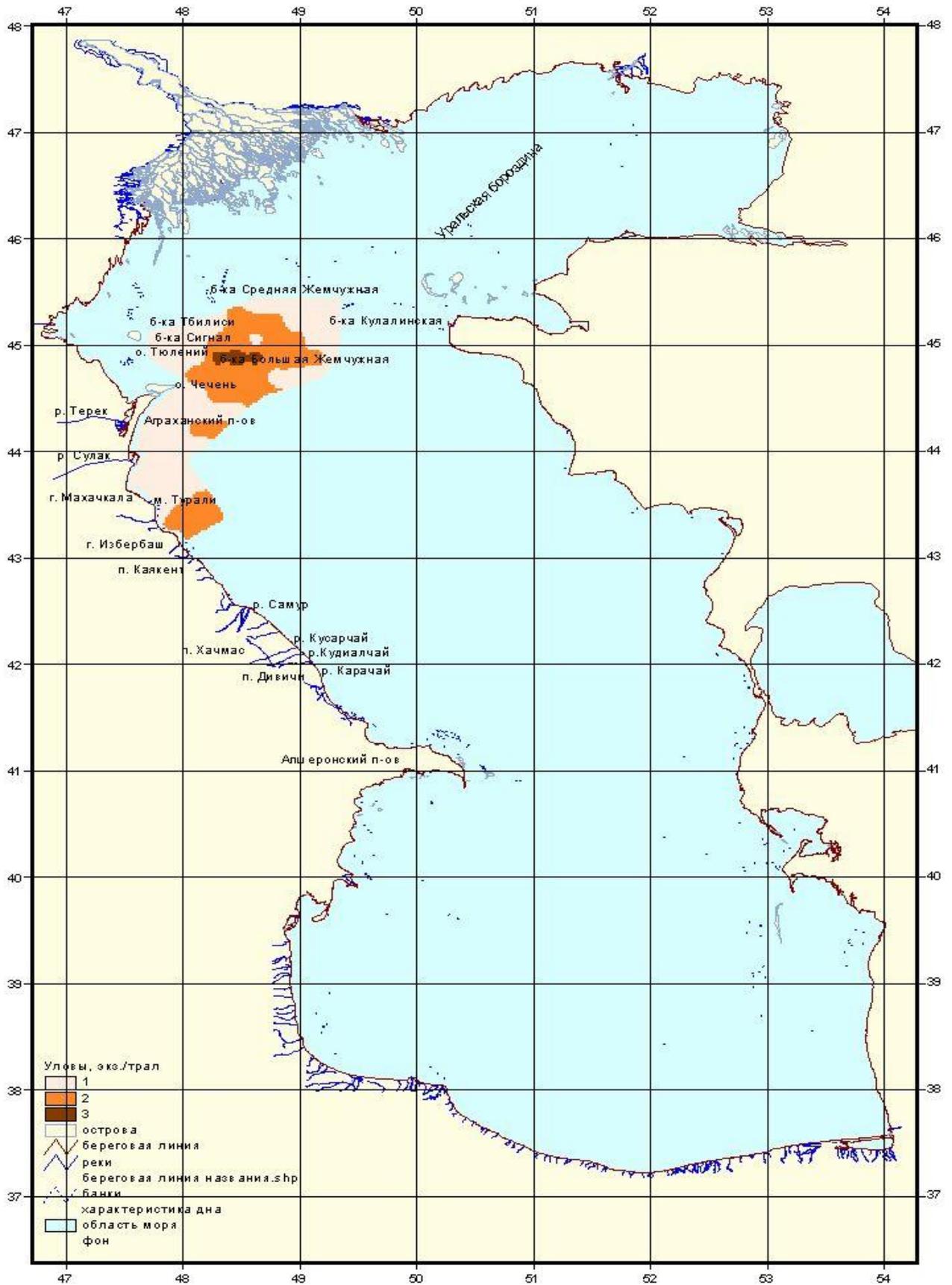


Рис. 17. Распределение уральской семги в Северном и западной части Среднего Каспия зимой 2007–2009 гг.

На остальных траловых станциях в этом районе уловы севрюги составляли в основном 3–6 экз./трал. На траловых станциях, располагавшихся вдоль Аграханского полуострова, уловы севрюги составляли в основном 3–4 экз./трал. Наиболее обширные концентрации севрюги зафиксированы в районе от северной оконечности Аграханского полуострова, острова Чечень и далее в районе северо-восточнее острова Тюлений, затем в районе банок Средняя Жемчужная, Кулалинская и Большая Жемчужная. Максимальные уловы севрюги здесь также не превышали 8 экз./трал. Однако площади максимальных концентраций здесь были более обширные, чем вдоль западного побережья Среднего Каспия. Весьма значительные в этом районе площади, на которых уловы севрюги доходили до 5–6 экз./трал.

Зимой 2005 года ареал севрюги ещё более сократился (рисунок 14). Снизилась и максимальные уловы, не превышавшие 6 экз./трал. Южная граница зимнего обитания севрюги начиналась от устья реки Сулак, где уловы севрюги составляли 1–2 экз./трал. Далее вдоль побережья Аграханского полуострова на отдельных участках отмечены уловы до 3–4 экз./трал.

В районах северо-восточнее острова Чечень, а также юго-восточнее банки Средняя Жемчужная и западнее банки Кулалинская отмечены участки с максимальными уловами севрюги, достигающими 6 экз./трал. Это несколько меньше, чем в 1992 году, когда максимальные уловы составляли 8 экз./трал. Зато здесь зафиксированы обширные участки, на которых уловы севрюги составляла 3–4 экз./трал. Доля севрюги, отловленной зимой 2005 года, в этих районах Северного и западной части Среднего Каспия, составила примерно 58% от её общего количества пойманного во время проведения учетной траловой съемки.

Таким образом, в течение 25 лет, с 1981 по 2005 годы зафиксированы значительные стабильные скопления севрюги, обитающей в зимний период на обследованной акватории. Следует отметить, что доля зимующей в этом районе севрюги постепенно возрастала с 42% в 1981 году, до 58% в 2005 году. Стадо зимующей севрюги состояло из рыб разного размера и массы тела. В стаде были неполовозрелые особи, впервые созревающие рыбы и повторно созревающие производители.

Анализ вышеизложенных материалов позволяет сделать вывод о том, что у севрюги, обитающей в Каспийском море, существует природное стадо, ареал которого в море ограничен Северным и западной частью Среднего Каспия.

В связи с этим необходимо было установить популяционную принадлежность особей, составляющих это стадо и построить карты распределения различных популяций севрюги.

Результаты исследований популяционной принадлежности севрюги, выполненные с помощью выявленных нами специфических антигенов, показали, что в 2007–2009 годах на обследуемой акватории обитают популяции волжской, уральской и куринской севрюги.

Построенные карты распределения свидетельствуют, что небольшая изолированная группировка куринской севрюги зафиксирована у побережья Дагестана на акватории от пос. Дивичи до пос. Хачмас (рисунок 15). Уловы куринской севрюги были минимальными – 1 экз./трал. В общей сложности в этом районе было выловлено 4 экз. куринской севрюги.

Далее на участке от пос. Хачмас до г. Избербаш севрюга в траловых уловах отсутствовала.

Севрюга начинает встречаться в траловых уловах на станциях севернее г. Избербаш, далее на акватории вдоль побережья Аграханского полуострова, у островов Чечень и Тюлений, банок Средняя Жемчужная, Кулалинская и Большая Жемчужная.

Всего на траловых станциях в этом районе было выловлено и исследовано 214 экз. севрюги.

Как показали проведенные исследования, на этой исследуемой акватории обитают волжская и уральская севрюги. В разные годы процентное соотношение между ними значительно изменяется (таблица 9). Например, если в 2007 году скопления севрюги в этом районе состояли исключительно из особей волжской севрюги. То в 2008 году доля уральской севрюги составила примерно 18,2%, а в 2009 году она возросла до 30,8%.

Таблица 9 – Процентное соотношение волжской и уральской севрюги в Северном и западной части Среднего Каспия по данным 2007–2009 гг.

Годы	Волжская севрюга	Уральская севрюга	Куринская севрюга
2007	100,0	0,0	0,0
2008	81,8	18,2	0,0
2009	69,2	30,8	0,0

Максимальные уловы волжской севрюги, составившие до 3 экз./трал, зафиксированы на траловых станциях юго-восточнее острова Тюлений, западнее банки Большая Жемчужная, а также на станциях юго-восточнее банки Средняя Жемчужная и западнее банки Кулалинская (рисунок 16). На остальных станциях уловы волжской севрюги не превышала 1–2 экз./трал.

Совместно с волжской обитает уральская севрюга. Максимальные уловы уральской севрюги, составившие также 3 экз./трал, отмечены на нескольких станциях, расположенных юго-восточнее острова Тюлений (рисунок 17). На остальных станциях района уловы составляли, как и у волжской севрюги, от 1 до 2 экз./трал.

Исследование расового состава волжской севрюги показало, что на акватории севернее г. Избербаш и до острова Тюлений, банок Средняя Жемчужная, Кулалинская и Большая Жемчужная доля рыб озимой расы составила в 2007 году примерно 22%. В 2008 году у волжской севрюги доля особей озимой расы несколько снизилась, составив в среднем примерно 20%. В 2009 году она находилась на уровне 19% (таблица 10).

Таким образом, у каспийской севрюги существует локальное стадо, обитающее в Северном и западной части Среднего Каспия. Стадо состоит из рыб волжской, уральской и куринской популяций.

На обширной акватории от г. Избербаш до острова Тюлений, банок Средняя Жемчужная, Кулалинская и Большая Жемчужная совместно обитают особи волжской и уральской популяций.

Таблица 10 – Процентное соотношение экологических рас волжской севрюги в Северном и западной части Среднего Каспия по данным 2007–2009 гг.

Годы	Яровая раса	Озимая раса
2007	78,0	22,0
2008	80,0	20,0
2009	81,0	19,0

Доля уральской севрюги в 2008 году составила примерно 18%, в 2009 году она выросла до 31%. Стадо волжской севрюги состоит из особей обеих экологических рас. Преобладает яровая севрюга. В 2007 году доля яровой севрюги находилась на уровне примерно 78%. В 2009 году она выросла до 81%.

7.2. Размеры и масса тела, соотношение полов и стадий зрелости половых желез волжской севрюги

Для установления факта репродуктивной самостоятельности стада волжской севрюги, обитающего в Северном и западной части Среднего Каспия, необходимо проанализировать основные биологические показатели, такие как размеры и масса тела, соотношение полов и стадий зрелости половых желез у рыб, составляющих стадо.

Результаты проведенных исследований свидетельствуют, что доля самцов в стаде составила 50,1%, на долю самок приходится 49,1%. Половое соотношение фактически равно 1:1. Анализ степени развития половых желез волжской севрюги показал, что как самцы, так и самки представлены особями, имеющими самые различные стадии зрелости гонад (таблица 11). Основная масса рыб имела незрелые гонады. Доля рыб с гонадами на стадиях зрелости I, I–II и II у самцов составила примерно 70,6%. Самцов с созревающими гонадами на стадии зрелости II–III оказалось 17,6%, а на III стадии зрелости – 11,8%.

Таблица 11 – Процентное соотношение полов и стадий зрелости половых желез у волжской севрюги в Северном и западной части Среднего Каспия по данным 2007–2009 гг.

Пол	Половое соотношение	Стадии зрелости половых желез				
		I	I–II	II	II–III	III
Самцы	50,1	5,9	17,6	47,1	17,6	11,8
Самки	49,1	11,5	19,2	53,9	7,7	7,7

Среди самок особей с незрелыми гонадами оказалось больше – 84,6%. Однако и у самок имелись особи с созревающими гонадами. Примерно 7,7% самок были с гонадами на II–III стадии зрелости и столько же самок имели гонады на III стадии зрелости.

Абсолютная длина самцов волжской севрюги в море варьировала в широких пределах – от 61 до 130 см (таблица 12). Средняя длина самцов составила 109 см. Промысловая длина самцов волжской севрюги колебалась в пределах от 50 до 113 см. Средняя длина тела самцов составила 94,8 см.

Таблица 12 – Размеры тела волжской севрюги в Северном и западной части Среднего Каспия зимой 2007–2009 гг.

Пол	Абсолютная длина, см.		Промысловая длина, см.	
	Min – Max	M ± m	Min – Max	M ± m
Самцы	61,0 – 130,0	109,0 ± 3,9	50,0 – 113,0	94,8 ± 3,8
Самки	76,0 – 146,0	112,7 ± 3,6	59,0 – 129,0	96,9 ± 3,4

В широких пределах варьировала абсолютная длина у самок волжской севрюги в море – от 76 до 146 см. Средняя длина самок составила 112,7 см. У самок промысловая длина изменялась в пределах от 59 до 129 см. Средняя промысловая длина самок была 96,9 см.

Масса тела самцов волжской севрюги варьировала от 0,9 до 7,0 кг. Средняя масса тела у самцов составила 4,1 кг (таблица 13).

Таблица 13 – Масса тела волжской севрюги в Северном и западной части Среднего Каспия зимой 2007–2009 гг.

Пол	Масса тела, кг.	
	Min – Max	M ± m
Самцы	0,9 – 7,0	4,1 ± 0,2
Самки	1,1 – 8,3	4,3 ± 0,2

В море у самок волжской севрюги минимальная масса тела составила 1,1 кг. Максимальная масса тела у отдельных самок оказалась равной 8,3 кг. В среднем масса тела у самок составила 4,3 кг.

Обобщая анализ основных биологических показателей, следует отметить, что стадо волжской севрюги на обследуемой акватории состоит как из самцов, так и из самок. Половое соотношение близко 1:1. В стаде имеются неполовозрелые особи, впервые созревающие рыбы и повторно созревающие производители. Размах колебаний длины и массы тела очень широк. У самок промысловая длина тела колеблется от 59 до 129 см, масса тела – от 1,1 до 8,3 кг. Промысловая длина тела у самцов варьирует от 50 до 113 см, масса тела изменяется в пределах от 0,9 до 7,0 кг.

Таким образом, стадо волжской севрюги, обитающее в Северном и западной части Среднего Каспия, является репродуктивно самостоятельным, поскольку состоит примерно в равной пропорции, как из самцов, так и самок, имеющих различные размеры и массу тела, и половые железы на разных стадиях зрелости. Стадо состоит как из впервые созревающих особей, так и из повторно созревающих производителей.

7.3. Влияние основных абиотических факторов на распределение волжской севрюги

В работах многих авторов [Державин, 1922; Берг, 1928, 1948; Борзенко, 1932, 1942; Гербильский, 1957, 1965 б; Абдурахманов, 1962; Пискунов, 1965; Песериди, Чертихина, 1967; Коробочкина, 1970; Зыкова, Коноплева, 2012; Сафаралиев, 2012] было показано, что на распределение в море севрюги, а также на интенсивность и сроки миграции производителей оказывают влияние такие экологические абиотические факторы как температура, соленость, прозрачность воды, направление и сила ветра, величина паводка.

В связи с предложением формировать маточные стада производителей севрюги на рыбоводных заводах из рыб волжской популяции, отловленных в море, необходимо проанализировать влияние основных абиотических факторов среды на распределение волжской севрюги в морской период жизни. С тем чтобы дать рыбоведам некоторые ориентиры, способствующие отлову и заготовке особей волжской севрюги в Северном Каспии.

Анализ имеющихся данных (таблица 14) показывает, что зимой в Северном и западной части Среднего Каспия волжская севрюга обитала в диапазоне тем-

Таблица 14 – Температура, глубина, соленость и прозрачность воды в районах обитания волжской севрюги в Северном и западной части Среднего Каспия зимой 2007–2009 гг.

Показатели	Температура ¹ , °С	Глубина, м	Соленость ² , ‰	Прозрачность, м
Min – Max	0,7 – 2,8	2,9 – 30,5	2,7 – 10,0	0,9 – 2,0
M ± m	1,2 ± 0,1	6,7 ± 0,5	4,8 ± 0,3	1,3 ± 0,1

Примечание. - ¹ температура воды у дна; ² соленость воды у дна.

ператур воды у дна от 0,7 до 2,8⁰ С. Средняя температура воды составила 1,2⁰ С. Волжская севрюга нагуливалась на глубинах от 2,9 до 30,5 м. Средняя глубина на станциях поимки севрюги составила 6,7 м.

Соленость воды у дна в районах обитания волжской севрюги варьировала от 2,7 до 10,0‰. Средний показатель солености воды в районах обитания севрюги составил 4,8‰. Прозрачность воды варьировала в диапазоне от 0,9 до 2,0 м, составив в среднем 1,3 м.

Наибольшие уловы волжской севрюги (3 экз./трал) наблюдаются в диапазоне температур воды у дна от 1,0 до 2,5⁰ С (таблица 15). Средняя температура воды находилась на уровне 1,6⁰ С.

Таблица 15 – Температура, глубина, соленость и прозрачность воды в районах максимальных уловов волжской севрюги в Северном и западной части Среднего Каспия зимой 2007–2009 гг.

Показатели	Температура ¹ , °С	Глубина, м	Соленость ² , ‰	Прозрачность, м
Min – Max	1,0 – 2,5	5,0 – 21,5	3,8 – 8,5	0,9 – 1,8
M ± m	1,6 ± 0,1	8,8 ± 0,6	5,1 ± 0,4	1,2 ± 0,2

Примечание. - ¹температура воды у дна; ²соленость воды у дна.

Самые большие уловы волжской севрюги наблюдались на глубинах от 5,0 до 21,5 м. Средняя глубина в местах её наибольшей концентрации составила 8,8 м. Волжская севрюга зимой предпочитала районы с соленостью от 3,8 до 8,5‰. Средняя соленость воды в местах её наиболее высоких уловов составила 5,1‰. Прозрачность воды в местах наибольших уловов волжской севрюги варьировала от 0,9 до 1,8 м., составив в среднем 1,2 м.

Таким образом, в зоне ответственности Российской Федерации обитает локальное стадо севрюги, не мигрирующее зимой в Южный Каспий. Доля рыб, составляющих это стадо, постепенно увеличивалась с 42% в 1981 году, до 58% в 2005 году. Стадо зимующей севрюги состояло из рыб различных размеров и мас-

сы тела. Половые железы находились на разных стадиях зрелости – от I до III стадий.

Исследование популяционной принадлежности показало, что это стадо севрюги состоит из особей волжской, уральской и куринской популяций. Небольшое изолированное скопление куринской севрюги отмечено у западного побережья Среднего Каспия на участке акватории от пос. Дивичи до пос. Хачмас. Волжская и уральская севрюга обитают на участке акватории от г. Избербаш до банок Средняя Жемчужная, Кулалинская, Большая Жемчужная. Основу стада составляет волжская севрюга. Её доля варьировала в разные годы от 69 до 100%. У волжской севрюги преобладает яровая раса, составляющая в разные годы от 78 до 81%. Максимальные уловы волжской севрюги (3 экз./трал) отмечены на участке восточнее острова Тюлений – юго-восточнее банки Средняя Жемчужная – западнее банки Кулалинская.

Промысловая длина тела самцов волжской севрюги колебалась в пределах от 50 до 113 см. У самок она изменялась в пределах от 59 до 129 см. Половые железы примерно у 7,7% самок находились на III стадии зрелости. У самцов доля таких рыб составила примерно 11,8%.

Распределение волжской севрюги в Каспийском море связано с различными экологическими факторами среды. Уловы севрюги в зимний период выше в районах с пониженной соленостью и прозрачностью, а также с относительно небольшой глубиной. Зимой волжская севрюга избегает холодных участков.

Глава 8

Использование популяционного принципа при искусственном воспроизводстве севрюги

Приоритетное значение популяционного подхода в экологии, как в своё время отмечали А.В. Яблоков [1987] и Ю.П. Алтухов [1989, 2003], обусловлено признанием популяции в качестве единицы управления при воспроизводстве, охране и эксплуатации тех или иных видов организмов.

В связи с развитием гидростроительства и постройкой в 1958 году плотины ГЭС у Волгограда началось постепенное разрушение экосистемы реки. В результате на Волге потеряли свое значение примерно 85% нерестилищ осетровых рыб. В сложившихся условиях, начиная с 1950-х годов XX века основным путём восстановления численности осетровых должно было стать искусственное разведение. На основании многолетних исследований были разработаны научные основы и биотехника осетроводства. Выпущены в море сотни миллионов штук, выращенной на осетровых рыбоводных заводах, молоди осетровых рыб. Данные этих исследований приведены в работах Н.Л. Гербильского [1953, 1965 а, 1972], Н.Л. Гербильского и А.И. Исаева [1963], Н.И. Кожина [1964], Н.И. Кожина, Н.Л. Гербильского и Б.Н. Казанского [1963], И.А. Баранниковой [1975, 1983, 1988], И.А. Баранниковой и соавторов [2001, 2002].

Важнейшее значение для организации искусственного воспроизводства имело изучение внутривидовой биологической дифференциации осетровых рыб. Внутривидовые биологические группы, выявленные Н. Л. Гербильским [1950, 1953, 1957, 1965 б, 1967], входят в состав экологических (сезонных) рас. Их количество варьирует в зависимости от гидрографических особенностей реки. Биологические группы отличаются состоянием половых желез производителей, условиями захода производителей в реку (температура, уровень, прозрачность и скорость течения в придельтовых районах моря и нижнем отрезке реки), протяженностью миграционного пути в реке, сроками и экологией нереста, биологией молоди в речной период жизни. Наличие внутривидовых биологических групп было

установлено у всех видов каспийских осетровых рыб [Гербильский, 1950, 1957, 1962, 1965 а, 1972; Казанский, 1951, 1957, 1962, 1975; Баранникова, 1957, 1975].

Многолетние последующие исследования дифференциации осетровых рыб, обитающих в бассейне Каспийского моря, методами биохимической генетики, позволили выявить их сложную популяционную структуру. Каждый из живущих здесь шести видов осетровых представляет собой совокупность репродуктивно изолированных популяций [Лукьяненко, Терентьев, 1966; Лукьяненко, Седов, 1967 а, б; Алтуфьев, 1969; Алтуфьев, Умеров, 1969; Лукьяненко, Умеров, Алтуфьев, 1970; Каратаева, Лукьяненко, Терентьев, 1971; Седов, 1973; Каратаева, 1973, 1974 а, б, 1977; Каратаева, Суриаль, 1973; Лукьяненко, Каратаева, Терентьев, 1973; Суриаль, 1974; Каратаева, Лукьяненко, Терентьев, 1974; Лукьяненко, Умеров, Каратаева, 1974; Лукьяненко, Каратаева, Камшилин, 1988; Субботкин, 1991; Субботкин, Субботкина, 1998 а, б; 2000; 2001 а, б; 2002]. Изоляция достигается, либо географически – использованием для нереста разных рек, либо разновременностью нереста или его экологией. Географическая изоляция репродуктивного процесса имеет место между популяциями севрюги, нерестящимися в Волге, Урале и Куре. Репродуктивная изоляция, достигаемая разновременностью нереста и его экологией, имеет место у яровых и озимых рас севрюги. В каждой из таких популяций достаточно самостоятельно протекают процессы размножения, изменения численности и депрессии.

Широкий ареал распространения и разнообразие среды обитания каспийской севрюги обусловили её разнообразную внутривидовую и внутривидовую популяционную структуру.

Обобщая исследования и анализ внутривидовой биологической структуры каспийской севрюги (таблица 16) необходимо, прежде всего, отметить, что у неё установлено существование репродуктивных популяций «приуроченных» к соответствующим нерестовым рекам. Крупнейшие среди них – волжская, уральская и куринская. В каждой из них выявлено наличие двух репродуктивных популяций (экологических рас) – яровой и озимой. Экологические расы отличаются сроками

нерестовой миграции и экологией нереста. Наиболее многочисленная – яровая раса.

Таблица 16 – Популяционная структура севрюги, обитающей в бассейне Каспийского моря

Тип популяций	Структура вида		
	Волжская	Уральская	Куринская
Репродуктивные популяции	Волжская	Уральская	Куринская
Экологические расы	Яровая и озимая	Яровая и озимая	Яровая и озимая
Внутривидовые биологические группы	Ранняя и поздняя яровые, озимая осеннего хода	Ранняя и поздняя яровые, озимая	Ранняя и поздняя яровые, озимая

Кроме того, у каждой расы описаны ещё и более мелкие структурные единицы – внутривидовые биологические группы. Внутривидовые группы различаются особенностями биологии размножения, прежде всего степенью зрелости половых желез и временем нереста.

У каспийской севрюги описаны три биологические группы: ранняя яровая, поздняя яровые и озимая. Самыми многочисленными в XX веке были волжская и уральская популяции.

Таким образом, в настоящее время в бассейне Каспийского моря обитают 3 репродуктивных популяции севрюги, приуроченные к нерестовым рекам. Каждая из них имеет по 2 экологических расы. Яровая раса состоит из 2 биологических групп, а озимая раса имеет одну биологическую группу. Эту исторически сформировавшуюся иерархически сложную систему популяций севрюги необходимо учитывать при проведении мероприятий, направленных на обеспечение естественного и искусственного воспроизводства, рационализацию промысла и сохранение биологического разнообразия севрюги.

Разные аспекты изучения природных популяций – морфологические, экологические, физиологические, генетические – в конечном итоге должны использоваться в нормативных документах, согласно которым на рыбоводных заводах осуществляется воспроизводство осетровых рыб.

Проведенный нами анализ методических рекомендаций и инструкций по воспроизводству севрюги и одновременно русского осетра и белуги показал, что структура их популяций либо совсем не учитывается при проведении этих мероприятий, либо искажается.

Например, ни в инструкции по искусственному разведению осетровых рыб, изданной в Астрахани в 1919 году [Инструкция..., 1919]. Ни в инструкции по разведению молоди осетровых в дельте Волги, изданной в ЦНИОРХе в 1970 году [Инструкция..., 1970]. Ни в методических рекомендациях по товарному выращиванию осетровых в водоемах Волго-Каспийского региона, изданных КаспНИРХом в 1990 году [Методические указания..., 1990]. В разделах посвященных отбору производителей и созданию ремонтно-маточных стад ничего не говорится о самом важном этапе – необходимости отбора рыб в соответствии с их популяционной принадлежностью.

Анализ современных методических материалов показывает, что если в них и содержатся какие-либо сведения о структуре популяций разводимых рыб, то они, как правило, ограничиваются примитивным рыбоводным уровнем и носят зачастую искаженный характер.

Так, в одном из последних изданий по этой тематике, авторы [Нормативно-методические указания ..., 2005] почему-то полагают, что сохранение осетровых рыб и поддержание их сложной гетерогенной структуры обусловлено только двумя факторами. Первый – объем выпуска молоди, полученной от диких производителей. Второй фактор – формирование в искусственных условиях domesticiрованных маточных стад после прижизненного получения потомства и выращивания ремонтно-маточных стад от икры в условиях осетровых рыбоводных заводов.

Авторы считают, что в последние годы на рыбоводных заводах воспроизводятся все биологические группы, только потому, что их заготовка ведется с марта

по ноябрь. Однако объектами своего внимания они почему-то сделали только осетра и белугу. Упустив из виду севрюгу, имеющую три внутривидовые биологические группы. Описывая при этом у осетра только две биологические группы: «озимый осетр летнего хода» и несуществующую группу «озимый осетр весенней заготовки» [Нормативно-методические указания ..., 2005, с. 11]. В то время как в действительности на Волге у русского осетра существуют четыре биологические группы. Сроки нерестовой миграции производителей разных биологических групп в значительной мере совпадают. Миграция производителей озимой расы наслаивается на середину и окончание нерестового хода производителей яровой расы [Каратаева, 1974 а, б; 1977; Каратаева, Лукьяненко, Терентьев, 1974; Лукьяненко, Каратаева, Камшилин, 1988].

Положение усугубляется тем обстоятельством, что в Волге обитает близкий вид-двойник русского осетра – персидский осетр [Лукьяненко, Умеров, Каратаева, 1974; Артюхин, 1974, 2008]. Который ранее ошибочно описывался как пятая биологическая группа русского осетра – осетр летнего хода. У персидского осетра Е. Н. Артюхиным [1983] описаны две сезонные расы (яровая и озимая). А у яровой расы две биологические группы – ранняя яровая и поздняя яровая.

Кроме того, хорошо известно, что хоминг у севрюги и русского осетра не носит исключительного характера. Мы уже писали выше о том, что волжская севрюга заходит в Урал, уральская севрюга – в Волгу. Русский осетр по данным Ч.М. Магерарова [1972] заходит в Куру. К тому же помимо волжских популяций у севрюги, белуги, русского и персидского осетров, существуют популяции, нерестящиеся в Урале и Куру.

Такая же путаница с популяционной структурой искусственно воспроизводимых осетровых рыб наблюдается и при анализе материалов, опубликованных в сборнике инструкций и нормативно-методических указаний по промышленному разведению осетровых рыб в Каспийском и Азовском бассейнах [Сборник инструкций ..., 1986].

Необходимо отметить, что ни в одном из вышеперечисленных нормативных документов ничего не говорится о недопустимости скрещивания различных внутривидовых биологических групп и экологических рас.

Как известно, смешение разных биологических групп и популяций при искусственном воспроизводстве, приводит к нарушению генофондов популяций. На практике это проявляется в виде разнообразных уродств внешнего строения, многочисленных аномалий в развитии внутренних органов и, самое главное, нарушениями в развитии половых желез. Снижается качество и количество выращиваемой молодежи. Происходит дезорганизация хоминга, в результате производители не возвращаются для размножения в родные реки [Алтухов, 1969, 1989, 1995, 1999, 2003; Ли, 1978; Айала, Кайгер, 1987; Кирпичников, 1987; Яблоков, 1987; Популяционная генетика ..., 1991; Динамика популяционных генофондов ..., 2004]. В конечном итоге это приводит к снижению экономической результативности искусственного разведения осетровых видов рыб.

Таким образом, сроки миграции производителей различных популяций севрюги в Волгу в значительной мере совпадают. В этих условиях вести отбор производителей в реке, не говоря уже о море, в соответствии с популяционной принадлежностью, ориентируясь только на рыбоводные показатели, не представляется возможным.

Результаты проведенных нами исследований позволяют предложить новый в популяционной экологии принцип искусственного воспроизводства севрюги на волжских рыбоводных заводах. Смысл нового принципа в том, чтобы работу рыбоводных заводов переориентировать на воспроизводство локального стада волжской севрюги, обитающего в Северном и западной части Среднего Каспия.

В связи с этим предлагается новая схема отбора производителей волжской севрюги для целей искусственного воспроизводства. Производителей волжской севрюги следует заготавливать осенью в предзимовальный период и ранней весной в Северном Каспии в районах её зимовки. Обязательным этапом отбора должна стать идентификация производителей на популяционную принадлежность

с помощью выявленных нами генетических маркеров – антигенов сыворотки крови.

Новый принцип воспроизводства севрюги рекомендуется внести в нормативные документы – инструкции и методические указания, которыми руководствуются рыболовные заводы в своей деятельности по воспроизводству севрюги.

Следует сказать, что совпадают в значительной степени сроки нерестовой миграции в Волгу производителей различных популяций не только у севрюги, но и у русского осетра, персидского осетров, а также белуги. Отбирать в таких условиях производителей в соответствии с популяционной принадлежностью, ориентируясь только на рыболовные показатели, также невозможно. В связи с этим популяционно-генетический мониторинг рекомендуется сделать обязательным этапом работ по воспроизводству, охране и эксплуатации всех видов осетровых рыб, обитающих в бассейне Каспийского моря. Прежде всего, нужно провести ревизию существующей нормативно-правовой базы осетрового хозяйства с целью приведения в неё популяционного принципа.

Заключение

Сравнительный анализ сывороточных белков крови севрюги, обитающей в бассейне Каспийского моря, проведенный с помощью иммунохимических методов, выявил сложный состав и многокомпонентность антигенов сыворотки крови севрюги. Установлено принципиальное сходство антигенов сывороточных белков у севрюги и других видов осетровых рыб.

Исследование антигенного контента сывороточных белков севрюги, обитающей в бассейне Каспийского моря, выявило специфичные антигены, оказавшиеся хорошими молекулярными маркерами, использование которых позволило идентифицировать рыб различных популяций.

У волжской севрюги выявлен один антиген (в зоне электрофоретической подвижности α_2 -глобулинов), отсутствующий в сыворотке уральской севрюги и два специфических антигена (в зоне электрофоретической подвижности β_1 -глобулинов), отсутствующих у куринской севрюги. У куринской севрюги выявлены два специфических антигена (в зоне α_2 -глобулинов), которые отсутствуют у уральской севрюги. Выявленные у волжской и куринской севрюги специфичные антигены сыворотки крови выявляются у самцов и самок различной массы и размеров тела, имеющих половые железы на разных стадиях зрелости. Полученные данные свидетельствуют, что популяции севрюги, нерестящиеся в Волге, Урале и Куре являются иммуногенетически, а, следовательно, и репродуктивно самостоятельными.

Существование этой сложной иерархической системы обеспечивает пространственную, временную, экологическую и пищевую вариабельность на обширной территории. Эти особенности оказываются жизненно необходимыми для поддержания численности и адаптационного потенциала популяций и вида в целом.

Сохранившаяся до сих пор у севрюги популяционная структура является результатом адаптации к той физико-географической и экологической обстановке, которая сложилась в далеком прошлом, миллионы лет назад, способствующей

поддержанию высокой численности этого вида. Генетические различия между популяциями, нерестящимися в разных реках – это продукт длительной эволюции в конкретных условиях данного водоёма, который так же претерпевал изменения в различные геологические периоды.

В сыворотке рыб яровой расы волжской севрюги обнаружен один антиген (в зоне α_2 -глобулинов), отсутствующий у озимой севрюги. Доказана иммунохимическая идентичность антигена специфичного для яровой расы у волжской, уральской и куринской севрюги. Специфичный антиген выявляется как у самцов, так и у самок, различных размеров и массы тела, имеющих половые железы на разных стадиях зрелости.

Анализ полученных данных приводит нас к выводу об иммуногенетической специфичности и репродуктивной самостоятельности экологических (сезонных) рас у севрюги, обитающей в бассейне Каспийского моря. Из чего следует логичное заключение о том, что широко известные физиологические особенности экологических рас наследственно детерминированы, а степень вариации в пределах нормы изменчивости этих особенностей у каждой расы поддерживается стабилизирующим отбором.

В соответствии с теорией биологического прогресса осетровых рыб [Гербильский, 1962, 1965 а, 1972], главными показателями их прогресса являются «высокая численность, широкий ареал и адаптивная радиация». Дифференциация по срокам и местам нереста в системе адаптаций отряда *Acipenseriformes*, разработанной Н. Л. Гербильским [1962, 1965 а, 1972], относится по степени важности, к первой группе адаптаций которые обеспечивают интенсификацию размножения, повышение выживаемости потомства и расширение степени эврибионтности. Различия между экологическими расами определяются протяженностью миграционного пути в реке и длительностью речного периода жизни производителей, а не сроками их захода в реку.

Внутривидовая дифференциация севрюги и других видов осетровых видов рыб на яровые и озимые расы имеет большое биологическое значение, поскольку позволяет использовать нерестилища на всем протяжении рек. Существование

озимых рас позволяет осетровым рыбам осваивать нерестилища в верховьях рек [Лукьяненко, Каратаева, Камшилин, 1988; Артюхин, 2008]. Половозрелые особи озимых рас максимально адаптированы к условиям длительных миграций. У них отмечена максимальная интенсивность активного и генеративного обменов. Яровой вариант нерестовой миграции позволяет размножаться на нижних нерестилищах. Миграция в этом случае оказывается короткой, что не ведёт к особым энергетическим затратам [Шульман, 1972; Лукьяненко, Каратаева, Камшилин, 1988]. Подобные типы миграций и структуры нерестовых контингентов свойственны севрюге, обитающей, например, в бассейнах Черного и Азовского морей.

Действующие в пределах одной реки или на разных реках изолирующие механизмы однотипны – это территориальная разобщенность нерестилищ и разновременность нереста. Экологическая дифференцировка в итоге создается на самом важном этапе онтогенеза – периоде размножения. Основным у осетровых рыб видов является отбор по физиологическим и биохимическим параметрам, позволяющим наиболее оптимальным образом приспособиться к длительному нахождению в осмотически различных средах – реке и море. Именно эти параметры определяют изменения генетической структуры популяций при относительном постоянстве морфологических признаков.

Выявленные специфичные антигены позволяют идентифицировать севрюг нерестящихся в Волге, Урале и Куре, а также экологические (сезонные) расы севрюги методами иммунохимического анализа.

Проведенное исследование позволило установить, что у севрюги, обитающей в бассейне Каспийского моря, существует стадо, ареал которого в море ограничен Северным и западной частью Среднего Каспия. В зимний период годового жизненного цикла доля севрюги в этом районе с 42% в 1981 году постепенно возрастала, достигнув в 2005 году 58% от общего количества севрюги, выловленной в ходе проведения зимних учетных траловых съемок. В летний нагульный период эта акватория является основным ареалом севрюги и других видов осетровых рыб.

Изучение популяционной принадлежности рыб, обитающих в этом районе, показало, что они относятся к трем популяциям севрюги: волжской, уральской и куринской. Небольшое скопление куринской севрюги выявлено у западного побережья Среднего Каспия на участке моря от пос. Дивичи до пос. Хачмас. На обширной акватории севернее г. Избербаш до островов Чечень, Тюлений и банок Средняя Жемчужная, Кулалинская и Большая Жемчужная обитают севрюги волжской и уральской популяций. Доля волжской севрюги варьировала от 100% в 2007 году, до 69% в 2009 году. Основу стада волжской севрюги составляли особи яровой расы, доля которых в разные годы варьировала от 78 до 81%.

В зимний период стадо волжской севрюги состояло из рыб разного размера и массы тела. Промысловая длина самцов колебалась от 50 до 113 см. Средняя длина тела самцов составила 94,8 см. У самок промысловая длина изменялась в пределах от 59 до 129 см. Средняя длина тела самок – 96,9 см. Масса тела самцов волжской севрюги в море варьировала от 0,9 до 7,0 кг. Средняя масса тела составила 4,1 кг. У выловленных самок волжской севрюги минимальная масса тела составила 1,1 кг. Максимальная масса тела у самок равна 8,3 кг. В среднем масса тела у самок составила 4,3 кг.

Основная масса рыб имела незрелые гонады. Доля самцов с созревающими половыми железами на стадии зрелости II–III оказалось равной 17,6%. Доля самцов, имеющих половые железы на III стадии зрелости, составила 11,8%. Среди самок особей с созревающими половыми железами оказалось меньше. Примерно 7,7% самок были с созревающими половыми железами на II–III стадии зрелости и у стольких же самок половые железы находились на III стадии зрелости.

Распределение волжской севрюги в море связано с различными абиотическими факторами среды. Зимой в Северном и западной части Среднего Каспия волжская севрюга обитала на глубинах от 2,9 до 30,5 м, в диапазоне температуры воды у дна от 0,7 до 2,8⁰ С, варьировании солености от 2,7 до 10,0‰ и прозрачности воды от 0,9 до 2,0 м. Наибольшие уловы волжской севрюги (3 экз./трал) наблюдались на глубинах от 5,0 до 21,5 м, в диапазоне температур воды у дна от 1,0 до 2,5⁰ С, с соленостью от 3,8 до 8,5‰ и прозрачностью воды от 0,9 до 1,8 м.

В популяционной экологии одна из основных аксиом заключается в том, что популяция, как наиболее мелкая самовоспроизводящаяся группировка вида, должна быть объектом изучения, сохранения и хозяйственного использования. Применительно к севрюге, обитающей в бассейне Каспийского моря, именно репродуктивные популяции следует рассматривать в качестве той исторически сложившейся устойчивой совокупности рыб, на которые должны быть ориентированы прогнозные оценки возможных уловов, мероприятия по сохранению и воспроизводству, а также предложения по рациональному промыслу.

Необходимо отметить, что игнорирование в популяционной экологии, а также в практике рыбного хозяйства популяционного принципа сегодня однозначно квалифицируется как «генетическое загрязнение окружающей среды» [Алтухов, 1999, 2003; Динамика популяционных генофондов ..., 2004] и запрещено требованиями Закона РФ об охране окружающей среды, статья 50 [Охрана окружающей среды ..., 2002].

Приоритет популяционного принципа подчеркнут в решениях 10-й Конференции Сторон СИТЕС в отношении осетровых рыб [Постановление Правительства РФ ..., 1998; Национальная стратегия сохранения биоразнообразия ..., 2001].

Приоритетность популяционного принципа объясняется тем, что согласно общепринятому научному понятию именно популяции представляют собой форму существования вида, обладают уникальной экологией и генофондом, и являются элементарными единицами эволюционного процесса. [Майр, 1974; Ли, 1978; Айала, Кайгер, 1987; Яблоков, 1987; Популяционная генетика ..., 1991; Алтухов, 2003; Динамика популяционных генофондов ..., 2004; Павлов, Стриганова, Букварева, 2010; Павлов, 2013].

В настоящее время в бассейне Каспийского моря популяционный принцип эксплуатации биологических ресурсов приобретает особую актуальность в связи с фактическим разделом его акватории и биоресурсов между пятью прикаспийскими государствами. Интересы России в сложившихся объективных условиях заключаются в сохранении и воспроизводстве тех популяций, рас и биологических групп севрюги, которые нерестятся в российских реках, прежде всего в Волге.

Антропогенное воздействие затрагивает экологическую, пространственную, возрастную и половую структуры популяций севрюги. Все эти параметры находятся в сбалансированном состоянии лишь в больших по численности популяциях, занимающих значительные ареалы. Изменение пространственной, экологической и возрастной структуры популяции сопровождается изменением ее генетической структуры. Если по каким-либо причинам численность экологических рас или отдельных внутривидовых биологических групп у каспийской севрюги будет значительно сокращаться, то это приведет к существенному изменению генетической структуры её популяций.

С конца 1980-х годов XX века произошло постепенное разрушение сложившейся системы промыслового использования ресурсов севрюги, обитающей в Каспийском море, её воспроизводства и охраны. Масштабы естественного нереста сведены к критическому минимуму. Значительно снизились объемы заводского разведения. Ряд популяций перешли в категорию редких или исчезающих.

Сегодня усилия по сохранению биологического разнообразия каспийской севрюги невозможно переоценить. Сохранению биоразнообразия способствует развитие фундаментальных биологических и прикладных исследований.

Правильно выбранные приоритеты в деле управления биологическим разнообразием, научная экспертиза принимаемых решений являются важными элементами эффективного использования биоресурсов. Без понимания таксономического статуса, без знания экологии каспийской севрюги, без оценки состояния её популяций, понимания тенденций динамики численности в разных частях ареала невозможно принимать решения по сохранению биоразнообразия севрюги, обитающей в бассейне Каспийского моря.

Следует отметить, что, несмотря на большой интерес исследователей к семейству осетровых (*Acipenseridae*), в частности к севрюге, и значительные усилия, предпринимаемые для выяснения закономерностей функционирования диких стад осетровых рыб, до сих пор многие аспекты их биологии остаются неизвестными. Однако ещё более грустно сознавать, что даже те факты, которые достаточно хо-

рошо известны науке, не используются в современном отечественном осетровом хозяйстве.

Анализ нормативно-правовой базы по разведению осетровых видов рыб показал, что структура их популяций либо совсем не учитывается при проведении этих мероприятий, например у севрюги. Либо, если в них и содержатся какие-либо сведения о структуре популяций разводимых рыб, то они, как правило, ограничиваются примитивным рыбоводным уровнем и носят зачастую искаженный характер, как это имеет место у русского осетра, белуги и персидского осетра.

Таким образом, в современных условиях эффективная организация осетрового хозяйства в Каспийском бассейне невозможна без четкого знания внутривидовой структуры каждого вида осетровых рыб. Самое главное, она невозможна без важного в популяционной экологии умения практической идентификации особей отдельных популяций.

Результаты проведенных исследований позволяют предложить новый принцип искусственного воспроизводства и в соответствии с ним изменить схему отбора производителей волжской севрюги.

Производителей волжской севрюги для формирования или пополнения маточных стад рекомендуется заготавливать осенью в предзимовальный период и ранней весной в Северном Каспии в районах её зимовки. Обязательным этапом отбора должна стать идентификация производителей на популяционную принадлежность. В итоге, стада производителей севрюги на волжских рыбоводных заводах будут формироваться из той части рыб локального стада волжской севрюги, которое обитает в зоне Российской Федерации.

Предлагаемые меры в условиях фактического раздела акватории Каспийского моря на зоны ответственности пяти прикаспийских государств, позволят наиболее рациональным образом использовать кормовую базу акватории моря, находящуюся в зоне ответственности Российской Федерации. Повысить экономическую эффективность искусственного разведения волжской севрюги за счет промыслового использования локального стада, которое обитает в Северном и западной части Среднего Каспия.

В области прикладной экологии это направление исследований, направленное на разработку принципов и практических мер с целью создания искусственных экосистем в Каспийском море путем воспроизводства локального стада волжской севрюги, обитающего в Северном и западной части Среднего Каспия, имеет существенное значение для развития рыбной отрасли в Волжско-Каспийском рыбохозяйственном бассейне.

Выводы

1. Иммунохимический анализ антигенного состава белков сыворотки крови выявил в сыворотке волжской севрюги один специфический антиген (в зоне электрофоретической подвижности α_2 -глобулинов), который отсутствует у уральской севрюги и два специфических антигена (в зоне подвижности β_1 -глобулинов), отсутствующие у куринской севрюги. Анализ антигенного контента сыворотки крови куринской севрюги выявил у неё два антигена (в зоне α_2 -глобулинов), которые отсутствуют в сыворотке уральской севрюги. В сыворотке крови уральской севрюги не выявлено специфических антигенов, которые отсутствовали бы у волжской и куринской севрюги. Полученные данные свидетельствуют о том, что популяции севрюги, нерестящиеся в Волге, Урале и Куре, являются генетически и репродуктивно самостоятельными.

2. У рыб яровой расы волжской севрюги обнаружен один антиген, расположенный в зоне электрофоретической подвижности α_2 -глобулинов, который отсутствует у рыб озимой расы. Сравнительное иммунохимическое исследование позволило установить, что выявленный у яровой расы волжской севрюги специфический антиген обнаруживается также у рыб яровой расы уральской и куринской севрюги и отсутствует у рыб озимой расы. Полученные данные свидетельствуют о генетической специфичности и репродуктивной самостоятельности экологических рас каспийской севрюги.

3. Выявленные у севрюги специфические антигены являются хорошими молекулярными маркерами, с помощью которых можно идентифицировать рыб различных популяций. Специфические антигены выявляются у самцов и самок, различных размеров и массы тела, имеющих половые железы на разных стадиях зрелости и обнаруживаются как в речной, так и в морской периоды жизни. Выявленные специфические антигены дают возможность идентифицировать севрюг нерестящихся в Волге, Урале и Куре, а также экологические (сезонные) расы севрюги методами иммунохимического анализа в морской период жизни.

4. Установлено существование у каспийской севрюги локального стада, обитающего в Северном и западной части Среднего Каспия. Изучение с помощью выявленных нами антигенов-маркеров, популяционной принадлежности рыб, составляющих стадо, показало, что оно состоит из особей куринской, волжской и уральской популяций. Основную массу волжской севрюги составляли особи яровой расы.

5. Стадо волжской севрюги, обитающее в Северном и западной части Среднего Каспия (зона ответственности РФ), является репродуктивно самостоятельным, поскольку состоит примерно в равной пропорции, как из самцов, так и самок, имеющих различные размеры, массу тела и половые железы на разных стадиях зрелости. У самок промысловая длина в период исследований в среднем составила 97,0 см. Масса тела – 4,3 кг. Промысловая длина у самцов составила в среднем 95,0 см. Масса тела у самцов в среднем составила 4,1 кг. У самцов доля рыб с созревающими гонадами на стадии зрелости II–III оказалась равной 17,6%, а на III стадии зрелости – 11,8%. Примерно 7,7% самок имели гонады на II–III стадии зрелости и столько же самок имели гонады на III стадии зрелости.

6. Распределение волжской севрюги в море связано с различными абиотическими факторами среды. Зимой 2007–2009 годов в Северном и западной части Среднего Каспия волжская севрюга предпочитала концентрироваться в районах с пониженной соленостью и прозрачностью. Севрюга избегает участков с относительно холодной водой.

Практические рекомендации

Проведенные исследования показали, что у волжской севрюги существует локальное стадо, обитающее в течение всего года в Северном и западной части Среднего Каспия. Полученные результаты позволяют предложить новый в области прикладной экологии популяций принцип искусственного воспроизводства севрюги на волжских рыбоводных заводах. Суть его заключается в том, чтобы работу рыбоводных заводов направить на воспроизводство локального стада волжской севрюги, обитающего на акватории Северного и западной части Среднего Каспия.

На основании полученных данных следует использовать популяционный принцип формирования маточных стад на рыбоводных заводах. Производителей волжской севрюги для формирования или пополнения маточных стад нужно заготавливать осенью в предзимовальный период и ранней весной в Северном Каспии в районах зимовки особей локального стада. Обязательным этапом отбора должна стать идентификация производителей севрюги на популяционную принадлежность с помощью выявленных нами генетических маркеров – антигенов сыворотки крови.

Для контроля использования популяционного принципа при воспроизводстве волжской севрюги рекомендуется проводить генетический мониторинг объектов выращивания на рыбоводных заводах: производителей, ремонтно-маточных стад и выпускаемой в естественную среду обитания молоди севрюги. Популяционный принцип воспроизводства севрюги рекомендуется внести в нормативные документы – инструкции и методические указания, которыми руководствуются рыбоводные заводы в своей деятельности по воспроизводству севрюги.

Материалы диссертационной работы используются в учебных пособиях для подготовки студентов Института рыбного хозяйства, биологии и природопользования АГТУ по курсам «Экология» и «Ихтиология», магистров по направлениям «экологический мониторинг», «гидробиология и ихтиология», «охрана и воспроизводство мировых запасов осетровых», «охрана и рациональное использование

водных биологических ресурсов», «физиология рыб», а также аспирантов по специальностям «экология», «ихтиология».

Результаты работы могут служить методической основой для последующих исследований в области экологии популяций рыб.

Список литературы

1. Абдурахманов, Ю.А. Рыбы пресных вод Азербайджана / Ю.А. Абдурахманов. – Баку: Изд-во АН АзССР, 1962. – 407 с.
2. Абдурахманов, Г.М. Развитие жизненно важных органов осетровых в раннем онтогенезе / Г.М. Абдурахманов, В.Ф. Зайцев, О.В. Ложниченко, Н.Н. Федорова, Э.Ю. Тихонова, И.Н. Лепилина. – М.: Наука, 2006. – 220 с.
3. Аверкина, Р.Ф., Андреева Н.Г., Карташев Н.Н. Иммунологические особенности некоторых чистиковых птиц и их таксономическое значение / Р.Ф. Аверкина, Н.Г. Андреева, Н.Н. Карташев // Зоологический журнал. – 1965. – Т. 44. – Вып. 11. – С. 1690–1700.
4. Айала, Ф. Современная генетика / Ф. Айала, Д. Кайгер; пер. с англ. – М.: Мир, 1987. – Т. 1. – 295 с.
5. Алтуфьев, Ю.В. К вопросу о внутривидовой антигенной дифференциации северокаспийской популяции русского осетра / Ю.В. Алтуфьев // Материалы научной сессии ЦНИОРХ, посвященной 100-летию осетроводства. – Астрахань, 1969. – С. 14–15.
6. Алтуфьев, Ю.В. Печень каспийских осетровых в условиях антропогенного загрязнения среды / Ю.В. Алтуфьев // Экологические морфофункциональные основы адаптации гидробионтов: краткие тез. докл. конф., посвященной 90-летию со дня рождения проф. Н.Л. Гербильского. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1990. – С. 3–5.
7. Алтуфьев, Ю.В. Адаптационные процессы в воспроизводстве каспийских осетровых: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 06.02.01 / Алтуфьев Юрий Владимирович. – Санкт-Петербург; Пушкин: Санкт-Петербургский государственный аграрный университет, 1999. – 74 с.
8. Алтуфьев, Ю.В. Антигенные взаимоотношения сывороточных белков локальных стад северяги Каспийского моря / Ю.В. Алтуфьев, Ж.Г. Умеров // Материалы научной сессии ЦНИОРХ, посвященной 100-летию осетроводства. – Астрахань, 1969. – С. 15–16.

9. Алтуфьев, Ю.В. Влияние работы нижеволжского вододелителя на функциональное состояние воспроизводительной системы мигрирующих к местам нереста осетровых / Ю.В. Алтуфьев, А.В. Дубовская, Н.Н. Шевелева // Осетровое хозяйство водоемов СССР: краткие тез. науч. докл. к предстоящему всесоюз. совещанию. – Астрахань: Изд-во «Волгоградская правда», 1984. – С. 10–12.
10. Алтуфьев, Ю.В. Влияние антропогенных факторов на воспроизводительную и адаптационную способности осетровых / Ю.В. Алтуфьев, А.А. Романов // Рыбные запасы Волго-Каспийского региона и их охрана: тезисы докл. к науч.-практ. конф. – Астрахань: Изд-во ВНИРО, 1989. – С. 65–69.
11. Алтуфьев, Ю.В. Гистопатология поперечнополосатой мышечной ткани и печени каспийских осетровых / Ю.В. Алтуфьев, А.А. Романов, Н.Н. Шевелева // Вопросы ихтиологии. – 1992. – Т. 32. – Вып. 2. – С. 157–169.
12. Алтухов, Ю.П. Об иммуногенетическом подходе к проблеме внутривидовой дифференциации у рыб / Ю.П. Алтухов // Успехи современной генетики. – 1969. – Вып. 2. – С. 161–195.
13. Алтухов, Ю.П. Генетические процессы в популяциях / Ю.П. Алтухов. – М.: Наука, 1989. – 328 с.
14. Алтухов, Ю.П. Внутривидовое генетическое разнообразие: мониторинг и принципы сохранения / Ю.П. Алтухов // Генетика. – 1995. – Т. 31. – № 10. – С. 1333–1357.
15. Алтухов, Ю.П. Природоохранная генетика / Ю.П. Алтухов // Экология в России на рубеже XXI века. – М.: Научный мир, 1999. – С. 9–26.
16. Алтухов, Ю.П. Генетические процессы в популяциях: учебное пособие / Ю.П. Алтухов; отв. ред. Л.А. Животовский. – 3-е изд., перераб. и доп. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. – 431с.
17. Алтухов, Ю.П. Иммуногенетический анализ внутривидовой дифференциации европейского анчоуса, обитающего в Черном и Азовском морях. 2. Элементарные популяции анчоуса и их место в генетико-популяционной структуре

- вида / Ю.П. Алтухов, В.В. Лиманский, А.Н. Паюсова [и др.] // Генетика. – 1969. – Т. 5. – № 5. – С. 81–94.
18. Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России / под ред. Ю.С. Решетникова. – М.: Наука, 1998. – 218 с.
 19. Артюхин, Е.Н. О положении позднего ярового осетра в Волге / Е.Н. Артюхин // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ. – Астрахань: Изд-во «Волга», 1974. – С. 7–9.
 20. Артюхин, Е.Н. Дифференциация популяции персидского осетра и перспективы его заводского разведения на Волге / Е.Н. Артюхин // Биологические основы осетроводства. – М.: Наука, 1983. – С. 54–61.
 21. Артюхин, Е.Н. Осетровые (экология, географическое распространение и филогения) / Е.Н. Артюхин. – СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского гос. ун-та, 2008. – 137 с.
 22. Артюхин, Е.Н. К вопросу о таксономическом ранге осетра р. Риони (бассейн Черного моря) / Е.Н. Артюхин, З.Г. Заркуа // Вопросы ихтиологии. – 1986. – Т. 26. – Вып. 1. – С. 61–67.
 23. Атлас пресноводных рыб России: в 2 т. / под ред. Ю.С. Решетникова. – М.: Наука, 2003. Т. 1. – 379 с.
 24. Бабушкин, Н.А. Осетровые рыбы Каспия / Н.А. Бабушкин, М.П. Борзенко. – М.: Пищепромиздат, 1951. – 67 с.
 25. Баранникова, И.А. Биологическая дифференциация стада волго-каспийского осетра в связи с задачами промышленного воспроизводства в дельте Волги / И.А. Баранникова // Учен. зап. ЛГУ: Серия биол. наук. – 1957. – Т. 44. – № 228. – С. 54–71.
 26. Баранникова, И.А. Функциональные основы миграции рыб / И.А. Баранникова. – Л.: Наука, 1975. – 210с.
 27. Баранникова, И.А. Основные пути развития осетроводства в условиях комплексного использования водных ресурсов / И.А. Баранникова // Биологические основы осетроводства. – М.: Изд-во АН СССР, 1983. – С. 8–21.

28. Баранникова, И.А. Основные черты развития осетрового хозяйства СССР / И.А. Баранникова // Рыбное хозяйство. – 1988. – № 8. – С. 48–51.
29. Баранникова, И.А. Положение с осетровыми сложное, но не безнадежное / И.А. Баранникова, А.Н. Белоусов, С.И. Никоноров, В.С. Малютин // Рыбоводство и рыболовство. – 2001. – № 1. – С. 4–6.
30. Баранникова, И.А. О масштабах разведения осетровых на рыбоводных заводах Волги / И.А. Баранникова, А.Д. Власенко, П.П. Гераскин, А.В. Левин, А.А. Полянинова // Рыбное хозяйство. – 2002. – № 5. – С. 48–50.
31. Берг, Л.С. Рыбы (*Marsipobranchii* и *Pisces*): миноги, акулы и хрящевые рыбы / Л.С. Берг // Фауна России и сопредельных стран. – Санкт-Петербург: Изд-во Императорской академии наук, 1911. – Т. 1. – 337 с.
32. Берг, Л.С. Образ жизни и географические формы севрюги / Л.С. Берг // Природа. – 1928. – № 3. – С. 291–296.
33. Берг, Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран / Л.С. Берг. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – Ч. 1. – 466 с.
34. Берг, Л.С. Яровые и озимые расы у проходных рыб / Л.С. Берг // Очерки по общим вопросам ихтиологии. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – С. 242–260.
35. Бокова, Е.Б. Воспроизводство осетровых рыб в Урало-Каспийском бассейне / Е.Б. Бокова // Научные основы сельскохозяйственного рыбоводства: состояние и перспективы развития: Сборник научных трудов / ВНИИ ирригационного рыбоводства. – М. – 2010. – С. 149–154.
36. Бокова, Е.Б. Инвентаризация нерестилищ осетровых рыб нижнего течения реки Урал / Е.Б. Бокова, Т.Н. Камнева, Т.А. Утеулиев // Состояние и перспективы развития пресноводной аквакультуры: доклады международной научно-практической конференции (Москва, ВВЦ, 5–6 февр., 2013 г.). – М.: Изд-во РГАУ МСХА им. К.А. Тимирязева. – 2013. – С. 131–133.
37. Борзенко, М.П. Севрюга (*Acipenser stellatus* Pal.) / М.П. Борзенко // Бюллетень Всекаспийской научной рыбохозяйственной экспедиции. – 1932. – Вып. 5–6. – С. 77–84.

38. Борзенко, М.П. Каспийская севрюга (систематика, биология и промысел) / М.П. Борзенко // Известия Азербайджанской научно-исследовательской рыбохозяйственной станции. – 1942. – Вып. 7. – С. 3–114.
39. Борзенко, М.П. Современное состояние запасов и промысла осетровых в Азербайджане и пути его рационализации / М.П. Борзенко. – М.: Изд-во журнала «Рыбное хозяйство», 1961. – 37 с.
40. Борзенко, М.П. Современное состояние и прогноз изменений запасов севрюги в Каспийском море при зарегулированном стоке / М.П. Борзенко // Труды ВНИРО. – М.: Изд-во ВНИРО, 1964. – Т. 52. – С. 259–286.
41. Бородин, Н.А. Отчет об экскурсии с зоологической целью летом 1895 года на крейсере «Уралец» в северной части Каспийского моря / Н.А. Бородин // Вестник рыбопромышленности. – 1897. – Т. 12. – № 1. – С. 1–31.
42. Васильев, В.П. Эволюционная кариология рыб / В.П. Васильев. – М.: Наука, 1985. – 300 с.
43. Васильев, А.С. Гетерогенность, полиморфизм и функциональные свойства гемоглобинов рыб: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.10 / Васильев Алексей Станиславович. – Петрозаводск, 1999. – 41 с.
44. Васнецов, В.В. Происхождение нерестовых миграций проходных рыб / В.В. Васнецов // Очерки по общим вопросам ихтиологии. – М.;Л: Изд-во АН СССР, 1953. – С. 227–241.
45. Вещев, П.В. Эффективность естественного размножения севрюги *Acipenser stellatus* Pallas в условиях зарегулированного стока Волги / П.В. Вещев // Вопросы ихтиологии. – 1991. – Т. 31. – Вып. 2. – С. 222–227.
46. Вещев, П.В. Экологические и рыбоохранные основы естественного воспроизводства севрюги в Нижней Волге в современных условиях: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10 / Вещев Павел Васильевич. – Астрахань, 1998. – 26 с.
47. Вещев, П.В. Эффективность естественного воспроизводства осетровых в низовьях Волги в современных условиях / П.В. Вещев, Г.И. Гутенева, Р.С. Муханова // Экология. – 2012. – № 2. – С. 123–128.

48. Владимиров, В.И. К биологической классификации рыб: проходные и полупроходные / В.И. Владимиров // Зоологический журнал. – 1957. – Т. 34. – Вып. 8. – С. 1121–1125.
49. Власенко, А.Д. Биологические основы воспроизводства осетровых в зарегулированной Волге и Кубани: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10 / Власенко Анатолий Данилович. – М.: ВНИРО, 1982. – 25 с.
50. Власенко, А.Д. Оценка состояния запасов каспийских осетровых и прогноз их вылова на 2004 г. / А.Д. Власенко, А.В. Левин, В.М. Распопов [и др.] // Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2002г. – Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2003. – С. 161–174.
51. Власенко, А.Д. Оценка запасов и рекомендации по совершенствованию методики определения ОДУ северокаспийской севрюги / А.Д. Власенко, Г.Ф. Зыкова, А.А. Попова [и др.] // Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2005 г. – Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2006. – С. 195–206.
52. Вязов, О.Е. Иммунология эмбриогенеза / О.Е. Вязов. – М.: Медгиз, 1962. – 328 с.
53. Гераскин, П.П. Видоспецифичность фракционного состава гемоглобина крови осетровых рыб и динамика его формирования в раннем онтогенезе: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10 / Гераскин Петр Петрович. – Севастополь, 1977. – 18 с.
54. Гераскин, П.П. Нарушение обмена веществ у русского осетра в современных условиях Волго-Каспия / П.П. Гераскин // Осетровое хозяйство водоемов СССР: краткие тез. науч. докл. к предстоящ. всесоюз. совещ. – Астрахань: Изд-во «Волгоградская правда», 1989. – Ч. I. – С. 60–62.
55. Гераскин, П.П. Функциональные особенности реакции каспийских осетровых на загрязнение среды обитания / П.П. Гераскин // Первый конгресс ихтиологов России: тез. докл. – М: Изд-во ВНИРО, 1997. – С. 413.

56. Гераскин, П.П. Влияние загрязнений Каспийского моря на физиологическое состояние осетровых рыб / П.П. Гераскин // Известия Самарского научного центра РАН. – 2006. – Т. 8. – № 1. – С. 273–282.
57. Гераскин, П.П. Видоспецифичность фракционного состава гемоглобина крови осетровых рыб / П.П. Гераскин, В.И. Лукьяненко // Журнал общей биологии. – 1972. – Т. 38. – № 4. – С. 478–483.
58. Гераскин, П.П. Влияние загрязнения Северного Каспия на интенсивность перекисного окисления липидов и активность цитохромоксидазы печени и мышц осетровых рыб / П.П. Гераскин, Г.Ф. Металлов, В.П. Аксенов, М.Л. Галактионова // Вестник АГТУ: Серия Рыбное хозяйство. – 2010. – № 2. – С. 88–98.
59. Гербильский, Н.Л. Биологические группы куринаго осетра (*Acipenser gueldenstaedti persicus* Borodin) и основание для их заводского воспроизводства / Н.Л. Гербильский // Доклады АН СССР. – 1950. – Т. 71. – № 4. – С. 785–788.
60. Гербильский, Н.Л. Внутривидовые биологические группы осетровых и их значение для познания развития осетроводства в связи с гидростроительством / Н.Л. Гербильский // Труды всесоюз. конф. по вопросам рыбн. х-ва. – М.: Изд-во АН СССР, 1953. – С. 291–300.
61. Гербильский, Н.Л. Пути развития внутривидовой биологической дифференциации, типы анадромных мигрантов и вопрос о миграционном импульсе у осетровых / Н.Л. Гербильский // Учен. зап. ЛГУ: Серия биол. наук. – 1957. – Т. 44. – № 228. – С. 11–32.
62. Гербильский, Н.Л. Теория биологического прогресса осетровых и её применение в практике осетрового хозяйства / Н.Л. Гербильский // Учен. зап. ЛГУ: Серия биол. наук. – 1962. – Т. 48. – № 311. – С. 5–18.
63. Гербильский, Н.Л. Теория биологического прогресса и её использование в рыбном хозяйстве / Н.Л. Гербильский // Теоретические основы рыбоводства. – М.: Наука, 1965 а. – С. 77–84.

64. Гербильский, Н.Л. Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения рыб / Н.Л. Гербильский // Биологическое значение и функциональная детерминация миграционного поведения животных. – М.;Л.: Наука, 1965 б. – С. 23–31.
65. Гербильский, Н.Л. Сложные формы поведения как элемент видовых адаптаций / Н.Л. Гербильский // Сложные формы поведения. – М.: Наука, 1965 в. – С. 291–300.
66. Гербильский, Н.Л. Изучение функциональных основ внутривидовой эволюции в связи с проблемой численности и ареала в рыбном хозяйстве / Н.Л. Гербильский // Вестник ЛГУ. – 1967. – № 15 (3). – С. 5–21.
67. Гербильский, Н.Л. Теория биологического прогресса осетровых и её применение в практике осетрового хозяйства / Н.Л. Гербильский // Осетровые и проблемы осетрового хозяйства. – М.: Пищевая промышленность, 1972. – С. 101–111.
68. Гербильский, Н.Л. Научные основы, направления развития и районирование осетрового хозяйства в водоемах СССР / Н.Л. Гербильский, А.И. Исаев // Осетровое хозяйство в водоемах СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 5–18.
69. Гинзбург, А.С. Развитие осетровых рыб (созревание яиц, оплодотворение и эмбриогенез) / А.С. Гинзбург, Т.А. Детлаф. – М.: Наука, 1969. – 134 с.
70. Городничий, А.Е. Некоторые черты биологии молоди осетровых рыб реки Дона в условиях зарегулированного стока / А.Е. Городничий // Зоологический журнал. – 1955. – Т. 34. – Вып. 6. – С. 1326–1333.
71. Грабар, П. Иммуноэлектрофоретический анализ: применение для исследования биологических жидкостей человека; пер с фр. / П. Грабар, П. Буртэн. – М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1963. – 207 с.
72. Гримм, О.А. Каспийско-Волжское рыболовство / О.А. Гримм. – Санкт-Петербург, 1898. – 136 с.
73. Гусев, А.И. Микрометод преципитации в агаре / А.И. Гусев // Иммунохимический анализ. – М.: Медицина, 1968. – С. 99–119.

74. Державин, А.Н. Севрюга (*Acipenser stellatus* Pallas), биологический очерк / А.Н. Державин // Известия Бакинской ихтиологической лаборатории. – Баку. – 1922. – Т. 1. – 369 с.
75. Державин, А.Н. Воспроизводство запасов осетровых рыб / А.Н. Державин. – Баку: Изд-во АН Азерб. ССР, 1947. – 248 с.
76. Детлаф, Т.А. Температурно-временные закономерности развития пойкило-термных животных / Т.А. Детлаф. – М. – Наука, 2001. – 211 с.
77. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях: под ред. Ю.П. Алтухова. – М.: Наука, 2004. – 619 с.
78. Довгопол, Г.Ф. Анализ качественной структуры нерестового стада севрюги и формирование её запасов по материалам 1976–1980 гг. / Г.Ф. Довгопол // Рациональные основы ведения осетрового хозяйства: тез. докл. научно-практической конф. – Волгоград: Изд-во «Волгоградская правда», 1981. – С. 70–71.
79. Довгопол, Г.Ф. Репродуктивная способность нерестовой части популяции волжской севрюги *Acipenser stellatus* / Г.Ф. Довгопол // «Нейроэндокринология-2005»: тез. докл. VII всероссийской конф. – СПб: Аграф, 2005. – С. 63–65.
80. Довгопол, Г.Ф. Анализ динамики анадромной миграции и качественной структуры севрюги в многолетнем аспекте (2006–2010 гг.) / Г.Ф. Довгопол // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов: материалы докладов 1 всероссийской конференции с международным участием, п. Борок, 12–16 сент., 2011 г. – М.: Акварос. – 2011. – Т. 1. – С. 205–211.
81. Довгопол, Г.Ф. О причинах снижения нерестовой части популяции волжской севрюги / Г.Ф. Довгопол, Т.В. Озерянская // Экосистемы морей России в условиях антропогенного пресса. – Астрахань, 1994. – С. 76–77.
82. Довгопол, Г.Ф. Оценка состояния запасов нерестовой части популяции волжской севрюги (*Acipenser stellatus*) / Г.Ф. Довгопол, Т.В. Озерянская // Современные проблемы биологических ресурсов Каспийского моря: материалы междунар. конф., посвященной 90-летию юбилею Азербайджанского науч-

- но-исследовательского института рыбного хозяйства. – Баку, 2003. – С. 362–364.
83. Довгопол, Г.Ф. Рост себрюги при незначительной амплитуде колебаний объемов воспроизводства / Г.Ф. Довгопол, П.В. Вещев, Т.В. Озерянская // Осетровые на рубеже XXI века: тез. докл. междунар. конф. – Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2000. – С. 48–49.
84. Евгеньева, Т.П. Патология мышечной ткани осетровых рыб / Т.П. Евгеньева. – М.: ИПЭЭ РАН, 2000. – 102 с.
85. Жуков-Вережников, Н.Н. Илья Ильич Мечников и биологические основы иммунологии / Н.Н. Жуков-Вережников // Успехи современной биологии. – 1944. – Т. 18. – Вып. 1. – С. 93–104.
86. Жуков-Вережников, Н.Н. Проблема специфичности антигенов / Н.Н. Жуков-Вережников // Вестник АМН СССР. – 1974. – № 1. – С. 18–26.
87. Журавлева, О.Л. Характеристика нерестовой части популяции русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt в условиях зарегулированного стока Волги: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10 / Журавлева Ольга Леонтьевна. – М.: ВНИРО, 2000. – 25 с.
88. Зайцев, В.Ф. Биомониторинг загрязнения тяжелыми металлами производителей себрюги / В.Ф. Зайцев, Н.Н. Федорова, В.Н. Крючков, Ю.В. Горден // Труды международного форума по проблемам науки, техники и образования; под ред. В.П. Савиных, В.В. Вишневого. – М.: Академия наук о Земле, 1997. – Вып. 1. – С. 130–132.
89. Зайцев, В.Ф. К оценке экологической обстановки на нерестилищах осетровых / В.Ф. Зайцев, В.Н. Крючков, А.А. Романов, И.Н. Лепилина, О.В. Ложниченко, Ю.В. Горден // Эколого-биологические проблемы Волжского бассейна и Северного Прикаспия: материалы российской научной конф. – Астрахань: Изд-во АГТУ, 1998. – С. 74.
90. Зайцев, В.Ф. Экологический мониторинг Каспийского моря в Российской Федерации / В.Ф. Зайцев, С.К. Монахов, А.А. Курапов // Вестник АГТУ: Серия Рыбное хозяйство. – 2008. – № 61 (74). – С. 195–199.

91. Захаров, С.С. Характеристика нерестовой части популяции севрюги р. Урал / С.С. Захаров, В.П. Пащенко, Р.Б. Исламгазиева // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ по результатам работы в 9-й пятилетке (1971–1975 гг.). – Гурьев: Облтипография, 1976. – С. 17–19.
92. Захарян, Г.Б. Естественное размножение осетровых семейства *Acipenseridae* в условиях зарегулированной Куры / Г.Б. Захарян // Вопросы ихтиологии. – 1972. – Т. 12. – Вып. 2. – С. 282–290.
93. Захарян, Г.Б. Естественное размножение осетровых в условиях зарегулированной Куры: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10 / Захарян Геворг Багдасарович. – Баку: Институт зоологии АН Азерб. ССР, 1973. – 22 с.
94. Земков, Г.В. Морфофункциональные критерии толерантности рыб при кумулятивном токсикозе: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.16 / Земков Герман Вениаминович. – Астрахань: Астраханский гос. у-т, 2003. – 42 с.
95. Земков, Г.В. Развитие морфофункциональных нарушений в печени карпа под влиянием возрастающих концентраций меди / Г.В. Земков, Г.Ф. Журавлева, Н.Н. Федорова // Экологические проблемы Волги: тез. докл. регион. конф. – Саратов, 1989. – Ч. II. – С. 115–116.
96. Зильбер, Л. А. Вирусология и иммунология рака / Л.А. Зильбер, Г.И. Абелев. – М.: Гос. изд-во медицинской литературы, 1962. – 457 с.
97. Зиничев, В.В. Теория и практика сохранения биоразнообразия при разведении тихоокеанских лососей / В.В. Зиничев, В.Н. Леман, Л.А. Животовский, Г.А. Ставенко. – М.: Изд-во ВНИРО, 2012. – 240 с.
98. Зыкова, Г.Ф. Распределение и численность севрюги в Каспийском море в современный период / Г.Ф. Зыкова, И.В. Коноплева // Рыбное хозяйство. – 2012. – № 1. – С. 46–52.
99. Иванов, В.П. Биологические ресурсы Каспийского моря / В.П. Иванов. – Астрахань: Изд-во КаспНИРХа, 2000. – 100 с.
100. Иванов, В.П. Рыбное хозяйство Каспийского бассейна (Белая книга) / В.П. Иванов, А.Ю. Мажник. – М.: ТОО «Журнал «Рыбное хозяйство», 1997. – 40 с.

101. Иванов, В.П. Рыбы Каспийского моря (систематика, биология, промысел) / В.П. Иванов, Г.В. Комарова. – Астрахань: Изд-во АГТУ, 2008. – 224 с.
102. Иванов, В.П. Рыбы Каспийского моря (систематика, биология, промысел) / В.П. Иванов, Г.В. Комарова. – 2-е изд., перераб. и доп. – Астрахань: Изд-во АГТУ, 2012. – 256с.
103. Иммунологические методы; пер. с нем.; под ред. Х. Фримеля. – М.: Мир, 1979. – 518 с.
104. Инструкция по искусственному разведению осетровых рыб (для сотрудников рыбоводной организации Волго-Каспийского района). – Астрахань: Издание Политического Отдела, 1919. – 21с.
105. Инструкция по разведению молоди осетровых в дельте Волги. – Астрахань: Издание ЦНИОРХ, 1970. – 32с.
106. Казанский, Б.Н. Новые данные о рыбоводном освоении куринского осетра и севрюги / Б.Н. Казанский // Рыбное хозяйство. – 1951. – № 1. – С. 31–36.
107. Казанский, Б.Н. Рационализация куриноосетроводства на основе анализа внутривидовых биологических групп / Б.Н. Казанский // Учен. зап. ЛГУ: Серия биол. наук. – 1957. – Вып. 44. – № 228. – Ч. 1. – С. 33–53.
108. Казанский, Б.Н. Экспериментальный анализ сезонности размножения осетровых Волги в связи с явлением внутривидовой биологической разнокачественности / Б.Н. Казанский // Учен. зап. ЛГУ: Серия биол. наук. – 1962. – Вып. 47. – № 311. – С. 19–45.
109. Казанский, Б.Н. Закономерности гаметогенеза и экологическая пластичность размножения рыб / Б.Н. Казанский // Экологическая пластичность половых циклов и размножение рыб. – Л.: Наука, 1975. – С. 3–32.
110. Казанчев, Е.Н. Рыбы Каспийского моря: определитель / Е.Н. Казанчев. – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1981. – 168 с.
111. Каратаева, Б.Б. Антигенный состав сывороточных белков у двух аллопатрических популяций шипа / Б.Б. Каратаева // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ. – Астрахань: Изд-во «Волга», 1973. – С. 40–41.

112. Каратаева, Б.Б. Иммунохимическое выявление сезонных рас русского осетра в морской период жизни / Б.Б. Каратаева // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ. – Астрахань: Изд-во «Волга», 1974 а. – С. 56–57.
113. Каратаева, Б.Б. Процентное соотношение сезонных рас русского осетра в нижнем бьефе Волгоградского гидроузла / Б.Б. Каратаева // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ. – Астрахань: Изд-во «Волга», 1974 б. – С. 57–58.
114. Каратаева, Б.Б. Антигенная дифференциация сывороточных белков сезонных рас каспийских осетровых: автореф. ... дис. канд. биол. наук: 03.00.10 / Каратаева Бася Борисовна – Севастополь: Институт биологии южных морей АН УССР, 1977. – 20 с.
115. Каратаева, Б.Б. Материалы к определению популяционной структуры каспийской белуги / Б.Б. Каратаева, В.И. Лукьяненко, А.А. Терентьев // Материалы к объединенной научной сессии ЦНИОРХ и АзНИИРХ. – Астрахань: Изд-во «Волга», 1971. – С. 37–39.
116. Каратаева, Б.Б. Внутрипопуляционная антигенная дифференциация сывороточных белков каспийского шипа / Б.Б. Каратаева, А.И. Суриаль // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ. – Астрахань: Изд-во «Волга», 1973. – С. 42–43.
117. Каратаева, Б.Б. Динамика хода сезонных рас русского осетра в дельте Волги, по данным иммунохимического исследования / Б.Б. Каратаева, В.И. Лукьяненко, А.А. Терентьев // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ. – Астрахань: Изд-во «Волга», 1974. – С. 58–59.
118. Катунин, Д.Н. Эколого-токсикологическая характеристика Волго-Каспийского бассейна в современных условиях / Д.Н. Катунин, Т.Ф. Курочкина, Б.М. Нашибулина [и др.] // Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2000 г. – Астрахань: Изд-во КаспНИРХа, 2001. – С. 52–69.
119. Катунин, Д.Н. Ихтиотоксикологический мониторинг экосистемы Каспия / Д.Н. Катунин, С.Н. Егоров, О.Н. Рылина [и др.] // Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2003 г. – Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2004. – С. 81–91.

120. Кирпичников, В.С. Генетика и селекция рыб / В.С. Кирпичников. – Л.: Наука, 1987. – 520 с.
121. Кожин, Н.И. Осетровые СССР и их воспроизводство / Н.И. Кожин // Труды ВНИРО, 1964. – Т. 52. – Сборник 1: Осетровые южных морей Советского Союза (биология, промысел, воспроизводство). – 1964. – С. 21–55.
122. Кожин, Н.И. Биотехника разведения осетровых и принципиальная схема осетрового рыбоводного завода / Н.И. Кожин, Н.Л. Гербильский, Б.Н. Казанский // Осетровое хозяйство в водоемах СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 29–34.
123. Козловский, Д.А. О миграционном инстинкте у рыб / Д.А. Козловский // Зоологический журнал. – 1956. – Т. 35. – Вып. 2. – С. 266–274.
124. Коноплева, И.В. Распределение русского осетра в Каспийском море за период 2007–2012 гг. / И.В. Коноплева // Биоразнообразие наземных и водных животных и зооресурсы: материалы 1 всероссийской научной интернет-конференции (Казань, 12 февр., 2013 г.). – 2013. – С. 90–93.
125. Конюхов, Б.В. Изменение антигенных свойств тканей животных в онтогенезе / Б.В. Конюхов // Успехи современной биологии. – 1958. – Т. 44. – Вып 1. – С. 97–113.
126. Комов, В.Т. Причины и последствия антропогенного закисления озер: курс лекций / В.Т. Комов; отв. ред. А.В.Крылов. – Нижний Новгород: Изд-во Вектор-Тис, 2007. – 112 с.
127. Коробочкина, З.С. Основные этапы развития промысла осетровых в Каспийском бассейне / З.С. Коробочкина // Труды ВНИРО, 1964. – Т. 52. – Сб. 1. – С. 59–86.
128. Коробочкина, З.С. Распределение осетра и севрюги в Северном Каспии в зависимости от водности года / З.С. Коробочкина // Труды ВНИРО, 1970. – Т. 74. – С. 125–133.
129. Корочкин, Л.И. Генетика изоферментов / Л.И. Корочкин, О.Л. Серов, А.И. Пудовкин [и др.]. – М.: Наука, 1977. – 278 с.

130. Красиков, Е.В. Распределение и динамика относительной численности каспийского осетра по результатам траловых съемок 1981–1985 гг. / Е.В. Красиков // Формирование запасов осетровых в условиях комплексного использования водных ресурсов: краткие тез. науч. докл. – Астрахань, 1986. – С. 154–156.
131. Красиков, Е.В. Распределение и динамика численности осетровых в Каспийском море по результатам исследований в 1991–1995 годах / Е.В. Красиков, А.А. Федин // Состояние и перспективы научно-практических разработок в области марикультуры: материалы совещания. – М.: Изд-во ВНИРО, 1996. – С. 138–142.
132. Краюшкина, Л.С. Функциональная сформированность осморегуляторной системы молоди осетровых в зависимости от размеров и возраста / Л.С. Краюшкина // Биологические основы осетроводства. – М.: Наука, 1983. – С. 158–166.
133. Крыжановский, С.Г. Экологические группы рыб и закономерности их развития / С.Г. Крыжановский // Известия ТИНРО, 1948. – № 27. – С. 3–114.
134. Крючков, В.Н. Распределение белуги в Каспийском море в 1985 году / В.Н. Крючков // Формирование запасов осетровых в условиях комплексного использования водных ресурсов: краткие тез. науч. докл. – Астрахань, 1986. – С. 162–164.
135. Крючков, В.Н. Характер патоморфологических изменений внутренних органов некоторых видов рыб дельты Волги / В.Н. Крючков, Н.Н. Федорова, В.Ф. Зайцев, М.С. Хади // Состояние, изучение и сохранение природных комплексов Астраханского биосферного заповедника в условиях повышения уровня Каспийского моря и усиливающейся антропогенной нагрузки: тез. докл. юбилейной науч. конф., посвященной 80-летию Астраханского заповедника. – Астрахань: Изд-во ООО «ЦНТЭП», 1999. – С. 43–45.
136. Крючков, В.Н. Морфология органов и тканей водных животных / В.Н. Крючков, Г.М. Абдурахманов, Н.Н. Федорова. – М.: Наука, 2004. – 144 с.

137. Кузьмин, Е.В. Расслоение мышечной ткани у осетровых Волго-Каспийского бассейна в 1988–1990 годах / Е.В. Кузьмин // Физиолого-биохимический статус волго-каспийских осетровых в норме и при расслоении мышечной ткани (кумулятивный политоксикоз). – Рыбинск, 1990. – С. 75–82.
138. Лагунова, В.С. Динамика ската молоди осетра и севрюги в зависимости от гидрологических условий р. Волги / В.С. Лагунова // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР: тез. и рефераты II всесоюз. совещ. 26 февраля–2 марта 1979 года. – Астрахань: Изд-во «Волга», 1979. – С. 127–129.
139. Лагунова, В.С. Экологические аспекты эффективности воспроизводства молоди осетровых в Волге в современных условиях / В.С. Лагунова // Экология молоди и проблемы воспроизводства каспийских рыб. – М.: Изд-во ВНИРО, 2001. – С. 157–180.
140. Левонтин, Р.К. Адаптация // Эволюция; пер. с англ. / Р.К. Левонтин. – М.: Мир, 1981. – С. 241–264.
141. Легеза, М.И. Закономерности распределения и формирования численности осетровых рыб в Каспийском море: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.10 / Легеза Мария Иосифовна. – Баку: Калининград. тех. ин-т рыбн. промышл. и х-ва, 1969. – 34 с.
142. Легеза, М.И. Количественное распределение осетровых (сем. *Acipenseridae*) в Каспийском море / М.И. Легеза // Труды ЦНИОРХ. – 1970. – Т. 2. – С. 57–63.
143. Легеза, М.И. Распределение осетровых рыб в Каспии / М.И. Легеза // Вопросы ихтиологии. – 1973. – Т. 13. – Вып. 6 (83). – С. 1008–1015.
144. Лепилина, И.Н., Сафаралиев И.А., Коноплева И.В. Распределение и структура осетровых рыб в Каспийском море и состояние их мезонефроса / И.Н. Лепилина, И.А. Сафаралиев, И.В. Коноплева // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2011. – № 5. – С. 96–101.
145. Ли, Ч. Введение в популяционную генетику; пер. с англ. / Ч. Ли. – М.: Мир, 1978. – 560 с.

146. Лиманский, В.В. Иммунологический анализ внутривидовой дифференциации азово-черноморского анчоуса: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10 / Лиманский Владимир Викторович. – М.: МГУ, 1969. – 23 с.
147. Лукьяненко, В.И. Севрюга – самостоятельный монотипический род семейства осетровых / В.И. Лукьяненко // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР: тез. и рефераты II всесоюз. совещания 26 февраля – 2 марта 1979 года. – Астрахань: Изд-во «Волга», 1979. – С. 138–140.
148. Лукьяненко, В.И. Влияние загрязнения на условия обитания, нагула и воспроизводство волго-каспийских осетровых / В.И. Лукьяненко // Осетровое хозяйство в водоемах СССР: краткие тез. научн. докл. к предстоящему всесоюз. совещ. – Астрахань: Изд-во «Волга», 1989. – Ч. 1. – С. 198–202.
149. Лукьяненко, В.И. Влияние многофакторного антропогенного пресса на условия обитания, воспроизводство, численность и уловы осетровых рыб / В.И. Лукьяненко // Физиолого-биохимический статус волго-каспийских осетровых в норме и при расслоении мышечной ткани (кумулятивный политоксикоз). – Рыбинск: ИБВВ АН СССР, 1990. – С. 25–44.
150. Лукьяненко, В.И. Опыт применения метода анафилаксии с десенсибилизацией для выявления межвидовой и внутривидовой антигенной дифференциации у рыб / В.И. Лукьяненко, А.А. Терентьев // Доклады АН СССР. – 1966. – Т. 169. – № 1. – С. 217–219.
151. Лукьяненко, В.И. Иммунохимический анализ внутривидовой дифференциации осетровых Каспия / В.И. Лукьяненко, С.И. Седов // Известия АН СССР: Серия биологическая. – 1967 а. – № 1. – С. 133–136.
152. Лукьяненко, В.И. Иммунохимический анализ межвидовой дифференциации сывороточных белков на примере осетровых рыб рода *Acipenser* / В.И. Лукьяненко, С.И. Седов // Доклады АН СССР. – 1967 б. – Т. 173. – № 3. – С. 696–698.
153. Лукьяненко, В.И. Новые данные по антигенной дифференциации сывороточных белков днепровского и дунайского осетров / В.И. Лукьяненко, Ю.В. Ал-

- туфьев, Ж.Г. Умеров // Материалы научной сессии ЦНИОРХ, посвященной 100-летию осетроводства. – Астрахань, 1969. – С. 110–111.
154. Лукьяненко, В.И. Антигенные особенности сывороточных белков трех видов рода *Acipenser* / В.И. Лукьяненко, Ж.Г. Умеров, Ю.В. Алтуфьев // Известия АН СССР: Серия биологическая. – 1970. – № 1. – С. 148–150.
155. Лукьяненко, В.И. Особенности антигенного состава сывороточных белков трех аллопатрических популяций русского осетра / В.И. Лукьяненко, Ж.Г. Умеров // Журнал общей биологии. – 1971. – Т. 32. – № 4. – С. 467–479.
156. Лукьяненко, В. И. Иммуногенетическая специфичность сезонных рас русского осетра / В.И. Лукьяненко, Б.Б. Каратаева, А.А. Терентьев // Доклады АН СССР. – 1973. – Т. 213. – № 2. – С. 458–461.
157. Лукьяненко, В.И. Южнокаспийский осетр – самостоятельный вид рода *Acipenser* / В.И. Лукьяненко, Ж.Г. Умеров, Б.Б. Каратаева // Известия АН СССР: Серия биологическая. – 1974. – № 5. – С. 736–739.
158. Лукьяненко, В.И. О родовой принадлежности стерляди и шипа / В.И. Лукьяненко, П.П. Гераскин // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР: тез. и рефераты II всесоюз. совещ. 26 февраля – 2 марта 1979 года. – Астрахань: Изд-во «Волга», 1979. – С. 140–142.
159. Лукьяненко, В.И. Внутрипопуляционная антигенная дифференциация сывороточных белков севрюги из Северного Каспия / В.И. Лукьяненко, Ю.Н. Переварюха // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 1985 а. – Т. XXI. – № 2. – С. 126–129.
160. Лукьяненко, В.И. Анализ захода волжской севрюги в реку Урал иммунохимическим методом / В.И. Лукьяненко, Ю.Н. Переварюха // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 1985 б. – Т. XXI. – № 3. – С. 308–311.
161. Лукьяненко, В.И. Сезонные расы волго-каспийских осетровых рыб / В.И. Лукьяненко, Б.Б. Каратаева И.Н. Камшилин. – Андропов: Изд-во Института биологии внутренних вод АН СССР, 1988. – 192 с.
162. Магерамов, Ч.М. Появление волжского осетра в р. Куре / Ч.М. Магерамов // Осетровые и проблемы осетрового хозяйства: Сборник, посвященный науч-

- ной деятельности проф. Н.Л. Гербильского; под ред. Ю.Ю. Марти, И.А. Баранниковой. – М.: Пищевая промышленность, 1972. – С. 289–293.
163. Маилян, Р.А. Естественные нерестилища и скат молоди куринских осетровых / Р.А. Маилян, А.А. Махмудбеков // Осетровые СССР и их воспроизводство: Труды ЦНИОРХ. – 1970. – Т. II. – С. 95–104.
164. Майр, Э. Популяции, виды и эволюция; пер. с англ. / Э. Майр. – М.: Мир, 1974. – 460 с.
165. Марти, Ю.Ю. Систематика и биология русского осетра Кавказского побережья Черного моря / Ю.Ю. Марти // Зоологический журнал. – 1940. – Т. 19. – Вып. 6. – С. 865–872.
166. Маурер, Г. Диск-электрофорез: Теория и практика электрофореза в полиакриламидном геле; пер. с нем. / Г. Маурер; под ред. Е.Д. Левина. – М.: Мир, 1971. – 247 с.
167. Металлов, Г.Ф. Физиолого-биохимическая оценка состояния русского осетра в современных условиях Волго-Каспия / Г.Ф. Металлов, П.П. Гераскин, Г.К. Шелухин, В.П. Аксенов // Физиолого-биохимический статус волго-каспийских осетровых в норме и при расслоении мышечной ткани (кумулятивный политоксикоз). – Рыбинск: ИБВВ АН СССР, 1990. – С. 181–187.
168. Металлов, Г.Ф. Физиолого-биохимические механизмы эколого-адаптационной пластичности осморегулирующей системы осетровых рыб / Г.Ф. Металлов, С.В. Пономарев, В.П. Аксенов, П.П. Гераскин. – Астрахань: Изд-во АГТУ, 2010. – 192 с.
169. Методические рекомендации по товарному выращиванию осетровых в водоемах Волго-Каспийского региона (биологическое обоснование, биотехнология и бионормативы). – Астрахань: КаспНИРХ, 1990. – 38с.
170. Мехтиев, А.Ш. Техногенное загрязнение Каспийского моря / А.Ш. Мехтиев, А.К. Гюль. – Баку: «Элм», 2006. – 180 с.
171. Митрофанов, В.П. Рыбы Казахстана Митрофанов, Г.М. Дукравец, Н.Е. Песериди [и др.]. – Алма-Ата: Наука, 1986. – Т. 1. – 272 с.

172. Мухтаров, А.К. Оценка и анализ питания молоди осетровых рыб реки Урал / А.К. Мухтаров, А.Ш. Канбетов, Г.Т. Захарьяева, Г.Г. Жунусова // Инновационное развитие в экономике, социологии, образовании, юриспруденции, управления проектами, медицине, экологии: сборник научных статей по итогам международной научно-практической конференции, 23–24 нояб., 2012 г., Санкт-Петербург. – СПб.: Изд-во «КультИнформПресс». – 2012. – С. 88–93.
173. Национальная стратегия сохранения биоразнообразия. – М.: Российская Академия Наук: Министерство природных ресурсов Российской Федерации, 2001. – 76 с.
174. Неваленный, А.Н. Функциональная организация и адаптивная регуляция процессов пищеварения у рыб в различных экологических условиях: автореф. дис. докт. ... биол. наук: 14.00.17 / Неваленный Александр Николаевич. – М.: РУДН им. П. Лумумбы, 1996 – 35 с.
175. Нельсон, Джозеф С. Рыбы мировой фауны; пер. с англ. Н.Г. Богуцкой; / Джозеф С. Нельсон; науч. ред. А.М. Насека, А.С. Герд. – Изд. 4-е перераб. – М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2009. – 880с.
176. Никольский, Г.В. Частная ихтиология / Г.В. Никольский. М.: «Высшая школа», 1971. – 472 с.
177. Никольский, Г.В. Экология рыб / Г.В. Никольский. – М.: Высшая школа, 1974. – 367 с.
178. Николукин, Н.Н. Некоторые вопросы цитогенетики, гибридизации и систематики осетровых рыб / Н.Н. Николукин // Генетика. – 1966. – № 5. – С. 25–27.
179. Никулина, Д.М. Практическое освоение иммунохимических методов: методические рекомендации / Д.М. Никулина. – Астрахань, 1991. – 36 с.
180. Новикова, А.С. Эффективность размножения белуги в годы различной водности р. Волги / А.С. Новикова // Осетровое хозяйство водоемов СССР: краткие тез. науч. докл. к предстоящему всесоюз. совещ. – Астрахань: Изд-во «Волга», 1989. – Ч. 1. – С. 234–235.

181. Нормативно-методические указания по технологии формирования ремонтно-маточных стад осетровых рыб в садках. – Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2005. – 34с.
182. Об охране окружающей среды: [федеральный закон Российской Федерации от 10.01. 2002 г № 7-ФЗ: принят Гос. Думой 20 дек. 2002 г: одобрен Советом Федераций 26 дек., 2002 г.] // Российская газета. – 2002. – 12 янв. – № 6.
183. Павлов, Д.С. Стратегия размножения рыб и динамика популяций / Д.С. Павлов // Актуальные проблемы современной ихтиологии. – М.: КМК, 2010. – С. 217–240.
184. Павлов, Д.С. Биоразнообразие, биоресурсы и природопользование / Д.С. Павлов // Актуальные вопросы рационального использования водных биологических ресурсов: материалы первой научной школы молодых ученых и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, посвященной 100-летию со дня рождения проф. П.А. Моисеева (Звенигород, 15–19 апреля 2013 г). – М.: Изд-во ВНИРО, 2013. – С. 245–247.
185. Павлов, Д.С. Покатная миграция рыб через плотины ГЭС / Д.С. Павлов, А.И. Лупандин, В.В. Костин. – М.: Наука, 1999. – 256 с.
186. Павлов, Д.С. Экологоцентрическая концепция природопользования / Д.С. Павлов, Б.Р. Стриганова, Е.Н. Букварева // Вестник РАН. – 2010. – Т. 80. – № 2. – С. 131–140.
187. Паллас, П.С. Севрюга или шеврига (*Acipenser stellatus*) // Путешествие по разным провинциям Российской империи; пер. с нем. Ф. Томанского / П.С. Паллас. – Санкт-Петербург: Императорская академия наук. – 1809. – Ч. 1. – Прибавление. Краткое описание животным и растениям, изысканным в 1768 и 1769 гг. – С. 16–18.
188. Пальгуй, В.А. Распределение и численность севрюги в Каспийском море в 1983–1985 гг. / В.А. Пальгуй // Формирование запасов осетровых в условиях комплексного использования водных ресурсов: краткие тез. науч. докл. – Астрахань, 1986. – С. 255–257.

189. Переварюха, Ю.Н. Особенности антигенного состава сывороточных белков каспийской белуги / Ю.Н. Переварюха // Осетровое хозяйство водоемов СССР: краткие тез. науч. докл. к предстоящему всесоюз. совещ. – Астрахань: Изд-во «Волга», 1989. – Ч. 1. – С. 249–250.
190. Переварюха, Т.Ю. Иммунохимические особенности антигенного состава сывороточных белков волжской и куринской популяций севрюги / Т.Ю. Переварюха // Вестник Астраханского государственного технического университета: серия рыбное хозяйство. – 2011. – № 2. – С. 99–104.
191. Песериди, Н.Е. Нерестовые популяции осетра и севрюги р. Урал и мероприятия по их воспроизводству: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10 / Песериди Николай Евстафьевич. – Астрахань: Институт зоологии АН Азерб. ССР, 1968. – 27 с.
192. Песериди, Н.Е. Сезонная динамика хода осетровых в низовьях Урала / Н.Е. Песериди // Осетровые СССР и их воспроизводство: Труды ЦНИОРХ. – М.: Изд-во Пищевая промышленность. – 1971. – Т. 3. – С. 355–358.
193. Песериди, Н.Е. Характеристика динамики ската покатной молоди осетровых р. Урала / Н.Е. Песериди, А.Б. Бекешев // Осетровые СССР и их воспроизводство: Труды ЦНИОРХ. – 1967. – Т. I. – С. 116–121.
194. Песериди, Н.Е. К вопросу о влиянии некоторых факторов на ход, размножение и уловы осетровых / Н.Е. Песериди, Т.С. Чертихина // Труды ВНИРО, 1967. – Т.1. – С. 108–112.
195. Пискунов, И.А. Распределение осетровых в Каспийском море / И.А. Пискунов // Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последнее десятилетие. – М.: Наука, 1965. – С. 213–233.
196. Плохинский, Н.А. Биометрия / Н.А. Плохинский. – М.: Изд-во МГУ, 1970. – 367 с.
197. Поленов, А.Л. Гипоталамическая нейросекреция / А.Л. Поленов. – Л.: Наука, 1968. – 156 с.
198. Полянинова, А.А. Состояние нагула осетровых рыб в Каспийском море в современный период / А.А. Полянинова, А.И. Молодцова, Л.Н. Кашенцева // XI

- всероссийская конф. по промысловой океанологии: тез. докл. – Калининград: Изд-во ВНИРО, 1999. – С. 127–128.
199. Полянинова, А.А. Гидробиологическая характеристика условий нагула промысловых рыб в Каспийском море в 2000 г. / А.А. Полянинова, А.Г. Ардабьева, Т.А. Татаринцева [и др.] // Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2000 г. – Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2001. – С. 110–125.
200. Попов, А.В. Фракционный состав сывороточных белков каспийских осетровых и динамика его формирования в раннем онтогенезе: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10 / Попов Анатолий Вавилович. – М.: Институт эволюционной морфологии и экологии им. А.Н. Северцова, 1983. – 24 с.
201. Постановление Правительства Российской Федерации. О мерах по выполнению рекомендаций 10-й Конференции государств, подписавших Конвенцию о международной торговле видами дикой фауны и флоры, находящихся под угрозой исчезновения, от 3.03.1973 г, в отношении осетровых видов рыб. – № 968 от 17 авг. 1998 г.
202. Популяционная генетика и управление рыбным хозяйством; ред. Н. Римап, Ф. Аттер; пер. с англ.; под. ред. и с предисловием Ю.П. Алтухова. – М.: Агропромиздат, 1991. – 480с.
203. Путилина, Л.А. Морфологическая характеристика персидского осетра в р. Волге / Л.А. Путилина // Комплексное использование биологических ресурсов Каспийского и Азовского морей. – М.: Изд-во ВНИРО, 1983. – С. 70–71.
204. Распопов, В.М. Масштабы естественного воспроизводства севрюги в Волге в годы с различной водностью и их связь с популяционной плодовитостью / В.М. Распопов, П.В. Вещев, Г.Ф. Довгопол // Биологические ресурсы Каспийского моря: тез. докл. I междунар. конф. – Астрахань, 1992. – С. 325–327.
205. Распопов, В.М. Причины критического состояния естественного воспроизводства осетровых в Волге / В.М. Распопов, П.В. Вещев, А.С. Новикова, А.Е. Егорова // Рыбное хозяйство. – 1995. – № 2. – С. 21–23.

206. Распопов В.М., Кобзева Т.Н. Экологические основы воспроизводства осетровых в условиях современного стока р. Волги / В.М. Распопов, Т.Н. Кобзева; Астраханский государственный технический университет. – Астрахань: Изд-во АГТУ, 2007. – 156 с.
207. Розенберг, Г.С. Волжский бассейн: Экологическая ситуация и пути рационального природопользования / Г.С. Розенберг, Г.П. Краснощеков. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1996. – 249 с.
208. Романов, А.А. Нарушение гонадо- и гаметогенеза осетровых Каспийского моря / А.А. Романов, Н.Н. Шевелева, Ю.В. Алтуфьев // Физиолого-биохимический статус волго-каспийских осетровых в норме и при расслоении мышечной ткани (кумулятивный политоксикоз). – Рыбинск: Институт биологии внутренних вод АН СССР, 1990. – С. 92–100.
209. Романов, А.А. Нарушения гонадогенеза у каспийских осетровых (*Acipenseridae*) / А.А. Романов, Н.Н. Шевелева // Вопросы ихтиологии. – 1992. – Т. 32. – Вып. 5. – С. 176–180.
210. Романов, А.А. Распределение, качественная структура и численность осетровых рыб в Каспийском море, и предварительный прогноз их прилова при промысле частиковых рыб / А.А. Романов, А.В. Левин, О.Л. Журавлева [и др.] // Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 2004 г. – Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2005. – С. 244–253.
211. Сафаралиев, И.А. Современное состояние запасов, распределение и качественная структура сеvрюги *Acipenser stellatus* каспийской популяции / И.А. Сафаралиев // Вопросы рыболовства. – 2012. – Т. 13. – № 4 (52). – С. 841–854.
212. Сафаралиев, И.А. Летнее распределение русского осетра и сеvрюги в зависимости от кормовых организмов на пастбищах Каспийского моря / И.А. Сафаралиев, И.В. Коноплева, Л.В. Смирнова // Рыбное хозяйство. – 2013. – № 5. – С. 85–89.
213. Сборник инструкций и нормативно-методических указаний по промышленному разведению осетровых рыб в Каспийском и Азовском бассейнах. – М.: Изд-во ВНИРО, 1986. – 272 с.

214. Седов, С.И. Сравнительный иммунохимический анализ белков сыворотки крови рыб на примере осетровых и карповых: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.01.04 / Седов Станислав Иванович. – Ростов-на-Дону: Ростовский государственный университет, 1973. – 25 с.
215. Сливка, А.П. Преднерестовые зимние концентрации осетровых в Северном Каспии / А.П. Сливка // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ. – Астрахань, 1974 а. – С. 141.
216. Сливка, А.П. Миграции осетровых в дельте и нижнем течении р. Волги: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10 / Сливка Алексей Петрович. – М.: ВНИРО, 1974 б. – 21 с.
217. Созинов, А.А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции / А.А. Созинов. – М.: Наука, 1985. – 272 с.
218. Сокольский, А.Ф. Биоресурсы Каспийского моря: состояние и пути управления / А.Ф. Сокольский, Н.И. Рабазанов, В.Г. Кузьменко. – Махачкала: Изд-во ДагГУ, 2012. – 273с.
219. Сокольский, А.Ф. Состояние кормовой базы и условий нагула осетровых рыб в Каспийском море / А.Ф. Сокольский, А.А. Полянинова, А.И. Молодцова, Е.А. Сокольская, Р.И. Умербаева, Г.М. Абдурахманов // Юг России: экология, развитие. – 2012. – № 1. – С. 126–132.
220. Соколов, Л.И. Севрюга *Acipenser stellatus* Pallas в среднем и позднем голоцене / Л.И. Соколов, Е.Ф. Цепкин // Вопросы ихтиологии. – 1969. – Т. 9. – Вып. 4. – С. 587–598.
221. Соколова, Н.Ю. Питание осетровых рыб в Северном Каспии после вселения *Nereis succinea* / Н.Ю. Соколова // Сборник работ по акклиматизации *Nereis succinea* в Каспийском море. – М.: Изд-во Московского общества испытателей природы, 1952. – С. 44–56.
222. Субботкин, М.Ф. Антигенная дифференциация сывороточных белков осетровых рода *Acipenser*: автореф. дис. канд. биол. наук: 03.00.10 / Субботкин Михаил Федорович. – М.: ВНИРО, 1991. – 24 с.

223. Субботкин, М.Ф. Внутривидовая иммунохимическая дифференциация стерляди *Acipenser ruthenus* бассейна реки Волги / М.Ф. Субботкин, Т.А. Субботкина // Вопросы ихтиологии. – 1998 а. – Т. 38. – № 4. – С. 509–516.
224. Субботкин, М.Ф. Иммунохимический анализ антигенов сывороточных белков персидского осетра *Acipenser persicus* / М.Ф. Субботкин, Т.А. Субботкина // Вопросы ихтиологии. – 1998 б. – Т. 38. – № 4. – С. 517–523.
225. Субботкин, М.Ф. К вопросу о систематике осетровых сем. *Acipenseridae* (по данным иммуноэлектрофоретического анализа антигенов сывороточных белков) / М.Ф. Субботкин, Т.А. Субботкина // Осетровые на рубеже XXI века: тез. докл. междунар. конф. – Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2000. – С. 29–30.
226. Субботкин, М.Ф. Сравнительный анализ антигенов сывороточных белков стерляди *Acipenser ruthenus*, шипа *A. nudiventris* и севрюги *A. stellatus* / М.Ф. Субботкин, Т.А. Субботкина // Вопросы ихтиологии. – 2001 а. – Т. 41. – № 3. – С. 399–407.
227. Субботкин, М.Ф. Изучение родственных отношений четырех видов осетров рода *Acipenser* по антигенам сывороточных белков / М.Ф. Субботкин, Т.А. Субботкина // Вопросы ихтиологии. – 2001 б. – Т. 41. – № 5. – С. 656–664.
228. Субботкин, М.Ф. Изучение родственных отношений амурского и зеленого осетров по антигенам их сывороточных белков / М.Ф. Субботкин, Т.А. Субботкина // Вопросы ихтиологии. – 2002. – Т. 42. – № 3. – С. 395–401.
229. Суриаль, А.И. Фракционный состав сывороточных белков и гемоглобина крови шипа (*Acipenser nudiventris* Lov.) в связи с особенностями его экологии: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10 / Суриаль Азми Искандерович. – М.: ВНИРО, 1974. – 26 с.
230. Талиев, Д.С. К познанию реакции гемагглютинации у рыб / Д.С. Талиев // Труды Байкальской лимнологической станции. – 1935. – Т. 6. – С. 87–98.
231. Талиев, Д.Н. Серологический анализ рас байкальского омуля / Д.С. Талиев // Труды Зоологического института АН СССР. – 1941. – Т. 6. – Вып. 4. – С. 68–91.

232. Танасийчук, В.С. Промысловые рыбы Волго-Каспия / В.С. Танасийчук. – М.: Пищепромиздат, 1951. – 88 с.
233. Тарабрин, А.Г. Динамика ската молоди осетровых в низовьях р. Урал в 1977 г. / А.Г. Тарабрин // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР: тез. и рефераты II всесоюз. совещ. 26 февраля – 2 марта 1979 года. – Астрахань: Изд-во «Волга», 1979. – С. 257–258.
234. Усова, Т.В. Формирование пополнения севрюги в Волго-Каспийском регионе в современных условиях: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10 / Усова Татьяна Вячеславовна. – Астрахань: Астраханский гос. тех. ун-т, 2005. – 24 с.
235. Фадеева, Т.А. Размерно-весовой состав севрюги в морской период жизни / Т.А. Фадеева, М.И. Пироговский // Вопросы ихтиологии. – 1981. – Т. 21. – Вып. 4. – С. 639–649.
236. Федорова, Н.Н. Особенности периферической крови осетровых в современных экологических условиях / Н.Н. Федорова, В.Ф. Зайцев, М.П. Грушко, О.В. Ложниченко // Современные проблемы Каспия: материалы междунар. конф., посвященной 105-летию КаспНИРХа. – Астрахань: Изд-во КаспНИРХа, 2002. – С. 348–352.
237. Ходоревская, Р.П. Влияние факторов среды на нерестовую миграцию производителей осетровых / Р.П. Ходоревская, А.В. Павлов, Г.Ф. Довгопол, В.М. Распопов // Формирование запасов осетровых в условиях комплексного использования водных ресурсов. – Астрахань: Изд-во Волга, 1986. – С. 353–355.
238. Ходоревская, Р.П. Соотношение в промысловых уловах осетровых рыб от естественного и заводского воспроизводства / Р.П. Ходоревская, Г.Ф. Довгопол, О.Л. Журавлева // Осетровые на рубеже XXI века: тез. докл. междунар. конф. – Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2000. – С. 105–106.
239. Ходоревская, Р.П. Поведение, миграции, распределение и запасы осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна / Р.П. Ходоревская, Г.И. Рубан, Д.С. Павлов. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – 242 с.

240. Ходоревская, Р.П. Состояние запасов осетровых рыб Каспийского моря и стратегия их восстановления / Р.П. Ходоревская, А.А. Романов // Рыбное хозяйство. – 2007. – № 3. – С. 50–52.
241. Ходоревская, Р.П. Современное состояние запасов осетровых Каспийского бассейна и меры по их сохранению / Р.П. Ходоревская, В.А. Калмыков, А.А. Жилкин // Вестник АГТУ: Серия Рыбное хозяйство. – 2012. – № 1. – С. 99–106.
242. Хорошко, П.Н. Нерест осетра и севрюги на Нижней Волге / П.Н. Хорошко // Труды ЦНИОРХ. – 1967. – Т. 1. – С. 95–102.
243. Хорошко, П.Н. Водность бассейна Волги и её влияние на размножение осетровых (сем. *Acipenseridae*) при бытовом и зарегулированном стоке / П.Н. Хорошко // Вопросы ихтиологии. – 1972. – Т. 12. – Вып. 4. – С. 665–673.
244. Хорошко, П.Н. Размножение осетровых бассейна Волги / П.Н. Хорошко // Гидробиологический журнал. – 1973. – Т. 9. – № 1. – С. 62–69.
245. Хорошко, П.Н. Влияние водности Волги на эффективность естественного воспроизводства севрюги / П.Н. Хорошко, А.Д. Власенко // Труды ЦНИОРХ. – 1971. – Т. 3. – С. 330–337.
246. Хорошко, П.Н. Характер миграции ранневозрастной молоди севрюги в р. Волге / П.Н. Хорошко, А.Д. Власенко // Труды ЦНИОРХ. – 1972. – Т. 4. – С. 52–58.
247. Цветненко, Ю.Б. Эффективность и генетические последствия интродукции севрюги *Acipenser stellatus* из Каспийского в Азовский бассейн / Ю.Б. Цветненко // Вопросы ихтиологии. – 1993. – Т. 33. – № 3. – С. 382–387.
248. Чистович, Ф.Я. Изменения свойств крови при впрыскивании инородной сыворотки и крови, в связи с теорией иммунитета Erlich'a / Ф.Я. Чистович // Русский архив патологии, клинической медицины и бактериологии. – 1899. – Т. 8. – Вып. 1. – С. 21–37.
249. Чихачев, А.С. Контроль за генетической структурой популяций и гибридизация ценных пород рыб при искусственном разведении / А.С. Чихачев // Био-

- логические основы рыбоводства: Проблемы генетики и селекции. – Л.: Наука, 1983. – С. 91–102.
250. Чихачев, А.С. Азовские осетровые в XX веке: итоги и перспективы / А.С. Чихачев // Осетровые на рубеже XXI века: тез. докл. междунар. конф. – Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2000. – С. 108–109.
251. Шварц, С.С. Экологические закономерности эволюции / С.С. Шварц. – М.: Наука, 1980. – 278 с.
252. Шелухин, Г.К. Физиолого-биохимические параметры осетровых в морской и речной периоды жизни: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10 / Шелухин Георгий Кириллович. – Петрозаводск, 1974. – 19 с.
253. Шелухин, Г.К. Показатели обмена веществ у русского осетра с различной степенью мышечной патологии в морской период жизни / Г.К. Шелухин, Г.Ф. Металлов, П.П. Гераскин, В.П. Аксенов, А.Н. Манжолла // Осетровое хозяйство водоемов СССР: краткие тез. науч. докл. к предстоящ. всесоюз. совещ. – Астрахань: Изд-во «Волгоградская правда», 1989. – Ч. I. – С. 345–347.
254. Шишкин, В.С. Динамика первоописания пресноводных видов рыб и круглоротых, обитающих на территории России и ближнего зарубежья / В.С. Шишкин, Д.С. Павлов // Вопросы ихтиологии. – 2012. – Т. 52. – № 4. – С. 397–512.
255. Шорыгин, А.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря (осетровых, карповых, бычковых, окуневых и хищных сельдей) / А.А. Шорыгин. М.: Пищепромиздат, 1952. – 268 с.
256. Шубина, Т.Н. Пути и скорости движения севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas) в нижнем течении Волги во время нерестовой и посленерестовой миграции / Т.Н. Шубина // Вопросы ихтиологии. – 1971. – Т. 2. – № 1 (66). – С. 113–124.
257. Шубина, Т.Н. Расселение молоди и распределение размерно-весовых группировок севрюги в Каспийском море Т.Н. Шубина // Труды лаб. по воспроизводству рыбных запасов Главрыбвода МРХ СССР. – М.: Пищевая промышленность, 1972. – С. 220–231.
258. Шубина, Т.Н. Ареалы, численность, биологические свойства основных представителей семейства осетровых в Каспийском море / Т.Н. Шубина // Биоло-

- гические ресурсы Каспийского моря. – Астрахань: Изд-во «Волга», 1974. – С. 139–141.
259. Шульман, Г.Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб / Г.Е. Шульман. – М.: Пищевая промышленность, 1972. – 140 с.
260. Яблоков, А.В. Популяционная биология / А.В. Яблоков. – М.: Высшая школа, 1987. – 303 с.
261. Artyukhin, E.N. On biogeography and relationships within the genus *Acipenser* / E.N. Artyukhin // *The Sturgeon Quarterly*. – 1995. – Vol. 3. – N 2. – P. 6–8.
262. Bemis, W.E. Sturgeon rivers: an introduction to acipenseriform biogeography and life history / W.E. Bemis, B. Kenard // *Sturgeon biodiversity and conservation*. – London: Kluwer Academic Publishers. – 1997. – P. 167–183.
263. Berg, L.S. *Acipenser güldenstädti persicus* a Sturgeon from the south Caspian Sea / L.S. Berg // *Ann. Mag. Hist.* – 1934. – Vol. 13. – Serie 10. – P. 317–318.
264. Birstein, V.J. Sturgeons and paddlefishes: threatened fishes in need of conservation / V.J. Birstein // *Cons. Biol.* – 1993. – Vol. 3. – P. 773–787.
265. Birstein, V.J. The DNA content in Eurasian sturgeon species determined by flow cytometry / V.J. Birstein, A.I. Poletaev, B.F. Goncharov // *Citometry*. – 1993. – N 14. – P. 377–383.
266. Harden, Jones F.R. Fish migrations / Jones F.R. Harden. – London: Arnold, 1968. – 325 p.
267. Holčík, J. The freshwater Fishes of Europe / J. Holčík // *General Introduction to Fishes, Acipenseriformes*. – Wiesbaden: Aula-Verlag. – 1989. – Vol. 1(2). – 469 p.
268. Ingram, V.M. Hemoglobin and its abnormalities / V.M. Ingram. – Oxford: Pergamon press, 1960. – 240 p.
269. Ingram, V.M. Gene evolution and the hemoglobin's / V.M. Ingram // *Nature*. – 1961. – Vol. 189. – P. 704–708.
270. Ivanov, B.P. Contemporary status of Caspian sturgeon (*Acipenseridae*) stock and its conservation / B.P. Ivanov, A.D. Vlasenko, R.P. Khodorevskaya, V.M. Raspopov // *Journal of Applied Ichthyology*. – 1997. – Vol. 15 (4–5). – P. 106–113.

271. Khodorevskaya, R.P. Present status of commercial stocks of sturgeons in the Caspian sea basin / R.P. Khodorevskaya, G.F. Dovgopol, O.L. Zhuravleva, A.D. Blasenko // Environmental biology of fishes. – 1997. – Vol. 48. – P. 209–219.
272. Khodorevskaya, R.P. Sturgeon abundance and distribution in the Caspian Sea / R.P. Khodorevskaya, Ye.V. Krasikov // Journal of Applied Ichthyology. Berlin. – 1999. – Vol. 15 (4–5). – P. 106–113.
273. Krutchkov, V.N. Morfofunctional fish testing in aquaculture / V.N. Krutchkov, C.M. Hadi // Aquaculture and water: fish culture, shellfish culture and water usage: Abstracts of contributions presented at the International Conference. – Ostende: European Aquaculture Society Special Publication, 1998. – No. 26. – P. 147–148.
274. Ligny, W. De. Serological and biochemical studies on fish population / W. De. Ligny // Oceanography Mar. Biol. Ann. Rev. – 1969. – Vol. 7. – P. 411–513.
275. Neel, J.V. The inheritance of sickle cell anemia / J.V. Neel // Science. – 1949. – Vol. 110. – P. 64–66.
276. Ouchterlony, O. Antigen-antibody reactions in gels / O. Ouchterlony // Acta path. microbiol. scand. – 1953. – Vol. 32. – P. 231–233.
277. Ouchterlony, O. Diffusion-in-gel methods for immunological analysis / O. Ouchterlony // Prog. Allergy. – 1958. – No 5 (1). – P. 1–78.
278. Pauling, L. Sickle cell anemia molecular disease / L. Pauling, H.H. Itano, S, J. Singer [et al.] // Science. – 1949. – Vol. 110. – P. 543–548.
279. Rostami, I. Biologie et exploitation des e sturgeons (*Acipenserides*) caspian's / I. Rostami. – Bar-le-Duck (France): Impr. Comte-Jaquet, 1961. – 210 p.
280. Shubina, T.N. *Acipenser stellatus* Pallas, 1771 / T.N. Shubina, A.A. Popova, V.P. Vasil'ev // The Freshwater Fishes of Europe. – Verlag Wiesbaden: AULA. – 1989. – Vol. 1. – Part 2. – P. 395–443.
281. Sokolov, L.I. Acipenseridae / L.I. Sokolov, L.S. Berdichevskii // The freshwater fishes of Europe: General introduction to fishes Acipenseriformes / In J. Holcik (ed). – Wiesbaden: AULA-Verlag, 1989. – Vol. 1. – Part II. – P. 150–153.

282. Svetovidov, A.N. *Acipenseridae* / A.N. Svetovidov // Fishes of the north-eastern Atlantic and Mediterranean; In P.J.P. Whitehead, M.L. Bauchot, J.C. Hureau, J. Nielsen and E. Tortonese (eds.). – Paris: UNESCO. – 1984. – Vol. 1. – P.220–225.
283. Utter, F.M. Biochemical genetics and fishery management: An Historical perspective / F.M. Utter // J. Fish. Biol. – 1991. – Vol. 39. – Suppl. A. – P. 1–20.
284. Vlasenko, A.D. *Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1833 / A.D. Vlasenko, A.V. Pavlov, L.I. Socolov, V.P. Vasil'ev // The Freshwater Fishes of Europe. – Verlag Wiesbaden: AULA. – 1989 a. – Vol. 1. – Part 2. – P. 294–344.
285. Vlasenko, A.D. *Acipenser persicus* Borodin, 1897 / A.D. Vlasenko, A.V. Pavlov, V.P. Vasil'ev // The Freshwater Fishes of Europe. – Verlag Wiesbaden: AULA. – 1989 b. – Vol. 1. – Part 2. – P. 345–366.