

УДК 575.17:597.442

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ И ГЕНЕТИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК МОЛОДИ СЕВРЮГИ ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ В ПРУДАХ С РАЗЛИЧНОЙ ПЛОТНОСТЬЮ ПОСАДКИ

© 2006 г. Г. Д. Рябова<sup>1</sup>, В. О. Климонов<sup>2</sup>, К. И. Афанасьев<sup>1</sup>, Д. И. Вышкварцев<sup>3</sup>,  
Ф. Ф. Москалейчик<sup>1</sup>, Г. А. Рубцова<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва 119991;  
факс: (495) 135-12-89; e-mail: galinaryabova@mail.ru

<sup>2</sup> Центральное управление по рыбохозяйственной экспертизе, Москва 103009

<sup>3</sup> Институт биологии моря Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток 690022

Поступила в редакцию 28.04.2005 г.

Анализировали генетические и размерно-весовые признаки молоди севрюги при выращивании в прудах в условиях стандартной и вдвое более низкой плотности посадки. При стандартной плотности выживаемость, скорость роста и вариабельность молоди выше. В то же время при разной плотности посадки более высокую выживаемость и скорость роста обнаруживают особи с разными по исследованным локусам генотипами, что особенно четко просматривалось по локусу *PGM1*. Несмотря на большую фенотипическую изменчивость молоди в стандартных условиях, ее генетическая обусловленность выше при низкой плотности зарыбления. Сделан вывод, что условия низкой плотности, более близкие к естественным, способствуют сохранению оптимального уровня генетического разнообразия.

В 50-х годах прошлого века в связи с зарегулированием речного стока возникла необходимость искусственного воспроизводства волжских осетровых. Несмотря на первоначальное увеличение уловов, в дальнейшем наступили стагнация и резкий спад численности [1]. К настоящему времени накопилось значительное количество данных, свидетельствующих о неблагоприятных изменениях в биологии разводимых видов осетровых (в том числе севрюги), – уменьшении размеров и возрастного ряда [2], нарушениях воспроизводительных функций. Существующее положение, по-видимому, нельзя объяснить только нерациональным промыслом, полностью исключив особенности выращивания. Так, во времена относительно благополучного состояния охраны стад осетровых за десятилетний период произошло увеличение количества выращиваемой молоди севрюги на заводах в 48.2 раза, однако прилов молоди в море уменьшился в 5.4 раза [3]. Есть основания полагать, что неоправданно высокие объемы выпуска молоди привели к подрыву кормовой базы в море и способствовали сокращению численности русского осетра, а возможно и других осетровых [4]. Кроме того, уже в 60-е годы предполагалось, что в заводских условиях отбор на ранних стадиях развития молоди будет иметь другое направление, нежели в природе, и недооценка селекционного эффекта при массовом заводском воспроизводстве грозит разводимым рыбам выродением [5, 6].

Действительно, условия искусственного воспроизводства существенно отличаются от естественных. Поздняя яровая севрюга, являющаяся объектом рыборазведения, нерестится в реке на каменистых местах. Севрюга – наиболее оксифильный вид осетровых [7]. Молодь скатывается в море по большей части массой до 1 г [8]. В заводских условиях, однако, имеет место стремление к выпуску большого количества крупной “жизнестойкой” молоди. Личинки и мальки в течение 30–45 дней выращиваются в прудах до стандартной навески в 2 г в период с конца мая до начала июля. Температура воды в прудах выше, чем в реке, достигает порой экстремальных значений 29–30°C, содержание кислорода намного ниже, чем в реке, проточность незначительна. В природе на 1 м<sup>2</sup> речного дна приходится не более двух особей осетровых [9]. При посадке в пруды плотность согласно нормативам составляет от 85 до 120 тыс. шт./га, т.е. 9–12 особей на 1 м<sup>2</sup>; нередко рекомендовалось использовать уплотненные посадки [10]. Все это, по-видимому, не могло не отразиться на направлении отбора в искусственных условиях. Однако результаты этого процесса стали заметны лишь в последние десятилетия.

Наблюдаемое в последнее время ухудшение некоторых биологических характеристик производителей севрюги коррелирует на генетическом уровне с изменениями частот аллелей и гетерозиготности отдельных аллозимных локусов [11, 12]. Сроки отбора производителей севрюги для рыбо-

водного процесса совпадают с моментом хода на нерст в Волгу более мелких особей, характеризующихся меньшим средним возрастом и меньшей плодовитостью самок, а также более высокой гетерозиготностью некоторых локусов. При содержании производителей, выращивании молоди в заводских условиях тенденция увеличения доли гетерозигот сохраняется, гетерозиготная по некоторым локусам молодь обнаруживает лучшую выживаемость, устойчивость к стрессу и скорость роста [11, 13–16].

Какие факторы могут оказывать наибольшее влияние на молодь в заводской период жизни?

Плотность посадки наряду с температурой рассматривается как основной фактор, определяющий рост рыб [17]. Действие его на особей проявляется непосредственно на уровне тактильных, химических и других контактов и опосредованно – в истощении кормовой базы, доступного кислорода, выделении в воду токсичных продуктов обмена. Из-за гибели части рыбы плотность снижается, однако удельная биомасса по мере роста увеличивается (для осетровых более чем на два порядка к моменту выпуска), что приводит к усилению перечисленных влияний. Вместе с тем установлено, что плотность зарыбления способна оказывать стимулирующее влияние на рост, связанное с оптимизацией обмена при уменьшении двигательной активности [18] или с увеличением интенсивности питания [19]. При истощении ресурсов и ухудшении условий обитания воздействие плотности становится угнетающим. У молоди севрюги, выросшей при высокой плотности, значительно ниже устойчивость к неблагоприятным факторам, худшие биохимические показатели крови [20, 21]. Для молоди осетра в подобном случае найдено увеличение перекисного числа жиров, содержания насыщенной пальмитиновой кислоты при снижении содержания олеиновой и общего белка, что по мнению автора [22] способно привести к снижению темпов роста и жизнестойкости.

При высокой плотности посадки дифференциация особей по темпам роста и развития возрастает. Она может быть обусловлена как генетическими (разная устойчивость к стрессу, различная скорость обменных процессов [23]), так и случайными факторами [24]. При этом быстро растущие особи тормозят рост медленно растущих. В замкнутых водоемах такая ситуация может привести к элиминации части особей, повлиять на скорость роста и развития, став одним из факторов отбора. На определенном этапе высокая плотность ускоряет развитие особей и увеличивает темп полового созревания [25, 26]. В том же направлении действует повышение температуры в пределах физиологического диапазона [27].

Наша цель состояла в том, чтобы оценить влияние плотности посадки на фенотипические и генетические характеристики молоди севрюги при искусственном выращивании. Для этого был проведен анализ генотипического состава и распределения длины, массы тела и упитанности мальков севрюги, полученных от одних и тех же производителей и выращенных в условиях стандартной (высокой) и пониженной плотности зарыбления.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Опыт по выращиванию молоди севрюги проводили в двух повторностях (циклах) на осетровом рыбоводном заводе Лебяжий Астраханской области в июне–июле 1996 г. В первом цикле были использованы 26 производителей (12 самцов и 14 самок), во втором – 18 (10 самцов и 8 самок). После перехода большей части личинок на активное питание каждую партию в обоих циклах рассаживали в два пруда площадью 2.2 га. В стандартных прудах плотность посадки была близкой к нормативной – 127 тыс. шт./га в первом цикле и 136 во втором, в экспериментальных – вдвое более низкой, соответственно 64 и 68 тыс. шт./га. Сходные трофические условия созданы за счет увеличения кормовой базы в прудах стандартной плотности. За время опытов различий гидрологических показателей между прудами каждой пары не установлено. Выборка личинок была взята в момент зарыбления. Подростную молодь брали для анализа дважды, за 10 дней до выпуска и на выпуске – в возрасте 28 дней в первом и 21 день во втором цикле (досрочный выпуск был связан с повышением, по данным заводской лаборатории, температуры воды в прудах до 29°C). Выживаемость молоди оценивали по данным бонитировки.

У мальков определяли длину и массу тела, после чего их замораживали и хранили при температуре –18°C не более двух месяцев. Нормальность распределения переменных проверялась по тесту Колмогорова–Смирнова. Значимость различий средних оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента и теста Манна–Уитни, дисперсии сравнивали по критерию Фишера. Для статистической обработки данных использовали программы SYSTAT и Statistica.

Электрофоретический анализ аллозимов проводили в крахмальном и полиакриламидном геле [28]. Для оценки генетической изменчивости были выбраны локусы, связь которых с компонентами приспособленности выявлена ранее при исследовании взрослых рыб и молоди севрюги, – *LDH3*, *LDH4* (по три аллеля в каждом) и *PGM1* (два аллеля) [11]. Значимость различий оценок гетерозиготности оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента, разницу генотипических частот между выборками – с помощью теста на гетерогенность

**Таблица 1.** Сравнение характеристик молоди из прудов с разной плотностью посадки

Показатель	Низкая плотность	Стандартная плотность	Значимость различий, <i>p</i>
<b>Первый цикл</b>			
Молодь, первое взятие			
Выборка, шт.	146	100	
Масса, г	0.277 (0.007)	0.524 (0.019)	<0.001
Дисперсия массы	0.007	0.037	<0.001
Эксцесс	1.71	-0.32	
Молодь на выпуске			
Выживаемость, %	30.1	36.7	–
Выборка, шт.	120	120	
Длина, см	5.846 (0.065)	6.078 (0.093)	<0.05
Дисперсия длины	0.506	1.046	<0.001
Эксцесс	0.22	-0.70	–
Масса, г	0.585 (0.019)	0.714 (0.027)	<0.01
Дисперсия массы	0.043	0.090	<0.001
Эксцесс	2.81	-0.51	–
Упитанность	0.285	0.303	<0.001
<b>Второй цикл</b>			
Молодь, первое взятие			
Выборка, шт.	100	100	
Масса, г	0.140 (0.004)	0.119 (0.004)	<0.001
Дисперсия массы	0.001	0.002	н. з.
Эксцесс	0.06	1.23	–
Молодь на выпуске			
Выживаемость, %	14.3	25.8	–
Выборка, шт.	81	120	
Длина, см	4.548 (0.053)	4.452 (0.047)	н. з.
Дисперсия длины	0.227	0.260	н. з.
Эксцесс	1.15	0.46	–
Масса, г	0.285 (0.013)	0.298 (0.009)	н. з.
Дисперсия массы	0.014	0.011	н. з.
Эксцесс	9.64	1.77	–
Упитанность	0.293	0.332	<0.001

Примечание. Здесь и далее в скобках указана ошибка. н. з. – незначимо.

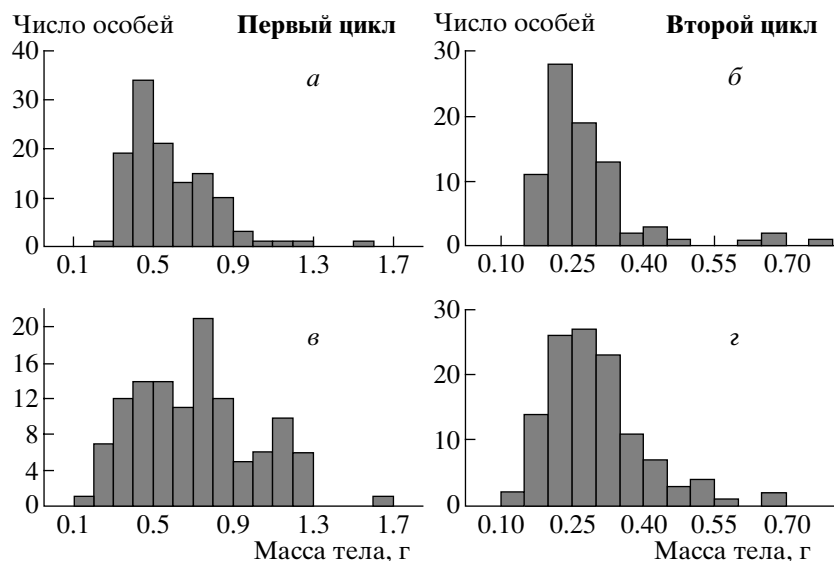
[29], генотипическое разнообразие – по методу Животовского [30].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### *Морфометрические различия*

*Выживаемость, масса, длина тела и упитанность молоди.* В табл. 1 приведены объемы выборок и сопоставлены некоторые биологические характеристики молоди севрюги из прудов экспериментальной (низкой) и стандартной (высокой) плотности посадки. Выживаемость молоди в ус-

ловиях стандартного зарыбления была выше в обоих циклах. Масса и длина тела стандартной молоди достоверно превышают эти показатели экспериментальной молоди в первом цикле (при первом взятии и на выпуске), причем различия по массе выражены сильнее ( $p < 0.01$ ). Во втором цикле средняя масса тела больше также у молоди, выросшей в стандартных условиях; длина тела больше у молоди из пруда с низкой плотностью посадки (различия не значимы). В обоих циклах у молоди, содержащейся при стандартной плотности, скорость прироста массы тела несколько



**Рис. 1.** Частотное распределение массы тела молоди севрюги при выпуске. *а, б* – низкая плотность посадки; *в, г* – стандартная плотность посадки.

больше скорости увеличения линейных размеров, что находит свое отражение в показателях средней упитанности – они значимо выше при стандартных условиях,  $p < 0.001$  (табл. 1).

**Вариабельность.** Частотные распределения длины и массы (рис. 1) тела мальков отличаются от нормального. Сравнение распределений у молоди из разных прудов на выпуске показывает выравнивание этих показателей в условиях низкой плотности, о чем свидетельствует и более высокая величина коэффициентов эксцесса (табл. 1). Наоборот, при большей плотности в стандартных условиях характерно появление “выскочек” – рыб, отличающихся более крупными размерами (рис. 1, в), о чем свидетельствуют низкие коэффициенты эксцесса (табл. 1). Вариабельность длины и массы при стандартной плотности посадки выше, чем при низкой, эти различия оказались высоко значимыми в первом цикле ( $p < 0.001$ , табл. 1).

#### Генетические различия

**Анализ гетерогенности выборок.** С целью выявления генетических особенностей сравниваемых выборок была проанализирована изменчивость двух локусов *LDH* (ранее в популяции севрюги найдено более 20 генотипов) и локуса *PGMI* (3 генотипа). У взрослых особей севрюги активность локусов *LDH* преобладает в сердце, локуса *PGMI* – в мышцах и печени, у молоди аллозимы этих локусов можно наблюдать в тотальном препарате. Личинки были тестированы только по локусу *PGMI*, так как их небольшие размеры не позволяли одновременно использовать образец для крахмального и ПАГ-электрофореза. В табл. 2

представлены частоты аллелей исследованных локусов и объемы выборок.

Найденные распределения генотипов были тестированы на равновесие Харди–Вайнберга. Неравновесные распределения обнаружены в нескольких выборках молоди при первом взятии, чаще в прудах с низкой плотностью посадки (табл. 2). На выпуске неравновесие не обнаруживалось. Это свидетельствует об изменении генотипических частот в период выращивания за счет отбора. При этом наибольшая смертность молоди в прудах наблюдается после вселения личинок, перешедших на активное питание. Можно предположить, что наблюдаемые отклонения от равновесия, обнаруживаемые на раннем этапе, также связаны с отбором. Для одной выборки по локусу *PGMI* (раннее взятие, низкая плотность посадки) это предположение подтверждается.

У молоди определены величины фактической и ожидаемой гетерозиготности исследованных локусов и показатели генотипического разнообразия. Различия между фактической и ожидаемой гетерозиготностью незначимы, за исключением локуса *LDH4* ранней выборки стандартной молоди во втором цикле (табл. 3) – фактическая (наблюдаемая) гетерозиготность ( $H_f$ ) ниже ожидаемой ( $H_e$ ),  $p < 0.05$ . Для других случаев на раннем этапе отмечена тенденция увеличения фактической гетерозиготности по сравнению с ожидаемой. Это особенно заметно в отношении локуса *PGMI* молоди стандартного пруда в первом цикле, причем показатели гетерозиготности значимо выше, чем у молоди из пруда с низкой плотностью посадки (табл. 3). Интересно, что величины средних оценок гетерозиготности у молоди из прудов с

**Таблица 2.** Объемы выборок ( $N$ ) и частоты аллелей исследованных локусов у личинок и молоди севрюги из прудов с низкой (А) и стандартной (Б) плотностью посадки на раннем этапе (р) и на выпуске (в)

Цикл	Плотность посадки молоди	LDH3			$\chi^2$	LDH4			$\chi^2$	PGMI		$\chi^2$	N
		1	2	3		1	2	3		1	2		
Первый	Личинки	–	–	–		–	–	–		0.819	0.181	0.98	108
	А (р)	0.695	0.181	0.124	11.66*	0.780	0.114	0.106	8.83*	0.866	0.134	3.23	146
	Б (р)	0.760	0.046	0.194	3.22	0.765	0.092	0.143	7.65	0.780	0.220	2.74	100
	А (в)	0.745	0.095	0.160	2.44	0.805	0.100	0.095	4.23	0.807	0.193	0.07	120
	Б (в)	0.746	0.142	0.112	1.75	0.793	0.099	0.108	4.22	0.800	0.200	0.70	120
Второй	Личинки	–	–	–		–	–	–		0.787	0.213	0.26	108
	А (р)	0.618	0.118	0.264	24.17***	0.781	0.045	0.174	16.55**	0.835	0.165	3.90*	100
	Б (р)	0.648	0.085	0.267	16.42**	0.778	0.034	0.188	23.69**	0.770	0.230	3.45	100
	А (в)	0.711	0.086	0.204	3.18	0.730	0.138	0.132	3.70	0.869	0.131	1.47	81
	Б (в)	0.735	0.110	0.155	0.84	0.750	0.100	0.150	2.32	0.767	0.233	0.15	120

Примечание. По  $\chi^2$  оценивалось отклонение от равновесия по Харди–Вайнбергу, \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ .

разной плотностью посадки практически не различаются.

У молоди на выпуске (табл. 4) тенденция повышения фактической гетерозиготности выражена слабее, в то же время фактическая гетерозиготность локуса *PGMI* у стандартной молоди второго цикла существенно выше, чем у молоди экспериментального пруда. Эти различия подтверждает тест на гетерогенность между двумя выборками ( $\chi^2 = 6.12$  при  $d.f. = 2$ ;  $p < 0.05$ ). При этом величины средней фактической и ожидаемой гетерозиготности в каждой паре исследованной молоди не различаются.

Таким образом, в прудах стандартной плотности посадки более высокую выживаемость обнаруживают генотипы, гетерозиготные по локусу *PGMI*. Так, во втором цикле, когда температура воды в прудах достигала порой субоптимальных величин, отношение гетерозиготных особей к часто встречающимся гомозиготным составляло 1 : 1.45 при высокой и 1 : 2.7 при низкой плотности, что свидетельствует о лучшей приспособленности гетерозиготных по этому локусу особей к условиям стресса и повышенной конкуренции.

Величина показателя генотипического разнообразия  $\mu$  варьирует в зависимости от времени взятия выборки и рассматриваемого локуса. Так, для локуса *PGMI* тенденция однонаправленная, у молоди из стандартных прудов генотипическое разнообразие выше. При этом молодь раннего возраста обнаруживает более существенные различия между этими показателями,  $p < 0.001$  (табл. 3) по сравнению с тем, что найдено у молоди на выпуске,  $p < 0.05$  (табл. 4). Что касается генотипов по локусам *LDH*, то при первом взятии молоди

картина (табл. 3) отличается от той, что представлена на выпуске (табл. 4). У молоди первого взятия генотипическое разнообразие по этим локусам выше в прудах с низкой плотностью посадки, в первом цикле значимо ( $p < 0.05$ ). Однако на выпуске в том же цикле большее генотипическое разнообразие по локусам *LDH* наблюдается в прудах с высокой плотностью посадки, различия значимы ( $p < 0.05$ ). Можно предположить, что в отношении этих локусов действуют разные типы отбора, направление и сила отбора меняются в зависимости от условий среды [31].

*Связь между генотипом и размерно-весовыми признаками.* Поскольку, как оказалось, связь между длиной и массой особей с разными генотипами однонаправленная и результаты по значимости различий в большинстве случаев дублируют друг друга, мы ограничились представлением данных сравнения исследованной молоди по массе.

На раннем этапе различия между генотипами не обнаруживаются. Существенные различия проявляются на стадии выпуска при сравнении двух генотипов по локусу *PGMI* – преобладающей гомозиготы и гетерозиготы (рис. 2). При этом влияние локуса на размерно-весовые характеристики зависит от условий выращивания и оказывается в разных случаях разнонаправленным. В условиях стандартной плотности посадки в первом цикле (рис. 2, в) гетерозиготы крупнее гомозигот ( $p < 0.01$ ,  $n = 105$ ); в условиях низкой плотности – во втором цикле, наоборот, гомозиготы крупнее гетерозигот (рис. 2, б:  $p < 0.05$ ,  $n = 63$ ). Эти различия между средними для двух генотипов составляют около половины дисперсии признака, а вклад локуса *PGMI* в дисперсию признака достигает 10% (при исключении альтернативных

**Таблица 3.** Наблюдаемая ( $H_{\phi}$ ) и ожидаемая ( $H_o$ ) гетерозиготность исследованных локусов у личинок и молоди севрюги; показатель генотипического разнообразия молоди на раннем этапе

Локус, параметр	Низкая плотность		Стандартная плотность		Достоверность различий, $t_d$ $H_{\phi}$ , $\mu$
	$H_{\phi}$	$H_o$	$H_{\phi}$	$H_o$	
<b>Первый цикл</b>					
Личинки					
<i>PGM1</i>	0.324 (0.045)	0.296 (0.033)	0.324 (0.045)	0.296 (0.033)	–
Молодь, первое взятие					
<i>LDH3</i>	0.517 (0.042)	0.469 (0.030)	0.418 (0.050)	0.382 (0.036)	н.з.
<i>LDH4</i>	0.369 (0.041)	0.367 (0.033)	0.408 (0.050)	0.386 (0.039)	н.з.
<i>PGM1</i>	0.269 (0.038)	0.233 (0.030)	0.400 (0.049)	0.343 (0.033)	2.47*
$\bar{H}$	0.385 (0.023)	0.356 (0.018)	0.409 (0.029)	0.370 (0.021)	н.з.
Показатель генотипического разнообразия, $\mu$					
<i>LDH</i>	10.23 (0.32)		8.42 (0.82)		2.06*
<i>PGM1</i>	1.89 (0.03)		2.36 (0.09)		4.95***
<b>Второй цикл</b>					
Личинки					
<i>PGM1</i>	0.352 (0.046)	0.335 (0.032)	0.352 (0.046)	0.335 (0.032)	–
Молодь, первое взятие					
<i>LDH3</i>	0.562 (0.053)	0.535 (0.030)	0.546 (0.053)	0.502 (0.031)	н.з.
<i>LDH4</i>	0.270 (0.047)	0.358 (0.039)	0.205 (0.043)	0.358 (0.039)	н.з.
<i>PGM1</i>	0.330 (0.047)	0.276 (0.035)	0.420 (0.049)	0.354 (0.032)	н.з.
$\bar{H}$	0.387 (0.028)	0.389 (0.020)	0.390 (0.028)	0.405 (0.020)	н.з.
Показатель генотипического разнообразия, $\mu$					
<i>LDH</i>	11.38 (0.60)		10.52 (0.52)		н.з.
<i>PGM1</i>	1.94 (0.02)		2.36 (0.09)		4.56***

Примечание.  $\bar{H}$  – средняя гетерозиготность; н.з. – незначимо; \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$  (для табл. 3 и 4).

гомозигот и рыб с неопределенным генотипом). В двух других случаях (рис. 2, а, г) достоверных различий не обнаружено. Аналогично изменялась в зависимости от плотности выращивания скорость роста молоди гомо- и гетерозиготных генотипов по локусу *LDH3*, хотя степень различий была меньше.

Таким образом, в зависимости от условий среды влияние генотипа на длину и массу тела молоди севрюги меняется, и рост мальков гомо- и гетерозигот, особенно по локусу *PGM1*, в значительной степени зависит от фактора плотности.

*Комплексное влияние генотипа на морфометрические характеристики.* Особенности комплексного влияния генотипа на морфометрические характеристики молоди удалось обнаружить, разделив каждую из выборок по массе особей на мелких – меньше среднего и крупных – больше среднего значения и определив генетические параметры в полученных подгруппах. Для наглядности данные представлены по методу А.А. Серебровского в виде полигонов (рис. 3), где значения параметров каждой подгруппы – крупных и мелких особей – соединены сплошной или пунктирной линией. В обоих циклах группы мелких и

**Таблица 4.** Сравнение гетерозиготности исследованных локусов и генотипического разнообразия молоди севрюги на выпуске

Локус, параметр	Низкая плотность		Стандартная плотность		Достоверность различий, $t_d$ $H_f, \mu$
	$H_f$	$H_o$	$H_f$	$H_o$	
<b>Первый цикл</b>					
<i>LDH3</i>	0.450 (0.050)	0.410 (0.038)	0.448 (0.046)	0.411 (0.035)	н.з.
<i>LDH4</i>	0.350 (0.048)	0.333 (0.040)	0.353 (0.044)	0.350 (0.037)	н.з.
<i>PGM1</i>	0.319 (0.043)	0.312 (0.031)	0.346 (0.045)	0.320 (0.033)	н.з.
$\bar{H}$	0.373 (0.027)	0.352 (0.021)	0.382 (0.026)	0.360 (0.020)	н.з.
Показатель генотипического разнообразия, $\mu$					
<i>LDH</i>	7.89 (0.45)		9.15 (0.39)		2.12*
<i>PGM1</i>	2.34 (0.09)		2.39 (0.08)		н.з.
<b>Второй цикл</b>					
<i>LDH3</i>	0.500 (0.057)	0.446 (0.040)	0.400 (0.049)	0.424 (0.037)	н.з.
<i>LDH4</i>	0.395 (0.056)	0.430 (0.043)	0.410 (0.049)	0.405 (0.038)	н.з.
<i>PGM1</i>	0.262 (0.055)	0.227 (0.043)	0.371 (0.047)	0.358 (0.031)	2.47*
$\bar{H}$	0.385 (0.032)	0.368 (0.024)	0.394 (0.028)	0.396 (0.021)	н.з.
Показатель генотипического разнообразия, $\mu$					
<i>LDH</i>	10.54 (0.72)		11.00 (0.62)		н.з.
<i>PGM1</i>	1.88 (0.13)		2.39 (0.09)		3.23**

крупных особей экспериментальной молоди из прудов с низкой плотностью значимо различаются по величине фактической гетерозиготности одного или двух маркерных генов ( $p < 0.01$ ), а средняя фактическая гетерозиготность крупной молоди из прудов с низкой плотностью зарыбления существенно ниже средней фактической гетерозиготности мелкой ( $p < 0.001$ , первый цикл;  $p < 0.01$ , второй цикл). В условиях стандартной (более высокой) плотности подобные различия не наблюдаются, средняя фактическая гетерозиготность крупной молоди практически не отличается от таковой мелкой.

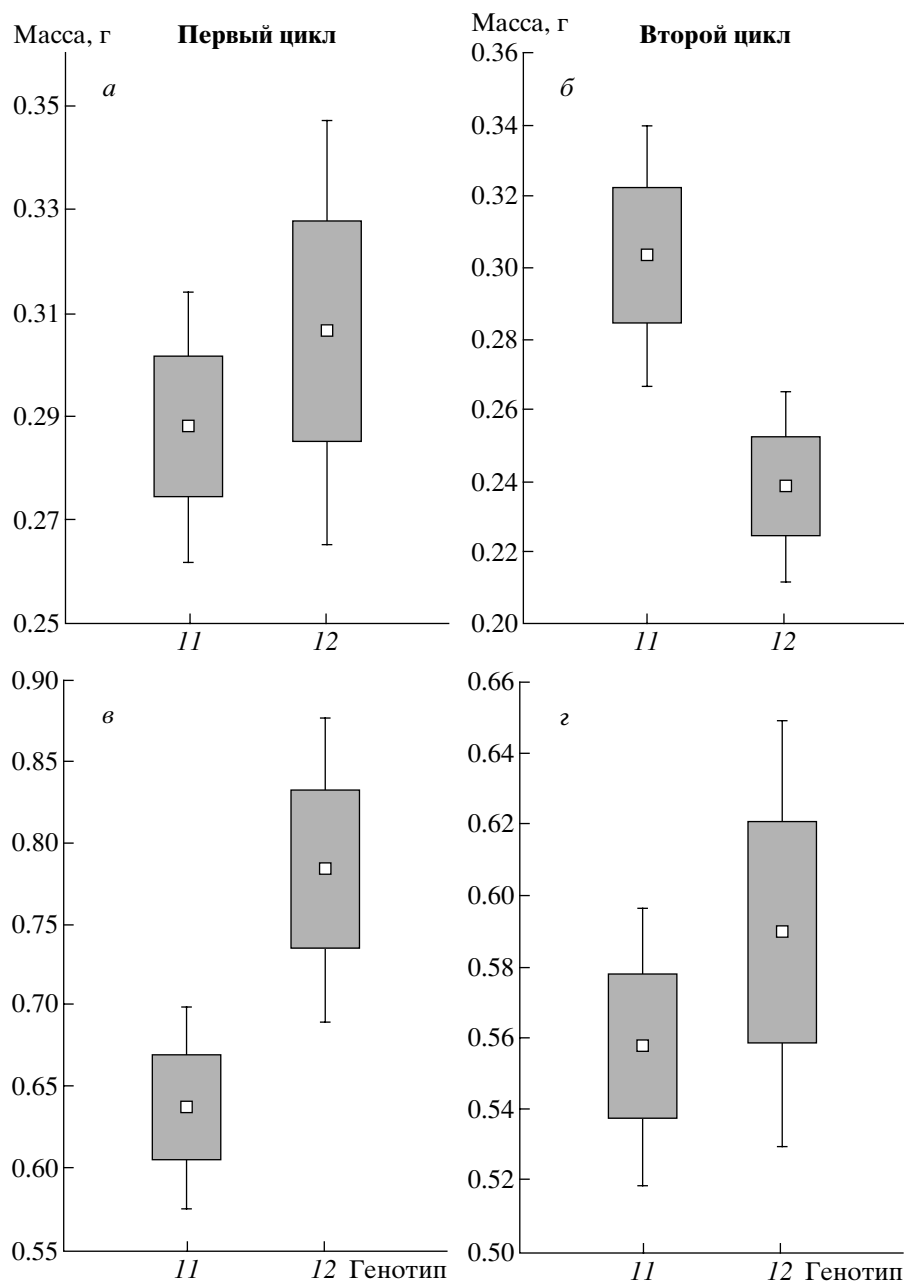
## ОБСУЖДЕНИЕ

После рассмотрения данных по выживаемости и морфометрии напрашивается вывод о том, что выращивание молоди при стандартной плотности имеет определенные преимущества в виде высокой выживаемости и упитанности, большей массы тела (что послужило в свое время основой для рекомендации увеличивать плотность выше нормативной). При этом, однако, не учитываются

физиологические и генетические последствия подобного выращивания.

По данным ихтиологов, в ювенильный период у рыб преобладает линейный прирост, а в период взрослого организма – интенсивный весовой прирост; при этом преобладание относительного прироста веса особей по отношению к росту длины связано с наступлением половой зрелости [32]. Не исключено, что “сверхупитанная” молодь программируется на более раннее созревание. Однако быстро растущие рыбы обнаруживают нежелательно высокую частоту нарушений полового созревания [33, 34]; есть данные, что раннее созревание совпадает с увеличением смертности потомства [35].

Что касается генетических последствий, то при более высокой выживаемости молоди в прудах стандартной плотности направление отбора в них меняется на диаметрально противоположное в сравнении с прудами низкой плотности. Это особенно хорошо видно при сопоставлении частоты гетерозигот по локусу *PGM1* у личинок при вселении и при первом взятии (табл. 3). В прудах



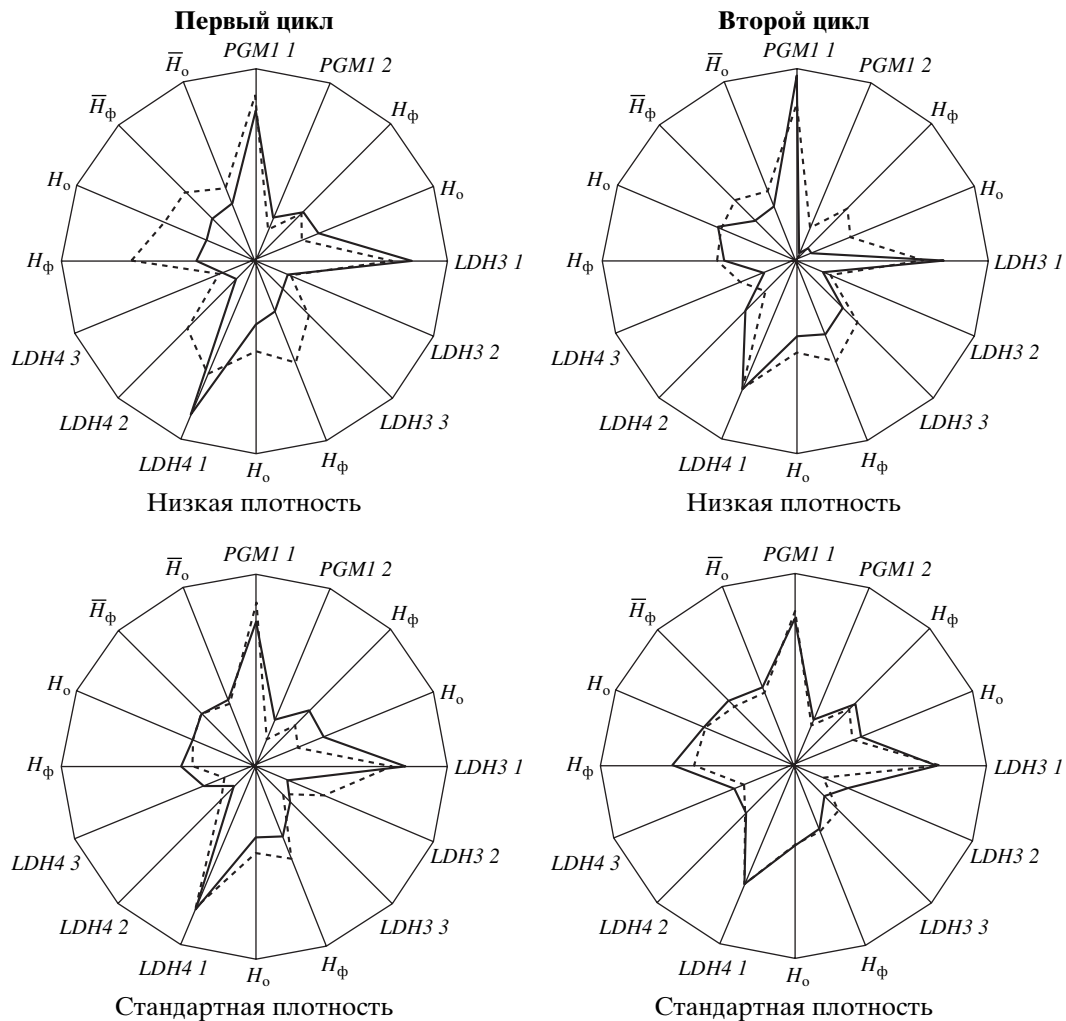
**Рис. 2.** Сравнение (при выпуске) средней массы тела молоди севрюги, гомо- и гетерозиготной по локусу *PGM1*. *а, б* – низкая плотность посадки; *в, г* – стандартная плотность посадки. Для каждого случая показаны средняя, стандартная ошибка и доверительный интервал.

с низкой плотностью посадки частота гетерозигот снижается (второй цикл) либо не меняется (первый цикл), в то время как в прудах со стандартной плотностью резко увеличивается (оба цикла). Если приспособленность преобладающей гомозиготы условно принять за 1, то относительная приспособленность гетерозигот при низкой плотности почти в 2 раза ниже таковой при стандартной плотности (второй цикл).

Известно, что для рыбоводного процесса в основном используются производители поздней

яровой севрюги. В этой части нерестового стада волжской севрюги в 1996 г. по сравнению с 1985 г. отмечено увеличение гетерозиготности по некоторым локусам, в особенности по локусу *PGM1* (собственные неопубликованные данные). В то же время при сравнении плодовитости самок разных генотипов было обнаружено, что гомозиготные по локусу *PGM1* самки превосходили гетерозиготных, хотя различия не достигали значимых величин [11]. Кроме того, в цитируемой работе было показано, что гомозиготные самцы досто-





**Рис. 3.** Полигоны аллельных частот, фактической ( $H_{\phi}$ ), ожидаемой ( $H_{\circ}$ ) и средней фактической ( $\bar{H}_{\phi}$ ) гетерозиготности исследованных локусов у мелкой и крупной молоди севрюги. На радиусах частот аллелей 2 и 3 локусов *LDH3* и *LDH4* интервал значений от 0.5 до 1, на остальных – от 0 до 1. Сплошная линия – крупная молодежь, пунктир – мелкая.

верно крупнее гетерозиготных. Таким образом, селективные процессы на рыбоводных заводах приводят к изменению генетической структуры популяции поздней яровой севрюги по локусам, вовлеченным в формирование изменчивости адаптивно значимых количественных признаков. Изменение генетической структуры по этим локусам в свою очередь влечет деформацию биометрической структуры будущего нерестового стада. В перспективе можно ожидать дальнейшего сокращения линейных размеров и плодовитости, и, как следствие, снижения численности.

Кроме того, следует отметить, что в прудах со стандартной плотностью зарыбления происходит увеличение генотипического разнообразия, которое связано с более высокой выживаемостью (табл. 1), что в числе прочих причин может быть вызвано влиянием физиологического стресса на раннем этапе выращивания. Подобное явление, ве-

роятно, аналогично увеличению изменчивости в условиях стресса при одомашнивании, в ситуации так называемого дестабилизирующего отбора [36].

Однонаправленные изменения должны происходить вследствие аутбридинга при беспорядочном скрещивании производителей (нарушении естественной ассортативности и внутривидовой подразделенности), а также вследствие промыслового отбора на стадии нереста при непропорциональном изъятии крупных рыб. Суммарным результатом этих антропогенных воздействий является увеличение гетерозиготности относительно исторически сложившегося оптимума [31, 37], характерного для нетронутых природных популяций. В то же время было показано, что высокая гетерозиготность присуща видам уменьшающейся численности, испытывающим неблагоприятное воздействие среды, к которой

они адаптируются за счет большей выживаемости гетерозиготных генотипов [38].

Повышение вариабельности размеров тела связывают обычно с обеднением ресурсов и ухудшением условий жизни при увеличении плотности [39, 40]. У речной молоди севрюги, собранной в течение нескольких часов, обнаружена вдвое меньшая вариабельность по сравнению с заводской [11]. Меньшая вариабельность молоди из прудов с низкой плотностью позволяет сблизить ее с речной как по этому признаку, так и по форме частотного распределения длины и массы. Выше уже упоминалось, что быстрый рост не всегда имеет генетическую основу. Так, попытка связать образование дополнительных вершин на кривой (“выскочек”) с генетическим расслоением группы особей [41] скорее всего не имеет достаточного основания [42]. Была показана неэффективность отбора таких быстрорастущих рыб, так как наследуемость скорости роста у “выскочек” близка к 0; группа быстрорастущих особей представлена набором случайных рыб, куда, вероятно, входят и гетерозиготные особи со сверхдоминантным проявлением генов, влияющих на рост [43, 44].

Аналогично этому полученные нами данные показывают, что высокое фенотипическое разнообразие молоди в прудах со стандартной плотностью посадки не имеет под собой генетической основы (по крайней мере, в отношении исследованных локусов), носит в значительной степени случайный характер, тогда как относительно меньшее фенотипическое разнообразие в прудах с низкой плотностью оказывается генетически обусловленным и может служить материалом для отбора. Отсюда следует, что в прудах с низкой плотностью зарыбления (в условиях, более близких к естественным) генетические характеристики молоди проявляются на фенотипическом уровне в комплексном, интегрированном виде, что дает возможность реализовать имеющийся генетический потенциал и максимально способствует поддержанию оптимального уровня генетического разнообразия пополнения стада.

Авторы выражают искреннюю благодарность за помощь в работе сотрудникам КаспНИРХ Т.Н. Григорьевой, Д.Е. Кириллову, работникам завода Лебяжий Севкаспрыбвода, проводившим опыты по выращиванию молоди, а также А.А. Кокозе и А.Б. Рябову.

Финансирование проведено за счет Госкомрыболовства и Программы ОБН РАН “Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ходоревская Р.П., Довгопол Г.Ф., Журавлева О.Л. Динамика промысловых запасов осетровых Волго-Каспийского региона // *Вопр. рыболовства*. 2000. Т. 1. Вып. 2–3. Ч. 2. С. 160–162.
2. Довгопол Г.Ф., Озерянская Т.В. Изменение популяционного веса севрюги и составляющих его показателей // *Вопр. рыболовства*. 2000. Т. 1. Вып. 2–3. Ч. 1. С. 116–117.
3. Пироговский М.И. К вопросу об эффективности осетроводства в Волго-Каспийском районе // *Биологические основы осетроводства*. М.: Наука, 1983. С. 191–200.
4. Алтухов Ю.П., Евсюков А.Н. Перепроизводство молоди рыболовными заводами как причина деградации волжского стада русского осетра // *Докл. РАН*. 2001. Т. 380. № 2. С. 273–275.
5. Митрохин А.Ю. Задачи генетики и селекции рыб при комплексном использовании водных ресурсов // *Генетика, селекция и гибридизация рыб*. М.: Наука, 1969. С. 71–78.
6. Казанский Б.Н. Эколого-эволюционная стратегия развития осетрового хозяйства в водоемах СССР // *Рациональные основы ведения осетрового хозяйства*. Волгоград, 1981. С. 92–94.
7. Мильштейн В.В. Теоретические и биотехнические аспекты прудового выращивания осетровых // *Биологические основы осетроводства*. М.: Наука, 1983. С. 128–135.
8. Кляиторин Л.Б. О чувствительности молоди осетровых к дефициту кислорода // *Вопр. ихтиологии*. 1976. Т. 16. Вып. 4. С. 744–748.
9. Лагунова В.С. Естественное воспроизводство севрюги и стерляди в 1981–1983 гг. // *Осетровое хозяйство водоемов СССР*. Астрахань, 1984. С. 177–179.
10. Сбикин Ю.Н. Некоторые аспекты социального и оборонительного поведения молоди осетровых (Acipenseridae) // *Зоол. журн*. 1996. Т. 75. Вып. 3. С. 383–390.
11. Рябова Г.Д., Офицеров М.В., Шишанова Е.И. Исследование связи между аллозимной изменчивостью и некоторыми компонентами приспособленности у севрюги *Acipenser stellatus* (Pallas) // *Генетика*. 1995. Т. 31. № 12. С. 1679–1692. (Ryabova G.D., Ofitserov M.V., Shishanova E.I. Investigation of the relationship between allozyme variation and some fitness components in stellate sturgeon *Acipenser stellatus* (Pallas) // *Rus. J. Genetics*. 1995. V. 31. № 12. P. 1430–1442.)
12. Рябова Г.Д., Офицеров М.В., Климонов В.О. и др. О возможном влиянии рыболовства на генетические и биологические характеристики севрюги // *Состояние и перспективы научно-практических разработок в области марикультуры России*. М.: ВНИРО, 1996. С. 269–274.
13. Рябова Г.Д., Никоноров С.И., Кутергина И.Г. и др. Связь между уровнем гетерозиготности по гену лактатдегидрогеназы ЛДГ-В<sup>2</sup> и некоторыми характеристиками производителей и молоди сев-

- рюги // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань, 1984. С. 303–305.
14. *Никоноров С.И., Витвицкая Л.В., Климонов В.О. и др.* Генетико-нейробиологический анализ полиреактивности молоди севрюги на нейротропный препарат гидрохлорид хинальдина // Докл. АН СССР. 1985. Т. 280. № 5. С. 1254–1257.
  15. *Серов Д.В., Никоноров С.И.* Механизмы и факторы генетического отбора по локусам лактатдегидрогеназы у севрюги // Докл. АН СССР. 1987. Т. 297. № 5. С. 1237–1239.
  16. *Козлов А.Б.* Использование генетико-нейробиологических методов для оценки качества прудовой молоди севрюги // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань, 1989. С. 145–147.
  17. *Алпатов В.В.* Среда и рост животных // Рост животных. М.; Л.: Биомедгиз, 1935. С. 326–366.
  18. *Хакиммулин А.А.* Интенсивность газообмена у одиночных и сгруппированных особей молоди сибирского осетра *Acipenser baeri* // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27. Вып. 6. С. 978–983.
  19. *Гершанович А.Д., Тауфик Л.К.* Влияние концентрации корма и плотности посадки на размер рациона молоди осетровых // Докл. АН СССР. 1991. Т. 317. № 5. С. 1277–1280.
  20. *Камоликова Л.И.* Физиологическая характеристика молоди осетровых рыб, выращенной в прудах с различной плотностью посадки // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань, 1984. С. 123–125.
  21. *Григорьева Т.Н.* Особенности выращивания укрупненной молоди осетровых рыб в прудах в современных условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань, 2001. 24 с.
  22. *Крупина Т.С.* Биохимическая характеристика дикой и заводской молоди осенней кеты, калуги и осетра // Труды ВНИРО. 2002. Т. 141. С. 176–183.
  23. *Матвеев Б.С.* Индивидуальные различия темпов роста и дифференцировки молоди осетровых рыб в условиях искусственного разведения // Труды ИМЖ. 1951. Вып. 5. С. 123–128.
  24. *Владимиров В.И.* Вариабельность размеров рыб на ранних этапах жизни и выживаемость // Разнокачественность раннего онтогенеза у рыб. Киев: Наук. думка, 1974. С. 227–254.
  25. *Виноградов В.К., Ерохина Л.В.* О взаимосвязи роста и развития гонад растительноядных рыб // Растительноядные рыбы и новые объекты рыбоводства и акклиматизации. Сб. науч. трудов. М.: ВНИИПРХ, 1985. Вып. 44. С. 11–19.
  26. *Катасонов В.Я., Дементьев В.Н.* Характеристика производителей карпа, выращенных при разной плотности посадки в возрасте сеголетков и двухлетков // Вопросы селекции, генетики и племенного дела в рыбоводстве. Сб. науч. трудов. М.: ВНИИПРХ, 1989. Вып. 58. С. 25–34.
  27. *Шварц С.С., Пястолова О.А., Добринская Л.А., Рункова Г.Г.* Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М.: Наука, 1976. 152 с.
  28. *Рябова Г.Д., Кутергина И.Г.* Анализ аллозимной изменчивости севрюги *Acipenser stellatus* (Pallas) Северного Каспия // Генетика. 1990. Т. 26. № 5. С. 902–911.
  29. *Zaykin D.V., Pudovkin A.I.* Two programs to estimate of  $\chi^2$  values using pseudo-probability tests // J. Hered. 1993. V. 84. № 2. P. 152.
  30. *Животовский Л.А.* Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 269 с.
  31. *Алтухов Ю.П.* Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с.
  32. *Кошелев Б.В.* Некоторые закономерности роста и времени наступления первого икротетания у рыб // Закономерности роста и созревания рыб. М.: Наука, 1971. С. 186–218.
  33. *Никандров В.Я., Шиндавина Н.И., Яблоков А.Г. и др.* Применение комбинированного отбора в форелеводстве // Тр. ГосНИОРХ. 1987. Вып. 259. С. 17–23.
  34. *Crandel P.A., Gall G.A.E.* Body weight analysis for individually tagged rainbow trout: males, females and precocious males // Aquaculture. 1992. V. 100. P. 99.
  35. *Møller D., Naevdal G., Holm M., Leroy R.* Variation in growth rate and age of sexual maturity in rainbow trout // Advances in Aquaculture. 1976. P. 622–626.
  36. *Belyaev D.K.* Destabilizing selection as a factor in domestication // J. Hered. 1979. V. 70. P. 301–308.
  37. *Алтухов Ю.П.* Внутривидовое генетическое разнообразие: мониторинг и принципы сохранения // Генетика. 1995. Т. 31. № 10. С. 1333–1357. (*Altukhov Yu.P.* Intraspecific genetic diversity: Monitoring and conservation // Rus. J. Genetics. 1995. V. 31. № 10. P. 1033–1054.)
  39. *Поляков Г.Д.* Приспособительное значение изменчивости веса сеголетков карпа // Зоол. журн. 1958. Т. 37. Вып. 3. С. 403–414.
  40. *Rubinstein D.I.* Individual variation and competition in the Everglades pygmy sunfish // J. Anim. Ecol. 1981. V. 50. P. 337–350.
  41. *Слуцкий Е.С.* Фенотипическая изменчивость рыб (селекционный аспект) // Изв. ГОСНИОРХ. 1978. Т. 134. С. 3–132.
  42. *Антипов Г.П., Лавровский В.В.* Причины асимметричности распределения рыб по массе и использование ее в целях селекции // Селекция рыб. Сб. науч. трудов III Всесоюз. совещ. по генетике и селекции. М.: Агропромиздат, 1989. С. 9–19.
  43. *Кирпичников В.С.* Генетические основы селекции рыб. Л.: Наука, 1979. 392 с.
  44. *Кирпичников В.С.* Цели и методы селекции карпа // Изв. ГОСНИОРХ. 1966. Т. 61. С. 7–27.

## Variation in Morphometric and Genetic Characteristics of Stellate Sturgeon Juveniles Raised at Different Densities

G. D. Ryabova<sup>1</sup>, V. O. Klimonov<sup>2</sup>, K. I. Afanas'ev<sup>1</sup>, D. I. Vyshkvartsev<sup>3</sup>,  
F. F. Moskaleichik<sup>1</sup>, and G. A. Rubtsova<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991;  
fax: (495) 135-12-89; e-mail: galina@vigg.ru

<sup>2</sup> Central Federal Department of Fisheries Examination and Norms of Defense and Reproducing  
of Fish Resource Acclimation (ZUREN)

<sup>3</sup> Institute of Marine Biology, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 290041 Russia

Genetic and size/weight characteristics of stellate sturgeon juveniles were examined under standard and twice lower than standard densities. Viability, growth rate, and variability of juveniles were higher at standard density. Individuals with different genotypes exhibited higher viability and faster growth at different densities, which was particularly pronounced in case of the *PGM1* locus. Despite the high phenotypic variability of sturgeon juveniles under standard conditions, its genetic component was higher at low density. It was concluded that low density conditions, which are closer to the natural ones, mediate maintenance of genetic variability.