

На правах рукописи

**ШИШАНОВА Елена Ивановна**

**Эколого-морфологическая и генетическая изменчивость  
популяции севрюги р. Урал.**

03. 00. 10 – ихтиология

**А в т о р е ф е р а т**

**диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук**

Москва - 2003

Работа выполнена во Всероссийском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)

Научный руководитель: доктор биологических наук  
Никоноров С.И.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, проф.  
Илясов Ю.И.  
кандидат биологических наук  
Крылова В.Д.

Ведущая организация: Московская сельскохозяйственная академия им.  
К.А. Тимирязева (МСХА)

Защита диссертации состоится «8» июль 2003 г. в 11 часов на заседании диссертационного совета Д 307.003.01 при Федеральном Государственном Унитарном предприятии «Всероссийском научно-исследовательском институте пресноводного рыбного хозяйства» (ВНИИПРХ) по адресу: 141821, Московская обл., Дмитровский район, пос. Рыбное.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГУП Всероссийского научно-исследовательского института пресноводного рыбного хозяйства.

Автореферат разослан «5» июня 2003 г. 

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
кандидат биологических наук

Подоскина Т.А.

2003-A  
11344

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследований.** Осетровые, в частности севрюга *Acipenser stellatus* (Pallas), характеризуются высоким экологическим и фенотипическим разнообразием, которое необходимо сохранить в условиях усиления антропогенного пресса и резкого сокращения численности естественных популяций осетровых рыб (Иванов, 2000). Севрюга – один из трех наиболее многочисленных промысловых видов осетровых, заслуживает особого внимания как высокотехнологичный объект индустриальной и пастбищной аквакультуры (Мамонтов и др., 2002, Чебанов 2002).

В современных условиях значительную роль играет искусственное разведение осетровых для товарного производства рыбы и поддержания численности естественных популяций осетровых. Однако искусственное разведение и, тем более, вмешательство в природные экосистемы, оказывают отрицательное влияние на генофонд осетровых и их технологические характеристики при выращивании (Лукьяненко и др., 1988, Рябова и др. 1996, Баранникова и др., 2000, Карнаухов 2001, Чебанов, 2002). Поэтому приоритетными задачами в современном осетроводстве являются формирование коллекционных и промышленных маточных стад осетровых, сохранение жизнеспособных половых продуктов осетровых в криобанках, разработка методик доместикации, селекции и сохранения генетических ресурсов для осетроводства, а также разработка рационального режима промысла (Мамонтов, 1998, Багров и др., 2000, Малютин, 2000, Ананьев и др. 2002, Цветкова и др., 2003). Решение поставленных задач невозможно без знаний о популяционной структуре и состоянии естественных популяций осетровых.

К настоящему времени общепризнано, что для получения полноценного представления о популяциях должны быть использованы различные методические подходы при сборе и анализе материала, изучен комплекс признаков и дана оценка нативности изучаемой популяции (Мина, 1986, Голубцов, 1988, Калнин, 1990, Алтухов и др. 1997). Однако исследования внутривидовой дифференциации осетровых с использованием биохимических маркеров проводили либо на популяциях рек с изменившимися из-за гидростроительства условиями естественного размножения и высокой долей рыб искусственного происхождения (до 80%), либо при проведении исследований не изучали, и, следовательно, при анализе материала не учитывали, связь параметров белкового полиморфизма с возрастом, полом и размером особей, темпом роста, принадлежностью к определенному, фенотипу и т.д. (Камшилин, 1984, Лукьяненко и др. 1988, Чебанов, 1996, Чихачев, 1997).



Популяция севрюги, нерестящейся в р. Урал, в период наших исследований была единственной, которая размножалась на исторически сложившихся нерестилищах и не подвергалась массовому искусственному воспроизводству. Такие популяции могут служить моделью для определения исходных принципов и методических особенностей формирования и эксплуатации искусственно поддерживаемых стад осетровых. Сведения о биологической и генетической разнокачественности уральской севрюги в период ее стабильной численности, полученные во время нерестовых миграций в реку, могут представлять значительный интерес для усовершенствования режима промысла, сохранения генофонда осетровых, выработки принципов создания и эксплуатации их коллекционных и промышленных маточных стад, что и определяет актуальность исследований

**Цели и задачи исследования.** Целью настоящей работы было изучение внутривидовой разнокачественности севрюги р. Урал по комплексу биологических и генетических признаков во время нерестовых миграций.

В соответствии с поставленной целью предстояло решить следующие задачи:

- изучить экологические условия и динамику нерестового хода севрюги в р. Урал в период проведения исследований;
- охарактеризовать по биологическим признакам производителей севрюги по времени захода в реку на нерест и оценить разнокачественность внутривидовых групп;
- изучить уровень белкового полиморфизма по времени нерестового хода у производителей севрюги и дать оценку генетической гетерогенности биологических групп;
- изучить половую, возрастную и генерационную изменчивость уральской севрюги по параметрам белкового полиморфизма;
- исследовать формы севрюги с разной пигментацией тела по комплексу морфометрических и генетических признаков.

**Научная новизна.** Впервые дана оценка биологической разнокачественности и генетической гетерогенности разных внутривидовых групп популяции севрюги р. Урал, в период ее стабильного состояния, по комплексу морфометрических, биологических, генетических показателей. Выявлена генерационная, возрастная и половая генетическая гетерогенность нерестовых мигрантов севрюги. Охарактеризованы по морфометрическим и генетическим параметрам и динамике нерестового хода белоспинная и черноспинная формы уральской севрюги.

### **Практическая значимость.**

- Впервые проведена комплексная оценка генетической гетерогенности нативной популяции севрюги, предложены необходимые меры по совершенствованию режима промысла и по поддержанию биологического разнообразия севрюги в естественных условиях обитания.
- Разработаны предложения по усовершенствованию принципов отбора производителей при формировании коллекционных стад рыб и проб спермы рыб для сохранения в криобанках, а также создания и эксплуатации промышленных маточных стад севрюги на осетровых рыбоводных заводах.
- Создана компьютерная база данных, включающая 8 полиморфных локусов севрюги, которая может являться «точкой отсчета» при проведении дальнейших популяционно-генетических исследований и при организации генетического мониторинга популяций севрюги.

**Апробация работы.** Материалы диссертации были доложены на межлабораторных коллоквиумах ВНИРО, Всесоюзном совещании «Осетровое хозяйство водоемов СССР» ноябрь 1989г., г. Астрахань, конференции молодых ученых МСХА (июнь 1996), совещании в Ростове на Дону в августе 1996г. «Состояние и перспективы научно-практических разработок в области марикультуры России», Ученом совете ВНИИР.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 7 работ, одна статья находится в печати.

### **Структура и объем диссертации.**

Диссертация состоит из введения, обзора литературы, характеристики материалов и методов исследований, результатов исследований, заключения, выводов, предложений. Работа изложена на *102* страницах машинописного текста, содержит *11* рисунков, и *25* таблиц. Приложение на *62* стр. состоит из *40* таблиц.

### **КРАТКАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТА**

Севрюга *Acipenser stellatus* (Pall.) – вид, которому присуща большая эврибионтность, эвригалинность, сложная, многовозрастная структура нерестовых популяций, многократный повторный нерест, с различными по длительности межнерестовыми интервалами. В отличие от других каспийских осетровых, севрюге свойственно быстрое созревание, относительно короткий жизненный цикл, отсутствие жилых речных форм и своеобразная форма тела и рыла. Окраска спины и боков варьирует от черной до белой. Каспийская севрюга

проходная рыба, нагуливается в море, на нерест идет в реки, образуя популяции, приуроченные к разным рекам.

Н.Е. Песериди (1967) на основании состояния гонад, сроков захода в реку, длительности пребывания в реке, времени и экологических особенностей размножения выделил следующие внутрипопуляционные биологические группы:

- раннюю яровую севрюгу, мигрирующую в реку в апреле-мае. Производители характеризуется 4 стадией зрелости гонад при заходе в реку и поднимаются вверх по реке на расстояние до 650 км, нерестятся в верхней и средней зоне нерестилищ и находятся в реке до 1,5-2 месяцев;
- позднюю яровую севрюгу, которая заходит в реку в конце мая и июне, нерестится на нижних нерестилищах и задерживаются в реке не более 2-3-х недель. Производители имеют 4 завершённую и 5 стадию зрелости гонад;
- озимую севрюгу, мигрирующую в реку с лета до поздней осени, зимующую в реке и поднимающуюся до верхних нерестилищ. Производители отличаются преобладанием 3 стадией зрелости гонад, их созревание завершается в период зимовки в реке.

На нерестилищах в момент икрометания на 1 самку приходится несколько самцов, они находятся на нерестилище в течение почти всего нерестового сезона (1,5-2 месяца), и осеменяют икру самок разных биологических групп. В конце нереста соотношение полов на нерестилищах достигает 1:15 (Песериди, 1967, 1986).

Режим рыболовства на р. Урал, принятый в 1967 г., обеспечивавший полноценный пропуск производителей на нерестилища и большой естественный нерестовый фонд севрюги площадью 1600 га, позволили сохранить ее внутрипопуляционное биологическое разнообразие до времени проведения исследований (Верина, Песериди, 1981, Песериди и др.1984).

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Сбор материала проводили в составе полевого отряда лабораторий ихтиологии и воспроизводства рыб Урало-Каспийского отделения ЦНИОРХ (Атырауское отделение КазНИИРХ) на лицевой тоне р. Урал «Нижне-Дамбинской», расположенной в 19 км от моря, с апреля по октябрь 1981-1985г.г. Объектом исследования в течение всей нерестовой миграции севрюги в реку были самки и самцы, принадлежащие к разным биологическим группам. Ежедневно осуществляли количественный учет севрюги из уловов 4 притоненный для изучения динамики нерестового хода и учета соотношения полов. Про-

водили полный биологический анализ производителей (Правдин, 1966). Всего было исследовано 5479 экз. севрюги, из них 2925 самцов и 2554 самки.

Во время биологического исследования периодически, с интервалом в несколько дней, в течение 1-3 дней подряд брали образцы печени, сердца и мышц для биохимического анализа. В 1984 г. и 1985 г. период с апреля по сентябрь было сделано по 10 выборок производителей севрюги и проанализировано соответственно 521 и 752 биохимические пробы (табл. 1).

В 1985 г. в течении июня-июля в низовье р. Урал были собраны для биохимического анализа 492 экз. покатной молоди от естественного нереста из уловов бим-трала. В 1985 г. во время количественного учета оценивали в уловах долю белоспинных рыб и провели морфометрический анализ 23 самцов и 34 самок белоспинной севрюги и 23 самцов и 36 самок черноспинной севрюги по 26 признакам в соответствии с методическими рекомендациями по морфологическим исследованиям осетровых рыб и их гибридов (Крылова, Соколов, 1981). Черноспинной считали севрюгу с почти черной окраской спины, заходящей далеко за ряд боковых жучек. Белоспинная севрюга характеризуется очень светлой окраской, только около спинных жучек проходит черная полоса шириной около 5 см.

Таблица 1

**Отбор проб для генетико-биохимических исследований и компоновка их по условно выделенным группам**

группы	1 (ранняя яровая севрюга)			2 (ранняя яровая севрюга)				3 (поздняя яро- вая севрюга)		4 озимая севрюга
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
№ вы- борки										
Коли- чество экзем- пляров	51	51	73	75	55	32	47	49	22	66
1984 г.	10-16 апре- ля	19 апре- ля	22-23 апре- ля	26-29 апре- ля	4--5 мая	10-11 мая	16-17 мая	22 мая	весь июнь	весь сен- тябрь
группы	1			2				3		4
Коли- чество экзем- пляров	80	80	82	75	77	45	137	62	52	62
1985 г.	23-24 апре- ля	28-29 апре- ля	4-5 мая	8-10 мая	13-14 мая	18 мая	23-25 мая	29 мая	весь июнь	весь сен- тябрь

Образцы тканей от 1273 экз. производителей рыб и 492 экз. молоди, 49 экз. белоспинной и 117 экз. черноспинной севрюги были заморожены для хранения, а затем обработаны методом электрофореза в полиакриламидном и крахмальном гелях на базе лаборатории мутагенеза Института Общей Генетики (Peacock et al, 1965; Show C., Prasad R., 1970). В качестве генетических маркеров использовали 5 полиморфных ферментных систем: лактатдегидрогеназу (ЛДГ), малатдегидрогеназу (МДГ), аспартатаминотрансферазу (ААТ), фосфоглюкомутазу (ФГМ) и эстеразу (ЭСТ), позволивших проанализировать выборки по 8 локусам.

В журнал записывали для каждой изученной особи следующие сведения: дата анализа, порядковый номер, возраст, пол, стадия зрелости, абсолютная длина, живая масса тела, масса тела без внутренних органов, вес гонад, количество икры в 2 граммах, плодовитость, коэффициент упитанности по Кларк, генотипы исследованных локусов ЛДГ-3, ЛДГ-4, ААТ-1, ААТ-2, ФГМ-1, ЭСТ-2, МДГ-1, МДГ-2 (Правдин, 1966; Никоноров и др. 1985; Рябова, Кутергина, 1990). В 1985 г. дополнительно отмечали тип окраски тела. Такой принцип оформления материала позволил проанализировать внутрипопуляционную, возрастную, генерационную и половую изменчивость уральской севрюги, а также включает в себя возможность оценки генотипов по биологическим характеристиками. Компьютерный вариант базы данных находится в лаборатории популяционной генетики ИОГен (РАН). Достоверность различий биологических показателей мигрантов оценивалась по критерию Стьюдента ( $t_{st}$ ). Генетическая гетерогенность популяции оценивалась с помощью теста  $\chi^2$  на гетерогенность,  $G_{st}$  и показателя генетического сходства, которые обычно используются для анализа генетической внутрипопуляционной дифференциации (Ниль, Шелл, 1958, Животовский, 1979 1983, Алтухов и др. 1997, Nei, 1975). При расчете частот аллелей, гетерозиготности, оценке соответствия теоретически ожидаемых частот наблюдаемым ( $\chi^2$ ) по закону Харди-Вайнберга и статистической обработке биологического материала использовались компьютерные программы Ю.И. Дубровы (ИОГен) и А.Н. Горохова (МИСИС).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ БИОЛОГИЧЕСКАЯ РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ СЕВРЮГИ Р. УРАЛ

Начало нерестового хода севрюги в реку зависит от климатических условий текущего года. Обычно он начинается при достижении нерестовых температур воды 3-5<sup>0</sup> С и независимо от уровня воды в реке (Песериди, Чертихина 1971, Шишанова, 1987). Динамика нерестового хода севрюги в реку в весенний период характеризуется двухвершинной кривой и представлена на рис. 1.

В начале нерестового хода в апреле в реку заходят крупные рыбы (средняя длина у самок 158 см, самцов – 141 см), доминирующих 14-17 летних старших возрастных групп, с 4 стадией зрелости гонад. Они относятся к 1 группе ранней яровой севрюги и формируют первый пик численности уловов. В этот период в уловах доминируют рыбы в темной окраской спины.

В начале мая вместе с ними в реку мигрируют рыбы 2 группы ранней яровой севрюги. Эта группа выделена в результате многолетних наблюдений (1973-1985 г.г.) за динамикой численности мигрантов на основании увеличения в этот период уловов (до 30%) относительно предшествующего периода спада добычи (Шишанова и др., 1987). От рыб 1 группы они отличаются только более высокой степенью готовности к нересту и доминированием рыб со светлой окраской тела. Еще в 1863 г. Северцов Н.А. отмечал в мае подходы так называемых «егорьевского» (6 мая) и «никольского беляка» (22 мая).

С конца мая до последних чисел июня в реку заходит поздняя яровая севрюга. В уловах доминируют более мелкие, и менее упитанные производители 13-15 летнего возраста, находящиеся в 4-5 стадиях зрелости гонад, среди которых встречаются текучие особи. В июле-августе наступает перерыв в нерестовой миграции севрюги, изредка в уловах попадаются единичные экземпляры.

С августа до середины октября в реку заходит 4 группа рыб – озимая севрюга. Она находится в реке 7-8 месяцев и размножается на верхних нерестилищах. Для этих производителей характерен низкий коэффициент зрелости гонад (до 14,2 у самок) и высокий коэффициент упитанности (до 0,31). По своим размерно-весовым и возрастным характеристикам они мало отличаются от ранней яровой севрюги.

Исследования возрастной и размерно-весовой структуры уральской севрюги подтвердили, что длина, вес, плодовитость коррелируют с возрастом рыбы, масса тела с длиной. Коэффициент упитанности производителей севрюги от возраста рыбы не зависел. Данные по доминирующим возрастным группам в 1984-1985 г.г. приведены в табл. 2. Важно отметить, что генерации рыбы, пришедшие на нерест в разные годы, могут иметь статистически достоверные различия по размеру и плодовитости.

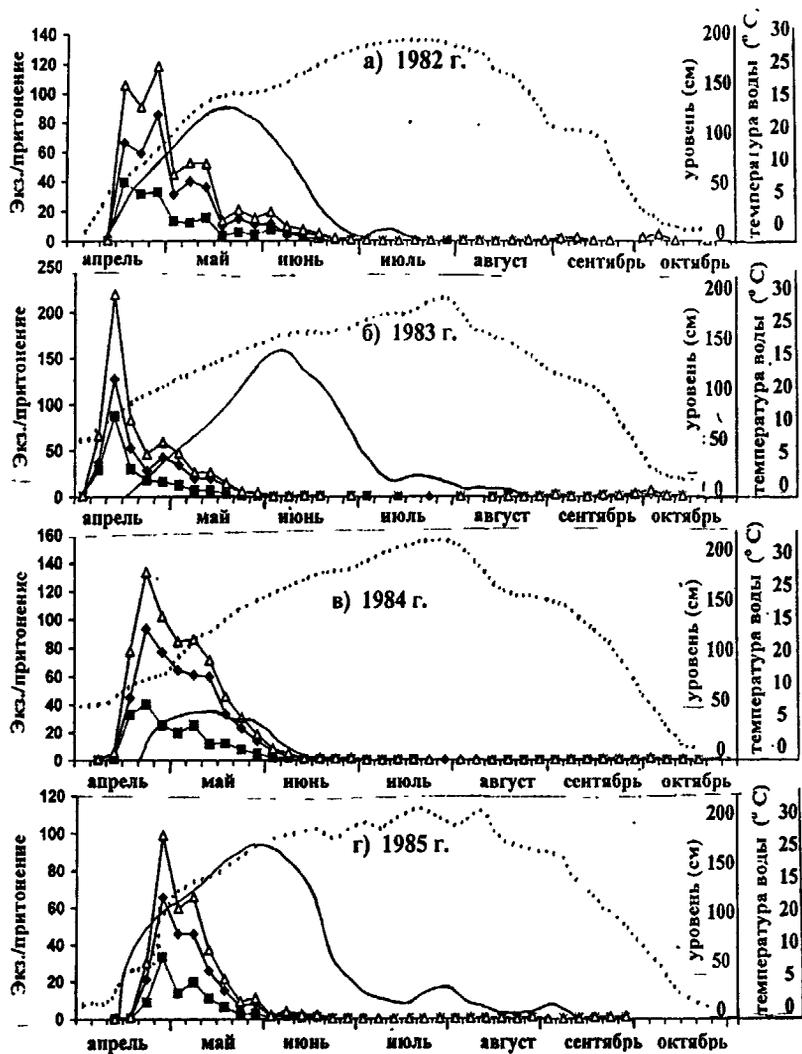


Рис. 1 Динамика нерестового хода севаги в р. Урал на тоне «Нижне-Дамбинской» в 1982-1985 годах  
 а) 1982 г., б) 1983 г., в) 1984 г., г) 1985 г.

—◆— самки, —■— самцы, —△— оба пола  
 — уровень воды в реке, ..... температура воды в реке

Таблица 2

**Морфологическая характеристика доминирующих возрастных групп производителей севрюги**

Возраст, лет	Длина тела, см		Масса тела, кг		Плодовитость, тыс. шт.		Кoeffициент упитанности	
	1984 г.	1985 г.	1984 г.	1985 г.	1984 г.	1985 г.	1984 г.	1985 г.
САМКИ								
12	152,1**	146,5**	13,1	11,0	233,4*	199,6*	0,237	0,228
13	155,0*	150,3*	11,9	12,1	244,1**	209,1**	0,233	0,235
14	155,9	155,1	12,5	12,3	266,5	227,2	0,232	0,237
15	156,6	154,2	12,9	13,1	227,4	230,1	0,240	0,234
САМЦЫ								
12	136,7	135,9	7,3	6,8	-	-	0,238	0,237
13	137,8	137,7	7,5	7,2	-	-	0,247	0,242
14	141,8	140,1	8,0	7,7	-	-	0,243	0,236
15	143,5	141,4	8,2	8,0	-	-	0,246	0,242

\* -  $p < 0,05$ , \*\* -  $p < 0,01$  ( $t_{\text{ст}}$ )

Таблица 3

**Биологические показатели уральской севрюги из условно выделенных внутривидовых биологических групп**

группа	Длина тела, см		Плодовитость, тыс.шт.		Кoeffициент зрелости		Возраст рыб, лет		Кoeffициент упитанности по Кларк	
	1984	1985	1984	1985	1984	1985	1984	1985	1984	1985
САМКИ										
1	<b>159,5<sup>3</sup></b>	<b>158,8<sup>2,3</sup></b>	<u>270,0<sup>3</sup></u>	<u>263,1<sup>3,4</sup></u>	<b>23,9<sup>4</sup></b>	<b>24,4<sup>4</sup></b>	<u>16,1<sup>2</sup></u>	<b>16,3<sup>2,3</sup></b>	<u><b>0,25<sup>2,3,4</sup></b></u>	<u><b>0,24<sup>3,4</sup></b></u>
2	<u>157,1<sup>3</sup></u>	<b>154,9<sup>3</sup></b>	255,3 <sup>3</sup>	<u>250,8<sup>4</sup></u>	<b>23,2<sup>4</sup></b>	<b>23,9<sup>4</sup></b>	<b>14,7<sup>4</sup></b>	15,0 <sup>4</sup>	<b>0,236<sup>4</sup></b>	<b>0,240<sup>3</sup></b>
3	151,8 <sup>4</sup>	<b>151,1<sup>4</sup></b>	203,7	<b>207,3<sup>2</sup></b>	<b>23,4<sup>4</sup></b>	<b>24,3<sup>4</sup></b>	<b>14,8<sup>4</sup></b>	<u>14,3<sup>4</sup></u>	<b>0,227<sup>4</sup></b>	<b>0,223<sup>4</sup></b>
4	157,0	156,3	-	219,3	15,7	16,1	17,0	16,5	0,266	0,246
	157,2	154,9	252,9	229,3	23,2	23,1	15,6	15,9	0,242	0,235
САМЦЫ										
1	<b>139,7<sup>2,3</sup></b>	<b>141,3<sup>2,3,4</sup></b>			<u>5,6<sup>4</sup></u>	<b>5,9<sup>4</sup></b>	<u>13,6<sup>2,3</sup></u>	<b>14,2<sup>2,3</sup></b>	<b>0,249<sup>3</sup></b>	<u><b>0,252<sup>3,4</sup></b></u>
2	134,4 <sup>4</sup>	135,3 <sup>3</sup>			<b>5,4<sup>4</sup></b>	<b>5,5<sup>4</sup></b>	12,3 <sup>4</sup>	12,7	<b>0,246<sup>3</sup></b>	<b>0,242<sup>3</sup></b>
3	<b>126,8<sup>4,2</sup></b>	132,9			<b>4,9<sup>4</sup></b>	<b>5,5<sup>4</sup></b>	12,1 <sup>4</sup>	12,2	0,228 <sup>4</sup>	<b>0,228<sup>4</sup></b>
4	139,1	138,4			6,8	7,6	13,8	13,0 <sup>1</sup>	0,246	0,262
	136,6	136,6			5,5	5,9	12,8	12,1	0,244	0,242

- верхний индекс указывает на группу, с которой выявлены достоверные различия ( $t_{\text{ст}}$ ).
- выделены жирным шрифтом показатели со значимостью различий  $p < 0,001$ , подчеркнуты -  $p < 0,01$ , остальные индексированные показатели -  $p < 0,05$ ;

Анализ показателей длины, массы, возраста, плодовитости, коэффициентов зрелости и упитанности производителей в соответствии с описанными ранее и условно выделенными биологическими группами показывает, что между 1, 2 и 3 группами существуют достоверные различия по длине и весу самок и самцов, а также плодовитостью (табл. 3). Это во многом обусловлено преобладанием старших возрастных групп. Однако в 3 группе производители тех же доминирующих возрастных групп имеют меньшие размеры и более низкий коэффициент упитанности. Наблюдающиеся различия первых 3-х групп от 4 озимой северяги по коэффициентам зрелости и упитанности обусловлены разным физиологическим состоянием производителей и степенью зрелости половых продуктов. При объединении показателей производителей 1 и 2 ранней яровой группы сохраняются достоверные различия между ранней и поздней яровой северягой по длине, коэффициенту упитанности и возрасту.

Рассмотренные данные свидетельствуют о том, что в разные периоды нерестового хода северяги преобладают определенные возрастные группы мигрантов, меняется соотношение самок и самцов и рыб с разной окраской тела. В начале хода в апреле мигрируют рыбы старших возрастов, в мае и июне - более молодые производители, что обуславливает различия плодовитости, массы и длины тела рыб из разных внутрипопуляционных групп. Коэффициенты зрелости и упитанности рыб из рассмотренных групп связаны со степенью готовности к нересту мигрантов в разное время нерестового хода и не зависят от возраста производителей.

Таким образом, наблюдается биологическая разнокачественность производителей из условно выделенных внутрипопуляционных групп в целом соответствующая описанной ранее Песериди (1967).

## **ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ СЕВРЮГИ Р. УРАЛ**

### **Характеристика генетической изменчивости северяги по времени нерестовой миграции**

Оценка производителей северяги по параметрам белкового полиморфизма показала заметные различия, хотя и неодинаково выраженные для разных полиморфных систем, между выборками, взятыми в разное время нерестового хода. Гетерозиготность стада по исследованным локусам представлена в таблице 4. Наиболее полиморфными оказались локусы ЛДГ-3, ЛДГ-4, ААТ-1, ААТ-2, ФГМ-1 и ЭСТ. По Нею ( $G_{st}$ ) из общей популяции выделяются по гетерози-

готовности следующие группы: по локусу ЛДГ-3 – 1,2,3 группы нерестующие в 1984 г., по локусу ЛДГ-4 – 2 группа (1984 г.), по локусу ААТ-1 – 4 группа 1984 г., по локусу ААТ-2 – 1, 2 и 3 группа (1984), и 3 группа 1985 г., по локусу ФГМ –1 и 4 группы 1984–1985 г.г., по локусу ЭСТ – 2 и 4 группа 1984 г. (Ней, 1975). Это свидетельствует о существенной генетической гетерогенности популяции уральской севрюги в целом.

Варьирование частоты обычных аллелей исследованных локусов и гетерозиготности в выборках севрюги представлено в табл. 5 и рис. 2. Видно, что особенно выделяются апрельские и сентябрьские выборки рыб, которые отличались от большинства выборок по локусам ЛДГ-3, ЛДГ-4, ААТ –1, ААТ-2 и ЭСТ –2.

Таблица 4

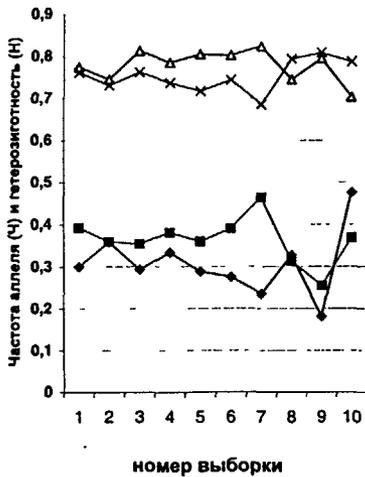
**Оценка генетической изменчивости севрюги по гетерозиготности локусов**

Локус	H <sub>o</sub>	H <sub>e</sub>	Относительное разнообразие между группами (G <sub>st</sub> )				
			год	1 группа	2 группа	3 группа	4 группа
ЛДГ-3*	0,310	0,302	1984	<u>0,240</u>	<u>0,304</u>	<u>0,288</u>	0,056
			1985	0,102	0,043	0,092	0,092
ЛДГ-4*	0,319	0,323	1984	0,015	<u>0,266</u>	0,021	0,027
			1985	0,102	0,056	0,040	0,093
ААТ-1*	0,392	0,437	1984	0,069	0,073	0,105	<u>0,125</u>
			1985	0,043	0,041	0,009	-
ААТ-2*	0,259	0,327	1984	<u>0,278</u>	<u>0,529</u>	<u>0,128</u>	0,027
			1985	0,055	0,042	<u>0,238</u>	-
ФГМ-1*	0,263	0,284	1984	<u>0,415</u>	0,067	0,112	<u>0,280</u>
			1985	<u>0,278</u>	0,042	0,010	<u>0,158</u>
ЭСТ-2*	0,379	0,402	1984	0,077	<u>0,146</u>	0	<u>0,171</u>
			1985	0,092	0,049	0,022	0,097

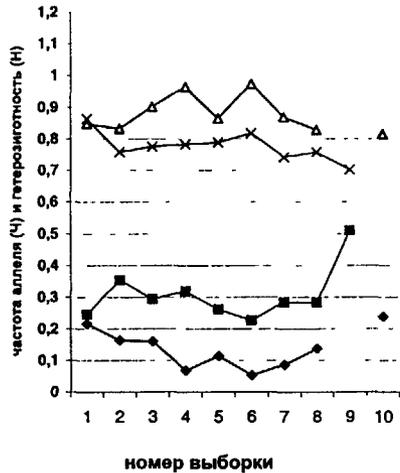
\* наличие полиморфности по 95% критерию

— — — — — - выделяющиеся по G<sub>st</sub> группы

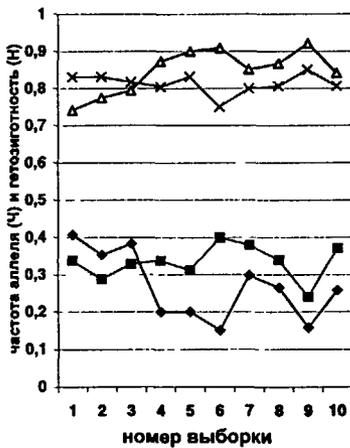
Полученные материалы свидетельствуют о том, что, во-первых, такие популяционно-генетические параметры, как частоты аллелей и уровень наблюдаемой гетерозиготности варьируют по времени нерестового хода севрюги в реку; во-вторых, динамика частот аллелей локусов ЛДГ-В<sup>1</sup>, ААТ-А<sup>2</sup> и ФГМ-1 может существенно различаться у производителей, пришедших на нерест в разные годы.



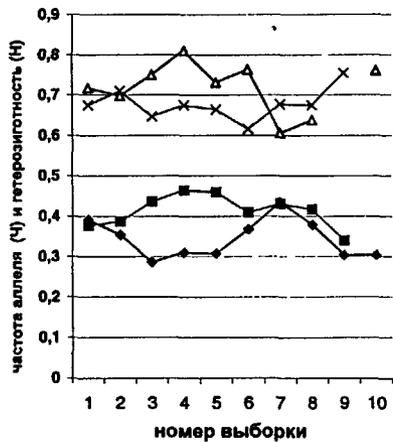
ЗСТ



AAT-2



ЛДГ-3



AAT-1

♦ H-1984      ■ H-1985  
 △ Ч-1984      × Ч-1985

Рис. 2. Частота преобладающего аллеля и наблюдаемая гетерозиготность наиболее изменчивых локусов у производителей севрюги в 1984-1985 г.г.

Таблица 5.

**Варьирование частоты преобладающего аллеля в выборках  
уральской севрюги**

Локус	Частота аллеля в выборках 1984 г.			Частота аллеля в выборках 1985 г.		
	Минимальная	Максимальная	Средняя	Минимальная	Максимальная	Средняя
ЛДГ-3	0,741	0,921	0,840	0,760	0,850	0,813
ЛДГ-4	0,765	0,888	0,835	0,774	0,848	0,793
ААТ-1	0,816	0,974	0,862	0,702	0,864	0,776
ААТ-2	0,607	0,810	0,724	0,616	0,756	0,683
ЭСТ-2	0,703	0,824	0,779	0,686:	0,809	0,743
МДГ-1	0,993	1,000	0,998	0,988	1,000	0,996
МДГ-2	0,984	1,000	0,993	0,993	1,000	0,997
ФГМ-1	0,700	0,823	0,998	0,796	0,868	0,821

**Оценка генетической гетерогенности внутривидовых биологических групп уральской севрюги**

Для оценки генетической гетерогенности внутривидовых биологических групп производителей севрюги выборки были объединены в соответствии с вышеописанными четырьмя биологическими группами и протестированы на гетерогенность (Ниль, Шелл, 1958; Животовский, 1983).

Сравнение выделенных групп между собой показало существование между ними различий как минимум по одному из локусов (табл. 6). В 1984 г. гетерогенность была выявлена по локусам: ЛДГ-3 по аллелям В и В', ЛДГ-4 по аллелю В, ААТ-1 по аллелям А, А', А'', ААТ-2 по аллелям А, А', А''. В 1984 г. 1 группа ранней яровой севрюги сильно отличалась от других групп по локусам ФГМ-1 и МДГ-1,-2. В 1985г. выявлена неоднородность по локусу ЛДГ-4 по аллелю В'', по локусу ААТ-1 по аллелю А, по которым в 1984г. гетерогенность не была показана. По локусам ЛДГ-3 и ФГМ-А в 1985г. выборки рыб были гомогенны. Таким образом, выделенные четыре биологические группы рыб в исследованные годы были гетерогенны, но по разным локусам и аллелям..

Для оценки аллельного разнообразия выделенные группы были проанализированы по показателю генетического сходства, который в целом подтвердил результаты теста  $\chi^2$ , для 2 и 3 уровня значимости (Животовский, 1983).

Полученные результаты дают основание сделать вывод о генетической неоднородности производителей уральской севрюги по использованным маркерам в разные периоды нерестовой миграции с апреля по октябрь. Однако динамика генных частот по времени миграции не обнаружила какой-либо закономерности и не имеет связи со временем захода в реку рассмотренных внутрипопуляционных биологических групп. Поэтому наши данные не свидетельствуют о репродуктивной самостоятельности выделенных нами групп рыб, в том числе озимой и яровой части стада.

Таблица 6  
Гетерогенность севрюги р. Урал по частоте аллелей (тест  $\chi^2$ )

Год, номер и название группы рыб	Наименование локуса							
	ЛДГ-3	ЛДГ-4	ААТ-1	ААТ-2	ЭСТ-2 аллель- i	ФГМ-1	МДГ-1	МДГ-2
1984 г.								
1	<u>0,773</u> <sup>2,3</sup>	0,812 <sup>2</sup>	<u>0,724</u> <sup>3</sup>	<u>0,866</u> <sup>2</sup>	<b>0,016</b> <sup>2,3</sup>	0,721 <sup>2</sup>	1,000 <sup>2,3,4</sup>	0,995 <sup>2</sup>
2	0,885	0,866	0,732	<u>0,918</u> <sup>4</sup>	0,001	0,814 <sup>1</sup>	<u>0,991</u> <sup>1</sup>	1,000
3	0,882	0,816	0,638	<b>0,828</b> <sup>4</sup>	0,000	0,803 <sup>1</sup>	0,993 <sup>1</sup>	1,000
4	0,841	0,818	0,761	0,815	0,017	0,832	<b>0,984</b> <sup>1</sup>	1,000
Итого	<u>0,841</u>	<u>0,835</u>	0,724	<b>0,862</b>	0,011	<u>0,798</u>	0,993	0,998
1985 г.								
1	0,831	0,788 <sup>2</sup>	<u>0,691</u> <sup>2,3</sup>	0,816 <sup>3</sup>	<b>0,003</b> <sup>4</sup>	0,884	1,000 <sup>2,4</sup>	<b>0,991</b> <sup>2,3</sup>
2								
3	0,807	0,803	0,670	0,788 <sup>3</sup>	<u>0,005</u> <sup>4</sup>	0,838	<u>0,993</u> <sup>3</sup>	1,000 <sup>4</sup>
4	0,811	0,779	0,692	0,738	0,009 <sup>4</sup>	0,831	1,000	1,000 <sup>4</sup>
Итого	<u>0,806</u>	<u>0,823</u>	-	-	0,044	0,862	<b>0,993</b> <sup>1,3</sup>	0,971
	0,813	<u>0,793</u>	0,683	<b>0,776</b>	0,020	<u>0,848</u>	0,997	0,996
Белоспинка	<u>0,776</u>	0,796	0,670	<u>0,670</u>	0,019	0,803	-	-
Черноспинка	<u>0,876</u>	0,829	0,628	<u>0,846</u>	0,004	0,870	-	-

- верхний индекс указывает на группу, с которой выявлены достоверные различия по  $\chi^2$
- выделены жирным шрифтом показатели со значимостью различий  $p < 0,001$ , подчёркнуты -  $p < 0,01$ , остальные индексированные показатели -  $p < 0,05$ ;

## Генетическая изменчивость производителей уральской севрюги по поколениям, возрастным группам и половой принадлежности

Изучение параметров белкового полиморфизма рыб, принадлежащих к определенным возрастным группам, поколениям и полу проводили на примере самых представительных выборок рыб в возрасте 11 - 16 лет. Анализ гетерогенности выборок показал, что достоверные различия по частотам обычных аллелей имеются между следующими выборками рыб (табл. 7):

### 1. Производителями разного возраста в пределах одного поколения:

- а) 13 и 14 летками поколения 1971г. по локусу ЛДГ-3 ( $\chi^2$  4,87;  $p < 0,05$ ) и локусу ЭСТ-2 ( $\chi^2$  6,98;  $p < 0,01$ );
- б). 14 и 15 летками поколения 1970 г., по локусам ЛДГ-4 и ФГМ ( $\chi^2$  соответственно 4,94 и 5,12;  $p < 0,05$ ;
- в) 15 и 16 летками поколения 1969г. по локусу ЭСТ ( $\chi^2$  7,12;  $p < 0,05$ ).

### 2. Производителями разных поколений:

- а). 1971 г. и 1972 г., по локусу ЛДГ-3 ( $\chi^2$  5,14;  $p < 0,05$ );
- б) 1969 г. с 1970 г. и с 1971 г. по локусу ФГМ ( $\chi^2$  соответственно 4,51 и 4,5;  $p < 0,05$ );
- в) 1973 г. и 1970 г. по локусу ЭСТ-2 ( $\chi^2$  9,64;  $p < 0,01$ )

Интересно отметить, что редкий аллель *i* локуса ЭСТ-2 не наблюдался в выборках из поколений 1973 г. и 1969 г. В выборках 1972 г. его частота незначительна (0,005), а в 1970-1971гг. - соответствует общепопуляционному значению (0,024). Поэтому между выборками из поколений 1973 г., 1969г. и 1970-1971 г. по нему обнаружены достоверные различия.

Сравнение частот обычных аллелей самок и самцов, пришедших на нерест в 1984 г. показало их гетерогенность по локусу ЛДГ-3 ( $\chi^2$  3,96;  $p < 0,05$ ), а в 1985г. по локусу ЛДГ-4 ( $\chi^2$  6,78;  $p < 0,01$ ) Также была обнаружена неоднородность самок нерестящихся в 1984-1985 годах по ЛДГ-3 ( $\chi^2$  7,26;  $p < 0,01$ ) и самцов до ЛДГ-4 ( $\chi^2$  7,10;  $p < 0,01$ ) (табл. 8). По другим локусам изменчивости обнаружено не было.

Таким образом, исследование полиморфных локусов уральской севрюги показало рыбы разного возраста и поколений, а также самки и самцы могут быть гетерогенны по локусам ЛДГ-3, ЛДГ-4 и ЭСТ-2.

Таблица 7

**Частота преобладающего аллеля в различных возрастных группах и поколениях севрюги**

Год рождения	Возраст рыб при вылове, лет	ЛДГ-3	ЛДГ-4	ФГМ-1	ААТ-1	ААТ-2	ЭСТ-2 аллель e	ЭСТ-2 аллель i
1973	11	0,825	0,841	0,87			0,8	0
	12	0,815	0,774	0,855	0,659	0,803	0,801	0
	Всего	0,821	0,799	0,860			0,801**	0**
1972	12	0,878	0,827	0,774			0,804	0
	13	0,854	0,764	0,831	0,65	0,767	0,754	0,009
	Всего	0,864**	0,789	0,812			0,776	0,005
1971	13	0,855*	0,855	0,78			0,841*	0,024
	14	0,759*	0,835	0,819	0,688	0,768	0,704*	0,014
	Всего	0,799**	0,843	0,805**			0,769	0,190**
1970	14	0,821	0,773*	0,727*			0,708	0,090
	15	0,86	0,860*	0,847*	0,692	0,8	0,683	0,016
	Всего	0,843	0,822	0,805**			0,694**	0,013**
1969	15	0,816	0,855	0,875			0,811*	0
	16	0,815	0,782	0,878	0,676	0,838	0,692*	0
	Всего	0,815	0,815	0,877**			0,75	0**

\* - установлены достоверные различия между возрастными группами по  $\chi^2$

\*\* - установлены достоверные различия между поколениями по  $\chi^2$

Таблица 8

**Частота преобладающего аллеля локусов ЛДГ у самок и самцов в 1984-1985 г.г**

Пол севрюги	1984		1985	
	ЛДГ-3	ЛДГ-4	ЛДГ-3	ЛДГ-4
Самки	0,876*	0,833	0,810*	0,826
Самцы	0,826	0,836*	0,823	0,768*

\* - выделены различия ( $p < 0,01$ ) между однополыми рыбами, пришедшими на нерест в разные годы, курсивом – между полами

## **Сравнительная характеристика производителей белоспинной и черноспинной севрюги р. Урал**

Севрюга имеет разнообразную окраску кожи спины, которая варьирует от светлого, почти белого до черного цвета. В окраске имеется несколько переходных форм, поэтому можно предположить, что это расщепление признака по закону Менделя. Однако белоспинная и черноспинная севрюга доминируют в уловах в разные периоды нерестовой миграции и отличаются размерами икринок (Песериди, 1986). Аквариумные опыты, поставленные на молоди севрюги в возрасте 1,5 месяца со светлой, серой и темной окраской кожи, свидетельствуют о том, что севрюжата со светлой окраской кожи по средним показателям обладает наибольшим темпом линейного и весового роста, темные – наиболее тугорослые, серые – занимают промежуточное положение (Шилов, Хазов, 1986). Поэтому морфогенетические исследования рыб с крайними вариантами окраски спины представляли определенный интерес.

Морфометрические исследования по 26 признакам показали следующие достоверные различия:

- между самками белоспинной и черноспинной севрюги по длине рыла, наибольшей высоте головы, числу боковых жучек, числу лучей в анальном плавнике;
- между самцами - длине рыла, по ширине рта, наименьшей высоте головы, межглазничному пространству, наибольшей ширине головы, и числу лучей в анальном плавнике;

Исследование генетической изменчивости рыб этих типов окраски позволило обнаружить достоверные генетические различия между выборками белоспинной и черноспинной севрюги по локусам ЛДГ-3 и ААТ-2,  $\chi^2$  соответственно 4,29;  $p < 0,05$  и 11,74;  $p < 0,001$  (табл. 6).

Таким образом, обнаружена морфометрическая и генетическая изменчивость производителей с разным типом окраски спины. Несмотря на не полную ясность природы показанных различий по цвету кожи, эти сведения заслуживают внимания при разработке мероприятий по сохранению генетического разнообразия севрюги.

### **Генетическая изменчивость производителей, естественной и заводской молоди уральской севрюги**

Генетическая изменчивость производителей уральской севрюги по поколениям, возрастным группам и полу свидетельствует о том, что в процессе роста и созревания севрюга находится под влиянием различных направлений естественного отбора в пользу тех или иных аллелей, гомозигот и гетерозигот.

Поэтому изучение генетической изменчивости производителей и их потомства представляет интерес в связи с оценкой интенсивности естественного отбора и с вопросом о природе внутривидовых биологических групп.

Сравнение частоты аллелей всех объединенных выборок мигрантов 1984 г. с таковыми 1985 г., позволило обнаружить высоко достоверные различия между ними по локусам ЛДГ-4 по аллелю В", ААТ-2 по А', ЭСТ по аллелю е и преобладающему аллелю ФГМ. Производителей 1984 г. и 1985 г. высоко достоверно отличались от дикой молодежи 1985 г ( $p < 0,001$ ) по аллелю е и аллелю *i* локуса ЭСТ (табл. 9). Молодь, выращенная на осетровом заводе во втором туре использования прудов достоверно отличалась от производителей и дикой молодежи от естественного нереста по локусу ЛДГ-3 аллелям В и В' ( $p < 0,001$ ) и по локусу ЛДГ-4 по всем аллелям ( $p < 0,001$ ). Доля гетерозигот у заводской молодежи по локусу ЛДГ-3 была понижена почти в 4 раза, по локусу ЛДГ-4, повышена в 3 раза. Существуют данные, что такое изменение частот генотипов у заводской молодежи может быть связано с неблагоприятными условиями выращивания во время второго тура использования прудов (Рябова и др. 1984, 1995, 1996, Серов, 1987). В это время в опытном пруду наблюдалась высокая температура воды (до 28° С) и пониженное содержание кислорода (до 3,5 мг/л).

Генетическая изменчивость производителей, естественной и заводской молодежи, свидетельствует о том, что гетерогенность исследованных выборок по исследованным ферментам может быть обусловлена разным направлением естественного отбора в раннем онтогенезе и может быть не связана с репродуктивной изоляцией исследованных выборок рыб.

Таблица 9

**Частота преобладающих и редкого аллелей (ЭСТ-2 *i*) у производителей и молодежи уральской севрюги**

Год и название категории рыб	Количество, экз.	Наименование локуса						
		ЛДГ-3	ЛДГ-4	ААТ-1	ААТ-2	ЭСТ-2 аллель -е	ЭСТ-2 аллель- <i>i</i>	ФГМ-1
Производители, 1984 г.	521	0,841	0,835	0,724	0,862	0,779	0,011	0,798
Производители, 1985 г.	752	0,813	0,793	0,683	0,776	0,743	0,020	0,848
Заводская молодежь, 1984 г.	69	0,956	0,594	-	-	-	-	-
Дикая молодежь, 1985 г.	492	0,824	0,822	-	-	0,686	0,050	-

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований впервые получены сведения о генетической гетерогенности половых и возрастных групп, поколений и фенетических типов уральской севрюги. Поэтому, можно по новому взглянуть на генетическую неоднородность производителей севрюги из разных внутривидовых популяционных биологических групп.

Показано, что в разные периоды нерестового хода севрюги преобладают определенные возрастные группы мигрантов, меняется соотношение самок и самцов и рыб с разной окраской тела. В начале хода в апреле - мае идут рыбы старших возрастов, в июне - более молодые. Поэтому аллозимная изменчивость рассмотренных категорий рыб может обуславливать генетическую неоднородность внутривидовых групп севрюги в течение нерестовой миграции с апреля по октябрь.

Аналогичные исследования, проведенные на лососевых рыбах, черноморском анчоусе, тупорылом макруресе, моллюсках, дрозофилах и других видах животных и насекомых, также свидетельствуют о том, что внутривидовая гетерогенность выявленная по параметрам биохимического полиморфизма, часто бывает обусловлена возрастной, генерационной (когортной), половой и экологической генетической изменчивостью (Алтухов, Варнавальская, 1983, Алтухов и др., 1974, 1984, 1997; Голубцов, 1988; Калнин, 1990).

Генетические различия между генерациями, возрастными группами, самцами и самками могут быть обусловлены неодинаковой скоростью роста и созревания различных типов гомозигот и гетерозигот у самок и самцов различных генераций, которые подвергаются действию естественного отбора под влиянием факторов среды. В разных условиях приобретают преимущество различные типы гомозигот и гетерозигот, что показано как на севрюге, так и на других видах рыб (Рябова и др., 1984, 1995, 1996; Серов 1987, Калнина, 1989, Алтухов и др. 1997; Allendorf, Phelps; 1980, Dansmann et al, 1987). Поэтому генетическая дифференциация популяций, в том числе и уральской севрюги, выявленная с помощью генетических маркеров, часто отражает не структуру вида, подвида, географической или экологической расы, а является генетическим механизмом обеспечивающим устойчивость системы во времени и пространстве (Мина, 1986; Голубцов, 1988; Алтухов и др. 1997).

Рассмотренные нами материалы в целом подтверждают направленность основных сформулированных принципов и подходов к разработке режима промысла и формированию маточных стад осетровых, ориентированных на

сохранение биологического разнообразия, поддержание возрастной и половой структуры стада, но позволяют внести ряд предложений по их усовершенствованию и корректировке (Чебанов, 2002; Ананьев и др. 2003).

На основании изложенного материала можно дать следующие практические рекомендации:

1). Для обеспечения полноценного естественного воспроизводства популяции при разработке режима промысла необходимо предусмотреть пропуск производителей ранней яровой севрюги в период пика численности мигрантов.

2). При искусственном воспроизводстве севрюги на осетровых рыбодных заводах целесообразно использовать производителей ранней яровой и озимой севрюги. Во втором туре использования прудов следует иметь в виду селективное влияние неблагоприятных гидрохимических и термических условий на генофонд молоди и не выращивать молодь севрюги для выпуска в естественные водоемы.

3). При формировании коллекционных и эксплуатации промышленных маточных стад осетровых и криобанков спермы рыб необходимо:

- отбирать рыб с разной окраской тела для сохранения генетического разнообразия при создании коллекционных стад севрюги и при искусственном воспроизводстве для пастбищного выращивания в естественных водоемах;
- обеспечивать естественное соотношение полов при искусственном воспроизводстве севрюги с целью сохранения генетического разнообразия при пастбищном выращивании в естественных водоемах.

## ВЫВОДЫ

1. В период изучения популяции севрюги р. Урал, не смотря на усиливающееся антропогенное воздействие, наблюдали описанную ранее Песериди Н.Е. (1967), внутривидовую дифференциацию производителей севрюги как по времени захода в реку на нерест, так и по биологическим показателям: возрасту, длине, массе, плодовитости, коэффициентам зрелости и упитанности. Поэтому популяция уральской севрюги может служить объектом для проведения популяционно-генетических исследований и организации мониторинга для оценки антропогенного влияния на генофонд севрюги.

2. Производители уральской севрюги в течение нерестовой миграции генетически неоднородны по всем использованным генетическим маркерам. Однако динамика частот аллелей и гетерозиготности в выборках мигрантов на протяжении нерестового хода не обнаруживает какой-либо закономерности и не связана с заходом в реку определенных биологических групп севрюги.

3. Обнаружены статистически достоверные генетические различия между исследованными внутривидовыми биологическими группами севрюги. Однако генетические различия между группами по исследованным локусам не повторяются из года в год, поэтому наши данные не свидетельствуют о репродуктивной обособленности выделенных на основании динамики нерестового хода и биологических показателей четырех условных внутривидовых групп рыб, в том числе озимой и яровой части популяции уральской севрюги.

4. Обнаружена генетическая гетерогенность севрюги по локусам ЛДГ-3, ЛДГ-4, ФГМ-1 и ЭСТ-2 у разных возрастных групп в пределах одного поколения, между самками и самцами, между поколениями разных лет, а также мофометрическая и генетическая изменчивость белоспинных и черноспинных производителей по локусам ЛДГ-3 и ААТ-2.

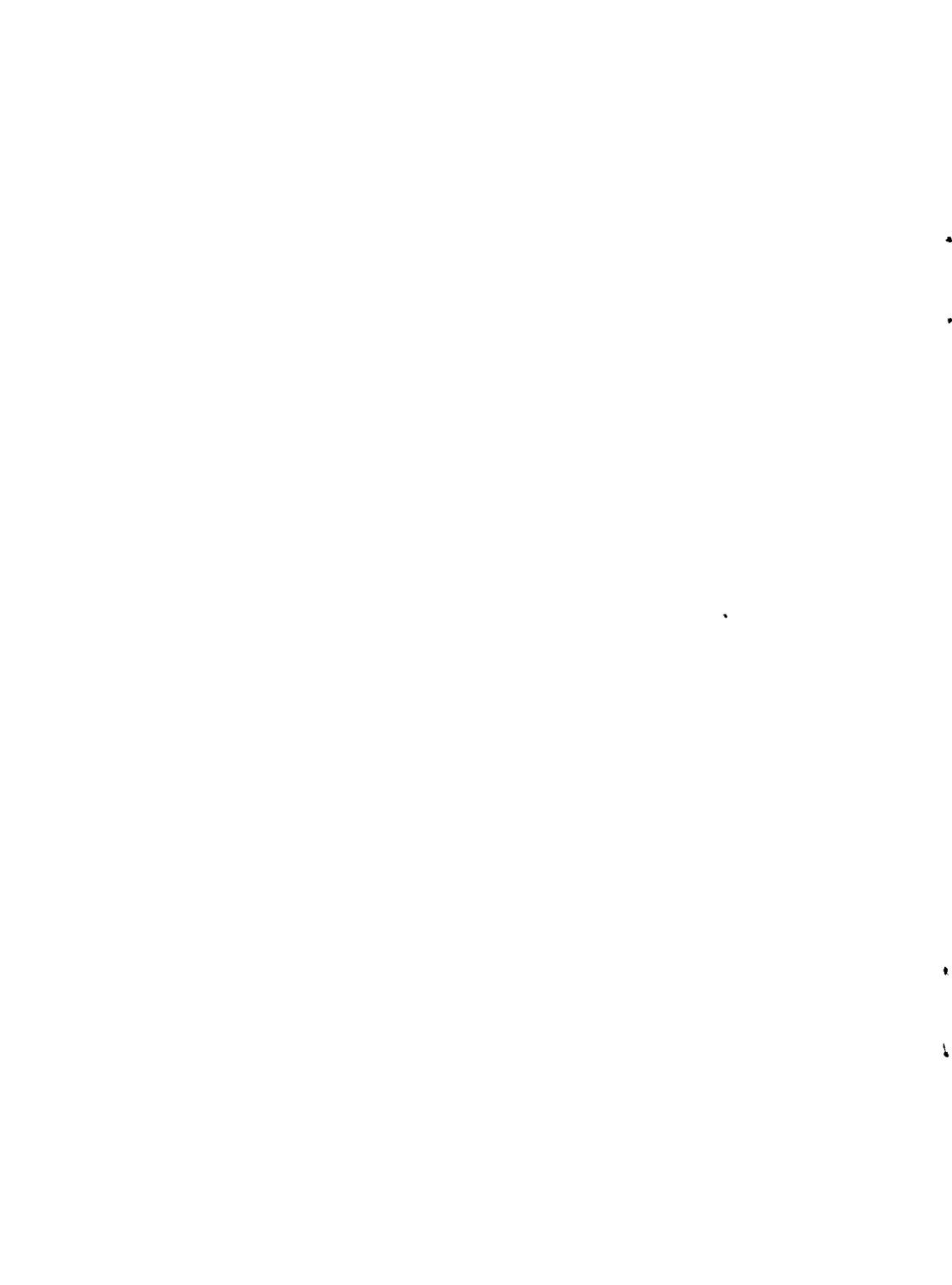
5. Выявлена генетическая изменчивость производителей, естественной и заводской молоди по исследованным ферментам, которая может быть обусловлена разным направлением естественного отбора в раннем онтогенезе и неодинаковой скоростью созревания гомозигот и гетерозигот.

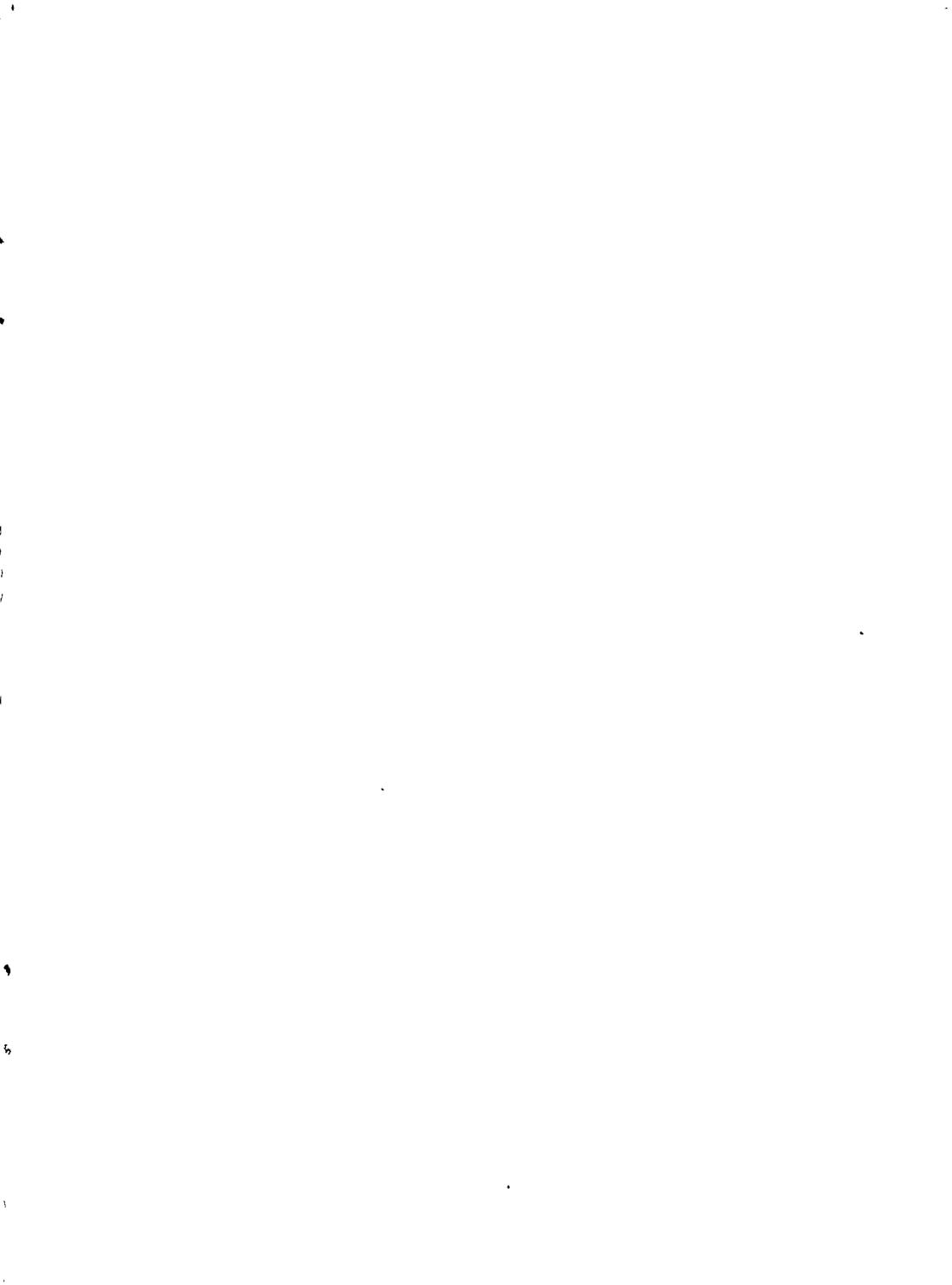
6. Для сохранения генетического разнообразия при разработке режима промысла севрюги и формировании коллекционных и промышленных маточных стад, а также создании криобанков спермы севрюги, необходимо учитывать полученные сведения о генетической изменчивости внутривидовой, генерационной, возрастной, половой структуры и фенетических типов севрюги.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Рябова Г.Д., Никоноров С.И., Кутергина И.Г., Офицеров М.В., Шишанова Е.И. Связь между уровнем гетерозиготности по гену лактатдегидрогеназы ЛДГ-В2 и некоторыми характеристиками производителей и молоди севрюги. Тезисы науч. докл. на Всесоюзном совещании «Осетровое хозяйство водоемов СССР» 11-14 декабря 1984 г. Астрахань. С.-303-304
2. Шишанова Е.И. Некоторые аспекты биологии нерестовой популяции севрюги р.Урал. Сборник тр. ВНИРО «Воспроизводство запасов осетровых рыб в Каспийском и Азово-Черноморском бассейнах», Москва, 1987, С. 162-171.
3. Шишанова Е.И., Рябова Г.Д. Никоноров С.И. Предварительный анализ генетической гетерогенности севрюги р. Урал. Сборник тр. ВНИРО «Воспроизводство запасов осетровых рыб в Каспийском и Азово-Черноморском бассейнах», Москва, 1987, С.- 171-176.
4. Шишанова Е.И. Морфогенетическая характеристика белоспинной и черноспинной севрюги: Тез. докл. к Всес. совещ. «Осетровое хозяйство водоемов СССР» ноябрь 1989г. Часть 1- Астрахань, 1989.- С.347-348.
5. Шишанова Е.И. Рябова Г.Д. Популяционно-генетическая характеристика уральской севрюги: Тез. докл. к Всес. совещ. «Осетровое хозяйство водоемов СССР» ноябрь 1989г. Часть 1- Астрахань, 1989.- С.- 349-350.
6. 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.1979-1692.
7. Рябова Г.Д., Офицеров М.В., Климонов В.О., Шишанова Е.И., Довгопол Г.Ф., Р.П. Ходоревская. О возможном влиянии рыбоводства на генетические и биологические характеристики севрюги: Матер. докл. совещания в Ростове на Дону в августе 1996г. «Состояние и перспективы научно-практических разработок в области марикультуры России», ВНИРО, 1996.- С.269-275.







2003-A  

---

11344

№ 11344