



УДК 597.423.639.3.034

Аквакультура

Сравнительная характеристика репродуктивных показателей domesticated and farmed females of Caspian Beluga

А.С. Сафронов, А.Е. Барминцева, К.В. Суховер, В.Д. Щербакова, Н.С. Мюге

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО»), Окружной проезд, 19, Москва, 105187
E-mail: safronov@vniro.ru

SPIN-код: А.С. Сафронов – 2617-6501; А.Е. Барминцева – 6869-5100; К.В. – Суховер 8041-1087; В.Д. Щербакова – 7931-7567; Н.С. Мюге – 1916-2289

Цель: оценка возрастных изменений репродуктивных показателей и оплодотворяемости икры у выращенных самок белуги в сравнении с domesticated females в связи с перспективами их дальнейшего использования для воспроизводства.

Используемые методы: методология включала рыбоводно-биологические и молекулярно-генетические методы исследования, а также анализ материалов по искусственному нересту в период с 2015 по 2023 гг. для domesticated and farmed females белуги, кроме того использован биологический материал, депонированный в УНУ «Биоресурсная коллекция ВБР» ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО». Секвенирование контрольного региона мтДНК проводили на генетических анализаторах ABI3500xL (Applied Biosystems, США).

Новизна: представлены современные материалы по возрастному изменению биологических показателей и их влиянию на репродукцию искусственно выращенных и domesticated самок белуги.

Результаты: Сравнительный анализ domesticated and farmed females белуги показал увеличение массы тела, рабочей плодовитости, оосоматического индекса, средней массы ооцита и оплодотворяемости икры от первого к третьему созреванию самок и подтвердил, что существующие проблемы с выживаемостью потомства выращенных белуг нивелируются с возрастом и корректируются подбором схем скрещивания с учётом индивидуальных гаплотипов.

Практическая значимость: Положительная динамика увеличения плодовитости и снижения эмбриональной смертности с увеличением возраста самок белуги, выращенных «от икры», подтверждает целесообразность продолжительного и многократного их использования для воспроизводства. Сниженный генетический полиморфизм группы самок 2004 года рождения относительно рыб другого возраста требует более тщательного планирования скрещиваний при репродукции производителей этой многочисленной группы, чтобы избежать снижения гетерогенности воспроизводимой популяции белуги на Каспии.

Ключевые слова: белуга *Huso huso*, плодовитость; возраст полового созревания; повторный нерест; оплодотворяемость икры; митохондриальный гаплотип.

Comparative characteristics of reproductive indicators in domesticated and farmed females of Caspian Beluga

Alexander S. Safronov, Anna E. Barmintseva, Kira V. Sukhover, Viktoria D. Shcherbakova, Nikolay S. Muge

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography («VNIRO»), 19, Okruzhnoy proezd, Moscow, 105187, Russia

The purpose of the work: assessment of age-related changes in reproductive parameters and the fertilization of eggs in farmed beluga females in comparison with domesticated females, in relation to their potential use for reproduction.

Methods used: The methodology included fisheries biological and molecular genetic research methods, as well as the analysis of materials on artificial spawning between 2015 and 2023 for domesticated and aquacultural female beluga, uses material from the RNCRGM FGBNU VNIRO (Russian National Collection of Reference Genetic Materials). The mtDNA control region was sequenced using ABI3500xL genetic analyzers (Applied Biosystems, USA).

Novelty: the elements of novelty are generalized modern materials on age-related changes in biological parameters and their effect on reproduction of artificially grown beluga females.

Results: A comparative analysis of domesticated and bred beluga females showed an increase in body weight, working fertility, oosomatic index, average oocyte mass and fertilization of eggs from the first to the third maturation of females and confirmed that existing problems with the survival of offspring of bred belugas disappear with age and are adjusted by the selection of crossing schemes taking into account individual haplotypes.

Practical significance: The positive dynamics of an increase in fertility and a decrease in embryonic mortality with an increase in the age of female beluga whales raised “from caviar” confirms the expediency of their prolonged and repeated use for reproduction. The reduced genetic polymorphism of a group of females born in 2004 relative to fish of a different age requires more careful planning of crosses during reproduction of breeders of this large group in order to avoid reducing the heterogeneity of the natural beluga population in the Caspian Sea.

Keywords: beluga *Huso huso*; fertility; age of maturation; re-maturation; fertilization of eggs; mitochondrial haplotype.

ВВЕДЕНИЕ

Взрослая белуга, не встречая в Волге опасных для неё естественных врагов, кроме человека, может жить дольше века и достигать массы в сотни килограмм. По свидетельству академика С.Г. Гмелина [1771], на одном из астраханских учюгов в его присутствии за 2 часа поймали более 500 белуг по 40, 50 (655–820 кг), а иные в 70 пудов (~1147 кг) весом [цит. по Суворов, 1948: 46–47]. В начале XX века вылов белуги достиг своего пика – с 1902 по 1907 годы вылавливали от 10 до 15 тысяч тонн белуги ежегодно. Именно тогда подорвали запасы этой рыбы, которые никогда уже не восстанавливались до прежнего уровня. За XX век имеется всего около двух десятков сообщений о вылове рыб более 600 кг (от 960 до 1224) [Зонн, 2004.].

С введением на Каспии запрета морского рыболовства (1962–1970 гг.) уловы белуги находились на сравнительно высоком уровне (2,05 тыс. т в год), с 1985 по 1991 гг. уловы снизились до 0,54–0,82 тыс. т. Распад Советского Союза (с 1991 г.) и образование прикаспийских государств фактически привели к возобновлению морского промысла и резкому росту браконьерства, что свело до нуля эффект от искусственного воспроизводства белуги. К началу XXI века российские уловы белуги в Северном Каспии едва достигли 0,04–0,08 тыс. т в год [Ходоревская, Калмыков, 2012]. В 2000 г. коммерческий промысел белуги, был запрещён, и её изъятие в последующие годы осуществ-

лялось только для целей воспроизводства и выполнения научно-исследовательских программ.

Малочисленные стада из одоместичированных каспийских белуг были сформированы в конце 90-х – начале 2000-х гг. в государственных и частных аквакультурных хозяйствах Астраханской области, что позволило сохранить ее искусственное воспроизводство и природный генетический потенциал популяции. Возраст полового созревания самок искусственной генерации уменьшился на 2–3 года, относительно рыб из естественной популяции, за счет оптимальных условий содержания [Тяпугин, 2006].

С 2015 по 2023 гг. в нерестовых кампаниях четырёх государственных каспийских осетровых рыбодоводных заводов (ОРЗ) участвовало в создании нерестовых пар 165 самок и 137 самцов белуги. При этом число участвующих в нересте рыб постепенно увеличивается за счёт созревания генераций рыб, искусственно выращенных в условиях ОРЗ (рис. 1).

Однако, качество половых продуктов, получаемых от выращенной в заводских условиях белуги, существенно отличалось от такового у одоместичированных рыб [Васильева и др., 2022]. Особенно нестабильные показатели имела оплодотворяемость икры и выживаемость эмбрионов в процессе инкубации [Akhmedzhanova et al., 2021]. Эта разнокачественность созревающих производителей поставила под сомнение целесообразность использования выращенных в искусственных условиях производителей белу-

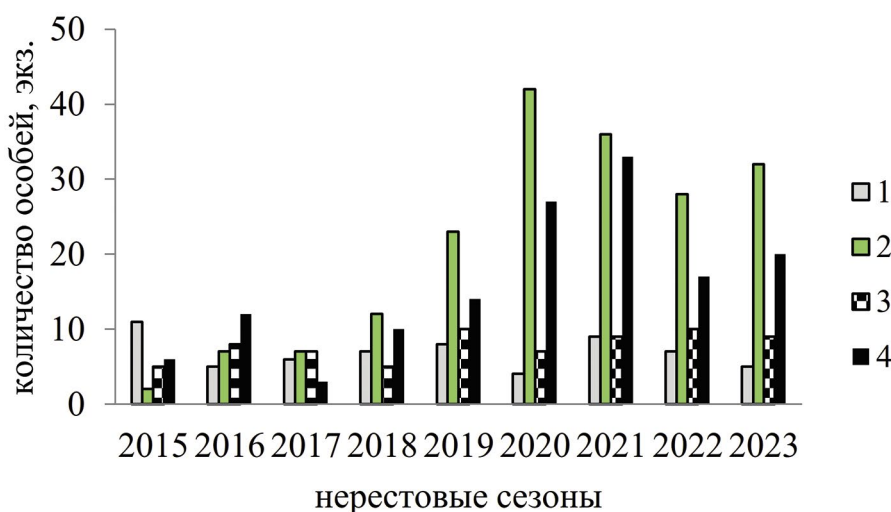


Рис. 1. Количество производителей белуги разного происхождения, от которых получены половые продукты рыбодоводного качества на 4-х Прикаспийских заводах за последние 9 лет

1 – доместичированные самки; 2 – выращенные самки; 3 – доместичированные самцы; 4 – выращенные самцы

Fig. 1. Number of beluga breeders of different origins from which hatchery-quality sex products were obtained at 4 Caspian factories over the last 9 years

1 – domesticated females; 2 – bred females; 3 – domesticated males; 4 – bred males

ги в дальнейшем для воспроизводства [Ахмеджанова и др., 2022; Воробьева и др., 2023]. Оценке рыбоводных качеств белуги заводского происхождения и её возрастным изменениям в сравнении с рыбами природного (доместицированного) происхождения посвящена данная работа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Целью работы являлась оценка возрастных изменений репродуктивных показателей и оплодотворяемости икры у выращенных самок белуги в связи с перспективами их дальнейшего использования для воспроизводства.

В качестве показателей при проведении оценки использовали массу тела половозрелых рыб и прирост по мере взросления производителей, изменение плодовитости (рабочей, относительной и оосоматического индекса) и средней массы икринки, оплодотворяемости икры. Объектами исследования стали две группы самок каспийской белуги 2001 и 2004 г. рождения (далее г. р.), как наиболее многочисленные и зрелые из числа содержащихся в самом большом стаде белуг на Александровском осетровом рыбноводном заводе (АОРЗ). Для оценки по репродуктивным показателям взяты самки белуги только одного ОРЗ, чтобы уменьшить влияние условий содержания. При сравнении выращенных генераций белуги с доместичированными, кроме данных маточного стада АОРЗ, использовали материалы по созреванию самок на Сергиевском осетровом рыбноводном заводе (СОРЗ) для более репрезентативной выборки. Для сравнительного анализа генетического полиморфизма ДНК самок белуги 2001 и 2004 г. р., так же дополнительно привлечена выборка самок 2001 г. р. с СОРЗ.

ОРЗ Астраханской области расположены в VI рыбноводной зоне (136-150 дней с температурой воздуха выше 15 °С) со среднегодовой суммой тепла около 5809 градусо-дней (в разные годы от 5600 до 5960 градусо-дней), из которых на период ростовых температур воды (выше 10 °С) обычно приходится 5300 градусо-дней. В нагульный период с апреля по ок-

тябрь самок белуги содержали в проточных прудах площадью от 1,5 до 2,3 га и глубиной не менее 1,8-2,0 м, в зимний период – в зимовальных прудах до 1,0 га с глубиной непромерзающего слоя воды 1,5 м. Температура воды в нагульных прудах менялась от 8 °С в весенний и осенний периоды до кратковременных значений 28-29 °С в летний период, в среднем составляя 18 °С. В зимовальных прудах температура опускается в декабре-январе до 0,5 °С, составляя в среднем 2,5-3 °С.

В нагульных прудах оборудованы кормовые места 20-25% от общей площади водоёма, кормление проводят вручную с лодки 2 раза в сутки (в утренние и вечерние часы), суточный рацион составляет 0,4-0,6% от массы рыбы. За 8 лет наблюдений для кормления использовали гранулированные корма осетровой рецептуры – гранулы 12 мм разных производителей (LeGouessant, Coppens, Лимкорм, Aquarex, БИФФ и др.) в смеси с рыбным фаршем и размороженной килькой (или мелким «частиком»).

Сравнительную оценку самок 2001 г. р. по перечисленным выше критериям проводили по 1-3 созреваниям, так как к 2023 г. часть рыб созрела в 3-й раз, а самок 2004 г. р. – по 1-2 созреваниям. Доместицированных самок так же оценивали по 1-3 созреваниям за исследуемый период. Фактический объем материала приведён в табл. 1.

Весь комплекс нерестовых работ (получение половых продуктов, осеменение, обесклеивание икры и инкубацию проводили в соответствии со стандартными методиками [Аветисов и др., 1986; Чебанов, Галич, 2013]. Обработку биологических данных выполняли в пакете программ Microsoft Office Excel 2010 с использованием стандартных статистических параметров: средней величины выборки (М), ошибки средней (m), стандартного отклонения (δ), коэффициента вариации (Cv).

При воспроизводстве осетровых рыб наиболее распространенной величиной плодовитости самок является рабочая плодовитость (РП), отражающая количество прижизненно полученной овулировавшей

Таблица 1. Количество исследованных самок белуги

Table 1. Number of studied beluga females

Год рождения	Количество созреваний самок на 2023 г., экз.				
	0 раз	1 раз	2 раза	3 раза	всего
2001	2	2	13	6	23
2004	18	40	15	-	73
Доместицированные	-	2	2	15	19

икры, и позволяющая в дальнейшем оценить количество развивающихся эмбрионов, личинок и молоди. Для расчёта РП массу отцеженной икры умножают на количество икринок в 1 грамме, которое предварительно рассчитывают в отдельной пробе.

Относительная плодовитость (ОП) рассчитана, как РП делённая на массу самки и выражается в тыс. штук икринок на 1 кг массы рыбы.

Оосоматический индекс (ОСИ) равен частному от деления массы отцеженной икры на массу самки с икрой до нереста и выражается в %.

Величину относительного прироста самок рассчитывали по формуле:

$$O = \frac{M_1 - M_0}{M_0} \times 100\%, \quad (1)$$

где O – относительный прирост; M_0 – начальная масса рыбы; M_1 – конечная масса рыбы

Выживаемость самок не была использована в данной работе в качестве сравнительного критерия, так как в период наблюдений с 2015 по 2023 г. выживаемость выращенных на ОРЗ и доместицированных самок была одинаковой и составила 92%. Другими словами, ежегодная гибель самок белуги не превышала 1% от общего количества рыб в стаде.

Генетический анализ проводили по пяти микросателлитным локусам и митохондриальной последовательности контрольного региона, используемых для генетической паспортизации производителей осетровых [Барминцева, Мюге, 2013]. Пробы для генетического анализа отбирали прижизненным методом в виде фрагмента спинного плавника, без вреда для жизни рыбы. Образцы фиксировали 96%-ным этиловым спиртом на ОРЗ и размещены для хранения, с присвоением им индивидуальных идентификационных номеров, в УНУ «Биоресурсная коллекция ВБР» ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО».

В работе исследован контрольный регион мтДНК 99 образцов белуги. Выделение ДНК из плавников самок проводили на адсорбционных колонках PALL 5051 (AcroPrep™ 96 1 ml filter plate with 1.0 µm Glass Fibermedia, natural housing) в соответствии с протоколом Канадского центра по штрихкодированию ДНК [Ivanova et al., 2006]. Амплификация контрольного региона митохондриальной ДНК (Д-петля) проводилась с использованием праймеров DL651 и M13AHR3 по ранее опубликованному протоколу [Мюге и др., 2008]. Секвенирование проводилось с одной цепи с универсального праймера M13(–22) – TCACACAGGAAACAGCTATGAC (5 пкМ) на «ABI 3500 Genetic analyzer», с использованием набора реактивов BigDye™ Terminator Kit v.3.1 (Applied Biosystems,

USA) согласно инструкции производителя. Анализ и выравнивание последовательностей проводились с помощью биоинформационного пакета программ SeqMan®. ver.12.0. DNASTAR. (Madison, WI, США). Гаплотипическое разнообразие (H_o) посчитано в программе Arlequin и DNAsp 5.10.1 [Rozas, 2009].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. *Возраст полового созревания.* В отличие от природной популяции, где, по литературным данным, наступление половой зрелости самок каспийской белуги начинается в 18 лет, а массовое созревание происходит на 22-27 годах жизни [Васильева и др., 2022], в прудовых условиях АОРЗ самки белуги начали созревать на 3-4 года раньше (в 14-15 лет), а пик созревания приходился на 16-18 год (рис. 2). Верхний возрастной предел наступления полового созревания самок в искусственных условиях пока не установлен, т.к. из группы самок 2001 г. р. две рыбы не созрели и в 22 года, а среди самок 2004 г. р., достигших к 2023 году 19-летнего возраста, таких особей 18 экзemplаров (экз.).

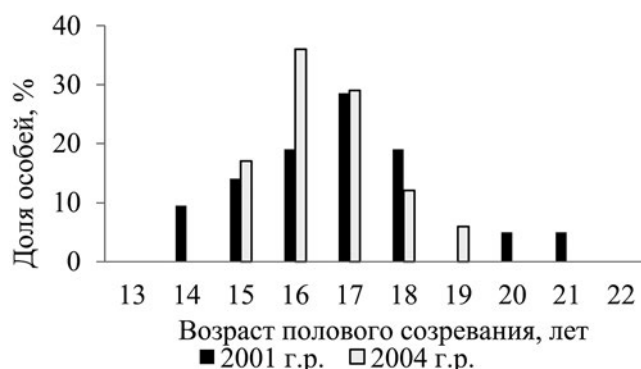


Рис. 2. Долевое распределение выращенных самок белуги по возрасту полового созревания

Fig. 2. The share distribution of aquaculture beluga females by age of maturation

Возраст повторного созревания самок белуги в группе 2001 г. р. составил 18-25 лет, в группе 2004 г. р. 18-23 года. Таким образом, средняя величина меженерестового интервала (МИ) была одинаковой в обеих группах, составив 3,5 года (от 3-х до 4-х лет). У доместицированных самок средняя величина МИ была 4 года (от 3-х до 5-и лет). Величина МИ у самок белуги из группы 2001 г. р. и у доместицированных рыб между 2 и 3 созреваниями в исследуемый период не изменилась, сохранившись для выращенных самок в пределах 3-4-х лет, и для доместицированных в пределах 3-5-и лет.

2. *Возрастные изменения массы тела самок.* Следует сразу отметить, что средняя масса самок в группах с разным годом рождения отличалась более, чем на 10 кг. Достигшие половой зрелости самки белуги 2001 г. р. были крупнее впервые созревающих самок 2004 г. р. Изменчивость половозрелых самок по массе тела была выше в группе самок 2001 г. р. (табл. 2).

Небольшое количество самок (табл. 1.) созрело только 1 раз за период наблюдения, и их средняя масса была закономерно больше (91,3±5,6 кг для рыб 2001 г. р. и 72,6±2,9 кг для рыб 2004 г. р.), чем у созревших 2 и 3 раза белуг при их 1-м созревании (табл. 2), так как у них больше времени энергия, усвоенная из корма, тратилась на накопление массы тела, а не на формирование ооцитов.

При повторном созревании самок различия в средней массе между группами сохранились на прежнем уровне (табл. 2). Наблюдался прирост массы повторно нерестующих самок в обеих возрастных группах. Величина относительного прироста самок белуги 2001 г. р. между первым и вторым созреваниями составила 16,1±1,2%, 2004 г. р. – 13,5±1,4%, что в килограммах равнялось 13,8 и 10,0 кг соответственно.

Так как количество выращенных самок белуги 2001 г. р., созревших в 3-й раз, в период исследований было ограничено шестью особями, и особи эти имели массу меньше средней величины в возрастной

группе, для них средние показатели по первому и последующим созреваниям были рассчитаны отдельно. Как видно из табл. 3, величины средней массы самок отличались от данных табл. 2. Средняя масса шести особей 2001 г. р., созревших 3 раза, только к третьему созреванию достигла значений (85,1±5,0 кг), близких к среднегрупповой массе самок 2001 г. р. при повторном созревании (86,3±4,0 кг).

Величины относительного прироста массы тела самок между 1 и 2 созреваниями (15,9±1,2%) и между 2 и 3 созреваниями (12,8±2,0%) имели близкие значения.

Распределение особей по массе тела внутри каждой возрастной группы выращенных на заводе белуг можно охарактеризовать, как отличное от нормального, с небольшим преобладанием крупноразмерных самок в группе рыб 2001 г. р. (рис. 3).

Доместицированные самки белуги при первом и последующих созреваниях, в период наблюдений с 2015 по 2023 г., имели большую массу тела, чем выращенные, что связано с большим их возрастом и, от первого к третьему созреванию, их масса увеличивалась с приростом от 6 до 16 кг в течении межнерестового периода.

3. *Возрастные изменения плодовитости самок и массы ооцитов.* Сравнивая РП белуг из групп 2001 и 2004 г. р. можно отметить, что самки в группе 2001 г.

Таблица 2. Статистические параметры массы тела самок белуги, созревших 2 раза за период наблюдения, в группах разного возраста

Table 2. Statistical parameters of body weight of beluga females in groups of different ages at the first and second maturation

Статистические параметры	1 созревание			2 созревание		
	2001 г. р.	2004 г. р.	доместицированные	2001 г. р.	2004 г. р.	доместицированные
M±m, кг	72,5±3,8	61,9±2,3	124±6,5	86,3±4,0	71,5±2,8	140,8±4,0
min-max, кг	52,5-110,0	48,3-76,6	61,4-159	61,6-124,6	55,6-87,7	97-165,8
δ	16,9	8,8	25,2	17,5	11,1	17,6
Cv, %	23,4	14,3	20,3	20,3	15,5	12,5

Таблица 3. Статистические параметры массы тела самок белуги 2001 г. р. и доместицированных самок, созревших 3 раза в заводских условиях

Table 3. Statistical parameters of body weight of beluga female born in 2001, matured 3 times in artificial conditions

Статистические параметры	1 созревание	2 созревание	3 созревание	
			выращенные	доместицированные
M±m, кг	61,8±2,9	73,9±3,7	85,1±5,0	146,0±4,4
min-max, кг	52,5-69,5	61,6-82,9	65,1-94,6	101-172
δ	7,2	8,9	12,3	18,1
Cv, %	11,6	12,2	14,5	12,3

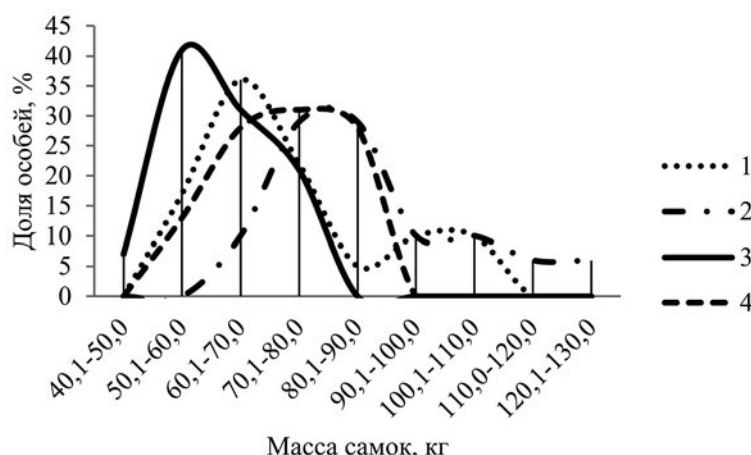


Рис. 3. Долевое распределение выращенных самок белуги разного возраста по массе тела:

1 – 1-е созревание (2001 г. р.); 2 – 2-е созревание (2001 г. р.); 3 – 1-е созревание (2004 г. р.); 4 – 2-е созревание (2004 г. р.)

Fig. 3. The share distribution of bred beluga females of different ages by body weight:

1 – 1st maturation (2001 birth year); 2 – 2nd maturation (2001 birth year); 3 – 1st maturation (2004 birth year); 4 – 2nd maturation (2004 birth year)

р. имели большую среднюю величину РП (практически на 50 тысяч икринок), и меньшую её изменчивость, чем в группе 2004 г. р. (табл. 4). С последующим созреванием разница в средней величине РП в группах разновозрастных самок сократилась до 20 тыс. икринок, в группе 2001 г. р. плодовитость по-прежнему

была больше, при этом изменчивость РП в группе самок 2004 г. р. существенно снизилась.

В обеих группах при повторном созревании РП увеличилась относительно первого созревания (табл. 4).

Таблица 4. Показатели плодовитости самок белуги, созревших 2 раза за период наблюдения, в группах разного возраста при первом и втором созреваниях

Table 4. Fertility indicators of beluga females that matured twice during the observation period, in groups of different ages at the first and second maturation

Статистические параметры	1 созревание			2 созревание		
	доместицированные	2001 г. р.	2004 г. р.	доместицированные	2001 г. р.	2004 г. р.
Рабочая плодовитость (РП), тыс. шт.						
M±m	569,2±52,5	307,6±18,6	266,1±22,7	596,1±34,6	374,9±23,0	357,7±18,8
min-max	233,7±1062,1	112,0-448,9	94,1-400,8	355,2-900	226,8-522,4	218,8-499,0
δ	203,5	81,1	84,9	151	100,4	70,5
Cv, %	35,7	26,4	31,9	25,3	26,8	19,7
Относительная плодовитость (ОП), тыс. шт./кг						
M±m	4,6±0,3	4,2±0,2	4,3±0,4	4,3±0,2	4,2±0,2	5,0±0,3
min-max	2,6-8,4	2,1-6,3	1,2-5,6	2,4-6,6	2,5-5,4	3,4-6,8
δ	1,3	0,9	1,3	1,0	0,8	1,1
Cv, %	28,7	23,3	29,9	23,8	18,9	21,7
Оосоматический индекс (ОСИ), %						
M±m	11,6±0,8	9,2±0,5	9,7±0,8	11,6±0,5	10,6±0,4	11,4±0,5
min-max	6,7-19,4	3,7-13,7	2,5-12,1	7,4-16,4	6,7-13,1	7,7-13,9
δ	3,2	2,3	2,8	2,3	1,8	2,0
Cv, %	27,6	24,8	29,2	19,8	16,9	17,9

У самок белуги, созревших за период наблюдения только 1 раз, рабочая плодовитость была выше ($450,5 \pm 67,5$ тыс. икринок для 2001 г. р. и $294 \pm 19,4$ тыс. икринок для 2004 г. р.), чем у самок 2001 и 2004 г. р. из групп, созревших 2 и 3 раза (табл. 4-5).

Для индивидуальной оценки продуктивности самок, кроме РП, имеют важное значение и показатели плодовитости, отнесённые к массе рыбы: относительная (ОП) и оосоматический индекс (ОСИ). Не смотря на меньшую среднюю массу самок в группе белуг 2004 г. р., величина показателей ОП и ОСИ у них оказалась выше, что характеризует их, как более продуктивных, в сравнении с самками 2001 г. р. В группе самок 2001 г. р. ОП не изменилась при повторном нересте, ОСИ увеличился за счёт большей массы отцеженной икры относительно массы тела самок. В группе белуг 2004 г. р. значение обоих показателей плодовитости увеличилось при повторном получении от них икры (табл. 4). Общей тенденцией в обеих возрастных группах белуг является снижение изменчивости всех показателей плодовитости от первого к последующему созреванию.

Рабочая плодовитость доместицированных самок белуги была больше, чем у выращенных, при 1 и 2 созреваниях (табл. 4). При этом относительная плодовитость самок 2004 г. р., созревших 2 раза за период наблюдений, была выше, чем у доместицированных за счёт более мелких икринок и высокого выхода икры

(ОСИ = 11,4%), близкого к более взрослым доместицированным рыбам (ОСИ = 11,6%).

Для группы троекратно созревших самок белуги, как более мелких, расчёты показателей плодовитости провели отдельно от остальных особей 2001 г. р. (табл. 5).

Отмеченная выше тенденция к увеличению значений плодовитости с возрастом и снижению изменчивости их величины сохраняется и в этой группе для большинства показателей, за исключение ОП, которая оказалась ниже при повторном созревании. Однако, при третьем созревании, величина средней ОП превысила аналогичные значения, рассчитанные для предыдущих созреваний (табл. 5).

Доместицированные самки, созревшие в заводских условиях в 3-й раз за наблюдаемый период, имели самую большую, из наблюдаемых, величину РП (практически в 2 раза в сравнении с выращенными), а так же ОП и ОСИ, как в сравнении с показателями плодовитости, отмеченными для третьего созреваания белуг 2001 г. р., выращенных в заводских условиях, так и относительно собственных показателей при 1 и 2 созревании (табл. 4-5).

Рост массы самок белуги и её плодовитости с возрастом указывает на полноценное развитие репродуктивной системы и удовлетворительные условия искусственного содержания и питания рыб в исследуемый период.

Таблица 5. Показатели плодовитости самок белуги 2001 г. р. и доместицированных, созревших 3 раза в заводских условиях за период наблюдения

Table 5. Fertility indicators of female beluga born in 2001 and domesticated, matured 3 times in fish farm conditions during the observation period

Статистические параметры	1 созревание	2 созревание	3 созревание	
			2001 г. р.	доместичированные
Рабочая плодовитость (РП), тыс. шт.				
M±m, кг	247,3±29,5	286,8±26,3	362,6±26,9	685±39,8
min-max, кг	112,0-321,3	226,8-365,6	248,4-444,2	402,5-1034
δ	72,3	64,5	65,9	64,0
Cv, %	29,2	22,5	18,2	23,9
Относительная плодовитость (ОП), тыс. шт./кг				
M±m, кг	4,0±0,4	3,9±0,3	4,3±0,2	4,7±0,3
min-max, кг	2,1-5,1	2,8-4,7	3,5-5,1	3,1-6,7
δ	1,1	0,8	0,6	1,1
Cv, %	26,8	19,5	14,1	24,4
Оосоматический индекс (ОСИ), %				
M±m, кг	7,7±0,9	9,5±0,8	10,2±0,5	12,6±0,6
min-max, кг	3,7-9,5	6,8-11,5	8,3-11,2	8,8-16,4
δ	2,3	2,1	1,2	2,3
Cv, %	30,3	21,8	11,5	18,6

Как и плодовитость, с каждым созреванием у большинства выращенных и доместицированных самок белуги (72% от общего количества) растёт средняя масса ооцитов (рис. 4), от 22,2-22,8 мг у впервые созревающих рыб, до 25 мг у достигших третьего созревания в исследуемый период.

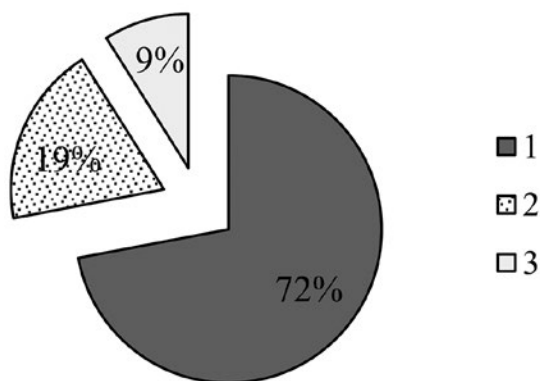


Рис. 4. Состояние массы ооцитов у самок белуги заводского происхождения при повторном созревании: 1 – увеличение массы икринок; 2 – уменьшение массы икринок; 3 – масса осталась без изменения

Fig. 4. The state of oocyte mass in female beluga whales of factory origin during re-maturation: 1 – the mass of the eggs increased; 2 – the mass of the eggs decreased; 3 – the mass remained unchanged

У выращенных самок, которые созрели только 1 раз за время наблюдения, масса ооцитов была больше ($25,7 \pm 1,3$ мг у рыб 2001 г. р. и $23,7 \pm 0,5$ мг у рыб 2004 г.

р.), чем у впервые созревающих белуг 2001 и 2004 г. р., от которых получено потомство 2 или 3 раза за период наблюдения (табл. 6). Масса ооцитов более однородна относительно показателей плодовитости, и величина C_v снижается от 1 к 3 созреванию самок.

Доместицированные самки белуги, как более взрослые, имели большую массу ооцитов при первом созревании, которая последовательно увеличилась с возрастом до значений, пока не достигнутых выращенными рыбами к 2023 г.

4. *Изменение оплодотворяемости икры.* Оплодотворяемость икры, измеряемая в процентах икринок с нормальным дроблением на стадии 4-х бластомеров относительно общего количества икры, заложенного на инкубацию, позволяет лишь приблизительно прогнозировать эмбриональное развитие и вылупление личинок из-за большого числа внешних факторов, влияющих на развитие эмбрионов в период инкубации. Достаточно часты случаи прекращения развития икры после завершения гастрюляции, на начальных этапах имевшей значительную долю нормально развивающихся икринок. Однако, в современных условиях работы ОРЗ, оплодотворяемость является определяющим показателем рыбоводного качества икры в период инкубации.

У впервые созревших выращенных самок белуги 2001 и 2004 г. р. средняя оплодотворяемость икры находилась в пределах 42,7-62,9%, изменяясь в очень широком диапазоне значений от 0 до 88% (табл. 7). Интересно, что у самок из этих же групп, созревших

Таблица 6. Статистические параметры массы ооцита разновозрастных самок белуги заводского происхождения
Table 6. Statistical parameters of oocyte mass of different-aged beluga females of factory origin

Статистические параметры	1 созревание	2 созревание	3 созревание
Самки белуги 2001 г. р.			
M $\pm$ m, мг	22,2 $\pm$ 0,6	24,0 $\pm$ 0,8	25,0 $\pm$ 0,5
min-max, мг	15,9-27,0	21,7-26,3	21,7-29,4
δ	2,7	2,1	1,9
C_v , %	12,2	8,7	7,9
Самки белуги 2004 г. р.			
M $\pm$ m, мг	22,8 $\pm$ 0,5	23,3 $\pm$ 0,3	–
min-max, мг	2,1-5,1	19,6-29,4	–
δ	1,8	2,1	–
C_v , %	8,1	9,2	–
Доместицированные самки			
M $\pm$ m, мг	25,6 $\pm$ 0,5	27,5 $\pm$ 0,6	27,5 $\pm$ 0,5
min-max, мг	20,8-29,4	23,8-31,3	22,7-31,5
δ	2,1	2,4	2,4
C_v , %	8,3	8,7	8,8

только 1 раз за период наблюдений, оплодотворяемость икры была выше, чем у самок, созревших 2-3 раза. Понятно, что для большинства доместичированных самок, для которых в силу возраста 1 созревание на заводах было уже не первым в жизни, имели самую высокую оплодотворяемость икры (78,7%) (табл. 7).

При повторном созревании средняя оплодотворяемость увеличилась в обеих возрастных группах самок белуги 2001 и 2004 г. р. и осталась на прежнем уровне у доместичированных рыб.

Третье созревание в группе самок белуги 2001 г. р. не выявило дальнейшего увеличения оплодотворяемости полученной от них икры, что, возможно, связано с недостаточным размером выборки (6 особей). В группе доместичированных самок средняя оплодотворяемость незначительно увеличилась (с 78% до 81%: табл. 7).

5. *Молекулярно-генетический анализ.* Секвенирование контрольного региона митохондриальной ДНК трех исследованных выборок показало, что для доместичированных самок и белуг 2001 г. р. с АОРЗ и СОРЗ они представляют из себя достаточно полиморфные группы особей, тогда как выборка 2004 г. р. с АОРЗ является генетически однородной с сильно сниженным гаплотипическим разнообразием. По сути, все самки белуги 2004 г. р., кроме двух особей являются сибсами между собой. Характеристика генетического полиморфизма по митохондриальной ДНК представлена в табл. 8.

Как видно из таблицы 8, относительное гаплотипическое разнообразие у самок 2004 г. р. в сравнении с самками 2001 г. р. меньше на порядок, что не может не сказаться на будущем потенциале использования

Таблица 7. Статистические параметры оплодотворяемости икры у разновозрастных самок белуги заводского происхождения

Table 7. Statistical parameters of fertilization of eggs in female beluga of different ages of artificial origin

Статистические параметры	1 созревание	2 созревание	3 созревание
Самки белуги 2001 г. р.			
M±m, %	42,7±7,1	50,4±8,1	50,4±25,3
min-max, %	0-88,0	0-85,0	0-80,0
δ	30,9	31,4	43,8
Cv, %	72,4	62,4	87,1
Самки белуги 2004 г. р.			
M±m, %	62,9±4,5	66,0±5,9	—
min-max, %	8,0-88,0	21,0-89,0	—
δ	23,5	22,3	—
Cv, %	37,4	33,8	—
Самки белуги 2001 г. р. созревшие только 1 раз за период наблюдения			
M±m, %	73,5±8,5	—	—
min-max, %	65,0-82,0	—	—
δ	12	—	—
Cv, %	16,4	—	—
Самки белуги 2004 г. р. созревшие только 1 раз за период наблюдения			
M±m, %	59,0±6,9	—	—
min-max, %	0-85,4	—	—
δ	31,5	—	—
Cv, %	53,4	—	—
Доместичированные самки белуги			
M±m, %	78,7±2,4	78,2±2,2	81,0±1,1
min-max, %	57,0-90,5	52,0-87,5	71,0-87,7
δ	9,4	9,6	4,6
Cv, %	12,0	12,3	5,7

Таблица 8. Характеристика генетического полиморфизма выращенных самок белуги
Table 8. Characteristics of the genetic polymorphism of artificial breeding beluga females

Название выборки	АОРЗ 2001 г. р.	АОРЗ 2004 г. р.	СОРЗ 2001 г. р.
Количество особей	21	55	23
Количество мт-гаплотипов	11	2	9
Относительное гаплотипическое разнообразие (Ho)	0,52	0,04	0,39
Массовый гаплотип	отсутствует, представлены равномерно	HUShap30	HUShap63
Доля особей, несущих массовый гаплотип, %	-	96	39

белуг 2004 г. р. для целей искусственного воспроизводства.

Подводя итоги сравнительной оценки выращенных в заводских условиях самок белуги с domesticiрованными можно выделить ряд общих тенденций к изменению биологических показателей с увеличением возраста и количества созреваний. Эти тенденции характерны для всех особей в группе одновозрастных рыб.

От первого к третьему созреванию у белуг, как заводского происхождения, так и domesticiрованных, происходит: увеличение массы тела, рабочей плодовитости, оосоматического индекса, средней массы ооцита и оплодотворяемости икры. Так же происходит постепенное снижение величины относительного прироста массы тела у большинства рыб.

Самки, достигшие полового созревания позже остальных в группе одновозрастных особей, имеют большую массу тела, плодовитость и оплодотворяемость икры, чем ранне- и среднеспелые рыбы.

За исследуемый период domesticiрованные самки белуги опережали выращенных по всем биологическим параметрам, в том числе и генетической разноточественности. Однако, положительная динамика увеличения плодовитости и снижения эмбриональной смертности с увеличением возраста самок белуги, выращенных на ОРЗ «от икры», позволяет сделать вывод, что репродуктивные показатели этих самок со временем достигнут нормативных величин, принятых ранее для выловленных из природы («заготовленных») рыб: средняя масса самок – 90 кг, доля самок, продуцирующих доброкачественную икру – 90%, средняя оплодотворяемость икры – 80%¹.

1 Приказ Министерства сельского хозяйства РФ от 25 августа 2015 г. № 377 «О внесении изменений в Методику расчёта объёма добычи (вылова) водных биологических ресурсов, необходимого для обеспечения сохранения водных биологических ресурсов и обеспечения деятельности рыболовных хозяйств, при осуществлении рыболовства в целях аквакультуры (рыбоводства)»: <http://publication.pravo.gov.ru/document/0001201510300031?ysclid=mc1wbxdlop457090283>.

Показанное низкое гаплотипическое разнообразие самок белуги выборки 2004 г. р., коррелирует с более низкими показателями по исследованным рыболоводным характеристикам икры и доказывает важность работ по предварительному планированию схем скрещивания производителей на основе индивидуальных генетических характеристик в искусственном воспроизводстве для сохранения генетического полиморфизма естественных популяций.

Разработанная и действующая на ОРЗ ФГБУ «Главрыбвод» биотехника полноциклового культивирования каспийской белуги позволяет уже в нынешнем десятилетии многократно увеличить выпуск молоди белуги за счёт использования выращенных в искусственных условиях производителей, увеличив шансы сохранения в природной среде этого уникального вида осетровых рыб.

ВЫВОДЫ

– с возрастом у самок белуги, вне зависимости от происхождения, с ростом массы тела происходит увеличение и репродуктивных показателей: плодовитости, индивидуальной массы икринки, и оплодотворяемости икры;

– самки, достигшие полового созревания позже остальных одновозрастных особей, имеют большую массу тела, плодовитость и оплодотворяемость икры, чем ранне- и среднеспелые рыбы;

– репродуктивные показатели выращенных на рыболоводных заводах самок белуги с возрастом достигают величин, характерных для domesticiрованных особей, достигших полового созревания в природных условиях;

– снижение гаплотипического разнообразия самок белуги приводит к уменьшению оплодотворяемости икры

Благодарности

Авторы глубоко благодарны всем сотрудникам Александровского и Сергиевского ОРЗ Каспийского

филиала ФГБУ «Главрыбвод» и сотрудникам Каспийского филиала ФГБНУ «ВНИРО» (КаспНИРХ) за активное участие и помощь в сборе фактического материала в 2015-2023 гг., анонимным рецензентам за анализ работы и полезные замечания.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Исследования выполнены в рамках госзадания ФГБНУ «ВНИРО».

ЛИТЕРАТУРА

Аветисов К.Б., Аскеров М.К., Баденко Л.В., Блохин С.В., Гинзбург А.С., Гончаров Б.Ф. и др. 1986. Сборник инструкций и нормативно-методических указаний по промышленному разведению осетровых рыб в Каспийском и Азовском бассейнах. М.: ВНИРО. 271 с.

Ахмеджанова А.Б., Пономарев С.В., Федоровых Ю.В., Левина О.А., Вятчин В.В., Дутиков Е.А. 2022. Исследование морфофизиологических показателей ремонтной группы белуги, культивируемой в искусственных условиях среды. // Вестник АГТУ. Серия Рыбное хоз-во. № 1. С. 86-94. DOI: 10.24143/2073-5529-2022-1-86-94

Барминцева А.Е., Мюге Н.С. 2013. Использование микросателлитных локусов для установления видовой принадлежности осетровых (Acipenseridae) и выявления особей гибридного происхождения // Генетика. Т. 4. № 9. С. 1093-1105.

Васильева Л.М., Магзанова Д.К., Судакова Н.В., Анохина А.З., Гуцуляк С.А., Кукушкина И.В. 2022. Репродуктивная функция самок осетровых рыб естественной и искусственной генерации // Вопросы рыбного хозяйства Беларуси. № 37. С. 8-33. DOI:10.47612/978-985-880-000000-0-2022-37-8-33

Воробьева О.А., Горбенко Е.В., Сергеева С.Г., Павлюк А.А., Хорошельцева В.Н. 2023. Особенности рыбоводного освоения белуги из ремонтно-маточного стада Донского осетрового завода // Водные биоресурсы и среда обитания. Т. 6. № 3. С. 75-86. DOI: 10.47921/2619-1024-2023-6-3-75

Зонн И.С. 2004. Каспийская энциклопедия / А.Н. Косарев ред. Инженер. науч.-произв. центр по вод. хоз-ву, мелиорации и экологии «Союзводпроект». М: Междунар. отношения, ГУП ИПК Ульян. дом печати. 461 с.

Мюге Н.С., Барминцева А.Е., Расторгуев С.М., Мюге В.Н., Барминцев В.А. 2008. Полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК восьми видов осетровых и разработка системы ДНК-идентификации видов // Генетика. Т. 44. № 7. С. 913-919.

Суворов Е.К. 1948. Основы ихтиологии. 2-е издание, дополненное. Л.: Советская наука. 580 с.

Тяпугин В.В. 2006. Приручение производителей белуги естественной генерации – один из способов ускоренного формирования репродуктивных стад. // Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития. Мат. 4-й межд. науч.-практ. конф. М.: ВНИРО. С. 130-131.

Ходоревская Р.П., Калмыков В.А. 2012. Современное состояние популяции белуги в Волго-Каспийском рыбохозяйственном бассейне после запрета Российской Федерацией её промыслового изъятия // Вопросы рыболовства. Т. 13. № 4(52). С. 887-894.

Чебанов М.С., Галич Е.В. 2013. Руководство по искусственному воспроизводству осетровых рыб. Технический доклад ФАО по рыбному хозяйству. Продовольственная и сельскохозяйственная организация ООН. Анкара. 325 с.

Akhmedzhanova A., Ponomarev S., Fedorovykh Yu., Levina O., Dutikov E., Vyatchin V. 2021. Morphofunctional assessment of domesticated and aquacultured beluga females. // E3S Web of Conferences. INTERAGROMASH 2021. 14th intern. scient. and pract. Conf. on state and prospects for the development of agribusiness. (Rostov-on-Don, 24-26 feb. 2021), Rostov-on-Don, EDP Sciences, No. 273, 03001 (2021). DOI: 10.1051/e3sconf/202127303001.

Ivanova N. V., de Waard J., Hebert P. D. N. 2006. An inexpensive, automation-friendly protocol for recovering high-quality DNA // Mol. Ecology Notes. V. 6. P. 998-1002. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2006.01428.x

Rozas J. 2009. DNA Sequence Polymorphism Analysis using DNAsp // Bioinformatics for DNA Sequence Analysis; Methods in Molecular Biology / Posada D. ed. N-J. USA: Humana Press. V. 537. P. 337-350. DOI: 10.1007/978-1-59745-251-9_17

REFERENCES

Avetisov K. B., Askerov M. K., Badenko L. V., Blokhin S. V. Ginzburg A. S., Goncharov B. F. et al. 1986. Collection of instructions and regulatory and methodological guidelines for the industrial breeding of sturgeon fish in the Caspian and Azov basins. Moscow: VNIRO Publish. 271 p. (In Russ.).

Akhmedzhanova A. B., Ponomarev S. V., Fedorovykh Yu. V., Levina O. A., Vyatchin V. V., Dutikov E. A. 2022. Investigation of morphophysiological parameters of beluga replacement stock cultivated in artificial environmental conditions. // Vestnik ASTU. Series: Fishing Industry. V. 1. P. 86-94. DOI: 10.24143/2073-5529-2022-1-86-94 (In Russ.).

Barmintseva A. E., Muge N. S. 2013. The use of microsatellite loci to establish the species of sturgeon (Acipenseridae) and identify individuals of hybrid origin // Genetics. V. 4. No. 9. P. 1093-1105. (In Russ.).

Vasilyeva L. M., Magzanova D. K., Sudakova N. V., Anokhina A. Z., Gutsulyak S. A., Kukushkina I. V. 2022. The reproductive function of female sturgeon fish of natural and artificial generation. // Issues of fisheries in Belarus. No. 37. P. 8-33. DOI:10.47612/978-985-880-000000-0-2022-37-8-33. (In Russ.).

Zonn I. S. 2004. The Caspian Encyclopedia / A. N. Kosarev ed. Engineer. scientific-proc. the water center. household, land reclamation and ecology «Soyuzvodproekt». Moscow: In-

- ternational. relations, SUE IPK Ulyanovsk. House of printing. 461 p. (In Russ.).
- Mugue N.S., Barmintseva A.E., Rastorguev S.M., Mugue V.N., Barmintsev V.A. 2008. Polymorphism of the mitochondrial DNA control region in eight sturgeon species and development of a system for DNA-based species identification // Russian Journal of Genetics. V. 44. No. 7. P. 793-798. DOI: 10.1134/S1022795408070065. (In Russ.).
- Suvorov E.K. 1948. Fundamentals of ichthyology. 2nd edition, expanded. Leningrad: Soviet science. 580 p. (In Russ.).
- Tyapugin V.V. 2006. Domestication of beluga producers of natural generation is one of the ways to accelerate the formation of reproductive herds. // Aquaculture of sturgeon fish: achievements. and development prospects. Proc. of the 4th Intern. Scient. and Pract. Conf. Moscow: VNIRO Publish. P. 130-131. (In Russ.).
- Khodorevskaya R.P., Kalmykov V.A. 2012. The current state of the beluga population in the Volga-Caspian fisheries basin after the Russian Federation banned its commercial seizure // Fisheries. V. 13 No. 4(52). P. 887-894. (In Russ.).
- Chebanov M.S., Galich E.V. 2013. Sturgeon artificial reproduction handbook. FAO Technical Report on Fisheries. Food and Agriculture Organization of the UN., Ankara, 325 p.
- Akhmedzhanova A., Ponomarev S., Fedorovykh Yu., Levina O., Dutikov E., Vyatchin V. 2021. Morphofunctional assessment of domesticated and aquacultured beluga females. // E3S Web of Conferences. INTERAGROMASH 2021. 14th intern. scient. and pract. Conf. on state and prospects for the development of agribusiness. (Rostov-on-Don, 24-26 feb. 2021), Rostov-on-Don, EDP Sciences, No. 273, 03001 (2021). DOI: 10.1051/e3sconf/20212730300.
- Ivanova N.V., de Waard J., Hebert P.D.N. 2006. An inexpensive, automation-friendly protocol for recovering high-quality DNA // Mol. Ecology Notes. V. 6. P. 998-1002. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2006.01428.x
- Rozas J. 2009. DNA Sequence Polymorphism Analysis using DNAsp // Bioinformatics for DNA Sequence Analysis; Methods in Molecular Biology / Posada D. ed. N-J. USA: Humana Press. V. 537. P. 337-350. DOI: 10.1007/978-1-59745-251-9_17

Поступила в редакцию 15.06.2025 г.
Принята после рецензии 01.07.2025 г.