

УДК 639.3/575.174.015.3

Применение микросателлитного анализа для генетических исследований осетровых рыб

Никипелова А.К., Бардуков Н.В.,
Доцев А.В., Никипелов В.И.

ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста,
Московская обл., Россия

Аннотация. Настоящий обзор посвящен систематизации данных о применении микросателлитных (STR) маркеров в осетроводстве. Рассмотрены структура, классификация и механизмы возникновения полиморфизма микросателлитных локусов, а также факторы, влияющие на их изменчивость. Обсуждается, что распределение различных классов микросателлитов в геномах рыб носит видоспецифичный характер, что необходимо учитывать при кросс-видовой амплификации праймеров. Особое внимание уделено двум уникальным характеристикам геномов осетровых. Во-первых, полиплоидии: виды с ~120 хромосомами являются функциональными диплоидами, с ~250 – функциональными тетраплоидами, с ~370 – гексаплоидами. Процесс диплоидизации носит незавершенный характер, что требует учета количественного соотношения аллелей и валидации типа наследования каждого локуса. Во-вторых, крайне низкой скорости молекулярной эволюции, которая обеспечивает высокую эффективность кросс-видовой амплификации, но затрудняет дифференциацию близкородственных видов. Систематизированы основные направления применения STR-маркеров: контроль генетического разнообразия природных популяций, управление генетическим разнообразием в аквакультуре, идентификация гибридов, установление достоверности происхождения, изучение плоидности и процессов диплоидизации. Приведены примеры успешного использования микросателлитов в исследованиях отечественных и зарубежных авторов, включая разработку мультиплексных панелей и статистических подходов с учетом дозы аллелей для полиплоидных видов. Микросателлитные маркеры являются надежным средством популяционно-генетического анализа, селекционно-племенной работы и сохранения генетических ресурсов осетровых. Перспективными направлениями остаются разработка новых мультиплексных панелей для тетраплоидных видов и интеграция STR-анализа с современными геномными технологиями.

Ключевые слова: микросателлиты, STR-маркеры, осетровые, *Acipenseridae*, полиплоидия, генетическое разнообразие, инбридинг, гибридизация, диплоидизация, аквакультура.

Для цитирования: Никипелова А.К., Бардуков Н.В., Доцев А.В., Никипелов В.И. Применение микросателлитного анализа для генетических исследований осетровых рыб // Успехи наук о животных. 2026. № 2. С. 4–29. doi: 10.25687/3034-493X.2026.7.2.001

Microsatellite markers in sturgeon aquaculture

A.K. Nikipelova, N.V. Bardukov,
A.V. Dotsev, V.I. Nikipelov

L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry
Moscow Region, Russia

Abstract. This review systematizes data on the use of microsatellite (STR) markers in sturgeon farming. The structure, classification, and mechanisms underlying polymorphism of microsatellite loci, as well as the factors affecting their variability, are considered. It is discussed that the distribution of various classes of microsatellites in fish genomes is species-specific, which must be taken into account during cross-species primer amplification. Particular attention is paid to two unique characteristics of sturgeon genomes. First, polyploidy: species with ~120 chromosomes are functional diploids, those with ~250 are functional tetraploids, and those with ~370 are hexaploids. The diploidization process is incomplete, requiring consideration of the quantitative ratio of alleles and validation of the inheritance mode for each locus. Secondly, the extremely low rate of molecular evolution ensures high efficiency of cross-species amplification but complicates the differentiation of closely related species. The main applications of STR markers are systematized: monitoring the genetic diversity of natural populations, managing genetic diversity in aquaculture, identifying hybrids, establishing the authenticity of origin, and studying ploidy and diploidization processes. Examples of the successful use of microsatellites in studies conducted by domestic and international researchers are provided, including the development of multiplex panels and statistical approaches accounting for allele dosage in polyploid species. Microsatellite markers are a reliable tool for population genetic analysis, selection and breeding, and the conservation of sturgeon genetic resources. Promising areas remain the development of new multiplex panels for tetraploid species and the integration of STR analysis with modern genomic technologies.

Key words: microsatellites, STR markers, sturgeons, *Acipenseridae*, polyploidy, genetic diversity, inbreeding, hybridization, diploidisation, aquaculture.

For citation: Nikipelova AK, Bardukov NV, Dotsev AV, Nikipelov VI. Microsatellite markers in sturgeon aquaculture. Ernst Journal of Animal Science. 2026. 2: 4–29. Russian. doi: 10.25687/3034-493X.2026.7.2.001

Введение. Осетровые (*Acipenseridae*) представляют собой одну из наиболее древних групп рыб, которых нередко называют «живыми ископаемыми» [1]. Их морфология оставалась практически неизменной на протяжении миллионов лет, что позволяет рассматривать их в качестве уникальной модели для изучения эволюционных процессов и последствий дупликаций генома [2, 3]. Осетровые имеют огромное хозяйственное значение благодаря производству высокоценного мяса и черной икры, что на протяжении длительного времени обуславливало интенсивный промысел [4].

Однако в результате антропогенного воздействия: строительства плотин, загрязнения естественных мест обитания, перелова и браконьерства, популяции осетровых повсеместно сокращаются [5, 6]. В настоящее время большинство видов семейства *Acipenseridae* занесены в Красный список Международного союза охраны природы (МСОП), причем 17 из них находятся в критическом состоянии. В связи с этим сохранение и восстановление осетровых требуют не только законодательных мер, но и разработки мер по сохранению и рациональному использованию генетических ресурсов [7].

Генетическое разнообразие служит основой долгосрочного выживания видов: оно определяет способность адаптироваться к изменяющимся условиям среды, противостоять заболеваниям и сохранять репродуктивный потенциал [8]. У осетровых, которым свойственны позднее половое созревание и невысокая численность, утрата генетической изменчивости вследствие инбридинга или эффекта бутылочного горлышка может иметь необратимые последствия [9]. В связи с этим оценка генетического разнообразия популяций становится важной для природоохранных мероприятий [8].

Для решения этих задач широко используются генетические исследования с применением молекулярных маркеров. В частности, микросателлитные локусы (SSR) предоставляют детальную информацию о генетической вариабельности, степени инбридинга и филогеографических связях [10]. Благодаря высокой полиморфности, кодоминантному наследованию и возможности кросс-видовой амплификации микросателлиты являются надежным инструментом для популяционно-генетического анализа осетровых [11, 12].

Для изучения генетики осетровых также применяют другие молекулярно-генетические маркеры: гены митохондриальной ДНК (мтДНК), AFLP (полиморфизм длин амплифицированных фрагментов), RFLP (полиморфизм длин рестрикционных фрагментов) [13, 14]. В отличие от них микросателлиты имеют ряд преимуществ: равномерное распределение в геноме, высокий уровень полиморфизма, воспроизводимость и пригодность для рутинной работы, что обуславливает их удобство в популяционных исследованиях [15].

Осетровые характеризуются полиплоидным геномом. В настоящее время на основании числа хромосом, содержания ДНК и размера ядра/клетки можно выделить три группы. Число хромосом достигает ~120, ~240 или ~360, а размер генома варьируется от 2,44 у *Huso huso* до 13,78 пг ДНК на ядро у *Acipenser brevirostrum*. Помимо этого, для *Acipenseridae* свойственна низкая скорость молекулярной эволюции [2, 16]. Полиплоидный геном осетровых ограничивает использование стандартных методов микросателлитного анализа и требует специализированных подходов, в частности, учета дозы аллелей в микросателлитном локусе [17].

В области осетроводства микросателлитные маркеры получили широкое распространение. С их помощью решаются задачи идентификации гибридных форм, подтверждения происхождения и эффективности искусственного воспроизводства, а также изучения процессов диплоидизации полиплоидных геномов [18, 19]. При этом для таких видов, как русский осетр (*Acipenser gueldenstaedtii*) и сибирский осетр (*A. baerii*),

требуется особый подход к интерпретации генетических профилей, учитывающий особенности их геномов [20].

Таким образом, обобщение и систематизация данных о применении микросателлитных маркеров в осетроводстве, а также анализ успешных подходов к их использованию в селекционно-племенной работе имеют важное научное и прикладное значение.

Цель обзора – систематизировать данные о применении микросателлитных маркеров в осетроводстве, обобщить результаты основных исследований и определить перспективные направления их использования.

Материалы и методы. Для подготовки обзора был проведен анализ отечественных и зарубежных научных публикаций, посвященных применению микросателлитных маркеров (STR/SSR) в исследованиях осетровых рыб (*Acipenseridae*). Поиск литературы осуществляли в международных наукометрических базах данных PubMed, Web of Science, Scopus, а также в электронных библиотеках eLIBRARY.RU и Google Scholar. Преимущественно анализировались публикации, выпущенные в период с 2000 по 2025 гг., однако в обзор также включены более ранние работы, имеющие фундаментальное значение для изучения микросателлитных локусов и полиплоидии осетровых.

Поиск выполняли с использованием следующих ключевых слов и их комбинаций: *microsatellite*, *STR*, *SSR*, *sturgeon*, *Acipenser*, *genetic diversity*, *polyploidy*, *hybridization*, *parentage analysis*, *aquaculture*, а также их русскоязычных аналогов. В обзор включались оригинальные исследования и обзорные публикации, содержащие данные о применении микросателлитных маркеров для анализа генетического разнообразия, популяционной структуры, гибридизации, плоидности, происхождения и селекционно-племенной работы у осетровых рыб. Приоритет отдавался работам с использованием мультиплексных STR-панелей, современных методов генотипирования и статистической обработки данных.

Всего проанализировано более 90 научных публикаций. Отобранные материалы были систематизированы по основным направлениям применения микросателлитных маркеров в исследованиях осетровых рыб.

Микросателлитные локусы: структура, механизмы полиморфизма и распространение у рыб

Структура, классификация и функции. Особенности организации генома осетровых рыб, прежде всего их полиплоидное происхождение и незавершенная диплоидизация, существенно осложняют применение стандартных подходов микросателлитного анализа, разработанных преимущественно для диплоидных организмов. В связи с этим понимание структуры микросателлитных локусов (STR), механизмов их полиморфизма и закономерностей наследования является необходимой основой для корректной интерпретации генетических данных у осетровых.

Одними из наиболее простых в использовании и одновременно эффективных генетических маркеров, активно применяемых в селекции различных сельскохозяйственных животных, являются микросателлиты (STR-маркеры). Они не требуют глубоких знаний о генетике тестируемого объекта, но позволяют определять уровень генетического разнообразия и выстраивать родственные взаимоотношения у тестируемых особей, что весьма полезно при ведении селекции.

Микросателлитный локус представляет собой участок ДНК, состоящий из tandemно повторяющихся коротких (1 – 6 нуклеотидов) элементов – мотива микросателлита (Рисунок 1). С каждой стороны повторенный мотив ограничен уникальными для каждого локуса фланкирующими последовательностями, не встречающимися более нигде в геноме (за исключением тех случаев, когда микросателлит находится внутри участка дупликации, либо входит в состав крупного диспергированного повтора). В научной литературе

встречается несколько терминов, обозначающих микросателлитные повторы: SSR (*simple sequence repeats*), STR (*short tandem repeats* – STR).

В зависимости от количества нуклеотидов в повторе микросателлиты классифицируют на моонуклеотидные, динуклеотидные, тринуклеотидные, тетрануклеотидные пентануклеотидные и гексануклеотидные. Если мотив повтора состоит более чем из 6-ти нуклеотидов (по некоторым классификациям – от 10-ти), данный локус относят к минисателлитам [21].

Рисунок 1. Пример тетрануклеотидного микросателлитного локуса, обладающего повторяющимся мотивом «TAGA»



Примечание: уникальные фланкирующие последовательности, расположенные справа и слева от микросателлита подчеркнуты. Представленный микросателлит содержит 8 повторов, пронумерованных от 1 до 8-ми.

Микросателлиты занимают значительную часть геномов эукариот. У млекопитающих, доля может достигать 3% (геном человека) [22, 23]. Многие микросателлиты обладают высоким полиморфизмом, большинство из них расположены в некодирующих участках генома, при этом микросателлит с одним и тем же мотивом обычно обладает множественной локализацией – встречается во множестве участков генома. Микросателлиты обычно не находятся под давлением отбора (являются нейтральными маркерами) и эволюционируют с более высокой скоростью, чем гены, и накапливают наследуемые в потомстве дифференциальные признаки [24, 25].

В ряде случаев микросателлитные повторы входят в состав генов. В первую очередь это касается три- и гекса- нуклеотидных повторов – их полиморфизм хоть и является причиной изменения количества транслируемых аминокислот, но не приводит к критичной мутации – сдвигу рамки считывания.

Видимо, именно поэтому частота встречаемости тринуклеотидных микросателлитов в интронах генов значительно превышает таковую у ди- и тетрануклеотидных повторах [26], впрочем, общее число тринуклеотидных микросателлитов в геномах млекопитающих ниже, чем тех же ди- и тетрануклеотидных повторов [27].

Ограничения полиморфизма тринуклеотидных микросателлитов будут связаны с количеством повторов мотива, так как значительное увеличение или уменьшение длины аминокислотной последовательности будет серьезно сказываться на функционировании белка [28]. Такой локус не будет считаться эволюционно-нейтральным, может находиться под действием отбора и, как правило, будет обладать более низким полиморфизмом.

Частота встречаемости микросателлита в геноме зависит не только от длины мотива, его состава, но и от вида. Так, получены данные, подтверждающие, что в геноме кролика микросателлиты с мотивом «AG» встречается примерно в 5 раз чаще, чем с мотивом «AC». Напротив, в геноме человека динуклеотидные микросателлиты с мотивом «AC» распространены сильнее [27, 29]. Другими словами, частота встречаемости конкретного микросателлитного мотива в геноме может быть видоспецифична. В геномах рыб наибольшего распространения получили микросателлиты с динуклеотидными мотивами [30].

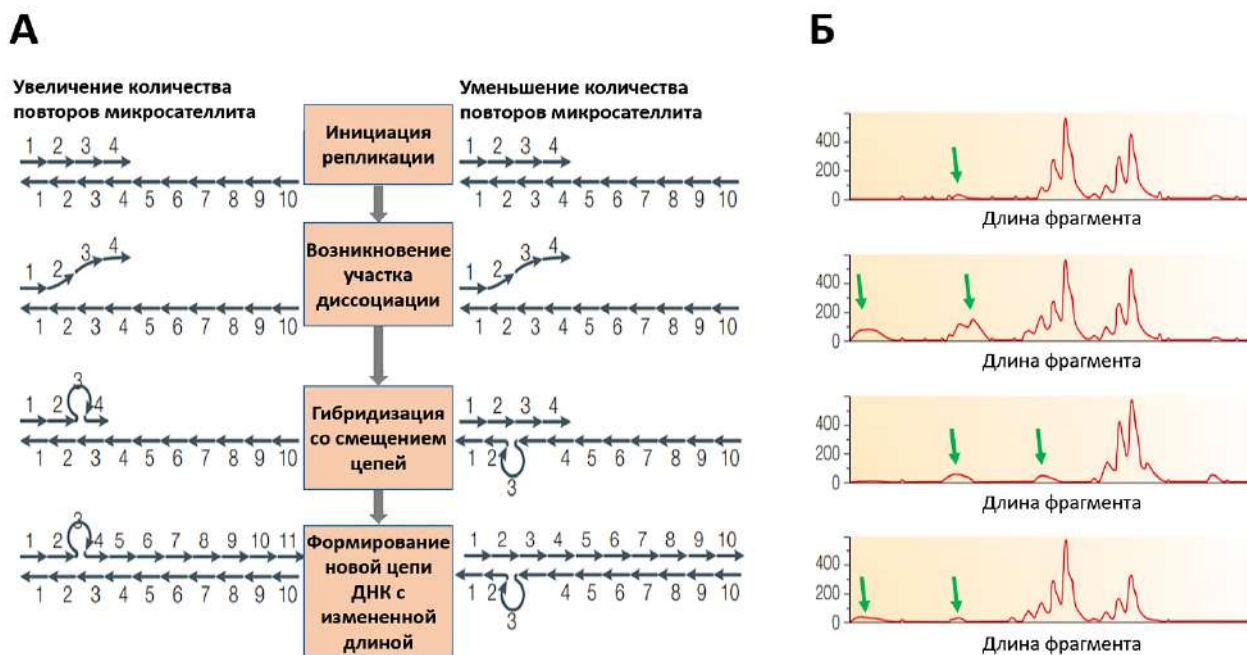
Микросателлитные повторы, локализованные как в промоторах генов, интронах, так и некодирующих участках могут в определенных случаях воздействовать на экспрессию генов, оказывая влияние на скорость транскрипции, стабильность РНК, эффективность сплайсинга, а также процессы, связанные с взаимодействием между белками и РНК [31, 32].

В научной литературе обсуждаются механизмы связи микросателлитного полиморфизма и фенотипических характеристик организма [33]. Отмечается, что микросателлиты, локализованные в межгенных регионах, могут обладать функциональным значением, например, влиять на организацию хроматина. Прослеживается также связь между микросателлитными локусами и «горячими точками» рекомбинации [34].

Механизмы возникновения микросателлитного полиморфизма. Высокий полиморфизм микросателлитных локусов имеет несколько объяснений. Наиболее распространенной и хорошо обоснованной является модель, предполагающая «проскальзывание» репликации.

Если после начала репликации цепи ДНК денатурировали на участке микросателлита, то при повторном образовании водородных связей одна из цепей может «сместиться» по отношению к другой благодаря наличию протяженного участка ДНК с повторяющимся нуклеотидным мотивом. Таким образом, после завершения репликации одна из цепей ДНК будет отличаться от другой на длину «смещения», равную одному – двум мотивам. Этот механизм показан ниже на иллюстрации (Рисунок 2). Это явление можно наблюдать при проведении микросателлитного анализа – артефактные пики формируются именно по такому механизму.

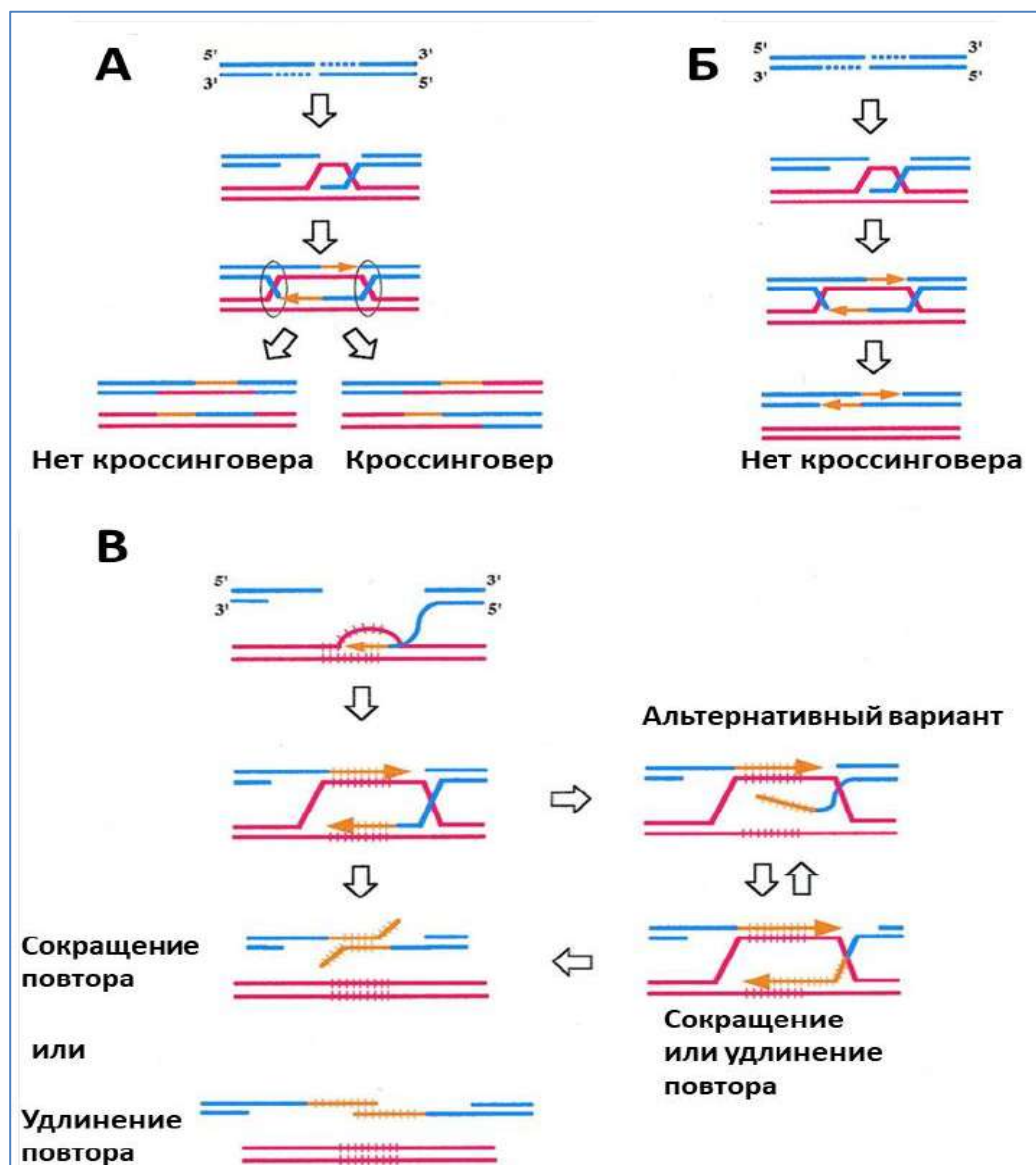
Рисунок 2. Формирование микросателлитного полиморфизма [25]



Примечание: А. «Проскальзывание» репликации. После инициирования репликации повторяющегося мотива две цепи могут диссоциировать, а затем, при повторном образовании ДНК-дуплекса, возможно возникновение ошибки, связанной с выпетливанием части последовательности. Б. «Проскальзывание» репликации при амплификации микросателлитных локусов. На графиках капиллярного электрофореза представлены пики-статеры (отмечены зелеными стрелками), возникающие при ошибках репликации.

Существуют и другие объяснения высокой скорости образования новых аллелей у микросателлитных локусов, основанные на явлении неравной рекомбинации. Эти модели хорошо изложены в работе G. F. Richard, F. Paques [35] и представлены на Рисунке 3.

Рисунок 3. Модели возникновения микросателлитного полиморфизма, основанные на явлении неравной рекомбинации



Примечание: Во всех моделях генной конверсии предшествует двуцепочечный разрыв ДНК, а внедрение нити в гомологичную матрицу инициируется вырезанием 3'-конца ДНК-цепи. Стрелками показан синтез ДНК, связанный с репарацией двуцепочечного разрыва. Молекула с двуцепочечным разрывом ("донор") показана синим цветом, молекула-матрица ("реципиент") – красным, вновь синтезированная ДНК – оранжевым. Тандемные повторы представлены заштрихованными линиями.

А. Модель, предложенная Szostak et al. (1983) [36]. Разделение двух четырехцепочечных структур, называемых "структурами Холлидея" (обведены черным), приводит в половине случаев к конверсии генов, связанной с кроссинговером. **Б.** модель SDSA (synthesis-dependent strand annealing). После двуцепочечного разрыва происходит «раскручивание» цепей ДНК с их последующей гибридизацией на гомологичной молекуле ДНК, кроссинговера при этом не происходит. **В.** SDSA-модель преобразования тандемных повторов. После двуцепочечного разрыва вновь синтезируемые цепи ДНК, содержащие микросателлитные повторы отжигаются на гомологичной молекуле с «проскальзыванием» участка повтора, что приводит к сокращению или расширению микросателлитного локуса. Иллюстрация из работы [35].

Факторы, влияющие на полиморфизм микросателлитных локусов. Частота мутаций, возникающих в микросателлитных локусах, согласно расчетным данным, варьирует в пределах от 10^{-2} до 10^{-6} за одно поколение [37]. При этом для конкретных локусов различия в мутабельности могут быть еще более значительными.

Распределение микросателлитов в геномах эукариот не является случайным [38]. Длины микросателлитного локуса зачастую зависят от его локализации в геноме: в кодирующих областях размеры микросателлитов, как правило, меньше, чем в некодирующих [21].

Частота возникновения новых аллелей находится в прямой зависимости от длины микросателлитного мотива. В общем случае работает следующая закономерность: чем короче повторяющийся мотив микросателлита, тем выше полиморфизм локуса. Кроме того, высказано предположение, что частота возникновения новых аллелей возрастает в геометрической прогрессии по мере увеличения количества повтора мотива в микросателлитном локусе [39, 40].

Собраны данные об относительно более высоком полиморфизме сложных составных микросателлитов, у которых за одним повторяющимся мотивом непосредственно следует другой [39, 41]. Напротив, снижению вероятности возникновения новых аллелей способствуют мутации, не связанные с изменением числа повторов мотива, например, однонуклеотидные замены или вставки/делеции нуклеотидов внутри микросателлитной последовательности.

На уровень полиморфизма влияет также нуклеотидный состав повторяющегося мотива. В сравнительном исследовании тетрануклеотидных микросателлитов с мотивами (TTCC/AAGG), (TTTC/AAAG) и (TCTA/AGAT) было показано, что различие в частоте возникновения новых аллелей между наименее полиморфными (TTCC/AAGG) и наиболее полиморфными (TCTA/AGAT) локусами достигает девятикратной величины [21].

Частота встречаемости микросателлитов у рыб. Современное развитие технологий полногеномного секвенирования позволяет ежегодно получать большее число хорошо аннотированных геномных сборок различных организмов, включая представителей ихтиофауны. Эти данные открывают возможность для детального анализа частоты и распределения различных классов геномных элементов, в том числе микросателлитных повторов. В таблице 1 представлена сводная информация о частоте встречаемости микросателлитных локусов с разной длиной мотива в геномах восьми видов костистых рыб на основании данных, представленных в работе Lei Y. с соавторами (2021) [42].

Анализ представленных данных позволяет выявить видоспецифичный характер распределения различных классов микросателлитов. Ранжирование моно-, ди-, три-, тетра-, пента- и гексануклеотидных повторов по частоте встречаемости и общей доле в геноме различается у изученных видов. Например, у данио-рерио (*Danio rerio*) наибольшей долей обладают динуклеотидные повторы (1,1% генома), тогда как у обыкновенного карпа (*Cyprinus carpio*) доля мононуклеотидных микросателлитов достигает 0,37%, а динуклеотидных – 0,72%.

Таблица 1. Частоты встречаемости микросателлитов в зависимости от длины мотива у некоторых видов рыб

Тип повтора	Вид	Общее кол-во микрос. локусов	Общая длина (п.о.)	Относ. частота (локусов/1000000 п.о.)	Относ. плотность (п.о. микрос./1000000 п.о. генома)	% покрытия в геноме
Моно (1x)	Данио-рерио	207951	3278888	155,12	2445,81	0,24
	Нильская тилапия	85303	1316072	98,69	1522,59	0,15
	Японская медака	76805	1120875	131,94	1925,44	0,19
	Канальный сом	176856	2991388	237,37	4013,86	0,4
	Обыкновенная щука	45139	667053	62,88	928,8	0,08
	Радужная форель	90887	1336990	51,64	759,16	0,08
	Пятнистая панцирная щука	26639	347118	39,34	517,74	0,04
	Обыкновенный карп	186935	2883267	230,83	3558,04	0,37
Ди (2x)	Данио-рерио	382761	14766368	285,51	11014,63	1,1
	Нильская тилапия	123095	3294102	142,41	3811,02	0,38
	Японская медака	25449	515736	43,72	885,93	0,09
	Канальный сом	359022	10686166	484,03	14362,27	1,42
	Обыкновенная щука	150812	3215024	212,8	4533,65	0,41
	Радужная форель	390181	11517856	225,44	7684,48	0,66
	Пятнистая панцирная щука	16853	289242	30,03	527,85	0,03
	Обыкновенный карп	181614	5801364	224,78	7173,27	0,72
Три (3x)	Данио-рерио	140175	3374835	104,56	2517,38	0,25
	Нильская тилапия	33649	662808	38,93	766,82	0,08
	Японская медака	15732	295236	27,02	507,16	0,05
	Канальный сом	91842	2466039	123,29	3302,9	0,32
	Обыкновенная щука	11632	208425	15,88	284,64	0,03
	Радужная форель	3729	704511	21,39	404,12	0,05
	Пятнистая панцирная щука	2659	644715	35,8	822,92	0,08
	Обыкновенный карп	53774	1273065	66,86	1588,1	0,16
Тетра (4x)	Данио-рерио	24374	8195596	181,81	6113,32	0,61
	Нильская тилапия	32971	73116	38,14	845,9	0,08
	Японская медака	22084	776628	37,94	1334,1	0,13
	Канальный сом	108518	2422148	145,59	3347,91	0,32

Тип повтора	Вид	Общее кол-во микрос. локусов	Общая длина (п.о.)	Относ. частота (локусов/1000000 п.о.)	Относ. плотность (п.о. микрос./1000000 п.о. генома)	% покрытия в геноме
	Обыкновенная щука	21952	411372	30,05	562,93	0,05
	Радужная форель	70423	1850584	40,46	1062,57	0,11
	Пятнистая панцирная щука	4439	92396	7,76	153,69	0,01
	Обыкновенный карп	62915	1749772	77,78	2162,41	0,22
Пента (5х)	Данио-рерио	35377	1419895	26,39	1059,14	0,11
	Нильская тилапия	12089	31695	13,99	366,69	0,04
	Японская медака	4973	145115	8,54	249,28	0,02
	Канальный сом	9556	23463	12,84	315,11	0,03
	Обыкновенная щука	1140	262	1,55	35,77	0
	Радужная форель	13985	342135	7,96	194,8	0,02
	Пятнистая панцирная щука	2292	5669	3,1	73,65	0,01
	Обыкновенный карп	15817	68607	19,57	850,94	0,08
Гекса (6х)	Данио-рерио	2080	5895	1,55	43,97	0
	Нильская тилапия	966	26856	1,12	31,07	0
	Японская медака	485	13884	0,83	23,85	0
	Канальный сом	1671	4482	2,24	59,92	0,01
	Обыкновенная щука	712	23232	1,01	33,21	0
	Радужная форель	4590	140352	2,66	81,33	0,01
	Пятнистая панцирная щука	1565	5307	1,84	62,81	0,01
	Обыкновенный карп	1724	693	2,13	88,33	0,01
В сумме	Данио-рерио	1012084	31094532	754,94	23194,25	2,31
	Нильская тилапия	288073	6347948	333,28	7344,09	0,73
	Японская медака	145528	2867474	249,99	4925,76	0,48
	Канальный сом	747465	18845191	1005,36	25401,97	2,5
	Обыкновенная щука	231387	4551306	324,17	6379	0,57
	Радужная форель	607356	15892428	349,55	10186,46	0,93
	Пятнистая панцирная щука	78378	1483231	117,87	2158,66	0,18
	Обыкновенный карп	502779	12462838	621,95	15421,09	1,56

Таким образом, несмотря на существование общих закономерностей распределения и полиморфизма микросателлитных локусов у эукариот, каждый объект исследования характеризуется индивидуальными особенностями. Это необходимо учитывать при проведении сравнительного анализа полиморфизма популяций разных видов рыб с использованием STR-маркеров, а также при переносе (кросс-видовой амплификации) праймеров, разработанных для одного вида, на другие, филогенетически близкие таксоны [43].

Особенности генетического полиморфизма осетровых (*Acipenseridae*).

Рассматривая полиморфизм микросателлитных локусов у осетровых, необходимо учитывать несколько характерных черт, присущих геномам этих рыб. В данном разделе последовательно охарактеризованы две основные особенности осетровых: полиплоидный характер геномов и крайне низкая скорость молекулярной эволюции.

Полиплоидный характер геномов. Осетровые рыбы (*Acipenseridae*) обладают уникальной организацией генома, особенностью которой является полиплоидия, сочетающаяся с крайне низкой скоростью молекулярной эволюции и высокой пластичностью кариотипа [43]. У осетровых рыб выделяют две шкалы уровней плоидности: «эволюционную» (отражающую древние события полиплоидизации) и «современную» (реальный тип наследования хромосом в мейозе).

Согласно «эволюционной шкале», все современные осетрообразные произошли от диплоидного предка с кариотипом из приблизительно 60 хромосом. Исходный диплоидный вид в настоящее время неизвестен и, по-видимому, исчез. В базальной линии *Acipenseriformes* произошла первая полногеномная дупликация (WGD), в результате которой возникли виды с хромосомным набором $2n \approx 120$. Эволюционно они являются тетраплоидами, однако в процессе последующей диплоидизации большинство локусов перешли к дисомному наследованию, поэтому по «современной шкале» эти виды (стерлядь *Acipenser ruthenus*, белуга *Huso huso*, севрюга *A. stellatus* и некоторые другие) являются функциональными диплоидами.

Впоследствии в разных филогенетических линиях *Acipenseridae* независимо произошла второй раунд WGD, приведший к возникновению видов с $2n \approx 250$. По «эволюционной шкале» они являются октаплоидами, а по «современной» – функциональными тетраплоидами (например, сибирский и китайский осетры). Третий раунд полиплоидизации привел к появлению видов с $2n \approx 360-370$, которые по «эволюционной шкале» являются 12-плоидами, а по «современной» – функциональными гексаплоидами (например, короткорылый осетр *A. brevirostrum*) [44].

V.P. Vasil'ev (2009) обосновал гибридное (аллополиплоидное) происхождение этих видов, проанализировав возможные пути полиплоидизации, и выделил как минимум три независимых события полиплоидизации по «современной шкале»: возникновение атлантической группы тетраплоидов, гексаплоидного *A. brevirostrum* и тихоокеанской группы тетраплоидов. При этом реальное число событий может быть значительно больше из-за множественных гибридизаций между разными диплоидными предками [44].

Важной характеристикой полиплоидного генома осетровых является незавершенность и мозаичность процесса диплоидизации. Даже у функционально диплоидных видов ($2n \approx 120$) сохраняется доля локусов (11–15%), которые наследуются по тетрасомному типу. У функционально тетраплоидных видов ($2n \approx 250$) картина еще более сложная: доля дисомных локусов варьирует от 0 до 23% в зависимости от вида, при этом одновременно присутствуют локусы с тетрасомным, а иногда и октасомным паттерном наследования. К этой группе относятся русский, сибирский, персидский, адриатический, корейский, китайский, амурский, озерный, сахалинский и зеленый осетры, а также калуга [17]. Более того, у одного и того же вида разные участки генома могут находиться на разных

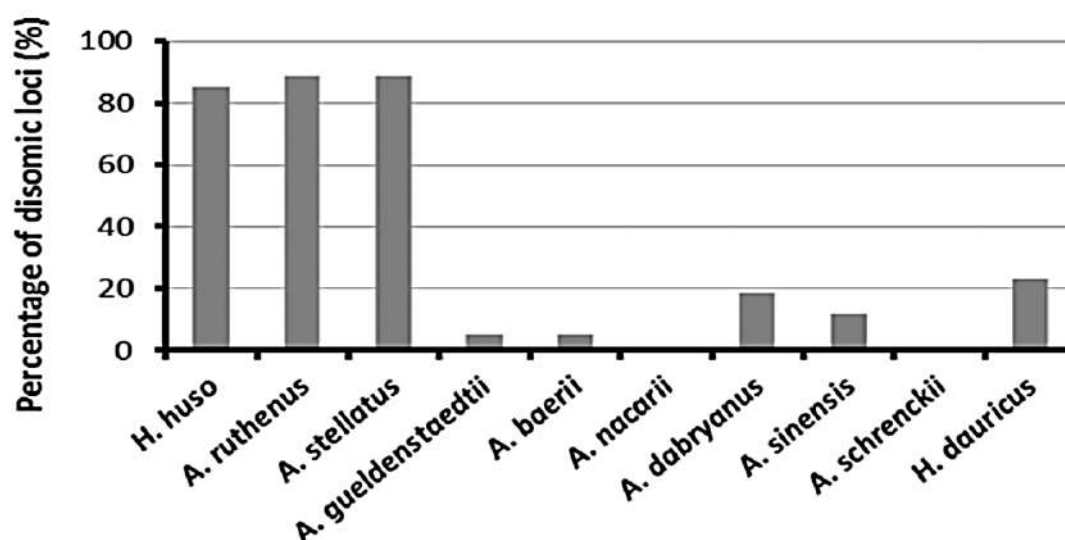
стадиях редукции ploидности: одни хромосомы уже полностью диплоидизированы, тогда как другие сохраняют множественные копии гомологичных сегментов [45].

Наглядной иллюстрацией такой мозаичности служат данные по американскому веслоносу (*Polyodon spathula*), который имеет палеотетраплоидное происхождение. Как показано в исследовании Symonova et al. (2017), его кариотип ($2n=120$) имеет сложную структуру. Выделяют квадруплеты – локусы с четырьмя копиями, полностью сохранившие исходное тетраплоидное состояние (активные ядрышкообразующие районы); полуквадруплеты (три копии), где диплоидизация уже частично появилась, например, локусы *HoxA* и *HoxD*, и дублиеты – полностью диплоидизированные гетерохроматиновые участки. Это означает, что процесс редиплоидизации у осетровых протекает неравномерно. Некоторые локусы сохраняют полисомию на протяжении миллионов лет, тогда как другие уже перешли в дисомное состояние [46].

Важным аспектом является разная степень диплоидизации между двумя основными эволюционными линиями осетровых: тихоокеанской и атлантической. У тихоокеанских видов (амурский осетр *A. schrenckii*, калуга *Huso dauricus*, сахалинский осетр *A. mikadoi*) процесс диплоидизации проявился в большей мере, и доля дисомных локусов выше. Атлантические тетраплоидные виды (русский *A. gueldenstaedtii*, сибирский *A. baerii*, адриатический *A. naccarii* осетры), напротив, сохранили значительно больше тетрасомных локусов. Это различие связано с разным возрастом событий дупликации: атлантические виды претерпели дополнительную WGD позднее, после разделения двух клад – около 53 млн лет назад, тогда как в тихоокеанской кладе, аналогичное событие произошло раньше, около 70 млн лет назад [17, 46-47].

На рисунке 4 представлена доля диплоидных локусов в геномах различных видов осетровых. Видно, что геномы разных видов находятся на различных стадиях диплоидизации. Даже у малохромосомных видов этот процесс не завершен полностью: они содержат небольшую долю локусов с полиплоидным наследованием.

Рисунок 4. Доля диплоидных локусов в геномах осетровых [17]



Сведения о неравномерной ploидности внутри геномов осетровых крайне важны для практики микросателлитного анализа. При работе с полиплоидными локусами исследователи сталкиваются с тем, что у одной особи может выявляться от одного до четырех и более аллелей на локус. В связи с этим, требуется использование специальных подходов, например, учитывать дозу аллелей, что позволяет значительно повышать

точность при установлении родственных связей. Тетраплоидные виды имеют некоторые сложности: часть праймеров дает амплификацию одновременно с двух разных гомологичных хромосом, что дает ложную картину полиморфизма.

У тетраплоидных видов отдельные локусы могут проявлять диплоидизированный тетрасомный тип наследования: ампликоны будут синтезироваться с двух независимых пар хромосом, являющихся в прошлом гомологичными (с классическим тетрасомным наследованием), но к настоящему времени уже накопивших небольшие отличия, инициировавших формирование двух независимо наследуемых пар.

Поэтому прежде чем использовать конкретный STR-локус для популяционных исследований или контроля происхождения, необходимо определить, как он наследуется у конкретного вида (дисомный или полисомный). Ludwig с соавторами [16] показал, что, наличие только двух аллелей у тетраплоидного не отменяет его полиплоидной природы. Это говорит о том, что данный конкретный локус уже завершил диплоидизацию, но сам вид при этом остается полиплоидным.

Для практики микросателлитного анализа сведения о неравномерной пloidности внутри геномов осетровых рыб очень важны. Они необходимы для составления индивидуальных генетических профилей (учет соотношения аллелей в полиплоидных локусах значительно увеличивает точность анализа при выяснении родственных связей), а также правильного расчета показателей генетического разнообразия (методики расчета классических генетических показателей отличаются для диплоидных и полиплоидных локусов).

Низкая скорость молекулярной эволюции. Генетика осетрообразных уникальна. Одна из основных отличительных черт этих рыб – исключительно низкая скорость молекулярной эволюции, которая по некоторым данным – одна из самых низких среди всех животных. Скорость накопления нуклеотидных замен у осетровых ниже, чем у большинства костистых рыб, и сопоставима с таковой у латимерии, другого представителя «живых ископаемых» [48]. Эта особенность отражает высокую консервативность геномов осетровых.

На рисунке 5 представлено филогенетическое дерево рыб, на котором хорошо видно базальное положение ветви осетровых по отношению к остальным лучеперым рыбам (*Actinopterygii*) [48].

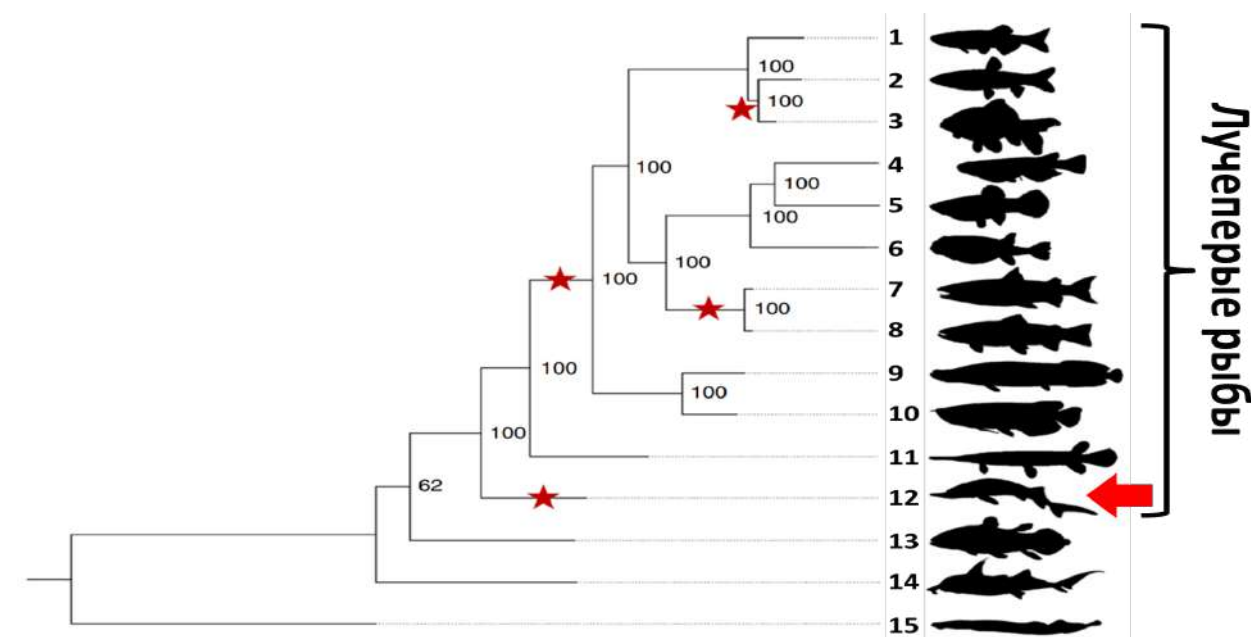
Считается, что осетрообразные появились около 200 млн. лет назад, хотя некоторые авторы предполагают более раннее появление этой группы: на границе Триасового и Юрского периодов [1, 48]. Непосредственно осетровые (*Acipenseridae*) появляются в геологической летописи позднее, около 85 млн. лет назад [49]. Высокое сходство морфологии вымерших и современных видов позволяет рассматривать осетровых как «живых ископаемых» (living fossils), хотя этот термин требует осторожности, поскольку не отражает молекулярную эволюцию, которая, хотя и замедлена, все же происходит.

Для микросателлитного анализа крайне низкая скорость молекулярной эволюции осетровых имеет важное практическое значение. Высокая консервативность фланкирующих последовательностей облегчает разработку универсальных праймеров и обеспечивает успешную кросс-видовую амплификацию. Праймеры, подобранные к микросателлитному локусу одного вида осетровых, с высокой вероятностью будут эффективно работать на ДНК других видов осетровых [11].

Вместе с тем высокая консервативность геномов накладывает и определенные ограничения. В частности, она может затруднять видовую дифференциацию близкородственных видов (например, русского и сибирского осетра) при использовании ограниченного числа STR-маркеров, поскольку общие аллели сохраняются в течение

длительного эволюционного времени. Это необходимо учитывать при выборе маркеров для идентификации видов и межвидовых гибридов.

Рисунок 5. Расположение осетровых на филогенетическом древе рыб



Примечание: 1 – данио-рерио; 2 – белый амур; 3 – карась китайский (золотая рыбка); 4 – японская медака; 5 – меченосцы; 6 – тикифугу; 7 – атлантический лосось; 8 – радужная форель; 9 – арапаима; 10 – аравановые; 11 – панцирные щуки; 12 – стерлядь; 13 – латимериевые; 14 – каллоринхи; 15 – морская минога (аутгруппа, миноги не являются рыбами и относятся к бесчелюстным); звездами обозначены события геномных дупликаций. Красной стрелкой обозначена ветвь осетровых [48].

Применение микросателлитных маркеров в исследовании осетровых.

Рассмотренные особенности геномов осетровых: полиплоидия, незавершенная диплоидизация и низкая скорость молекулярной эволюции, не только создают методические сложности, но и открывают уникальные возможности для применения микросателлитных маркеров. Благодаря высокой консервативности праймерных участков и сохранению аллельного разнообразия в полиплоидных локусах STR-анализ успешно используется для решения широкого круга задач: от оценки генетического разнообразия природных популяций до селекционно-племенной работы в аквакультуре [19, 50]. В данном разделе рассмотрены основные направления применения микросателлитных маркеров у осетровых.

Контроль генетического разнообразия природных популяций. Осетровые находятся под угрозой исчезновения, поэтому оценка состояния их природных популяций имеет важное значение для разработки эффективных мер сохранения видов. Микросателлитный анализ позволяет точно оценить уровень генетического разнообразия, выявить инбридинг и охарактеризовать дифференциацию популяций.

Результаты основных зарубежных исследований по оценке генетического разнообразия природных популяций осетровых с использованием микросателлитных маркеров систематизированы в таблице 2.

Таблица 2. Применение STR-локусов для контроля генетического разнообразия природных популяций осетровых

Автор, год	Вид	Микросателлитные локусы	Основные результаты
Savoy et al., 2017 [51]	Атлантический осетр (<i>A. oxyrinchus</i>), р. Коннектикут	Ls19, Ls39, Ls54, Ls68, Aox23, Aox45, Aox12, Aox12, AoxD44, AoxD165, AoxD170, AoxD170, AoxD188, AoxD241	Крайне низкое разнообразие: 45 особей принадлежали к 11 семьям, 82% рыб – полные сибсы; 50% молоди происходит из р. Альтамаха
King et al., 2014 [52]	Короткорылый осетр (<i>A. brevirostrum</i>)	AbrB438, AbrD10, AbrD114, AbrD135, AbrD141, AbrD193, AbrD236, AbrD332, AbrD345, AbrD379, AbrD557.	На основе анализа >500 особей из 17 рек выделены 3 метапопуляции короткорылого осетра. Уровень дифференциации высокий до $F_{ST} = 0,249$.
King et al., 2001 [53]	Атлантический осётр (<i>A. oxyrinchus</i>)	Aox9, Aox10, Aox12, Aox23, Aox27, Aox45	Для 392 особи из 7 рек (от р. Св. Лаврентия до р. Алтамаха), выявлено 77 аллелей; F_{ST} до 0,365; >87% особей правильно отнесены к своей реке.
Farrae et al., 2017 [54]	Атлантический осётр (<i>A. oxyrinchus</i>), р. Эдисто (Южная Каролина)	Ls19, Ls39, Ls54, Ls68, Aox23, Aox45, Aox12, Aox12, AoxD44, AoxD165, AoxD170, AoxD170, AoxD188, AoxD241	Впервые генетически доказано существование двух изолированных нерестовых групп в одной реке: весенней и осенней. Уровень дифференциации между ними высок ($F_{ST} = 0,092$). Признаков инбридинга и недавнего «бутылочного горлышка» не обнаружено.
Daigle et al., 2025 [55]	Атлантический осетр (<i>A. oxyrinchus</i>), эстуарий р. Рестигуш	LS19, LS39, LS54, LS68, Aox12, Aox23 Aox45, AoxD44, AoxD165, AoxD170, AoxD188, AoxD241	На основании 12 STR-локусов изучено происхождение атлантических осетров, недавно появившихся в эстуарии р. Рестигуш (Канада). Основным источником происхождения оказалась популяция реки Св. Лаврентия (85,7 % образцов).
Price et al., 2025 [56]	<i>Acipenser desotoi</i> , р. Суванни	AoxB34, AoxD32, AoxD44, AoxD54, AoxD64, AoxD96, AoxD165, AoxD170, AoxD188, AoxD234, AoxD241, AoxD242, AoxD297:	С помощью акустической телеметрии и 14 микросателлитных локусов подтверждено существование двух генетически обособленных нерестовых групп (весенней и осенней) <i>Acipenser desotoi</i> в р. Суванни с $F_{ST}=0,105$.
White et al., 2021 [57]	Атлантический осетр (<i>A. oxyrinchus</i>)	LS19, LS39, LS54, LS68, Aox12, Aox23 Aox45, AoxD44, AoxD165, AoxD170, AoxD188, AoxD241	Создана референсная база генетических профилей для 2510 особей, на основе которой идентифицированы 18 генетически обособленных популяционных групп по всему ареалу атлантического осетра.
Shen et al., 2020 [58]	Китайский осетр (<i>A. sinensis</i>), р. Янцзы	Afu-68 AS-033 AS-035 AS-102 AS02-7 AS-048 AS-050 H423 Spl-100 AS01-4 AS03-13 AS08-23 AS14-48 AS16-53	Несмотря на катастрофическое сокращение численности этого вида, его генетическое разнообразие сохраняется на относительно высоком уровне. Авторы с использованием 21

Автор, год	Вид	Микросателлитные локусы	Основные результаты
		Afu-19 AS06-20 AS09-38 AS-018 AS-043 AS-082 AS11-43	STR-локуса оценили генетическое разнообразие и эффективность воспроизводства 15-ти особей молоди китайского осетра (единственная генерация, сформировавшаяся в естественных условиях в реке Янцзы в 2014 г.). Установлено, что в нересте участвовали 11 самок и 11 самцов, с равномерным репродуктивным вкладом.
Ludwig A. et al., 2003 [59]	Адриатический осетр (<i>A. naccarii</i>), р. По и Буна	Afu-19, Afu-34, Afu-39, An-1, An-20, An16, An76, An77	Популяции По и Буны значительно дифференцированы ($F_{ST} = 0,3251$). Популяция р. Буна беднее по разнообразию, чем реки По (среднее число аллелей: 4,37 против 9,12). Разделение популяций произошло около 11-13 тыс. лет назад (последледниковое Адриатики).
Fazekas et al., 2024 [60]	Стерлядь (<i>A. ruthenus</i>), реки Дунай и Тиса	AfuG 41, An20, AfuG 51, Aru12, Spl-163, Aru26, LS-68, Aru13, AoxD161, Aru19, Aru50, Aru18	Коллекция генбанка стерляди генетически не отличается от природных популяций Дуная и Тисы ($F_{ST}=0,016-0,017$); фермерские стада имеют сниженное разнообразие. Материалы генбанка пригодны для реинтродукции.
Holostenco et al., 2022 [61]	Севрюга (<i>A. stellatus</i>), Черное море	Agu56, Agu51, Agu38, Agu56, Agu36, Agu37, Ag49, Agu15, Agu59, Agu34, Agu46, Agu41	Высокое генетическое разнообразие природной популяции, низкая дифференциация между северо-западными и южными регионами ($F_{ST} = 0,087$). Установлено наличие остаточной нерестовой популяции в реках Турции или Грузии.
Kohlmann et al., 2018 [62]	Русский осетр (<i>A. gueldenstaedtii</i>), заводские группы (Германия, Турция, Румыния) и дикие особи (р. Дунай)	Agu56, Agu51, Agu38, Agu56, Agu36, Agu37, Ag49, Agu15, Agu59, Agu34, Agu46, Agu41	Для русского осетра разработаны 12 STR-локусов. Заводские группы показали сниженное аллельное разнообразие (3,67-4,25 против 5,67 у диких) и более низкую гетерозиготность (0,519–0,648 против 0,686 у диких).

Представленные в таблице 2 данные свидетельствуют о широком применении STR-анализа для оценки генетического разнообразия осетровых в Северной Америке, Европе и Азии. В зарубежных исследованиях основное внимание уделено видам, обитающим в бассейнах Атлантического океана (атлантический и короткорылый осетры), а также китайскому и адриатическому осетрам. При этом для большинства изученных популяций характерны сниженные показатели генетического разнообразия, что напрямую связано с антропогенным воздействием и сокращением численности.

Что касается отечественных исследований, они также внесли весомый вклад в изучение генетической структуры осетровых, охватив как природные популяции, так и аквакультурные стада основных видов – стерляди, сибирского осетра, шипа, севрюги и русского осетра. Ниже приведены основные результаты этих работ.

В.Р. Харзинова и соавторы (2024) проанализировали 12 STR-локусов у восьми популяций стерляди: трех аквакультурных (окская, сухонская, нижеволжская) и пяти природных (куйбышевская, саратовская, донская, вятская, енисейская). Наименьшее генетическое разнообразие отмечено у нижеволжской аквакультурной группы ($A_R = 4,93$), предположительно вследствие эффекта основателя. Енисейская популяция оказалась наиболее обособленной с избытком гетерозигот ($uFis = -0,1$) [63].

С использованием мультиплексной панели, включающей пять информативных микросателлитных локусов (Afug41, Afug51, An20, AoxD161, AoxD165), изучен генетический полиморфизм особей сибирского осетра из различных естественных местообитаний, охватывающих весь ареал вида. Выявлена значимая дифференциация между всеми популяциями ($F_{ST} = 0,012-0,064$), кроме пары Байкал–Енисей. Кластерный анализ позволил выделить четыре группировки: Обь-Иртышскую, Байкало-Енисейскую, Ленскую и Колымскую [50].

Исследование генетической структуры шипа (*Acipenser nudiiventris*) особенно актуально ввиду катастрофического сокращения численности данного вида. В.Д. Щербакова с коллегами (2025) изучила 275 образцов шипа из природных популяций (реки Урал, Или) и аквакультуры (Астраханская область, Краснодарский край, Азербайджан) с использованием 10-ти STR-локусов. Выявлена значительная дифференциация между каспийской и аральской популяциями ($F_{ST} = 0,116-0,169$, отсутствие общих гаплотипов), при этом наиболее полиморфна оказалась уральская природная популяция (7 гаплотипов); аквакультурные стада отличались низким разнообразием. Учеными были предложены две стратегии сохранения вида: для Каспия – формирование стад из аутентичных линий без смешения; для Азово-Черноморского бассейна (где азовская популяция утрачена) – допустимо использование межпопуляционных гибридов [64].

В условиях сокращения численности природных популяций севрюги особое значение приобретает оценка ее генетического разнообразия. Г.М. Шалгимбаева и соавторы (2018) проанализировали пять STR-локусов (Afug41, Afug51, An20, AoxD161, AoxD165) у 669 образцов севрюги (*Acipenser stellatus*) из реки Урал (молодь естественного нереста и заводская молодь). Общее число выявленных аллелей составило 41 – у производителей, 40 – у дикой молоди и 30 – у заводской. Наиболее полиморфными оказались локусы Afug41 и AoxD165. Отмечено снижение аллельного разнообразия у заводской молоди 2014–2016 гг., что объясняется использованием ограниченного числа производителей [65].

Заслуживает внимания исследование русского осетра Азовского моря. А.Ш. Алимова и соавторы (2025) оценили динамику генетического полиморфизма популяции *Acipenser gueldenstaedtii* в Азовском море за 25-летний период перехода на искусственное воспроизводство. Наблюдаемая гетерозиготность снизилась с 0,948 до 0,922, а коэффициент инбридинга F_{IS} возрос с 0,031 до 0,057 [66].

Подводя итог, можно сказать, что микросателлитный анализ зарекомендовал себя как надежный инструмент для оценки генетического разнообразия природных популяций осетровых.

Изучение генетического разнообразия осетровых в аквакультуре. В условиях искусственного воспроизводства крайне важен контроль генетического разнообразия маточных стад для предотвращения инбридинга и потери адаптивного потенциала. Микросателлитные маркеры успешно решают эту задачу.

В ряде европейских работ подтверждена эффективность STR-анализа для мониторинга генетической структуры маточных стад. Исследование маточного стада сибирского осетра на рыболовной ферме в Польше с использованием шести локусов выявило 74 аллеля и подтвердило высокий уровень полиморфизма [67]. Румынские ученые оптимизировали протокол амплификации пяти STR-локусов (LS19, LS68, Aox9, Aox45,

АнаЕ4) для особей сибирского осетра: четыре из пяти локусов оказались высокополиморфными (6–12 аллелей), один (АнаЕ4) показал низкую изменчивость (5 аллелей) [68]. В более поздней работе авторский коллектив протестировал семь локусов на русском осетре из аквакультуры Румынии: шесть локусов оказались полиморфными (от 4 до 12 аллелей) [69].

Группой ученых на Ближнем Востоке проведен генетический анализ белуги (*Huso huso*), выращиваемой на иранских рыбоводных фермах. Результаты показали вариабельность информативности микросателлитных локусов: локус Ls19 характеризовался высоким полиморфизмом (16 аллелей), тогда как локус Afu54 – низким (3 аллеля) [70].

Ученые из Казахстана с помощью микросателлитных локусов выявили для заводских групп сибирского и русского осетров, а также белуги дефицит гетерозигот и положительный индекс фиксации (F_{IS}), указывающий на инбридинг [71]. Аналогичные результаты получены для белуги, выращиваемой в аквакультуре Беларуси, где большинство особей происходили от одной пары производителей [72].

В России первые масштабные работы по изучению генетического полиморфизма сибирского осетра в аквакультуре были выполнены учеными ВНИРО. А.Е. Барминцева и Н.С. Мюге (2018) с использованием пяти STR-локусов охарактеризовали 13 российских рыбоводных хозяйств (ленская, обская, байкальская, енисейская популяции) различного географического происхождения [19].

Кластерный анализ разделил исследуемую выборку на четыре группы, соответствующие обскому, байкало-енисейскому и двум ленским кластерам – «природному» (выборки 1990-1996 гг.) и «аквакультурному» (после 2001 г.). Во втором кластере число аллелей по локусу Afug51 снизилось с 16 до 5, а наблюдаемая гетерозиготность упала до 0,81, что свидетельствует о потере редких аллелей и инбридинге при выведении породы «Лена-1» [19]. Позднее были также разработаны мультиплексные панели для генетической паспортизации сибирского осетра в условиях аквакультуры [73; 74].

В.Д. Щербакова и соавторы (2023) оценили генетическое разнообразие стад производителей русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii*) на семи заводах Волжско-Каспийского бассейна в 2015–2022 гг. Распределение частот аллелей было схоже с природной популяцией, за исключением Волгоградского ОРЗ, где отмечено сокращение редких аллелей из-за участия в нересте инбредных рыб заводского происхождения [75].

Таким образом, STR-маркеры позволяют эффективно контролировать генетическое разнообразие маточных стад осетровых в аквакультуре, выявлять инбридинг и потерю редких аллелей. Разработанные мультиплексные панели и учет дозы аллелей являются надежной основой для селекционной работы и сохранения генетических ресурсов.

Идентификация гибридов и контроль чистоты видов. В аквакультуре и природных популяциях осетровых часто встречаются межвидовые гибриды, тогда как их морфологическая идентификация ненадежна. Микросателлитные маркеры играют важную роль в определении гибридного происхождения и проверке чистоты видового состава. В настоящее время разработаны эффективные панели, включающие от пяти до восьми маркеров и позволяющие проводить видовую идентификацию.

Один из первых комплексных подходов на основе восьми микросателлитных локусов для идентификации гибридов дунайских осетровых предложен Dudu и соавторами (2011). Трехэтапный анализ (FCA, STRUCTURE, NewHybrids) позволил не только выявить гибриды, но и определить их категорию (F1, F2, обратные скрещивания) [76]. Наибольшая гибридизация отмечена между *H. huso*, *A. stellatus* и *A. gueldenstaedtii*. Позднее те же авторы [20] разработали многоэтапный метод идентификации пяти видов осетровых и их гибридов

(бестер, стербел, бестер-белуга) на основе комбинации микросателлитов (8 локусов), ядерных генов и ДНК-штрихкодирования. Микросателлиты эффективно дифференцировали *A. stellatus*, *H. Huso* и *A. ruthenus*, однако не различали тетраплоидные *A. gueldenstaedtii* и *A. baerii*, что потребовало привлечения дополнительных маркеров.

Эффективность микросателлитов для идентификации гибридных форм подтверждена в работе Zeng и соавторов (2013). Используя девять STR-локусов и мтДНК, авторы показали, что в отличие от митохондриальных маркеров, разделяющих виды лишь по материнской линии, микросателлиты позволяют надежно дифференцировать как чистые виды осетровых, так и гибриды [77]. В исследовании Yang и соавторов (2025) идентифицировали распространенного в Китае гибрида сибирского осетра (*Acipenser baerii*) и амурского осетра (*Acipenser schrenckii*) на основании анализа шести микросателлитных локусов (три разработаны авторами: Ab3, Ab5, As1; другие отобраны на основе литературных данных: Ls19, HLJSX7, HLJSX30) [78].

Для атлантического осетра Panagiotopoulou и соавторы (2014) разработали мультиплексную систему из 16-ти микросателлитных локусов. Все исследуемые локусы оказались полиморфными. Число аллелей на локус варьировало от 3 (AoxC45) до 36 (AoxD297). Среднее значение PIC составило 0,62, а вероятность идентичности генотипов (PI) достигла 6×10^{-18} . Пять локусов: AoxD161, AoxD188, AoxD297, AoxD242, AoxC30 показали неперекрывающиеся аллельные диапазоны с европейским осетром (*A. sturio*). Это сделало их пригодными для видовой диагностики [12].

В работе А.Е. Барминцевой и Н.С. Мюге (2013), авторы проанализировали более 3000 особей десяти видов осетровых, обитающих в России. Ученым удалось выявить видоспецифичные аллели, по которым можно различить следующие виды (таблица 3).

Таблица 3. Видоспецифичные аллели для осетровых видов рыб, согласно данным А.Е. Барминцевой, Н.С. Мюге, 2013 [79]

Вид/Локус	An20	Afug51	AoxD165	AoxD161	Afug41
Сахалинский осетр	181-197 п.н.	296 п.н.	230-254 п.н.	114 п.н.	-
Шип	153 п.н.	272 п.н.	196 п.н.	-	-
Стерлядь	177 п.н.	252 п.н.	-	-	-
Калуга	169 п.н.	-	206 п.н.	-	Отсутствие амплификации
Белуга	145, 149 п.н.	-	178 п.н.	98 п.н.	253-277 п.н.
Севрюга	141 п.н.	288 п.н.	-	-	-
Амурский осетр	137 п.н.	-	-	-	185-193 п.н.

Кластерный анализ показал высокую вероятность правильного отнесения особи к виду (в среднем 96-98%), за исключением русского и персидского осетров (75% и 84% соответственно) [79]. Следует отметить, что для сибирского (*A. baerii*) и русского (*A. gueldenstaedtii*) осетров видоспецифичных аллелей не обнаружено [20]. Согласно молекулярным данным, дивергенция между русским и сибирским осетрами произошла около 24 млн лет назад, что связано с исторической изоляцией популяций в Арктическом бассейне.

Дифференциация данных видов возможна лишь при использовании комбинации нескольких маркеров или дополнительных подходов, например, SNP-анализа. У каспийских популяций русского осетра (*A. gueldenstaedtii*) выявлены «baerii-подобные» митохондриальные гаплотипы, отличающиеся одной нуклеотидной заменой в D-петле от

типичных гаплотипов сибирского осетра (*A. baerii*), что позволяет достоверно дифференцировать их с помощью ПЦР [80-82].

Происхождение этого генетического варианта объясняется несколькими гипотезами: интродукцией в Волгу искусственно выращенных особей сибирского осетра (*A. baerii*) [81]; наличием эволюционно древней формы, общей для нескольких видов осетровых [83]; исторической гибридизацией между *A. baerii* и *A. gueldenstaedtii* в период плейстоценового оледенения, сопровождавшейся интрогрессией мтДНК [84].

Дополнительно учеными созданы тест-системы для идентификации белуги, калуги, амурского осетра и их гибридов, включая SNP-маркер для дифференциации русского и сибирского осетров [85].

Таким образом, STR-маркеры стали незаменимым средством для идентификации гибридов и контроля чистоты видов у осетровых. Однако, для близкородственных видов, таких как русский и сибирский осетры необходимы дополнительные подходы. Выявление «*baerii*-подобных» гаплотипов свидетельствует о возможной интрогрессии или древней гибридизации, что требует комплексной интерпретации данных.

Определение достоверности происхождения. Для достоверного установления происхождения в аквакультуре осетровых разработаны мультиплексные STR-панели, адаптированные к полиплоидным геномам этих рыб.

Для стерляди создана панель из десяти тетрануклеотидных локусов с комбинированной вероятностью исключения отцовства (CE-PP) 99,99% [86]. Российскими учеными также разработана мультиплексная панель из 12 микросателлитных локусов для аквакультурной стерляди, показавшая высокую эффективность для подтверждения происхождения. Вероятность совпадения генотипов (PI) составила $3,7 \times 10^{-13}$ – $8,1 \times 10^{-10}$, вероятность исключения родителей (P1) – 99,88-99,99%, P3 – 99,99% [87].

У адриатического осетра (*A. nase*) на восьми микросателлитных локусах и по мтДНК обнаружили резкое снижение генетического разнообразия в потомстве F1. Анализ родительской принадлежности позволил отнести 91% особей F1 к конкретным родительским парам [88]. Boscari с коллегами (2014) использовали семь STR-локусов и программу «BreedingSturgeons» (точность распределения – 92%). Они предложили стратегию разведения: вместо отдельных особей в основе лежат семейные группы. Так, 382 особи F1 удалось распределить по 30 родительским парам [89].

Ряд работ выполнен на азиатских видах осетровых. Для китайского осетра (*Acipenser sinensis*) разработали пять дуплексных ПЦР-наборов на основе 10 тетрануклеотидных STR-локусов. Это позволило однозначно идентифицировать всех 184 исследованных особей [90].

Для сибирского осетра на основе семи STR-локусов предложен статистический подход, который учитывает количественное соотношение аллелей. Средняя точность определения материнских генотипов составила 95,39%, отцовских – 87,01%. Метод можно адаптировать для геномной оценки (GBLUP), что особенно важно у осетровых ввиду их длительного жизненного цикла [91].

Таким образом, в аквакультуре микросателлиты позволяют устанавливать происхождение потомства, оценивать генетическое разнообразие селекционных групп и планировать схемы скрещивания. Для полиплоидных видов разработаны статистические подходы, учитывающие дозы аллелей, что позволяет повысить точность анализа.

Изучение пloidности и процессов диплоидизации. Как уже отмечалось ранее, STR-маркеры позволяют непосредственно оценивать количество аллелей на locus у конкретной особи и, тем самым, исследовать характер наследования (дисомный, тетрасомный или более высокого порядка). В отличие от цитогенетических методов микросателлитный анализ предоставляет информацию о функциональном состоянии локусов, что особенно ценно для изучения процессов диплоидизации.

Характеристика наследования микросателлитных локусов у разных видов. Как было описано ранее, у малохромосомных видов осетровых доля дисомных локусов составляет 80–89%, тогда как у многохромосомных видов значительно ниже – от 0 до 23% [17]. У короткорылового осетра (*Acipenser brevirostrum*) обнаружены локусы с гексаплоидным паттерном наследования [18].

Важные результаты получены и на озерном осетре (*Acipenser fulvescens*). Pyatskowitz и соавторы (2001) на 10-ти экспериментальных группах изучили наследование локусов: Afu19, Afu34, Afu39, Afu68. Для Afu34 и Afu68 соотношение генотипов в потомстве соответствовало дисомному наследованию, однако у одного из родителей выявлена передача нередуцированных гамет, что привело к появлению трисомных генотипов (например, 112 и 122). Локус Afu39 демонстрировал четыре копии генов (до трех аллелей), но анализ потомства подтвердил дисомное наследование, что указывает на амплификацию продуктов с двух дисомных локусов, имеющих общие аллели. Только локус Afu19 предположительно имеет тетрасомное наследование. По мнению авторов данной работы, полученные результаты свидетельствуют о функциональной тетраплоидизации [92].

Экспериментальные подходы к верификации наследования. Анализ гаплоидного потомства сибирского осетра, полученного методом гиногенеза с использованием УФ-облученной спермы бестера, позволил верифицировать характер наследования семи микросателлитных локусов: локус Afu-68 наследуется дисомно, локусы: Aox-45, Spl-163 и Spl-168 – по тетрасомному. Полученные результаты подтверждают, что геном сибирского осетра находится в процессе функциональной диплоидизации [67].

Существенный вклад в развитие данной тематики внесли ученые Н.С. Мюге и А.Е. Барминцева (2020). На основе анализа наследования 16-ти микросателлитных локусов в экспериментальных скрещиваниях авторы охарактеризовали уровни плоидности и степень диплоидизации у малохромосомных ($2n \approx 120$) и многохромосомных ($2n \approx 250$) видов осетровых. У многохромосомных видов (русский, сибирский, персидский осетры, калуга, амурский и сахалинский осетры) большинство локусов наследуются по тетрасомному типу, хотя для некоторых отмечено октасомное наследование. У малохромосомных видов (белуга, стерлядь, севрюга) преобладает дисомное наследование [85].

Помимо эволюционных аспектов, микросателлитный анализ эффективно применяется для выявления спонтанных изменений плоидности. Так, Havelka et al. (2016) на примере сибирского осетра (*A. baerii*) впервые зафиксировали спонтанное возникновение гептаплоидных ($7n$) особей (~437 хромосом), самый высокий показатель среди осетрообразных. Микросателлитный анализ выявил значительное увеличение числа материнских аллелей у гептаплоидов по сравнению с пентаплоидными сибсами, что подтвердило механизм сохранения второго полярного тельца. Авторы подчеркивают, что спонтанная полиплоидия часто встречается у заводской рыбы и может представлять проблему для аквакультуры осетровых, приводя к снижению репродуктивной способности [93].

Дополнительно считаем уместным отметить работу, посвященную цитогенетическим аспектам эволюции полиплоидных геномов. С помощью флуоресцентной гибридизации *in situ* (FISH) на основе ранее охарактеризованных повторяющихся последовательностей ДНК стерляди проанализирован кариотип сибирского осетра (*Acipenser baerii*, $2n \approx 250$). Показано, что после второй полногеномной дупликации (Ac2R) в геноме *A. baerii* произошла не только амплификация многих повторяющихся элементов (число сигналов Arut30A, Arut40A и Arut57A примерно удвоилось), но и сложные хромосомные перестройки (делеции, слияния, появление гетероморфных гомологов и новой NOR-хромосомы), особенно затронувшие мелкие хромосомы. Сателлит Arut434A оказался удобным цитогенетическим маркером для различения паралогов после Ac1R и Ac2R. Разработанная физическая карта

хромосом *A. baerii* может быть использована для геномных исследований других полиплоидных видов осетровых [94].

Помимо эволюционных аспектов, микросателлитный анализ активно применяется для контроля плоидности в экспериментальных и аквакультурных условиях. Ряд исследований продемонстрировал возможности STR-маркеров при индукции гиногенеза, а также при получении межвидовых гибридов с разным уровнем плоидности. Так, польские исследователи индуцировали митотический гиногенез у стерляди, используя УФ-облученные сперматозоиды и тепловой шок. STR-анализ локусов Afu-68, AfuB-68, Spl-163 подтвердил исключительно материнское наследование у потомства-альбиносов. Цитогенетический скрининг выявил анеуплоидные, гаплоидные, диплоидные, триплоидные, тетраплоидные и мозаичные формы. Спонтанная диплоидизация в гаплоидных контролях (40% особей) и нарушения плоидности объясняются пост-овуляторным старением яйцеклеток и асинхронным делением клеток, что демонстрирует необходимость строгого генетического контроля при хромосомных манипуляциях [95].

В другом исследовании с помощью микросателлитных локусов подтвердили, что у первых жизнеспособных гибридов между русским осетром (тетраплоид, самка) и американским веслоносом (диплоид, самец) встречаются особи с разным уровнем плоидности. У гибридов выявлены триплоидные (156-184 хромосомы) и пентаплоидные (300-310 хромосомы) формы. У отдельных особей также обнаружена гаплоидная линия отцовского происхождения. Сама возможность скрещивания этих видов показывает, что древняя дупликация генома и медленная эволюция осетровых обеспечили геномную совместимость столь отдаленных таксонов [96].

STR-маркеры и цитогенетические методы позволяют определить уровень плоидности у осетровых, понять, как наследуются отдельные локусы, и проследить эволюционные процессы. Эксперименты с индукцией гиногенеза, анализ семейных групп и межвидовая гибридизация – все это показывает, что реддиплоидизация у осетровых имеет дискретный характер. С другой стороны, эти же методы выявляют и спонтанные изменения плоидности, которые создают серьезную проблему в аквакультуре осетровых.

Заключение. Микросателлитные маркеры являются надежным средством для популяционно-генетического анализа, селекционно-племенной работы и сохранения генетических ресурсов осетровых. В настоящем обзоре систематизированы данные о структуре и механизмах полиморфизма микросателлитных локусов, показана видоспецифичность распределения в геномах рыб, которую необходимо учитывать при кросс-видовой амплификации.

Особое внимание уделено двум основным особенностям геномов осетровых: полиплоидии и низкой скорости молекулярной эволюции. Виды осетровых характеризуются разным уровнем функциональной плоидности: с ~120 хромосомами – диплоиды, с ~250 – тетраплоиды, с ~370 – гексаплоиды. Процесс диплоидизации носит незавершенный и мозаичный характер: у разных видов сохраняется доля локусов с тетрасомным наследованием, что требует обязательной валидации типа наследования каждого локуса и учета дозы аллелей при интерпретации данных. Низкая скорость молекулярной эволюции обеспечивает высокую эффективность кросс-видовой амплификации, но одновременно затрудняет дифференциацию близкородственных видов, таких как русский и сибирский осетры.

Систематизированы основные направления применения STR-маркеров: оценка генетического разнообразия природных популяций (выявлено снижение разнообразия у атлантического, короткорылого, русского, адриатического осетров и стерляди); контроль генетического разнообразия в аквакультуре (мониторинг маточных стад, потеря редких

аллелей и инбридинга); идентификация гибридов и контроль чистоты видов; установление достоверности происхождения; изучение плоидности и процессов диплоидизации.

Приведены примеры успешного использования микросателлитов в исследованиях отечественных и зарубежных авторов, включая разработку мультиплексных панелей и статистических подходов с учетом дозы аллелей для полиплоидных видов. Показано, что STR-маркеры остаются основным методом генотипирования осетровых, несмотря на методические ограничения: необходимость проверки типа наследования и учета дозы аллелей для каждого локуса, риск нуль-аллелей при использовании праймеров, разработанных для других видов, гомоплазия и отсутствие стандартизированных статистических подходов для работы с полиплоидами.

Перспективными направлениями дальнейших исследований являются: разработка новых мультиплексных панелей для тетраплоидных и гексаплоидных видов с учетом специфики наследования каждого локуса; интеграция STR-анализа с геномными технологиями (GBLUP, SNP-панели) для повышения точности генетической оценки и эффективности селекции; создание референсных баз данных для идентификации видов и гибридов; внедрение единых протоколов мониторинга генетического разнообразия маточных стад в аквакультуре.

Литература

1. Bemis W.E., Birstein V.J., Waldman J.R. Sturgeon biodiversity and conservation: An introduction // *Environmental Biology of Fishes*. 1997. Vol. 48. P. 13 – 14. DOI: 10.1023/A:1007302810254.
2. Krieger J., Fuerst P.A. Evidence of multiple alleles of the nuclear 18S ribosomal RNA gene in sturgeon (Family: Acipenseridae) // *J. of Applied Ichthyology*. 2002. Vol. 18. P. 290 – 297. DOI: 10.1046/j.1439-0426.2002.00377.x
3. Du K., Stock M., Kneitz S. et al. The sterlet sturgeon genome sequence and the mechanisms of segmental rediploidization // *Nature Ecology & Evolution*. 2020. Vol. 4. P. 841 – 852. DOI: 10.1038/s41559-020-1166-x.
4. Billard R., Lecointre G. Biology and conservation of sturgeon and paddlefish // *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 2001. Vol. 10. P. 355 – 392.
5. Cooke S.J., Cech J.J., Glassman D.M. et al. Water resource development and sturgeon (Acipenseridae): state of the science and research gaps related to fish passage, entrainment, impingement and behavioural guidance // *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 2020. Vol. 30. DOI: 10.1007/s11160-020-09596-x.
6. Friedrich T. Danube Sturgeons: Past and Future // *Riverine Ecosystem Management* / Eds. S. Schmutz, J. Sendzimir. Cham: Springer, 2018. Vol. 8. (Aquatic Ecology Series). DOI: 10.1007/978-3-319-73250-3_26.
7. Anders P.J., Schreier A., Rodzen J. et al. A review of genetic evaluation tools for conservation and management of North American sturgeons: Roles, benefits, and limitations // *J. of Applied Ichthyology*. 2011. Vol. 27. P. 3 – 11. DOI: 10.1111/j.1439-0426.2011.01830.x.
8. Frankham R. Conservation genetics // *Annual Review of Genetics*. 1995. Vol. 29. P. 305 – 327. DOI: 10.1146/annurev.ge.29.120195.001513.
9. Kjartanson S.L., Haxton T., Smith K., Lovejoy N., Wilson C.C. Conservation Genetics of Lake Sturgeon (*Acipenser fulvescens*): Nuclear Phylogeography Drives Contemporary Patterns of Genetic Structure and Diversity // *Diversity*. 2023. Vol. 15. P. 385. DOI: 10.3390/d15030385.
10. Nazari S., Pourkazemi M. Current status and recent advancements in DNA molecular markers in population genetics of Caspian Sea sturgeons: A review // *Regional Studies in Marine Science*. 2023. DOI: 10.1016/j.rsma.2023.103034.
11. May B., Krueger C.C., Kincaid H.L. Genetic variation at microsatellite loci in sturgeon: Primer sequence homology in *Acipenser* and *Scaphirhynchus* // *Canadian J. of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1997. Vol. 54, № 7. P. 1542 – 1547. DOI: 10.1139/cjfas-54-7-1542.
12. Panagiotopoulou H., Popovic D., Zalewska K. Microsatellite multiplex assay for the analysis of Atlantic sturgeon populations // *J. of Applied Genetics*. 2014. Vol. 55, № 4. P. 505 – 510. DOI: 10.1007/s13353-014-0216-y.
13. Congiu L., Fontana F., Patarnello T., Rossi R., Zane L. The use of AFLP in sturgeon identification // *J. of Applied Ichthyology*. 2002. Vol. 18. P. 286 – 289. DOI: 10.1046/j.1439-0426.2002.00376.x.

14. Pourkazemi M., Skibinski D.O.F., Beardmore J.A. Application of mtDNA D-loop region for the study of Russian sturgeon population structure from Iranian coastline of the Caspian Sea // *J. of Applied Ichthyology*. 2007. Vol. 15. P. 23 – 28. DOI: 10.1111/j.1439-0426.1999.tb00199.x.
15. Ludwig A. Identification of *Acipenseriformes* in trade // *J. of Applied Ichthyology*. 2008. Vol. 24. P. 2 – 19. DOI: 10.1111/j.1439-0426.2008.01085.x.
16. Ludwig A., Belfiore N.M., Pitra C. et al. Genome duplication events and functional reduction of ploidy levels in sturgeon (*Acipenser*, *Huso* and *Scaphirhynchus*) // *Genetics*. 2001. Vol. 158, № 3. P. 1203 – 1215. DOI: 10.1093/genetics/158.3.1203.
17. Rajkov J., Shao Z., Berrebi P. Evolution of Polyploidy and Functional Diploidization in Sturgeons: Microsatellite Analysis in 10 Sturgeon Species // *J. of Heredity*. 2014. Vol. 105, № 4. P. 521 – 531. DOI: 10.1093/jhered/esu027.
18. Havelka M., Hulák M., Bailie D.A., Prodohl P.A., Flajshans M. Extensive genome duplications in sturgeons: New evidence from microsatellite data // *J. of Applied Ichthyology*. 2013. Vol. 29. P. 704 – 708. DOI: 10.1111/jai.12224.
19. Барминцева А.Е., Мюге Н.С. Генетический полиморфизм сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt, 1869 в аквакультуре // *Генетика*. 2018. Т. 54, № 2. С. 216 – 223. DOI: 10.7868/S0016675818020030.
20. Dudu A., Samu M., Maereanu M., Georgescu S.E. A Multistep DNA-Based Methodology for Accurate Authentication of Sturgeon Species // *Foods*. 2022. Vol. 11. P. 1007. DOI: 10.3390/foods11071007.
21. Eckert K.A., Hile S.E. Every microsatellite is different: Intrinsic DNA features dictate mutagenesis of common microsatellites present in the human genome // *Molecular Carcinogenesis*. 2009. Vol. 48, № 4. P. 379 – 388.
22. International Human Genome Sequencing Consortium. Initial sequencing and analysis of the human genome // *Nature*. 2001. Vol. 409. P. 860 – 921.
23. Subramanian S., Mishra R.K., Singh L. Genome-wide analysis of microsatellite repeats in humans: their abundance and density in specific genomic regions // *Genome Biology*. 2003. Vol. 4. Art. R13.
24. Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А. Полиморфизм ДНК в популяционной генетике // *Генетика*. 2002. Т. 38, № 9. С. 1173 – 1195.
25. Ellegren H. Microsatellites: simple sequences with complex evolution // *Nature Reviews Genetics*. 2004. Vol. 5. P. 435 – 445.
26. Khlopova N.S., Glazko T. T., Glazko V. I. Constitutive and variable components of gene expression profiles in pig liver // *Russian J. of Genetics: Applied Research*. 2011. Vol. 1. P. 302 – 307.
27. Avvaru A.K., Sharma D., Verma A. et al. MSDB: a comprehensive, annotated database of microsatellites // *Nucleic Acids Research*. 2020. Vol. 48, № D1. P. D155 – D159.
28. Alba M.M., Guigo R. Comparative analysis of amino acid repeats in rodents and humans // *Genome Research*. 2004. Vol. 14. P. 549 – 554.
29. Gharesouran J., Hosseinzadeh H., Ghafouri-Fard S. et al. STRs: ancient architectures of the genome beyond the sequence // *J. of Molecular Neuroscience*. 2021. Vol. 71, № 12. P. 2441 – 2455.
30. Глазко В.И., Косовский Г.Ю., Глазко Т.Т., Федорова Л.М. ДНК маркеры и «микросателлитный код»: (обзор) // *С.-х. биология*. 2023. Т. 58, № 2. С. 223 – 248.
31. Li Y.C., Korol A.B., Fahima T., Nevo E. Microsatellites within genes: structure, function, and evolution // *Molecular Biology and Evolution*. 2004. Vol. 21. P. 991 – 1007.
32. Hui J., Hung L.H., Heiner M. et al. Intronic CA-repeat and CA-rich elements: a new class of regulators of mammalian alternative splicing // *The EMBO Journal*. 2005. Vol. 24, № 11. P. 1988 – 1998.
33. Kashi Y., King D.G. Simple sequence repeats as advantageous mutators in evolution // *Trends in Genetics*. 2006. Vol. 22. P. 253 – 259.
34. Li Y. C., Korol A.B., Fahima T. et al. Microsatellites: genomic distribution, putative functions and mutational mechanisms: a review // *Molecular Ecology*. 2002. Vol. 11. P. 2453 – 2465.
35. Richard G.F., Paques F. Mini- and microsatellite expansions: the recombination connection // *EMBO Reports*. 2000. Vol. 1, № 2. P. 122 – 126.
36. Szostak J.W., Orr-Weaver T.L., Rothstein R.J., Stahl F.W. The double-strand break repair model for recombination // *Cell*. 1983. Vol. 33. P. 25 – 35.
37. Ellegren H. Microsatellite mutations in the germline: implications for evolutionary inference // *Trends in Genetics*. 2000. Vol. 16. P. 551 – 558.
38. Katti M.V., Ranjekar P.K., Gupta V.S. Differential distribution of simple sequence repeats in eukaryotic genome sequences // *Molecular Biology and Evolution*. 2001. Vol. 18. P. 1161 – 1167.
39. Brinkmann B., Klintschar M., Neuhuber F. et al. Mutation rate in human microsatellites: influence of the structure and length of the tandem repeat // *American J. of Human Genetics*. 1998. Vol. 62. P. 1408 – 1415.
40. Lai Y., Sun F. The relationship between microsatellite slippage mutation rate and the number of repeat units // *Molecular Biology and Evolution*. 2003. Vol. 20. P. 2123 – 2131.

41. Kayser M., Roewer L., Hedman M. et al. Characteristics and frequency of germline mutations at microsatellite loci from the human Y chromosome, as revealed by direct observation in father/son pairs // *American J. of Human Genetics*. 2000. Vol. 66. P. 1580 – 1588.
42. Lei Y., Zhou Y., Price M., Song Z. Genome-wide characterization of microsatellite DNA in fishes: survey and analysis of their abundance and frequency in genome-specific regions // *BMC Genomics*. 2021. Vol. 22. Art. 421.
43. Moghim M., Tan S., Pourkazemi M. et al. Isolation and characterization of microsatellite loci in the Persian sturgeon (*Acipenser persicus*, Borodine, 1897) and cross-species amplification in four commercial sturgeons from the Caspian Sea // *Iranian J. of Fisheries Sciences*. 2012. Vol. 11, № 3. P. 548 – 558.
44. Vasil'ev V.P. Mechanisms of Polyploid Evolution in Fish: Polyploidy in Sturgeons // *Biology, Conservation and Sustainable Development of Sturgeons* / eds. R. Carmona et al. Dordrecht: Springer, 2009. Vol. 29 (Fish & Fisheries Series). P. 97 – 117. DOI: 10.1007/978-1-4020-8437-9_6.
45. Trifonov V.A., Romanenko S.S., Beklemisheva V.R. et al. Evolutionary plasticity of acipenseriform genomes // *Chromosoma*. 2016. Vol. 125, № 4. P. 661– 668. DOI: 10.1007/s00412-016-0609-2.
46. Symonova R., Havelka M., Amemiya C.T. et al. Molecular cytogenetic differentiation of paralogs of Hox paralogs in duplicated and rediploidized genome of the North American paddlefish (*Polyodon spathula*) // *BMC Genetics*. – 2017. Vol. 18, № 1. P. 19. DOI: 10.1186/s12863-017-0484-8.
47. Shedko S.V. Molecular Dating of Phylogeny of Sturgeons (Acipenseridae) Based on Total Evidence Analysis // *Russian J. of Genetics*. 2022. Vol. 58, № 6. P. 718 – 729. DOI: 10.1134/S1022795422060084.
48. Du K., Stock M., Kneitz S. et al. The sterlet sturgeon genome sequence and the mechanisms of segmental rediploidization // *Nature Ecology & Evolution*. 2020. Vol. 4. P. 841 – 852. DOI: 10.1038/s41559-020-1166-x.
49. Hilton E.J., Grande L. Review of the fossil record of sturgeons, family Acipenseridae (Actinopterygii: Acipenseriformes), from North America // *J. of Paleontology*. 2006. Vol. 80. P. 672 – 683.
50. Барминцева А.Е., Мюре Н.С. Природный генетический полиморфизм и филогеография сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt, 1869 // *Генетика*. 2017. Т. 53, № 3. С. 345 – 355. DOI: 10.7868/S001667581703002X.
51. Savoy T., Maceda L., Roy N.K. et al. Evidence of natural reproduction of Atlantic sturgeon in the Connecticut River from unlikely sources // *PLoS One*. 2017. Vol. 12, № 4. e0175085. DOI: 10.1371/journal.pone.0175085.
52. King T.L., Henderson A.P., Kynard B.E. et al. A nuclear DNA perspective on delineating evolutionarily significant lineages in polyploids: the case of the endangered shortnose sturgeon (*Acipenser brevirostrum*) // *PLoS One*. 2014. Vol. 9, № 8. e102784. DOI: 10.1371/journal.pone.0102784.
53. King T.L., Lubinski B.A., Spidle A.P. Microsatellite DNA variation in Atlantic sturgeon (*Acipenser oxyrinchus oxyrinchus*) and cross-species amplification in Acipenseridae // *Conservation Genetics*. 2001. Vol. 2. P. 103 – 119. DOI: 10.1023/A:1011895429669.
54. Farrae D.J., Post W.C., Darden T.L. Genetic characterization of Atlantic sturgeon, *Acipenser oxyrinchus oxyrinchus*, in the Edisto River, South Carolina and identification of genetically discrete fall and spring spawning // *Conservation Genetics*. 2017. Vol. 18. P. 813 – 823. DOI: 10.1007/s10592-017-0929-7.
55. Daigle N.J., White S., Lubinski B.A. et al. Stock composition of cryptic Atlantic sturgeon (*Acipenser oxyrinchus oxyrinchus*) in the Restigouche River and Ludestuary, Canada // *Scientific Reports*. 2025. Vol. 15, № 1. P. 20654. DOI: 10.1038/s41598-025-04551-x.
56. Price M.E., Kreiser B., Randall M.T. New insights reveal a temporally distinct two-stock genetic structure for Suwannee River Gulf sturgeon // *Endangered Species Research*. 2025. Vol. 56. DOI: 10.3354/esr01418.
57. White S.L., Kazyak D.C., Darden T.L., et al. Establishment of a microsatellite genetic baseline for North American Atlantic sturgeon (*Acipenser o. oxyrinchus*) and range-wide analysis of population genetics // *Conservation Genetics*. 2021. Vol. 22. P. 977 – 992. DOI: 10.1007/s10592-021-01390-x.
58. Shen Z.Y., Yu D., Gao X. et al. Genetic diversity and reproductive success of a wild population of Chinese sturgeon (*Acipenser sinensis*) from the Yangtze River inferred from juveniles born in 2014 // *Zoological Research*. 2020. Vol. 41, № 4. P. 423–430. DOI: 10.24272/j.issn.2095-8137.2020.011.
59. Ludwig A., Congiu L., Pitra C. et al. Nonconcordant evolutionary history of maternal and paternal lineages in Adriatic sturgeon (*Acipenser naccarii*) // *Molecular Ecology*. 2003. Vol. 12, № 12. P. 3253 – 3264.
60. Fazekas G., Kovács G., Sándor Z. et al. Genetic Characterization of Endangered Sterlet (*Acipenser ruthenus*, Linnaeus 1758) Gene Bank Broodstock, Natural and Cultured Populations in Hungary // *Fishes*. 2024. Vol. 9. P. 201. DOI: 10.3390/fishes9060201.

61. Holostenco D., Tošić K. Genetic population structure of the critically endangered stellate sturgeon (*Acipenser stellatus*) in the Black Sea basin: Implications for conservation // *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 2022. Vol. 32. DOI: 10.1002/aqc.3892.
62. Kohlmann K., Kersten P., Geßner J. et al. Validation of 12 species-specific, tetrasomic microsatellite loci from the Russian sturgeon, *Acipenser gueldenstaedtii*, for genetic broodstock management // *Aquaculture International*. 2018. Vol. 26. P. 1365–1376. DOI: 10.1007/s10499-018-0290-y.
63. Харзинова В.Р., Волкова В.В., Никипелов В.И. и др. Характеристика генетической структуры аквакультурной и дикой популяций стерляди (*Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758) на основе анализа микросателлитов // *С.-х. биология*. 2024. Т. 59, № 4. С. 666 – 679. DOI: 10.15389/agrobiology.2024.4.666rus.
64. Shcherbakova V.D., Barmintseva A.E., Savchenko D.P. et al. Genetic Differentiation of Ship Sturgeon *Acipenser nudiventris* (*Acipenseridae*) Specimens from Natural Populations and Farmed Broodstocks // *J. of Ichthyology*. 2025. Vol. 65. P. 1236–1250. DOI: 10.1134/S0032945225600235.
65. Шалгимбаева Г.М., Барминцева А.Е., Мюге Л.Н. и др. Генетическое разнообразие севрюги реки Урал // *Труды ВНИРО*. 2018. Т. 171. С. 95 – 105.
66. Алимова А.Ш., Усатов А.В., Небесихина Н.А., Мюге Н.С. Динамика природного полиморфизма русского осетра в Азовском море за двадцатилетний период использования ремонтно-маточных стад в искусственном воспроизводстве // *Труды ВНИРО*. 2025. Т. 201. С. 109 – 117. DOI: 10.36038/2307-3497-2025-201-109-117.
67. Fopp-Bayat D. Verification of meiotic gynogenesis in Siberian sturgeon (*Acipenser baeri* Brandt) using microsatellite DNA and cytogenetical markers // *J. of Fish Biology*. 2007. Vol. 71, № Suppl. C. P. 478 – 485. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2007.01704.x.
68. Georgescu S.E., Canareica O., Popa G. et al. Characterization of five microsatellites in the Siberian sturgeon *Acipenser baerii* from aquaculture // *J. of Anim. Sci. and Biotechnol.* 2013. Vol. 46. P. 95 – 98.
69. Georgescu S.E., Burcea A., Florescu I. et al. Microsatellite Variation in Russian Sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii*) from Aquaculture // *Scientific Papers: Animal Science and Biotechnologies*. 2014. Vol. 47, № 1. P. 73 – 78.
70. Moghim M., Javanmard A., Lolaei F. et al. Nuclear Multi-Microsatellite Marker Profiling Provides Clues to Molecular Genetic Diversity in Culture-Based Caspian Beluga Sturgeon (*Huso huso*) Brood Stocks: Ecological Mirror for Restoration // *Veterinary Medicine and Science*. 2025. Vol. 11, № 3. P. e70255. DOI: 10.1002/vms3.70255.
71. Гинаяттов Н.С., Ковальчук А.М., Ульянова Т.В. и др. Сравнительная оценка генетического разнообразия осетровых рыб, выращиваемых в условиях аквакультуры // *Наука и образование*. 2024. № 3-1 (76). С. 105 – 114. DOI: 10.52578/2305-9397-2024-3-1-105-114.
72. Слуквин А.М., Шейко Я.И., Кулешевич Я.П., Демянчик В.Т. Разработка методов молекулярного маркирования и генетической паспортизации белуги (*Huso huso* L.), выращиваемой в аквакультуре Республики Беларусь // *Биологическое разнообразие: изучение, сохранение, восстановление, рациональное использование : материалы IV Междунар. науч.-практ. конф. Симферополь, 2024*. С. 308 – 314.
73. Бардуков Н.В., Никипелова А.К., Белоус А.А., Зиновьева Н.А. Разработка мультиплексной панели микросателлитов для генетической паспортизации сибирского осетра (*Acipenser baerii*) // *С.-х. биология*. 2023. Т. 58, № 6. С. 1057 – 1067. DOI: 10.15389/agrobiology.2023.6.1057rus.
74. Никипелова А.К., Доцев А.В., Бардуков Н.В. и др. Характеристика аллелофонда сибирского осетра (*Acipenser baerii* B.), разводимого на территории России, с использованием оптимизированной мультиплексной панели микросателлитных локусов // *Вестн. Перм. ун-та. Сер.: Биология*. 2026. Т. 17, № 1. С. 42 – 54. DOI: 10.17072/1994-9952-2026-1-42-54.
75. Щербакова В.Д., Барминцева А.Е., Сафронов А.С. Оценка генетического разнообразия стад русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1833) каспийской популяции семи осетровых рыбоводных заводов ФГБУ «Главрыбвод» // *Соврем. проблемы и перспективы развития рыбохозяйствен. комплекса : материалы XI междунар. науч.-практ. конф. М.: ВНИРО, 2023*. С. 243 – 245.
76. Dudu A., Suci R., Paraschiv M. et al. Nuclear markers of Danube sturgeons hybridization // *International J. of Molecular Sciences*. 2011. Vol. 12. P. 6796 – 6809. DOI: 10.3390/ijms12106796.
77. Zeng Q., Ye H., Ludwig A. et al. Microsatellite development for the endangered Yangtze sturgeon (*Acipenser dabryanus* Dumeril, 1869) using 454 sequencing // *J. of Applied Ichthyology*. 2013. Vol. 29. DOI: 10.1111/jai.12278.
78. Yang S., Zhao Z., Xu Z. et al. Identification of Hybrid Sturgeon (*Acipenser baerii* × *Acipenser schrenckii*) from Their Parents Using Germplasm // *Animals*. 2025. Vol. 15, № 7. P. 907. DOI: 10.3390/ani15070907.

79. Барминцева А.Е., Мюге Н.С. Использование микросателлитных локусов для установления видовой принадлежности осетровых (Acipenseridae) и выявления особей гибридного происхождения // Генетика. 2013. Т. 49, № 9. С. 1093. DOI: 10.7868/S0016675813090038.
80. Birstein V.J., Doukakis P., DeSalle R. Polyphyly of mtDNA lineages in the Russian sturgeon, *Acipenser gueldenstaedtii*: forensic and evolutionary implications // Conservation Genetics. 2000. Vol. 1, № 1. P. 81 – 88.
81. Jenneckens I., Meyer J.N., Debus L. et al. Evidence of mitochondrial DNA clones of Siberian sturgeon, *Acipenser baerii*, within Russian sturgeon, *Acipenser gueldenstaedtii*, caught in the River Volga // Ecology Letters. 2000. Vol. 3, № 6. P. 503 – 508.
82. Мюге Н.С., Барминцева А.Е., Расторгуев С.М. и др. Полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК восьми видов осетровых и разработка системы ДНК-идентификации видов // Генетика. 2008. Т. 44, № 7. С. 913 – 919.
83. Birstein V.J., Ruban G., Ludwig A. et al. The enigmatic Caspian Sea Russian sturgeon: how many cryptic forms does it contain? // Systematics and Biodiversity. 2005. Vol. 3, № 2. P. 203 – 218.
84. Hewitt G. The genetic legacy of the Quaternary ice ages // Nature. 2000. Vol. 405. P. 907 – 913. DOI: 10.1038/35016000.
85. Мюге Н.С., Барминцева А.Е. Геномные исследования для сохранения осетровых: анализ наследования полиплоидных локусов и разработка панели маркеров для идентификации гибридов осетровых и продукции из них // Вестн. РФФИ. 2020. № 2 (106). С. 78 – 87. DOI: 10.22204/2410-4639-2020-106-02-78-87.
86. Wang J., Sun Z., Jiang L., Hu Y. Developing microsatellite duplex PCR reactions for sterlet (*Acipenser ruthenus*) and their application in parentage identification // Scientific Reports. 2022. Vol. 12. P. 12036. DOI: 10.1038/s41598-022-16194-3.
87. Никипелов В.И., Харзинова В.Р., Волкова В.В. и др. Разработка мультилокусной STR-панели и оценка достоверности происхождения аквакультурной стерляди (*Acipenser ruthenus*) // Изв. Нижневолжского агроуниверситетского комплекса: Наука и высшее проф. образование. 2024. № 3 (75). С. 273 – 283. DOI: 10.32786/2071-9485-2024-03-32.
88. Congiu L., Pujolar J.M., Forlani A. et al. Managing Polyploidy in Ex Situ Conservation Genetics: The Case of the Critically Endangered Adriatic Sturgeon (*Acipenser naccarii*) // PLoS One. 2011. Vol. 6. e18249. DOI: 10.1371/journal.pone.0018249.
89. Boscari E., Pujolar J.M., Dupanloup I. et al. Captive breeding programs based on family groups in polyploid sturgeons // PLoS One. 2014. Vol. 9, № 10. e110951. DOI: 10.1371/journal.pone.0110951.
90. Hu Y., Liu X., Yang J. et al. Development and characterization of a duplex PCR assay in Chinese sturgeon (*Acipenser sinensis*) for genetic analysis // Scientific Reports. 2020. Vol. 10, № 1. P. 3451. DOI: 10.1038/s41598-020-60401-y.
91. Бардуков Н.В., Никипелова А.К., Отрадных П.И. и др. Определение достоверности происхождения сибирского осетра на основе результатов микросателлитного анализа и коэффициентов генетического сходства // Животноводство и кормопроизводство. 2024. Т. 107, № 4. С. 106 – 119. DOI: 10.33284/2658-3135-107-4-106.
92. Pyatskowitz J.D., Krueger C.C., Kincaid H.L., May B. Inheritance of microsatellite loci in the polyploid derivative lake sturgeon (*Acipenser fulvescens*) // Genome. 2001. Vol. 44. P. 185 – 191.
93. Havelka M., Bytyutskyy D., Symonova R. et al. The second highest chromosome count among vertebrates is observed in cultured sturgeon and is associated with genome plasticity // Genetics Selection Evolution. 2016. Vol. 48. P. 1 – 9. DOI: 10.1186/s12711-016-0194-0.
94. Biltueva L.S., Prokopov D.Y., Romanenko S.A. et al. Chromosome Distribution of Highly Conserved Tandemly Arranged Repetitive DNAs in the Siberian Sturgeon (*Acipenser baerii*) // Genes. 2020. Vol. 11, № 11. P. 1375. DOI: 10.3390/genes11111375.
95. Fopp-Bayat D., Ocalewicz K., Kucinski M. et al. Disturbances in the ploidy level in the gynogenetic sterlet *Acipenser ruthenus* // J. of Applied Genetics. 2017. Vol. 58, № 3. P. 373 – 380. DOI: 10.1007/s13353-017-0392-7.
96. Kaldy J., Mozsar A., Fazekas G. et al. Hybridization of Russian Sturgeon (*Acipenser gueldenstaedtii*, Brandt and Ratzeberg, 1833) and American Paddlefish (*Polyodon spathula*, Walbaum 1792) and Evaluation of Their Progeny // Genes. 2020. Vol. 11, № 7. P. 753. DOI: 10.3390/genes11070753.