

УДК 597.442.575.1

ТРОЙНЫЕ ГИБРИДЫ, ПОЛУЧЕННЫЕ В РЕЗУЛЬТАТЕ ИСКУССТВЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ РУССКОГО ОСЕТРА *ACIPENSER GUELDENSTAEDTII* С ГИБРИДОМ СЕВРЮГИ *A. STELLATUS* И БЕЛУГИ *A. HUSO* (ACIPENSERIDAE): ХАРАКТЕР НАСЛЕДОВАНИЯ НЕКОТОРЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ И ФЕРТИЛЬНОСТЬ РОДИТЕЛЬСКОЙ ГИБРИДНОЙ ФОРМЫ

© 2010 г. Е. Д. Васильева*, В. П. Васильев**, Е. Н. Пономарева***, Ю. А. Лапухин***

* Зоологический музей Московского государственного университета

** Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва

*** Южный научный центр РАН – ЮНЦ, Ростов-на-Дону

* E-mail: vas_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 04.03.2010 г.

Приведены результаты экспериментальных скрещиваний по получению тройных гибридов русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii*, белуги *A. huso* и севрюги *A. stellatus* и сравнительного анализа ряда количественных морфологических признаков у этих гибридов, потомств родительских видов и реципрокных гибридов севрюги и белуги. По большинству изученных характеристик у тройных гибридов наследуются состояния отцовского вида (русского осетра), по некоторым другим – белуги, состояние севрюги не наследуется. Поэтому на основе внешнего облика их можно идентифицировать как гибрид русского осетра с белугой. Наблюдаемое расщепление по форме жаберных тычинок на отцовский, материнский и промежуточный варианты позволяют сделать вывод о не моногенном наследовании широкой и конической форм жаберных тычинок у осетров. В целом полученные результаты наглядно демонстрируют как, благодаря эффектам матроклинии и патроклинии и разного сочетания доминантных и рецессивных аллелей генов, определяющих диагностические признаки, гибридные особи могут приобретать разную степень сходства и отличий от родительских видов. Исследованные тройные гибриды представляют интересный пример взаимного нивелирования дивергентных черт при объединении разных геномов в пределах одной близкородственной атлантической группы осетров. В результате образуется некий усредненный габитус, что, по-видимому, могло иметь место и при образовании полиплоидных видов в процессе эволюции.

Ключевые слова: наследование количественных признаков, матроклиния, патроклиния, гибриды осетров.

В последние годы гибридизация осетровых рыб (Acipenseridae) становится важным объектом разноплановых дискуссий (Подушка, 1999; Илясов, 2000; Birstein, 2002; Ludwig, 2009; Ludwig et al., 2009). Гибриды между разными видами осетров, диагностируемые на основе их морфологических особенностей, издавна упоминались в литературе (Солдатов, 1915; Берг, 1948; Birstein et al., 1997). Однако до последних лет существование отдельных гибридных особей не рассматривалось в качестве угрозы существованию видов, не связывалась гибридизация и с эволюцией осетров.

В настоящее время, когда численность большинства природных популяций осетров сократилась до критического уровня, а осетроводство успешно развивается во многих странах, появление гибридов осетров в естественных водоемах рассматривается как важная проблема сохране-

ния чистых видов. И, действительно, относительная численность некоторых гибридов в естественных водоемах в наши дни определенно увеличивается. Так, например, хорошо известны естественные гибриды между амурским осетром *Acipenser schrenckii* и калугой *A. dauricus*, размножающимися на одних нерестилищах в одно и то же время (Солдатов, 1915; Никольский, 1956). Однако если в начале прошлого века такие гибриды составляли 0.07–0.30% общего улова осетров в нижнем течении Амура у Циммермановки (Солдатов, 1915), то в наши дни, в условиях деформированной популяционной структуры осетровых рыб и изменившихся абиотических факторов, гибриды составляют 2–5% ежегодного пополнения молоди (Krykthin, Svirskii, 1997). Более того, искусственная гибридизация данных видов, осуществляемая в массовых количествах на рыбо-

водных заводах Китая (Wei et al., 2004), может существенно увеличить частоту встречаемости гибридов в естественных водоемах. В данном случае возникает реальная угроза сохранению обоих видов, поскольку, как было показано недавно (Васильев и др., 2008, 2009), калуга характеризуется тем же уровнем ploидности, что и амурский осетр (около 250 хромосом). Поэтому гибриды калуги и амурского осетра фертильны, в отличие от обнаруженных в бассейне верхнего течения Дуная гибридных особей стерляди *A. ruthenus* и сибирского осетра *A. baerii* (Ludwig et al., 2009). Авторы утверждают, что обнаруженная ими гибридизация представляет существенную угрозу существованию популяции стерляди (Ludwig et al., 2009), однако, поскольку стерлядь относится к 120-хромосомным видам, а сибирский осетр — к 250-хромосомным, их гибриды стерильны; поэтому такая гибридная форма — “остер” — рассматривается как перспективный объект разведения, безопасный в случае попадания в естественные условия (Баранов, 2000; Илясов, 2000). В целом следует заметить, что в естественных условиях в пределах нативного ареала у осетровых вероятность гибридизации между видами с разной ploидностью выше, чем между видами с одинаковым уровнем ploидности (Васильев, 1979). Объясняется это балансом прекопуляционных и посткопуляционных изолирующих механизмов в зонах контактов близкородственных видов (Васильев, 1979). В этой связи обсуждение негативного влияния аутбридинга (Ludwig et al., 2009) выглядит неуместным, скорее речь должна идти о “вымывании” генетического разнообразия за счёт расходования половых продуктов нативного вида на гибридизацию с попадающим в естественные водоемы из рыбоводных хозяйств сибирским осетром.

В любом случае искусственно полученные и проникшие в естественные водоемы гибриды (как и гибриды, возникшие по тем или иным причинам в естественной среде) оказывают негативное воздействие на природные популяции осетров: помимо интрогрессии при гибридизации видов с одинаковым уровнем ploидности, речь может идти о пищевой конкуренции, уже упомянутом “вымывании” генетического разнообразия и прочих отрицательных последствиях. Поэтому изъятие гибридов из естественных водоемов может только приветствоваться, тогда как вылов большинства видов осетров запрещён. В этой связи возникает проблема идентификации гибридных особей. Безусловно, только генетический анализ даёт возможность корректной идентификации гибридов, однако и сам этот анализ должен быть корректным. Например, анализ только митохондриальных генов не позволит дифференцировать гибрида от его материнского вида, а использование микросателлитного анали-

за для определения ploидности (в случае допущения гибридизации 120- и 250-хромосомного видов) выглядит очень проблематичным, особенно в свете последних исследований по осетрам, когда микросателлитный анализ “подтверждал” (Ludwig et al., 2001) 120-хромосомный кариотип 250-хромосомной калуги и 500-хромосомный — для 250-хромосомного зеленого осетра *A. mikadoi*. Вот почему, в частности, упомянутые выше данные по гибридизации сибирского осетра с верхнедунайской стерлядью (Ludwig, 2009; Ludwig et al., 2009) выглядят достаточно сомнительно и нуждаются в подтверждении. В связи с изложенным возникает проблема идентификации гибридных особей на основе методов анализа ядерной ДНК, применение которых на практике рыбаками совершенно нереально. Поэтому идентификация гибридов по внешним морфологическим характеристикам остаётся до сих пор актуальной.

Выяснение характера наследования гибридами осетров разных морфологических признаков представляет несомненный интерес не только в плане идентификации гибридов в природе, но и по другой причине, непосредственно связанной с эволюцией этих рыб. В настоящее время гипотеза о возникновении полиплоидных видов осетров в результате гибридизации (Vasil'ev, 1999) получила дальнейшее подтверждение и принимается большинством исследователей (de la Herrán et al., 2001; Robles et al., 2005; Fontana et al., 2008b; Vasil'ev, 2009). При этом филогенетические связи разных видов осетров, полученные на основе современных генетических исследований (Ludwig et al., 2001; Fontana et al., 2008a; Krieger et al., 2008; Rastorguev et al., 2008), находятся в явном противоречии (см. Vasil'eva, 2009) с характером морфологической дивергенции осетровых и соответствующими таксономическими и филогенетическими гипотезами (Берг, 1948; Artyukhin, 1995; Артюхин, 2000, 2008). В этой связи анализ характера наследования морфологических признаков у гибридов осетровых может позволить понять причину большого морфологического сходства достаточно далёких в генетическом отношении видов.

Целями настоящей работы были анализ результатов экспериментальных скрещиваний по получению тройных гибридов русского осетра *A. gueldenstaedtii*, белуги *A. huso* и севрюги *A. stellatus* в связи с проблемой фертильности гибридных форм осетров и перспективностью использования тройных гибридов в аквакультуре, выяснение характера наследования ряда количественных морфологических признаков у осетров (на основе сравнительного анализа гибридов, потомств родительских видов и реципрокных гибридов севрюги и белуги) и проявления их у гибридов разного происхождения в связи с возможностью идентификации гибридов осетров в естественных

Таблица 1. Схема и результаты скрещиваний русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* и гибридов белуги *A. huso* и севрюги *A. stellatus*

Самка	Самец	Число осеменённых икринок	Число вылупившихся личинок	Вылупление, %
Гибрид № 3	Русский осётр	319	15	4.9
Гибрид № 4	Русский осётр	254	97	38.2
Гибрид № 4	Гибрид	234	93	39.7
Гибрид № 5	Русский осётр	349	9	2.6
Гибрид № 5	Гибрид	372	8	2.2
Русский осётр	Гибрид	306	25	8.2

водоёмах по внешним морфологическим признакам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Тройные гибриды русского осетра, белуги и севрюги (РБС) были получены путём осеменения икры гибридов белуги и севрюги (так называемых “бесов”) спермой русского осетра в мае 2008 г. в Южном филиале Федерального селекционно-генетического центра рыбоводства (Краснодар). Одновременно были проведены скрещивания самих гибридов белуги и севрюги, а также самки русского осетра с самцом гибрида белуги и севрюги (табл. 1). Икра и сперма осетровых рыб для проведения скрещиваний были получены из ООО “Русские осетры-Адыгея”, в котором содержались реципрокные гибриды белуги и севрюги (БС и СБ), полученные на Адыгейском осетровом рыбоводном заводе в 1998 г. и изученные ранее (Васильева и др., 2010). Осеменение икры проводили сухим способом в чашках Петри, в которых и проходило её дальнейшее развитие при постоянной замене воды и регулярном отборе погибших и аномальных икринок. Все полученные личинки до перехода на внешнее питание были перевезены на базу Кагальник (ЮНЦ РАН), где выращивались до годовалого возраста сначала в аквариумах, а потом — в бассейнах.

Выжившие 5 экз. годовалых тройных гибридов РБС были использованы для морфологических исследований. В качестве сравнительного материала использовали полученные ранее данные по морфологическим признакам реципрокных гибридов белуги и севрюги, подвергшихся анализу в мае 2001 г. (Васильева и др., 2010), и полученные в то же время морфометрические характеристики годовалой севрюги, содержащейся на Краснодарской ТЭЦ (все рыбы исследовались под ане-

стезией). Помимо полученных ранее данных использовали также особей близких по размеру к гибридам РБС из ранее проведённых экспериментов (Васильева и др., 2001) и из коллекции Зоологического музея МГУ: годовалые особи белуги (Р-21233, 3 экз.) и гибриды СБ (Р-21232, 4 экз.), 1–2-годовалые особи русского осетра (Р-20923, 12 экз.) и белуги (Р-9119, 9 экз.). Поскольку у изученных ранее особей севрюги морфометрический анализ проводился не в полном объёме (на живых рыбах), дополнительно были изучены 12 сходных по размеру (TL 277–499, в среднем 390.3 мм) особей севрюги из разных проб коллекции музея (Р-17307, Р-17604). Полученные на фиксированных музейных особях значения анализируемых индексов существенно не отличались от таковых, полученных на живых рыбах, поэтому в табл. 2 и 3 приводятся данные по выборке из Краснодарской ТЭЦ с добавлением данных по музейным особям лишь по трём признакам, не исследовавшимся в этой выборке. Общее количество изученного материала представлено в табл. 2, 3.

У всех рыб исследовали морфологические признаки, по которым согласно нашим и литературным данным различаются родительские виды — русский осётр, белуга и севрюга. Сюда относятся признаки, служившие ранее основанием для дифференциации родов *Huso* и *Acipenser*: форма рта (у белуги — очень большой и полулунный, у севрюги и других осетров — относительно небольшой и поперечный); характер приращения жаберных перепонки (у белуги — сращены друг с другом и свободны от межжаберного промежутка, над которым образуют свободную складку, у собственно осетров, включая севрюгу, — приращены к межжаберному промежутку) (Берг, 1948; Sokolov, Verdichevskii, 1989). Из морфометрических и меристических признаков, обычно используемых в исследованиях осетровых (Hořik et al., 1989), в сравнительный анализ были включены лишь те, по которым, согласно данным литературы (Берг, 1948; Крылова, 1980; Pirogovskii et al., 1989; Shubina et al., 1989; Vlasenko et al., 1989; Vasil'eva, 2009), пары родительских видов различаются в наибольшей степени: число боковых (lsc) и спинных (dsc) жучек, число жаберных тычинок ($sp. br.$); в % общей длины тела (TL): длина головы (c), антедорсальное расстояние (aD), длина основания спинного (ID) и анального (IA) плавников, длина грудного плавника (IP) и длина внутреннего усика (lb); в % c : высота головы у затылка (hc) и на уровне середины глаза (hco), длина усика внутренней пары (lb), длина рыла (ao), заглазничное расстояние (po), расстояние от конца рыла до усиков (aB) и до верхней губы (aM), расстояние от основания усиков до верхней губы ($B-M$), ширина рта (mw), межглазничное расстояние (io), ширина рыла на уровне

Таблица 2. Некоторые морфометрические и меристические характеристики тройных гибридов русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii*, белуги *A. huso* и северюги *A. stellatus*, родительских видов и гибридов белуги и северюги

Признаки	P (n = 12)	РБС (n = 5)	C (n = 14)	Б (n = 12)	БС (n = 17)	БС (n = 32) (Крылова, 1980)	СБ (n = 5)	СБ (n = 4)
<i>TL</i> , мм	$\frac{193-442}{301.8}$	$\frac{283-470}{354.8}$	$\frac{335-448}{404.1}$	$\frac{277-420}{337.8}$	$\frac{810-116}{986.0}$	$\frac{269-293}{281}$	$\frac{885-1100}{970.0}$	$\frac{267-331}{296.7}$
<i>lscL</i>	$\frac{27-34}{30.7 \pm 0.81}$	$\frac{27-33}{30.8 \pm 1.07}$	$\frac{27-34}{30.4 \pm 0.58}$	$\frac{40-47}{42.8 \pm 0.60}$	$\frac{31-39}{35.9 \pm 0.57}$	$\frac{31-39}{37.1 \pm 0.47}$	$\frac{30-41}{33.6 \pm 1.91}$	$\frac{33-35}{34.0}$
<i>lscr</i>	$\frac{26-34}{30.3 \pm 0.76}$	$\frac{29-33}{31.2 \pm 0.80}$	$\frac{28-33}{30.7 \pm 0.41}$	$\frac{40-46}{42.6 \pm 0.53}$	$\frac{32-40}{35.9 \pm 0.57}$	$\frac{32-40}{37.2 \pm 0.40}$	$\frac{30-38}{32.8 \pm 1.39}$	$\frac{33-36}{34.3}$
<i>sp. br.</i>	$\frac{13-24}{18.7 \pm 0.96}$	$\frac{18-30}{21.8 \pm 2.15}$	$\frac{16-25^{**}}{21.1 \pm 0.63}$	$\frac{23-30}{26.6 \pm 0.61}$	н. о.	—	н. о.	$\frac{19-25}{21.3}$
B % TL								
<i>c</i>	$\frac{19.3-22.6}{21.2 \pm 0.33}$	$\frac{17.8-21.5}{21.0 \pm 0.87}$	$\frac{20.5-24.2}{22.3 \pm 0.23}$	$\frac{22.3-25.0}{23.8 \pm 0.25}$	$\frac{20.5-22.6}{21.5 \pm 0.15}$	$\frac{23.3-23.8}{23.6 \pm 0.12}$	$\frac{20.6-22.9}{22.0 \pm 0.40}$	$\frac{25.4-28.9}{26.9}$
<i>aD</i>	$\frac{53.6-61.9}{57.5 \pm 0.59}$	$\frac{49.8-58.4}{55.3 \pm 1.48}$	$\frac{59.4-63.0}{61.3 \pm 0.34}$	$\frac{53.1-61.5}{57.6 \pm 0.74}$	$\frac{53.2-65.5}{61.8 \pm 0.61}$	$\frac{59.2-60.5}{59.9 \pm 0.32}$	$\frac{61.6-62.8}{62.0 \pm 0.23}$	$\frac{52.6-57.0}{54.8}$
<i>ID</i>	$\frac{6.7-8.9}{7.6 \pm 0.20}$	$\frac{6.9-9.1}{8.4 \pm 0.41}$	$\frac{8.0-9.8}{8.8 \pm 0.14}$	$\frac{10.2-13.3}{11.6 \pm 0.28}$	$\frac{9.1-11.6}{10.2 \pm 0.14}$	$\frac{8.9-9.0}{8.8 \pm 0.10}$	$\frac{8.1-9.5}{8.9 \pm 0.26}$	$\frac{8.6-10.9}{9.6}$
<i>IP</i>	$\frac{14.8-19.0}{16.8 \pm 0.45}$	$\frac{11.1-14.4}{13.4 \pm 0.60}$	$\frac{9.4-11.0}{10.3 \pm 0.15}$	$\frac{11.0-16.4}{12.7 \pm 0.51}$	$\frac{9.4-11.2}{10.3 \pm 0.11}$	—	$\frac{10.3-11.3}{10.7 \pm 0.18}$	$\frac{12.2-15.0}{13.7}$
<i>lb</i>	$\frac{3.0-4.5}{3.8 \pm 0.14}$	$\frac{3.2-4.1}{3.7 \pm 0.15}$	$\frac{2.2-3.0}{2.6 \pm 0.06}$	$\frac{2.6-5.4}{4.5 \pm 0.22}$	$\frac{2.9-3.7^*}{3.3 \pm 0.06}$	—	$\frac{2.9-3.3}{3.1 \pm 0.08}$	$\frac{4.0-5.1}{4.4}$
B % c								
<i>ao</i>	$\frac{34.6-43.4}{40.4 \pm 0.72}$	$\frac{44.9-54.1}{48.5 \pm 1.71}$	$\frac{52.6-59.3}{56.4 \pm 0.46}$	$\frac{42.7-51.0}{47.2 \pm 0.67}$	$\frac{43.0-51.6}{47.8 \pm 0.57}$	$\frac{53.4-54.2}{53.8 \pm 0.18}$	$\frac{52.1-55.9}{53.5 \pm 0.70}$	$\frac{48.5-52.2}{50.6}$
<i>aB</i>	$\frac{12.6-19.8}{16.4 \pm 0.66}$	$\frac{20.8-25.0}{22.5 \pm 0.69}$	$\frac{32.8-40.5}{36.9 \pm 0.48}$	$\frac{24.3-29.8}{27.3 \pm 0.56}$	$\frac{26.4-34.0}{30.0 \pm 0.52}$	$\frac{33.6-34.6}{34.1 \pm 0.21}$	$\frac{31.9-34.1}{33.1 \pm 0.45}$	$\frac{27.5-31.7}{30.1}$

Таблица 2. Окончание

Признаки	P (n = 12)	РБС (n = 5)	C (n = 14)	B (n = 12)	БС (n = 17)	БС (n = 32) (Крылова, 1980)	СБ (n = 5)	СБ (n = 4)
<i>B-M</i>	$\frac{28.2-34.0}{30.6 \pm 0.49}$	$\frac{25.7-28.5}{27.0 \pm 0.60}$	$\frac{28.1-32.6}{29.5 \pm 0.33}$	$\frac{17.6-29.0}{20.7 \pm 1.25}$	$\frac{23.05-27.3}{25.6 \pm 0.24}$	—	$\frac{28.3-29.8}{28.9 \pm 0.25}$	$\frac{23.4-27.4}{25.2}$
<i>aM</i>	$\frac{29.8-50.0}{44.3 \pm 1.58}$	$\frac{45.6-52.6}{48.2 \pm 1.28}$	$\frac{60.7-64.7}{63.2 \pm 0.29}$	$\frac{42.6-47.2}{44.9 \pm 0.48}$	$\frac{46.3-55.4}{51.9 \pm 0.55}$	$\frac{53.1-54.1}{53.6 \pm 0.26}$	$\frac{57.5-58.8}{58.4 \pm 0.23}$	$\frac{52.9-58.1}{55.5}$
<i>lb</i>	$\frac{13.2-21.7}{17.9 \pm 0.66}$	$\frac{15.8-19.4}{17.7 \pm 0.59}$	$\frac{10.0-13.0}{11.8 \pm 0.24}$	$\frac{10.7-23.2}{18.9 \pm 0.93}$	$\frac{12.7-16.7^*}{15.1 \pm 0.29}$	$\frac{19.1-20.0}{19.6 \pm 0.23}$	$\frac{13.6-15.1}{14.2 \pm 0.25}$	$\frac{15.2-17.7}{16.4}$
<i>mw</i>	$\frac{29.4-33.7}{31.5 \pm 0.43}$	$\frac{29.5-34.8}{31.1 \pm 0.96}$	$\frac{18.9-22.6}{19.9 \pm 0.25}$	$\frac{32.2-41.9}{36.5 \pm 0.78}$	$\frac{24.9-28.9}{26.4 \pm 0.27}$	$\frac{26.6-27.3}{26.9 \pm 0.19}$	$\frac{20.8-22.4}{21.5 \pm 0.33}$	$\frac{24.7-26.7}{25.7}$
<i>po</i>	$\frac{43.8-56.1}{49.2 \pm 1.04}$	$\frac{37.8-48.2}{44.3 \pm 1.73}$	$\frac{33.0-39.5}{35.8 \pm 0.43}$	$\frac{41.4-48.4}{45.3 \pm 0.61}$	$\frac{43.5-49.2}{46.3 \pm 0.37}$	—	$\frac{39.1-42.6}{40.4 \pm 0.66}$	$\frac{39.4-44.7}{41.9}$
<i>hc</i>	$\frac{43.4-59.9}{50.8 \pm 1.38}$	$\frac{46.2-51.7}{49.4 \pm 0.95}$	$\frac{29.9-34.4}{31.5 \pm 0.40}$	$\frac{34.1-45.2}{40.7 \pm 1.05}$	$\frac{37.7-43.5}{40.3 \pm 0.40}$	$\frac{30.8-32.7}{31.8 \pm 0.45}$	$\frac{34.4-38.2}{37.1 \pm 0.72}$	$\frac{29.9-33.0}{32.0}$
<i>hco</i>	$\frac{27.4-36.0}{31.4 \pm 0.70}$	$\frac{27.5-31.3}{29.1 \pm 0.78}$	$\frac{19.2-24.5}{21.8 \pm 0.41}$	$\frac{19.7-30.0}{24.4 \pm 0.89}$	$\frac{18.0-22.2}{20.2 \pm 0.25}$	$\frac{22.9-24.1}{23.5 \pm 0.30}$	$\frac{18.9-20.8}{20.0 \pm 0.35}$	$\frac{18.2-20.3}{19.3}$
<i>io</i>	$\frac{28.9-35.6}{32.5 \pm 0.50}$	$\frac{29.6-31.3}{30.5 \pm 0.33}$	$\frac{22.3-26.5^{**}}{24.3 \pm 0.52}$	$\frac{23.0-30.0}{25.0 \pm 0.52}$	н. о.	$\frac{24.4-25.3}{24.8 \pm 0.22}$	н. о.	$\frac{22.2-25.4}{24.1}$
<i>sop</i>	$\frac{23.7-31.2}{27.0 \pm 0.68}$	$\frac{26.3-29.7}{28.3 \pm 0.66}$	$\frac{15.3-22.2^{**}}{18.3 \pm 0.56}$	$\frac{23.9-40.8}{31.4 \pm 1.88}$	н. о.	—	н. о.	$\frac{18.4-19.0}{18.7}$

Примечания. Над чертой — пределы варьирования показателя, под чертой — его среднее значение и ошибка; *n* — число экземпляров; * *n* = 15; ** промеры получены от 12 экз. из другой выборки (см. текст). Обозначения форм: P — русский осётр, РБС — тройной гибрид, С — северюга, Б — белуга, БС — тройной гибрид, СБ — гибриды самки белуги с самцом северюга, СБ — гибрид самки северюга с самцом белуги. Обозначения признаков: TL — общая длина тела; *lsc/l*, *lscr* — число жучек бокового ряда соответственно плавника, *lb* — ва, *sp. br.* — число жаберных тычинок, *s* — длина головы, *aD* — антелорсальное расстояние, *ID* — длина основания спинного плавника, *IP* — длина грудного плавника, *lb* — длина внутреннего уска, *ao* — длина рыла, *aB* — расстояние от конца рыла до усиков, *B-M* — расстояние от основания усиков до ротового хряща, *aM* — расстояние от конца рыла до верхней губы, *mw* — ширина рта, *po* — заглазничное расстояние, *hc* — высота головы на уровне затылка, *hco* — высота головы на уровне середины глаза, *io* — межглазничное расстояние, *sop* — suborectum; н. о. — значения не определялись.

Таблица 3. Некоторые краниологические характеристики тройных гибридов русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii*, белуги *A. huso* и севрюги *A. stellatus*, родительских видов и гибридов белуги и севрюги

Признаки	Р (n = 12)	РБС (n = 5)	С (n = 14)	Б (n = 12)	БС (n = 17)	СБ (n = 5)	СБ (n = 4)
<i>TL</i> , мм	$\frac{193-442}{301.8}$	$\frac{283-470}{354.8}$	$\frac{335-448}{404.1}$	$\frac{277-420}{337.8}$	$\frac{810-116}{986.0}$	$\frac{885-1100}{970.0}$	$\frac{267-331}{296.7}$
<i>ri/d</i>	$\frac{46.4-67.8}{60.3 \pm 1.57}$	$\frac{63.7-65.3}{65.0 \pm 0.35}$	$\frac{71.5-79.8}{76.7 \pm 0.55}$	$\frac{64.5-69.6}{66.3 \pm 0.48}$	$\frac{66.6-71.4}{68.9 \pm 0.35}$	$\frac{68.0-69.8}{68.9 \pm 0.36}$	$\frac{73.4-74.8}{74.4}$
<i>fds/ri</i>	$\frac{108.8-179.7}{124.5 \pm 5.45}$	$\frac{101.7-111.6}{107.3 \pm 1.63}$	$\frac{61.3-88.8}{68.2 \pm 1.95}$	$\frac{90.1-103.9}{96.0 \pm 1.10}$	$\frac{69.9-95.9}{82.1 \pm 1.58}$	$\frac{81.8-89.9}{85.3 \pm 1.37}$	$\frac{86.0-93.2}{89.9}$
<i>pds/ri</i>	$\frac{75.3-124.5}{88.2 \pm 3.82}$	$\frac{69.2-74.1}{70.6 \pm 0.94}$	$\frac{43.2-67.9}{49.6 \pm 1.60}$	$\frac{53.6-65.4}{60.0 \pm 0.98}$	$\frac{50.3-61.1}{57.2 \pm 0.87}$	$\frac{52.2-63.0}{56.7 \pm 1.88}$	$\frac{51.2-58.6}{55.0}$
<i>mr/d</i>	$\frac{47.4-59.3}{53.9 \pm 1.06}$	$\frac{56.4-72.7}{62.1 \pm 2.83}$	$\frac{63.3-74.0}{68.9 \pm 0.82}$	$\frac{53.2-68.7}{61.3 \pm 1.46}$	$\frac{61.8-84.7}{66.2 \pm 1.21}$	$\frac{57.1-67.5}{63.4 \pm 2.58}$	$\frac{56.2-71.1}{64.6}$
<i>w/ri</i>	$\frac{65.7-102.9}{76.6 \pm 3.00}$	$\frac{64.1-67.8}{65.8 \pm 0.75}$	$\frac{41.3-48.5}{44.3 \pm 0.54}$	$\frac{54.1-75.9}{67.8 \pm 1.81}$	$\frac{49.3-59.8}{54.2 \pm 0.77}$	$\frac{44.7-47.8}{45.8 \pm 0.56}$	$\frac{45.5-51.5}{49.4}$
<i>aB/B-M</i>	$\frac{44.7-65.2}{53.6 \pm 1.97}$	$\frac{73.5-93.3}{83.6 \pm 3.36}$	$\frac{107.9-142.0}{125.6 \pm 2.54}$	$\frac{86.1-169.0}{137.2 \pm 8.26}$	$\frac{100.4-137.7}{117.3 \pm 2.65}$	$\frac{111.2-118.3}{114.5 \pm 1.42}$	$\frac{112.8-129.4}{118.3}$
<i>aB/ri</i>	$\frac{24.9-36.1}{29.5 \pm 0.91}$	$\frac{35.0-38.8}{36.9 \pm 0.63}$	$\frac{49.7-57.2}{53.4 \pm 0.56}$	$\frac{42.3-51.9}{47.2 \pm 0.97}$	$\frac{48.7-56.4}{52.6 \pm 0.53}$	$\frac{52.3-55.2}{53.6 \pm 0.59}$	$\frac{44.7-49.6}{47.1}$
<i>lb/aB</i>	$\frac{67.4-141.7}{110.7 \pm 6.25}$	$\frac{69.6-88.4}{79.0 \pm 3.58}$	$\frac{26.6-38.2}{31.9 \pm 0.92}$	$\frac{43.2-98.7}{72.6 \pm 4.93}$	$\frac{81.3-89.7^*}{85.7 \pm 0.66}$	$\frac{73.2-79.5}{76.2 \pm 1.04}$	$\frac{80.7-89.3}{83.6}$
<i>mw/w</i>	$\frac{65.9-83.2}{74.9 \pm 1.40}$	$\frac{72.8-85.0}{77.6 \pm 2.01}$	$\frac{58.9-70.5}{65.0 \pm 0.77}$	$\frac{72.5-106.4}{91.3 \pm 2.29}$	$\frac{44.4-58.6}{51.1 \pm 1.27}$	$\frac{40.0-44.4}{43.1 \pm 0.81}$	$\frac{49.5-58.8}{55.2}$
<i>aM/ri</i>	$\frac{57.0-97.5}{79.9 \pm 2.56}$	$\frac{76.0-82.1}{79.1 \pm 1.24}$	$\frac{89.6-93.9}{91.4 \pm 0.32}$	$\frac{75.3-82.6}{78.1 \pm 0.66}$	$\frac{86.4-94.7}{91.3 \pm 0.50}$	$\frac{93.5-96.4}{94.8 \pm 0.46}$	$\frac{81.4-87.2}{83.9}$
<i>lb/ri</i>	$\frac{21.2-41.5}{32.5 \pm 1.60}$	$\frac{26.1-32.2}{29.1 \pm 1.05}$	$\frac{14.7-19.0}{17.0 \pm 0.36}$	$\frac{19.3-45.6}{33.6 \pm 1.82}$	$\frac{29.3-30.0}{26.7 \pm 0.53}$	$\frac{22.1-24.3}{23.1 \pm 0.35}$	$\frac{24.6-27.6}{26.2}$

Примечание: *ri* – расстояние от вершины рострума до заднего угла infraorbitale accessorium, *d* – длина dermocranium от конца рострума до заднего края dermosupraoccipitale, *fds* – расстояние от переднего конца frontale до заднего края dermosupraoccipitale, *pds* – расстояние от переднего конца parietale до заднего края dermosupraoccipitale, *mr* – длина участка дермокрания, занятого медиально-ростральными косточками; *w* – ширина дермокрания на уровне заднего угла infraorbitale accessorium; ост. обозначения см. в табл. 2.

усиков (*rw*) и длина suboperculum (*sop*). Кроме этого, морфологический анализ включал изучение формы жаберных тычинок и краниометрические индексы, основанные на промерах отделов дермокрания и головы, схема этих промеров дана в предыдущих публикациях (Васильева и др., 2001; Vasil'eva, 2009).

Для статистического анализа морфометрических характеристик и краниологических индексов гибридов и родительских видов использовали стандартные унивариантные методы ($M \pm m$, t_{st}). В результате проведенного первичного сравнения из последующего анализа были исключены признаки, не обнаруживавшие достоверных различий между исследованными выборками: *dsc*, *la*,

rw. По остальным характеристикам (19 морфометрических признаков и 11 краниологических индексов) величину различий между всеми анализируемыми выборками оценивали на основе значений коэффициента различий (*CD*), а степень сходства гибридов с родительскими видами – на основе значений гибридного индекса (*HI*), определенного по формуле, предложенной Веригиным и Макеевой (1972):

$$HI = 2[100(M_h - M_f)/(M_m - M_f) - 50],$$

где M_h – среднее значение признака у гибридной формы, M_f – его среднее значение у материнского вида, M_m – у отцовского. Отрицательное значение *HI* указывает, что гибрид уклоняется в сторо-



Рис. 1. Характер соединения жаберных перепонки и истмуса у тройных гибридов русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii*, белуги *A. huso* и севрюги *A. stellatus*; (→) – складка, образованная жаберными перепонками над истмусом.

ну материнского вида, а положительное – в сторону отцовского.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Скрещивания. В экспериментальных скрещиваниях использовалась икра от 5 гибридных самок белуги и севрюги. Точное происхождение этих самок, как и гибридного самца, от которого была получена сперма, неизвестно. Исходно среди реципрокных гибридов с Адыгейского осетрового завода было 17 особей от скрещивания самок белуги с самцами севрюги (БС) и 5 особей от скрещивания самок севрюги с самцами белуги (СБ) (см.: Васильева и др., 2010), поэтому среди 5 самок, использовавшихся для получения тройных гибридов, определён должны были присутствовать самки БС. Однако вся икра от двух первых самок, осеменённая спермой русского осетра 06.05.2008 г., погибла до стадии гаструлы, что было обусловлено плохим качеством икры, поскольку развитие не наблюдалось и в инкубационных аппаратах ООО “Русские осетры-Адыгея”. От третьей самки, икру которой осеменяли той же спермой от русского осетра, было получено в общей сложности 15 личинок (см. табл. 1: самка № 3). Скрещивания с двумя другими гибридными самками (№ 4 и 5) были проведены 09.05.2008 г., использовалась сперма от русского осетра и гибрида белуги с севрюгой. В общей сложности от этих самок были получены 106 личинок тройного гибрида и 101 личинка гибрида белуги с севрюгой второго поколения. Показатель вылупления при скрещивании гибридных самок с русским осетром был таким же, как и при скрещивании с самцом своей гибридной формы (табл. 1). Одновременно провели экспериментальное скрещивание с использованием икры русского осетра и спермы гибрида белуги и севрюги, всего были получены 25 визуальных нормальных личинок.

После транспортировки на базу ЮНЦ РАН личинки от аналогичных скрещиваний были объ-

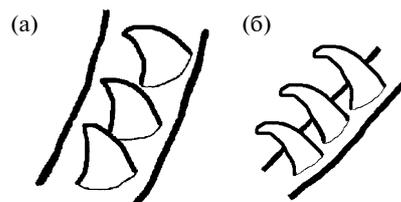


Рис. 2. Форма жаберных тычинок у тройных гибридов русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii*, белуги *A. huso* и севрюги *A. stellatus*; тип, характерный для русского осетра (а), белуги и севрюги (б).

единены в одних аквариумах, таким образом, всё потомство тройных гибридов от трёх самок гибрида белуги с севрюгой выращивалось вместе и позднее было переведено в один бассейн. В результате постоянной гибели (включая гибель при транспортировке и переходе на внешнее питание) до возраста 1 год из 121 личинки тройного гибрида выжили только 5 экз.; все гибриды белуги и севрюги второго поколения и тройные гибриды от скрещивания самки русского осетра с самцом гибрида белуги и севрюги погибли в более раннем возрасте.

Анализ внешних морфологических признаков. По признакам, использовавшимся ранее для выделения белуги в самостоятельный род *Huso*, гибриды РБС, как и отцовский вид (русский осётр) и материнская гибридная форма – гибрид белуги с севрюгой (Васильева и др., 2010), существенно отличались от белуги и характеризовались более или менее поперечным ртом и жаберными перепонками, приращенными к межжаберному промежутку. Однако, в отличие от материнской гибридной формы (исследованной в 3-летнем возрасте), приращенные жаберные перепонки у гибридов РБС образовывали небольшую набегающую складку над межжаберным промежутком (рис. 1)¹, что, впрочем, характерно для молоди разных видов осетров (Vasil'eva et al., 2009) и поэтому не может считаться проявлением сходства с белугой. По форме жаберных тычинок у гибридов РБС наблюдалась хорошо выраженная изменчивость: три особи имели широкие жаберные тычинки (рис. 2а), характерные для русского осетра, у одной особи тычинки были заострёнными конусообразными (рис. 2б), что типично для белуги и севрюги, а еще у одной особи – несколько более широкими, но все же скорее конусообразными.

Визуально по своему габитусу в целом гибриды РБС больше всего похожи на русского осетра. Это сходство наблюдалось по большинству морфометрических характеристик, достоверно отличающихся у изученных выборок родительских

¹ Складка из сросшихся жаберных перепонки над межжаберным промежутком указывается для гибрида калуги и стерляди (Скирин, Свирский, 2008).

видов (см. табл. 2). От русского осетра гибриды РБС достоверно отличались лишь по 7 морфометрическим характеристикам: *IP*, *ao*, *aB*, *B-M*, *po*, *hco* и *io*, при этом хиатус в значениях признаков между выборками наблюдался только по первым трём характеристикам, а величина различий по остальным была небольшой ($CD < 1.28$).

В наибольшей степени гибриды РБС отличались от одноразмерных особей севрюги. Достоверные различия выявлены по 14 морфометрическим характеристикам: *aD*, *IP*, *lb* в % *TL*, *aB*, *aM*, *lb* в % *c*, *mw*, *hc*, *hco*, *io*, *sop*, *ao*, *B-M*, *po*; при этом по первым 11 характеристикам наблюдался хиатус, а для индексов *ao* и *po* CD составил соответственно 1.42 и 1.55. По всем перечисленным характеристикам гибриды РСБ достоверно отличались и от 3-летних гибридов СБ, для которых ранее (Васильева и др., 2010) была выявлена матроклиния по всем изученным морфометрическим характеристикам. Однако уровень различий между гибридами РБС и 3-летними гибридами СБ по этим признакам был заметно меньше в силу некоторого сдвига характеристик гибридов СБ в сторону отцовского вида (белуги). Соответственно, между гибридами РБС и 3-летними гибридами СБ хиатус сохранялся лишь по признакам *aD*, *aB*, *aM*, *lb* в % *c*, *mw*, *hc*, *hco* (по признакам *io*, *sop* данные для 3-летних гибридов севрюги и белуги не были получены), по остальным характеристикам, кроме *IP* ($CD = 1.53$), различия были невелики. Годовалые гибриды СБ, отличающиеся от одновозрастных гибридов РБС меньшими размерами, также с хиатусом отличались от них по признакам *aB*, *aM*, *mw*, *hc*, *hco* и (как и выборка чистой севрюги) по признакам *io* и *sop* (табл. 2), тогда как по остальным характеристикам они обнаруживали ещё больший сдвиг в сторону белуги и либо достоверно не отличались от гибридов РБС (*aD*, *IP*, *ao*, *lb* в % *c*, *po*), либо достоверно отличались от них, но в другом направлении, чем севрюга и 3-летние гибриды СБ (*lb* в % *TL*, *B-M*). Ещё по трём признакам, по которым достоверные отличия между выборкой гибридов РБС и выборками севрюги и 3-летних гибридов СБ не наблюдались, годовалые гибриды СБ обнаруживали достоверные отличия от гибридов РБС с явным сдвигом в сторону белуги: *lsc*, *ID*, *c*; в случае последнего признака высокое среднее значение у гибридов СБ даже по сравнению с таковым в выборке белуги, по-видимому, было обусловлено размерной изменчивостью признака и различиями в размерном составе сравниваемых выборок (табл. 2).

От белуги гибриды РБС достоверно отличались по 12 морфометрическим характеристикам: *lsc*, *ID*, *hc*, *sp.br.*, *c*, *lb* в % *TL*, *aB*, *B-M*, *aM*, *mw*, *hco*, *io*; хиатус выражен лишь по трём первым характеристикам, по большинству остальных характеристик, кроме *aB* и *io* (CD соответственно 1.38 и

2.17), различия между сравниваемыми выборками невелики (табл. 2). Трёхлетние гибриды БС, для которых, в отличие от гибридов СБ, по большинству морфометрических признаков ранее (Васильева и др., 2010) была выявлена патроклиния, сохраняют достоверные различия от гибридов РБС по признакам *lsc*, *ID*, *hc*; при этом хиатус сохраняется лишь по признаку *hc* (по этому признаку у гибридов БС выявлена матроклиния), а по остальным характеристикам отличия невелики ($CD < 1.28$). В ещё большей степени отличаются от тройных гибридов по *lsc* и *hc* изученные Крыловой (1980) сеголетки гибрида БС, не отличающиеся по признаку *ID*. По четырём признакам, дифференцирующим гибриды РБС от белуги, 3-летние гибриды БС хотя достоверно и отличаются от гибридов РБС, но их отличия того же характера, что и отличия гибридов СБ (*lb* в % *TL*, *aB*, *aM*, *mw*); при этом по трём последним признакам хиатус сохраняется и при сравнении с сеголетками БС, по первому признаку данные для сеголеток не получены); по признакам *c* и *B-M* они также очень сходны с гибридами СБ и, в отличие от белуги, достоверно не отличаются от гибридов РБС (большей длиной головы характеризуются только сеголетки БС, что обусловлено аллометрией признака) или их отличия крайне малы (*B-M*), тогда как по признаку *hco*, благодаря большому сходству с севрюгой (и с гибридами СБ), гибриды БС (как 2+, так и 0+) отличаются от гибридов РБС ещё сильнее, чем белуга — с хиатусом. По признакам *aD* и *IP* гибриды БС достоверно не отличаются от гибридов СБ и, соответственно, так же как и они, достоверно отличаются от гибридов РБС, которые по данным характеристикам достоверно не отличаются от белуги. Наконец, по признаку *lb* в % *c* 3-летние гибриды БС достоверно не отличаются от гибридов СБ, тогда как сеголетки БС сходны с молодью белуги и более близки к тройным гибридам.

Рассчитанные для морфометрических характеристик гибридные индексы также демонстрируют наибольшее сходство гибридов РБС с отцовским видом — русским осетром (табл. 4). По признакам *c*, *lb* в % *TL*, *lb* в % *c*, *mw*, *hc*, *hco*, *io* и *sop* гибридные индексы во всех вариантах варьирования материнского вида/формы имеют только положительные значения, как и по *lsc* (по *lscr* отрицательная величина получена лишь при допущении в качестве материнского вида севрюги, которая по числу боковых жучек достоверно не отличается от русского осетра); при этом по большинству этих признаков различия между гибридами и русским осетром недостоверны. Сходная ситуация наблюдается для числа жаберных тычинок (*sp.br.*), а по индексу *ID* отрицательные гибридные индексы получены по отношению к севрюге, 3-летним гибридам СБ и сеголеткам БС, достоверно не отличающимся от гибридов РБС.

Таблица 4. Гибридные индексы (*HI*), рассчитанные для тройных гибридов русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii*, белуги *A. huso* и севрюги *A. stellatus* при допущении разных вариантов материнской формы по морфометрическим и меристическим признакам

Признаки	СБ	БС	Б	С
<i>lscL</i>	93.1/93.9	96.2/96.9	98.3	166.7
<i>lscr</i>	28.0/55.0	67.9/73.9	85.4	−350.0
<i>sp. br.</i>	−/11.1	−	21.5	−158.3
<i>c</i>	150.0/107.0	233.3/116.7	115.4	136.4
<i>aD</i>	197.8/−63.0	202.3/283.3	н. о.	215.8
<i>lD</i>	−23.1/20.0	23.1/−33.3	60.0	−33.3
<i>lP</i>	−11.5/−119.4	−4.6/−	−65.9	−4.6
<i>lb/TL</i>	71.4/133.3	60.0/−	128.6	83.3
<i>ao</i>	−23.7/−58.8	−118.9/−20.9	−138.2	−1.3
<i>aB</i>	27.0/11.0	10.3/31.1	−11.9	40.5
<i>B−M</i>	−105.4/−33.3	−44.0/−	27.3	н. о.
<i>aM</i>	44.7/30.4	−2.6/16.1	н. о.	58.7
<i>lb/c</i>	89.2/73.3	85.7/123.5	140.0	93.4
<i>mw</i>	92.0/86.2	84.3/47.8	116.0	93.1
<i>po</i>	−11.4/−34.3	−237.9/−	−151.3	26.9
<i>hc</i>	79.6/85.1	73.3/85.3	72.3	85.5
<i>hco</i>	59.7/62.0	58.9/41.8	34.3	52.1
<i>io</i>	−/52.4	−/48.1	46.7	51.2
<i>sop</i>	−/131.3	−/−	40.9	129.9

Примечания. Для гибридных форм СБ и БС: до косой черты – гибридный индекс для выборки крупных особей, после черты – для выборки мелких; н. о. – значения гибридного индекса не рассчитывали из-за отсутствия различий по данному признаку между выборками родительских видов. Обозначения видов, гибридов и признаков см. в табл. 2.

В случае признака *aB* отрицательная величина гибридного индекса получена лишь при допущении в качестве материнского вида белуги, имеющей наиболее близкие средние значения данного индекса в сравнении с севрюгой и её гибридами (см. табл. 2). По признаку *aD* гибриды РБС сходны с отцовским видом, с белугой и с годовалыми гибридами СБ, отличаясь от севрюги и её остальных гибридов, а по признаку *aM* – сходны с отцовским видом, достаточно близки к белуге и 3-летним гибридам БС, отличаясь от севрюги и её остальных гибридов. Однако по признакам *lP*, *ao*, *po* гибриды РБС, наоборот, обнаруживают матроклинию (кроме индекса, рассчитанного по *po* для севрюги), существенно отличаясь от отцовского вида, наибольшее сходство у них по этим признакам наблюдается с белугой (и с некоторыми вариантами ее гибридов с севрюгой). По признаку *B−M* в большинстве случаев также получены отрицательные значения гибридного индекса, однако по этому индексу гибриды РБС существенно отли-

чаются лишь от белуги, тогда как отцовский вид, севрюга и гибридные формы севрюги и белуги в целом очень сходны или достоверно не различаются.

Следует также особо отметить, что по большинству анализированных признаков (14 из 16, или 87.5%) гибридные индексы, вычисленные с использованием характеристик крупных 3-летних гибридов БС и СБ, показали точно такую же степень сходства гибридов РБС с родительскими видами, как и при вычислении гибридных индексов с использованием годовалых особей СБ и сеголеток БС (табл. 4), отличающихся по средней длине тела от 3-летних экземпляров соответственно в 3.3 и 3.5 раза. Исключение составили лишь признаки *aD* (при расчетах для СБ), *aM* (для БС) и *lD* (для СБ и БС). При этом пластические признаки, по которым у белуги и севрюги отмечается более или менее хорошо выраженная аллометрия (Pirogovskii et al., 1989; Shubina et al., 1989), относятся как раз к первой группе характеристик. Поэтому расхождения в результатах оценки гибридных индексов по крупным и мелким особям в случае трёх указанных признаков следует связывать не с аллометрией и размерной разнокачественностью выборок, а с внутривыборочной изменчивостью при невысоких межвыборочных различиях.

Анализ краниологических индексов. По изученным индексам гибриды РБС в наибольшей степени отличались от севрюги: достоверные различия выявлены по всем из них, причем с хиатусом, за исключением индекса *mr/d*. Трехлетние гибриды СБ, для которых ранее была выявлена матроклиния по всем изученным краниометрическим индексам (Васильева и др., 2010), также с хиатусом отличались от гибридов РБС по 9 характеристикам и только по 2 (*mr/d*, *lb/aB*) различия были недостоверны. Сходная ситуация наблюдалась и при сравнении гибридов РБС с годовалыми гибридами СБ: отличие состояло лишь в том, что по признакам *aM/ri* и *lb/ri* хиатус между выборками отсутствовал (см. табл. 3). Гибриды БС, для которых по большинству краниологических индексов ранее была выявлена патроклиния (Васильева и др., 2010), также с хиатусом отличались от гибридов РБС по 8 из 9 признаков, обнаруживающих хиатус в сравнениях РБС и 3-летних СБ гибридов, по индексу *lb/ri* различия между выборками РБС и БС были недостоверными. При сравнении гибридов РБС с русским осетром достоверные различия были выявлены по 8 индексам: *pds/ri*, *aB/B−M*, *ri/d*, *fds/ri*, *mr/d*, *w/ri*, *aB/ri* и *lb/aB*; хиатус наблюдался лишь по первым двум, а по остальным, кроме *aB/ri* ($CD = 1.62$), различия невелики. От белуги гибриды РБС достоверно отличались по 7 индексам: *pds/ri*, *aB/ri*, *ri/d*, *fds/ri*, *aB/B−M*, *mw/w* и *lb/ri*; хиатус наблюдался лишь по первым двум характеристикам, по остальным,

кроме индексов fds/ri и $aB/B-M$ (CD соответственно 1.52 и 1.49), различия невелики.

Рассчитанные для краниологических характеристик гибридные индексы в четырех случаях демонстрируют наибольшее сходство гибридов РБС с отцовским видом — русским осетром (табл. 5): по признакам $aB/B-M$, aB/ri , mw/w , aM/ri гибридные индексы во всех случаях имеют только положительные значения. Однако, в отличие от морфометрических характеристик, различия между гибридами РБС и русским осетром недостоверны только по двум последним характеристикам, тогда как по двум первым гибриды занимают промежуточное положение по отношению к родительским формам. В то же время по признакам mr/d и lb/aB у гибридов РБС наблюдается матроклиния, при этом по обеим характеристикам они сходны с белугой и всеми вариантами гибридов белуги и севрюги. По индексу pds/ri у гибридов РБС наблюдается матроклиния по отношению ко всем видам и гибридным формам, кроме севрюги, в наибольшей степени отличающейся от всех выборок по этому признаку; при этом средние значения гибридов РБС лежат в интервале между значениями отцовского вида и всех остальных форм (см. табл. 3). Аналогично, матроклиния по отношению к большинству форм, кроме севрюги и её годовалых гибридов с белугой, наблюдается по индексу ri/d , по которому гибриды РБС также занимают промежуточное положение. Обратная ситуация наблюдается для индексов fds/ri и w/r , по которым в большинстве случаев, кроме допущения в качестве материнского вида белуги, у гибридов РБС выражена патроклиния; при этом промежуточное состояние у гибридов наблюдается лишь по первому признаку, а по второму — они полностью сходны с белугой. Для индекса lb/ri в большинстве случаев, кроме допущения в качестве материнских форм гибридов БС и годовалых гибридов СБ, также наблюдается патроклиния, но гибриды РБС сходны лишь с гибридами БС.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведённые скрещивания показали, что гибриды белуги и севрюги в целом фертильны и, по меньшей мере, от части таких особей можно получать жизнеспособное потомство в значительных количествах, как и от широко используемого в аквакультуре бестера (гибрида белуги со стерлядью). Во всяком случае, к примеру, при проведении нами аналогичных экспериментальных работ в апреле 2006 г. при скрещиваниях разных самок и самцов бестера показатель вылупления визуальными методами личинок в чашках Петри варьировал от 1.0–1.5 до 37.1%, как и при скрещиваниях гибридных особей белуги и севрюги (см. табл. 1).

Таблица 5. Гибридные индексы (HI), рассчитанные для тройных гибридов русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii*, белуги *A. huso* и севрюги *A. stellatus* при допущении разных вариантов материнской формы по краниологическим индексам

Признаки	СБ	БС	Б	С
ri/d	−9.3/33.3	−9.3	−56.7	42.7
fds/ri	12.3/0.6	18.9	−20.7	38.9
pds/ri	−11.8/−6.0	−13.6	−24.8	8.81
mr/d	−72.6/−53.3	−33.3	−119.1	−9.3
w/ri	29.9/20.6	3.6	−145.5	33.1
$aB/B-M$	1.5/7.3	5.8	26.7	16.7
aB/ri	38.6/15.9	35.9	16.4	38.1
lb/aB	−83.8/−134.0	−46.4	−66.4	−5.8
mw/w	117.0/127.4	122.7	67.1	154.6
aM/ri	110.7/90.0	114.0	11.1	113.9
lb/ri	27.7/−7.9	−17.2	н.о.	56.1

Примечания см. в табл. 2–4.

Данные по фертильности гибридов белуги с севрюгой полностью соответствуют общим сведениям о фертильности искусственных гибридов между видами осетров одного уровня пloidности: уже упоминавшегося бестера, гибридов между 120-хромосомными белугой, стерлядью, севрюгой и шипом *A. nudiventris* (Николюкин, 1972) и гибрида 240-хромосомных амурского осетра и калуги (Рачек, Свирский, 2008). В то же время для искусственных гибридов осетров с разным уровнем пloidности указывается пониженная фертильность или полная стерильность, например, для гибридов белуги, стерляди, севрюги и шипа с 240-хромосомным русским осетром (Николюкин, 1972; Тяпугин и др., 2007).

Достаточно успешной в плане получения жизнеспособного потомства следует считать гибридизацию самки гибрида 120-хромосомных белуги и севрюги с самцом 240-хромосомного русского осетра. Морфологические характеристики полученных гибридных особей однозначно доказывают, что в результате скрещивания произошло истинное оплодотворение, поскольку по большинству морфометрических характеристик гибридные особи обнаруживают патроклинию, а часто и полное сходство с отцовским видом. Ранее аналогичный жизнеспособный тройной гибрид был получен при скрещивании самки 120-хромосомной стерляди с гибридом 240-хромосомных амурского осетра и калуги (Рачек, Свирский, 2008). При этом показатель вылупления личинок этого гибрида (40.9 %) сходен с таковым РБС при оплодотворении икры самки № 4 (табл. 1). В возрасте двух лет тройные гибриды стерляди, амурского осетра и калуги превзошли по массе тела одновоз-

растных реципрокных гибридов амурского и сибирского осетров и реципрокных гибридов стерляди и амурского осетра (Рачек, Свирский, 2008), что находит простое объяснение в сильном гетерозисе, обусловленном объединением трёх разных, достаточно дивергировавших геномов. Что касается фертильности этих тройных гибридов и полученных нами тройных гибридов РБС, то следует ожидать, что они будут стерильными. В соответствии с происхождением кариотипа обоих вариантов тройных гибридов должен включать около 180 хромосом, т.е. они являются триплоидами, в связи с чем процесс гаметогенеза у таких рыб будет сопровождаться большими нарушениями в мейозе. Следовательно, такие гибриды будут перспективными для аквакультуры и безопасными в отношении возможности случайного попадания в естественные водоёмы.

Несомненный интерес в плане перспективности идентификации гибридов осетров, встречающихся в естественных водоёмах, по внешним характеристикам представляют полученные данные по характеру проявления черт родительских видов у тройных гибридов. По большинству изученных полигенно детерминируемых морфометрических признаков (*c*, *lb* в % *TL*, *lb* в % *c*, *mw*, *hc*, *sop*) у тройных гибридов наследуются состояния отцовского вида – русского осетра: рассчитанные гибридные индексы имеют только положительные значения, а средние значения выборок тройных гибридов и русского осетра достоверно не различаются. В то же время по признакам *IP*, *ao*, *po* у тройных гибридов определённо наследуются состояния белуги. Среди краниометрических характеристик наследование состояния отцовского вида наблюдается лишь по признакам *mw/w* и *aM/ri*, тогда как состояния белуги наследуются по индексам *mr/d*, *lb/aB* и *w/r*. При этом во всех случаях, когда средние значения тройных гибридов достоверно отличаются от таковых и белуги, и русского осетра, тройные гибриды занимают промежуточное положение по отношению к этим видам (см. табл. 2, 3). В то же время, ни по одному из изученных признаков состояние севрюги тройными гибридами не наследуется (табл. 2, 3): явно не передаются тройным гибридам такие характерные черты севрюги, как удлиненное рыло (*ao* > 50% *c*), короткие *parietalia* (*pds/ri* в среднем < 50%), узкий роstrum (*w/ri* < 50%), короткие усики (*lb/aB* < 40%, *lb/ri* < 20%), расположенные ближе ко рту, чем к концу рыла (*aB/B-M* > 100%, *aB* > 30% *c*) и сильно отнесенный от конца рыла рот (*aM* > 60% *c*). Таким образом, полученных тройных гибридов на основе их внешнего облика можно идентифицировать как гибрида русского осетра с белугой, такому предположению не противоречат и данные по изменчивости формы жаберных тычинок, поскольку, как уже отмечалось выше, и белуга, и севрюга по форме жаберных тычинок не различа-

ются. Соответственно, правильная идентификация тройных гибридов на основе всех исследованных морфологических характеристик невозможна. Однако если при скрещиваниях использовалась икра от гибридных самок, у которых материнским видом была белуга, анализ митохондриальной ДНК также исключил бы севрюгу как одного из родительских видов таких гибридов.

Такой характер наследования у тройных гибридов на первый взгляд представляется достаточно неожиданным, поскольку ранее на основе сравнительного морфологического анализа реципрокных гибридов белуги и севрюги нами был сделан вывод о том, что среди аллелей генов, детерминирующих морфологические характеристики, по которым дифференцируют эти виды, у севрюги преобладают доминантные, а в геноме белуги – рецессивные. И морфологические характеристики белуги являются отклонениями от характеристик остальных осетров, обусловленными рецессивными мутациями (Васильева и др., 2010). Однако в том случае речь шла именно о признаках, дифференцирующих белугу и севрюгу, и у тройных гибридов также не наблюдается проявление черт белуги по ее основным диагностическим признакам: форма и относительная величина рта, характер приращения жаберных реперонок к истмусу. В то же время, у обоих вариантов реципрокных гибридов белуги и севрюги была выявлена матроклиния по основному диагностическому признаку севрюги – относительной длине рыла (Васильева и др., 2010). В этой связи тот факт, что тройные гибриды по данному признаку сходны с белугой и гибридами БС, можно рассматривать как свидетельство того, что для скрещиваний по получению тройных гибридов была получена икра от самок гибридов БС. В пользу этого заключения свидетельствует и характер наследования у тройных гибридов по признакам *po* и *lb/aB*, для которых также ранее была выявлена матроклиния у реципрокных гибридов белуги и севрюги (Васильева и др., 2010).

Следует также отметить интересные данные по характеру наследования формы жаберных тычинок. Ранее нами были получены результаты по наследованию формы жаберных тычинок у гибридов сибирского и русского осетров. Одним из основных диагностических признаков сибирского осетра, который был в экспериментальных скрещиваниях материнским видом, является специфическая форма жаберных тычинок – так называемые “веерообразные” тычинки (Берг, 1948; Vasil'eva, 1999). У русского осетра, как уже отмечалось, жаберные тычинки простые расширенные, не веерообразные. Все четыре изученные особи гибрида имели форму жаберных тычинок как у отцовского вида. На этом основании был сделан вывод, что не веерообразная форма жаберных тычинок соответствует доминантному состоянию

признака. Наблюдаемое у тройных гибридов расщепление по форме жаберных тычинок на отцовский, материнский и промежуточный варианты позволяет сделать вывод о не моногенном наследовании широкой и конической форм жаберных тычинок у осетров. Какие-либо более конкретные заключения по этому поводу невозможны из-за ограниченного размера выборки.

В целом полученные результаты наглядно демонстрируют как, благодаря эффектам матроклинии и патроклинии и разного сочетания доминантных и рецессивных аллелей генов, определяющих полигенно детерминируемые диагностические признаки, гибридные особи могут приобретать разную степень сходства и отличий от родительских видов. При этом тройные гибриды русского осетра, белуги и севрюги представляют интересный пример взаимного нивелирования дивергентных черт при объединении разных геномов в пределах одной близкородственной атлантической группы осетров (см.: Ludwig et al., 2001; Krieger et al., 2008). В результате образуется некий усреднённый габитус триплоидов, что, по-видимому, могло иметь место и при образовании полиплоидных видов этой группы в процессе эволюции. Как хорошо известно, уровень морфологической дивергенции полиплоидных видов в этой группе очень невысок, что нередко создаёт проблемы в оценке их таксономического статуса.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность Е.Г. Беляеву за возможность использовать для экспериментальных работ половые продукты от осетровых рыб, содержащихся в ООО “Русские осетры-Адыгея”. За помощь в организации экспериментальных скрещиваний авторы глубоко благодарны М.С. Чебанову (Южный филиал ФСГЦР) и А.И. Николаеву (ВНИРО).

Настоящая работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 07-04-00219 и 09-04-00211), Программы Президиума РАН “Динамика генофонда” и гранта Президента РФ для поддержки ведущих научных школ НШ-7522.2010.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюхин Е.Н. 2000. Система рода *Acipenser* и географическое распространение осетров // Тез. докл. Междунар. конф. “Осетровые на рубеже XXI века”. Астрахань. С. 18–20.

Артюхин Е.Н. 2008. Осетровые (экология, географическое распространение и филогения). СПб.: Изд-во СПГУ, 137 с.

Баранов А.А. 2000. Выбираем гибрид // Рыбоводство и рыболовство. № 1. С. 20.

Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.

Васильев В.П. 1979. Кариотипические различия и изолирующие механизмы в эволюции рыб // Журн. общ. биологии. Т. 40. № 4. С. 623–627.

Васильев В.П., Васильева Е.Д., Шедько С.В., Новомодный Г.В. 2008. Кариотипы калуги, *Huso dauricus*, и сахалинского осетра, *Acipenser mikadoi* (Acipenseridae, Pisces) // Биоразнообразии и динамика генофондов. Матер. отчет. конф. РАН. М. С. 19–21.

Васильев В.П., Васильева Е.Д., Шедько С.В., Новомодный Г.В. 2009. Уровень плоидности калуги, *Huso dauricus*, и сахалинского осетра, *Acipenser mikadoi* (Acipenseridae, Pisces) // Докл. РАН. Т. 426. № 2. С. 275–278.

Васильева Е.Д., Грунина А.С., Рекубратский А.В. 2001. Характер проявления некоторых морфологических признаков у андрогенетических ядерно-цитоплазматических гибридов персидского *Acipenser persicus* и русского *A. gueldenstaedtii* осетров в постларвальном онтогенезе // Вопр. ихтиологии. Т. 41. № 4. С. 530–537.

Васильева Е.Д., Куга Т.И., Чебанов М.С. 2010. Характер наследования некоторых количественных морфологических признаков у реципрокных гибридов севрюги *Acipenser stellatus* и белуги *A. huso* (Acipenseridae) // Там же. Т. 50. № 1. С. 24–31.

Веригин Б.В., Макеева А.П. 1972. Гибридизация карпа с пестрым толстолобиком // Генетика. Т. 8. № 7. С. 55–64.

Илясов Ю.И. 2000. Проблемы гибридизации в осетроводстве // Тез. докл. Междунар. конф. “Осетровые на рубеже XXI века”. Астрахань. С. 303.

Крылова В.Д. 1980. Морфометрическая характеристика гибрида белуги *Huso huso* L. с севрюгой *Acipenser stellatus* Pallas // Вопр. ихтиологии. Т. 20. Вып. 6. С. 875–882.

Никольский Г.В. 1956. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 551 с.

Николюкин Н.И. 1972. Отдаленная гибридизация осетровых и костистых рыб. М.: Пищ. пром-сть, 335 с.

Подушка С.Б. 1999. Опасность неконтролируемой гибридизации в осетроводстве // Тез. докл. 1-й науч.-практ. конф. “Проблемы современного товарного осетроводства”. Астрахань. С. 140.

Рачек Е.И., Свирский В.Г. 2008. Продукционные характеристики гибридных форм осетровых рыб при культивировании в индустриальном тепловодном хозяйстве Приморья // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 4. С. 398–405.

Скирин В.И., Свирский В.Г. 2008. Морфологические характеристики гибридов при межродовом скрещивании осетровых рыб родов *Huso* и *Acipenser* // Там же. С. 406–413.

Солдатов В.К. 1915. Исследование осетровых Амура. Научно-промысловые исследования на Дальнем Востоке. Вып. 2 // Матер. к познанию русского рыболовства. Т. 3. Вып. 12. С. 95–415.

Тяпугин В.В., Федосеева Е.А., Щербатов С.А. 2007. Результаты скрещивания самки русского осетра с самцом гибрида “русский осетр × шип” // Матер. докл. Междунар. науч.-практ. конф. “Проблемы изучения, сохранения и восстановления водных биологических ресурсов в XXI веке”. Астрахань. С. 268–270.

- Artyukhin E.N. 1995. On biogeography and relationships within the genus *Acipenser* // Sturgeon Quarterly. V. 3. № 2. P. 6–8.
- Birstein V. 2002. Sturgeon species and hybrids: can hybrids produce caviar? // Environ. Policy Law. V. 32. № 5. P. 210–214.
- Birstein V.J., Hanner R., DeSalle R. 1997. Phylogeny of the Acipenseriformes: cytogenetic and molecular approaches // Environ. Biol. Fish. V. 48. P. 127–155.
- De la Herrán R., Fontana F., Lanfredi M. et al. 2001. Slow rates of evolution and sequence homogenization in an ancient satellite DNA family of sturgeons // Mol. Biol. Evol. V. 18. № 1. P. 432–436.
- Fontana F., Congiu L., Mudrak V.A. et al. 2008a. Evidence of hexaploid karyotype in shortnose sturgeon // Genome. V. 51. № 2. P. 113–119.
- Fontana F., Lanfredi M., Kirschbaum F. et al. 2008b. Comparison of karyotypes of *Acipenser oxyrinchus* and *A. sturio* by chromosome banding and fluorescent in situ hybridisation // Genetica. V. 132. P. 281–286.
- Holčík J., Bănărescu P., Evans D. 1989. General introduction to fishes // The freshwater fishes of Europe. V. 1. Pt. 2. Wiesbaden: AULA-Verlag. P. 18–147.
- Krieger J., Hett A.K., Fuerst P.A. et al. 2008. The molecular phylogeny of the order Acipenseriformes revisited // J. Appl. Ichthyol. V. 24. Suppl. 1. P. 36–45.
- Krykhtin M.L., Svirskii V.G. 1997. Endemic sturgeons of the Amur River: kaluga, *Huso dauricus*, and Amur sturgeon, *Acipenser schrenckii* // Environ. Biol. Fish. V. 48. P. 231–239.
- Ludwig A. 2009. Population admixtures, introgression and hybridization events // Abstr. 6-th Int. Symp. “Harmonizing the relationships between human activities and nature: the case of sturgeons”. Wuhan, Hubei Province, China. P. 67.
- Ludwig A., Belfiore N., Pitra C. et al. 2001. Genome duplication events and functional reduction of ploidy levels in sturgeon (*Acipenser*, *Huso* and *Scaphirhynchus*) // Genetics. V. 158. P. 1203–1215.
- Ludwig A., Lippold S., Debus L., Reinartz R. 2009. First evidence of hybridization between endangered sterlets (*Acipenser ruthenus*) and exotic Siberian sturgeons (*Acipenser baerii*) in the Danube River // Biol. Invasions. V. 11. P. 753–760.
- Pirogovskii M.I., Sokolov L.I., Vasil'ev V.P. 1989. *Huso huso* (Linnaeus, 1758) // The freshwater fishes of Europe. V. 1. Pt. 2. Wiesbaden: AULA-Verlag. P. 156–200.
- Rastorguev S., Mugue N., Volkov A., Barmintsev V. 2008. Complete mitochondrial DNA sequence analysis of Ponto-Caspian sturgeon species // J. Appl. Ichthyol. V. 24. Suppl. 1. P. 46–49.
- Robles F., de la Herrán R., Ludwig A. et al. 2005. Genomic organization and evolution of the 5S ribosomal DNA in the ancient fish sturgeon // Genome. V. 48. № 1. P. 18–28.
- Shubina T.A., Popova A.A., Vasil'ev V.P. 1989. *Acipenser stellatus* Pallas, 1771 // The freshwater fishes of Europe. V. 1. Pt. 2. Wiesbaden: AULA-Verlag. P. 395–443.
- Sokolov L.I., Berdichevskii L.S. 1989. Acipenseridae Bonaparte, 1831 // Ibid. P. 150–153.
- Vasil'ev V.P. 1999. Polyploidization by reticular speciation in Acipenseriform evolution: a working hypothesis // J. Appl. Ichthyol. V. 15. P. 29–31.
- Vasil'ev V.P. 2009. Mechanisms of polyploid evolution in fish: polyploidy in sturgeons // Biology, conservation and sustainable development of sturgeons. Ser. Fish and Fisheries. V. 29 / Eds. Carmona R. et al. Netherlands: Springer. P. 97–117.
- Vasil'eva E.D. 1999. Some morphological characteristics of Acipenserid fishes: considerations of their variability and utility in taxonomy // J. Appl. Ichthyol. V. 15 (4–5). P. 32–34.
- Vasil'eva E.D. 2009. Morphological and morphometric characters in sturgeon taxonomy and phylogeny // Biology, conservation and sustainable development of sturgeons. Ser. Fish and fisheries. V. 29 / Eds. Carmona R. et al. Netherlands: Springer. P. 51–61.
- Vasil'eva E.D., Vasil'ev V.P., Shedko S.V., Novomodny G.V. 2009. The revision of the validity of genus *Huso* (Acipenseridae) based on recent morphological and genetic data with particular reference to the kaluga *H. dauricus* // J. Ichthyol. V. 49. № 10. P. 861–867.
- Vlasenko A.D., Pavlov A.V., Sokolov L.I., Vasil'ev V.P. 1989. *Acipenser gueldenstaedti* Brandt, 1833 // The freshwater fishes of Europe. V. 1. Pt. 2. Wiesbaden: AULA-Verlag. P. 294–344.
- Wei Q., He J., Yang D. et al. 2004. Status of sturgeon aquaculture and sturgeon trade in China: a review based on two recent nationwide surveys // J. Appl. Ichthyol. V. 20. P. 321–332.