

УДК 597.442.575.1

ХАРАКТЕР НАСЛЕДОВАНИЯ НЕКОТОРЫХ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У РЕЦИПРОКНЫХ ГИБРИДОВ СЕВРЮГИ *ACIPENSER STELLATUS* И БЕЛУГИ *A. HUSO* (ACIPENSERIDAE)¹

© 2010 г. Е. Д. Васильева*, Т. И. Куга*, М. С. Чебанов**

* Московский государственный университет

** Южный филиал Федерального селекционно-генетического центра рыбоводства, Краснодар

* E-mail: vas_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 28.04.2009 г.

Проведен сравнительный анализ ряда количественных морфологических признаков у 3-летних реципрокных гибридов белуги *Acipenser huso* и севрюги *A. stellatus* и молоди их родительских видов. Выявленные материнский и отцовский эффекты в проявлении ряда характеристик у гибридов рассматриваются в связи с выяснением характера наследования морфологических признаков у осетровых рыб. Наблюдаемый по ряду признаков отцовский эффект у гибридов белуга × севрюга объясняется преобладанием доминантных аллелей в геноме севрюги по сравнению с белугой. Материнский эффект выявлен по небольшому числу характеристик, относящихся к параметрам головы, прежде всего, объему мозгового отдела черепа. По-видимому, в данном случае матроклиния обусловлена тем, что информация о числе сегментов зародыша и их расположении определяется материнским организмом в ходе оогенеза.

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

Гибридологический анализ издавна используется для анализа закономерностей наследственности и наследования отдельных свойств и признаков организмов при половом размножении. Классический (менделевский) генетический анализ оперирует с альтернативными признаками в ряду поколений, что позволяет однозначно интерпретировать характер расщепления потомства при гибридизации, в отличие от исследований полигенно детерминированных количественных признаков, когда в гибридном потомстве, демонстрирующем, как правило, промежуточное положение между родителями, невозможно четко дифференцировать особей с разными генотипами.

Реципрокные скрещивания в генетическом анализе обычно используют для выяснения доминантности признаков и выявления наследственных факторов, локализованных в половых хромосомах: во всех этих случаях реципрокные межвидовые гибриды будут различаться по своим

характеристикам. Кроме этого, реципрокные скрещивания позволяют локализовать цитоплазматические наследственные факторы в тех случаях, когда в обоих вариантах скрещиваний наблюдают передачу потомкам только материнского признака – материнский эффект, или матроклинию.

В настоящей работе приведены результаты сравнительного анализа количественных морфологических признаков у реципрокных гибридов севрюги *Acipenser stellatus* и белуги *A. huso* и родительских видов, на основе полученных данных обсуждается характер наследования анализируемых признаков у осетровых рыб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Реципрокные гибриды севрюги и белуги были получены на Адыгейском осетровом рыбоводном заводе в 1998 г. Для скрещиваний были использованы по 2 самки и 2 самца белуги и 3 самки и 3 самца севрюги. Морфологический анализ этих гибридов, одновозрастной севрюги и сходных с ними по длине тела особей белуги (все рыбы выращивались в одинаковых условиях) проводили под анестезией на Адыгейском заводе в мае 2001 г. (общее число исследованных экземпляров см. в табл. 1).

¹ В настоящей работе род *Huso* рассматривается как не валидный в силу его полифилетичности, доказанной молекулярно-генетическими и цитогенетическими исследованиями (Ludwig et al., 2000, 2001; Robles et al., 2004; Васильев и др., 2008, 2009; Krieger et al., 2008), а также отсутствия морфологических оснований для противопоставления белуги и калуги *A. dauricus* Georgi остальным видам осетров (Vasil'eva et al., 2009).

Таблица 1. Некоторые морфометрические характеристики 3-летних особей севрюги *Acipenser stellatus*, гибридов севрюги и белуги и сходной по размерам молоди белуги *A. huso*

Признаки	Севрюга ($n = 15$)	Севрюга × белуга ($n = 5$)	Белуга × севрюга ($n = 17$)	Белуга ($n = 14$)
TL , мм	$\frac{603-845}{709.4}$	$\frac{885-1100}{970.0}$	$\frac{810-1160}{986.0}$	$\frac{592-860}{705.9}$
L_{scl}	$\frac{27-34}{30.4 \pm 0.65}$	$\frac{30-41}{33.6 \pm 1.91}$	$\frac{31-39}{35.9 \pm 0.57}$	$\frac{34-46}{41.4 \pm 0.96}$
L_{scr}	$\frac{25-34}{30.5 \pm 0.61}$	$\frac{30-38}{32.8 \pm 1.39}$	$\frac{32-40}{35.9 \pm 0.57}$	$\frac{34-51}{41.4 \pm 1.08}$
В % c				
ao	$\frac{49.1-58.8}{55.5 \pm 0.50}$	$\frac{52.1-55.9}{53.5 \pm 0.70}$	$\frac{43.0-51.6}{47.8 \pm 0.57}$	$\frac{39.4-45.7}{42.7 \pm 0.52}$
aB	$\frac{31.4-39.2}{36.1 \pm 0.62}$	$\frac{31.9-34.1}{33.1 \pm 0.45}$	$\frac{26.4-34.0}{30.0 \pm 0.52}$	$\frac{20.5-26.8}{23.5 \pm 0.44}$
$B-M$	$\frac{28.3-32.1}{30.3 \pm 0.06}$	$\frac{28.3-29.8}{28.9 \pm 0.25}$	$\frac{23.05-27.3}{25.6 \pm 0.24}$	$\frac{22.3-25.3}{23.5 \pm 0.21}$
aM	$\frac{55.8-65.1}{62.4 \pm 0.24}$	$\frac{57.5-58.8}{58.4 \pm 0.23}$	$\frac{46.3-55.4}{51.9 \pm 0.55}$	$\frac{35.5-42.9}{38.7 \pm 0.54}$
lb	$\frac{9.6-13.8}{11.6 \pm 0.18}$	$\frac{13.6-15.1}{14.2 \pm 0.25}$	$\frac{12.7-16.7^*}{15.1 \pm 0.29}$	$\frac{15.9-22.2^{**}}{18.8 \pm 0.49}$
mw	$\frac{18.0-20.0}{19.0 \pm 0.40}$	$\frac{20.8-22.4}{21.5 \pm 0.33}$	$\frac{24.9-28.9}{26.4 \pm 0.27}$	$\frac{36.3-40.7}{38.2 \pm 0.42}$
po	$\frac{35.4-41.0}{38.1 \pm 0.41}$	$\frac{39.1-42.6}{40.4 \pm 0.66}$	$\frac{43.5-49.2}{46.3 \pm 0.37}$	$\frac{49.3-55.4}{51.9 \pm 0.55}$
hc	$\frac{31.7-37.0}{34.2 \pm 0.18}$	$\frac{34.4-38.2}{37.1 \pm 0.72}$	$\frac{37.7-43.5}{40.3 \pm 0.40}$	$\frac{32.6-45.5}{41.3 \pm 0.82}$
В % TL				
ID	$\frac{7.8-10.4}{8.8 \pm 0.08}$	$\frac{8.1-9.5}{8.9 \pm 0.26}$	$\frac{9.1-11.6}{10.2 \pm 0.14}$	$\frac{9.5-13.9}{11.9 \pm 0.27}$
IA	$\frac{3.4-4.4}{4.0 \pm 0.29}$	$\frac{3.4-4.2}{3.6 \pm 0.15}$	$\frac{4.1-5.6}{4.9 \pm 0.10}$	$\frac{3.8-5.1}{4.5 \pm 0.11}$
$lb1$	$\frac{2.1-2.7}{2.5 \pm 0.00}$	$\frac{2.9-3.3}{3.1 \pm 0.08}$	$\frac{2.9-3.7^*}{3.3 \pm 0.06}$	$\frac{3.2-5.1^{**}}{4.2 \pm 0.16}$

Примечание. Над чертой — пределы варьирования показателя, под чертой — его среднее значение и ошибка; n — число экземпляров; * — $n = 15$, ** — $n = 13$. Обозначения признаков: TL — общая длина тела, L_{scl} , L_{scr} — число жучек бокового ряда соответственно слева и справа, 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, lb , $lb1$ — длина внутреннего усика соответственно в % c и в % TL , mw — ширина рта, po — заглазничное расстояние, hc — высота головы, ID , IA — длина основания соответственно спинного и анального плавников.

У всех рыб исследовали морфологические признаки, по которым, согласно литературным данным, различаются родительские виды, белуга и севрюга, за исключением тех, которые нельзя анализировать на живом материале, не травмируя рыб. 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 — отно-

сительно 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, Berdichevskii, 1989). Из морфометрических признаков, обычно использу-

Таблица 2. Некоторые краниологические характеристики (в %) 3-летних особей севрюги *Acipenser stellatus*, гибридов севрюги и белуги и сходной по размерам молоди белуги *A. huso*

Признаки	Севрюга (<i>n</i> = 15)	Севрюга × белуга (<i>n</i> = 5)	Белуга × севрюга (<i>n</i> = 17)	Белуга (<i>n</i> = 14)
<i>TL</i> , мм	$\frac{603-845}{709.4}$	$\frac{885-1100}{970.0}$	$\frac{810-1160}{986.0}$	$\frac{592-860}{705.9}$
<i>ri/d</i>	$\frac{67.6-75.9}{71.7 \pm 0.59}$	$\frac{68.0-69.8}{68.9 \pm 0.36}$	$\frac{66.6-71.4}{68.9 \pm 0.35}$	$\frac{61.3-66.6}{63.9 \pm 0.44}$
<i>fds/ri</i>	$\frac{63.8-98.6}{81.2 \pm 2.42}$	$\frac{81.8-89.9}{85.3 \pm 1.37}$	$\frac{69.9-95.9}{82.1 \pm 1.58}$	$\frac{86.6-103.8}{96.8 \pm 1.26}$
<i>w/ri</i>	$\frac{40.4-49.5}{44.0 \pm 0.66}$	$\frac{44.7-47.8}{45.8 \pm 0.56}$	$\frac{49.3-59.8}{54.2 \pm 0.77}$	$\frac{66.9-76.9}{71.5 \pm 0.96}$
<i>aB/B-M</i>	$\frac{107-131.1}{119.0 \pm 1.79}$	$\frac{111.2-118.3}{114.5 \pm 1.42}$	$\frac{100.4-137.7}{117.3 \pm 2.65}$	$\frac{88.2-110.8}{99.9 \pm 2.07}$
<i>aB/ri</i>	$\frac{49.5-57.0}{54.1 \pm 0.48}$	$\frac{52.3-55.2}{53.6 \pm 0.59}$	$\frac{48.7-56.4}{52.6 \pm 0.53}$	$\frac{43.4-50.3}{45.6 \pm 0.52}$
<i>lb/aB</i>	$\frac{57.8-68.0}{64.9 \pm 0.72}$	$\frac{73.2-79.5}{76.2 \pm 1.04}$	$\frac{81.3-89.7^*}{85.7 \pm 0.66}$	$\frac{100.0-109.8^{**}}{104.2 \pm 0.81}$
<i>mw/w</i>	$\frac{25.8-38.7}{32.0 \pm 0.86}$	$\frac{40.0-44.4}{43.1 \pm 0.81}$	$\frac{44.4-58.6}{51.1 \pm 1.27}$	$\frac{68.5-96.9}{80.1 \pm 2.44}$
<i>aM/ri</i>	$\frac{91.2-95.4}{93.5 \pm 0.28}$	$\frac{93.5-96.4}{94.8 \pm 0.46}$	$\frac{86.4-94.7}{91.3 \pm 0.50}$	$\frac{71.8-81.8}{75.4 \pm 0.69}$

Примечание. *ri* – расстояние от вершины роострума до заднего угла infraorbitale accessorium, *d* – длина dermocranium от конца роострума до заднего края dermosupraoccipitale, *fds* – расстояние от переднего конца frontale до заднего края dermosupraoccipitale, *w* – ширина дермокраниума на уровне заднего угла infraorbitale accessorium. Остальные обозначения как в табл. 1.

мых в исследованиях осетровых (Holčik 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; Vasil'eva, 2009), родительские виды различаются в наибольшей степени: число боковых жучек; в % общей длины тела (*TL*): антедорсальное расстояние, длина основания спинного и анального плавников, длина внутреннего усика; в % длины головы: высота головы у затылка и на уровне середины глаза, длина усика внутренней пары, длина рыла, заглазничное расстояние, расстояние от конца рыла до усиков и до верхней губы, расстояние от основания усиков до верхней губы, ширина рта. Кроме этого, морфологический анализ включал краниометрические индексы, основанные на промерах отделов дермокrania 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 всех выборок были отобраны характеристики, по

которым наблюдались достоверные различия между двумя типами гибридов или при отсутствии таковых существенно (с хиатусом) различались родительские виды. Эти признаки (13 морфометрических признаков и 8 краниологических индексов) и анализировали в дальнейшем (см. табл. 1, 2). 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 сторону материнского вида, а положительное – в сторону отцовского.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Реципрокные гибриды белуги и севрюги, достигшие к моменту анализа возраста 3 года, достаточно хорошо различались визуально: гибри-

ды севрюга × белуга (СБ) были более темными, почти черными, имели более длинное рыло, рот у них был заметно меньше. В то же время у всех гибридов рот был более или менее поперечным, жаберные перепонки приращены к межжаберному промежутку, что характерно для гибридов белуги и с другими видами осетров (Николюкин, 1972).

Среди морфометрических признаков (табл. 1) только по двум не выявлено достоверных различий между реципрокными гибридами: число жучек бокового ряда на левой стороне тела и длина внутреннего усика в % *TL*. Во всех остальных случаях различия достоверны, а по 5 признакам между выборками двух типов гибридов наблюдается хиатус: *ao*, *B-M*, *aM*, *mw*, *po*. По всем признакам, за исключением *la*, средние значения в выборках гибридов лежат в диапазоне между средними значениями родительских видов, как и “положено” гибридным особям, при этом различия между гибридами и родительскими видами достоверны, кроме средневыборочных значений длины основания спинного и анального плавников и числа жучек бокового ряда у севрюги и гибридов СБ. Средняя длина основания анального плавника у гибридов СБ меньше средней длины у севрюги, а у гибридов белуга × севрюга (БС) — больше, чем у белуги, таким образом, по этому признаку реципрокные гибриды отличаются между собой в большей степени, чем родительские виды (табл. 1). При этом у гибридов СБ по всем морфометрическим признакам наблюдается четкая матроклиния (см. табл. 3), тогда как у гибридов БС матроклиния наблюдается только по 5 из 13 признаков: *ao*, *B-M*, *po*, *hc*, *la*. В то же время по числу жучек бокового ряда гибриды БС обнаруживают достаточно четкое промежуточное наследование, а по остальным признакам (*aB*, *aM*, *lb*, *mw*, *lD*, *lb1*) характеризуются в той или иной степени выраженным сдвигом в сторону отцовского вида — патроклинией.

В отличие от морфометрических характеристик, среди анализируемых краниологических индексов, демонстрирующих существенную дивергенцию родительских видов, только для половины выявлены достоверные различия между выборками реципрокных гибридов, причем хиатус или слабое перекрытие между выборками гибридов выявлены только в 3 случаях — *w/ri*, *lb/aB*, *mw/w*, тогда как по индексу *aM/ri* различия выражены в меньшей степени (табл. 2). Средние значения у гибридов по всем признакам, кроме индекса *aM/ri* у гибридов СБ, лежат в интервале между средними значениями родительских видов, при этом различия между средними значениями у гибридов СБ и материнского вида не достоверны в 3 случаях (*fds/ri*, *aB/B-M* и *aB/ri*), тогда как гибриды БС по всем индексам достоверно отличаются от своего материнского вида, но по 2 признакам (*fds/ri*, *aB/B-M*) их отличия от отцовского вида (севрюги) не достоверны. Соответ-

Таблица 3. Гибридные индексы (*HI*) морфометрических и краниологических признаков у гибридов севрюги *Acipenser stellatus* и белуги *A. huso*

Признаки	Севрюга × белуга	Белуга × севрюга
Морфометрические признаки		
<i>Lscl</i>	−41.8	0.0
<i>Lscr</i>	−57.8	−0.9
<i>ao</i>	−68.8	−20.3
<i>aB</i>	−52.4	3.18
<i>B-M</i>	−58.8	−38.2
<i>aM</i>	−66.2	11.4
<i>lb</i>	−27.8	2.78
<i>mw</i>	−74.0	22.9
<i>po</i>	−66.7	−18.8
<i>hc</i>	−18.3	−71.8
<i>lD</i>	−93.5	9.7
<i>la</i>	−260.0	−260.0
<i>lb1</i>	−29.4	5.9
Краниологические индексы		
<i>ri/d</i>	−25.6	28.2
<i>fds/ri</i>	−46.2	88.5
<i>w/ri</i>	−86.9	25.8
<i>aB/B-M</i>	−52.9	82.2
<i>aB/ri</i>	−88.2	64.7
<i>lb/aB</i>	−42.5	−5.8
<i>mw/w</i>	−53.9	20.6
<i>aM/ri</i>	−114.4	75.7

Примечание. Обозначения признаков как в табл. 1 и 2.

ственно, у гибридов СБ по всем краниологическим признакам наблюдается четкая матроклиния, тогда как у гибридов БС слабый сдвиг в сторону материнского вида наблюдается только по одному признаку (*lb/aB*), а по всем остальным четко выражена патроклиния (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Материнский эффект часто отмечается при исследованиях выживаемости и роста гибридного потомства у рыб (Blanc et al., 2005; Shikano, Taniguchi, 2005); широко распространены материнские эффекты и в природных популяциях других животных (McAdam et al., 2002; Räsänen, Kruuk, 2007). Обычно считается, что в основе ненаследуемого материнского эффекта лежит разноточность яйцеклеток, продуцируемых разными самками, что отражается на потомстве, особенно в раннем возрасте (Катасонов, Гомельский, 1991). При этом современные данные позволяют полагать, что материнский эффект не следует связывать только с факторами среды.

Материнский вклад в развитие потомства является результатом взаимодействия ядерного генетического материала, внеядерного негенетического “внешне действующего” компонента в виде желтка, жировых запасов яйцеклетки, а также внеядерного генетического материала: гормонов, иммуноглобулинов и мРНК, которые могут играть важную роль в процессе развития (Butts, Litvak, 2007); при этом материнские гены определяют не только поступление в яйцеклетку определенных белков и мРНК, но и их распределение в яйцеклетке, определяя, в частности, полярность зиготы еще до оплодотворения (Wolpert et al., 1998). Экспериментальные исследования мутаций с материнским эффектом на дрозофиле продемонстрировали участие материнского генома и его продуктов в событиях, происходящих на ранних стадиях развития. Согласно этим исследованиям, ферменты, поставляемые материнским организмом, влияют на метаболизм раннего зародыша; во время оогенеза материнский организм передает в яйцеклетку информацию, касающуюся расположения и организации структур; исходящая от материнского организма информация необходима для надлежащей активации генома зиготы (Рэфф, Кофмен, 1986). Определено, что в геноме дрозофилы имеются примерно 117 генов с материнским эффектом, причем 90 из них локализованы в X-хромосоме и примерно 27 — в аутосомах. Для сравнения следует отметить, что в целом для нормального течения эмбриогенеза и метаморфоза у дрозофилы необходимы 1617 генов (Рэфф, Кофмен, 1986).

В большинстве случаев материнский эффект наблюдается на ранних стадиях развития организмов, однако в исследованиях на нематоде, насекомых и мышах показано, что гены с материнским эффектом, кодирующие материнские мРНК, могут оказывать влияние на формирование зародыша и его морфологию в позднем эмбриогенезе (Johnston, Nusslein-Volhard, 1992; Reinhold, 2002; Gilbert, 2003). Подобные результаты были получены и на рыбах (Odenthal et al., 1996; Bauer et al., 2001; Hammer-schmidt et al., 2003; Kishimoto et al., 2004).

У реципрокных гибридов осетровых матроклиния была выявлена в наследовании физиологических и поведенческих характеристик, связанных с биологической специализацией видов (Пономаренко, 1997). Показано, что наиболее ярко материнский эффект проявляется в раннем онтогенезе при неблагоприятных воздействиях внешней среды; выраженность матроклинии (от полного совпадения признака гибрида и материнской формы до лишь некоторого отклонения в ее сторону) зависит от биологической значимости фактора и степени его воздействия на гибриды; длительность сохранения материнского эффекта наблюдается по характеристикам, связанным с функциональной активностью нервной системы в онтогенезе; уклонение гибридов в сторону мате-

ринского вида может наблюдаться на фоне различного характера наследования — доминирования, неполного доминирования, гетерозиса (Пономаренко, 1997). Для реципрокных гибридов разных видов осетровых указывалась матроклиния и по ряду промеров тела, и окраске в возрасте 3–7 мес. (Николюкин, 1972), хотя анализ представленных данных свидетельствует о том, что на самом деле у гибридов можно было отметить также отцовский эффект и гипотетический гетерозис. Обычно у рыб материнский эффект сохраняется до возраста одного года (Кирпичников, 1987). Однако у осетровых рыб матроклиния по ряду морфометрических признаков и краниологических индексов наблюдалась и в более позднем возрасте. Так, андрогенетические ядерно-цитоплазматические гибриды русского *A. gueldenstaedtii* и персидского *A. persicus* осетров (с инактивированным ядерным геномом материнского вида) сохраняли сходство с материнским видом вплоть до 12-месячного возраста, а андрогенетические гибриды белуги и севрюги — до 3 лет. Наблюдаемый феномен трактовался как результат пролонгированного эффекта материнских мРНК (Васильева и др., 2001).

В последние годы общепринятое заключение о том, что изменчивость ранних стадий онтогенеза, обусловленная влиянием родительских особей (а не средовой компонентой), определяется материнским организмом, начинает пересматриваться. Отцовский эффект в особенностях раннего развития выявлен у разных видов рыб и у амфибий (Thorpe, Morgan, 1978; Крылова, 1980; Woodward, 1987; Herbing et al., 1995; Evans, Geffen, 1998; Rideout et al., 2004; Eilertsen et al., 2009). Полученные авторами результаты предполагают, что отцовское влияние на эмбриогенез может быть большим, чем считалось ранее. Предполагается, что степень воздействия самца или самки на потомство может зависеть от различий в размерах яйцеклеток, продуцируемых разными самками (Rideout et al., 2004). Как правило, отцовский эффект в раннем развитии потомства обсуждается в рамках проблем выбора самцов самками при скрещивании, полового отбора или эпигенетических факторов, влияющих на эмбриогенез (Wolf et al., 1999; Qvarnström, Price, 2001; Nanassy, Carrell, 2008; Eilertsen et al., 2009).

В настоящей работе эффекты матроклинии и патроклинии выявлены для полигенно детерминруемых морфологических признаков у реципрокных гибридов в возрасте 3 лет. Поэтому трактовка наблюдаемого феномена нуждается в анализе конкретных характеристик. Как следует из полученных результатов, все анализируемые характеристики могут быть разделены на 5 групп.

1. Признаки, по которым у реципрокных гибридов наблюдается хорошо выраженный материнский эффект. Сюда относятся морфометрические признаки *ао*, *В-М*, *рo*, *нс*. По всем из них оба

типа гибридов достоверно отличаются друг от друга и от своих отцовского и материнского (кроме выборок белуги и гибридов БС по признаку *hc*) видов, в ряде случаев эти различия велики (нередко между выборками наблюдается хиатус); средние значения гибридов лежат в диапазоне между средними родительских видов, а гибридные индексы демонстрируют значительный сдвиг значений в сторону материнского вида (см. табл. 1, 3), хотя у сеголеток гибрида БС по длине рыла ранее был отмечен сдвиг значений в сторону отцовского вида (Крылова, 1980).

2. Признаки, по которым реципрокные гибриды наследуют состояние одного из родительских видов — севрюги. К этой группе, прежде всего, относятся индексы *fds/ri*, *aB/B-M* и *aB/ri* (см. табл. 2). Как отмечалось выше, по всем этим индексам реципрокные гибриды достоверно не различаются; гибриды СБ демонстрируют матроклинию, достоверно не отличаясь от материнского вида, а гибриды БС — патроклинию, причем их отличия от отцовского вида достоверны только по индексу *aB/ri*, но они очень невелики ($CD = 0.37$), сопоставимы с величиной отличий от севрюги гибридов СБ ($CD = 0.16$) и существенно меньше величины отличий всех упомянутых форм от белуги ($1.69 \leq CD \leq 2.45$). Сюда же следует отнести и индекс *aM/ri* (табл. 2). В отличие от 3 предыдущих индексов, по этому индексу гибриды БС достоверно отличаются и от севрюги, и от гибридов СБ, но эти отличия также существенно меньше (CD соответственно 0.70 и 1.13), чем отличия всех упомянутых форм от белуги, отличающейся от них с четким хиатусом ($3.43 \leq CD \leq 5.33$). Сходная ситуация наблюдается и по индексу *ri/d* (табл. 2): различия двух типов гибридов в этом случае не достоверны, а их отличия от севрюги существенно меньше ($0.75 \leq CD \leq 0.90$), чем отличия всех форм от белуги ($1.62 \leq CD \leq 2.03$).

Рассмотренные индексы отражают относительные размеры передней части дермокрания и, соответственно, передней части головы, и локализацию на ней усиков и рта. На основе полученных результатов можно полагать, что среди генов, определяющих данные параметры (все эти количественные признаки детерминируются полигенно), у севрюги преобладают доминантные аллели, а у белуги — рецессивные. Положение усиков и рта отражают также стандартные морфометрические характеристики *aB*, *aM* и *B-M* (см. табл. 1). Первые два признака отличаются от индексов *aB/ri* и *aM/ri* тем, что при их расчете используется длина головы, в которую входят также глазница и заглазничный отдел. Очевидно поэтому, хотя в целом характер наследования этих признаков у реципрокных гибридов сходен с таковым для указанных индексов (матроклиния у гибридов СБ и патроклиния — у БС), доминирование состояния севрюги по ним выражено менее четко. Следует

отметить, что ранее патроклиния по морфометрическим признакам, характеризующим положение усиков и рта, была выявлена и для сеголеток гибрида БС (Крылова, 1980).

3. Признаки, по которым средние значения реципрокных гибридов занимают промежуточное положение между значениями родительских видов с существенным сдвигом в сторону одного из них — севрюги. Сюда относятся, прежде всего, краниологические индексы *w/ri* и *mw/w* и морфометрический признак *mw*, которые отражают ширину рта и ширину передней части головы. По этим признакам реципрокные гибриды достоверно отличаются друг от друга (с хиатусом или слабым перекрыванием) и от обоих родительских видов, при этом гибриды СБ демонстрируют матроклинию, а гибриды БС — патроклинию с хорошо выраженным хиатусом от материнского вида (табл. 1–3). Патроклиния по ширине рта и ширине рыла ранее была выявлена и для сеголеток гибрида БС (Крылова, 1980). К этой же группе следует отнести и признак *ID*, по которому гибриды СБ достоверно не отличаются от материнского вида, а гибриды БС демонстрируют патроклинию (выявлена также Крыловой (1980) для сеголеток), хотя величина отличий от материнского вида примерно одного уровня с отличиями от отцовского (CD соответственно 1.07 и 1.57). В целом эти признаки сходны с признаками второй группы и, по-видимому, отличаются только меньшим относительным числом доминантных аллелей у севрюги.

4. Признаки, по которым средние значения реципрокных гибридов занимают промежуточное положение между значениями родительских видов, существенно отличаясь (в отдельных случаях наблюдается хиатус) от обоих. К этой группе следует отнести признаки, отражающие относительную длину усиков: *lb*, *lb1* и *lb/aB* (табл. 1, 2). По всем этим признакам гибриды СБ демонстрируют матроклинию, хотя их отличия от материнского вида достигают значительной величины и сопоставимы с отличиями от отцовского вида (CD соответственно 2.06, 3.33, 2.21 и 1.97, 1.45, 5.33). В то же время у гибридов БС абсолютные значения гибридных индексов крайне малы и в случае длины усиков (*lb* и *lb1*) свидетельствуют о сдвиге в сторону отцовского вида (сходные результаты получены Крыловой (1980) для сеголеток), а для *lb/aB* — в сторону материнского (табл. 3), при этом уровень их отличий от отцовского и материнского видов также сходный (CD соответственно 1.92, 3.48, 3.89 и 1.29, 1.11, 3.38). На основании этих данных можно, с одной стороны, полагать, что в данном случае имеет место неполное доминирование или кодоминирование, в результате чего у гибридов наследуется промежуточное состояние признака. С другой стороны, промежуточный характер проявления морфологических признаков у гибридов может быть результатом

эпистаза, когда доминантный аллель одной пары генов подавляет проявление доминантного аллеля другой пары. Такие же предположения можно сделать и по характеру наследования числа жучек бокового ряда: по этому признаку смещение средних значений в сторону материнского вида выявлено только для гибридов СБ, тогда как средние значения изученных 3-летних гибридов БС занимают промежуточное положение по отношению к родительским видам (табл. 1, 3), а у исследованных Крыловой (1980) сеголеток этого гибрида наблюдался сдвиг в сторону материнского вида.

5. Ни к одной из перечисленных выше групп нельзя отнести признак *IA*, по которому средние значения реципрокных гибридов лежат за пределами средних родительских видов. Вряд ли в этом случае следует обсуждать явление гетерозиса, поскольку реципрокные гибриды уклоняются в разных направлениях и преимущество небольшого уменьшения или увеличения относительной длины анального плавника не ясно. Однако для объяснения наблюдаемых отличий гибридов от родительских видов вполне применимо одно из объяснений явления гетерозиса — комплементарное действие генов при повышенной гетерозиготности вследствие гибридизации (Катасонов, Гомельский, 1991). Следует отметить, что данный фактор, очевидно, в разной степени проявляется и при наследовании признаков, входящих в предыдущие 4 группы, обуславливая нечетко выраженное доминирование и материнский эффект.

Таким образом, патроклия, наблюдаемая в проявлении ряда морфологических признаков у вполне сформировавшихся 3-летних гибридов двух видов осетровых рыб, находит объяснение в соотношении доминантных и рецессивных аллелей у родительских видов. При этом представляет несомненный интерес, что во всех случаях доминантные аллели присутствуют у севрюги, тогда как в геноме белуги преобладают рецессивные аллели генов, детерминирующих морфологические характеристики, дифференцирующие родительские виды. Аналогично при гибридизации белуги с другими видами осетров не наследуется и один из ее основных диагностических признаков — образование свободной кожной складки над межжаберным промежутком (Николюкин, 1972; наши данные). Все это позволяет полагать, что морфологические характеристики белуги являются отклонениями от характеристик остальных осетров, обусловленными рецессивными мутациями.

Следует также подчеркнуть, что число морфологических признаков, по которым у вполне взрослых реципрокных гибридов наблюдается материнский эффект, в целом невелико. Все они относятся к параметрам головы, прежде всего, объему мозгового отдела черепа (высота головы и относительные размеры передней части и заглазничного отдела). По-видимому, наблюдаемый в

данном случае материнский эффект обусловлен тем, что информация о числе сегментов зародыша (в том числе и сегментация головного отдела), их расположении и полярности в значительной степени определяется материнским организмом в ходе оогенеза. Значительное число генов с материнским эффектом в дальнейшем экспрессируются в течение зародышевого развития и детерминируют последующую морфологическую дифференцировку каждого сегмента (Рэфф, Кофмен, 1986). Соответственно это откладывает отпечаток на конечное формирование структур, связанных с рассматриваемыми параметрами. Пролонгированный характер матроклии по указанным параметрам головы согласуется с отмеченной для осетровых рыб длительностью сохранения материнского эффекта по характеристикам, связанным с функциональной активностью нервной системы в онтогенезе (Пономаренко, 1997). Как уже отмечалось ранее (Васильева и др., 2001), по-видимому, он в определенной степени обусловлен растянутым жизненным циклом осетровых.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность заместителю директора Всероссийского научно-исследовательского института пресноводного рыбного хозяйства (ВНИИПРХ, п. Рыбное Московской обл.) А.В. Рекубратскому за помощь в обработке материала на Адыгейском осетровом рыбобродном заводе.

Настоящая работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00219) и гранта Президента РФ для поддержки ведущих научных школ № 2210.2008.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Васильев В.П., Васильева Е.Д., Шедько С.В., Новомодный Г.В. 2008. Кариотипы калуги, *Huso dauricus*, и сахалинского осетра, *Acipenser mikadoi* (Acipenseridae, Pisces) // Биоразнообразие и динамика генофондов. Мат-лы отчет. конф. Москва, РАН. С. 19—21.
- Васильев В.П., Васильева Е.Д., Шедько С.В., Новомодный Г.В. 2009. Уровень пloidности 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.
- Веригин Б.В., Макеева А.П. 1972. Гибридизация карпа с пестрым толстолобиком // Генетика. Т. 8. № 7. С. 55—64.
- Катасонов В.Я., Гомельский Б.И. 1991. Селекция рыб с основами генетики. М.: ВО Агропромиздат, 209 с.

- Кирпичников В.С. 1987. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 520 с.
- 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.
- Николюкин Н.И. 1972. Отдаленная гибридизация осетровых и костистых рыб. М.: Пищ. пром-сть, 335 с.
- Пономаренко В.В. 1997. О закономерностях наследования по материнской линии особенностей поведения осетровых // Тез. докл. 1-го конгр. ихтиологов России. Астрахань, сентябрь, 1997. С. 362.
- Рэфф Р., Кофмен Т. 1986. Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир, 404 с.
- Bauer H., Lele Z., Rauch G.J. et al. 2001. The type I serine/threonine kinase receptor Alk8/Lost-a-fin is required for Bmp2b/7 signal transduction during dorsoventral patterning of the zebrafish embryo // Development. V. 128. P. 849–858.
- Blanc J.M., Vallée F., Maunas P., Fouriot J.-P. 2005. Maternal variation in juvenile survival and growth of triploid hybrids between female rainbow trout and male brown trout and brook charr // Aquacult. Res. V. 36. № 2. P. 120–129.
- Butts I.A.E., Litvak M.K. 2007. Stock and parental effects on embryonic and early larval development of winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* (Walbaum) // J. Fish Biol. V. 70. № 4. P. 1070–1087.
- Eilertsen E.M., Bårdsen B.-J., Liljedal S. et al. 2009. Experimental evidence for paternal effects on offspring growth rate in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) // Proc. Biol. Sci. V. 276. № 1654. P. 129–136.
- Evans J.P., Geffen A.J. 1998. Male characteristics, sperm traits, and reproductive success in winter-spawning Celtic Sea Atlantic herring, *Clupea harengus* // Mar. Biol. V. 132. P. 179–186.
- Gilbert S. 2003. Developmental biology. 7-th edit. Sinauer Associates. Online Issue. <http://DevBio.com>.
- Hammerschmid M., Kramer C., Nowak M. et al. 2003. Loss of maternal Smad5 in zebrafish embryos affects patterning and morphogenesis of optic primordial // Dev. Dyn. V. 227. P. 128–133.
- Herbinger C.M., Doyle R.W., Pitman E.R. et al. 1995. DNA fingerprint-based analysis of paternal and maternal effects on offspring growth and survival in communally reared rainbow trout // Aquaculture V. 137. P. 245–256.
- Holčík J., Bănărescu P., Evans D. 1989. General introduction to fishes // The freshwater fishes of Europe. V. 1. Pt. 2. Holčík J. (ed.). Wiesbaden: AULA-Verlag. P. 18–147.
- Johnston S., Nusslein-Volhard C. 1992. The origin of pattern and polarity in the *Drosophila* embryo // Cell. V. 68. P. 201–219.
- Kishimoto Y., Koshida S., Furutani-Seiki M., Kondoh H. 2004. Zebrafish maternal-effect mutations causing cytokinesis defect without affecting mitosis or equatorial vasa deposition // Mechanisms of development. V. 121. P. 79–89.
- McAdam A.G., Boutin S., Réale D., Berteaux D. 2002. Maternal effects and the potential for evolution in a natural population of animals // Evolution. V. 56. № 4. P. 846–851.
- Nanassy L., Carrell D.T. 2008. Paternal effects on early embryogenesis // J. Exp. Clinical Assist. Reproduction. V. 5. <http://www.jexpclinassistreprod.com/content/5/1/2>.
- Odenthal J., Rossmagel K., Haffter P. et al. 1996. Mutations affecting xanthophore pigmentation in the zebrafish, *Danio rerio* // Development. V. 123. P. 391–398.
- Pirogovskii M.I., Sokolov L.I., Vasil'ev V.P. 1989. *Huso huso* (Linnaeus, 1758) // The freshwater fishes of Europe. V. 1. Pt. 2. Holčík J. (ed.). Wiesbaden: AULA-Verlag. P. 156–200.
- Qvarnström A., Price T.D. 2001. Maternal effects, paternal effects and sexual selection // Trends Ecol. Evol. V. 16. № 2. P. 95–100.
- Räsänen K., Kruuk L.E.B. 2007. Maternal effects and evolution at ecological time-scales // Funct. Ecol. V. 21. № 3. P. 408–421.
- Reinhold K. 2002. Maternal effects and the evolution of behavioral and morphological characters // J. Heredity. V. 93. P. 400–405.
- Rideout R.M., Trippel E.A., Litvak M.K. 2004. Paternal effects on haddock early life history traits // J. Fish Biol. V. 64. № 3. P. 695–701.
- Shikano T., Taniguchi N. 2005. Relationships between brood size and offspring body size in an ovoviviparous fish: maternal effects and genetic trade-off // J. Exp. Zool. A. V. 303. № 8. P. 635–642.
- Shubina T.A., Popova A.A., Vasil'ev V.P. 1989. *Acipenser stellatus* Pallas, 1771 // The freshwater fishes of Europe. V. 1. Pt. 2. Holčík J. (ed.). Wiesbaden: AULA-Verlag. P. 395–443.
- Sokolov L.I., Berdichevskii L.S. 1989. Acipenseridae Bonaparte, 1831 // The freshwater fishes of Europe. V. 1. Pt. 2. Holčík J. (ed.). Wiesbaden: AULA-Verlag. P. 150–153.
- Thorpe J.E., Morgan R.I.G. 1978. Parental influence on growth rate, smolting rate and survival in hatchery reared juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* // J. Fish Biol. V. 13. P. 549–556.
- 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. Carmona R., Domezain A., Garcia-Gallego M. et al. (eds.). 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. Ichthyology. V. 49. № 10. P. 861–867.
- Wolf J.B., Brodie E.D., Moore A.J. 1999. The role of maternal and paternal effects in the evolution of parental quality by sexual selection // J. Evol. Biol. V. 12. № 6. P. 1157–1167.
- Wolpert L., Beddington R., Brockes J. et al. 1998. Principles of development. London, N.-Y.: Current Biol. LTD, 484 p.
- Woodward B.D. 1987. Paternal effects on offspring traits in *Scaphiopus couchi* (Anura: Pelobatidae) // Oecologia. V. 73. P. 626–629.