

УДК 597.442.591.158.1

ХАРАКТЕР НАСЛЕДОВАНИЯ НЕКОТОРЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ГИБРИДОВ СИБИРСКОГО ОСЕТРА *ACIPENSER BAERII* И БЕЛУГИ *A. HUSO* (ACIPENSERIDAE) И ГИНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ОСОБЕЙ СИБИРСКОГО ОСЕТРА

© 2011 г. Е. Д. Васильева*, А. С. Грунина**

* Зоологический музей Московского государственного университета

** Институт биологии развития РАН – ИБР, Москва

E-mail: vas_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 11.11.2010 г.

Проведён сравнительный анализ ряда морфологических признаков у экспериментально полученных гибридов сибирского осетра *Acipenser baerii* и белуги *A. huso*, родительских видов и гиногенетического потомства сибирского осетра. Гиногенетические особи по всем признакам, дифференцирующим сибирского осетра и белугу, полностью сходны с сибирским осетром, что подтверждает их гиногенетическое происхождение. На основе полученных по гибридным особям данных обсуждается характер наследования анализируемых признаков у осетровых рыб и их изменчивость в постларвальном онтогенезе.

Ключевые слова: наследование количественных признаков, гибриды осетров, гиногенетическое потомство, матроклиния.

Настоящая работа продолжает исследования характера наследования морфологических признаков у осетровых рыб (Acipenseridae) на основе анализа экспериментально полученных гибридных особей и особенностей проявления отцовских и материнских состояний признаков на разных этапах постларвального онтогенеза в гиногенетических потомствах и у андрогенетических ядерно-цитоплазматических гибридов (Васильева и др., 2001, 2005, 2010а, 2010б). Выяснение характера наследования гибридами осетров разных морфологических признаков представляет несомненный интерес в плане идентификации гибридов в природе. В настоящее время это направление исследований стало особенно актуальным в условиях увеличения численности гибридов из-за искусственной гибридизации на осетровых заводах. Кроме того, выяснение наследования морфологических особенностей разных видов осетров и характера их проявления у гибридов и потомств с чисто материнской или отцовской наследственностью (индуцированные гино- или андрогенез) имеет большое значение для изучения эволюции и таксономии этих рыб и взаимодействия ядра и цитоплазмы в развитии.

Выдвинутая ранее гипотеза о возникновении полиплоидных видов осетров в результате гибридизации (Vasil'ev, 1999) в наши дни 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, выявленные с помощью современных генетических исследований (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; Артюхин, 2008). Поэтому анализ характера наследования морфологических признаков у гибридов осетровых очень важен для понимания причин морфологического сходства достаточно далёких в генетическом отношении видов. Первые интересные результаты в этом направлении были получены при изучении тройных гибридов русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii*, севрюги *A. stellatus* и белуги *A. huso*. Эти исследования показали, что благодаря эффектам матро- и патроклинии и разному сочетанию доминантных и рецессивных аллелей генов, определяющих полигенно детерминируемые “диагностические” признаки, гибридные особи могут приобретать разную степень сходства или отличий от родительских видов (Васильева и др., 2010а).

В настоящей работе приведены результаты сравнительного анализа морфологических признаков у гибридов сибирского осетра *A. baerii* и белуги, родительских видов и гиногенетических особей сибирского осетра. На основе полученных

данных обсуждается характер наследования анализируемых признаков у осетровых рыб.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Гибриды сибирского осетра и белуги были получены в исследовании по получению гиногенетического потомства сибирского осетра с использованием яйцеклеток, овулировавших *in vitro* (Грунина и др., 2010). В экспериментах использовали половые продукты от двух самок сибирского осетра и самца белуги, выращенных на Конаковском заводе товарного осетроводства (Тверская область). Опыты и последующее выращивание экспериментальной молоди проводили в Институте биологии развития РАН. Для индукции гиногенетического развития порции овулировавших ооцитов оплодотворяли генетически инактивированной спермой. Инактивацию спермиев осуществляли с помощью коротковолнового ультрафиолетового излучения. Для получения мейотического гиногенеза применяли тепловой шок. Подробное описание методики приведено в работе Груниной с соавторами (2010). Гибридное потомство сибирского осетра и белуги, полученное в результате оплодотворения зрелых яйцеклеток интактной спермой, служило в эксперименте контролем качества половых продуктов.

Для проверки гиногенетической или гибридной природы полученных потомств использовался анализ ядерной ДНК по трём микросателлитным локусам (*Afug41*, *AoxD165* и *AoxD161*), по которым ранее были выявлены различия аллельного состава у родительских особей (Henderson-Arzapalo, King, 2002; Zane et al., 2002; Welsh et al., 2003). Результаты микросателлитного анализа показали, что особи, полученные от обычного скрещивания родительских самок сибирского осетра и самца белуги, являются триплоидными гибридами и имеют по два материнских и одному отцовскому аллелю каждого локуса. Эти результаты согласуются с данными о плоидности сибирского осетра и белуги, являющихся соответственно тетраплоидным и диплоидным видами (Васильев, 1985). У особей, полученных в результате скрещиваний с использованием облучённой спермы и с применением теплового шока для блокирования второго деления мейоза, обнаружены исключительно материнские аллели исследуемых микросателлитных локусов, что подтверждает их гиногенетическое происхождение (Грунина и др., 2010).

Потомства, полученные в данном исследовании, выращивали на протяжении 15 мес. По окончании выращивания всех рыб использовали для морфологических исследований; были использованы также особи общей длиной тела (*TL*) более 10 см, погибшие в процессе выращивания. Все материалы инвентаризированы и хранятся в

коллекции Зоологического музея МГУ (ЗММГУ) под номерами Р-22488 (гибриды) и Р-22489 (гиногенетическое потомство).

В качестве сравнительного материала по родительским видам использовали выборки близких по размеру особей из коллекции ЗММГУ: белуга из естественных водоёмов (Р-7985, 1 экз.; Р-8189, 2 экз.; Р-12988, 1 экз.) и из ранее проводившихся экспериментов (Р-21233, 3 экз.), сибирский осётр из экспериментов (Р-21914, 3 экз.) и из естественных водоёмов (Р-1479, 2 экз.; Р-1484, 2 экз.; Р-3312, 12 экз.; Р-22289, 5 экз.). Общее количество материала представлено в табл. 1, 2.

У всех рыб исследовали морфологические признаки, по которым, согласно нашим собственным и литературным данным, различаются родительские виды.

1. Признаки, служившие ранее основанием для дифференциации родов *Huso* и *Acipenser*: форма рта (у белуги — очень большой и полулунный, у сибирского осетра — 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 сибирского, — приращены к межжаберному промежутку) (Берг, 1948; Sokolov, Berdichevskii, 1989).

2. Из морфометрических признаков, обычно используемых в исследованиях осетровых (Holčík, 1989), и краниологических характеристик (Vasil'eva, 1999, 2009) анализировались лишь те, по которым ранее были выявлены различия между родительскими видами (Vasil'eva, 1999, 2009), или признаки, показавшиеся перспективными для различения этих видов при предварительном анализе материала. В % *TL*: длина грудного плавника (*lP*) и длина головы (*c*); в % *c*: длина рыла (*ao*), расстояние от вершины рострума до заднего угла *infraorbitale accessorium* (*ri*), расстояние от конца рыла до усиков (*aB*), ширина нижней части головы на уровне усиков (*wB*), ширина дермокрания на уровне заднего угла *infraorbitale accessorium* (*wri*), ширина рта (*wm*), протяжённость разрыва на нижней губе (*labl*), наибольшая ширина нижней губы (*labh*). Рассчитывались также индексы по перечисленным промерам головы в % *ri*, *wri* или *wm*.

3. Из меристических признаков оценивали лишь число лучей спинного плавника (*Du*). По данным Берга (1948), по этому признаку между родительскими видами наблюдается хиатус (62–73 луча у белуги и 38–52 — у сибирского осетра); согласно последней сводке (Holčík, 1989), хиатус у осетровых отсутствует (соответственно 48–81 и 30–56 лучей), однако данный признак является единственным, по которому оба вида различают-

Таблица 1. Некоторые морфометрические характеристики гиногенетического сибирского осетра *Acipenser baerii*, гибридов сибирского осетра и белуги *A. huso* и родительских видов при длине тела (*TL*) не менее 200 мм

Признаки	<i>A. baerii</i> (<i>n</i> = 23)	Гиногенетический <i>A. baerii</i> (<i>n</i> = 23)	Гибрид <i>A. baerii</i> × <i>A. huso</i> (<i>n</i> = 10)	<i>A. huso</i> (<i>n</i> = 3)
<i>TL</i> , мм	$\frac{216-400}{330}$	$\frac{200-398^*}{303.3}$	$\frac{311-437}{388.8}$	$\frac{367-430}{409}$
<i>Du</i>	$\frac{34-56}{44.4 \pm 1.03}$	$\frac{32-42^*}{38.6 \pm 0.59}$	$\frac{40-50}{44.8 \pm 1.03}$	$\frac{56-63}{59.0}$
	В % <i>TL</i>			
<i>lP</i>	$\frac{11.8-16.3}{14.5 \pm 0.21}$	$\frac{12.9-19.1^*}{15.2 \pm 0.28}$	$\frac{14.3-15.7}{14.9 \pm 0.16}$	$\frac{13.6-16.4}{15.1}$
<i>c</i>	$\frac{20.8-25.1}{23.4 \pm 0.32}$	$\frac{20.5-27.1^*}{23.8 \pm 0.39}$	$\frac{22.7-25.3}{24.4 \pm 0.26}$	$\frac{21.8-23.3}{22.7}$
	В % <i>c</i>			
<i>ao</i>	$\frac{45.3-59.1}{52.4 \pm 0.8}$	$\frac{43.0-56.4}{49.4 \pm 0.85}$	$\frac{49.0-55.2}{52.2 \pm 0.68}$	$\frac{44.3-47.1}{46.0}$
<i>ri</i>	$\frac{60.0-75.0}{66.4 \pm 0.76}$	$\frac{58.6-71.6}{64.5 \pm 0.80}$	$\frac{64.0-70.3}{66.7 \pm 0.70}$	$\frac{57.0-62.9}{59.5}$
<i>aB</i>	$\frac{25.1-41.6}{33.9 \pm 1.07}$	$\frac{25.6-37.9}{31.8 \pm 0.87}$	$\frac{33.0-40.6}{36.3 \pm 0.71}$	$\frac{24.2-27.5}{25.8}$
<i>wB</i>	$\frac{22.6-30.8}{26.1 \pm 0.49}$	$\frac{22.8-35.4}{29.3 \pm 0.81}$	$\frac{20.1-28.0}{24.0 \pm 0.77}$	$\frac{19.7-24.2}{22.1}$
<i>wri</i>	$\frac{29.0-47.2}{39.1 \pm 0.93}$	$\frac{35.6-50.1}{41.0 \pm 0.72}$	$\frac{35.4-39.8}{36.7 \pm 0.54}$	$\frac{37.5-46.2}{41.2}$
<i>wm</i>	$\frac{22.7-33.8}{28.1 \pm 0.63}$	$\frac{23.2-34.0}{28.0 \pm 0.65}$	$\frac{26.9-33.0}{29.0 \pm 0.57}$	$\frac{36.3-41.7}{39.9}$
<i>labl</i>	$\frac{2.6-8.4^*}{5.2 \pm 0.30}$	$\frac{1.8-9.4}{5.9 \pm 0.49}$	$\frac{4.3-7.9}{6.1 \pm 0.40}$	$\frac{12.8-17.4}{14.7}$
<i>labh</i>	$\frac{2.7-5.9^*}{4.2 \pm 0.25}$	$\frac{2.9-6.0}{4.4 \pm 0.19}$	$\frac{2.4-4.3}{3.3 \pm 0.21}$	$\frac{2.2-2.5}{2.3}$
<i>ao/ri</i>	$\frac{72.3-86.2}{78.9 \pm 0.80}$	$\frac{71.1-81.4}{76.5 \pm 0.55}$	$\frac{76.0-80.5}{78.2 \pm 0.47}$	$\frac{74.9-81.6}{77.4}$
<i>aB/ri</i>	$\frac{39.5-60.0}{50.8 \pm 1.19}$	$\frac{40.3-54.6}{49.2 \pm 0.86}$	$\frac{51.5-58.6}{54.3 \pm 0.68}$	$\frac{41.0-48.3}{43.5}$
<i>wm/wri</i>	$\frac{60.9-85.6}{72.1 \pm 1.06}$	$\frac{61.6-74.5}{68.0 \pm 0.73}$	$\frac{72.3-83.3}{79.2 \pm 1.14}$	$\frac{90.2-104.6}{97.2}$
<i>labl/wm</i>	$\frac{8.8-26.1^*}{18.9 \pm 1.02}$	$\frac{7.6-32.4}{20.6 \pm 1.49}$	$\frac{15.7-25.2}{20.9 \pm 1.13}$	$\frac{30.8-41.7}{37.0}$
<i>labh/wm</i>	$\frac{9.2-20.3^*}{14.9 \pm 0.77}$	$\frac{11.3-25.7}{16.1 \pm 0.80}$	$\frac{8.3-15.7}{11.2 \pm 0.68}$	$\frac{5.4-6.1}{5.8}$

Примечания. Над чертой — пределы варьирования показателя, под чертой — его среднее значение и ошибка; *n* — число экземпляров; **n* = 22. Обозначения признаков: *TL* — общая длина тела, *Du* — число лучей спинного плавника, *lP* — длина грудного плавника, *c* — длина головы, *ao* — длина рыла, *ri* — расстояние от вершины рострума до заднего угла infraorbitale accessorium, *aB* — расстояние от конца рыла до усиков, *wB* — ширина нижней части головы на уровне усиков, *wri* — ширина дермокрания на уровне заднего угла infraorbitale accessorium, *wm* — ширина рта, *labl* — протяжённость разрыва на нижней губе, *labh* — наибольшая ширина нижней губы.

ся с небольшим перекрытием диапазонов изменчивости. Здесь следует отметить, что в цитируемой сводке (Hoľčík, 1989. Р. 15) приводимые для всех осетровых рыб характеристики *Du* и *Au* в перечне обозначений приводятся как число неветвистых лучей соответственно спинного и анального плавников. На самом деле эти обозначения

относятся к общему числу лучей в плавниках, как это дано Бергом (1948) с обозначениями *D* и *A*. У изученных в настоящей работе особей белуги и сибирского осетра число неветвистых лучей в спинном плавнике варьировало в диапазонах соответственно 8–9 и 6–10 (включая 1-й луч с расширенным основанием в виде небольшой жучки).

Таблица 2. Некоторые морфометрические характеристики гиногенетического сибирского осетра *Acipenser baerii*, гибридов сибирского осетра и белуги *A. huso* и родительских видов при длине тела (*TL*) менее 200 мм

Признаки	<i>A. baerii</i> (<i>n</i> = 1)	Гиногенетический <i>A. baerii</i> (<i>n</i> = 10)	Гибрид <i>A. baerii</i> × <i>A. huso</i> (<i>n</i> = 10)	<i>A. huso</i> (<i>n</i> = 3)
<i>TL</i> , мм	190	$\frac{108-197^{**}}{144.0}$	$\frac{123-170^{**}}{144.4}$	$\frac{125-192}{165}$
<i>Du</i>	43	$\frac{37-45^*}{45 \pm 1.10}$	$\frac{6-50^*}{45.1 \pm 1.36}$	$\frac{63-77}{68.8}$
В % <i>TL</i>				
<i>lP</i>	16.3	$\frac{15.4-18.5^{**}}{16.8 \pm 0.36}$	$\frac{15.3-18.5^{**}}{16.8 \pm 0.41}$	$\frac{11.9-12.8}{12.4}$
<i>c</i>	25.6	$\frac{25.9-28.5^{**}}{27.4 \pm 0.36}$	$\frac{25.9-30.9^{**}}{29.3 \pm 0.63}$	$\frac{25.2-25.8}{25.4}$
В % <i>c</i>				
<i>ao</i>	49.4	$\frac{48.4-54.5}{51.8 \pm 0.60}$	$\frac{46.7-55.0}{50.1 \pm 0.66}$	$\frac{41.3-48.7}{46.7}$
<i>ri</i>	68.3	$\frac{67.1-77.2}{70.5 \pm 0.87}$	$\frac{61.2-68.6}{66.1 \pm 0.80}$	$\frac{52.7-64.5}{58.4}$
<i>aB</i>	30.9	$\frac{31.2-34.8}{32.4 \pm 0.37}$	$\frac{26.4-36.2}{30.8 \pm 0.98}$	$\frac{20.6-27.9}{24.8}$
<i>wB</i>	24.7	$\frac{23.7-40.4}{31.7 \pm 1.43}$	$\frac{23.7-31.7}{28.0 \pm 0.75}$	$\frac{21.8-34.9}{25.6}$
<i>wri</i>	41.0	$\frac{33.4-48.7}{42.6 \pm 1.48}$	$\frac{35.2-45.5}{40.4 \pm 1.02}$	$\frac{41.4-50.8}{44.5}$
<i>wm</i>	32.1	$\frac{27.8-32.1}{30.0 \pm 0.54}$	$\frac{28.9-33.7}{30.9 \pm 0.56}$	$\frac{37.5-46.7}{40.9}$
<i>labl</i>	8.0	$\frac{4.3-11.4^*}{7.9 \pm 0.88}$	$\frac{7.0-9.7}{8.2 \pm 0.23}$	$\frac{15.4-22.9}{18.1}$
<i>labh</i>	3.9	$\frac{2.6-5.0^*}{4.1 \pm 0.26}$	$\frac{2.6-5.3}{4.3 \pm 0.25}$	$\frac{2.2-4.0}{3.2}$
<i>ao/ri</i>	72.3	$\frac{69.0-78.3}{73.5 \pm 0.83}$	$\frac{72.7-79.6}{75.8 \pm 0.72}$	$\frac{75.4-84.2}{80.1}$
<i>aB/ri</i>	45.2	$\frac{42.9-49.0}{46.0 \pm 0.63}$	$\frac{42.6-52.8}{46.6 \pm 1.08}$	$\frac{39.2-44.0}{42.3}$
<i>wm/wri</i>	78.4	$\frac{65.7-85.5}{71.0 \pm 1.92}$	$\frac{71.4-87.1}{76.8 \pm 1.64}$	$\frac{85.9-98.5}{91.8}$
<i>labl/wm</i>	25.0	$\frac{14.4-37.9^*}{26.1 \pm 2.75}$	$\frac{23.4-33.6}{26.5 \pm 0.94}$	$\frac{40.1-49.0}{44.0}$
<i>labh/wm</i>	12.2	$\frac{9.2-17.9^*}{13.7 \pm 0.88}$	$\frac{7.7-17.9}{13.8 \pm 0.88}$	$\frac{5.5-10.5}{8.0}$

Примечание: * *n* = 9, ** *n* = 8; ост. обозначения см. в табл. 1.

У мелких особей во многих случаях дифференцировать ветвистые и неветвистые лучи было невозможно, поскольку считать лучи приходилось у их основания. Поэтому в настоящей работе приводится общее число лучей в спинном плавнике, как это и принято для осетровых рыб.

4. Среди качественных видовых характеристик анализировали форму жаберных тычинок и форму усиков. Согласно литературным данным, жаберные тычинки у сибирского осетра утолщённые, веерообразные, “каждая с тремя двойными рожками” (Берг, 1948. С. 87), у белуги — простые конические или палочковидные (Берг, 1948; Pirogovskii et al., 1989; Sokolov, Vasil'ev, 1989; Vasil'eva, 1999). Усики у сибирского осетра в разрезе цилиндрические, гладкие или слабо бахромчатые, у белуги — сплющены с боков, с листовидным придатком (Берг, 1948). Помимо этих признаков анализировали также общую форму передней части головы (до рта) при виде снизу и форму нижней губы, обнаруживающих изменчивость на изученном материале.

Для выяснения влияния размерной изменчивости на изученные морфологические признаки материал был разбит на две размерные группы: TL не менее 200 и менее 200 мм. Для статистического анализа морфометрических характеристик гибридов и родительских видов использовали стандартные унивариантные методы ($M \pm m$, t_{st}). Величину различий между всеми анализируемыми выборками оценивали на основе значений коэффициента различий (CD), а степень сходства гибридов и гиногенетического потомства с родительскими видами — на основе значений гибридного индекса (HI), определённого 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

Форма рта и характер приращения жаберных перепонки. Форма рта у всех гиногенетических особей сибирского осетра полностью соответствует таковой у осетров — рот поперечный. Среди гибридов сибирский осетр $\times$ белуга (СБ) встречаются особи как с более или менее поперечным ртом, так и с более или менее полулунным, при этом примерно в равном отношении как среди мелких рыб, так и среди более крупных (соответственно 50 и 60% особей с полулунным ртом). Жаберные перепонки у гиногенетических осетров прираще-

ны к межжаберному промежутку, однако у части рыб образуют более или менее развитую набегающую складочку над межжаберным промежутком: 40.0% мелких и 41.7% более крупных особей; среди изученных особей сибирского осетра из музейных коллекций TL более 200 мм экземпляры с аналогичной складкой над межжаберным промежутком составляют 60.9%. У гибридов СБ в большинстве случаев жаберные перепонки также образуют лишь небольшую набегающую складку над межжаберным промежутком, как у сибирского осетра и гиногенетических особей (60% мелких и 80% крупных рыб). Однако у двух особей TL менее 200 мм и у одного крупного гибрида (TL 425 мм) жаберные перепонки, как у белуги, соединяются с межжаберным промежутком каждой складкой со своей внутренней стороны, тогда как наружные их части разрастаются в каудальном направлении и срастаются друг с другом, образуя свободную складку над межжаберным промежутком (подробный анализ данного признака у осетровых рыб с иллюстрациями был дан ранее (Vasil'eva et al., 2009). У 20% мелких гибридов СБ никакой складки над межжаберным промежутком не обнаружено.

Морфометрические признаки и число лучей в спинном плавнике. Попарное сравнение выборок сходных по размерам гиногенетических особей сибирского осетра, гибридов СБ и родительских видов выявило, что диагностическое значение для разделения родительских видов имеют лишь число лучей в спинном плавнике (Du) и шесть индексов (w_m , $labl$, $labh$, w_m/wri , $labl/w_m$, $labh/w_m$). По всем из них, кроме $labh$, между сравниваемыми выборками родительских видов наблюдается хиатус, а по $labh$ небольшое перекрывание наблюдается только для мелких рыб (табл. 1, 2). По пяти другим изученным индексам (ao , ri , aB , wB , aB/ri) различия между выборками родительских видов достоверны, но диапазоны изменчивости обнаруживают значительное перекрывание, хотя средние выборочные значения лежат вне диапазонов изменчивости неконспецифичных выборок. Остальные характеристики для дифференциации выборок родительских видов абсолютно не пригодны из-за практически полного перекрывания диапазонов изменчивости (хотя по средним значениям IP среди мелких рыб от всех остальных отличаются три изученных экземпляра белуги), поэтому они исключены из дальнейшего анализа. Гиногенетические особи сибирского осетра TL более 200 мм достоверно отличаются от близких по размерам особей сибирского осетра всего по четырём из 11 включённых в дальнейший анализ характеристик: Du , ao , wB и w_m/wri . Эти различия невелики ($CD < 1.28$), при этом гиногенетические особи в большинстве случаев отличаются от белуги в ещё большей степени, чем выборка собственно сибирского осетра. Только по признаку ao

Таблица 3. Гибридные индексы (*HI*), рассчитанные для гибридов сибирского осетра *Acipenser baerii* и белуги *A. huso* и гиногенетического сибирского осетра по потомствам разноразмерных особей для разных морфометрических характеристик

Признаки	Гибрид <i>A. baerii</i> × <i>A. huso</i>		Гиногенетический <i>A. baerii</i>	
	<i>TL</i> > 200 мм	<i>TL</i> < 200 мм	<i>TL</i> ≥ 200 мм	<i>TL</i> < 200 мм
<i>Du</i>	–94.5	–83.7	–179.5	–119.4
<i>ao</i>	–37.5	–151.9	–6.3	–277.8
<i>ri</i>	–187.0	–55.6	–44.9	–144.4
<i>aB</i>	–159.3	–96.7	–48.2	–149.2
<i>wB</i>	5.0	633.3	–260.0	1455.6
<i>wm</i>	–84.8	–127.3	–101.7	–147.7
<i>labl</i>	–81.1	–96.0	–85.3	–102.0
<i>labh</i>	–5.3	–214.3	–121.1	–157.1
<i>aB/ri</i>	–195.9	–196.6	–56.2	–155.2
<i>wm/wri</i>	–45.0	–123.9	–132.7	–210.5
<i>labl/wm</i>	–77.9	–84.2	–81.2	–88.4
<i>labh/wm</i>	–18.7	–172.7	–126.4	–171.4

Примечание: обозначения признаков см. в табл. 1.

среднее значение гиногенетических осетров чуть смещено в сторону значения в выборке белуги. По всем семи основным диагностическим признакам (*Du*, *wm*, *labl*, *labh*, *wm/wri*, *labl/wm*, *labh/wm*) между гиногенетическими особями и белугой выражен hiatus как у более крупных, так и у мелких рыб (табл. 1, 2). Рассчитанные для морфометрических характеристик гибридные индексы демонстрируют полное сходство гиногенетических особей с их материнским видом — сибирским осетром. Только по одному признаку (*wB*) гибридный индекс, полученный для мелких рыб, имеет положительное значение, свидетельствующее о большем сходстве с “отцовским видом” — белугой (табл. 3). Однако при расчётах гибридных индексов мелких рыб использовали данные по единственному экземпляру сибирского осетра, значение которого по признаку *wB* соответствовало крайним минимальным значениям диапазона, характерного для выборки сибирского осетра (табл. 1, 2).

Гибриды СБ с *TL* более 200 мм достоверно отличаются от близких по размерам особей материнского вида большими значениями *aB/ri*, *wm/wri* и меньшими значениями *wB*, *labh*, *labh/wm*, а от гиногенетических особей сибирского осетра — большими средними значениями *ao*, *ri*, *aB*, *aB/ri*, *wm/wri* (*CD* = 1.55), *Du* и меньшими значениями *wB*, *labh*, *labh/wm*. Гибриды СБ с *TL* менее 200 мм достоверно отличаются от близких по размерам гиногенетических особей сибирского осетра большими средними значениями *wm/wri*, *Du* и меньшими значениями *ri*, *wB*. В большинстве случаев средние значения гибридов по перечис-

ленным характеристикам занимают промежуточное положение между средними в выборках белуги и сибирского осетра или гиногенетических особей, прежде всего, это относится к двум диагностическим характеристикам: *Du* и *wm/wri*. По другим диагностическим признакам *labh* и *labh/wm* промежуточное положение гибридов наблюдается только у более крупных рыб, а по признакам *wm*, *labl* и *labl/wm* гибриды СБ достоверно не отличаются от материнского вида и гиногенетических особей (табл. 1, 2). Рассчитанные гибридные индексы показывают, что по большинству характеристик гибриды СБ даже в случае промежуточных средневыворочных значений более сходны с материнским видом. Сходство с отцовским видом наблюдается только по индексу *wB* (табл. 3).

Форма нижней губы, усиков, жаберных тычинок и нижней стороны головы. У сибирского осетра нижняя губа посередине прервана на относительно небольшом участке (величина разрыва менее 1/3 ширины рта); на концах каждой половины губы хорошо выражены кожные расширения в виде “подушечек”, покрытые многочисленными достаточно крупными бугорками (папиллами) и складками; на усиках имеются мелкие бугорки-папиллы, более крупные из них образуют продольные ряды вдоль внутреннего и наружного краёв усика, у многих изученных особей папиллы заметны только в упомянутых рядах, у других — только на концах усиков. При этом у рыб, выращенных в искусственных условиях, папиллы на губах и усиках выражены слабее, чем у одноразмерных рыб из природных популяций. Жаберные тычинки у крупных рыб (*TL* более 300 мм) вееро-

образные, среди особей с меньшей длиной тела отмечаются экземпляры с веерообразными тычинками и с тычинками, расширенными у основания, но без дополнительных “рожек”. Передняя часть головы снизу у большинства особей (75%) более или менее куполообразной формы, реже — треугольная.

У белуги нижняя губа прервана посередине на значительном участке (как правило, более 1/3 ширины рта), концы каждой половины губы сужаются к месту разрыва (иногда губы имеют более или менее одинаковую ширину на всём протяжении), очень мелкие папиллы покрывают всю поверхность губ, складки и высокие бугорки отсутствуют (у большинства особей, хранящихся в коллекции, мелкие папиллы на губах не заметны). Усики состоят из двух частей: средней в виде жгутика и идущей от него с внутренней стороны тонкой кожной складки (иногда с неровным краем), на которой у хорошо сохранившихся мелких экземпляров можно рассмотреть многочисленные, очень мелкие папиллы; у крупных особей имеется кожная складка и с наружной стороны усика, но она выражена очень слабо. Из-за наличия тонких кожных складок усики белуги выглядят сильно уплощёнными с боков. Жаберные тычинки палочковидные или слабо конические, лишены расширенных оснований; передняя часть головы снизу у всех особей имеет треугольную форму.

У гиногенетических особей строение нижней губы и усиков такое же, как и у сибирского осетра; на усиках слабее развиты папиллы. Жаберные тычинки у крупных рыб *TL* более 200 мм обычно (74%) с сильно расширенным основанием, настоящие веерообразные тычинки встречаются только среди самых крупных особей; у рыб *TL* менее 200 мм жаберные тычинки конической формы. Передняя часть головы снизу, как правило (88.2%), куполообразной формы, особи с более или менее треугольной формой головы редки как среди крупных, так и мелких рыб.

У гибридов СБ форма нижней губы и усиков — как у осетра, папиллы на усиках слабо выражены; жаберные тычинки конической формы; передняя часть головы у крупных рыб обычно треугольной формы (80%), у мелких — куполообразной (80%).

ОБСУЖДЕНИЕ

Гиногенетические особи сибирского осетра по всем морфологическим признакам, дифференцирующим сибирского осетра и белугу, полностью сходны с сибирским осетром и не обнаруживают никакого сходства (или даже промежуточного состояния) с белугой, сперма которой использовалась для получения гиногенетического потомства. Таким образом, данные морфологического анализа определённо свидетельствуют в пользу

успешности генетической инактивации спермиев и гиногенетической природы экспериментальных рыб, ранее подтверждённых с помощью генетического анализа (Грунина и др., 2010).

В гибридном потомстве сибирского осетра и белуги наблюдается расщепление по форме рта и характеру соединения жаберных перепонки и межжаберного промежутка. Характер изменчивости формы рта у гибридов — наличие рыб с поперечным ртом, полулунным и промежуточными вариантами, близких к тому или другому типу, — предполагает полигенное наследование признака при неполном доминировании. Об этом свидетельствуют и данные о наличии рта “несколько полулунной формы” у гибрида белуги и русского осетра (Николюкин, 1972).

Ранее на основании данных по гибридам белуги и русского осетра и белуги и севрюги (Николюкин, 1972; Васильева и др., 2005) отмечалось, что при гибридизации белуги с другими видами осетров не наследуется один из её основных диагностических признаков — образование свободной кожной складки над межжаберным промежутком (Васильева и др., 2010). Однако, как следует из данных настоящей работы, характерный для белуги способ соединения жаберных перепонки с межжаберным промежутком наследуется и отдельными гибридами белуги и сибирского осетра первого поколения, что может иметь место при моногенном наследовании признака, рецессивности аллеля белуги и гетерозиготности у тетраплоидного сибирского осетра. В этом случае можно предположить, что использованные в экспериментах самки сибирского осетра имели генотип *AAaa*, а самец белуги — *aa*. Соответственно в первом поколении соотношение рецессивного фенотипа белуги и фенотипа осетра будет 1 : 3. Наблюдаемые в выборке гибридов частоты двух фенотипов (3 : 17) достоверно не отличаются от этого соотношения ($\chi^2 = 1.07$, $v = 1$). В то же время сросшиеся между собой жаберные перепонки, образующие складку над межжаберным промежутком, указываются для всех реципрокных гибридов стерляди *A. ruthenus* и калуги *A. dauricus* (Скирин, Свирский, 2008). В этой связи можно полагать, что для гена, определяющего рассматриваемый признак, характерно наличие множественных аллелей. При этом очень похожие фенотипы калуги и белуги определяются разными мутантными аллелями, вступающими в разные доминантно-рецессивные отношения с аллелями данного гена у стерляди и сибирского осетра, как это имеет место у дрозофилы для аллелей гена *vermilion* и *white* (Жимулев, 2003). В пользу такого заключения свидетельствуют данные Николюкина (1972), отмечавшего, что складка над межжаберным промежутком, но не столь глубокая, как у белуги, отмечается у тройных гибридов белуги,

стерляди и севрюги, но отсутствует у тройного гибрида русского осетра, белуги и стерляди.

По большинству остальных качественных и морфометрических характеристик, дифференцирующих сибирского осетра и белугу, их гибриды либо занимают промежуточное положение по отношению к родительским видам (с большим сдвигом в сторону сибирского осетра), либо обнаруживают сходство с сибирским осетром. Это согласуется с ранее сделанным заключением о том, что многие морфологические характеристики белуги являются отклонениями от характеристик остальных осетров, обусловленными рецессивными мутациями (Васильева и др., 2010б). К числу рецессивных признаков сибирского осетра относится форма жаберных тычинок, что уже отмечалось ранее на основе сравнительного анализа гибридов сибирского и русского осетров (Васильева и др., 2010а). Что касается других морфологических особенностей данного вида, то сравнение с белугой не позволяет выявить рецессивность каких-либо других признаков. В этой связи остаётся неясным, что имели в виду Хассанзаде с соавторами (Hassanzadeh et al., 2009), указывая на “рецессивный фенотип” сибирского осетра при представлении данных по его гибриду с шипом *A. nudiventris*. Возможно, это относилось к относительным размерам первой спинной жучки, увеличенной у шипа по сравнению с остальными жучками спинного ряда.

Согласно полученным данным, ряд морфологических характеристик осетров формируется в ходе постларвального онтогенеза. Прежде всего, это относится к форме жаберных тычинок, которые приобретают характерную для сибирского осетра веерообразную форму при *TL* более 200 мм или даже позже. Сравнительный анализ особей из природных популяций и рыб, выращенных в лабораторных условиях, демонстрирует задержку развития признака у последних, что может быть обусловлено воздействием тех или иных абиотических факторов, влияющих на индивидуальное развитие, и различных в естественных водоёмах и при искусственном выращивании (например, температурный режим, питание и проч.). Ранее изменение формы жаберных тычинок в процессе развития указывалось и для других видов осетров, например *A. oxyrinchus* (Vasil'eva, 1999). У молоди сибирского осетра, как уже отмечалось и для других видов (Vasil'eva et al., 2009), жаберные перепонки в месте приращения к межжаберному промежутку обычно образуют слабую складку, характерную и для взрослых особей родов *Scaphirhynchus* и *Pseudoscaphirhynchus*. У более крупной молоди и взрослых особей такая складка, как правило, отсутствует. У молоди белуги характер соединения жаберных перепонки с межжаберным промежутком не отличается от взрослых особей белуги и калуги (описан выше).

Следует отметить, что мелкие гибриды сибирского осетра и белуги по ширине концов нижней губы (*labh*) и форме головы с нижней стороны сходны с материнским видом, а более крупные гибридные особи (*TL* более 200 мм) по ширине губы занимают промежуточное положение (табл. 1, 2), а по форме головы полностью сходны с отцовским видом. Таким образом, у гибридов по данным признакам на ранних стадиях постларвального онтогенеза наблюдается матроклия, отмеченная ранее у других гибридных форм осетровых по ряду морфологических характеристик и объясняющаяся, по всей видимости, пролонгированным эффектом материнских мРНК и растянутым жизненным циклом осетровых (Васильева и др., 2001, 2005, 2010б). Как и у большинства изученных к настоящему времени истинных гибридов и андрогенетических ядерно-цитоплазматических гибридов материнский эффект у гибридов сибирского осетра и белуги утрачивается к годовалому возрасту.

Исследования проводились при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 07-04-00219, 09-04-00211, 09-04-01695), Программы Президиума РАН “Динамика генофонда” и гранта Президента РФ для поддержки ведущих научных школ НШ-7522.2010.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артюхин Е.Н. 2008. Осетровые (экология, географическое распространение и филогения). СПб.: Изд-во СПбГУ, 137 с.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 466 с.
- Васильев В.П. 1985. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука, 300 с.
- 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 // Вopr. ихтиологии. Т. 41. № 4. С. 530–537.
- Васильева Е.Д., Грунина А.С., Рекубратский А.В., Павлинов И.Я. 2005. Характер проявления некоторых морфологических признаков у андрогенетических ядерно-цитоплазматических гибридов севрюги *Acipenser stellatus* и белуги *Huso huso* (Acipenseridae) в постларвальном онтогенезе // Там же. Т. 45. № 4. С. 525–538.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П., Пономарева Е.Н., Ланухин Ю.А. 2010а. 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 // Там же. Т. 50. № 5. С. 630–642.

- Васильева Е.Д., Куга Т.И., Чебанов М.С. 2010б. 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.
- Грунина А.С., Скоблина М.Н., Гончаров Б.Ф., Рекубратский А.В. и др. 2010. Жизнеспособное гиногенетическое потомство сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt (Pisces, Acipenseridae), полученное с использованием яйцеклеток, овулировавших *in vitro* // Докл. АН. Т. 431. № 2. С. 269–273.
- Жимулев И.Ф. 2003. Общая и молекулярная генетика: учебное пособие. Новосибирск: Сиб. унив. изд-во, 479 с.
- Николюкин Н.И. 1972. Отдаленная гибридизация осетровых и костистых рыб. М.: Пищ. пром-сть, 335 с.
- Скирин В.И., Свицкий В.Г. 2008. Морфологические характеристики гибридов при межродовом скрещивании осетровых рыб родов *Huso* и *Acipenser* // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток. С. 406–413.
- 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.
- Hassanzadeh S.M., Baradara N.S., Pourkazemi M. et al. 2009. Effects of gynogenesis induced by heterolog sperm on larval survival rate in ship sturgeon *Acipenser nudiventris* // Book of Abstracts 6-th Int. Symp. on sturgeon. Wuhan. P. 59–61.
- Henderson-Arzapalo A., King T.L. 2002. Novel microsatellite markers for Atlantic sturgeon (*Acipenser oxyrinchus*) population delineation and broodstock management // Mol. Ecol. Notes. V. 2. P. 437–439.
- Holčík J. (ed.) 1989. The freshwater fishes of Europe. V. 1. Pt. 2. General introduction to fishes. Acipenseriformes. Wiesbaden: AULA-Verlag, 469 p.
- 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.
- Pirogovskii M.I., Sokolov L.I., Vasil'ev V.P. 1989. *Huso huso* (Linnaeus, 1758) / Ed. Holčík J. // 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.
- Sokolov L.I., Berdichevskii L.S. 1989. Acipenseridae Bonaparte, 1831 / Ed. Holčík J. // The freshwater fishes of Europe. V. 1. Pt. 2. Wiesbaden: AULA-Verlag. P. 150–153.
- Sokolov L.I., Vasil'ev V.P. 1989. *Acipenser baeri* Brandt, 1869 // Ibid. P. 263–284.
- 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. Fish and Fisheries Series 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 (Proc. 3-rd Int. Symp. on sturgeon. Piacenza, Italy, July 8–11.1997) // 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. Fish and Fisheries Series. 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.
- Welsh A.B., Blumberg M., May B. 2003. Identification of microsatellite loci in lake sturgeon, *Acipenser fulvescens*, and their variability in green sturgeon, *A. medirostris* // Mol. Ecol. Notes. V. 3. P. 47–55.
- Zane L., Patarnello T., Ludwig A. et al. 2002. Isolation and characterization of microsatellites in the Adriatic sturgeon (*Acipenser naccarii*) // Ibid. V. 2. P. 586–588.