

УДК 597.442.591.4.575.2

## СРАВНИТЕЛЬНЫЙ МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ КЛОНАЛЬНОГО ПОТОМСТВА САМКИ ГИБРИДА СТЕРЛЯДЬ *ACIPENSER RUTHENUS* × КАЛУГА *A. DAURICUS* (ACIPENSERIDAE): ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И МОДИФИКАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЯДА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

© 2018 г. Е. Д. Васильева<sup>1</sup>, \*, Е. И. Рачек<sup>2</sup>, Д. Ю. Амвросов<sup>2</sup>, В. П. Васильев<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия

<sup>2</sup>Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр – ТИНРО-центр, Владивосток, Россия

<sup>3</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ, Москва, Россия

\*E-mail: vas\_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 29.01.2018 г.

Проведён анализ изменчивости морфометрических признаков в клональном потомстве самки гибрида стерлядь *Acipenser ruthenus* × калуга *A. dauricus* и у одновозрастных возвратных гибридов (стерлядь × калуга) × калуга. На основе полученных дисперсий определены показатели наследуемости. Показано, что клональное потомство не отличается от возвратных гибридов меньшей изменчивостью морфологических признаков, что объясняется проявлением феномена связи гетерозиготности и стабильности развития. Полученные для большинства признаков невысокие значения показателя наследуемости соответствуют общим представлениям о высокой модификационной изменчивости пластических признаков. Тенденция более высокой наследуемости признаков, имеющих диагностическое значение, на изученном материале практически не выражена, возможно, из-за малого числа изученных характеристик.

**Ключевые слова:** гибрид *Acipenser ruthenus* × *A. dauricus*, клональное потомство, возвратные гибриды, показатель наследуемости, генетическая изменчивость, модификационная изменчивость.

**DOI:** 10.1134/S0042875218050211

Определение соотношения влияния среды и наследственности в формировании количественных признаков организмов представляет большой интерес не только с теоретической, но и с практической точек зрения, поскольку позволяет оценить как степень воздействия естественного отбора, так и эффективность искусственного отбора по хозяйственно ценным характеристикам. Одновременно, располагая знаниями об относительной роли среды и генотипа в проявлении признаков, можно более аргументированно оценить эволюционную роль изменчивости по этим признакам, их таксономический вес и результаты популяционных морфологических исследований. Для оценки относительного вклада окружающей среды и наследственности в формирование того или иного признака используется показатель наследуемости – доля изменчивости признака, обусловленная генотипическими различиями, в его общей фенотипической изменчивости (Lush, 1941).

Вплоть до наших дней данные по наследуемости количественных признаков у позвоночных животных в целом остаются довольно скудными,

поскольку получение таких оценок сопряжено с проблемой дифференциации генетической и средовой компонент изменчивости. Подавляющее большинство известных оценок наследуемости получено на сельскохозяйственных животных главным образом путём массовой селекции, где наследуемость оценивается как отношение селекционного сдвига к селекционному дифференциалу (Кирпичников, 1987; Айала, Кайгер, 1988). В рыбоводстве используются также такие методы, как определение наследуемости по регрессии родители–потомство, по величине корреляции между значениями признака у близких родственников путём дисперсионного анализа компонентов фенотипической изменчивости семей, а также ряд упрощённых формул, основанных на показателях дисперсии признаков (Кирпичников, 1987; Катасонов, Гомельский, 1991). В результате были получены данные по наследуемости признаков, важных в рыбохозяйственном отношении: масса и длина тела, сроки созревания, жизнеспособность, качество мяса, устойчивость к таким факторам, как температура, содержание

кислорода и т.п.; для небольшого числа видов получены данные по наследуемости числа позвонков, жаберных тычинок, лучей в плавниках, других счётных признаков, а также отдельных пластических характеристик (Кирпичников, 1987; Nakajima et al., 1996; Knibb et al., 1997; Mousseau et al., 1998; Koedprang et al., 2000; Karino, Haijima, 2001; Klerks, Moreau, 2001; Bolivar, Newkirk, 2002; Heath et al., 2002; Hermida et al., 2002; Xie, Klerks, 2003; Charo-Karisa et al., 2006; Saillant et al., 2007; Ando et al., 2008). Однако все эти способы расчёта наследуемости основаны на допущениях панмиксии и отсутствия в популяции отбора – условий, редко наблюдаемых даже в практической работе с сельскохозяйственными животными.

При искусственном разведении животных оценка наследуемости признаков возможна также на основе анализа культивируемых линий близкородственных (или гомозиготных) организмов (Campton, 1992; Benzie et al., 1997; Elnady et al., 2000), у которых фенотипическая изменчивость обусловлена лишь средовой изменчивостью, и родительских (гетерозиготных) форм. Получение таких линий сопряжено с рядом трудностей. К настоящему времени получены также данные о наследуемости некоторых признаков у человека, определённые близнецовым методом. Однако при получении оценок наследуемости таким способом также существует ряд проблем (Айала, Кайгер, 1988).

Уникальную возможность прямой оценки наследуемости количественных признаков у позвоночных животных представляют клональные (однополо-женские) формы, размножающиеся путём партеногенеза или естественного гиногенеза. У таких форм всё потомство генетически однородно (идентично матери), и вся его фенотипическая изменчивость определяется лишь средовой компонентой, как и в случае монозиготных (=однойцевых) близнецов бисексуальных организмов. В настоящее время известно уже около 100 клональных и полуклональных (размножающихся путём гибридогенеза) однополых (представленных только самками) видов / форм позвоночных животных: рыб, амфибий и рептилий. Наряду с естественными клональными формами в последние годы ведётся работа по получению искусственных клонов у рыб (Черфас и др., 1989; Morishima et al., 2002, 2012; Васильев и др., 2016, 2017а, 2017б). Естественные клональные формы и искусственно полученные клональные линии позволяют получить реальные оценки наследуемости количественных признаков без допущений, принимаемых при оценке наследуемости у бисексуальных видов. При этом клональные формы низших позвоночных животных обладают рядом преимуществ по сравнению с однойцевыми близнецами высших позвоночных, прежде всего, вследствие высокой плодовитости (особенно у

рыб), благодаря которой можно получить репрезентативный результат на основе анализа потомства всего одной самки и, кроме этого, исключить возможность межклональной изменчивости (Васильева, Васильев, 2005). Такие исследования с целью оценки наследуемости количественных морфологических признаков у позвоночных животных ранее проводились нами на основе анализа естественных клональных форм карпообразных рыб родов *Cobitis* (Cobitidae) и *Carassius* (Cyprinidae) (Васильева, Васильев, 2005, 2008, 2011, 2013; Vasil'eva, Vasil'ev, 2009, 2010).

Настоящая работа посвящена сравнительному анализу изменчивости количественных морфологических признаков у впервые искусственно полученного клонального потомства самки гибрида стерляди *Acipenser ruthenus* и калуги *A. dauricus* (Acipenseridae).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследований послужили особи из клонального потомства фертильной самки гибрида стерляди и калуги (С × К), полученной на Лучегорской НИРС ТИНРО-центра (Рачек, Свирский, 2010). Клональное потомство было получено в 2015 г. с помощью метода индуцированного гиногенеза при осеменении икры гибрида спермой стерляди и амурского осетра *A. schrenckii*, инактивированной ультрафиолетовым облучением. Соответствующая методика описана во многих работах (см., например, Бадртдинов и др., 2008). Успешность инактивации спермы в эксперименте была подтверждена анализом микросателлитов и кариотипов. В результате сравнения аллельной структуры гибридной самки и потомства было показано, что потомство генетически идентично гибридной самке С × К, т.е. является её клоном (Васильев и др., 2016, 2017а, 2017б). Для сравнительного анализа использовали возвратных гибридов С × К × К, полученных одновременно с клоном путём осеменения икры той же гибридной самки С × К интактной спермой калуги. Как показали проведённые исследования, эти гибриды являются триплоидами, поскольку самка С × К производит нередуцированные яйцеклетки (Васильев и др., 2016).

Клональное потомство и возвратных гибридов С × К × К выращивали на Лучегорской НИРС в сходных условиях, но в разных бассейнах. До мая 2016 г. дожили 14 особей клональной линии С × К; для исследования изменчивости морфологических признаков среди возвратных гибридов были отобраны особи, достигшие сходных размеров (число изученных рыб указано в табл. 1). Все измерения проводили на живых рыбах, усыпленных с помощью гвоздичного масла, в связи с этим количество промеров было сокращено: всего изучено 12 морфометрических характеристик, обычно

используемых в исследованиях осетровых рыб (The freshwater fishes..., 1989), и четыре краниометрических индекса, для расчёта которых применяли опубликованную ранее схему промеров (Vasil'eva, 1999, 2004, 2009; Васильева и др., 2001).

Для статистического анализа характеристик использовали стандартные унивариантные методы ( $M \pm m$ ,  $t_{st}$ ) и коэффициент различия  $CD$ . Сравнение дисперсий выборок клональных особей и возвратных гибридов осуществляли на основе критерия Фишера ( $F$ -тест). Показатель наследуемости рассчитывали по формуле:  $H = V_G/V_T = V_G/(V_G + V_E)$ , где  $H$  – наследуемость,  $V_G$  – генетическая дисперсия,  $V_T$  – фенотипическая дисперсия,  $V_E$  – модификационная (средовая) дисперсия (Айала, Кайгер, 1988). Поскольку дисперсия признаков в выборке клональных особей является полностью средовой, наследуемость признака определяли следующим образом:  $H = (V_{BC} - V_C)/V_{BC}$ , где  $V_{BC}$  – дисперсия признака в выборке возвратных гибридов (складывается из суммы их средовой и генетической дисперсий),  $V_C$  – дисперсия в выборке клональных особей.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Из 16 изученных морфологических индексов достоверные различия в величине показателя выборочной дисперсии между клональным потомством самки  $C \times K$  и возвратными гибридами  $C \times K \times K$  выявлены всего для четырёх –  $aB$ ,  $mw$ ,  $ri/d$  и  $w-op$  (табл. 1). При этом по первым трём признакам дисперсия клонального потомства выше, чем у возвратных гибридов, и только по признаку  $w-op$  клональное потомство отличается меньшей изменчивостью по сравнению с возвратными гибридами. При первом приближении представляется, что на самом деле клональное потомство должно характеризоваться меньшей изменчивостью морфологических признаков, поскольку, как отмечалось выше, в силу клонального происхождения все особи в этой выборке генетически идентичны друг другу (и самке  $C \times K$ ) и их фенотипическая изменчивость определяется только средовой дисперсией (возможными индивидуальными мутациями здесь можно пренебречь, а рекомбинации при клональном размножении отсутствуют). В то же время фенотипическая изменчивость возвратных гибридов складывается из генетической и средовой компонент изменчивости.

Ранее (Васильева, 1990) при изучении морфологической изменчивости клональных форм щиповок рода *Cobitis* (Cobitidae) из природных популяций было показано, что по краниометрическим индексам все клональные (триплоидные и тетраплоидные) формы характеризуются меньшей изменчивостью по сравнению с одним из роди-

тельских бисексуальных видов, тогда как по признакам внешней морфологии (морфометрическим и меристическим) в целом меньшей изменчивостью характеризуется лишь одна клональная триплоидная форма. В то же время гиногенетическая форма серебряного карася *Carassius* sp. отличалась от выращиваемого в сходных условиях одноразмерного потомства бисексуальных карасей меньшей изменчивостью как по краниологическим, так и по внешним морфологическим признакам. На основе этих результатов было сделано заключение, что в природных популяциях связь между клональным размножением и низким уровнем морфологической изменчивости проявляется лишь тогда, когда число анализируемых признаков достаточно велико. При существенном ограничении факторов, обуславливающих модификационную изменчивость внешних морфологических признаков, феномен меньшей изменчивости клональных форм по сравнению с родительскими бисексуальными видами проявляется достаточно чётко, как и в случае краниологических характеристик, в меньшей степени подверженных влиянию внешней среды (Васильева, 1990).

В настоящей работе исследовали изменчивость небольшого числа морфологических характеристик (у серебряного карася анализировали в общей сложности 68 признаков, а у щиповок – 50), поэтому можно было бы полагать, что отсутствие связи между клональным размножением и меньшей морфологической изменчивостью обусловлено статистической закономерностью. Однако полученный результат вполне согласуется с концепцией Лернера (Lerner, 1954) о положительной связи между гомеостазом развития и гетерозиготностью особей, сформулированной на основе анализа результатов экспериментов и данных по доместифицированным растениям и животным. С конца 1970-х гг. предпринимались неоднократные попытки верификации этой концепции на природных популяциях. С этой целью авторы сравнивали стабильность развития гетерозиготных и гомозиготных особей с помощью показателя флуктуирующей асимметрии или анализировали уровень их морфологической изменчивости, поскольку при более высоком уровне гомеостаза организмы должны характеризоваться меньшей морфологической изменчивостью в изменяющихся условиях среды. В результате были получены как данные, подтверждающие гипотезу Лернера (Eanes, 1978; Mitton, 1978; Soulé, 1979; Kat, 1982; Vrijenhoek, Lerman, 1982; Leary et al., 1985, 1992; Leary, Allendorf, 1989; Quattro, Vrijenhoek, 1989; Strauss, 1989), так и противоречащие ей (Handford, 1980; Angus, Schultz, 1979). По мнению ряда авторов (Zakharov, 1992; Безруков, 1994), форма связи между гетерозиготностью и стабильностью развития зависит от ряда моментов, в том числе и от выбранных локусов. Поэтому в целом

**Таблица 1.** Некоторые пластические характеристики и краниометрические индексы клональных особей гибрида стерлядь *Acipenser ruthenus* × калуга *A. dauricus* и возвратных гибридов (стерлядь × калуга) × калуга, а также значения показателя наследуемости

Признак	С × К, клон ( <i>n</i> = 14)		С × К × К ( <i>n</i> = 15)		Наследуемость ( <i>H</i> )
	$M \pm m/\text{min-max}$	$\sigma$	$M \pm m/\text{min-max}$	$\sigma$	
<i>TL</i> , мм	$347.2 \pm 10.26$ 253.0–420.0	38.40	$376.5 \pm 10.62$ 307.0–459.0	41.13	0.128
<i>FL</i> , мм	$301.4 \pm 8.97$ 217.0–365.0	33.56	$330.5 \pm 9.42$ 266.0–377.0	36.47	0.153
			В% <i>TL</i>		
<i>aP</i>	$23.8 \pm 0.31$ 21.8–26.0	1.17	$25.8 \pm 0.39$ 23.3–28.0	1.49	0.383
<i>aV</i>	$51.8 \pm 0.33$ 50.0–53.4	1.22	$54.6 \pm 0.32$ 52.7–56.9	1.25	0.047
<i>aD</i>	$58.3 \pm 0.31$ 56.5–60.2	1.17	$61.7 \pm 0.35$ 59.6–64.0	1.36	0.260
<i>aA</i>	$64.0 \pm 0.21$ 62.3–65.0	0.77	$66.7 \pm 0.24$ 64.8–67.8	0.92	0.230
<i>c</i>	$24.0 \pm 0.26$ 22.8–25.7	0.97	$25.2 \pm 0.27$ 23.1–27.3	1.03	0.113
			В% <i>c</i>		
<i>ao</i>	$49.3 \pm 0.56$ 46.8–54.2	2.08	$48.0 \pm 0.45$ 45.3–52.3	1.74	–0.429
<i>o</i>	$7.8 \pm 0.17$ 6.8–9.0	0.63	$7.6 \pm 0.13$ 6.7–8.4	0.49	–0.653
<i>aB</i>	$29.5 \pm 0.57$ 24.5–31.9	2.14	$30.0 \pm 0.35$ 28.1–32.4	1.35	–1.511
<i>aM</i>	$49.4 \pm 0.53$ 44.3–51.8	1.99	$48.4 \pm 0.46$ 46.2–52.5	1.78	–0.250
<i>barb</i>	$15.5 \pm 0.38$ 13.6–18.4	1.41	$15.6 \pm 0.28$ 14.2–17.3	1.09	–0.425
<i>w-op</i>	$48.8 \pm 0.39$ 46.9–51.8	1.44	$50.0 \pm 0.76$ 45.6–56.6	2.94	0.760
<i>mw</i>	$29.0 \pm 0.59$ 25.9–33.5	2.21	$30.2 \pm 0.29$ 28.2–32.3	1.14	–2.758
			Индексы		
<i>ri/d</i>	$71.1 \pm 0.67$ 67.1–77.9	2.50	$70.3 \pm 0.32$ 67.7–72.5	1.23	–3.131
<i>mr/d</i>	$57.8 \pm 1.30$ 51.5–70.6	4.86	$44.6 \pm 1.43$ 32.8–56.0	5.54	0.230
<i>w/ri</i>	$56.9 \pm 0.80$ 53.1–60.4	2.40	$58.1 \pm 0.72$ 53.9–65.0	2.77	0.249
<i>barb/ri</i>	$26.7 \pm 0.78$ 22.6–32.7	2.90	$27.5 \pm 0.55$ 24.5–31.6	2.13	–0.854

Примечание. С × К, клон – клональное потомство гибрида стерлядь × калуга, С × К × К – возвратный гибрид. Здесь и в табл. 2: *TL* – общая длина, *FL* – длина тела до конца средних лучей хвостового плавника; *aP*, *aV*, *aD* и *aA* – антепекторальное, анте-вентральное, антедорсальное и антеанальное расстояния; *c* – длина головы, *ao* – длина рыла, *o* – диаметр глаза, *aB* – расстояние от конца рыла до основания средних усиков, *aM* – расстояние от конца рыла до верхней губы, *barb* – длина средних усиков, *w-op* – ширина головы на уровне жаберных крышек, *mw* – ширина рта; *ri/d* – расстояние от вершины роострума до заднего угла *infraorbitale accessorium*, в % длины *dermoscapium* (*d* – от конца роострума до заднего края *dermosupraoccipitale*); *mr/d* – длина участка дермокраниума, занятого медиально-роостральными косточками, в % *d*; *w/ri* – ширина дермокраниума на уровне заднего угла *infraorbitale accessorium*, в % *ri*; *barb/ri* – длина средних усиков, в % *ri*;  $M \pm m$  – среднее значение и его ошибка, *min-max* – пределы варьирования признака,  $\sigma$  – среднее квадратическое отклонение.

концепция прямой зависимости стабильности развития от общей гетерозиготности, образованной вкладом всех полиморфных локусов, представляется ошибочной (Zakharov, 1992). На самом деле стабильность развития прямо зависит от общей приспособленности особей (Leary et al., 1992; Zakharov, 1992), и поэтому связь между гетерозиготностью и стабильностью носит вторичный характер и проявляется в природных популяциях в виде тенденции. Обычное объяснение феномена Лернера состоит в том, что гетерозиготы более “забуферены” по отношению к внешней среде, благодаря производимым ими множественным аллельным “продуктам” (Bürger, 2000). Соответственно средовая компонента фенотипической изменчивости у них выражена слабее.

В соответствии с феноменом связи гетерозиготности со стабильностью развития оба полученных нами потомства осетров должны в целом характеризоваться низкой фенотипической изменчивостью. Клональное потомство обладает фиксированной гетерозиготностью за счёт объединения двух различных геномов (стерляди и калуги) в геноме материнской особи, имеющей гибридное происхождение ( $C \times K$ ). Возвратные гибриды  $C \times K \times K$ , как было установлено нами ранее (Васильев и др., 2016), возникли в результате истинного оплодотворения нередуцированных яйцеклеток самки  $C \times K$  спермой калуги. Таким образом, к фиксированной гетерозиготности яйцеклетки (идентичной клональному потомству) у них добавляются аллели самца калуги, использованного для оплодотворения гибридной икры, генотип которого, естественно, не идентичен генотипу самца, ранее участвовавшего в получении гибридов  $C \times K$ . Соответственно, возвратные гибриды должны характеризоваться более высокой гетерозиготностью по сравнению с клональным потомством, большей “забуференностью” индивидуального развития и в целом меньшей изменчивостью морфологических признаков, что мы и наблюдаем.

Следует заметить, что для возвратных гибридов меньшую морфологическую изменчивость по сравнению с клональным потомством можно также ожидать вследствие их триплоидного состояния. Кариотип всех изученных возвратных гибридов включал около 320 хромосом, из которых около 130 хромосом приходится на гаплоидный набор калуги, а остальные (около 190 хромосом) соответствуют диплоидному набору нередуцированной яйцеклетки  $C \times K$  (Васильев и др., 2016). (В настоящей работе мы не касаемся вопроса эволюционной и современной шкалы ploidy осетровых (Vasil'ev, 2009), рассматривая виды с числом хромосом около 120 в качестве диплоидных.) Известно, что полиплоидное состояние несколько ограничивает проявление мутационной (и рекомбинационной) изменчивости; эти

ограничения становятся более жёсткими с повышением уровня ploidy, поскольку дупликация генов и полисомное наследование подавляют выражение новых мутаций (Грант, 1984). Так, для триплоидной формы серебряного карася показано, что при отборе селективное преимущество в популяции получают повторные мутации, которые не вносят нового качества на уровне дискретных признаков, но создают генотипы с новыми сочетаниями «старых» признаков, имеющихся в популяции, которые прошли сито отбора и потому уже адаптивны (Милюшников, 1979).

Поскольку по большинству изученных морфологических характеристик клональное потомство характеризуется большей изменчивостью или достоверно не отличается по показателю выборочной дисперсии от возвратных гибридов, рассчитанный показатель наследуемости в восьми случаях (50%) принимает отрицательные значения, а ещё по одному признаку ( $aV$ ) величина показателя наследуемости близка к 0 (табл. 1). Низкие показатели наследуемости ( $<<0.2$ ) получены для  $TL$  и  $s$ . Эти признаки очень лабильны: длина тела зависит от многих внешних факторов, включая условия кормления и плотность посадки при искусственном разведении, а относительная длина головы у многих рыб, в том числе и у осетровых, сильно коррелирует с длиной тела. Соответственно для длины тела и скорости роста обычно наблюдаются низкие показатели наследуемости — 0.2–0.1 и ниже (Катасонов, Гомельский, 1991; Koedprang et al., 2000; Blanc, Poisson, 2006). Хотя некоторые виды, оказавшиеся перспективными для отбора по скорости роста в аквакультуре, демонстрировали средние значения наследуемости — 0.3–0.5 (Knibb et al., 1997; Navarro et al., 2007; Sailant et al., 2007; Shikano, 2007).

Относительно невысокие оценки наследуемости получены нами для трёх пластических внешних признаков ( $aP$ ,  $aD$ ,  $aA$ ) и двух краниометрических индексов ( $mr/d$ ,  $w/ri$ ). Показатель наследуемости этих характеристик варьирует от 0.23 до 0.38 (табл. 1). В то же время по ширине головы на уровне жаберной крышки ( $w-op$ ) выявлена очень высокая наследуемость. Согласно общим представлениям (Катасонов, Гомельский, 1991), экстерьерные (а также репродуктивные и некоторые физиологические) признаки у рыб обычно имеют средний уровень наследуемости (0.2–0.5), а высокая наследуемость свойственна многим меристическим признакам (число позвонков, жаберных тычинок, лучей в плавниках), рано закладывающимся в онтогенезе и в дальнейшем практически независимым от условий среды. Наследуемость таких меристических признаков может составлять 0.5–0.9 (Катасонов, Гомельский, 1991; Nakajima et al., 1996; Hoffman et al., 2006; Ando et al., 2008). Однако не следует забывать, что коэффициент наследуемости характеризует конкретную

**Таблица 2.** Некоторые краниометрические характеристики калуги *Acipenser dauricus* и стерляди *A. ruthenus* (по: Vasil'eva, 2004)

Признак	<i>A. dauricus</i> (n = 6)		<i>A. ruthenus</i> (n = 10)	
	$M \pm m$	min–max	$M \pm m$	min–max
<i>TL</i> , мм	386.8	267–673	381.1	225–595
<i>ri/d</i>	$67.6 \pm 0.97$	65.2–71.4	$61.9 \pm 0.83$	58.1–67.6
<i>mr/d</i>	$70.6 \pm 0.76$	64.2–75.0	$55.8 \pm 1.69$	51.4–69.1
<i>w/ri</i>	$64.4 \pm 2.10$	55.8–69.2	$60.7 \pm 1.23$	56.0–65.7

совокупность рыб в конкретных условиях, поэтому показатель наследуемости даже для одной популяции, но в разных условиях (экспериментах) и при определении разными методами может заметно различаться. Естественно, могут существенно различаться показатели наследуемости одних и тех же признаков, но у разных видов.

При исследовании клональных и бисексуальных щиповок (род *Cobitis*) по большинству (63%) морфометрических характеристик, используемых в популяционных и таксономических исследованиях этих рыб, были получены крайне низкие показатели наследуемости, не превышающие 0.198, и только по двум из 25 характеристик показатель наследуемости достигал величины 0.52–0.53 (Васильева, Васильев, 2013). В то же время относительно высокая наследуемость для морфометрических признаков (0.45–0.62) была выявлена у годовиков культивируемой камбалы *Paralichthys olivaceus*, выпущенных в прибрежные морские воды (Shikano, 2007), и по некоторым внешним характеристикам – у выращенных в прудах серебряных карасей *Carassius* sp. (0.43–0.82) (Васильева, Васильев, 2005). При этом изученные краниологические индексы у щиповок демонстрировали бóльшую наследуемость в сравнении с внешними морфометрическими характеристиками, тогда как у серебряного карася наблюдалось сходство между морфометрическими и краниологическими характеристиками в соотношении генетической и средовой компонент в общей фенотипической изменчивости (Васильева, Васильев, 2013).

На основе анализа полученных ранее данных было сделано заключение, что (несмотря на некоторые исключения) в целом признаки, имеющие диагностическое значение, обычно характеризуются более высокими значениями наследуемости, чем признаки, не обнаруживающие дивергенции видов и форм в анализируемой группе организмов (Васильева, Васильев, 2005). У изученных нами

потомств гибридных осетров наибольшей величиной наследуемости характеризуется ширина головы на уровне жаберных крышек. Однако выборки клональных особей и возвратных гибридов по этому признаку достоверно не различаются. Тем не менее по наибольшей ширине головы (соответствует нашему промеру) достоверно различались на Лучегорской НИРС двухлетки калуги ( $58.87 \pm 0.45$ ,  $n = 40$ ) и стерляди ( $53.20 \pm 0.51$ ,  $n = 40$ ). При этом диапазоны значений признака в двух выборках не перекрывались (Скирин, Свирский, 2008), хотя авторы цитируемой работы не относили ширину головы к диагностическим межвидовым признакам, по-видимому, потому что коэффициент *CD* между выборками не достигал уровня 1.28. В то же время по пяти признакам (*ao*, *o*, *aB*, *aM*, *mw*), являющимся, по данным Скирина и Свирского (2008), диагностическими для двухлеток калуги и стерляди ( $CD = 1.38–4.08$ ), показатели наследуемости имеют отрицательные значения (табл. 1), а клональное потомство и возвратные гибриды  $C \times K \times K$  достоверно по ним не различаются.

Из пяти признаков со средними оценками наследуемости достоверные различия между клональным потомством и возвратными гибридами выявлены в четырех случаях – *aP*, *aD*, *aA*, *mr/d*; при этом по трём последним из них *CD* достигает значений соответственно 1.34, 1.60 и 1.27. По средним значениям *mr/d* и *w/ri* наблюдаются достоверные различия между изученными нами выборками калуги и стерляди (табл. 2), в случае признака *mr/d*  $CD = 2.06$ . В то же время, хотя одноразмерные выборки калуги и стерляди достоверно различаются по краниометрическому индексу *ri/d*, показатель наследуемости по этому индексу имеет отрицательное значение (табл. 1).

## ВЫВОДЫ

1. Клональное потомство гибридной самки стерлядь  $\times$  калуга не отличается от возвратных гибридов (стерлядь  $\times$  калуга)  $\times$  калуга меньшей изменчивостью морфологических признаков, что согласуется с феноменом связи гетерозиготности со стабильностью развития, поскольку возвратные гибриды в силу своего происхождения должны характеризоваться большей гетерозиготностью и, соответственно, бóльшей “забуферностью” индивидуального развития.

2. Показатели наследуемости, рассчитанные для ряда морфометрических характеристик и краниометрических индексов на основе выборочных дисперсий у клонального потомства и возвратных гибридов осетров, в целом невелики, что характерно для большинства пластических признаков рыб, в значительной степени подверженных воздействию факторов среды.

3. Наблюдаемая в ряде случаев тенденция зависимости показателя наследуемости от диагностического значения признака по признакам, изученным в клональном и гибридном потомствах самки гибрида стерлядь × калуга, практически отсутствует, возможно, из-за малого числа изученных характеристик.

Экспериментальные исследования и анализ наследования и изменчивости морфологических признаков у осетровых рыб проводятся при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-00130), изучение биоразнообразия и обработка депонированных музейных коллекций – при поддержке Российского научного фонда (проект 14-50-00029) в рамках гостемы АААА-А16-116021660077-3.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айала Ф., Кайгер Дж. 1988. Современная генетика. Т. 2. М.: Мир, 368 с.
- Бадрдинов О.А., Ковалев К.В., Лебедева Е.Б. и др. 2008. Однополо-мужской состав гиногенетического потомства севрюги *Acipenser stellatus* (Pisces, Acipenseridae) // Докл. АН. Т. 423. № 1. С. 1–4.
- Безруков В.Ф. 1994. Гетерозиготность, генотипическая гетерогенность и количественные признаки в популяции // Журн. общ. биологии. Т. 55. № 4–5. С. 440–458.
- Васильев В.П., Рачек Е.И., Медведев Д.А. и др. 2016. Осетровые: полиплоидия, гибриды, клоны // Матер. Всерос. науч.-практ. конф. “Морские биологические исследования: достижения и перспективы”. Т. 1 / Под ред. Гаевской А.В. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 373–376.
- Васильев В.П., Медведев Д.А., Рачек Е.И. и др. 2017а. Клональное потомство гибридов осетровых рыб как экспериментальное воспроизведение первых этапов сетчатого видообразования // Матер. Междунар. науч. конф. “Генетика популяций: прогресс и перспективы”. М.: Ваш Формат. С. 51–52.
- Васильев В.П., Рачек Е.И., Мюге Н.С. и др. 2017б. Эволюционная полиплоидия, гибридизация и клоны у осетровых (Acipenseridae) // Матер. III Междунар. конф. “Современные проблемы биологической эволюции”. М.: ГДМ. С. 231–234.
- Васильева Е.Д. 1990. Морфологическая изменчивость клональных видов позвоночных животных: полиплоидные щиповки (род *Cobitis*, Pisces) и серебряный карась (*Carassius auratus gibelio*, Pisces) // Журн. общ. биологии. Т. 51. № 6. С. 775–782.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П. 2005. Генетическая и модификационная изменчивость количественных морфологических признаков у рыб: сравнительный анализ клональных и бисексуальных форм серебряного карася *Carassius auratus* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 5. С. 581–593.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П. 2008. Генетическая и модификационная изменчивость количественных морфологических признаков у рыб: сравнительный анализ клональных и бисексуальных форм щиповок рода *Cobitis* и серебряного карася *Carassius auratus* (Cypriniformes) // Тез. докл. Междунар. конф. “Генетика, селекция, гибридизация, племенное дело и воспроизводство рыб”. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 34–35.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П. 2011. Генетическая и модификационная изменчивость морфологических признаков у рыб: сравнительный анализ клональных и бисексуальных форм // Матер. школы молодых специалистов и студентов “Современные проблемы эволюционной морфологии животных”. СПб.: Изд-во ЗИН РАН. С. 13–16.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П. 2013. Генетическая и модификационная изменчивость количественных морфологических признаков у рыб: сравнительный анализ клональных и бисексуальных форм // Матер. Междунар. конф. “Генетика, селекция, гибридизация, племенное дело и воспроизводство рыб”. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 100–108.
- 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.
- Грант В. 1984. Видообразование у растений. М.: Мир, 528 с.
- Катасонов В.Я., Гомельский Б.И. 1991. Селекция рыб с основами генетики. М.: Агропромиздат, 209 с.
- Кирпичников В.С. 1987. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 520 с.
- Милюшников А.Н. 1979. Молекулярный механизм адаптивной эволюции амеиотических популяций животных // Матер. IV Всесоюз. симпоз. “Молекулярные механизмы генетических процессов”. М. С. 77–78.
- Рачек Е.И., Свирский В.Г. 2010. Индустриальное рыбководство в ТИНРО-центре (2000–2010 гг., или 10 лет спустя) // ТИНРО-85. Итоги десятилетней деятельности. 2000–2010 гг. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр. С. 225–245.
- Скирин В.И., Свирский В.Г. 2008. Морфологические характеристики гибридов при межродовом скрещивании осетровых рыб родов *Huso* и *Acipenser* // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 4. С. 406–412.
- Черфас Н.Б., Емельянова О.В., Рекубратский А.В. и др. 1989. Исследование гибридов серебряного карася с карпом (опыт применения генетических методов в работах с отдаленными гибридами) // Тр. III Всесоюз. совещ. “Генетика в аквакультуре”. Л.: Наука. С. 137–152.
- Ando D., Mano S., Koide N., Nakajima M. 2008. Estimation of heritability and genetic correlation of number of abdominal and caudal vertebrae in masu salmon // Fish. Sci. V. 74. № 2. P. 293–298.
- Angus R.A., Schultz R.J. 1979. Clonal diversity in the unisexual fish *Poeciliopsis monacha-lucida*: a tissue graft analysis // Evolution. V. 33. № 1. Pt. 1. P. 27–40.
- Benzie J.A.H., Kenway M., Trott L. 1997. Estimates for the heritability of size in juvenile *Penaeus monodon* prawns from half-sib matings // Aquaculture. V. 152. № 1–4. P. 49–53.

- Blanc J.M., Poisson H. 2006. Genetic variation of body size, condition and pyloric caeca number in juvenile brown trout *Salmo trutta* L. // Aquacult. Res. V. 37. № 6. P. 637–642.
- Bolivar R.B., Newkirk G.F. 2002. Response to within family selection for body weight in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) using a single-trait animal model // Aquaculture. V. 204. № 3–4. P. 371–381.
- Bürger R. 2000. The mathematical theory of selection, recombination, and mutation. Chichester: Wiley, 409 p.
- Campton D.E. 1992. Heritability of body size of green swordtails, *Xiphophorus helleri*: 1. Sib analyses of males reared individually and in groups // J. Heredity. V. 83. № 1. P. 43–48.
- Charo-Karisa H., Komen H., Rezk M.A. et al. 2006. Heritability estimates and response to selection for growth of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in low-input earthen ponds // Aquaculture. V. 261. P. 479–486.
- Eanes W.F. 1978. Morphological variance and enzyme heterozygosity in the monarch butterfly // Nature. V. 276. P. 263–264.
- Elnady M.A., Obeida A.M., Hassanien H.A. 2000. Estimates of heritabilities of some morphometric and blood traits in juvenile Nile tilapia from half-sib matings // Bull. Fac. Agriculture. Cairo Univ. V. 51. № 3. P. 283–292.
- Handford P. 1980. Heterozygosity at enzyme loci and morphological variation // Nature. V. 286. P. 261–262.
- Heath D.D., Rankin L., Bryden C.A. et al. 2002. Heritability and Y-chromosome influence in the jack male life history of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Heredity. V. 89. № 4. P. 311–317.
- Hermida M., Fernandez C., Amaro R., San Miguel E. 2002. Heritability and “evolability” of meristic characters in a natural population of *Gasterosteus aculeatus* // Can. J. Zool. V. 80. № 3. P. 532–541.
- Hoffman E.A., Mobley K.B., Jones A.G. 2006. Male pregnancy and the evolution of body segmentation in seahorses and pipefishes // Evolution. V. 60. № 2. P. 404–410.
- Karino K., Hajjima Y. 2001. Heritability of male secondary sexual traits in feral guppies in Japan // J. Ethol. V. 19. № 1. P. 33–37.
- Kat P.W. 1982. The relationship between heterozygosity for enzyme loci and developmental homeostasis in peripheral populations of aquatic bivalves (Unionidae) // Amer. Naturalist. V. 119. P. 824–832.
- Klerks P.L., Moreau C.J. 2001. Heritability of resistance to individual contaminants and to contaminant mixtures in the sheepshead minnow (*Cyprinodon variegates*) // Environ. Toxicol. Chem. V. 20. № 8. P. 1746–1751.
- Knibb W., Gorshkova G., Gorshkov S. 1997. Selection for growth in the gilthead seabream, *Sparus aurata* L. // Isr. J. Aquacult.-Bamidgeh. V. 49. № 2. P. 57–66.
- Koedprang W., Ohara K., Taniguchi N. 2000. Genetic and environmental variances on growth and reproductive traits of silver crucian carp *Carassius langsdorfii* using communal and separate rearing systems // Fish. Sci. Tokyo. V. 66. № 6. P. 1092–1099.
- Leary R.F., Allendorf F.W. 1989. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implications for conservation biology // Trends Ecol. Evol. № 4. P. 214–217.
- Leary R.F., Allendorf F.W., Knudsen K.L. 1985. Inheritance of meristic variation and the evolution of developmental stability in rainbow trout // Evolution. V. 39. P. 308–314.
- Leary R.F., Allendorf F.W., Knudsen K.L. 1992. Genetic, environmental, and developmental causes of meristic variation in rainbow trout // Acta Zool. Fennica. № 191. P. 79–95.
- Lerner I.M. 1954. Genetic homeostasis. N. Y.: Wiley, 143 p.
- Lush J.L. 1941. Methods of measuring the heritability of individual differences among farm animals // Proc. 7-th Int. Congr. Genetics. Cambridge. P. 199.
- Mitton J.B. 1978. Relationship between heterozygosity for enzyme loci and variation of morphological characters in natural populations // Nature. V. 273. P. 661–662.
- Morishima K., Horie S., Yamaha E., Arai K. 2002. A cryptic clonal line of the loach *Misgurnus anguillicaudatus* (Teleostei: Cobitidae) evidenced by induced gynogenesis, interspecific hybridization, microsatellite genotyping and multi-locus DNA fingerprinting // Zool. Sci. V. 19. № 5. P. 565–575.
- Morishima K., Yoshikawa H., Arai K. 2012. Diploid clone produces unreduced diploid gametes but tetraploid clone generates reduced diploid gametes in the *Misgurnus* loach // Biol. Reproduct. V. 86. № 2. P. 1–8.
- Mousseau T.A., Ritland K., Heath D.D. 1998. A novel method for estimating heritability using molecular markers // Heredity. V. 80. № 2. P. 218–224.
- Nakajima M., Ando D., Kijima A., Fujio Y. 1996. Heritability of vertebral number in the coho salmon *Oncorhynchus kisutch* // Tohoku J. Agriculture. Res. V. 47. № 1–2. P. 29–36.
- Navarro A., Zamorano M.J., Ginés R. et al. 2007. Estimaciones preliminares de heredabilidades para caracteres de calidad de la carne en dorada (*Sparus auratus* L.) // XI Congreso Nacional de Acuicultura. Sesión Temática: Genética y Reproducción. Paneles. P. 215–218.
- Quattro J.M., Vrijenhoek R.C. 1989. Fitness differences among remnant populations of the endangered *Sonoran topminnow* // Science. V. 245. P. 976–978.
- Saillant E., Ma L., Wang X. et al. 2007. Heritability of juvenile growth traits in red drum (*Sciaenops ocellatus* L.) // Aquacult. Res. V. 38. № 8. P. 781–788.
- Shikano T. 2007. Quantitative genetic parameters for growth-related and morphometric traits of hatchery-produced Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* in the wild // Aquacult. Res. V. 38. № 12. P. 1248–1253.
- Soulé M.E. 1979. Heterozygosity and developmental stability: another look // Evolution. V. 33. P. 396–401.
- Strauss R.E. 1989. Associations between genetic heterozygosity and morphological variability in freshwater sculpins, genus *Cottus* (Teleostei, Cottidae) // Biochem. Syst. Ecol. V. 17. № 4. P. 333–340.
- The freshwater fishes of Europe. 1989 / Ed. Holčík J. V. 1. Pt. 2. General introduction to fishes. Acipenseriformes. Wiesbaden: AULA-Verlag, 469 p.
- 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. Dordrecht: 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.* 2004. Morphological data corroborating the assumption of independent origins within octoploid sturgeon species // *J. Ichthyol.* V. 44. Suppl. 1. P. 63–72.
- 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. Dordrecht: Springer. P. 51–61.
- Vasil'eva E., Vasil'ev V.* 2009. Genetic and environmental variations in quantitative characters in fishes: a comparative analysis of monoclonal triploid form and bisexual spined loach species (*Cobitis*, Cobitidae) and tetraploid forms of different origin // Abstract book. 13-th Europ. Congress Klaipėda: Klaipėdos Univ. P. 95.
- Vasil'eva E.D., Vasil'ev V.P.* 2010. Genetic and environmental variations in quantitative characters in fishes: a comparative analysis of monoclonal triploid and bisexual tetraploid spined loaches (*Cobitis*, Cobitidae) // *J. Ichthyol.* V. 50. № 10. P. 960–968.
- Vrijenhoek R.C., Lerman S.* 1982. Heterozygosity and developmental stability under sexual and asexual breeding systems // *Evolution.* V. 36. № 4. P. 768–776.
- Xie L., Klerks P.L.* 2003. Responses to selection for cadmium resistance in the least killifish, *Heterandria formosa* // *Environ. Toxicol. Chemistry.* V. 22. № 2. P. 313–320.
- Zakharov V.M.* 1992. Population phenogenetics: analysis of developmental stability in natural populations // *Acta Zool. Fennica.* № 191. P. 7–30.