

639.3.032 : 639.371.2

**ГИБРИДИЗАЦИЯ В СЕМ. ACIPENSERIDAE И ПЕРСПЕКТИВЫ
ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЕЕ В ОСЕТРОВОМ ХОЗЯЙСТВЕ****Н. И. Николюкин**

В 1969 г. состоялась научная сессия Центрального научно-исследовательского института осетрового хозяйства, посвященная столетию осетроводства, основателем которого был русский академик Ф. В. Овсянников (1870), впервые поставивший успешный опыт оплодотворения икры стерляди в 1869 г. Тогда же он показал возможность отдаленных скрещиваний осетровых, оплодотворив икру стерляди спермой осетра севрюги и даже помеси осетра со стерлядью и предсказал перспективность исследований в этом направлении.

С того времени экспериментальные работы по гибридизации осетровых не проводились вплоть до 1949 г., когда они были начаты нами на Волге в Саратовском отделении ВНИРО. Эти работы, продолжающиеся до настоящего времени в том же институте в Москве, дали интересные результаты, подтвердившие правильность предсказания Овсянникова.

Прежде всего они показали, что отдаленные виды в семействе Acipenseridae скрещиваются с необычной легкостью не только в природе, как об этом писал Л. С. Берг (1911), но и в эксперименте. В течение многих лет (1949—1969) мы скрещивали осетровых в самых разнообразных сочетаниях, получая межвидовые и межродовые гибриды не только первых (F_1), но и вторых (F_2) поколений, а также возвратных, тройных и межгибридных. Ни в одном случае мы не столкнулись с невозможностью получения жизнеспособного потомства.

Замечательно, что если у гибридов осетровых рыб способность к размножению и нарушена, то в какой-то мере все же сохраняется; бывают и вполне плодовитые формы.

Естественно было заняться цитогенетическим изучением осетровых и их гибридов, хромосомные комплексы которых до этого оставались неизвестными. Оказалось, что хотя таксономические подразделения осетровых и не всегда соответствуют их цитогенетическим различиям (Николюкин, 1969), но степень плодовитости получаемых гибридов, несомненно, связана с большим или меньшим сходством хромосомных комплексов скрещиваемых видов (Серебрякова, 1969). Но интересно, что способность к размножению в какой-то степени сохранилась даже у некоторых гибридов от скрещивания видов с резко отличными хромосомными комплексами, например, у гибрида осетр \times стерлядь.

Данную биологическую особенность осетровых, т. е. исключительно высокую скрещиваемость с образованием более или менее плодовитых гибридов, следует широко использовать в осетровом хозяйстве.

Среди исследованных различных гибридных форм *Acipenseridae* наиболее ценным оказался межродовой гибрид белуги со стерлядью. Заслуживают изучения и такие гибриды, как шип \times севрюга, белуга \times шип, осетр \times стерлядь и др.

Впервые гибрид между белугой и стерлядью был получен на Волге Саратовским отделением ВНИРО в 1952 г. (Николюкин и Тимофеева, 1953). Для краткости гибрид назван «бестером»*.

Обе его реципрокные формы вполне плодовиты. Благодаря этому, а также благодаря гетерозисным особенностям гибрид интересен не только как объект для товарного выращивания, но и для селекции.

Министерством рыбного хозяйства СССР проводится (с 1966 г.) опытно-производственная проверка эффективности товарного выращивания гибрида в прудовых хозяйствах РСФСР, Украины, Грузии, Литвы, дающая положительные результаты. Составленная лабораторией акклиматизации ВНИРО «Инструкция» помогает преодолевать трудности разведения бестера в рыбхозах. Как показал опыт рыбхозов, самой сложной при товарном выращивании гибрида оказалась организация интенсивного его кормления при централизованном снабжении кормами и хранении их в замороженном виде.

Чтобы повысить рыбопродуктивность прудов, кроме их удобрения, нужно практиковать и совместное выращивание гибрида с растительноядными рыбами, прежде всего с толстолобиком.

Кроме гибрида F_1 , в некоторых рыбхозах выращивали и гибрида от возвратного скрещивания самки белуги с самцом F_1 . Такие возвратные гибриды в среднем растут быстрее, чем F_1 . Так, вес некоторых экземпляров на Киевской живорыбной базе к концу третьего лета достиг 4 кг, а в Аксайском рыбхозе к концу четвертого лета — 7 кг. Интересно, что самцы возвратного гибрида при прудовом выращивании начинают созревать уже на четвертом году жизни, т. е. почти как самцы F_1 , несмотря на их большую генетическую близость к позднесозревающей белуге.

Следует подчеркнуть, что благодаря повышенной адаптационной пластичности у производителей гибрида F_1 половые продукты созревают даже при условии, если они от малькового возраста выращиваются в прудах, никогда не бывая ни в реке, ни в море. Решена издавна интересовавшая рыбодоводов задача получения потомства от осетровых при их содержании только в прудовых условиях. Здесь положительную роль сыграло, надо полагать, применение отдаленной гибридизации; неоднократные попытки добиться этого с чистопородными осетровыми пока не привели к положительным результатам.

Начиная с 1966 г., ежегодно мы получаем второе гибридное поколение бестера (F_2). В 1967 г. в прудах Донрыбкомбината (Славянск) было выращено более 20 тыс. сеголетков F_2 весом до 250 г. При совместном выращивании гибрида F_2 и толстолобика рыбопродуктивность достигла 13 ц/га.

Возможность получения второго и последующих поколений от прудовых гибридных производителей позволяет, с одной стороны, создавать полносистемные прудовые хозяйства для проведения всех рыбодоводных процессов, начиная от оплодотворения икры и кончая получением товарной продукции бестера. С другой стороны, это открывает перспективу селекционного выведения новой наследственно устойчивой прудовой гибридогенной породы осетровых рыб.

Таким образом, задачей будущих специализированных осетровых хозяйств должно стать не только товарное выращивание гибридов, но и селекционно-племенная работа. Строительство одного из таких хозяйств проектируется в низовьях Дона (под Ростовом).

* Это слово сочетает в себе начальные слоги слов «белуга» и «стерлядь» и вместе с тем оно близко к иностранному слову «best», что значит «лучший».

Самок (как и самцов) бестера можно неоднократно использовать в качестве производителей по методу И. А. Бурцева, вскрывая брюшную полость и зашивая ее после взятия икры. Примерно через три года такие самки могут снова продуцировать зрелую икру. В связи с этим возникла перспектива организации прудовых хозяйств для разведения производителей бестера специально для продуцирования столовой икры.

Благодаря свойственной бестеру повышенной экологической приспособляемости он может жить не только в пресноводных, но и в солоноватоводных водоемах, например, в Пролетарском водохранилище (на притоке Дона Маныче), в состав которого вошло крупное соленое озеро Гудило. Лишь небольшая западная часть водохранилища пресноводна, а основная восточная часть — сильно осолонена. С 1962 г. гибрид интродуцируется в водохранилище.

Из западной части, куда выпускают его молодь, он по мере роста распространяется и в восточную часть водохранилища, где соленость составляет 10—12‰. Гибрид здесь быстро растет, достигая на пятом году жизни около 8 кг. Попадаются половозрелые экземпляры.

Таким образом, в Пролетарском водохранилище имеются условия не только для товарного выращивания гибрида, но и для экспериментальных работ по созданию местной формы осетровых и акклиматизации ее в этом своеобразном водоеме.

Естественно, встал вопрос, не приспособится ли этот гибрид и в таком море с пониженной соленостью, каким является Азовское. Рекогносцировочные опыты в этом направлении, начатые в 1963 г., дали положительные результаты (Николюкин, 1964).

Выживаемость гибрида, по-видимому, высока — он распространился по всей акватории Азово-Донского бассейна, сосредоточившись главным образом в Таганрогском заливе. По скорости роста он уступает белуге и превосходит осетра, севрюгу (данные АзНИИРХ) и тем более стерлядь*. Но некоторые вопросы его биологии (нерестовые миграции, темп роста в Азовском море и Таганрогском заливе как его наиболее опресненной части и др.) требуют дополнительного изучения.

В 1966 г. мы совместно с А. Ф. Карпевич биологически обосновали целесообразность продолжения опытного вселения гибрида в Азовское море. Привожу наиболее существенное из этого обоснования.

Азовское море известно исключительно высокой продуктивностью: как писал Н. Л. Чугунов (1926), в этом море практически отсутствуют животные организмы, в кормовом отношении бесполезные для рыб. Тем не менее в течение уже многих лет, особенно после зарегулирования стока Дона запасы ценных промысловых рыб здесь неуклонно сокращаются, а низкосортных и сорных значительно увеличиваются. В связи с этим в работах исследователей обоснована необходимость реконструкции ихтиофауны этого моря, в частности, в сторону усиления ценных хищников.

А. Ф. Карпевич (1960, 1964, 1965) подчеркивает, что вследствие резкого сокращения запасов ценных рыб в Азовском море освободились огромные пищевые резервы, а поэтому улучшились условия откорма малоценных и непромысловых рыб, для подавления которых рационально вселение хищников. Е. А. Яблонская (1955), отмечая, что кормовые ресурсы Азовского моря относительно полно используются планктоноядными рыбами, но недостаточно используются бентосоядными, рекомендует меры, направленные на усиление потребления в пищу хищниками малоценных планктоноядных рыб. В работе Н. Л. Чугунова и Н. И. Чугуновой (1964) также справедливо указано, что задача рацио-

* Сравнительная продуктивность гибрида выше стерляди в 15—16 раз (см. статью А. Ф. Карпевич в этом сборнике).

нального рыбного хозяйства Азовского моря заключается в том, чтобы увеличить запасы ценных промысловых рыб и чтобы «многие центры низкосортной рыбы (тюльки, бычки, перкарина) заменились в уловах крупным частиком и осетровыми». Значительная часть низкосортной рыбы должна идти на корм ценным хищникам.

Понятно, что при реконструкции ихтиофауны Азовского моря в центре внимания должны находиться осетровые. Прежде всего необходимо увеличить количество искусственно воспроизводимых осетровых и по приведенным выше соображениям усилить хищные формы. Среди осетровых наиболее хищной является белуга; благодаря ее мощному росту увеличение весовых показателей уловов зависит главным образом от того, насколько в них представлена белуга. К тому же по скорости продуцирования мяса именно азовская белуга не имеет себе равных среди осетровых. Искусственному воспроизводству белуги, очевидно, следует уделять максимальное внимание.

Естественно, возник вопрос, нельзя ли дополнить состав осетровых рыб Азовского моря гибридной формой, выведенной скрещиванием белуги со стерлядью, формой, которая по хищничеству и по скорости роста почти не уступала бы белуге, но зато раньше достигала бы половозрелости, причем, нагуливаясь в море, легче приспособилась бы к размножению в нижнем течении Дона (ниже Цимлянской ГЭС).

Иногда высказывается такое мнение: вместо акклиматизации новых видов или гибридных форм, например, осетровых в Азовском море, целесообразно направлять рыбоводные усилия на создание оптимальных жизненных условий для аборигенов и тем самым способствовать повышению их запасов.

Если биологические условия, к которым приспособились аборигены, относительно устойчивы, такая постановка вопроса может иметь некоторое основание. Но вследствие гидростроительства резко нарушены условия размножения проходных осетровых, в частности азовских (Бойко и Наумова, 1960), причем естественное воспроизводство почти полностью потеряло значение, пришлось перейти на искусственное воспроизводство этих рыб, которое не может вполне заменить естественное, поскольку в этом случае в отличие от заводского участвуют разновозрастные производители.

Дело в том, что осетроводство не может быть полноценным при использовании на заводах только впервые созревающих производителей, т. е. при переводе нерестовой популяции с многоразового на одноразовое икротетание (Кожин, 1964; Марти, 1964). Надо учитывать и то, что при заводском осетроводстве требуется гораздо меньшее количество производителей, чем при естественном нересте, что крайне ограничивает действие естественного отбора и может сказаться отрицательно на хозяйственно-ценных биологических показателях осетровых.

Вот почему, увеличивая масштабы искусственного воспроизводства этих ценнейших рыб, необходимо заботиться и о сохранении многоразовости их икротетания прежде всего созданием искусственных нерестилищ, а также разработкой биотехники получения продуктивной икры без умерщвления производителей.

Н. И. Кожин (1953, 1964) в докладе на Всесоюзной Конференции по вопросам рыбного хозяйства в 1951 г. среди главнейших рыбоводно-мелиоративных мероприятий, направленных на сохранение и увеличение рыбных запасов в условиях зарегулированного стока рек, впервые указал на «направленное изменение наследственной природы рыб (например, гибридизация осетровых рыб)».

В связи с нарушением условий размножения проходных осетровых в зарегулированном Дону по инициативе ВНИРО поставлен опыт интродукции в Азовское море гибридной формы от скрещиваний белуги со стерлядью.

В «биологическом обосновании» этого опыта отражен следующий план скрещивания и их последовательность:

- 1) белуга \times стерлядь (F_1);
- 2) белуга \times (белуга \times стерлядь) (F_B);
- 3) (белуга \times стерлядь) \times [(белуга \times (белуга \times стерлядь)] ($F_1 \times F_B$).

В этих скрещиваниях созревшие производители самцов первого гибридного поколения используются для получения возвратных гибридов от скрещивания их с самками белуги, а самок F_1 скрещивают с самцами возвратного гибрида (F_B).

Из указанных трех скрещиваний первое (F_1) было осуществлено в начале опыта (в 1963 г.); второе (F_B) в 1965 г., после чего эти скрещивания неоднократно повторялись с положительными результатами.

Последнее (третье) скрещивание нашего плана было сначала намечено на 1970/71 г., но так как самцы возвратного гибрида созрели ранее, чем предполагалось (в возрасте 4 лет), то его удалось осуществить уже в 1969 г. в небольшом масштабе в условиях Аксайского рыбхоза, причем гибрид оказался вполне жизнеспособным. Известно, что гетерозис наиболее характерен для F_1 , а в последующих поколениях обычно затухает, но благодаря указанным скрещиваниям гетерозиготность, а следовательно и гетерозис гибридных форм все же должен поддерживаться на некотором уровне.

Надо полагать, что эта форма, как и первые две, будет не бесплодной. Но и в том случае, если ее плодовитость окажется ограниченной при индивидуальном разнообразии, то, оставляя на племя наилучшие в этом отношении особи, можно будет сформировать продуктивное маточное стадо.

В 1970 г. запланировано получить значительно большее количество молоди этой формы для дальнейшего выращивания производителей при массовом, по возможности жестком отборе по скорости роста, скороспелости, повышенной плодовитости и экстерьерным признакам. Впоследствии эту форму надо будет размножать «в себе», проводя не только массовый, но и индивидуальный отбор производителей по потомству.

Так как данная форма получается от скрещивания $F_1 \times F_B$, то у нее должны несколько преобладать свойства белуги ($5/8$ долей наследственного участия) над стерляжьими ($3/8$), и поэтому по скорости роста она, вероятно, если не превзойдет, то и не уступит бестеру (F_1), в образовании которого доли наследственного участия родительских видов ($1/2$) равны.

Благодаря гибридной адаптивной пластичности эта форма из поколения в поколение будет приспосабливаться к прудовым условиям обитания, не утрачивая способности давать здесь зрелые половые продукты. Этому будет содействовать применение селекции.

При селекционных работах с бестером надо учитывать, что его сеголетки при прудовом выращивании значительно варьируют по размерам и весу — примерно от 30 до 300 г и даже более. Двухлетки растут более равномерно. Высокая размерно-весовая изменчивость гибрида объясняется, по-видимому, прежде всего недостаточностью кормления, слабой привлекательностью корма, неравномерностью распределения его по пруду и в меньшей степени наследственной разнокачественностью рыб. В Таганрогском заливе, где кормовая база (биомасса бентоса) во много раз богаче, чем в прудах, и где сеголетки гибрида достигают в среднем 400—500 г, весовые отклонения от среднего, как правило, не превышают 30—40%.

Известно, что общая фенотипическая изменчивость, т. е. изменчивость по внешности, — результат взаимодействия изменчивости генотипической, обусловленной наследственными факторами, и паратипической, обусловленной различиями влияния факторов среды.

Селекционное значение имеет только генотипическая изменчивость. Изменения же, зависящие от среды, если они не затронули материальной основы наследственности, не имеют такого значения. Разработаны методы определения удельного веса генотипической и паратипической изменчивости в общей фенотипической изменчивости по отдельным признакам.

В последние годы на осетроводных пунктах Аксайского рыбхоза и Донрыбкомбината проводится массовый отбор гибридов на племя главным образом по весовому росту. Вместе с тем начат и индивидуальный отбор производителей по потомству.

Таким образом, делаются первые шаги в селекционной работе, хотя нормальных условий для ее развертывания пока нет. Между тем наилучшие успехи в этом деле могут быть достигнуты только при наличии специализированных селекционно-племенных хозяйств, построенных с учетом требований прудового осетроводства. Такие хозяйства должны работать под руководством исследовательских институтов.

Чтобы создать в Азовском море хотя бы минимальную численность гибридов, позволяющую учитывать результаты опытов, необходимо ежегодно в течение пяти лет (с 1970 г.) выпускать не менее, чем по 100 тыс. шт. молоди, что составило бы примерно около 3% количества выпускаемой донскими заводами молоди белуги. На основании опытных данных можно решить вопрос о целесообразности промышленного использования новой гибридной формы для включения ее в состав ихтиофауны Азовского моря.

Против опытных работ по вселению гибрида в Азовское море было выдвинуто немало возражений. Остановимся на некоторых из них, наиболее обстоятельно мотивированных.

Приступая к нашему опыту без полной уверенности в способности гибрида к размножению, мы полагали, что даже только заводское воспроизводство его, т. е. в сущности товарное выращивание в Азовском бассейне, практически целесообразно.

По данным АзНИИРХ, вселение гибрида в море не может дать существенного промыслового результата, так как он длительное время держится в реке — в районе интенсивного рыболовства, где вылавливается рыбаками для личного потребления как «стерлядь», которую на Дону вообще не принято сдавать как промысловую рыбу. При таком положении до половозрелого состояния доживут лишь единичные гибриды, и товарная часть окажется ничтожно малой. В данном случае речь идет о браконьерском вылове гибрида, не сдерживаемом рыбоинспекцией. Равняться на подобное отношение к рыбоводным мероприятиям, конечно, нельзя, иначе многие из них должны быть признаны неосуществимыми.

Выдвигается и такое возражение: основная масса азовских малоценных рыб недосыгаема для гибрида F_1 , поскольку он почти не выходит в море. Нужно заметить, что мы не располагаем достаточными сведениями о его распространении в Азовском море. Действительно, в уловах он попадает лишь в единичных экземплярах, так как при небольшом количестве выпущенной молоди распространен на обширной площади моря. Зато растет он здесь значительно быстрее, чем в Таганрогском заливе и в Дону (вес отдельных экземпляров на пятом году достиг 13 кг).

К тому же получение гибрида первого поколения — не конечная цель опыта, а лишь первое звено в цепи трех скрещиваний, направленных на селекционное выведение новой формы осетровых с преобладанием наследственности белуги — формы, которая, надо полагать, распространится в большей мере, чем F_1 , в Азовском море.

С другой стороны есть указания на то, что сеголетки гибрида вначале питаются мизидами и хирономидами, в меньшей степени другими

беспозвоночными и, следовательно, являются прямыми конкурентами молоди проходных осетровых, основной пищей которым в Дону служат также мизиды и хирономиды*. На это надо сказать, что позднее, в Таганрогском заливе и в Дону, гибрид переходит на питание главным образом рыбой, качественный состав которой пока недостаточно изучен, но во всяком случае он поедает немало бычков и тюльки.

Заметим, что в литературе (Майский, 1960; Карпевич, 1964, 1965) есть сведения о том, что в последние годы соотношение численности ценных и малоценных рыб Азовского моря резко ухудшилось. В настоящее время по численности и запасу здесь преобладают бычки, тюлька, хамса, перкарпина. Все эти виды являются хорошим кормом для гибридов разного возраста, причем запасы этих рыб настолько велики, что если даже стадо гибрида и достигнет высокой численности, то его роль как пищевого конкурента других осетровых не будет сколько-нибудь существенной. Вообще, неоднократно высказывалось мнение (Кожин, 1964 и др.), что кормовых ресурсов Азовского моря (как и Каспийского) хватило бы для прокорма запасов осетровых, в несколько раз больших по сравнению с теперешними. При этом надо учитывать, что конкуренция между особями одного и того же аборигенного вида при повышении его численности более напряженная, чем между особями разных видов или между аборигенным видом и вселенным новым видом или гибридной формой. Дело в том, что вселенцы в соответствии со своими биологическими особенностями обычно занимают свободные экологические ниши, более или менее избегая непосредственной конкуренции с аборигенами.

Интересно, что в 1869 г., т. е. столетие назад, после открытия Суэцкого канала 15 видов рыб вселилось в Средиземное море из Красного, что, по-видимому, не вызвало резкой конкуренции, поскольку за этот период численность каких-либо средиземноморских видов рыб не уменьшилась. Вероятно, вселенцы заняли имевшиеся свободные экологические ниши (Kosswig, 1951), не оказав существенного отрицательного влияния на виды-аборигены.

Последнее возражение, на котором мы остановимся, сводится к следующему. Молодь гибрида выращивают на донских заводах за счет уменьшения плана получения молоди проходных осетровых для Азовского моря, между тем масштабы азовского промышленного осетроводства и без того крайне недостаточны. Отвлекать осетроводные заводы от их непосредственных обязанностей нельзя. Для получения молоди гибрида, предназначенной для зарыбления закрытых водоемов, необходимо создать специальную производственную базу.

Это довод вполне справедливый, но носит практический, а не принципиальный характер. Получение гибрида в экспериментальных целях должно осуществляться не за счет уменьшения производственных планов донских заводов, а за счет увеличения их мощности и повышения масштабов азовского промышленного осетроводства. К сожалению, план строительства заводов на Дону не выполняется.

Получение и выращивание производителей возвратного и межгибридного поколений для Азовского моря, а также и селекционно-племенные работы проводятся на Аксайском рыбхозе параллельно с соответствующими работами по выведению прудовой порсоды. Впоследствии, после постройки проектируемого Ростовского осетроводного хозяйства для товарного выращивания гибрида с селекционно-племенным отделом, указанные работы должны быть перебазированы на это хозяйство.

* В Дону обитает огромное количество мелких непромысловых рыб, которые потребляют те же корма и, по-видимому, являются более опасными пищевыми конкурентами осетровых.

Нельзя не обратить внимание и на следующее обстоятельство. Гибрид белуги со стерлядью по природе своих родительских видов — рыба не замкнутых водоемов прудового типа, хотя и не плохо приспособляется к жизни в прудах, где при интенсивном кормлении может быстро расти и достигать половозрелости, но размножаться без вмешательства человека — путем естественного нереста — не может. Следовательно, строго говоря, акклиматизировать гибрида в прудовых условиях невозможно. Наоборот, Азово-Донской бассейн, в котором обитают родительские виды гибрида, является его материнским водоемом. Если в прудах средний вес сеголетков редко превышает 60—80 г при кормлении, то в Таганрогском заливе на естественных кормах достигает 400—500 г. Соответственно и созревают производители в прудах значительно медленнее. Поэтому в Азово-Донском бассейне гибрид может быть легко акклиматизирован.

Если бы даже пришлось ограничить использование гибрида только прудовыми хозяйствами, было бы очень нежелательно полностью отрывать прудовую гибридную культуру от Азово-Донского бассейна. Пополнять гибридное стадо производителей было бы рационально особями из этого бассейна, особенно для селекционно-племенных работ, когда требуются наиболее быстрорастущие экземпляры.

Ихтиологическая комиссия, являющаяся наиболее авторитетным судьей по спорным вопросам рыбохозяйственной науки, с самого начала поддержала предложение ВНИРО об опытной интродукции гибрида в Азовское море и в 1966 г., пересмотрев этот вопрос, также пришла к заключению о желательности продолжения опыта в масштабах, не наносящих ущерба азовскому осетроводству. В 1969 г. решением расширенного Научно-Консультативного совета по вопросам акклиматизации при Ихтиологической комиссии признано целесообразным продолжить эти опыты при ежегодном выпуске гибридной молоди не более 3% от количества выпускаемой донскими рыболовными предприятиями в Азовское море молоди белуги.

Надо сказать, что это не противоречит решению состоявшегося в 1967 г. Научного совещания по вопросам генетики, селекции и гибридизации рыб, в котором признана недопустимость массового выпуска (в промышленных количествах) межвидовых гибридов рыб, особенно лососевых и осетровых, в естественные водоемы, что может принести большой вред воспроизводству этих ценнейших рыб. Как отмечено далее в решении, выпуск гибридов в небольших количествах может быть разрешен только при контроле со стороны научных учреждений и при возможности последующего различения гибридов.

Эти требования можно удовлетворить при экспериментальном выпуске молоди гибрида белуга×стерлядь в Азово-Донской бассейн. Ранее (Николюкин, 1952, стр. 296) автор данной статьи высказывался против массового непланового выпуска гибридов промысловых рыб (например, карповых) в естественные водоемы, подчеркивая, что гибридизация может быть оправдана лишь тогда, когда направлена на решение определенной задачи.

Наконец, решением Совещания по культивированию и товарному выращиванию морских объектов, состоявшегося в 1970 г. в Керчи, предусмотрено на ближайшие годы производственное выращивание гибрида белуга×стерлядь в Азово-Черноморском бассейне. Возможность нанесения генетического ущерба аборигенным видам со стороны гибрида чрезвычайно мала (Николюкин, 1964).

Генетическое взаимодействие между гибридами и чистопородными видами может осуществляться путем скрещиваний (интрогрессивная гибридизация). В данном случае такие скрещивания (главным образом возвратные) могут осуществляться только как исключение. В самом начале опыта нами было высказано предположение о том, что самцы

гибрида по достижении половозрелости будут мигрировать в Дон для размножения, причем ввиду отсутствия гибридных самок (созревающих на несколько лет позднее самцов), быть может, станут скрещиваться с самками стерляди. Достаточных данных, подтверждающих это предположение (Бурцев, статья в настоящем сборнике), пока еще нет.

Скрещивания гибрида с другим родительским видом — белугой — менее вероятны, чем со стерлядью, поскольку различия как экологические (несовпадение сроков и мест нереста) так, особенно, этологические (поведение в период нереста при большей разнице по возрасту и по величине производителей) между ними выражены более резко. Здесь, возможно, в какой-то мере будут действовать те же экологические факторы, которые препятствуют в природных условиях скрещиваниям белуги со стерлядью, находящихся во взаимоотношениях «хищник—жертва»: в литературе имеются указания на то, что белуга наряду с другой рыбой потребляет в пищу и стерлядок и иногда в немалых количествах (Бабушкин, 1964). Естественно поэтому, что стерлядь должна избегать близости с белугой. В какой-то мере можно ожидать того же и от гибрида, поскольку производители его, созревающие почти в одном возрасте с производителями стерляди, будут значительно уступать по величине белужьим. Вероятно, гибрид в силу унаследованного от стерляди инстинкта будет также склонен сторониться белуги — этой гигантской хищницы.

Вот почему скрещивания гибрида с белугой, если и будут происходит, то только как исключение, тем более, что после зарегулирования Дона естественное размножение белуги заменено заводским и может быть эффективным лишь в редкие многоводные годы.

Как уже отмечалось, у *Acipenseridae* в природе широко распространены отдаленные скрещивания почти всех видов этого семейства, причем иногда возникают плодовые гибриды. Такая гибридизация осетровых совершается в течение тысячелетий. Обращает на себя внимание сочетание у осетровых исключительно высокой скрещиваемости и значительной морфобиологической вариабильности. Вероятно, эти особенности взаимно обусловлены в этой очень древней, но не обреченной на вымирание, группе рыб. Здесь налицо благоприятные условия для интрогрессии, чем, по всей вероятности, и объясняется повышенная вариабильность осетровых, представляющая большое наследственное разнообразие для естественного отбора.

Н. Л. Гербильский (1962) в своей теории биологического прогресса осетровых подчеркивает «многогранную экологическую приспособленность» видов рода *Acipenser* и ярко выраженную внутривидовую биологическую дифференциацию в пределах отдельных видов. Для повышения адаптационной пластичности акклиматизируемого материала Н. Л. Гербильский (1967) предлагает получать внутривидовые помеси осетровых путем скрещиваний возможно более различающихся рас одного и того же вида (сезонные, локальные расы, биологические группы), предполагая ранее проявление гетерозиса в потомстве, что нашло подтверждение в соответствующих экспериментах (Мильштейн и Попова, 1969).

Интересно, что повышенная вариабильность осетровых, вероятно обусловленная скрещиваниями, обычно не выходит за пределы внутривидового морфобиологического разнообразия, но никогда не приводит к стиранию граней между видами. Высказывалось предположение, что в р. Лене осетровые представлены особым гибридогенным видом, порожденным длительным скрещиванием осетра со стерлядью (Борисов, 1928), но это не подтвердилось: указанного представителя надо отнести к подвиду сибирского осетра (*Acipenser baeri stenorhynchus*). Вообще в природных условиях нет примеров возникновения новых видов осетровых, так же как и исчезновения ранее существовавших в результате

интрогрессивной гибридизации. Это, понятно, не умаляет значения искусственной гибридизации, сопровождаемой селекцией при создании новых форм.

Сказанное об относительной устойчивости вида в целом при адаптивной вариабильности составляющих его внутривидовых таксономических категорий находится в соответствии с теоретическими положениями учения о виде. Основатель популяционной генетики С. С. Четвериков (1926) писал: «Вид, как губка, впитывает в себя гетерозиготные геновариации, сам оставаясь все время однородным».

Приведу некоторые имеющие непосредственное отношение к разбираемому здесь вопросу высказывания известного советского генетика Н. П. Дубинина (1966), автора «генетической концепции вида».

«Вследствие физиологической изоляции система каждого вида приобретает замкнутый характер. Однако нескрещиваемость отнюдь не является обязательным признаком вида. Нескрещиваемость — это один из приспособительных признаков, возникающих под действием естественного отбора, и в тех случаях, когда нет оснований для подобного действия отбора, разошедшиеся виды не теряют способности к скрещиванию» (стр. 308). Это вполне приложимо к таким видам, как белуга и стерлядь, которые в природе настолько изолированы, что скрещивания их исключаются, хотя в эксперименте они легко дают гибридов и притом плодовитых.

В качестве критерия, характеризующего уровень видовой дивергенции, Н. П. Дубинин выдвигает принцип эволюционной несовместимости наследственных систем разных видов. В процессе дивергенции скрещивание в пределах низших таксономических категорий (подвидов, рас, популяций) имеет прогрессивное эволюционное значение, так как способствует обмену генами и новыми мутациями и, следовательно, возможности интеграции новой наследственности внутривидовой системы. Однако такое скрещивание, будучи вначале прогрессивным, позднее превращается во вредный фактор, разрушающий наследственные системы видов, сложившиеся в определенных условиях среды. Как следствие этого, под действием естественного отбора возникают изолирующие механизмы, ограждающие виды от разрушительного влияния скрещивания.

Происходящие в природе скрещивания между низшими таксономическими категориями сем. *Acipenseridae* ведут к повышению внутривидовой изменчивости, давая богатый материал для воздействия естественного отбора, и поэтому усиливают адаптивную пластичность этой древней группы рыб. Экспериментальные работы должны пролить свет на эту еще мало исследованную область.

В практическом отношении наиболее интересны те отдаленные скрещивания, которые дают плодовитых гибридов как межвидовых в пределах рода *Acipenser*, так и межродовых — между видами родов *Acipenser* и *Huso*, а также скрещивания видов рода *Huso* — белуги и калуги, которые, надо ожидать, будут отличаться исключительно быстрым ростом, наследуемым от родительских видов и усиленным благодаря гетерозису.

В перспективе внедрение плодовитых отдаленных гибридов осетровых в рыбное хозяйство — разведение их в прудах, водохранилищах, озерах, а быть может и в некоторых внутренних морях — необходимо сочетать с селекцией. «Использование отдаленной гибридизации в качестве одного из могущественных методов селекции — яркое свидетельство прогресса эволюционной идеи в генетике» (Дубинин, 1966).

Вернемся теперь к вопросу об интрогрессивной гибридизации, которому в последние два десятилетия все более и более уделяют внимание исследователи (особенно зарубежные), причем осетровые не фигурируют в качестве объекта изучения. Подробно разбирает интрогрессию

у животных, в частности у рыб, Э. Майр (1968) в книге «Зоологический вид и эволюция». Автор считает термин «интрогрессивная гибридизация» очень подходящим для противопоставления термину «обмен генов», возникающий в результате потока генов из разных популяций одного и того же вида, а не из разных скрещивающихся видов, как при интрогрессии, когда гены одного вида как бы проникают в генный состав другого вида.

Андерсон (Anderson, 1949), разработавший учение об интрогрессивной гибридизации на растениях, полагает, что видовая наследственная изменчивость в своей большей части обусловлена именно этим явлением. Такое положение справедливо в значительной мере для растительного мира, но требует существенных ограничений в отношении животных. Коренные морфо-физиологические различия между растениями и животными (прежде всего в воспроизводительной системе и особенностях размножения) являются причиной того, что гибридизация у животных совершается гораздо реже и имеет меньшее эволюционное значение, чем у растений. Это особенно относится к интрогрессивной гибридизации, поскольку весьма редко отдаленные гибриды животных, по крайней мере позвоночных, способны к возвратным скрещиваниям.

Как справедливо указывает Майр, о редкости интрогрессивной гибридизации у животных обычно свидетельствует не только малочисленность гибридов F_1 , но и отсутствие повышения изменчивости у родительских видов в областях их географического перекрывания. Если два вида успешно интрогрессируют, то этим ослабляются генетические изолирующие механизмы и гибридизация учащается, пока в конце концов не возникает непрерывный ряд переходов между такими видами благодаря массовому скопленению гибридов. Но подобные скопления гибридов образуются лишь в очень редких случаях вследствие того, что гибридные особи обычно элиминируются естественным отбором, который не благоприятствует генотипам, содержащим дисгармоничные комбинации, а у гибридов смесь генов от двух видов почти всегда дисгармонична. Естественный отбор, как правило, действует против интрогрессии, даже при внутривидовой гибридизации между дифференцированными популяциями, а при межвидовой гибридизации препятствия для интрогрессии еще более увеличиваются вследствие генной несбалансированности и отсутствия коадаптации.

В какой же степени распространена в природе интрогрессивная гибридизация у рыб?

К. Хаббс (C. Hubbs, 1955) обращает внимание на то, что в пресных водах Америки частота гибридизации рыб значительно больше, чем в морях. Это объясняется приуроченностью большинства пресноводных рыб к сравнительно изолированным, иногда временным водоемам, между которыми с периода оледенения Северного полушария происходил интенсивный обмен. Поэтому здесь нет строгого приспособления к стабильным экологическим условиям и отбор не препятствует случайной интрогрессии; но даже в столь благоприятных условиях она очень редка.

Убедительный анализ интрогрессивной гибридизации для рода *Coregonus* дал Свэрдсон (Svärdson, 1965), полагающий, что она наблюдается и у других родов.

Кл. Хаббс (1967), исследовавший ряд гибридов подсем. *Etheostomatinae* сем. *Percidae*, пришел к выводу, что интрогрессии здесь, по-видимому, нет, поскольку эти гибриды в большинстве стерильны или ограниченно фертильны.

Нильсон (Nelson, 1968) в результате детального изучения гибридизации двух видов сем. *Catostomidae* (*Catostomus commersonii* и *C. macgoycheilus*), находящихся во вторичном контакте в некоторых озерах Британской Колумбии, пришел к следующему заключению. В среднем гибриды (F_1) составляют 7%. Несмотря на то что гибридизация

в некоторых областях происходит по крайней мере в течение нескольких столетий, не получено сведений о возвратных скрещиваниях, об усилении изолирующих механизмов, о том, что гибридизация здесь могла иметь какое-то влияние на видообразование.

По давним наблюдениям (Николюкин, 1952), в некоторых озерах поймы Верхнего Дона часто скрещиваются такие виды ссм. Cyprinidae, как плотва (*Rutilus rutilus*) и лещ (*Abramis brama*), красноперка (*Scardinius erythrophthalmus*) и густера (*Blicca bjoerkna*). Интересно, что в дни нереста родительских видов, например, красноперки и густеры, идет на нерест и гибрид между ними, попадающий в орудия лова в больших количествах (до 10% всего улова). Среди гибридов встречаются самки с нормальной текучей икрой и самцы с не вполне нормальной спермой. Следовательно, здесь условия благоприятствуют главным образом возвратным скрещиваниям, которые неоднократно осуществляли искусственно, получая жизнеспособное потомство. В морфологическом отношении это потомство промежуточно между гибридом и участвующим в скрещивании родительским видом. При повторных скрещиваниях с одним и тем же родительским видом потомство все более и более утрачивает признаки гибридной промежуточности, приближаясь к этому виду вплоть до полного слияния с ним.

Заметим, что у красноперки, кроме характерной для нее формулы глоточных зубов 3.5—5.3, встречается как исключение и формула, характерная для густеры 2.5—5.2, а у густеры, наоборот, кроме характерной для нее формулы обычно указывается, как очень редко встречающаяся формула красноперки. По всей вероятности, в этом проявляется интрогрессия.

Вполне возможно, что в подобных крайне ограниченных масштабах может проявляться интрогрессия и у *Acipenseridae*, которая, понятно, не может иметь существенного эволюционного значения, хотя вариативность в какой-то мере и увеличивается.

При дальнейшем расселении гибрида белуга \times стерлядь в водоемах СССР прежде всего следует вселить его в днепровские водохранилища. Как известно, проходные осетровые вследствие зарегулирования стока Днепра лишены возможности размножаться выше Каховской плотины и полностью потеряли здесь промысловое значение. Условия для размножения их (главным образом осетра) сохранились в незначительной мере лишь в низовьях Днепра.

При создавшемся положении необходимо хотя бы частично восстановить осетровых в водохранилищах этой самой крупной реки Украины за счет гибридной формы, начав ее интродукцию с Каховского водохранилища. Имея в виду последующие работы по созданию здесь новой формы, приспособленной к местным экологическим условиям, целесообразно выпускать сюда сразу молодь второго (возвратного) поколения от скрещивания белуги с F_1 . Для этой цели на Каховском водохранилище необходимо построить небольшой осетровый завод мощностью в 1 млн. шт. трехграммовой молоди. В качестве производителей для работы завода могли бы служить примерно десяток черноморских белуг самок и два-три десятка самцов F_1 , которыми ВНИРО может обеспечивать завод с его экспериментальной базы на Аксайском рыбхозе Ростовской области.

Богатые кормовые ресурсы Каховского водохранилища (например, бычки, являющиеся излюбленной пищей гибрида) позволяют ожидать, что он здесь будет быстро расти, давая высококачественную товарную продукцию.

В заключение надо подчеркнуть, что в данной гибридной форме исключительно удачно сочетаются лучшие качества родительских видов. К сожалению, этот редчайший дар природы пока еще очень мало используется в рыбном хозяйстве. Здесь уместно напомнить следующие

слова одного из виднейших исследователей в области акклиматизации рыб, каким был Б. С. Ильин: «Вследствие сложности взаимоотношений организма и среды, при всех условиях, во всех переселениях рыб неизбежна некоторая доля производственного риска. Боязнь ответственности за такой риск объясняются требования бесконечных исследований, затягивающие дело. В результате задерживается разумное использование наличных акклиматизационных фондов промысловых рыб и кормовых организмов, а следовательно, и улучшение промысловой ихтиофауны водоемов» (Ильин, 1954).

ВЫВОДЫ

1. Наблюдаемую в природе и в эксперименте исключительно высокую скрещиваемость *Acipenseridae* рекомендуется широко использовать в осетровом хозяйстве. Наибольший практический интерес представляет плодовитый гибрид белуга × стерлядь (бестер). Для товарного выращивания годится не только его первое, но и второе поколение от возвратного скрещивания с самкой белуги. Возвратный гибрид отличается более быстрым ростом по сравнению с F_1 и повышенной вариабельностью по темпу роста, что расширяет возможности селекции.

2. Полная плодовитость бестера открывает перспективу для селекционного выведения на его основе новых наследственно устойчивых форм, в первую очередь прудовой, затем водохранилищных, приспособленных к местным экологическим условиям, например, для солончатого Пролетарского водохранилища, с одной стороны, и для пресноводных днепровских водохранилищ, с другой.

3. Показана возможность осуществления системы скрещиваний с участием белуги и стерляди (три различных поколения), направленных на выведение новой проходной формы Азовского моря с некоторым преобладанием наследственности белуги.

4. Вероятность отрицательного наследственного влияния гибрида на аборигенные виды во всяком случае не столь значительна, чтобы служить препятствием для экспериментальных исследований целесообразности интродукции этой интереснейшей формы в Азовском море, где запасы осетровых требуется всемерно поддерживать.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабушкин Н. Я. Биология и промысел каспийской белуги. Тр. ВНИРО. Т. 52, сб. 1, 1964.
- Берг Л. С. Фауна России. Рыбы, 1, 1911.
- Бойко Е. Г., Наумова В. И. Условия размножения осетровых рыб в Дону после зарегулирования его стока. Тр. АзНИИРХ. Т. 1, Вып. 1, 1960.
- Борисов П. Г. Рыбы реки Лены. Тр. Якутск. ком. АН СССР. Т. IX, 1928.
- Бурцев И. А. Получение потомства от межродового гибрида белуги со стерлядью. Генетика, селекция и гибридизация рыб. Изд-во «Наука», 1969.
- Бурцев И. А. Половое созревание гибридов белуги со стерлядью в Азово-Донском бассейне. (Статья опубликована в настоящем сборнике).
- Гербильский Н. Л. Теория биологического прогресса осетровых и ее применение в практике осетрового хозяйства. Ученые записки № 311. Изд. ЛГУ, 1962.
- Гербильский Н. Л. Элементы теории и биотехники управления ареалом осетровых. Тр. ЦНИОРХ. Т. 1, 1967.
- Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М., Атомиздат, 1966.
- Ильин Б. С. Акклиматизация рыб в морях в связи с гидростроительством. Тр. Совещ. по проблеме акклиматизации рыб и кормовых беспозвоночных. Изд. АН СССР, 1954.
- Карпевич А. Ф. Влияние изменяющегося стока рек и режима Азовского моря на его промысловую и кормовую фауну. Тр. АзНИИРХ. Т. 1, Вып. 1, 1960.
- Карпевич А. Ф. Биологические основы акклиматизации ценных видов рыб в Азовском море. Тр. ВНИРО. Т. 55. Вып. 2, 1964.
- Карпевич А. Ф. Изменение продуктивности Азовского моря в условиях зарегулированного стока рек. «Гидробиол. журн.». Т. 1, № 3, 1965.

- Кожин Н. И. Итоги и задачи научно-исследовательских работ по воспроизводству рыбных запасов в южных водоемах в связи с гидростроительством. Тр. Всесоюзн. конференции по вопросам рыбного хозяйства. Тр. совещаний. Вып. 1, 1953.
- Кожин Н. И. Осетровые СССР и их воспроизводство. Тр. ВНИРО. Т. 52, 1964.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., изд-во «Мир», 1968.
- Майский В. П. Состояние запасов бычков, хамсы и тюльки в Азовском море в 1932—1958 гг. Тр. АзНИИРХ. Т. 1. Вып. 1, 1960.
- Мартин Ю. Ю. Предисловие к сборнику «Осетровые южных морей Советского Союза». Тр. ВНИРО. Т. 52. Сб. 1, 1964.
- Мильштейн В. В., Попова А. А. О гетерозисе в постэмбриональном периоде при скрещивании разных биологических групп осетра. Генетика, селекция и гибридизация рыб. Изд-во «Наука», 1969.
- Николюкин Н. И. Межвидовая гибридизация рыб. Саратов, 1952.
- Николюкин Н. И. Гибридизация рыб и ее значение в акклиматизации. Тр. ВНИРО. Т. 55. Вып. 2, 1964.
- Николюкин Н. И. Некоторые вопросы цитогенетики, гибридизации и систематики осетровых рыб. «Генетика», 1966, № 5.
- Николюкин Н. И., Бурцев И. А. Инструкция по разведению и товарному выращиванию гибридов белуги со стерлядью. М., ВНИРО, 1969.
- Николюкин Н. И., Тимофеева Н. А. Гибридизация белуги со стерлядью. ДАН СССР. Т. 93, № 5, 1953.
- Овсянников Ф. В. Об искусственном разведении стерлядей. Тр. II съезда русск. естествоисп. М., 1870.
- Серебрякова Е. В. Некоторые данные о хромосомных комплексах осетровых рыб. Генетика, селекция и гибридизация рыб. Изд-во «Наука», 1969.
- Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. «Журн. exper. биологии». Сер. А. Т. 2. Вып. 1 и 4, 1926.
- Чугунов Н. Л. Предварительное исследование продуктивности Азовского моря. Тр. Азовск. экспедиции. Вып. 1, 1926.
- Чугунов Н. Л., Чугунова Н. И. Сравнительная промыслово-биологическая характеристика осетровых Азовского моря. Тр. ВНИРО. Т. 52, 1964.
- Яблонская Е. А. Возможные изменения кормовой базы рыб Азовского моря при зарегулированном стоке рек. Тр. ВНИРО. Т. 31. Вып. 1, 1955.
- Anderson E. Introgressive hybridization. New York—London 1949.
- Hubbs C. L. Hybridization between fish species in nature. Systematic Zoology. Vol. 4, No. 1, 1955.
- Hubbs C. L. Geographic variations in survival of hybrids between Etheostomine fishes. Bull. Tex. Memor. Mus. No. 13, 1967.
- Kosswig C. Erythraische Fische im Mittelmeer und an der Agäis, Syllegomena. Biol. Z. Wittenberg, 1950.
- Nelson J. S. Hybridization and isolating mechanisms between *Catostomus commersonii* and *C. macrocheilus* (Pisces: Catostomidae). J. Fish. Res. Bd. Can., Vol. 25, No. 1, 1968.
- Svärdson G. The coregonid problem. VII. The isolating mechanisms in sympatric species. Inst. Freshw. Res. Drottningholm, Rep. 46, 1965.

HYBRIDIZATION IN THE FAMILY ACIPENSERIDAE AND PROSPECTS OF ITS APPLICATION IN STURGEON CULTURE

N. I. Nikoljukin

SUMMARY

Among sturgeon hybrids, the hybrid (bester) of beluga (*Huso huso*) × sterlet (*Acipenser ruthenus*) is of greatest practical significance. It is recommended that not only the first, but also the second brood from the backcross with female beluga be raised to a marketable size. The backcrossed hybrid differs from the F₁ hybrid by a more rapid rate of growth and a higher variability, which expands selection possibilities.

The fecundity of bester holds much promise for breeding new, hereditarily stable pond and reservoir forms, adapted to local ecological conditions, as well as anadromous forms.

The possible adverse hereditary effect of the hybrid on the indigenous sturgeon species of the Azov-Don basin is no barrier to experimental introductions of the hybrid into this basin. A theoretical elaboration of the problem is presented.