

УДК 575.17+575.13:597.442

ОДНОНАПРАВЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ КАЛУГИ *Acipenser dauricus* Georgi, 1775 И АМУРСКОГО ОСЕТРА *A. schrenckii* Brandt, 1869 ПО ДАННЫМ мтДНК-ТИПИРОВАНИЯ ИХ ПРИРОДНЫХ ГИБРИДОВ

С. В. Шедько, М. Б. Шедько

Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток 690022
e-mail: shedko@biosoil.ru

Поступила в редакцию 13.05.2015 г.

В 2009–2011 гг. среди 730 экз. калуги и амурского осетра из низовьев р. Амур и Амурского лимана было найдено 17 морфологически промежуточных особей (гибридов) с длиной тела 56–202 см (медиана – 81 см): в 2009 г. – 11 (4.6%), в 2010 г. – три (1.6%), в 2011 г. – три (1.1%). У 16 гибридов секвенировано 819 пн контролирующего региона мтДНК и выявлено 11 гаплотипов. Так как все они были из мтДНК-линии калуги, сделан вывод, что гибридизация происходила в одном направлении – калуга (♀) × амурский осетр (♂). Данная асимметрия может быть вызвана большой разницей в размерах этих видов. Поскольку среди исследованных ранее морфологически типичных амурских осетров “чужих” гаплотипов не обнаружено (Шедько и др., 2015), утверждается, что интрогрессии мтДНК не происходит. Возможно, это вызвано низкой жизнеспособностью или стерильностью беккросс-самок (калуга (♀) × амурский осетр (♂)) × амурский осетр (♂). Выборки гибридов и типичных калуг по частотному спектру мтДНК-гаплотипов не отличались. Однако и гаплотипическое, и нуклеотидное разнообразие в первой было несколько выше, чем во второй (0.950 против 0.927 и 0.0054 против 0.0044 соответственно). Полученные данные будут полезными при мониторинге популяций калуги и амурского осетра – эндемиков р. Амур, находящихся в Красном списке МСОП (IUCN) в статусе видов с крайне высоким риском вымирания в природе (Critically Endangered).

Ключевые слова: интрогрессия, межвидовые барьеры, Acipenseridae.

DOI: 10.7868/S0016675816020132

Гибридизация видов животных – широко распространенное в природе явление [1]. Осетровые рыбы (сем. Acipenseridae) в этом плане не составляют исключения, и их гибриды не редки. К примеру, для пяти видов осетровых, обитающих в российской части бассейна Каспийского моря, известно десять их гибридных комбинаций [2]. Считается, что осетровые – единственная группа среди всех позвоночных, все члены которой могут легко вступать в гибридизацию друг с другом в природе в случае совпадения мест и времени их нереста [3]. Обычность гибридов осетровых связывают с полиплоидным состоянием их геномов [3].

Калуга *Acipenser dauricus* Georgi, 1775 и амурский осетр *A. schrenckii* Brandt, 1869 являются эндемиками р. Амур. Калуга – ярко выраженный рыбацкий хищник и намного крупнее (может достигать длины 5 м и более и веса свыше 1000 кг) амурского осетра (до трех метров длины и 150 кг веса), питающегося в основном личинками водных насекомых и моллюсками [4, 5]. Ранее оба вида были многочисленны и широко распространены по всему бассейну Амура от верховьев до

Амурского лимана, но сейчас более или менее обычны лишь в нижнем течении р. Амур [5, 6].

Промышлявшим на Амуре рыбакам издавна было известно о существовании гибридов (“помесей”, или “шипов”) между калугой и амурским осетром. В научной литературе данный факт впервые нашел свое отражение в монографической сводке Солдатов [4], где среди прочего дано описание шести экземпляров таких осетров. Согласно Солдатову [4], гибридные особи могут быть идентифицированы по форме тела и плавников, размеру и форме рта, строению межжаберного промежутка и рыла, форме и длине усиков, а также по другим морфологическим признакам. Внешне гибриды настолько хорошо отличаются и от калуги, и от амурского осетра, что китайские исследователи ранее даже относили их к отдельному виду осетров [7]. Дополнения к морфологическому описанию гибридных особей, сделанному Солдатовым [4], можно найти в других работах [5, 8–11]. Существование гибридов между калугой и амурским осетром в природе подтверждено

немногочисленными генетическими данными [12–14].

В 2009–2011 гг. один из нас (М.Б.Ш.) участвовал в экспедициях по исследованию осетровых в нижнем течении р. Амур и Амурском лимане, организованных Хабаровским филиалом ТИПРО-центра (г. Хабаровск). Результаты генетического анализа собранных выборок типичных особей амурского осетра и калуги опубликованы ранее [15, 16]. В задачу настоящей работы входило исследование серии особей, по морфологическим признакам определенных как гибриды. В результате анализа их нуклеотидных последовательностей контролирующего региона (КР или *D*-петля) митохондриальной ДНК (мтДНК), а также сопутствующей информации были раскрыты некоторые особенности гибридизации калуги и амурского осетра, которые должны учитываться в мероприятиях по охране этих видов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал по калуге и амурскому осетру (730 экз.) собран в ходе научного контрольного лова, проведенного Хабаровским филиалом ТИПРО-центра в нижнем течении р. Амур (район г. Николаевск-на-Амуре – примерно $53^{\circ}7'$ с.ш., $140^{\circ}40'$ в.д.) в мае–июне и августе–сентябре 2009 г. ($n = 271$), сентябре 2010 г. ($n = 184$), а также в Амурском лимане ($n = 275$) во время рейса НИС “Бухоро” в июне–июле 2011 г.

Идентификация гибридов калуги и амурского осетра проводилась по следующей комбинации внешних морфологических признаков [4–5, 8–11, 17]: 1) рот большой, практически на всю ширину нижней поверхности головы (у калуги рот большой, полулунный, частью переходящий на бока головы; у амурского осетра – не превышает $2/3$ ширины нижней поверхности головы, ротовая щель поперечная); 2) посередине верхней челюсти имеется слабо выраженная выемка (у калуги верхняя челюсть цельная, без выемки; у амурского осетра верхняя челюсть прерванная, с отчетливой вырезкой посередине); 3) жаберные перепонки узко приращены к межжаберному промежутку, часто с образованием еле выраженной складки (у калуги сращены между собой и образуют под межжаберным промежутком свободную складку; у амурского осетра – широко приращены к межжаберному промежутку безо всякого намека на складку); 4) усики, как правило, не достигают края хрящевого свода рта (у калуги – доходят, у амурского осетра – не доходят); 5) нижняя поверхность рыла обычно со слабо выраженным рядом костных бугорчатых возвышений (отсутствуют у калуги, у амурского осетра – отчетливо выражены); 6) между окончанием спинного и началом хвостового плавника – 4–8 пар щитков, щитки мелкие, плавно убывающие

по размеру (у калуги постдорсальных щитков 1–3 пары, из которых первая – очень крупная; у амурского осетра 4–8 пар мелких, плавно убывающих по размеру, постдорсальных щитков).

Материалом для генетического анализа послужили небольшие кусочки кожи, срезанные по задней кромке грудного плавника и помещенные в 96%-ный этиловый спирт. Выделение, амплификацию, секвенирование и сборку последовательностей контролирующего региона мтДНК, статистический анализ данных выполнялись как описано ранее [15]. Определение принадлежности мтДНК, полученной от гибридов, проводили по результатам секвенирования КР с помощью праймера DL651 [18]. Для последующего секвенирования использовали праймеры АНР6М и DauFM [16].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Среди 730 просмотренных в 2009–2011 гг. амурских осетровых в общей сложности было найдено 17 особей, которые по морфологическим признакам были идентифицированы как гибриды между калугой и амурским осетром. Длина тела у этих особей варьировала в пределах 56–202 см, что находится в согласии с литературными данными о размерах гибридов калуги и амурского осетра в природе – 38–66 см ($n = 6$) [4], 36 см ($n = 1$) и 170–200 см ($n = 7$) [9], 56–89 см ($n = 15$) и 200 см ($n = 1$) [8]. Распределение длины тела гибридов смещено в сторону меньших значений – у 9 из 17 особей длина тела не превышала 81 см (рис. 1). Приняв медиану распределения длины тела гибридных особей за условный рубеж, мы определили, что соотношение особей с длиной менее или более 81 см в выборках типичных особей амурского осетра и калуги иное – 115 : 324 и 50 : 224 соответственно (рис. 1). Согласно точному критерию Фишера, различия статистически значимы – $P = 0.020$ и $P = 0.002$ соответственно. В тех исследованиях, в которых отлов осуществлялся орудиями, эффективными в широком спектре размеров осетров [4, 8], среди найденных гибридов также преобладали мелкие особи. Данный факт может говорить о том, что в старших возрастных классах выживаемость у гибридов ниже, чем у одновозрастных особей калуги или амурского осетра.

Доля гибридов в выборках 2009–2011 гг. варьировала от 1.1 до 4.6% (таблица). Различия в численных пропорциях гибридов и нормальных особей статистически не значимы – $P = 0.069$, точный критерий Фишера. Доля гибридов в суммарной выборке составила 2.33%. По литературным данным, приведенным в таблице, доля гибридов в различных выборках размером более 25 шт. варьирует в пределах 0.07–2.69%. Представленные в таблице выборки по пропорциям гибридов и нормальных особей в целом высоко-

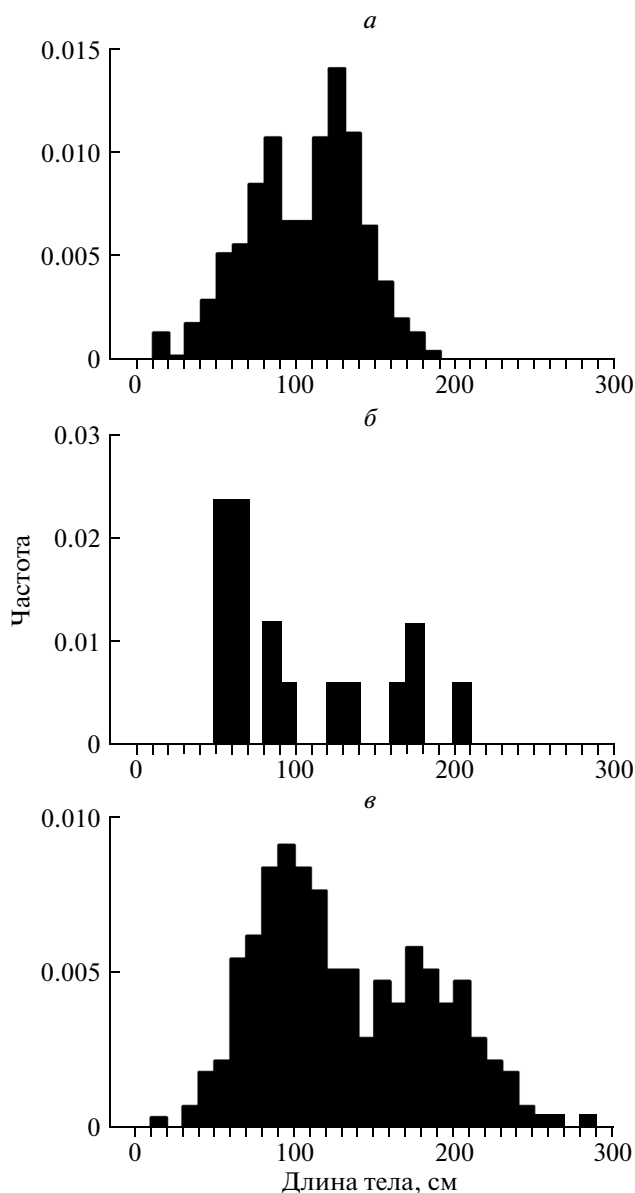


Рис. 1. Частотное распределение длины тела (АС, в см) у исследованных особей амурского осетра (а), калуги (б) и их гибридов (в).

гетерогенны – $P \ll 0.0001$, точный тест [19]. Заметно, что доли гибридов в суммарной выборке 1912–1913 гг. и суммарной выборке, охватывающей период с 1963 по 2011 гг., различаются на порядок – 0.18% (6/3401) и 1.55% (54/3492) соответственно. Различие высокозначимо – $P < 0.0001$, точный критерий Фишера. Выборки последнего периода времени (1963–2011 гг.) также высокогетерогенны – $P \ll 0.0001$, точный тест [19]. Однако если отбросить данные из работы [13], которые в общем ряду представляют собой крайние значения, то выборки этого периода становятся статистически однородными ($P = 0.424$, точный тест [19]), а доля гибридов в их объединенной выборке

	122233333345557	
	496782778981257	
	196213455132805	
	СТTGAAAAAATGGCG	<i>n</i>
DAU6	...A...GG.....	2
DAU9GG..G.....	3
DAU10AA..	1
DAU14	.C.....G.G.....	1
DAU17	...A.....A..A	1
DAU21	1
DAU23G.....T.	2
DAU28	...AC...GG.....	1
DAU29	...A.....CA..A	1
DAU30	..CA.....A..A	1
DAU31	T.....AA..	2

Рис. 2. Вариабельные позиции в исследованном фрагменте D-петли мтДНК гибридов (принцип их нумерации см. в: [16]), гаплотипы и их встречаемость.

оказывается равной 2.49% (42/1690). Последняя оценка, по-видимому, близка к истинной доле природных гибридов калуги и амурского осетра на последнем отрезке времени.

У 16 из 17 гибридных особей был секвенирован контролирующий регион мтДНК. В результате было идентифицировано 11 гаплотипов (рис. 2). Все гаплотипы принадлежали к линии гаплотипов калуги. Четыре из 11 выявленных у гибридов гаплотипов (DAU28–31) при анализе 122 особей типичных калуг [16] встречены не были (рис. 3). В целом по частотам гаплотипов различий между выборкой гибридов и упомянутой суммарной выборкой калуги не выявлено – $P = 0.136$, точный тест [19].

Гаплотипическое разнообразие (*H*) в выборке гибридов несколько выше, чем в выборке типичных особей калуги [16] – 0.950 ± 0.034 против 0.927 ± 0.009 . Однако это различие статистически незначимо ($Z_{\text{тест}} = 0.66$, $P = 0.25$), что, вероятно, определяется сравнительно высоким значением стандартного отклонения *H*, полученного для выборки гибридов. Любопытно, что уровень нуклеотидного разнообразия КР мтДНК в выборке гибридов также несколько выше, чем в суммарной выборке калуги – 0.0054 ± 0.0032 против 0.0045 ± 0.0025 замен на сайт.

Обнаружение у гибридных особей 11 вариантов мтДНК-гаплотипов означает, что они происходят как минимум от 11 разных самок калуги.

Встречаемость гибридов в выборках калуги и амурского осетра

Район и год сбора материала	Размер выборки	Число гибридов (%)	Источник
р. Амур у пос. Циммермановка, 1911 г.	386	1 (0.26)	[4]
р. Амур у пос. Циммермановка, 1912 г.	1463	1 (0.07)	[4]
р. Амур у г. Хабаровск (Чепчики), 1912 г.	7	1 (14.29)	[4]
р. Амур у пос. Циммермановка, 1913 г.	1545	3 (0.19)	[4]
р. Амур у пос. Циммермановка, 1963–1967 гг.	572	15 (2.62)	[8]
Средний Амур, 1979 г.	297	8 (2.69)	[9]
р. Амур у с. Чныррах (Николаевский р-н), 1981–1987 гг.	53	1 (1.89)	[12]
о-в Хоккайдо, 1996–2001 гг.	38	1 (2.63)	[10]
р. Амур у г. Николаевск-на-Амуре, 2005 г.	1799	10 (0.56)	[13]
р. Амур у г. Хабаровск, 2005 г.	3	2 (66.67)	[13]
р. Амур у г. Николаевск-на-Амуре, 2009 г.	271	11 (4.59)	Н. р.
р. Амур у г. Николаевск-на-Амуре, 2010 г.	184	3 (1.63)	»
Амурский лиман, 2011 г.	275	3 (1.09)	»
Всего	6893	60 (0.87)	

Примечание. Н. р. – настоящая работа.

Анализ имеющейся информации показывает, что общее число актов гибридизации, произведших гибридных особей, больше 11 и близко к максимально возможному. Действительно, поскольку и гаплотип DAU6, и гаплотип DAU9 найдены у особей разного размера (рис. 3) и к тому же гаплотип DAU31 найден у одноразмерных особей, но отловленных в разные годы (в 2009 и 2010 гг.), то можно заключить, что гибридные особи являются потомством как минимум 15 независимых актов гибридизации. Поскольку во всех из них материнская сторона была представлена калугой, то гибридизация носит явный асимметричный характер. Вероятность случайного получения такого результата (калуга – мать во всех 15 актах гибридизации) при условии равной вероятности появления потомков от двух типов скрещиваний – калуга (♀) × амурский осетр (♂) и амурский осетр (♀) × калуга (♂) – равна 0.00006 (двусторонний точный биномиальный критерий). Если, вдобавок, учесть то, что еще один генотипированный природный гибрид калуги и амурского осетра также нес мтДНК калуги [14], то вывод об асимметричном характере гибридизации калуги и амурского осетра становится еще более обоснованным.

Причины этой асимметрии не ясны. Можно было бы предположить, что гибриды, происходящие от варианта скрещивания амурский осетр (♀) × калуга (♂), по морфологическим признакам не выявляются. Такое было бы возможно, если бы фенотип одного из этих видов доминировал над

другим. Но этого не наблюдается – исследованные нами гибриды по морфологическим признакам в целом были промежуточными между калугой и амурским осетром. Другим объяснением асимметрии могла бы быть высокая смертность гибридов амурский осетр (♀) × калуга (♂). Однако потомство от обоих вариантов скрещивания легко получается в искусственных условиях [21]. Кроме того, у F₁-гибридов осетровых обычно наблюдается так называемая гибридная сила (гетерозис), проявляющаяся не только в ускоренном росте гибридов, раннем половом созревании, но и в их повышенной жизнестойкости [22].

Среди других причин однонаправленной межвидовой гибридизации [23] для рассматриваемого случая наиболее вероятной, на наш взгляд, можно признать большое различие в размерах вступающих в гибридизацию видов. Половозрелые самки калуги (длина тела в среднем около 220 см [24]) могут быть привлекательными для самцов амурского осетра (длина тела в среднем около 140 см [24]), но не наоборот. У осетров нерест происходит в группах, состоящих из самки и нескольких самцов [25], и вполне возможно, что в данном случае гибридизация происходит по типу оплодотворения украдкой (sneak fertilization) [23] – самцы амурского осетра могут подплывать и выбрасывать сперму поблизости от нерестовой группы калуг.

Другой примечательной чертой обсуждаемого случая является то, что гибридизация калуги и амурского осетра не сопровождается заметной интрогрессией мтДНК. Последний вывод следует

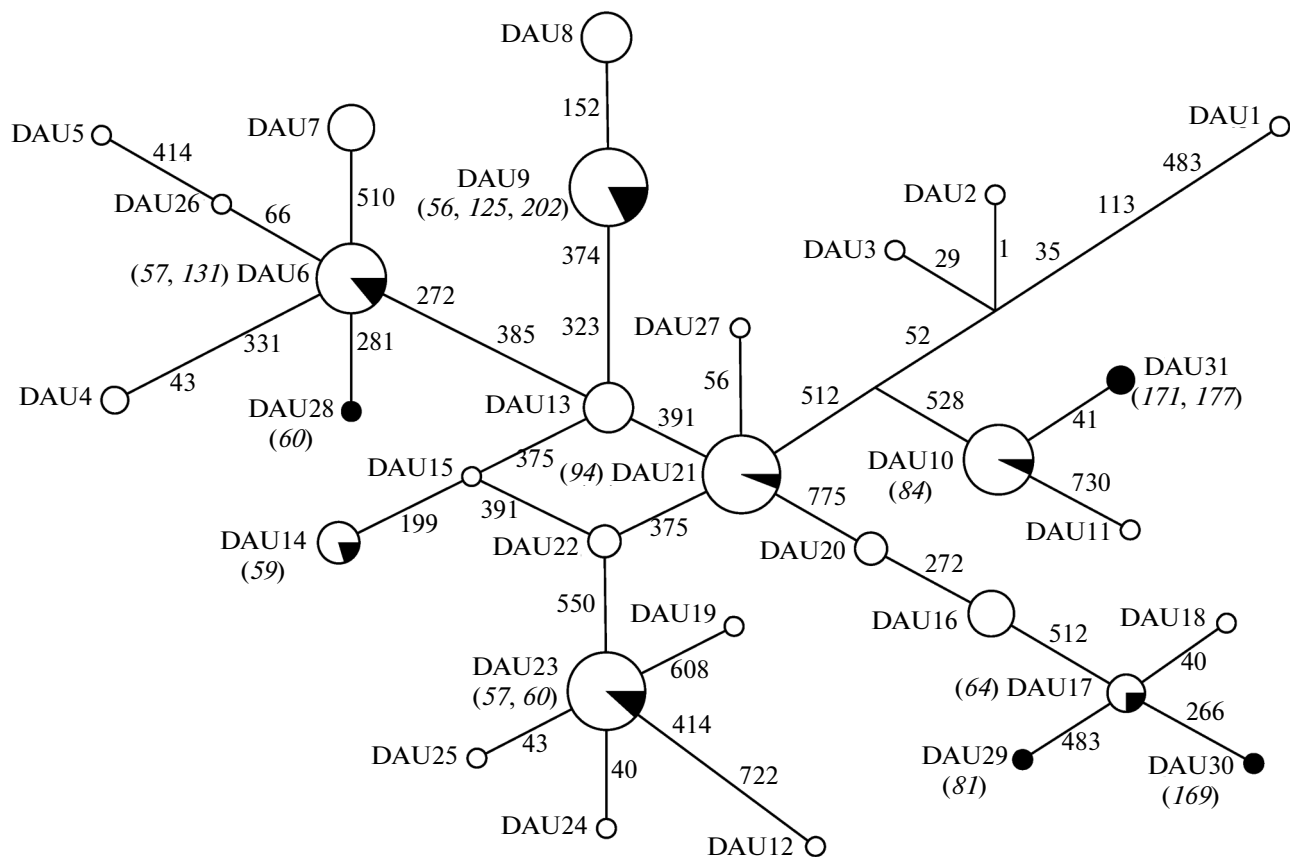


Рис. 3. Филогенетическая сеть (RM-network [20]) мтДНК-гаплотипов, найденных у гибридов (сплошная заливка) и типичных калуг (без заливки, данные из: [16]). Цифры у междоузлий – варьирующие нуклеотидные позиции (см. рис. 2). Цифры в скобках – длина тела у гибридных особей с данным гаплотипом. Размер узла пропорционален представленности гаплотипа в объединенной выборке (от 1 до 17).

из того факта, что среди ранее проанализированных 112 типичных амурских осетров “чужих” гаплотипов найдено не было [15]. Отсутствие калужских вариантов мтДНК в генном пуле амурского осетра (или их частота ниже 1%) свидетельствует о низкой жизнеспособности или стерильности беккросс-самок (калуга (♀) × амурский осетр (♂)) × амурский осетр (♂). Известно, что осетровым рыбам присуща женская гетерогаметность (см. [26] и ссылки в этой работе). Поэтому к случаю гибридизации калуги и амурского осетра, по-видимому, приложимо известное правило Холдейна [27] о неравной жизнеспособности и/или фертильности гомо- и гетерогаметного пола у межвидовых гибридов F_1 .

В связи с изложенным может возникнуть вполне закономерный вопрос – не представляет ли эта гибридизация опасность самому существованию калуги и амурского осетра? Как известно, при полной или частичной стерильности гибридов гибридизация может вызывать потерю репродуктивного потенциала и снижать популяционный рост настолько, что его может не хватать на

компенсацию естественной убыли [28]. При этом под угрозой оказывается вид с меньшей численностью [29]. Понятно, что негативный эффект наиболее полно проявляется при высокой частоте гибридизации [30]. Поскольку частота гибридизации калуги и амурского осетра не велика (таблица) и, вдобавок, численность этих видов осетров примерно одного порядка [5, 6, 16], то можно утверждать, что такой опасности нет. Однако стоит указать на то, что численность амурских осетровых сейчас находится на уровне их исторического минимума [15, 16]. Поэтому попытки выпуска в природу их промышленных гибридов [13] представляют собой реальную угрозу, так как это может приводить к снижению эффективности нереста естественных популяций амурских осетровых и, соответственно, еще большему падению их численности. Следовательно, периодический мониторинг чистоты популяций калуги и амурского осетра при использовании как митохондриальных, так и ядерных ДНК-маркеров [14, 18] представляется актуальной задачей.

Авторы глубоко признательны Г.В. Новомодному, В.Н. Кошелеву и Т.В. Евтешиной (ФГУП

ХФТИНРО, г. Хабаровск) за помощь в сборе материала, а И.Л. Мирошниченко и Г.А. Немковой (БПИ ДВО РАН, г. Владивосток) – за техническое содействие.

Работа выполнена при финансовой поддержке Дальневосточного отделения РАН (гранты № 12-I-П30-04 и № 15-I-6-079).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н. Гибридикация, видообразование и систематика животных // Тр. ЗИН РАН. 2013. Т. 317. Приложение № 2. С. 83–139.
2. Берг Л.С. Фауна России и сопредельных стран. Рыбы (Marsipobranchii и Pisces). Т. 3. Ostariophysi. Вып. 1. СПб.: Изд-во Имп. акад. наук, 1912. 336 с.
3. Birstein V.J., Hanner R., DeSalle R. Phylogeny of the Acipenseriformes: cytogenetic and molecular approaches // Environ. Biol. Fishes. 1997. V. 48. P. 127–155.
4. Солдатов В.К. Исследования осетровых Амура // Материалы к познанию русского рыболовства. 1915. Т. 3. Вып. 12. С. 96–415.
5. Krykhtin M.L., Svirskii V.G. Endemic sturgeons of the Amur River: kaluga, *Huso dauricus*, and Amur sturgeon, *Acipenser schrenckii* // Environ. Biol. Fishes. 1997. V. 48. P. 231–239.
6. Koshelev V., Shmigirilov A., Ruban G. Current status of feeding stocks of the kaluga sturgeon *Huso dauricus* Georgi, 1775, and Amur sturgeon *Acipenser schrenckii* Brandt, 1869, in Russian waters // J. Appl. Ichthyol. 2014. V. 30. № 6. P. 1310–1318.
7. Wei Q., Ke F., Zhang J. et al. Biology, fisheries and conservation of sturgeons and paddlefish in China // Environ. Biol. Fishes. 1997. V. 48. P. 241–255.
8. Сви́рский В.Г. Амурский осетр и калуга (систематика, биология, перспективы воспроизводства): Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: Дальневост. гос. ун-т, 1968. 379 с.
9. Zhang J.M. The fishes of Heilongjiang province. Harbin: Heilongjiang Sci. and Technol. Press, 1995. 275 p.
10. Omoto N., Maebayashi M., Hara A. et al. Gonadal maturity in wild sturgeons, *Huso dauricus*, *Acipenser mikadoi* and *A. schrenckii* caught near Hokkaido, Japan // Environ. Biol. Fishes. 2004. V. 70. № 4. P. 381–391.
11. Zhang Y., Liu X.-Y., Qu Q.-Zh., Sun D.-J. Comparative discriminant analysis of morphological traits among *Acipenser schrenckii*, *Huso dauricus* and their hybrid (*A. schrenckii* (♂) × *H. dauricus* (♀)) // Freshwater Fish. 2012. V. 42. № 6. P. 27–32.
12. Кузьмин Е.В. Сравнительный анализ фракционного состава саркоплазматических мышечных белков различных представителей семейства осетровых // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34. № 4. С. 548–556.
13. Челомина Г.Н., Рожкован К.В., Иванов С.А. Дискриминация межвидовых гибридов в природных популяциях осетровых рыб Амура с помощью мультилокусных RAPD-PCR маркеров // Цитология и генетика. 2008. Т. 42. № 5. С. 61–71.
14. Барминцева А.Е., Мюге Н.С. Использование микросателлитных локусов для установления видовой принадлежности осетровых (Acipenseridae) и выявления особой гибридного происхождения // Генетика. 2013. Т. 49. № 9. С. 1093–1105.
15. Шедько С.В., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А. и др. Изменчивость митохондриальной ДНК, историческая демография и популяционная структура амурского осетра, *Acipenser schrenckii* Brandt, 1869 // Генетика. 2015. Т. 51. № 2. С. 200–216.
16. Шедько С.В., Мирошниченко И.Л., Немкова Г.А., Шедько М.Б. К популяционно-генетическому портрету калуги, *Acipenser dauricus* Georgi, 1775: анализ изменчивости контролирующего региона митохондриальной ДНК // Генетика. 2015. Т. 51. № 9. С. 1025–1034.
17. CITES Identification guide – sturgeons and paddlefish. Ottawa: Minister of Supply and Services Canada, 2001. 181 p.
18. Мюге Н.С., Барминцева А.Е., Расторгуев С.М. и др. Полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК восьми видов осетровых и разработка системы ДНК-идентификации видов // Генетика. 2008. Т. 44. № 7. С. 913–919.
19. Raymond M., Rousset F. An exact test for population differentiation // Evolution. 1995. V. 49. № 6. P. 1280–1283.
20. Bandelt H.J., Forster P., Sykes B.C., Richards M.B. Mitochondrial portraits of human populations using median networks // Genetics. 1995. V. 141. № 2. P. 743–753.
21. Shen L., Shi Y., Zou Y.C. et al. Sturgeon aquaculture in China: status, challenge and proposals based on nationwide surveys of 2010–2012 // J. Appl. Ichthyol. 2014. V. 30. № 6. P. 1547–1551.
22. Николоюкин Н.И. Гибридикация в семействе Acipenseridae и перспективы использования ее в осетровом хозяйстве // Тр. ВНИРО. 1970. Т. 76. С. 56–69.
23. Wirtz P. Mother species–father species: unidirectional hybridization in animals with female choice // Anim. Behav. 1999. V. 58. P. 1–12.
24. Koshelev V.N., Ruban G., Shmigirilov A. Spawning migrations and reproductive parameters of the kaluga sturgeon, *Huso dauricus* (Georgi, 1775), and Amur sturgeon, *Acipenser schrenckii* (Brandt, 1869) // J. Appl. Ichthyol. 2014. V. 30. № 6. P. 1125–1132.
25. Bruch R.M., Binkowski F.P. Spawning behavior of lake sturgeon (*Acipenser fulvescens*) // J. Appl. Ichthyol. 2002. V. 18. № 4–6. P. 570–579.
26. Hassanzadeh S.M., Hallajian A. Study of sex determination system in ship sturgeon, *Acipenser nudiventris* using meiotic gynogenesis // Aquac. Int. 2014. V. 22. № 1. P. 273–279.
27. Haldane J.B.S. Sex-ratio and unidirectional sterility in hybrid animals // J. Genet. 1922. V. 12. P. 101–109.
28. Allendorf F.W., Luikart G., Aitken S.N. Conservation and the genetics of populations. Hoboken: Wiley-Blackwell Publ., 2013. 632 p.
29. Rhymer J.M., Simberloff D. Extinction by hybridization and introgression // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1996. V. 27. № 1. P. 83–109.
30. Leary R.F., Allendorf F.W., Forbes S.H. Conservation genetics of bull trout in the Columbia and Klamath River drainages // Conserv. Biol. 1993. V. 7. P. 856–865.

Unidirectional Hybridization of Kaluga *Acipenser dauricus* Georgi, 1775 and Amur Sturgeon *Acipenser schrenckii* Brandt, 1869, Inferred from the Mitochondrial DNA Genotyping of Their Natural Hybrids

S. V. Shedko and M. B. Shedko

Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia
e-mail: shedko@biosoil.ru

In 2009 through 2011, among 730 individuals of kaluga and Amur sturgeon collected in the lower reaches of the Amur River and the Amursky Liman, 17 morphologically intermediate individuals (hybrids) with the body length of 56 to 202 cm (median, 81 cm) were identified, including 11 individuals (4.6%) found in 2009, three individuals (1.6%) found in 2010, and three individuals (1.1%), in 2011. In 16 hybrids 819 bp of the mtDNA control regions were sequenced and 11 haplotypes were identified. Since all these haplotypes were from the mtDNA lineages of kaluga, it was concluded that hybridization occurred in one direction, kaluga (♀) × Amur sturgeon (♂). This asymmetry could be caused by the large difference in sizes of these species. Since the earlier examined morphologically typical Amur sturgeons showed the absence of alien haplotypes (Shedko, et al., 2015), the absence of the mtDNA introgression is claimed. This can be caused by low viability or sterility of the backcross females (kaluga (♀) × Amur sturgeon (♂)) × Amur sturgeon (♂). The samples of hybrids and typical kaluga individuals demonstrated no differences in the frequency spectra of the mtDNA haplotypes. However, haplotype and nucleotide diversity in the first sample was somewhat higher than in the second one (0.950 versus 0.927 and 0.0054 versus 0.0044, respectively). The data obtained will be useful for population monitoring of kaluga and Amur sturgeon, Amur River endemics, which are classified as critically endangered by the IUCN Red List of Threatened Species.

Keywords: introgression, interspecific barriers, Acipenseridae.