

УДК 597.552.51.575.86.591.37/46

СОСТОЯНИЕ ГОНАД ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ КУНДЖИ *SALVELINUS LEUCOMAENIS*, СЕВЕРНОЙ МАЛЬМЫ *S. MALMA* И ГИБРИДОВ КУНДЖА × МАЛЬМА РЕКИ УТХОЛОК В СВЕТЕ ПРОБЛЕМЫ МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ У ГОЛЬЦОВ РОДА *SALVELINUS* (SALMONIDAE)

© 2024 г. К. В. Кузищин^{1, *}, Н. Г. Емельянова¹, М. А. Груздева¹

¹Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: KK_office@mail.ru

Поступила в редакцию 20.11.2023 г.

После доработки 19.12.2023 г.

Принята к публикации 22.12.2023 г.

В результате макро- и микроскопического исследований состояния гонад производителей кунджи *Salvelinus leucomaenis*, мальмы *S. malma* и гибридов кунджа × мальма из р. Утхолок (Северо-Западная Камчатка) в посленерестовый период каких-либо аномалий в строении половых желёз и их цитологическом состоянии не выявлено. В генеративной ткани семенников и яичников обнаружены половые клетки последующих генераций, что указывает на способность отнерестившихся особей к повторному созреванию и размножению на следующий год. Состояние гонад гибридных особей в полной мере соответствует таковому полициклических лососёвых рыб (Salmonidae) и не отличается от родительских видов — кунджи и мальмы, гаметогенез у них протекает без видимых отклонений. Это свидетельствует о потенциальной способности гибридов р. Утхолок к воспроизводству и поддержанию собственной популяции в отличие от множества других случаев межвидовой гибридизации у лососёвых рыб, описанных в литературе. Полученные данные по состоянию половых желёз и результаты проведённого ранее генетического анализа гибридов указывают на такую важную особенность гибридной зоны “Река Утхолок” у гольцов рода *Salvelinus*, как переход всей системы в состояние так называемого “роя гибридов”. В связи с этим вероятен сценарий, когда гибриды могут перейти на следующий этап микроэволюционных процессов, приводящий их к изоляции от родительских видов.

Ключевые слова: кунджа, мальма, межвидовые гибриды, производители, гонады, гаметогенез, половое созревание.

DOI: 10.31857/S0042875224050032 EDN: QYTONO

Межвидовая гибридизация у растений и животных широко встречается в природных условиях, но её эволюционное значение неоднозначно и является предметом дискуссий (Lewontin, Birch, 1966; Arnold, 1997; Ellstrand et al., 1999; Seehausen, 2004; Fitzpatrick et al., 2010; Berbel-Filho et al., 2022). Это явление часто рассматривают как важный путь видообразования и фактор, обеспечивающий усиленную адаптивную радиацию (DeMarais et al., 1992; Ellstrand et al., 1999; Allendorf et al., 2001; Muka, 2001; Seehausen, 2004; Fitzpatrick et al., 2010; Broughton et al., 2011; Litsios, Salamin, 2014; Fukui, Koizumi, 2020). В то же время гибридизация может быть угрозой для биоразнообразия из-за возможности вытеснения гибридами родительских и других видов (Echelle, Connor, 1989; Dowling, Childs, 1992; Hata et al., 2019).

Среди позвоночных животных межвидовая гибридизация чаще всего наблюдается у лучепёрых рыб (Actinopterygii) (Campton, 1987; Smith, 1992; Arnold, 1997; Dowling, Secor, 1997; Scribner et al., 2000; Gerber et al., 2001; Rahman et al., 2018). Считают, что гибридизация является одним из ключевых процессов, влияющих на эволюционное развитие ряда таксонов рыб и путей их адаптации к меняющимся условиям существования (Lewontin, Birch, 1966; Arnold, 1997; Dowling, Secor, 1997; Scribner et al., 2000). Результат гибридизации рыб в природной среде может быть остановлен в многообразных проявлениях пре- и постзиготических барьеров, отбора против гибридов и рекомбинантных генотипов или продуктивного ассортативного скрещивания (Harrison, Bogdanowicz, 1997; Epifanio, Philipp, 2000; Albert et al., 2006; Nolte et al., 2006).

Одной из важнейших проблем межвидовой гибридизации является способность гибридов к половому созреванию и воспроизводству, то есть к возможности дальнейшего протекания микроэволюционных процессов (Muka, 2001; Mallet, 2007; Bolnick, 2009). В ряде природных ситуаций установлено, что при скрещивании симпатричных видов отсутствуют постзиготические барьеры и гибридизация протекает успешно при формировании гибридного потомства первого поколения (Redenbach, Taylor, 2003; Evolution illuminated ..., 2004; Rubidge, Taylor, 2004; Taylor, 2004; Rogers, Bernatchez, 2006). В то же время дальнейшая судьба гибридов часто бывает неоднозначна, так как далеко не всегда гибриды способны производить полноценные половые продукты (Suzuki, Fukuda, 1971, 1973, 1974; Kirczuk et al., 2012; Fukui et al., 2018; Fukui, Koizumi, 2020). Известно, что в ряде случаев отбор действует против гибридизации через: 1) стерильность гибридов F1; 2) пониженные фертильность гибридов F1 и их способность к воспроизводству более одного раза в жизни и 3) стерильность или низкую фертильность гибридов F2 ... Fn (Blanc, Chevassus, 1986; Blanc et al., 1992; Hamaguchi, Sakaizumi, 1992; Stoumboudi et al., 1992; Kanda et al., 2002; Muhlfeld et al., 2009; Kirczuk et al., 2012; Berbel-Filho et al., 2022).

У некоторых групп рыб известны случаи формирования плодовитых межвидовых гибридных линий, размножающихся “в себе”. Такие виды описаны у цихлид (Cichlidae) из Великих Африканских озёр (Keller et al., 2013; Taylor, Larson, 2019), карповых (Cyprinidae) Северной Америки (Tsai, Zeisel, 1969; DeMarais et al., 1992; Broughton et al., 2011) и центарховых (Centrarchidae) (Jennings, Philipp, 2002; Bolnick, Near, 2005; Bolnick, 2009).

У лососёвых рыб (Salmonidae) большинство случаев межвидовой гибридизации в природных условиях при отсутствии антропогенного воздействия (трансформации водоёмов или интродукции чужеродных видов) выявлено у гольцов рода *Salvelinus* (Hammar et al., 1991; Verspoor, Hammar, 1991; Bernatchez et al., 1995; Baxter et al., 1997; Радченко, 2004; May-McNally et al., 2015). Описанные у гольцов случаи относятся к отдалённой во времени гибридизации, или “призракам прошлой гибридизации”, которая произошла, по мнению разных исследователей, во времена послеледникового расселения, тогда как гибриды F1 в настоящее время встречаются крайне редко (Glémet et al., 1998; Wilson,

Bernatchez, 1998; Redenbach, Taylor, 2002; Woram et al., 2004). В связи с этим вопрос о формировании у гольцов в условиях природных водоёмов плодовитых межвидовых гибридных линий, способных к воспроизводству “в себе” или к реципрокному скрещиванию с родительскими видами, почти не рассматривали. Единственным исключением является случай массовой перманентной межвидовой гибридизации между кунджами *S. leucomaenis* и северной мальмой *S. malma* (далее по тексту – мальма) в реках Северо-Западной Камчатки (Груздева и др., 2018, 2020; Кузищин и др., 2023). Так, в р. Утхолок в 2003–2023 гг. обнаружены межвидовые гибриды – самцы и самки, достигающие половой зрелости, принимающие участие в нересте и способные давать потомство, что подтверждается нахождением гибридов F2 и Fn (Груздева и др., 2020). Таким образом, учитывая фертильность гибридов, есть основания полагать, что в этой реке происходит формирование гибридной линии, способной к воспроизводству, и тем самым имеют место начальные этапы процесса видообразования. В связи с этим представляется важным изучение особенностей гаметогенеза гибридов, выявление возможных отклонений в строении генеративных тканей и способности давать потомство в сравнении с родительскими видами. Кунджа и мальма – полициклические виды, которые на севере ареала (Камчатка и северо-восток Азии) размножаются после созревания ежегодно и много раз в течение жизни (Гудков, Скопец, 1987; Черешнев и др., 2002; Тиллер, 2007). Учитывая, что у рыб гибриды часто созревают только однажды или имеют пониженную фертильность после первого размножения (Kanda et al., 2002; Muhlfeld et al., 2009; Kirczuk et al., 2012), особый интерес представляет состояние половых желёз половозрелых гибридов и их способность к многократному нересту. Поэтому цель нашего исследования – проанализировать строение гонад и процессов гаметогенеза у производителей кунджи, мальмы и их гибридов после нереста для выявления способности к репродукции у гибридной линии гольцов из рек Северо-Западной Камчатки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в сентябре–октябре 2016–2022 гг. в р. Утхолок, Северо-Западная Камчатка. Описание реки приведено в предыдущих работах (Груздева и др., 2018, 2020; Кузищин и др., 2020). Гонады для гистологического анализа

брали у рыб, отловленных в октябре 2022 г. Сбор материала проводили на участках удалённого на ~ 40–45 км от устья среднего течения реки. Рыб отлавливали удебными снастями. Гибридов выявляли по внешнему облику и окраске и позднее верифицировали в лаборатории методами популяционно-генетического анализа с помощью микросателлитных маркеров ядерной ДНК. Изображения родительских видов и гибридов, описание методики верификации приведены в публикациях Груздевой с соавторами (2018, 2020). Всех отловленных рыб непосредственно после поимки усыпляли шадящим путём, помещая их в раствор MS-222 (Ackerman et al., 2005; Guide ..., 2019), затем подвергали полному биологическому анализу (Правдин, 1966). Стадии зрелости гонад определяли по шестибалльной шкале (Мурза, Христов, 1991; Макеева, 1992). У производителей визуально оценивали состояние половых желёз — их форму, цвет, а также исследовали наличие и отсутствие аномалий (фенодевиантов) в строении, учитывая ранее описанные случаи (Микодина и др., 2001; Микодина, Пукова, 2002; Углова и др., 2017). У самцов отмечали в разных участках семенников невыметанную сперму, у самок — цвет и число невыметанных икринок, с помощью штангенциркуля определяли их диаметр. Возраст кунджи, мальмы и гибридов определяли по отолитам в соответствии с общепринятой методикой, учитывая рекомендации Гудкова и Скопца (1989). Всего для визуального анализа использовано 107 экз.: 35 кунджи, 21 мальма, 51 гибрид.

Фрагменты гонад двух видов голец и их гибридов фиксировали жидкостью Буэна. Гистологическую обработку проб проводили по стандартной методике (Микодина и др., 2009). Исследовали гонады 10 самок и 10 самцов кунджи, девяти самок и четырёх самцов мальмы, 11 самок и четырёх самцов гибридов. Для кислотно-спиртовой проводки использовали автоматическую станцию Microm STP 120, заливку в парафин проводили на установке Microm EC 350-1. Срезы толщиной 3–5 мкм, сделанные на микротоме HM 440E (все приборы фирмы “Thermo Fisher Scientific Inc.”, США), последовательно окрашивали гематоксилином по Эрлиху и эозином (Роскин, Левинсон, 1957). Для изучения и фотосъёмки препаратов использовали световой микроскоп OLYMPUS BX45 с цифровой фотокамерой OLYMPUS DP25 (Япония). Измерения половых клеток проводили в программе ImageJ (<https://imagej.net/ij/>) на микрофотографиях гистологических препаратов.

Определяли (в %) отношение диаметра ядра к диаметру ооцита (ЯО).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Некоторые особенности биологии производителей голец и их гибридов после нереста

Нерест кунджи и мальмы в бассейне р. Утхолок приурочен к многочисленным притокам среднего и верхнего течения; нерест кунджи проходит в начале—середине сентября, нерест мальмы — с первой недели октября (Пичугин, 2015; Павлов и др., 2016; наши данные). Отнерестившиеся производители кунджи совершают миграцию из притоков и появляются в участках основного русла в среднем течении реки (удаление от устья 30 км и выше) с третьей декады сентября. Их численность и частота встречаемости связаны с определяющими температурный режим реки погодными-климатическими условиями года. В годы, когда температура воды в русле реки к середине сентября (2017–2021 гг.) опускается до 8°C и ниже, отнерестившиеся производители кунджи появляются в основном русле с 18–20 сентября. В относительно тёплые годы (2023), когда осеннее охлаждение воды задерживается до последних чисел сентября, такие производители кунджи появляются в русле в первых числах октября. Кроме того, их скат из притоков зависит и от паводковой ситуации — в годы с высоким осенним паводком (2016, 2022) их появление в русле происходит без чёткой зависимости от температуры воды.

Отнерестившиеся производители мальмы появляются в основном русле реки существенно позже, к середине октября, что соответствует более поздним срокам нереста этого вида голец.

Отнерестившиеся производители гибридов кунджа × мальма появляются в основном русле реки одновременно с таковыми кунджи. Тем самым есть основания полагать, что сроки нереста гибридов, а также общая локализация нерестилищ в речной системе у кунджи и гибридных особей очень сходные.

Таким образом, осенью, после нереста кунджи, мальмы и гибридов для производителей характерны быстрый скат из нерестовых притоков и распределение по среднему течению р. Утхолок. Расселившись по основному руслу, такие особи обоих видов голец и гибридов проявляют высокую пищевую активность (у >90% особей в желудках была пища). Они питаются разнообразным кормом, главным об-

разом, личинками амфибиотических насекомых (Plecoptera, Ephemeroptera и Trichoptera) и икрой тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.). Рыбной пищи в желудках не обнаружено, что может быть следствием крайне низкой плотности молоди рыб на участках среднего течения реки поздней осенью. В годы с высоким и продолжительным осенним паводком доля икры тихоокеанских лососей в пище голец и гибридов выше, вероятно, из-за эффекта размывания бугров сильным течением. Заметных различий в составе потребляемых кормовых объектов у производителей разных видов и гибридов не выявлено.

Характеристика отнерестившихся производителей

Самцы и самки кунджи имеют наибольшие средние длину и массу тела, мальмы — наименьшие, гибриды занимают промежуточное положение (таблица). Возраст кунджи варьировал от 6+ до 9+ (чаще 8+), мальмы — от 5+ до 8+ (чаще 6+), гибридов — от 6+ до 9+ (чаще 7+). Отнерестившиеся производители кунджи, мальмы и их гибридов имели ярко выраженный брачный наряд.

Состояние гонад (макроскопическое исследование)

Семенники и яичники у кунджи ($n = 35$) и мальмы ($n = 21$) в целом сходны. Семенники представляют собой вытянутые, спавшиеся тяжи фиолетового цвета, несколько расширенные в передней части. При этом семенники мальмы после нереста имеют существенно больший объём невыметанной спермы по сравнению с кунджей. Фенодевианты в строении семенников и яичников кунджи и мальмы не выявлены.

У самок кунджи в полости тела 5–12 (чаще 6) невыметанных икринок жёлтого цвета, у самок мальмы — 4–11 (чаще 6) икринок оранжевого или ярко-оранжевого цвета, у самок-гибридов 5–10 (чаще 6) икринок светло-оранжевого (у 9 экз.) или жёлтого (у 2 экз.) цвета. У двух самок кунджи помимо невыметанных икринок текущей генерации под печенью обнаружены спавшиеся оболочки икринок, всего вероятнее, от предыдущего нереста. Очевидно, что эти две самки размножались как минимум уже дважды в жизни. Диаметр икринок был наибольшим у кунджи, наименьшим у мальмы и промежуточным у гибридов (таблица).

Гонады у отнерестившихся *самцов-гибридов* представляют собой полупустые спавшиеся структуры в виде тяжей, имевших небольшое расширение в передней части (рис. 1а). В семенниках всех исследованных самцов ($n = 27$ за все годы) отмечена невыметанная сперма. Чаще всего она сосредоточена в передней части семенников. В задней части семенники спавшиеся, более тонкие по сравнению с передней и средней частями. Цвет семенников иссиня-бордовый с хорошо видимыми крупными кровеносными сосудами по поверхности. Семяпроводы интенсивно бордовые или фиолетовые. За все годы наблюдений не обнаружено видимых фенодевиантов в строении семенников гибридных особей — отсутствуют поперечные перетяжки семенника, не отмечено фрагментирования на лопасти (доли), не выявлено интенсивного развития соединительной или жировой ткани в семенниках. Как правило, левый и правый семенники самцов-гибридов сходны по размеру, не отмечено их заметной асимметрии.

Гонады *самок-гибридов* ($n = 24$) спавшиеся, но при этом по всей их длине проступают зернистые структуры с хорошо различимыми ооци-

Биологические показатели использованных для гистологического исследования производителей кунджи *Salvelinus leucomaenis*, мальмы *S. malma* и гибридов кунджа × мальма

Вид	Пол	Число рыб, экз.	FL, мм	Масса тела, г	Диаметр икринки, мм
Кунджа	Самцы	10	494 (430–546)	1010 (710–1580)	
	Самки	10	522 (475–600)	1188 (860–1770)	5.05 (5.0–5.3)
Мальма	Самцы	4	398 (345–425)	510 (290–670)	
	Самки	9	387 (364–420)	418 (330–530)	4.46 (4.4–4.6)
Кунджа × мальма	Самцы	4	477 (475–505)	939 (990–1010)	
	Самки	11	441 (316–518)	680 (320–900)	4.82 (4.7–4.9)

Примечание. FL — длина тела по Смитту; перед скобками — среднее значение, в скобках пределы варьирования показателя.



Рис. 1. Гонады гибридов *Salvelinus leucomaenis* × *S. malma* в период после нереста, внешний вид: а – самец FL 420 мм, масса тела 480 г, VI–II (VI–III) стадия зрелости гонад, 01.10.2017 г.; б – самка FL 468 мм, 550 г, VI–III, 06.10.2017 г.: 1 – яичник, видны принадлежащие к разным генерациям ооциты разного размера; 2 – ткань спавшегося после нереста яичника с крупными кровеносными сосудами; 3 – невыметанная икринка.

тами следующей генерации (рис. 1б). Яичники бледного цвета, ооциты следующей генерации бледно-жёлтые, жёлтые или белёсые. У самок в полости тела остаются невыметанные икринки текущей генерации. Никаких видимых аномалий в строении яичников не выявлено – за все годы наблюдений не обнаружены жировые опухоли, гематомы, заметная асимметрии левого и правого яичников, разрастание соединительной ткани.

Цитологическое состояние гонад

Кунджа. Яичники самок находятся на III ($n = 5$) и VI–III ($n = 2$) стадиях зрелости. У всех особей отмечены ооциты разных фаз периодов превителлогенеза и вителлогенеза (рис. 2а). Наиболее крупные превителлогенные ооциты имеют диаметр ~370 мкм, их ЯО составляет 32–37%. Диаметр большей части вителлогенных ооцитов 450–700 мкм, ЯО 24–31%. У всех самок встречаются клетки в состоянии деструкции, в основном вителлогенные и реже превителлогенные, но число их очень незначительно (рис. 2б). Строма яичников более васкуляризирована в непосредственной близости от таких клеток. Максимальный диаметр вителлогенных ооцитов ~1300 мкм, ЯО 16–17%. Лучистая оболочка наиболее крупных ооцитов имеет толщину ~

15–17 мкм, она двуслойная; толщина внутреннего слоя 5–6, наружного – 10–11 мкм (рис. 2а). Цитоплазма наиболее крупных ооцитов периода вителлогенеза сильно вакуолизирована. В яичниках отнерестившихся самок многочисленны пустые фолликулы.

Гонады исследованных самцов кунджи находятся на II ($n = 5$), IV ($n = 1$) и VI–II ($n = 4$) стадиях зрелости. В семенниках II стадии зрелости половые клетки представлены только сперматогониями разных порядков. Диаметр сперматогониев 8–15 мкм, доминируют клетки размером 12–13 мкм. У самца с гонадами IV стадии зрелости семенные каналцы заполнены сперматозоидами (рис. 2в), тогда как у самцов VI–II стадии большая часть семенных каналцев находится полностью в состоянии выбоя, а в некоторых ещё имеются остаточные невыметанные сперматозоиды. Половые клетки следующей генерации представлены только сперматогониями (рис. 2г).

Мальма. По данным микроскопического анализа, гонады самок находятся на III ($n = 4$) и VI–III ($n = 5$) стадиях зрелости. У всех особей отмечены ооциты разных фаз периодов превителлогенеза и вителлогенеза, у отнерестившихся самок многочисленны опустевшие фолликулы (рис. 3а). Диаметр превителлогенных ооцитов варьирует от 70 до 270 мкм, ЯО составляет 35–60%.

Ооциты начала периода вителлогенеза имеют диаметр 280–440 мкм, ЯО 26–40%. У таких ооцитов имеются один–два ряда вакуолей в периферической цитоплазме. Большая часть вителлогенных ооцитов диаметром 700–900 мкм характеризуется более вакуолизированной цитоплазмой, ЯО 19–26%. В таких клетках вакуоли немного не достигают центральной части цитоплазмы. Ооциты максимального диаметра (1000–1200 мкм) немногочисленны, ЯО 13–16%, вакуолизация ещё значительнее и может занимать 2/3 цитоплазмы. У таких ооцитов хорошо заметна формирующаяся двуслойная лучистая оболочка (*zona radiata*), толщина которой составляет 12.5 мкм (рис. 3б). Толщина внутреннего её слоя 3.7 мкм, наружного – 8.8 мкм. Как у отнерестившихся, так и у не участвовавших в нересте самок имеются отдельные разрушающиеся вителлогенные ооциты. Иногда встречаются и единичные разрушающиеся превителлогенные клетки. Весьма значительна васкуляризация таких яичников в местах локализации разрушающихся ооцитов (рис. 3в).

Гонады исследованных самцов мальмы ($n = 4$) находятся на II стадии зрелости. Диаметр спер-

матогониев соответствует таковому кунджи, доминируют клетки размером 12–13 мкм (рис. 3г). В семенных канальцах имеются слабовыраженные просветы.

Гибриды кунджа × мальма. Гонады гибридных самок находятся на III ($n = 6$) и VI–III ($n = 5$) стадиях зрелости. В яичниках всех особей имеются ооциты разных фаз периодов превителлогенеза и вителлогенеза. Наиболее крупные превителлогенные ооциты имеют диаметр ~ 370 мкм. Доминируют вителлогенные клетки диаметром 420–750 мкм, ЯО 24–32% (рис. 4а). Как и у предыдущих видов, у всех самок встречается незначительное число вителлогенных ооцитов в состоянии деструкции (рис. 4б). Строма яичников около таких ооцитов сильнее васкуляризирована. Максимальный диаметр вителлогенных ооцитов составляет ~1300–1370 мкм, ЯО 12%. Наиболее крупные ооциты отмечены как у отнерестившихся особей, так и у рыб, не участвовавших в нересте. Лучистая оболочка таких ооцитов имеет толщину 15.0–17.5 мкм, толщина внутреннего и наружного слоёв соответственно 5.0 и 10.0–12.5 мкм (рис. 4в). В яич-

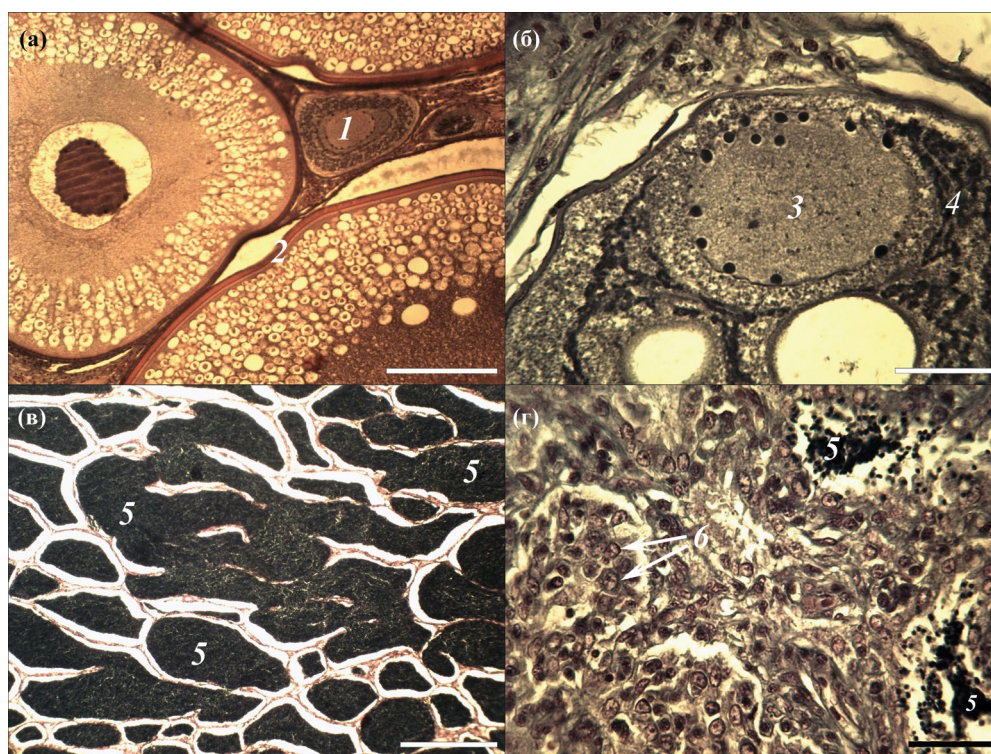


Рис. 2. Цитологическое состояние половых клеток в гонадах кунджи *Salvelinus leucomaenis*: а – превителлогенный ооцит (1) и фрагменты вителлогенных ооцитов (2 – *zona radiata*), самка FL 470 мм, III стадия зрелости гонад; б – превителлогенный ооцит в состоянии деструкции, самка FL 528 мм, III: 3 – ядро, 4 – цитоплазма; в – сперматозоиды (5) в семенных канальцах, самец FL 430 мм, IV; г – сперматогонии (6) и остаточные сперматозоиды (5), самец FL 438 мм, VI–II. Масштаб, мкм: а – 200, б – 50, в – 200, г – 40.

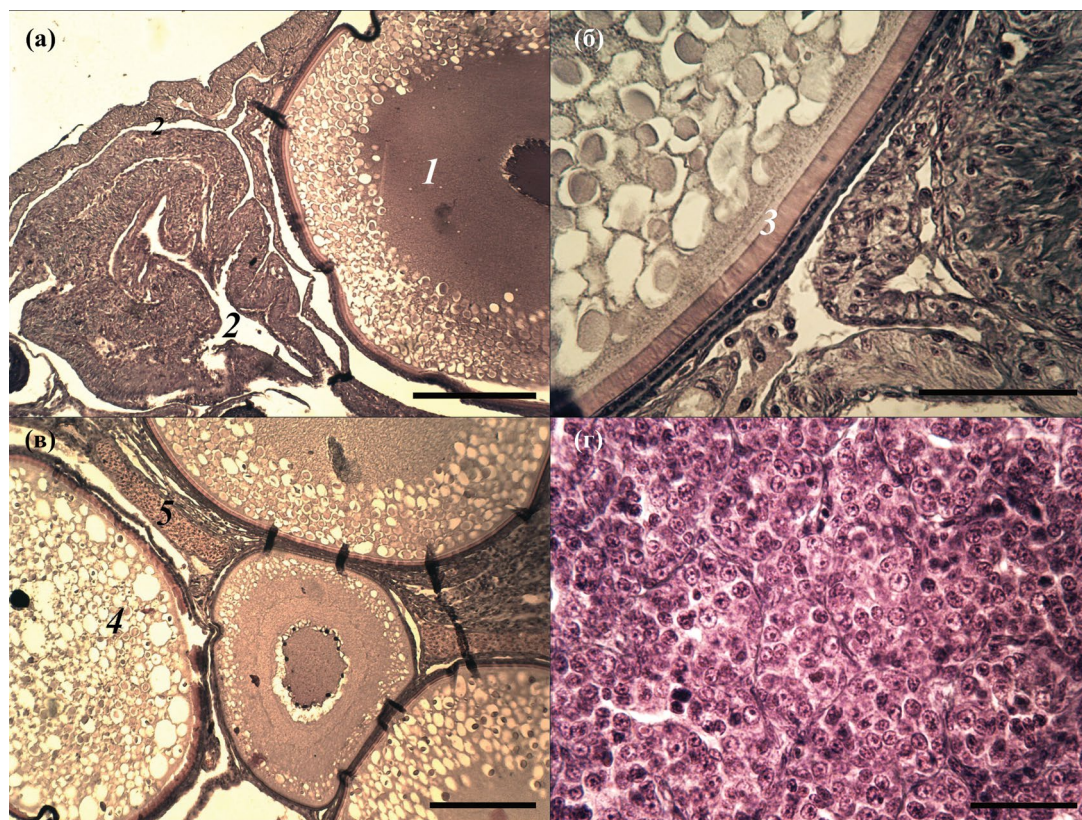


Рис. 3. Цитологическое состояние половых клеток в гонадах мальмы *Salvelinus malma*: а – фрагмент вителлогенного ооцита (1) и постовуляторные фолликулы (2), самка FL 383 мм, VI–III стадия зрелости гонад; б – периферическая часть ооцита с двуслойной zona radiata (3), самка FL 401 мм, VI–III; в – вителлогенные ооциты, самка FL 389 мм, III; 4 – фрагмент разрушающегося вителлогенного ооцита, 5 – эритроциты в кровеносном сосуде; г – сперматогонии в семеннике, самец FL 425 мм, II. Масштаб, мкм: а – 100, б – 50, в – 200, г – 50.

никах отнерестившихся самок многочисленны пустые фолликулы (рис. 4г). Морфологически соматическая ткань яичников и строение ооцитов гибридов и двух родительских видов очень сходны, и особенно это выражено в сравнении с кунджей. Практически совпадают даже их размерные показатели, а именно размер ооцитов конца периода превителлогенеза и наиболее крупных периода вителлогенеза (диаметр, отношение диаметра ядра к диаметру ооцита, толщина лущистой оболочки).

Каких-либо аномалий в развитии генеративной ткани самок, за исключением немногочисленных разрушающихся ооцитов, отмеченных также у кунджи и мальмы, у гибридов не обнаружено.

Гонады самцов-гибридов находятся на II ($n = 1$) и VI–II ($n = 3$) стадиях зрелости. Половые клетки в семеннике II стадии представлены сперматогониями разных порядков, сходных по диаметру с таковыми двух родительских видов

(рис. 4д). Просветы в семенных канальцах незначительны. В гонадах VI–II стадии зрелости в большей части семенных канальцев произошла спермиация, тогда как в некоторых имеются невыметанные сперматозоиды (рис. 4е). Каких-либо аномалий в строении генеративной ткани семенников самцов-гибридов не выявлено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ биологических особенностей производителей кунджи, мальмы и их гибридов после нереста показал их высокую миграционную и пищевую активность в речной системе, способность быстро расселяться, занимать биотопы и питаться разнообразным доступным кормом. Не выявлено каких-либо аномалий в строении половых желёз и их цитологическом состоянии, за исключением единичных деструктивных ооцитов. Это заслуживает особого внимания применительно к гибридным особям. Наличие половых клеток последующих генераций ука-

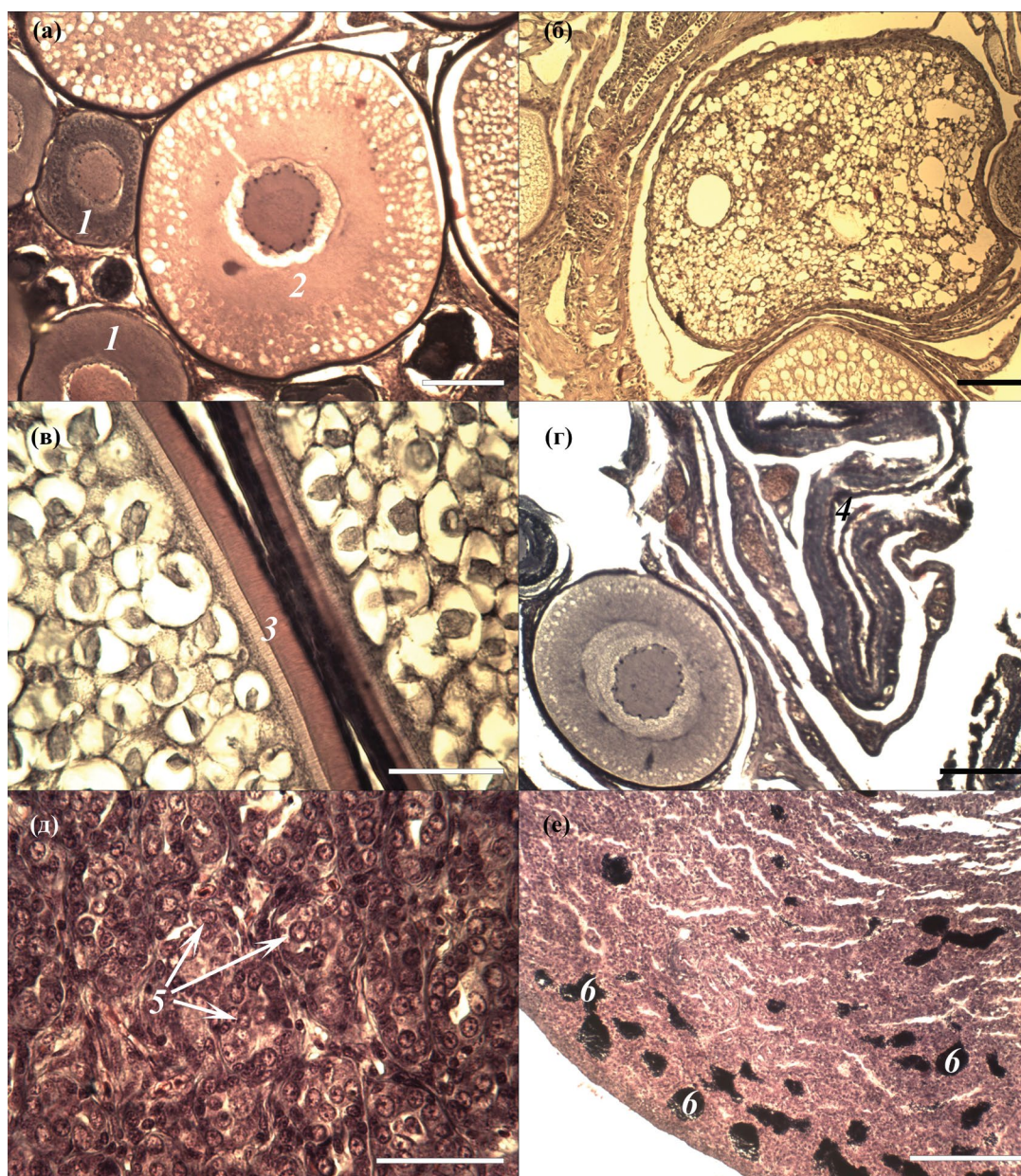


Рис. 4. Цитологическое состояние половых клеток в гонадах гибридов *Salvelinus leucomaenis* × *S. malma*: а – превителлогенные (1) и вителлогенный (2) ооциты, самка FL 358 мм, III стадия зрелости гонад; б – вителлогенный ооцит в состоянии деструкции, самка FL 518 мм, VI–III; в – zona radiata (3) вителлогенного ооцита, самка FL 435 мм, III; г – постовуляторный фолликул (4), самка FL 451 мм, VI–III; д – сперматогонии (5), самец FL 475 мм, II; е – остаточные сперматозоиды (6), самец FL 505 мм, VI–II. Масштаб, мкм: а, г – 150, б – 100, в – 40, д – 50, е – 200.

зывает на то, что отнерестившиеся особи, очевидно, обладают способностью к повторному созреванию и размножению на следующий год. Состояние их гонад в полной мере соответствует таковому полициклических лососёвых рыб и не отличается от симпатричных видов – мальмы и кунджи. Можно полагать, что особи, не участвовавшие в нересте в данном сезоне, смогут отнереститься в следующем. У отнерестившихся

особей состав половых клеток сходен с таковым у рыб, не участвовавших в нересте, только число вителлогенных ооцитов несколько меньше. Так, у разных представителей сиговых рыб яичники после нереста часто переходят на II–III или III стадии зрелости, минуя стадию II (Лапицкий, 1949; Анпилова, 1967; Черняев, 2017).

Таким образом, по строению тканей яичников половозрелых особей-гибридов можно

полагать, что они способны к повторному созреванию и, соответственно, к многократному нересту. Разнообразные аномалии в строении репродуктивной системы часто возникают у лососёвых рыб под воздействием загрязнителей и при существенных нарушениях в структуре природных экосистем (Микодина и др., 2000; Микодина, 2015; Углова и др., 2017). Причиной отсутствия фенотипических отклонений в строении половых желёз кунджи и мальмы из р. Утхолок, вероятнее всего, является обитание в речной системе, не подвергшейся антропогенной трансформации, где нет загрязнений, уже более 30 лет отсутствует промысел и почти нет даже спортивного и любительского рыболовства. Тем самым обитание в первозданных условиях приводит к низкому уровню аномалий строения и функционирования репродуктивной системы родительских видов. В то же время отсутствие аномалий в строении половых желёз у гибридных особей заслуживает особого внимания.

Одним из ключевых аспектов межвидовой гибридизации у рыб является её результат в эволюционном процессе, то есть дальнейшая судьба гибридов, их устойчивость в ряду поколений и влияние гибридизации на видовое разнообразие в экосистемах водоёмов (Rhymer, Simberloff, 1996; Dowling, Secor, 1997; Jiggins, Mallet, 2000; Scribner et al., 2000; Allendorf et al., 2001, 2005; Muhlfeld et al., 2009; Kirczuk, Domagała, 2011; Taylor et al., 2015; Taylor, Larson, 2019).

Описанные в литературе случаи указывают на то, что происхождение межвидовых гибридов рыб может иметь разные причины: 1) полностью искусственное происхождение — гибридов разводят в хозяйственных целях, их попадание в природные водоёмы случайно; 2) межвидовая гибридизация происходит в результате антропогенной трансформации среды обитания и/или инвазий чужеродных видов; 3) гибриды возникают в естественной среде без влияния человека. Дальнейшая судьба межвидовых гибридов может быть весьма разной. В ряде случаев гибридизация не имеет значительных последствий, интрогрессия генов одного вида в геном другого происходит без дивергенции и видообразования (Leary et al., 1995; Rhymer, Simberloff, 1996; Dowling, Secor, 1997; Allendorf et al., 2001; Hitt et al., 2003; Boyer et al., 2008; Kitano et al., 2014; Yau, Taylor, 2014; Taylor et al., 2015; Fukui et al., 2016). В других случаях гибриды могут представлять собой самостоятельную группировку, когда происходит освоение новой ниши, отличной от

родительских видов, с дальнейшим обособлением и потенциальным видообразованием (Suzuki, Fukuda, 1971; Arnold, 1997; Allendorf et al., 2001; Grant, Grant, 2002; Mallet, 2007; Muhlfeld et al., 2009; Taylor et al., 2015; Rahman et al., 2018). В иных случаях гибриды формируют обособленную группировку, которая выказывает гибридную силу и способна даже вытеснить родительские виды (DeMarais et al., 1992; Allendorf et al., 2001; Grant, Grant, 2002; Seehausen, 2004; Nolte et al., 2006; Rahman et al., 2018).

Во всех случаях вопрос о судьбе гибридов (кроме искусственно разводимых) упирается в проблему способности таких особей производить на свет жизнеспособное потомство, то есть быть фертильными (LeGrande et al., 1984; Goudie et al., 1994; Nolan et al., 2001; Muhlfeld et al., 2009; Fukui, Koizumi, 2020).

Ряд исследований показал, что способность к созреванию и фертильность межвидовых гибридов рыб может варьировать в широких пределах. Установлено, что в ряде случаев гибриды полностью стерильны (Stoumboudi et al., 1992; Hamaguchi, Sakaizumi, 1992). С другой стороны, у многих межвидовых гибридов рыб гаметогенез идёт без аномалий, они плодовиты и способны давать потомство поколений F₂ ... F_{>2} (Falkowski et al., 1995). Чаще всего описаны ситуации, когда половое созревание у гибридов в природных водоёмах возможно, но наблюдаются многочисленные отклонения гаметогенеза, плодовитость и качество половых продуктов у гибридов остаются пониженными по сравнению с родительскими видами (Suzuki, Fukuda, 1973; Blanc, Chevassus, 1986; Blanc et al., 1992).

У лососёвых рыб гибриды между представителями разных родов и в пределах одного рода существенно различаются по фертильности. Установлена стерильность таких гибридов, как tiger trout — гибрид *Salmo trutta* × *Salvelinus fontinalis* (Suzuki, Fukuda, 1973, 1974; Blanc, Chevassus, 1986; Fukui et al., 2018; Fukui, Koizumi, 2020), *S. trutta* × *Salvelinus alpinus* (Suzuki, Fukuda, 1973, 1974; Blanc et al., 1992; Fukui, Koizumi, 2020), *O. masou* × *O. gorbusha* (Ma, Yamazaki, 1986), *O. mykiss* × *O. masou* (Fujiwara et al., 1997) и других. Все указанные выше стерильные гибриды получены в искусственных условиях и были результатом экспериментов или целевой хозяйственной деятельности. Фертильными, наравне с родительскими видами, считаются гибриды *S. salar* × *S. trutta* (Kirczuk et al., 2012), *O. mykiss irideus* × *O. clarki clarki* (Young et al., 2001; Williams et al., 2007). Эти

гибриды возникли в водоёмах, испытавших серьёзную антропогенную трансформацию.

Межвидовая гибридизация у лососёвых рыб в природных водоёмах или там, где уровень антропогенных трансформаций относительно невелик, известна преимущественно у представителей гольцов рода *Salvelinus*. При этом данные разных исследований указывают на то, что межвидовые гибриды гольцов характеризуются отклонениями в развитии гонад и пониженной фертильностью по сравнению с родительскими видами. Так, гибриды *S. fontinalis* × *S. leucomaenis* (Suzuki, Fukuda, 1973; Dumas et al., 1996) и *S. fontinalis* × *S. confluentus* (Leary et al., 1983, 1995; Kanda et al., 2002; DeNaan et al., 2010) созревают крайне редко, и некоторые авторы считают эти гибриды скорее стерильными, так как их созревание было подтверждено только в искусственных условиях. У гибридов *S. fontinalis* × *S. alpinus* выявлены многочисленные нарушения гаметогенеза и перерождение генеративных тканей гонад (Hammar et al., 1991; Dumas et al., 1996), в других случаях для этого гибрида отмечена пониженная фертильность (Ocalewicz et al., 2014). Показано, что гибриды *S. namaycush* × *S. alpinus* могут созревать и давать потомство, однако не могут продуцировать полноценные половые продукты после первого нереста (Hammar et al., 1989; Wilson, Hebert, 1993). Фертильность и качество половых продуктов у гибрида *S. malma* × *S. confluentus* оказались хуже, чем у родительских видов (Baxter et al., 1997; Redenbach, Taylor, 2003). Таким образом, межвидовые гибриды гольцов в природных водоёмах в подавляющем большинстве описанных случаев характеризуются пониженной способностью к воспроизводству. Но при этом разные авторы подчёркивали, что роль репродуктивной системы в появлении и существовании гибридов изучена плохо, зачастую этот вопрос оставался за рамками выполненных исследований (Suzuki, Fukuda, 1971, 1973, 1974; Blanc, Chevassus, 1986; Dumas et al., 1996; Kanda et al., 2002; Muhlfeld et al., 2009, 2014; Fukui et al., 2016; 2018; Fukui, Koizumi, 2020).

В случае р. Утхолок результаты проведённых исследований состояния репродуктивной системы посленерестовых производителей гибридов кунджа × мальма указывают на то, что гибриды не только принимают участие в размножении, но и способны к повторному нересту. В их гонадах имеются резервные генерации половых клеток, сперматогониев или ооцитов, по своей

морфологии соответствующие таковым родительских видов камчатских популяций, которым свойствен многократный нерест (Черешнев и др., 2002; Тиллер, 2007, 2013). Полученный материал даёт основания полагать, что гаметогенез у гибридов протекает без видимых отклонений и, следовательно, в р. Утхолок они фертильны и способны к многократному нересту. Это означает, что гибриды гольцов р. Утхолок потенциально способны к воспроизводству и поддержанию собственной популяции в отличие от множества других случаев межвидовой гибридизации у лососёвых рыб, описанных в литературе. Полученные сведения, свидетельствующие о нормальном процессе гаметогенеза у гибридов, хорошо соответствуют нашим предварительным данным по их генетическим характеристикам (Груздева и др., 2020). Так, среди гибридов в выборках, начиная с 2016 г., выявляются особи F₂ и F_{>2}, что доказывает реальность и успешность воспроизводства «в себе», а также указывает на вероятность реципрокного скрещивания с родительскими видами, в первую очередь с кунджей, из-за перекрывания сроков нереста. Полученные данные по строению половых желёз и результаты генетического анализа указывают на такую важную особенность гибридной зоны «Река Утхолок» у гольцов рода *Salvelinus*, как переход всей системы в состояние так называемого «роя гибридов».

Под роем гибридов, или гибридным роем (hybrid swarm) в вопросах о межвидовой гибридизации у рыб принято рассматривать группировки межвидовых гибридов, которые существуют во времени после образования первоначального гибридного поколения с последующим скрещиванием между гибридными особями и обратным скрещиванием с родительскими типами (Allendorf et al., 2001; Hewitt, 2001, 2011; Abbott et al., 2013; Hasselman et al., 2014; Taylor, Larson, 2019). Формирование роя гибридов в гибридной зоне рассматривают как один из этапов видообразования, одним из возможных результатов которого может быть вычленение и обособление гибридной линии в группировку со своей собственной эволюционной судьбой, другими словами, к появлению нового вида (Allendorf et al., 2001; Bolnick, 2009; Keller et al., 2013; Berbel-Filho et al., 2022). В то же время для решения вопроса о путях микроэволюционных процессов и возможном сетчатом видообразовании в роде *Salvelinus* в гибридной зоне «Река Утхолок» данных пока недостаточно. С одной стороны, наши новые данные свидетельствуют о том, что гибридная зона между кунджей и мальмой расши-

рилась, охватив две другие реки к северу от р. Утхолок — реки Квачина и Снатолвеем (Кузищин и др., 2023). Этот факт указывает на высокие потенциальные возможности к межвидовой гибридизации гольцов в реках Северо-Западной Камчатки и даёт основания полагать, что гибридные особи обладают высокой устойчивостью в экосистемах трёх этих рек. Поэтому вероятен сценарий, когда гибриды могут перейти на следующий этап микроэволюционных процессов (после состояния роя гибридов), приводящий к их изоляции от родительских видов, подобно некоторым карповым, центарховым и цихлидовым рыбам (DeMarais et al., 1992; Jennings, Philipp, 2002; Bolnick, 2009; Broughton et al., 2011; Keller et al., 2013; Taylor, Larson, 2019; Corush et al., 2021). Однако на настоящий момент остаётся открытым ряд вопросов, требующих решения. В первую очередь необходимы данные по репродуктивной биологии обоих родительских видов и гибридов, а также проведение массового анализа их генетической структуры для выявления характера и масштабов гибридизации. Тем не менее уже сейчас можно говорить, что в реках Северо-Западной Камчатки существует особая гибридная зона гольцов рода *Salvelinus*, которую можно рассматривать как окно эволюционного процесса (в понимании Бротона с соавторами (Broughton et al., 2011)), в котором видообразование ещё не завершено, следовательно, возможны системные исследования межвидовой гибридизации и выявление факторов, способствующих изоляции гибридов и формированию нового вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.А. Турушеву, Д.В. Турушевой, А.А. Андриюхину, П.А. Козлову, В.А. Козлову, Д.С. Навроцкому (ООО “Kamchatka Trophy Hunts”, г. Елизово, Камчатский край) и всем участникам экспедиций по сбору полевого материала в р. Утхолок в 2016–2022 гг.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 23-24-00021 (<https://rscf.ru/project/23-24-00021/>).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анпилова В.И. 1967. Биология и разведение баунтовского сига *Coregonus lavaretus baunti* (Muchomedijarov) // Изв. ГосНИОРХ. Т. 63. С. 74–123.

Груздева М.А., Кузищин К.В., Семенова А.В. и др. 2018. Редкий случай перманентной интрогрессивной гибридизации у гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae):

Salmoniformes) в реке Утхолок, Западная Камчатка // Биология моря. Т. 44. № 6. С. 381–389.
<https://doi.org/10.1134/S0134347518060025>

Груздева М.А., Семенова А.В., Кузищин К.В. и др. 2020. Генетическая изменчивость мальмы (*Salvelinus malma*), кунджи (*S. leucomaenis*) и межвидовых гибридов из реки Утхолок (Северо-Западная Камчатка) // Генетика. Т. 56. № 1. С. 78–88.

<https://doi.org/10.31857/S0016675819090066>

Гудков П.К., Скопец М.Б. 1987. К вопросу о структуре популяции и некоторых особенностях биологии проходной мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) бассейна Охотского моря // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 79–88.

Гудков П.К., Скопец М.Б. 1989. К методике определения возраста первого ската в море и обратного расчисления роста проходных гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 29. № 4. С. 601–608.

Кузищин К.В., Семёнова А.В., Груздева М.А., Павлов Д.С. 2020. Закономерности формирования разнообразия жизненной стратегии и генетическая изменчивость камчатской микижи *Parasalmo mykiss* в локальной популяции // Там же. Т. 60. № 6. С. 636–654.
<https://doi.org/10.31857/S004287522006003X>

Кузищин К.В., Груздева М.А., Семенова А.В. 2023. О расширении зоны гибридизации гольцов рода *Salvelinus* — кунджи *S. leucomaenis* и северной мальмы *S. malma* (Salmonidae) — в реках Камчатского полуострова // Там же. Т. 63. № 6. С. 704–722.
<https://doi.org/10.31857/S0042875223060140>

Лапицкий И.И. 1949. Овогенез и годичный цикл икринок у сига-лудогы (*Coregonus lavaretus ludoga* Pol.) // Тр. лаб. основ рыбоводства. Т. 2. С. 37–63.

Макеева А.П. 1992. Эмбриология рыб. М.: Изд-во МГУ, 216 с.

Микодина Е.В. 2015. Фенодевианты семенников тихоокеанских лососей: норма или патология? // Расширенные матер. IV Междунар. конф. “Проблемы иммунологии, патологии, охраны здоровья рыб и других гидробионтов”. Ярославль: Филигрань. С. 48–56.

Микодина Е.В., Пукова Н.В. 2002. Методические рекомендации по изучению фенодевиантов семенников у дальневосточных лососей. М.: Экономика и информатика, 93 с.

Микодина Е.В., Коваленко С.А., Демьянов Т.В. 2000. Исследование тихоокеанских лососей в восточной части Охотского моря в районе нефтяных и газовых разработок // Экспресс-информация ВНИЭРХ. Сер. Воспроизводство и пастбищное выращивание гидробионтов. Вып. 3. С. 36–48.

Микодина Е.В., Пукова Н.В., Бойко И.Г., Коваленко С.А. 2001. Анатомические аномалии половых желез у тихоокеанских лососей в разных регионах Дальнего Востока // Матер. Всерос. совещ. “Искусственное воспроизводство и охрана ценных видов рыб”. М.: МИК. С. 146–158.

- Микодина Е.В., Седова М.А., Чмилевский Д.А. и др. 2009. Гистология для ихтиологов. Опыт и советы. М.: Изд-во ВНИРО, 111 с.
- Мурза И.Г., Христофоров О.Л. 1991. Определение степени зрелости гонад и прогнозирование возраста достижения половой зрелости у атлантического лосося и кумжи. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 102 с.
- Павлов Д.С., Кириллов П.И., Кириллова Е.А. и др. 2016. Состояние и мониторинг биоразнообразия рыб, рыбообразных и среды их обитания в бассейне реки Ут-холок. М.: Т-во науч. изд. КМК, 197 с.
- Пичугин М.Ю. 2015. Особенности роста и развития скелета ранней молоди северной мальмы *Salvelinus malma malma* из рек Западной Камчатки в связи с температурным режимом нерестилищ // Вопр. ихтиологии. Т. 55. № 4. С. 435–452.
<https://doi.org/10.7868/S0042875215040128>
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Радченко О.А. 2004. Интрогрессивная гибридизация гольцов рода *Salvelinus* по данным об изменчивости митохондриальной ДНК // Генетика. Т. 40. № 12. С. 1678–1685.
- Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. 1957. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука, 467 с.
- Тиллер И.В. 2007. Проходная мальма (*Salvelinus malma*) Камчатки // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. Вып. 9. С. 79–95.
- Тиллер И.В. 2013. Структура популяции проходной мальмы *Salvelinus malma* р. Кихчик (Западная Камчатка) // Тез. докл. XIV Междунар. науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 118–122.
- Углова Т.Ю., Кловач Н.В., Микодина Е.В. 2017. Аномалии гонад у горбуши острова Итуруп. Сезонная и межгодовая динамика. Возможные причины появления // Тр. ВНИРО. Т. 166. С. 43–54.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. 2002. Лососевидные рыбы северо-востока России. Владивосток: Дальнаука, 496 с.
- Черняев Ж.А. 2017. Воспроизводство сиговых рыб. Эколого-физиологические особенности размножения и развития. М.: Т-во науч. изд. КМК, 329 с.
- Abbott R., Albach D., Ansell S. et al. 2013. Hybridization and speciation // J. Evol. Biol. V. 26. № 2. P. 229–246.
<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x>
- Ackerman P.A., Morgan J.D., Iwama G.K. 2005. Anesthetics // Supplement to Guidelines on the care and use of fish in research, teaching and testing. Ottawa: CCAC, 22 p.
- Albert V., Jónsson B., Bernatchez L. 2006. Natural hybrids in Atlantic eels (*Anguilla anguilla*, *A. rostrata*): evidence for successful reproduction and fluctuating abundance in space and time // Mol. Ecol. V. 15. № 7. P. 1903–1916.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02917.x>
- Allendorf F.W., Leary R.F., Spruell P., Wenburg J.K. 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines // Trends Ecol. Evol. V. 16. № 11. P. 613–622.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02290-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02290-X)
- Allendorf F.W., Leary R.F., Hitt N.P. et al. 2005. Cutthroat trout hybridization and the US Endangered Species Act: one species, two policies // Conserv. Biol. V. 19. № 4. P. 1326–1328.
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00223.x>
- Arnold M.L. 1997. Natural hybridization and evolution. Oxford: Oxford Univ. Press, 231 p.
- Baxter J.S., Taylor E.B., Devlin R.H. et al. 1997. Evidence for natural hybridization between Dolly Varden (*Salvelinus malma*) and bull trout (*S. confluentus*) in a northcentral British Columbia watershed // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 54. № 2. P. 421–429.
<https://doi.org/10.1139/f96-289>
- Berbel-Filho W.M., Pacheco G., Lira M.G. et al. 2022. Additive and non-additive epigenetic signatures of natural hybridization between fish species with different mating systems // Epigenetics. V. 17. № 13. P. 2356–2365.
<https://doi.org/10.1080/15592294.2022.2123014>
- Bernatchez L., Glémet H., Wilson C.C., Danzmann R.G. 1995. Introgression and fixation of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) mitochondrial genome in an allopatric population of brook trout (*S. fontinalis*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 52. № 1. P. 179–185.
<https://doi.org/10.1139/f95-018>
- Blanc J.M., Chevassus B. 1986. Survival, growth and sexual maturation of the tiger trout hybrid (*Salmo trutta* ♀ × *Salvelinus fontinalis* ♂) // Aquaculture. V. 52. № 1. P. 59–69.
[https://doi.org/10.1016/0044-8486\(86\)90108-0](https://doi.org/10.1016/0044-8486(86)90108-0)
- Blanc J.M., Poisson H., Vallée F. 1992. Survival, growth and sexual maturation of the triploid hybrid between rainbow trout and arctic char // Aquat. Living Resour. V. 5. № 1. P. 15–21.
<https://doi.org/10.1051/alr:1992003>
- Bolnick D.I. 2009. Hybridization and speciation in centrarchids // Centrarchid fishes: diversity, biology, and conservation. Hoboken: Blackwell Publ. P. 39–69.
<https://doi.org/10.1002/9781444316032.ch2>
- Bolnick D.I., Near T.J. 2005. Tempo of hybrid inviability in centrarchid fishes (Teleostei: Centrarchidae) // Evolution. V. 59. № 8. P. 1754–1767.
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb01824.x>
- Boyer M.C., Muhlfeld C.C., Allendorf F.W. 2008. Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) invasion and the spread of hybridization with native westslope cutthroat trout (*Oncorhynchus clarkii lewisi*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 65. № 4. P. 658–669.
<https://doi.org/10.1139/f08-001>
- Broughton R.E., Vedala K.C., Crowl T.M., Ritterhouse L.L. 2011. Current and historical hybridization with differential introgression among three species of cyprinid fishes (genus *Cyprinella*) // Genetica. V. 139. № 5. P. 699–707.
<https://doi.org/10.1007/s10709-011-9578-9>
- Campton D.E. 1987. Natural hybridization and introgression in fishes // Population genetics and fishery management. Caldwell, NJ: Blackburn Press. P. 161–192.

- Corush J.B., Fitzpatrick B.M., Wolfe E.L., Keck B.P. 2021. Breeding behaviour predicts patterns of natural hybridization in North American minnows (Cyprinidae) // J. Evol. Biol. V. 34. № 3. P. 486–500.
https://doi.org/10.1111/jeb.13751
- DeHaan P.W., Schwabe L.T., Ardren W.R. 2010. Spatial patterns of hybridization between bull trout, *Salvelinus confluentus*, and brook trout, *Salvelinus fontinalis* in an Oregon stream network // Conserv. Genet. V. 11. № 3. P. 935–949.
https://doi.org/10.1007/s10592-009-9937-6
- DeMarais B.D., Dowling T.E., Douglas M.E. et al. 1992. Origin of *Gila seminuda* (Teleostei: Cyprinidae) through introgressive hybridization: implications for evolution and conservation // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 89. № 7. P. 2747–2751.
https://doi.org/10.1073/pnas.89.7.2747
- Dowling T.E., Childs M.R. 1992. Impact of hybridization on a threatened trout of the southwestern United States // Conserv. Biol. V. 6. № 3. P. 355–364.
https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.06030355.x
- Dowling T.E., Secor C.L. 1997. The role of hybridization and introgression in the diversification of animals // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 28. № 1. P. 593–619.
https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.593
- Dumas S., Blanc J.M., Vallée F. et al. 1996. Survival, growth, sexual maturation and reproduction of brook charr, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L., and their hybrids // Aquac. Res. V. 27. № 4. P. 245–253.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.1996.tb00991.x
- Echelle A.A., Connor P.J. 1989. Rapid, geographically extensive genetic introgression after secondary contact between two pupfish species (Cyprinodont, Cyprinodontidae) // Evolution. V. 43. № 4. P. 717–727.
https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1989.tb05171.x
- Ellstrand N.C., Prentice H.C., Hancock J.F. 1999. Gene flow and introgression from domesticated plants into their wild relatives // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 30. № 1. P. 539–563.
https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.30.1.539
- Epifanio J., Philipp D. 2000. Simulating the extinction of parental lineages from introgressive hybridization: the effects of fitness, initial proportions of parental taxa, and mate choice // Rev. Fish Biol. Fish. V. 10. № 3. P. 339–354.
https://doi.org/10.1023/A:1016673331459
- Evolution illuminated. Salmon and their relatives. 2004. N.Y.: Oxford Univ. Press, 510 p.
- Falkowski S., Luczynsky M., Vuorinen J. 1995. Growth rate of whitefish, peled, and whitefish/peled hybrids in five Polish lakes // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Adv. Limnol. V. 46. P. 103–108.
- Fitzpatrick B.M., Johnson J.R., Kump D.K. et al. 2010. Rapid spread of invasive genes into a threatened native species // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 107. № 8. P. 3606–3610.
https://doi.org/10.1073/pnas.0911802107
- Fujiwara A., Abe S., Yamaha E. et al. 1997. Uniparental chromosome elimination in the early embryogenesis of the inviable salmonid hybrids between masu salmon female and rainbow trout male // Chromosoma. V. 106. № 1. P. 44–52.
https://doi.org/10.1007/s004120050223
- Fukui S., Koizumi I. 2020. Hybrids as potential mediators spreading non-native genes: comparison of survival, growth, and movement among native, introduced and their hybrid salmonids // Ecol. Freshw. Fish. V. 29. № 2. P. 280–288.
https://doi.org/10.1111/eff.12513
- Fukui S., May-McNally S.L., Katahira H. et al. 2016. Temporal change in the distribution and composition of native, introduced, and hybrid charrs in northern Japan // Hydrobiologia. V. 783. № 1. P. 309–316.
https://doi.org/10.1007/s10750-016-2688-8
- Fukui S., May-McNally S.L., Taylor E.B., Koizumi I. 2018. Maladaptive secondary sexual characteristics reduce the reproductive success of hybrids between native and non-native salmonids // Ecol. Evol. V. 8. № 23. P. 12173–12182.
https://doi.org/10.1002/ece3.4676
- Gerber A.S., Tibbets C.A., Dowling T.E. 2001. The role of introgressive hybridization in the evolution of the *Gila robusta* complex (Teleostei: Cyprinidae) // Evolution. V. 55. № 10. P. 2028–2039.
https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb01319.x
- Glémet H., Blier P., Bernatchez L. 1998. Geographical extent of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) mtDNA introgression in brook char populations (*S. fontinalis*) from eastern Québec, Canada // Mol. Ecol. V. 7. № 12. P. 1655–1662.
https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00494.x
- Goudie C.A., Tiersch T.R., Simco B.A. et al. 1994. Early growth and morphology among hybrids of ictalurid catfishes // J. Appl. Aquac. V. 3. № 3–4. P. 235–256.
https://doi.org/10.1300/J028v03n03_03
- Grant P.R., Grant B.R. 2002. Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches // Science. V. 296. № 5568. P. 707–711.
https://doi.org/10.1126/science.1070315
- Guide to using drugs, biologics, and other chemicals in aquaculture. 2019. Bethesda: AFS Fish Cult. Sect., 82 p.
- Hamaguchi S., Sakaizumi M. 1992. Sexually differentiated mechanisms of sterility in interspecific hybrids between *Oryzias latipes* and *O. curvinotus* // J. Exp. Zool. V. 263. № 3. P. 323–329.
https://doi.org/10.1002/jez.1402630312
- Hammar J., Dempson J.B., Sköld E. 1989. Natural hybridization between Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and lake char (*S. namaycush*): evidence from Northern Labrador // Nord. J. Freshw. Res. V. 65. P. 54–70.
- Hammar J., Dempson J.B., Verspoor E. 1991. Natural hybridization between Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and brook trout (*S. fontinalis*): evidence from Northern Labrador // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 48. № 8. P. 1437–1445.
https://doi.org/10.1139/f91-171
- Harrison R.G., Bogdanowicz S.M. 1997. Patterns of variation and linkage disequilibrium in a field cricket hybrid zone // Evolution. V. 51. № 2. P. 493–505.
https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb02437.x
- Hasselman D.J., Argo E.E., McBride M.C. et al. 2014. Human disturbance causes the formation of a hybrid swarm between two naturally sympatric fish species // Mol. Ecol. V. 23. № 5. P. 1137–1152.
https://doi.org/10.1111/mec.12674

- Hata H., Uemura Y., Ouchi K., Matsuba H. 2019. Hybridization between an endangered freshwater fish and an introduced congeneric species and consequent genetic introgression // PLoS One. V. 14. № 2. Article e0212452. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0212452>
- Hewitt G.M. 2001. Speciation, hybrid zones and phylogeography – or seeing genes in space and time // Mol. Ecol. V. 10. № 3. P. 537–549. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2001.01202.x>
- Hewitt G.M. 2011. Quaternary phylogeography: the roots of hybrid zones // Genetica. V. 139. № 5. P. 617–638. <https://doi.org/10.1007/s10709-011-9547-3>
- Hitt N.P., Frissell C.A., Muhlfeld C.C., Allendorf F.W. 2003. Spread of hybridization between native westslope cutthroat trout, *Oncorhynchus clarki lewisi*, and nonnative rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 60. № 12. P. 1440–1451. <https://doi.org/10.1139/f03-125>
- Jennings M.J., Philipp D.P. 2002. Alternative mating tactics in sunfishes (Centrarchidae): a mechanism for hybridization? // Copeia. V. 2002. № 4. P. 1102–1105. [https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2002\)002\[1102:AMTISC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2002)002[1102:AMTISC]2.0.CO;2)
- Jiggins C.D., Mallet J. 2000. Bimodal hybrid zones and speciation // Trends Ecol. Evol. V. 15. № 6. P. 250–255. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01873-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01873-5)
- Kanda N., Leary R.F., Allendorf F.W. 2002. Evidence of introgressive hybridization between bull trout and brook trout // Trans. Am. Fish. Soc. V. 131. № 4. P. 772–782. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2002\)131<0772:EOI HBB>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2002)131<0772:EOI HBB>2.0.CO;2)
- Keller I., Wagner C.E., Greuter L. et al. 2013. Population genomic signatures of divergent adaptation, gene flow and hybrid speciation in the rapid radiation of Lake Victoria cichlid fishes // Mol. Ecol. V. 22. № 11. P. 2848–2863. <https://doi.org/10.1111/mec.12083>
- Kirczuk L., Domagała J. 2011. Hybridization among fish and its importance to biodiversity // Fish management in a variable water environment. Wrocław: ARG1. P. 273–278.
- Kirczuk L., Domagała J., Dziewulska K. 2012. Spermatogenesis in reciprocal hybrids of Atlantic salmon (*Salmo salar* L., 1758) and sea trout (*Salmo trutta trutta* L., 1758) during their freshwater period // J. Appl. Ichthyol. V. 28. № 6. P. 906–913. <https://doi.org/10.1111/jai.12081>
- Kitano S., Ohdachi S., Koizumi I., Hasegawa K. 2014. Hybridization between native white-spotted charr and nonnative brook trout in the upper Sorachi River, Hokkaido, Japan // Ichthyol. Res. V. 61. № 1. P. 1–8. <https://doi.org/10.1007/s10228-013-0362-y>
- Leary R.F., Allendorf F.W., Knudsen K.L. 1983. Consistently high meristic counts in natural hybrids between brook trout and bull trout // Syst. Biol. V. 32. № 4. P. 369–376. <https://doi.org/10.1093/sysbio/32.4.369>
- Leary R.F., Allendorf F.W., Sage G.K. 1995. Hybridization and introgression between introduced and native fish // Am. Fish. Soc. Symp. V. 15. P. 91–101.
- LeGrande W.H., Dunham R.A., Smitherman R.O. 1984. Karyology of three species of catfishes (Ictaluridae: *Ictalurus*) and four hybrid combinations // Copeia. V. 1984. № 4. P. 873–878. <https://doi.org/10.2307/1445331>
- Lewontin R.C., Birch L.C. 1966. Hybridization as a source of variation for adaptation to new environments // Evolution. V. 20. № 3. P. 315–336. <https://doi.org/10.2307/2406633>
- Litsios G., Salamin N. 2014. Hybridisation and diversification in the adaptive radiation of clownfishes // BMC Evol. Biol. V. 14. Article 245. <https://doi.org/10.1186/s12862-014-0245-5>
- Ma H.-F., Yamazaki F. 1986. Fertility of hybrids between female masu salmon, *Oncorhynchus masou* and male pink salmon, *O. gorbuscha* // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. V. 37. № 4. P. 295–302.
- Mallet J. 2007. Hybrid speciation // Nature. V. 446. № 7133. P. 279–283. <https://doi.org/10.1038/nature05706>
- May-McNally S.L., Quinn T.P., Taylor E.B. 2015. Low levels of hybridization between sympatric Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and Dolly Varden char (*Salvelinus malma*) highlights their genetic distinctiveness and ecological segregation // Ecol. Evol. V. 5. № 15. P. 3031–3045. <https://doi.org/10.1002/ece3.1583>
- Muhlfeld C.C., McMahon T.E., Belcer D., Kershner J.L. 2009. Spatial and temporal spawning dynamics of native westslope cutthroat trout, *Oncorhynchus clarkii lewisi*, introduced rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, and their hybrids // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 66. № 7. P. 1153–1168. <https://doi.org/10.1139/F09-073>
- Muhlfeld C.C., Kovach R.P., Jones L.A. et al. 2014. Invasive hybridization in a threatened species is accelerated by climate change // Nat. Clim. Change. V. 4. № 7. P. 620–624. <https://doi.org/10.1038/nclimate2252>
- Muka T. 2001. Hybridization and introgression in the speciation process of fishes // Jpn. J. Ichthyol. V. 48. № 1. P. 1–18. <https://doi.org/10.11369/jji1950.48.1>
- Nolan M., Jobling S., Brighty G. et al. 2001. A histological description of intersexuality in the roach // J. Fish Biol. V. 58. № 1. P. 160–176. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00505.x>
- Nolte A.W., Freyhof J., Tautz D. 2006. When invaders meet locally adapted types: rapid moulding of hybrid zones between sculpins (*Cottus*, Pisces) in the Rhine system // Mol. Ecol. V. 15. № 7. P. 1983–1993. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02906.x>
- Ocalewicz K., Hliwa P., Pomianowski K. et al. 2014. Cytogenetic and histological studies of the brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), and the Arctic char, *S. alpinus* (L.) hybrids // Aquac. Int. V. 22. № 1. P. 281–288. <https://doi.org/10.1007/s10499-013-9655-4>

- Rahman M.A., Lee S.-G., Yusoff F.M. et al. 2018. Hybridization and its application in aquaculture // Sex control in aquaculture. Chichester: John Wiley and Sons Ltd. Press. P. 163–178.
https://doi.org/10.1002/9781119127291.ch7
- Redenbach Z., Taylor E.B. 2002. Evidence for historical introgression along a contact zone between two species of char (Pisces: Salmonidae) in northwestern North America // Evolution. V. 56. № 5. P. 1021–1035.
https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01413.x
- Redenbach Z., Taylor E.B. 2003. Evidence for bimodal hybrid zones between two species of char (Pisces: Salvelinus) in northwestern North America // J. Evol. Biol. V. 16. № 6. P. 1135–1148.
https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00619.x
- Rhymer J.M., Simberloff D. 1996. Extinction by hybridization and introgression // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 27. № 1. P. 83–109.
https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.83
- Rogers S.M., Bernatchez L. 2006. The genetic basis of intrinsic and extrinsic post-zygotic reproductive isolation jointly promoting speciation in the lake whitefish species complex (*Coregonus clupeaformis*) // J. Evol. Biol. V. 19. № 6. P. 1979–1994.
https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01150.x
- Rubidge E.M., Taylor E.B. 2004. Hybrid zone structure and the potential role of selection in hybridizing populations of native westslope cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki lewisi*) and introduced rainbow trout (*O. mykiss*) // Mol. Ecol. V. 13. № 12. P. 3735–3749.
https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02355.x
- Scribner K.T., Page K.S., Bartron M.L. 2000. Hybridization in freshwater fishes: a review of case studies and cytonuclear methods of biological inference // Rev. Fish Biol. Fish. V. 10. № 3. P. 293–323.
https://doi.org/10.1023/A:1016642723238
- Seehausen O. 2004. Hybridization and adaptive radiation // Trends Ecol. Evol. V. 19. № 4. P. 198–207.
https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.01.003
- Smith G.R. 1992. Introgression in fishes: significance for paleontology, cladistics, and evolutionary rates // Syst. Biol. V. 41. № 1. P. 41–57.
https://doi.org/10.1093/sysbio/41.1.41
- Stoumboudi M.Th., Abraham M., Villwock M. et al. 1992. Gonadal development and somatic growth in an intergeneric cyprinid hybrid from Lake Kinneret, Israel // J. Appl. Ichthyol. V. 8. № 1–4. P. 110–121.
https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.1992.tb00673.x
- Suzuki R., Fukuda Y. 1971. Survival potential of F1 hybrids among salmonid fishes // Bull. Freshw. Fish. Res. Lab. V. 21. P. 69–83.
- Suzuki R., Fukuda Y. 1973. Sexual maturity of F1 hybrids among salmonid fishes // Ibid. V. 23. P. 57–74.
- Suzuki R., Fukuda Y. 1974. Intercrossing and backcrossing of F1 hybrids among salmonid fishes // Ibid. V. 24. P. 10–30.
- Taylor E.B. 2004. An analysis of homogenization and differentiation of Canadian freshwater fish faunas with an emphasis on British Columbia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 61. № 1. P. 68–79.
https://doi.org/10.1139/f03-141
- Taylor S.A., Larson E.L. 2019. Insights from genomes into the evolutionary importance and prevalence of hybridization in nature // Nat. Ecol. Evol. V. 3. № 2. P. 170–177.
https://doi.org/10.1038/s41559-018-0777-y
- Taylor S.A., Larson E.L., Harrison R.G. 2015. Hybrid zones: windows on climate change // Trends Ecol. Evol. V. 30. № 7. P. 398–406.
https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.04.010
- Tsai Cf., Zeisel R.B. 1969. Natural hybridization of cyprinid fishes in Little Patuxent River, Maryland // Chesapeake Sci. V. 10. № 2. P. 69–74.
https://doi.org/10.2307/1350834
- Verspoor E., Hammar J. 1991. Introgressive hybridization in fishes: the biochemical evidence // J. Fish Biol. V. 39. № 3A. P. 309–334.
https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1991.tb05094.x
- Williams I., Reeves G.H., Graziano S.L., Nielsen J.L. 2007. Genetic investigation of natural hybridization between rainbow and coastal cutthroat trout in the Copper River Delta, Alaska // Trans. Am. Fish. Soc. V. 136. № 4. P. 926–942.
https://doi.org/10.1577/T06-214.1
- Wilson C.C., Bernatchez L. 1998. The ghost of hybrids past: fixation of arctic charr (*Salvelinus alpinus*) mitochondrial DNA in an introgressed population of lake trout (*S. namaycush*) // Mol. Ecol. V. 7. № 1. P. 127–132.
https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00302.x
- Wilson C.C., Hebert P.D.N. 1993. Natural hybridization between Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and lake trout (*S. namaycush*) in the Canadian Arctic // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 50. № 12. P. 2652–2658.
https://doi.org/10.1139/f93-288
- Woram R.A., McGowan C., Stout J.A. et al. 2004. A genetic linkage map for Arctic char (*Salvelinus alpinus*): evidence for higher recombination rates and segregation distortion in hybrid versus pure strain mapping parents // Genome. V. 47. № 2. P. 304–315.
https://doi.org/10.1139/g03-127
- Yau M.M., Taylor E.B. 2014. Cold tolerance performance of westslope cutthroat trout (*Oncorhynchus clarkii lewisi*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and its potential role in influencing interspecific hybridization // Can. J. Zool. V. 92. № 9. P. 777–784.
https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0047
- Young W.P., Ostberg C.O., Keim P., Thorgaard G.H. 2001. Genetic characterization of hybridization and introgression between anadromous rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss irideus*) and coastal cutthroat trout (*O. clarki clarki*) // Mol. Ecol. V. 10. № 4. P. 921–930.
https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01247.x

THE GONADAL STATUS OF THE SPAWNERS OF NORTHERN MALMA, *SALVELINUS MALMA*, WHITE-SPOTTED CHARR, *S. LEUCOMAENIS*, AND THEIR HYBRIDS IN THE UTKHOLOK RIVER IN THE FRAMEWORK OF THE BETWEEN-SPECIES HYBRIDIZATION PROBLEM IN CHARRS OF GENUS *SALVELINUS* (SALMONIDAE)

K. V. Kuzishchin¹, *, N. G. Emel'yanova¹, and M. A. Gruzdeva¹

¹ *Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

**E-mail: KK_office@mail.ru*

The investigation of gonads in spawners of white-spotted charr, *Salvelinus leucomaenis*, northern malma, *S. malma* and their hybrids was evaluated by the macro- and microscopic approach. The data was obtained from the mature fish after their spawning period in the Utkholok River (North-West Kamchatka). No any remarkable deviations in the gonadal structure as well as in the cytological status were found in all three groupings. In all three groupings germ cells of subsequent generations were found in the generative tissue of the testes and ovaries, which indicates the ability of spawned individuals to re-mature and reproduce the next spawning season. The gonadal condition of hybrid individuals fully corresponds to that of polycyclic salmonid fish and does not differ from the parental species – malma and white-spotted charr, their gametogenesis proceeds without visible deviations. This indicates the potential ability of hybrids in the Utkholok River to reproduce multiple times and maintain their own population, unlike many other cases of interspecific hybridization in salmonids described in the literature. The data obtained on the state of the gonads and the results of the genetic analysis of hybrids carried out earlier indicate such an important feature of the hybrid zone “Utkholok River” in charrs of the genus *Salvelinus* as the transition of the entire system to the state of the so-called “hybrid swarm”. In this regard, a scenario is likely when hybrids can move to the next stage of microevolutionary processes, leading them to isolation from their parent species.

Keywords: white-spotted char, northern malma, between-species hybrids, spawners, gonads, sexual maturation.