

В. С. Кирпичников

# ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ РЫБ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
Сибирское отделение  
Институт цитологии и генетики  
Институт цитологии

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR  
Siberian Branch  
Institute of Cytology and Genetics  
Institute of Cytology

ИЗДАНИЕ  
Москва, 1988 г.

ИЗДАТЕЛЬСТВО  
"Сибирское отделение  
Академии наук СССР"  
Институт цитологии и генетики  
630090 Новосибирск, ул. Фрунзе, 40

8  
ИЗДАТЕЛЬСТВО  
"Сибирское отделение  
Академии наук СССР"  
1988



V. S. Kirpichnikov

# Genetics and Selection of Fishes

2nd Edition,  
enlarged and revised

*Editor-in-chief V. A. Strunnikov  
Corresponding Member  
of the Academy of Sciences of the USSR*



Leningrad  
„Nauka” publishers  
Leningrad Branch  
1987

В. С. Кирпичников

# Генетика и селекция рыб

2-е издание,  
переработанное и дополненное

Ответственный редактор  
чл.-кор. АН СССР В. А. Струнников



Ленинград  
Издательство „Наука“  
Ленинградское отделение  
1987

УДК 639.3 : 575.42

Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. — Л.: Наука, 1987. — 520 с.

Книга проф. В. С. Кирпичникова является вторым, переработанным и дополненным русским изданием монографии «Генетические основы селекции рыб», выпущенной издательством «Наука» в 1979 г. и переведенной затем на английский, японский и немецкий языки. Эта книга — первая монографическая сводка данных по генетике рыб и по генетическим основам селекции рыб. Во второе издание включена новая, наиболее существенная информация в области генетики и селекции рыб, число использованных автором литературных источников превышает 2600. Книга суммирует сведения о материальных основах наследственности и кариологии рыб, о генетике морфологических и физиологических, качественных и количественных признаков у различных видов рыб, о биохимической и популяционной генетике рыб. В отдельной главе, написанной Н. Б. Черфас, рассматриваются гиногенез и гибридогенез — способы размножения, характерные для некоторых рыб и амфибий. Заключительная глава книги целиком посвящена проблемам селекции рыб.

Книга рассчитана на широкие круги биологов (генетиков, цитологов, ихтиологов, эволюционистов), на селекционеров и рыбоводов-практиков, студентов и преподавателей высших и средних (специальных) учебных заведений. Библиогр. 2765 назв. Ил. 91. Табл. 53.

Рецензенты: КАЙДАНОВ Л. З., ЮДИН А. Л.

К 2001010000-599  
042(02)-87 194-86 — IV

© Издательство «Наука», 1987 г.

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Запасы рыб в естественных водоемах сокращаются в результате интенсификации рыбного промысла, широкого гидростроительства на реках и загрязнения пресноводных и морских водоемов отходами промышленности и сельского хозяйства. Удовлетворение потребностей человечества в рыбных продуктах возможно теперь только за счет быстрого развития рыборазведения.

Рыбоводство по сравнению с растениеводством и животноводством еще очень молодо. В некоторых азиатских странах рыб разводят уже давно, но до недавнего времени их лишь подращивали, вылавливая икру и личинок в реках и озерах. Исключениями на Востоке являлись только карп (*Cyprinus carpio*) и одомашненная форма серебряного карася — золотая рыбка (*Carassius auratus*). Карпа начали разводить в Китае две тысячи лет назад, но затем карповодство было запрещено одним из китайских императоров и возобновилось сравнительно недавно. Декоративную золотую рыбку разводят уже около тысячи лет, в Китае и Японии создано много замечательных разновидностей этого вида.

В Европе первые улучшенные породы (немецкие «расы») карпа появились после одомашнивания дунайского сазана в XVII—XVIII вв. Вероятно, несколько позднее выведены местные породы карпа в Китае, Японии и Индонезии; эти породы и сейчас мало отличаются от своего предка — азиатского дикого сазана.

В начале и середине XX в. было одомашнено еще несколько видов пресноводных рыб — линь (*Tinca tinca*) и обыкновенный карась (*Carassius carassius*) из карповых (Cyprinidae), радужная и ручьевая форель (*Salmo gairdneri*, *S. trutta fario*), ручьевой и озерной голец (*Salvelinus fontinalis*, *S. namaycush*) — из лососевых (Salmonidae), гурами (*Osphronemus gourami*) — из лабиринтовых (Osphronemidae) и немногие другие. С декоративными целями любители-аквариумисты создали множество штаммов и пород аквариумных рыб — пецилий, меченосцев и гуппи, петушков и макроподов, усачей, скаляров и др.

Интенсивные работы по одомашниванию новых объектов прудового рыбоводства начались лишь во второй половине нашего века. Успешно осваивается во многих странах разведение трех представителей так называемого китайского равнинного комп-

лекса — белого амура (*Ctenopharyngodon idella*), белого и пестрого толстолобиков (*Hypophthalmichthys molitrix*, *Aristichthys nobilis*). Растительоядные белый амур и белый толстолобик представляют особый интерес, так как выращивание этих рыб значительно сокращает пищевые цепи в водоемах и уменьшает затраты на корма. Одомашнены однополые линии серебряного караса (*Carassius auratus gibelio*), освоено разведение нескольких видов ушастых окуней (*Micropterus salmoides*, *M. dolomieu*, *Lepomis gibbosus* и др.). Важными объектами прудового рыбоводства становятся сомики (*Ictalurus*) и чукучановые рыбы — буффало (*Ictiobus cyprinellus*) и др. В СССР одомашнены сиговые — пелядь (*Coregonus peled*) и чир (*C. nasus*). Совершенствуются методы разведения судака (*Lucioperca lucioperca*), сома (*Silurus glanis*) и нескольких видов тиляпий (*Oreochromis mossambica* и др.). Делаются попытки одомашнивания крупных индийских карпов (роды *Catla*, *Labeo* и *Cirrhina*) и осетровых гибридов (*Huso huso* × *Acipenser ruthenus*).

Одомашнивание новых видов рыб неизбежно сопровождается селекцией, т. е. изменением наследственности культивируемых видов и созданием пород, приспособленных к жизни в измененных условиях существования.

Селекция необходима и при проведении работ по воспроизводству рыб, живущих в естественных водоемах. В первую очередь это относится к лососевым и осетровым рыбам, нагуливающимся в морях и океанах, но нерестующим в пресных водах. Частичный или полный контроль над размножением таких рыб возможен, а часто и необходим. Воспроизводится, однако, обычно только часть популяций разводимого вида, что приводит к изменению его генетической структуры, нередко к генетическому обеднению вида в целом. Селекционные мероприятия приобретают при работе с проходными рыбами особую важность. Большое значение имеет и селекционно-генетический контроль применительно к пресноводным и к морским рыбам, размножение которых не подвластно человеку. Освоение морских ферм — отгороженных участков моря, приспособленных для выращивания рыб, беспозвоночных и водорослей, — позволит в будущем проводить селекцию некоторых морских видов. Еще важнее участие генетиков в работах по регулированию промысла, предотвращению вредных последствий селективного действия орудий лова (изъятия лучшей части популяции) и перелова.

В предлагаемой книге рассматриваются в основном результаты работ по генетике рыб, проблемы селекции затронуты только в последней главе. Такое распределение материала оправдано тем, что во многих странах работы по селекции рыб базируются только на индивидуальном опыте и интуиции селекционера, точные генетические знания не используются. Современная селекция животных, растений и микроорганизмов строится на твердом генетическом фундаменте. При ее проведении на рыбах надо учитывать как общие для всех организмов генетические закономерности, так и дан-



ные по частной генетике объектов разведения. К сожалению, ни в СССР, ни за рубежом нет ни одной достаточно полной сводки по генетике и селекции рыб, опубликовано только несколько популярных брошюр. Предлагаемая книга является первой попыткой объединить все сведения по генетике и генетическим основам селекции рыб, накопившиеся за сравнительно короткое время в мировой литературе. Эта литература очень обширна, и мы не претендуем на использование всех опубликованных работ. Мы старались все же охватить все наиболее существенные исследования и обобщить их результаты.<sup>1</sup>

Наряду с литературными данными были широко использованы материалы, собранные мною и моими сотрудниками и учениками в течение 50 лет работы в прудовых хозяйствах и на естественных водоемах СССР. Пользуюсь случаем от всего сердца поблагодарить всех участников этих работ, как научных сотрудников, так и рыбоводов. Мне особенно приятно назвать прежде всего мою первую сотрудницу, недавно скончавшуюся Е. И. Балкашину, с которой мы вместе начинали селекционно-генетические исследования карпа и которой я обязан очень многим. Сменившая ее К. А. Головинская отдала работе с карпом всю свою жизнь и стала общепризнанным специалистом по генетике, селекции и племенному делу в рыбоводстве. Многие годы в работах по селекции карпа на Северо-Западе СССР (создание породы «ропшинский карп») принимали участие мои сотрудники из лаборатории генетики и селекции Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ) — А. Г. Конрадт, М. А. Андрияшева, Р. М. Цой, К. В. Кряжева-Пономаренко, А. С. Зонина, А. М. Сахаров, М. К. Чапская, Е. С. Слуцкий, рыбовод Б. Е. Петров и многие другие. Селекционные работы с карпом в опытном хозяйстве ГосНИОРХ «Ропша» (под Ленинградом) были бы невозможны без постоянной поддержки со стороны бесменного главного рыбовода «Ропши» Г. И. Дьяковой, и я глубоко признателен ей за это.

В работах по селекции карпа на устойчивость к тяжелому инфекционному заболеванию — краснухе, начатых под моим руководством в 1964 г. в Краснодарском крае, активно участвовали К. А. Факторович, М. А. Животова, Н. В. Толмачева, Ю. П. Бабушкин, Л. А. Шарт, Ю. И. Илясов и другие генетики и рыбоводы. Мне доставляет большое удовольствие выразить всем им глубокую благодарность.

Большую помощь в написании этой книги оказала Н. Б. Черфас, подготовившая по моей просьбе главу о гиногенезе и гибридогенезе у рыб.

Я глубоко признателен Г. В. Сабинину, Т. И. Фалеевой, Н. А. Буцкой, Ю. Л. Горощенко, Я. В. Баршене, Т. И. Кайдановой,

<sup>1</sup> Работы за 1983—1986 гг., не использованные при подготовке рукописи, см. в дополнительном списке литературы.



В. Я. Катасонову и Н. Ю. Шеленковой за изготовление оригинальных цитологических препаратов и отличных фотографий. Некоторые из рисунков (рис. 3—6, 12, 17, 19, 30—33, 35, 36, частично рис. 29) были сделаны моей дочерью О. В. Кирпичниковой.

Книга «Генетические основы селекции рыб» была опубликована в СССР на русском языке в 1979 г.; позднее, в 1981 г., вышло исправленное и дополненное английское издание. При подготовке немецкого и второго русского изданий в текст книги внесены необходимые поправки и дополнения, связанные с появлением большого числа новых работ. Я надеюсь, что предлагаемая читателю монография окажется полезной не только для специалистов в области генетики и селекции рыб, но и для всех, кто интересуется общими проблемами генетики, селекции и эволюции животных.

## МАТЕРИАЛЬНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ У РЫБ

## СТРУКТУРА ХРОСОМ И ИХ ФУНКЦИИ В НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ОРГАНИЗМОВ

Важнейшими клеточными образованиями, обеспечивающими передачу по наследству самых разнообразных признаков у всех организмов, имеющих в клетках ядро, отграниченное оболочкой (мембраной) от цитоплазмы (у так называемых эукариотов), являются находящиеся в ядре небольшие тельца — хромосомы. Они хорошо видны во время клеточного деления — митоза (после специфического окрашивания), особенно в середине митоза, на стадии метафазы. У разных видов рыб хромосомы различны и по размерам, и по форме. Можно выделить три или четыре типа хромосом (рис. 1):

1) акро(тело)центрические (*t*) хромосомы с центромерой (участком, к которому прикрепляются нити веретена во время митоза), расположенной поблизости от одного из концов хромосомы; <sup>2</sup> длинное плечо превышает по размерам короткое более чем в шесть раз;

2) субтелоцентрические (*st*) — с центромерой, расположенной недалеко от конца хромосомы, при этом короткое плечо хромосомы заметно достаточно четко (отношение размеров длинного и короткого плеч лежит в пределах от 3 до 6);

3) субметацентрические (*sm*) — с центромерой, расположенной близко к середине хромосомы, но два хромосомных плеча по длине неодинаковы (отношение длин плеч от 1.6 до 3);

4) метацентрические (*m*) — равноплечие хромосомы со строго срединным расположением центромеры.

У одних видов рыб хромосомный набор (картиотип) в метафазе представлен только палочковидными, обычно небольшими по величине акро- или субтелоцентрическими хромосомами; у других ка-

<sup>2</sup> Некоторые кариологи телоцентрическими называют хромосомы, совсем лишенные второго плеча, но, по современным данным, плечо имеется во всех хромосомах. Разделение хромосом на четыре морфологические группы производится теперь в большинстве случаев по отношению длин двух хромосомных плеч (Levan et al., 1964).

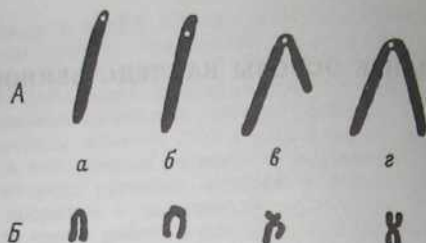


Рис. 1. Важнейшие типы хромосом у рыб.

А — схема, Б — хромосомы *Megapsilon aporus* (Cyprinodontidae) (Uyeno, Miller, 1971); хроматиды соединены в области центромеры. Типы хромосом: а — акро(тело)центрические; б — субтелоцентрические; в — субметацентрические; г — метацентрические.

риотипы целиком состоят из более крупных мета- и субметацентрических элементов. Чаще всего, однако, мы находим в наборе хромосомы двух, трех или даже всех четырех типов. У ряда костистых, а особенно часто у хрящевых рыб (акулы и скаты) и у хрящевых и костных ганоидов (осетровые, амии) были обнаружены наряду с крупными добавочные очень мелкие «точечные» хромосомы, трудно поддающиеся количественному учету (Ohno et al., 1969b; Nygren, Jahnke, 1972b; Fontana, Colombo, 1974). А. А. Прокофьева (1935) нашла у лососевых рыб среди других хромосом своеобразные хромосомы со «спутниками». Небольшие участки в таких хромосомах отделены от основной части узкими перетяжками. Спутники найдены позднее и в хромосомных наборах других рыб.

В каждой из хромосом можно обнаружить две составляющие ее внешне одинаковые параллельно расположенные структуры — хроматиды. В свою очередь каждая хроматида состоит из одной или нескольких тонких нитей — хромонем или геноном, на которых можно нередко заметить утолщения — хромомеры. Хромонема представляет собой очень длинную двойную нить, спирально закрученную в делящейся клетке и в значительной степени деспирализованную в ядрах неделящихся клеток (в интерфазе). В таких «покоящихся» ядрах длинные тонкие хромонемы заполняют все ядро, образуя сложную, плохо видимую в оптическом микроскопе сеть с отдельными сгущениями хроматина — одним или двумя ядрышками. Сеть эта, однако, не беспорядочна, расположение в ядре различных хромосом строго фиксировано. Связь с ядрышком осуществляется при помощи специального участка в одной из хромосом — ядрышкового организатора. Главными компонентами хромосом и составляющих их хромонем являются белки типа гистонов и протаминов (несущие, очевидно, в основном структурную и регуляторную функции) и ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота). Строение ДНК, играющей важнейшую роль в биологических процессах и прежде всего в наследственности, расшифровали Уотсон и Крик (Watson, Crick, 1953).

Молекула ДНК представляет собою двойную спираль. В каждой из двух нитей, составляющих эту спираль, много раз чередуются остаток фосфорной кислоты и сахар дезоксирибоза. К каждому из остатков дезоксирибозы присоединено одно из четырех азотистых оснований — аденин и гуанин (пурины), тимин и цитозин (пиримидины). Основания, находящиеся друг против друга в двух цепочках ДНК, соединены водородными мостиками. Размеры оснований таковы, что соединяться могут только аденин с тимином и гуанин с цитозином (рис. 2). Таким образом, две цепочки, составляющие молекулу ДНК, как бы дополняют друг друга, т. е. являются комплементарными.

Звенья ДНК, состоящие из фосфата, сахара и одного из оснований, называются нуклеотидами. Имеются четыре главных нуклеотида — дезоксиаденозин-5'-фосфат, дезоксигуанозин-5'-фосфат, дезокситимидин-5'-фосфат и дезоксицитидин-5'-фосфат. Известны и другие, реже встречающиеся «минорные» нуклеотиды, в состав которых входят химически видоизмененные основания.

Участки гигантской молекулы ДНК, включающие чаще всего от 500 до 1500 оснований (по последним данным — до 8000 оснований и даже больше), соответствуют одной элементарной единице на-

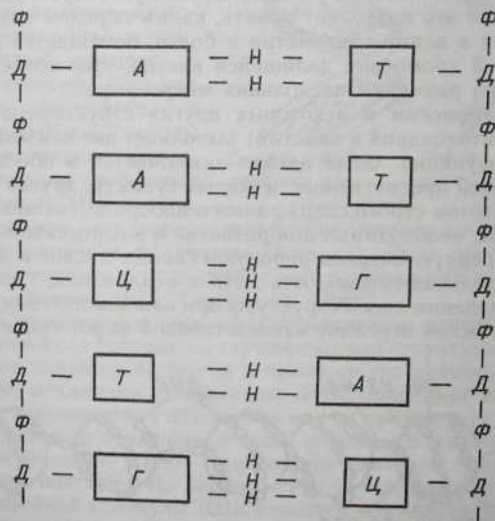


Рис. 2. Структура ДНК.

А, Г — адениновое и гуаниновое основания (пурины); Т, Ц — тиминное и цитозинное основания (пиримидины); Ф — остаток фосфорной кислоты; Д — сахар дезоксирибоза; Н — водородные мостики между основаниями.



следственности — гену. Пары азотистых оснований могут сочетаться в молекулах ДНК самым различным образом; порядок этот определяет структурную и функциональную специфику гена. Гены расположены в хромосоме линейно. У рыб и других позвоночных животных одна хромосома содержит сотни, возможно даже тысячи генов.

В состав хроматина, кроме ДНК и белков, входят также рибонуклеиновые кислоты (РНК), отличающиеся от ДНК строением сахара (дезоксирибоза заменена рибозой) и одного из оснований (вместо тимина — урацил).

По современным представлениям, важнейшими структурными единицами спирализованных хромосом являются нуклеосомы — глобулы, состоящие каждая из восьми молекул белков (гистонов четырех разных типов, H2A, H2B, H3 и H4) и двух витков спирали ДНК на наружной поверхности гистонового ядра (рис. 3). Нить ДНК, входящая в одну нуклеосому, включает около 170 пар оснований. Две соседние нуклеосомы соединены короткими участками так называемой линкерной ДНК, связанной с молекулами еще одного гистонового белка — H1 (Kornberg, Klug, 1981).

Спиральная структура двойной нити ДНК, спиральная закрученность ДНК в нуклеосомах, спирализация нуклеосомных цепочек и структур более высокого порядка — хромонем — и, наконец, сложная и плотная укладка цепей нуклеопротеидов в хромосомах — все это позволяет понять, каким образом нить ДНК, достигающая в длину сантиметра и более, помещается в короткой, утолщенной хромосоме делящейся клетки, хромосоме, не превышающей по размерам нескольких микрометров.

ДНК хромосом и некоторых других структурных элементов клетки (митохондрий и пластид) выполняет две важнейшие биологические функции. Одна из них заключается в обеспечении наследственной преемственности живых существ, другая — в управлении синтезом строго специфичного набора высокомолекулярных соединений, необходимых для развития и жизнедеятельности организма, в первую очередь рибонуклеиновых кислот и белков.

Удивительная способность ДНК к репликации, т. е. к точному воспроизведению своей структуры при каждом делении клетки, делает возможной передачу наследственной информации из поколе-

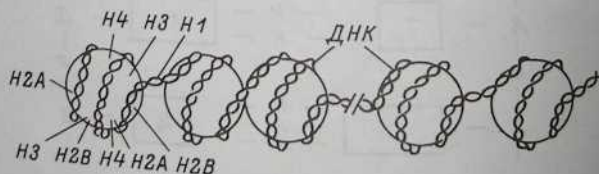


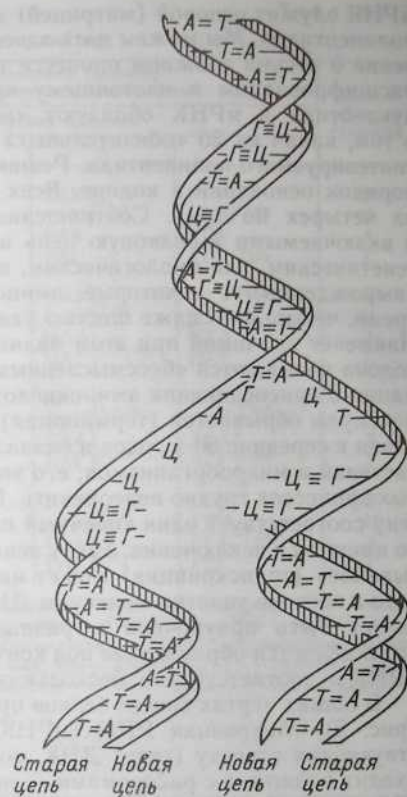
Рис. 3. Строение нуклеосом.

H1, H2A, H2B, H3 и H4 — молекулы гистонов; ДНК — нить дезоксирибонуклеиновой кислоты.

Рис. 4. Репликация ДНК (по: Watson, 1976).

Обозначения те же, что и на рис. 2.

ния в поколение, от отцов к детям. Процесс репликации начинается с последовательного разрыва водородных связей между парными (комплемментарными) азотистыми основаниями, т. е. с разделения (при участии специального «расплетающего» белка) двух нитей молекулы ДНК. К освободившимся основаниям присоединяются новые комплементарные нуклеотиды (рис. 4). Вместо одной образуются две двойные цепочки, и они оказываются на всем протяжении тождественными, с одинаковой последовательностью пар оснований в каждой из дочерних молекул. Репликация хромосом — сложный процесс, в котором участвует большое количество ферментов, в частности ДНК-полимеразы I и III, соединяющие нуклеотиды при помощи диэфирных 3'—5' связей, и ДНК-лигаза,



сшивающая вновь образованные короткие участки дочерних цепочек (так называемые фрагменты Оказаки). Этот процесс более подробно рассмотрен в ряде специальных руководств и учебников (см., напр.: Уотсон, 1978; Гершензон, 1983).

Трудно представить себе другой механизм, который бы так точно обеспечивал сохранение специфической структуры сложного высокомолекулярного вещества в процессе его размножения. Совершенство механизма репликации ДНК объясняет его универсальность, сохранение (в общих чертах) на протяжении всего длительного процесса эволюции живых организмов на Земле.

Вторая функция ДНК — управление синтезом белков — осуществляется поэтапно. На первом этапе (транскрипция) на одной из цепей двойной молекулы ДНК строится комплементарная к ней одноцепочечная молекула матричной, или информационной, РНК (мРНК, или иРНК). По окончании синтеза эта молекула отрывается от хромосомы и попадает в цитоплазму, в клетке обычно имеется запас различных мРНК. На втором этапе (трансляция)



мРНК служит основой (матрицей) для синтеза белковых цепей — полипептидов. Мы можем дать здесь лишь самое общее представление о весьма сложном процессе трансляции, не полностью еще расшифрованном к настоящему времени. Три рядом лежащих нуклеотида в мРНК образуют «кодон», несущий информацию о том, какая из 20 «обязательных» аминокислот войдет в состав синтезируемого полипептида. Решающее значение имеет при этом порядок оснований в кодоне. Всех кодонов 64 (число сочетаний из четырех по три). Соотношение между структурой кодонов и включаемыми в белковую цепь аминокислотами было названо генетическим, или биологическим, кодом (табл. 1). Код является «вырожденным»; некоторые аминокислоты кодируются двумя, тремя, четырьмя и даже шестью разными сочетаниями оснований. Наименее значимой при этом является третья «буква» кода. Три кодона называются «бессмысленными» — они не содержат информации о присоединении аминокислот, на их месте синтез белковой молекулы обрывается (терминация). Код был полностью расшифрован к середине 60-х годов и оказался общим для всех животных, растений и микроорганизмов; его значение в обеспечении жизненных процессов трудно переоценить. В большинстве случаев одному гену соответствует один конечный продукт синтеза — полипептид, но имеются и исключения. Так, у некоторых сложных вирусов «считывание» (транскрипция) может начинаться в разных местах одного и того же участка молекулы ДНК, терминация синтеза также может быть приурочена к разным нуклеотидам. Результатом этого является образование под контролем одного гена нескольких мРНК и соответственно нескольких активно работающих белков.

В общих чертах синтез белков происходит следующим образом (рис. 5). Матричная РНК (мРНК), комплементарная соответствующему отрезку (гену) ДНК, после ее перехода в цитоплазму входит в контакт с рибосомами — небольшими внутриклеточными образованиями, состоящими из специфических рибосомальных нуклеиновых кислот (рРНК) и белков. Во время соединения с рибосомами к мРНК одна за другой последовательно пристраиваются относительно небольшие молекулы особой транспортной РНК (тРНК), несущие на конце одну из 20 аминокислот. По ходу этого процесса мРНК как бы «протягивается» через рибосомы, аминокислоты соединяются в непрерывную цепь, образуя полипептид, транспортные РНК отбрасываются. Освободившиеся молекулы тРНК и мРНК могут, по-видимому, повторно участвовать в переносе информации и в синтезе белковых полипептидов.

Точность синтеза белков обеспечивается тем, что каждому кодону в мРНК соответствует антикодон в тРНК. Дополняющие друг друга комплементарные основания кодона и антикодона на короткое время соединяются. Для всех активных кодонов мРНК в цитоплазме имеются специфические тРНК. Транспортная РНК с определенным антикодоном является переносчиком строго определенной аминокислоты.

Количество ДНК в геноме эукариотов, в особенности многокле-

Таблица 1

Генетический код					
Первая «буква» триплета	Триплеты оснований (кодоны) и соответствующие им аминокислоты				Третья «буква» триплета
	вторая «буква» триплета				
	У	Ц	А	Г	
У	УУУ	УЦУ	УАУ	УГУ	У Ц А Г
	УУЦ } Фен	УЦЦ } Сер	УАЦ } Тир	УГЦ } Цис	
	УУА	УЦА	УАА —	УГА —	
	УУГ } Лей	УЦГ	УАГ —	УГГ Три	
Ц	ЦУУ	ЦЦУ	ЦАУ	ЦГУ	У Ц А Г
	ЦУЦ } Лей	ЦЦЦ } Про	ЦАЦ } Гис	ЦГЦ } Арг	
	ЦУА	ЦЦА	ЦАА } Глутн	ЦГА } Арг	
	ЦУГ	ЦЦГ	ЦАГ	ЦГГ	
А	АУУ	АЦУ	ААУ	АГУ	У Ц А Г
	АУЦ } Илей	АЦЦ } Тре	ААЦ } Аспн	АГЦ } Сер	
	АУА	АЦА	ААА } Лиз	АГА } Арг	
	АУГ } Мет	АЦГ	ААГ	АГГ	
Г	ГУУ	ГЦУ	ГАУ	ГГУ	У Ц А Г
	ГУЦ } Вал	ГЦЦ } Аля	ГАЦ } Асп	ГГЦ } Гли	
	ГУА	ГЦА	ГАА } Глу	ГГА	
	ГУГ	ГЦГ	ГАГ	ГГГ	

Примечание. Обозначения аминокислот: Фен — фенилаланин, Лей — лейцин, Илей — изолейцин, Мет — метионин, Вал — валин, Сер — серин, Про — пролин, Тре — треонин, Ала — аланин, Тир — тирозин, Гис — гистидин, Глутн — глутаминовая кислота, Аспн — аспарагиновая кислота, Лиз — лизин, Асп — аспарагин, Глу — глутамин, Цис — цистеин, Три — триптофан, Арг — аргинин, Гли — глицин. Знаком «—» обозначены «бесмысленные» кодоны (терминаторы).

точных растений и высших животных, оказывается во много раз больше необходимого для синтеза всех белков, содержащихся в организме. Это несоответствие еще не полностью разгадано.

1. Далеко не все гены в хромосомах имеют своими конечными продуктами белки. Нередко процессы синтеза оканчиваются транскрипцией, образуются молекулы РНК (рРНК, тРНК и некоторые другие), принимающие активное участие в белковом синтезе, но неспособные служить матрицами для построения белковых молекул. Потребности в этих рибонуклеиновых кислотах в клетках очень велики, и в хромосомном наборе (геноме) ядра каждому типу РНК соответствуют сотни и даже тысячи одинаковых генов.

2. Гены в молекуле ДНК высших организмов разделены обычно большими «молчащими» участками (спейсерами); на таких участках информационные РНК не образуются совсем.

3. В геномах всех эукариотов имеются последовательности нуклеотидов трех типов: уникальные (гены, представленные в геноме немногими копиями), умеренные повторы (в геноме эти гены повторяются от нескольких десятков до 100 000 раз) и так называемые

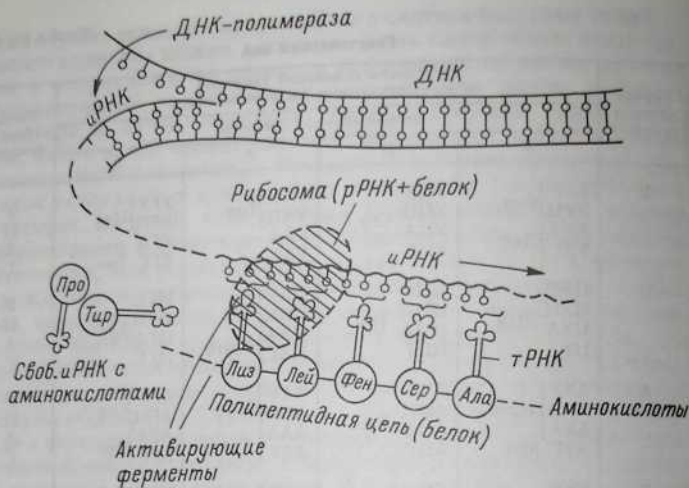


Рис. 5. Схема синтеза белковых молекул (полипептидов).  
Обозначения аминокислот см. в табл. 1.

мые высокие повторы, представленные сотнями тысяч и миллионами копий. Уникальные последовательности содержат гены, кодирующие ферменты и другие активно работающие в клетках белки. К умеренным, или «средним», повторам относятся некоторые белковые локусы (гены гистонов и кислых белков хромосом и иммуноглобулинов). Главными их компонентами являются, однако, гены трех типов рибосомальных РНК, гены транспортных РНК, а также некоторых рибонуклеиновых кислот и белков, принимающих участие в регуляции внутриклеточных процессов — транскрипции и трансляции, активации действия структурных генов, вторичном изменении структуры молекул мРНК и других процессов (Bouchard, 1982). Наконец, «высокие» повторы, в отличие от умеренных, не транскрибируются совсем или имеют своими продуктами очень короткие отрезки РНК. В основном эти повторы состоят из так называемой сателлитной ДНК — небольших (до десятка нуклеотидов) участков ДНК, расположенных группами («кластерами») преимущественно в прицентромерных участках хромосом. Функции этой весьма значительной части ДНК пока не выяснены, иногда ее называют «эгоистической» (Orgel, Crick, 1980).

4. В самое последнее время установлено, что многие гены высших эукариотов содержат большие отрезки (до 80—90 % от всей длины гена), не отраженные в конечных продуктах синтеза — полипептидах. В процессе «созревания» молекулы мРНК — так



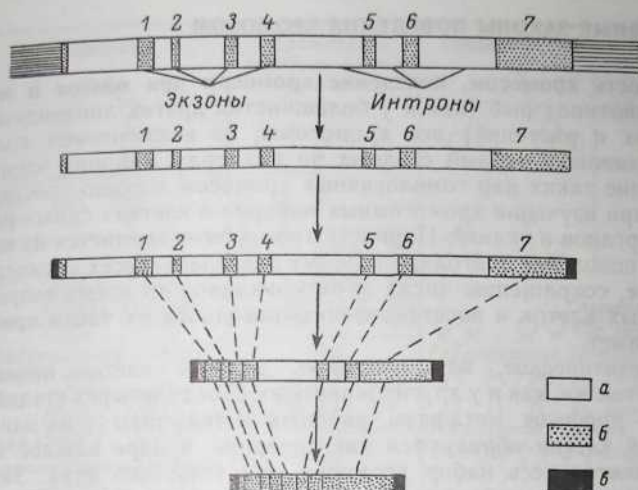


Рис. 6. Сплайсинг генов (последовательные стадии выбрасывания интронов). а — интроны; б — экзоны; а — «копачки» или «шапочки» — последовательности на концах молекулы мРНК в ходе процессинга. 1—7 — номера экзонов.

называемого процессинга — из нее специальными ферментами вырезаются отдельные участки и в момент синтеза белка зрелая мРНК оказывается намного короче только что синтезированной мРНК — «предшественника» (рис. 6).

Отрезки гена, сохраняющие свою функцию кодирования (при посредстве мРНК) белковой цепи, называются экзонами; отрезки, не участвующие в трансляции, — интронами. Весь этот процесс получил название сплайсинга. Наличие в генах интронов (их число может доходить до нескольких десятков) и их чередование с экзонами некоторыми учеными рассматривается как приспособление, обеспечивающее повышенную частоту рекомбинации генов и тем самым ускоряющее эволюцию (Шампон, 1981).

Все перечисленные здесь особенности структуры генома высших эукариотов, и в том числе рыб, позволяют в значительной степени объяснить количественное несоответствие между содержанием ДНК в хромосомах и числом различных белков, сосуществующих в организмах.

## ОСНОВНЫЕ ЗАКОНЫ ПОВЕДЕНИЯ ХРОМОСОМ

**Парность хромосом, поведение хромосом при митозе и мейозе.** В кариотипах рыб (как и у большинства других диплоидных животных и растений) все хромосомы, за исключением половых, представлены парами сходных по размерам и форме элементов. Наличие таких пар гомологичных хромосом хорошо прослеживается при изучении хромосомных наборов в клетках самых различных органов и тканей. Парность хромосом сохраняется из поколения в поколение благодаря точному разделению всех хромосом при митозе, сокращению числа хромосом вдвое во время созревания половых клеток и восстановлению исходного их числа при слиянии гамет.

Митотическое, или непрямоe, деление клеток происходит у рыб так же, как и у других животных. После четырех стадий деления — профазы, метафазы, анафазы и телофазы — из одной исходной клетки образуются две дочерние, в ядре каждой из них содержится весь набор хромосом родительского ядра. За телофазой следует интерфаза (интеркинез); в это время хромосомы в ядре деспирализованы и по большей части незаметны: они слишком тонки для наблюдения в световом микроскопе.

Интерфазу обычно подразделяют на три периода — постмитотический ( $G_1$ ), синтетический ( $S$ ) и премитотический ( $G_2$ ). В течение периода  $S$  в ядре клетки происходит редупликация хромосом, в это же время идет и наиболее активный синтез РНК.

Во всех хромосомах можно обнаружить так называемые гетерохроматиновые районы, где хромомеры (и ДНК) сильно спирализованы и синтез РНК затруднен. Однако постоянными, истинными гетерохроматиновыми участками являются области, примыкающие к центромерам и, в одной из хромосом, к ядрышковому организатору (Кикнадзе, 1972).

В результате наличия в хромосомах таких сильно спирализованных участков ДНК многие гены, входящие в геном, лишены в связи с этим возможности в данный момент времени осуществлять синтез мРНК — транскрипцию. В различных тканях и на разных стадиях развития активными являются разные гены. Их активность регулируют специальные механизмы, которые мы здесь не будем рассматривать.

Рибосомальная РНК (рРНК) синтезируется в больших количествах в ядрышках, под контролем многократно повторенных специальных генов, расположенных в ядрышковом организаторе. Там же, по-видимому, образуются и рибосомы.

Мейоз включает два последовательных деления половых клеток, в результате которых из каждой пары гомологичных хромосом в зрелую половую клетку попадает только одна (рис. 7). Первичные половые клетки — гонии — многократно делятся, затем начинают расти, в ядрах таких клеток происходят сложные преобразования хромосом. В мужской половой железе гонии постепенно

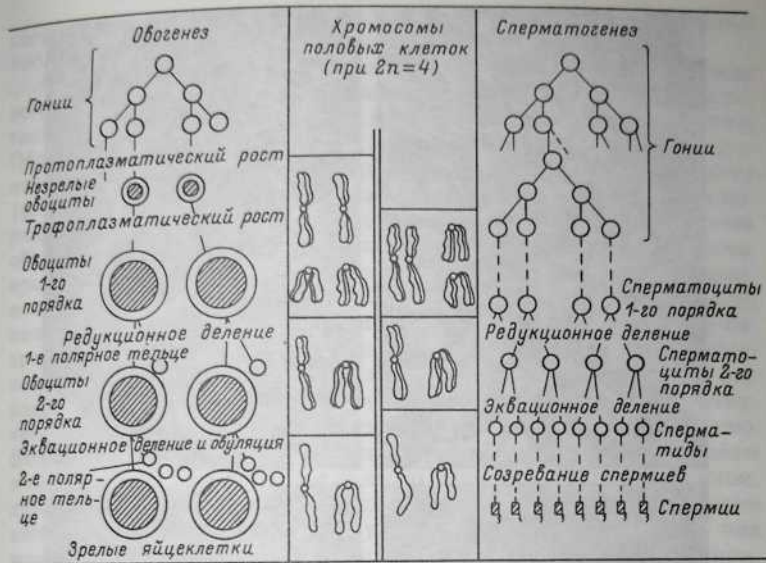


Рис. 7. Схема овогенеза и сперматогенеза у рыб. Редукция хромосом при мейозе.

превращаются в сперматоциты 1-го порядка. Вскоре они приступают к первому (редукционному) делению созревания. Профазу и метафазу этого деления подразделяют на ряд характерных стадий — лептотему, или лептотену (стадия тонких хромосомных нитей), зиготену (стадия конъюгации гомологичных хромосом), пахитену (стадия укорачивания и утолщения хромосом), диплотену (начало расхождения конъюгировавших хромосом) и диакинез (постепенная спирализация хромосом). На стадии диплотены хромосомы каждой пары еще соединены одна с другой, образуя своеобразные фигуры — хиазмы. В процессе разрыва хиазм гомологичные хромосомы могут обмениваться участками — происходит перекрест, или кроссинговер. У рыб перекрест был обнаружен, в частности, при генетических исследованиях нескольких аквариумных видов из сем. Poeciliidae (Winge, 1923; Dzwillo, 1959; Morizot et al., 1977; Leslie, 1982, и др.), у карпа (Черфас, 1977; Nagy et al., 1978) и у камбалы (Purdom, 1976).

При сперматогенезе (рис. 7 и 8) диплоидные сперматоциты 1-го порядка проходят через редукционное деление и образуют два меньших по размерам сперматоцита 2-го порядка. В них содержится уже половинный (гаплоидный) набор хромосом. Второе, эквационное, деление приводит к образованию двух сперматид, преобразующихся постепенно в подвижные спермии. Редуплика-



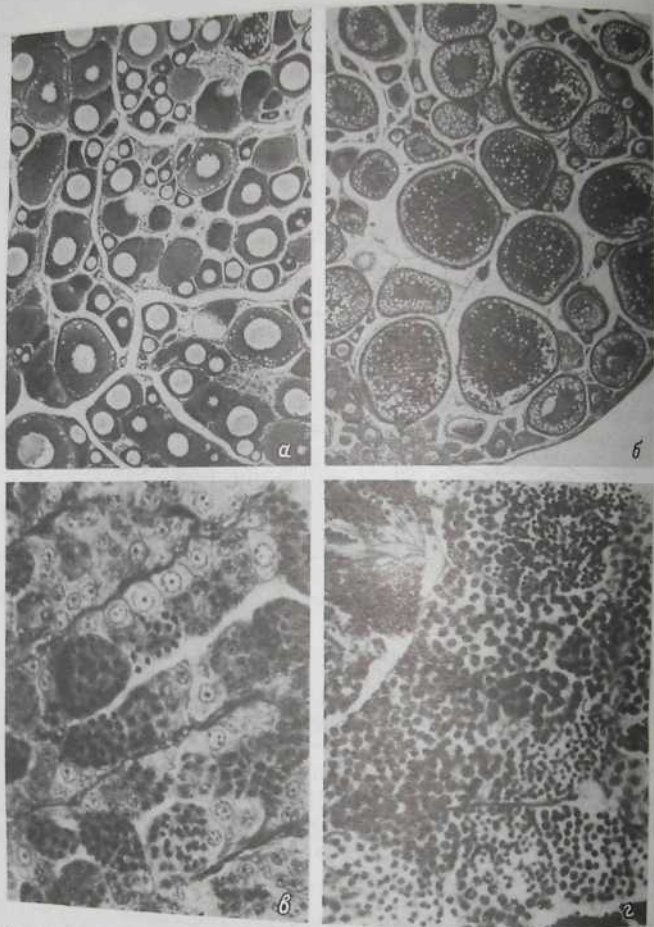


Рис. 8. Овогенез и сперматогенез у рыб (препараты Т. И. Фалеевой — овогенез и Н. А. Бушкой — сперматогенез; фот. Г. В. Сабинина).

*а* — яичник ерша *Acerina cernua*, овоциты периода протоплазматического роста; *б* — то же, трофоплазматический рост (накопление желтка); *в* — семенник ерша со сперматогониями различных стадий; *г* — то же, сперматоциты 1-го и 2-го порядка, сперматиды и зрелые спермии.

ция хромосом происходит только перед первым делением, и зрелые спермии также содержат гаплоидный карิโอтип.

Во времени нереста большая часть семенника у костистых рыб оказывается наполненной спермиями, но даже у нерестующих самцов в половой железе можно найти и ампулы со сперматидами,

сперматоцитами 2-го или 1-го порядка, и участки с первичными продолжающимися делиться гониями (рис. 8, в, г).

Овогенез (рис. 7 и 8) отличается от сперматогенеза прежде всего тем, что к началу мейотических делений яйцеклетка достигает очень больших размеров за счет накопления запасов желтка. Оба деления происходят в конце длительного периода роста половой клетки. Во время протоплазматического (малого) роста (рис. 8, а) овогонияльная клетка превращается в овоцит 1-го порядка и увеличивается в несколько раз вследствие увеличения объема цитоплазмы. При трофоплазматическом (большом) росте, продолжающемся у некоторых видов рыб 1—2 года и даже дольше, в овоците накапливается в больших количествах желток, диаметр овоцита возрастает в десятки раз (рис. 8, б). Первое деление созревания совпадает обычно по времени с овуляцией — освобождением яйцеклеток от окружающих их фолликулярных клеток и выходом икринок в полость тела или яичника. Икра становится «текучей», способной к оплодотворению и последующему развитию. Второе деление у рыб происходит одновременно с проникновением в яйцо спермия или сразу после этого. При первом, редуccionном, делении половина хромосомного набора остается в цитоплазме яйца, вторая половина уходит в маленькое, заметное лишь под микроскопом направительное тельце. При втором, эквационном, делении выделяется такое же по размерам второе направительное тельце (первое иногда делится при этом на два). Овоцит 1-го порядка с диплоидным набором хромосом превращается после первого деления в гаплоидный овоцит 2-го порядка и затем в зрелую яйцеклетку. Женское гаплоидное ядро (пронуклеус) сливается с мужским и образует диплоидное ядро оплодотворенной яйцеклетки. Каждый овоцит в ходе созревания дает начало только одной яйцеклетке, сохраняя весь желток, необходимый для питания зародыша. Направительные тельца отмирают.

Редукция числа хромосом при мейозе характерна для большинства видов рыб с нормальным половым процессом. В результате мейоза половина зрелых половых клеток получает одну из двух хромосом каждой пары, половина — другую. Случайное сочетание хромосом этой пары при слиянии пронуклеусов лежит в основе второго правила или закона Менделя — расщепления во 2-м поколении при скрещивании особей, отличающихся по какому-либо наследственному признаку (задатку), в соотношении 3:1 или 1:2:1.

Редуccionное деление иногда выпадает при партеногенетическом или гиногенетическом размножении рыб, когда мужское ядро не участвует в развитии зародыша. В таких случаях ядра гамет (яйцеклеток) имеют такое же число хромосом, как и ядра клеток материнского организма. Случайное отсутствие редукции у рыб с нормальным половым процессом приводит к образованию диплоидных мужских и женских гамет. В результате оплодотворение может сопровождаться появлением единичных триплоидных (3n) и даже тетраплоидных (4n) зародышей.

**Индивидуальность хромосом.** Хромосомы каждой пары отличаются по своим размерам и строению от хромосом других пар. Эти различия могут заключаться в положении центромерного участка (в центре или на конце хромосомы), в соотношении длины плеч, в наличии перетяжек и спутников и в других особенностях строения. Новые цитологические методики — введение рыбам небольших доз колхицина перед фиксацией тканей и приготовление давленных препаратов (без срезов) расширили возможности идентификации различных хромосом (McPhail, Jones, 1966). В последнее время цитологи широко используют методы дифференциального окрашивания хромосом («banding»), позволяющие выявить тонкие различия в строении отдельных пар (рис. 9). Обнадеживающие результаты были получены с помощью обработки препаратов кинакрином, вызывающим флуоресценцию некоторых участков хромосом (Q-сегментирование). С его помощью у лососевых рыб (*Salvelinus leucomaenis*, *S. malma*) удалось выявить четкие различия между хромосомами разных пар (Abe, Muramoto, 1974). Применяется на рыбах и G-сегментирование — обработка хромосом трипсином с последующей окраской по Гимза (рис. 10), а также C-сегментирование (Zenzes, Voiculescu, 1975; Баршене, 1978; Ojima, Takai, 1979a, и др.).

**Независимое распределение хромосом во время редукционного деления.** У большинства животных и растений, а также у человека хромосомы разных пар при созревании половых клеток распределяются в дочерние клетки совершенно независимо. Эта закономерность, лежащая в основе третьего правила Менделя — независимого распределения признаков во втором поколении после скрещивания, — полностью относится и к рыбам. Число различных сочетаний хромосом в гаметах определяется числом пар хромосом ( $n$ ) и равняется  $2^n$ ; число сочетаний этих же хромосом в ядрах зигот равно  $4^n$ . У более чем половины всех исследованных рыб кариотип состоит из 48 или 50 хромосом ( $n=24$  и  $25$ ). При  $n=24$  число возможных типов гамет превышает  $16 \times 10^6$ , а число зигот достигает  $10^{14}$ . У полиплоидных видов карповых и чукучановых рыб, у которых  $2n$  близко к 100 ( $n=50$ ), число различных гамет равно приблизительно  $10^{30}$ , а число зигот превышает  $10^{60}$ . Многообразие возможных типов зигот при половом размножении рыб способствует сохранению в естественных популяциях очень высокого уровня генетической изменчивости морфологических, физиологических и биохимических признаков.

Известны случаи нарушения закона независимого распределения хромосом. Замечательный пример такого рода обнаружен у одного из видов рыб Азии — шоколадной гурами *Schaerichthys oshronoides* (сем. Belontiidae, Perciformes). У этого вида найдено всего 16 крупных хромосом, в том числе 14 метацентриков. В сперматоцитах эти хромосомы образуют пять структур — три нормальных бивалента, один тетравалент (в виде кольца) и один гексавалент; в последнем случае шесть хромосом соединены кон-

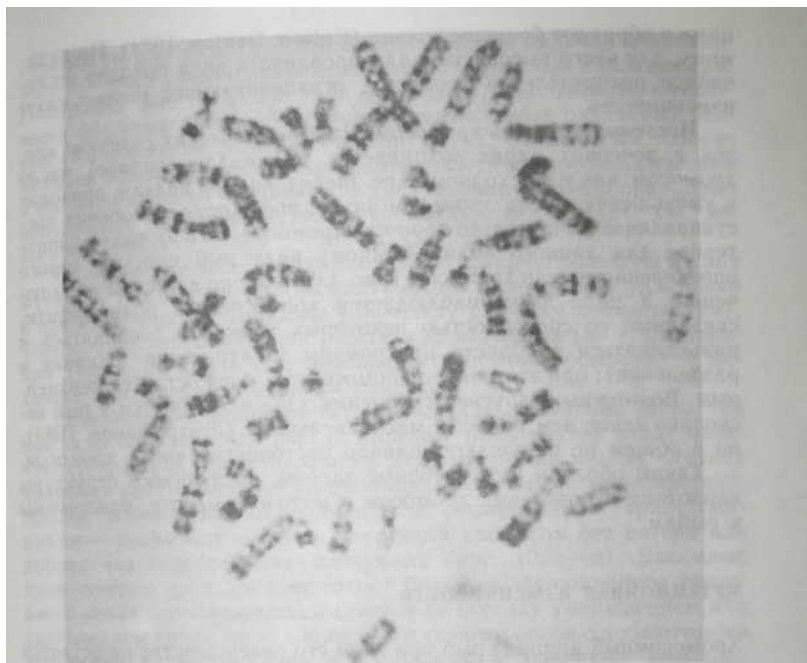


Рис. 9. Индивидуальность хромосом. Хромосомы человека на стадии метафазы, дифференциальное G-окрашивание (препарат и фот. С. Е. Мамаевой).

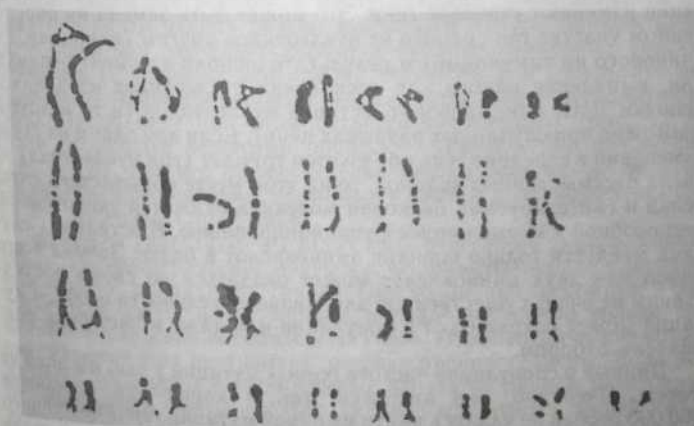


Рис. 10. Индивидуальность хромосом. Хромосомы атлантического лосося (*Salmo salar*), дифференциальное G-окрашивание (препарат и фот. Я. В. Баршене).



цами и образуют большое кольцо (Calton, Denton, 1974). По-видимому, для этого высокоспециализированного вида выгодно неслучайное распределение хромосом, ограничивающее генетическую изменчивость.

**Постоянство числа хромосом.** При митотических делениях клеток в дочерних ядрах сохраняется то же (диплоидное) число хромосом, как и в исходном ядре. Мейоз, как мы видели, приводит к уменьшению числа хромосом вдвое; после оплодотворения восстанавливается не только парность хромосом, но и их число, характерное для данного вида. Каждому виду рыб присуще строго определенное число хромосом (рис. 11). Однако известны и исключения. У ряда форм наблюдается хромосомный полиморфизм, связанный со способностью некоторых хромосом соединяться и разъединяться в области центромеры (центрические слияния и разделения); при этом число хромосомных плеч остается неизменным. Возможны и другие отклонения. Они встречаются у рыб несколько чаще, чем у птиц и млекопитающих (Митрофанов, 1983), но в общем не нарушают правило постоянства числа хромосом.

Таким образом, все основные законы, касающиеся структуры кариотипа и поведения хромосом в митозе и мейозе, применимы к рыбам.

#### **МУТАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ**

Хромосомный аппарат рыб при всем его совершенстве не остается неизменным, время от времени в генах и хромосомах происходят мутации — изменения структуры, передающиеся по наследству.

Возможны различные типы мутаций. Генные, или точечные, мутации изменяют строение гена. Это может быть замена на определенном участке гена одного из нуклеотидов другим (например, гуанинового на тиминный) в результате ошибки в момент репликации, выпадение одного или нескольких нуклеотидов из длинной цепочки ДНК или, наоборот, вставка нуклеотидов (и то и другое возможно при случайных разрывах цепи). Если при одном из таких изменений в середине гена образуется триплет (три нуклеотида) из числа бессмысленных кодонов, то на этом месте обрывается синтез белка и синтезируемая белковая молекула окажется укороченной, неспособной к нормальному функционированию. В остальных случаях меняется только порядок аминокислот в белке. Замена всего одной или двух аминокислот может оказаться по своим последствиям не очень существенной для жизнедеятельности особи, и мутация может сохраниться в популяции или даже может быть подхвачена отбором.

Данных о спонтанной частоте генных мутаций у рыб мы пока не имеем. Очевидно, она невелика: так, у карпа при просмотре 260 000 особей не удалось найти ни одной мутации генов чешуйного покрова (Цой и др., 1974б). Даже если принять, что в этом стаде возникла одна (незамеченная) мутация, частота мутирования со-

ставила бы всего  $4 \times 10^{-6}$ . Мы можем судить о наличии мутационного процесса у рыб в природе только по косвенным наблюдениям. Популяции многих видов рыб оказались насыщенными мутантными формами генов, кодирующих синтез самых различных белков (Кирпичников, 1973а; Lewontin, 1974). Об этом же говорит наличие большой генетической изменчивости по морфологическим и физиологическим признакам, а также обнаружение в природных популяциях рыб множества aberrантных форм (лит. см. по: Dawson, 1964).

Хромосомные перестройки составляют вторую большую группу мутаций. К их числу относятся транслокации (обмен участками в пределах одной хромосомы или между разными хромосомами), инверсии (переворачивания участков хромосом на  $180^\circ$ ), дупликации (удвоения генов или небольших участков хромосом) и нехватки (выпадения отдельных участков).

Транслокации, по-видимому, происходят достаточно часто, так как даже близкие виды рыб (а иногда и расы внутри вида) отличаются по структуре кариотипа и эти отличия во многих случаях являются результатом эволюционного закрепления транслокаций. Вполне жизнеспособны индивиды с реципрокными транслокациями — взаимным обменом участками хромосом без потери или добавления генетического материала (рис. 12, а—в). Взаимные хромосомные транслокации имеют большое эволюционное значение и могут сопровождаться (хотя и не всегда) уменьшением или увеличением числа плеч. Иногда выживают и особи с добавочными участками хромосом. Еще более важны и, очевидно, довольно часты так называемые Робертсоновские транслокации, или центрические слияния. Разрыв одной акроцентрической хромосомы происходит около центромеры, к месту разрыва присоединяется целая (или почти целая) другая хромосома, также акроцентрическая. Один или два незначительных околоцентромерных участка хромосом (с одной из центромер) теряются, и в результате две акроцентрические хромосомы превращаются в одну метацентрическую. Число плеч при этом остается неизменным (рис. 12, г). Реже происходит обратный процесс — центрическое разделение (рис. 12, д), для его осуществления нужна лишняя центромера. По недавним сообщениям, возможно и прямое деление центромеры на две дочерние (Imai, 1978).

Инверсии (рис. 12, е—и) могут быть отнесены к двум основным типам. Парацентрические инверсии, не захватывающие центральный участок, обнаружить трудно. Они возникают, вероятно, у рыб достаточно часто, но установить их наличие можно только при анализе наследования сцепленных генов. Перичентрические инверсии, включающие центромеру, широко распространены. Если два разрыва произошли в хромосомных плечах на равном расстоянии от центромеры, инверсию (без анализа маркерных генов) найти невозможно. При асимметричном расположении разрывов соотношение или даже число плеч в хромосомах изменяется.

Дупликации хромосомных участков у рыб безусловно происхо-







Рис. 11. Карิโอ­типы рыб.

а — бычок *Gobius melanostomus*,  $2n=46$ , мета­фа­зная пла­стинка и кар­ио­грамма (по: Иванов, 1975); б — нерка *Oncorhynchus nerka*,  $2n=58$ , мета­фа­зная пла­стинка и кар­ио­грамма (пре­па­рат и фот. Е. В. Чер­нен­ко); в, е — осетр *Acipenser naccarii*,  $2n=239\pm 7$ , мета­фа­зная пла­стинка и кар­ио­грамма (по: Fontana, Colombo, 1974).

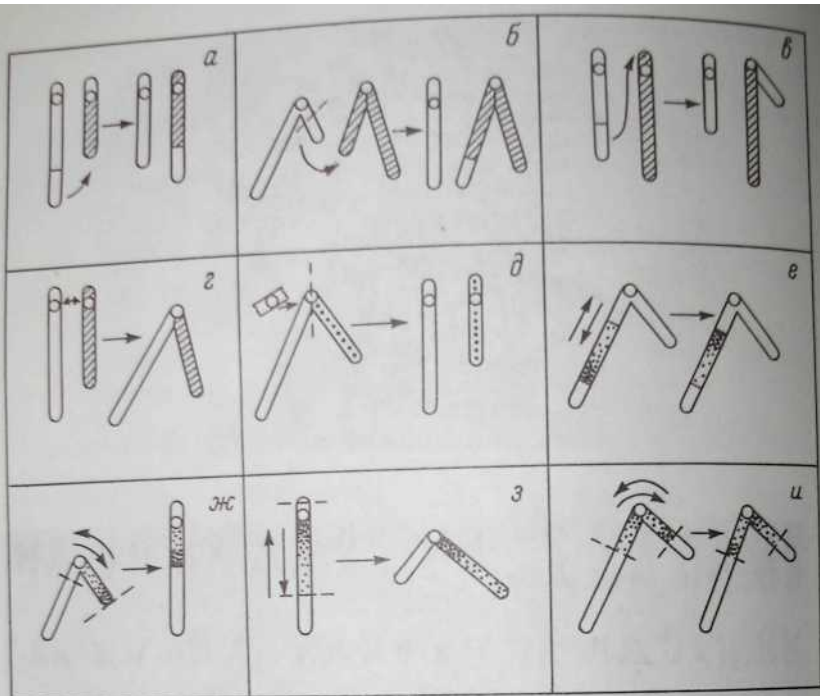


Рис. 12. Хромосомные перестройки (транслокации и инверсии) у рыб (схема).  
 а — межхромосомная транслокация без изменения числа плеч; б — то же с уменьшением числа плеч; в — то же с увеличением числа плеч; г — центрическое слияние (fusion) робертсоновского типа с уменьшением числа хромосом; д — центрическое разделение (fission) с увеличением числа хромосом; е — неразличная парацентрическая инверсия; ж — перичентрическая инверсия с уменьшением числа плеч; з — то же с увеличением числа плеч; и — различная перичентрическая инверсия.

дят, хотя, вероятно, не часто. Наличие дублицированных генов установлено чисто генетическими методами: под микроскопом дубликации заметить невозможно. Наиболее вероятным механизмом дубликации является неравный кроссинговер — обмен частями неточно конъюгировавших хромосом. Многие исследователи придают дубликациям особенно большое значение в эволюции рыб (Ohno, 1970a, 1970b, и др.). Нехватки, несомненно, также наблюдаются — и, вероятно, чаще, чем дубликации, — но подавляющее большинство нехваток резко снижает жизнеспособность их носителей и благодаря этому особи, несущие такие нехватки, быстро выбрасываются из популяций.

Спонтанная частота возникновения хромосомных перестроек у рыб неизвестна.

Третью группу мутаций составляют изменения плоидности — появление у нормально диплоидных видов рыб ( $2n$ ) особей с уменьшенным вдвое (гаплоидным) кариотипом ( $n$ ) или, наобо-

рот, с увеличенными наборами — триплоидным ( $3n$ ), тетраплоидным ( $4n$ ) и другими, а также с увеличенным или уменьшенным числом отдельных хромосом (анэуплоидия).

Гаплоиды у рыб нежизнеспособны. При стимуляции развития яйцеклеток спермиями с предварительно разрушенным ядром почти все начавшие развиваться зародыши оказываются гаплоидными, развитие сопровождается уродствами и заканчивается гибелью эмбрионов в конце эмбриогенеза.

Чаще всего появляются триплоиды. По-видимому, у всех рыб с довольно большой частотой образуются диплоидные гаметы. Основной причиной их появления у самок служит слияние ядер яйцеклетки и второго направительного тельца; редукции числа материнских хромосом в этом случае не происходит. Слияние такой яйцеклетки с нормальным спермием (а также проникновение в нормальную яйцеклетку диплоидного спермия или двух спермиев одновременно — полиспермия) приводит к возникновению триплоидов. Они могут быть вполне жизнеспособными; так, триплоидами являются некоторые разновидности серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (рис. 13) (Черфас, 1966а; Kobayashi et al., 1970, и др.) и отдельные расы живородящих рыбок *Poeciliopsis* и *Poecilia* (Rasch et al., 1965; Schultz, 1969, и др.). Триплоидные особи найдены недавно у радужной форели, у калифорнийской карповой рыбы *Hesperoleucus symmetricus* и у щиповок *Cobitis taenia* (Cuellar, Uyeno, 1972; Gold, Avise, 1976; Thorgaard, Gall, 1979; Васильев, Васильева, 1982; Thorgaard et al., 1982). Пониженная плодовитость триплоидов у двуполых рыб (связанная с неправильным распределением хромосом в мейозе), а иногда и полное их бесплодие (Lincoln, 1981) являются, очевидно, причиной их отсутствия в популяциях большинства видов. Триплоиды нередко появляются при отдаленной гибридизации рыб (Васильев и др., 1975).

Тетраплоиды, вероятно, изредка также появляются в результате слияния диплоидных гамет, но о частоте их возникновения в природе никаких сведений нет.

Возможность анэуплоидии у рыб еще недавно ставилась под сомнение. Обнаружение особи с 85 хромосомами у гольца ( $2n=84$ ), в том числе с тремя хромосомами, несущими маркерный ген *Ldh-B2* (Davisson et al., 1972, 1973), позволяет предположить, что трисомии могут в отдельных случаях выживать, во всяком случае у рыб, прошедших в прошлом через полиплоидизацию генома (лососевые, чукучановые и др.).

Скорость мутационного процесса у рыб может быть значительно повышена при помощи рентгеновских лучей и химических воздействий. Отметим здесь только наиболее важные факты.

Рентгеновское и гамма-облучение половых продуктов рыб приводят к появлению различных генных и хромосомных мутаций (Самохвалова, 1938; Penners, 1959; Schröder, 1969a, 1969e, 1973, 1976; Purdom, 1972; Egami, Hyodo-Taguchi, 1973; Purdom, Woodhead, 1973; Walker, Streisinger, 1983). Особо следует отметить





Рис. 13. Триплоидия у серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (по: Kobayashi et al., 1970).

А — диплоидный набор хромосом ( $2n=100$ ); Б — триплоидный набор ( $2n=156$ ).

работу Андерса с сотрудниками (Anders A. et al., 1971), показавших, что под влиянием рентгена у пецилии могут быть получены мутации, нарушающие четкость регуляции действия гена, кодирующего развитие черных пигментных клеток — меланофоров. В результате у рыбок развивается опухоль — премеланома — такого же типа, как и у гибридов пецилии с меченосцем.

Очень эффективными оказались химические мутагены, в особенности нитрозозтилмочевина (НЭМ). Если спермии или икринки обработать НЭМ, у эмбрионов появляется множество хромосомных нарушений, легко обнаруживаемых при просмотре митозов на стадии бластулы. Это свидетельствует о высокой частоте хромосомных мутаций (Цой, 1969а, 1969б). Частота генных мутаций была определена у карпа на примере генов *S* и *n* и оказалась равной 0.02—0.04 % (при воздействии диметилсульфатом). В опыте с НЭМ было получено 40 мутаций гена *n* на 11 500 рыб, или 0.36 % (Цой, 1971б; Цой и др., 1974а, 1974б). Весьма вероятно, однако, что мутантный ген *N* является хромосомной аберрацией (нехваткой). Поразительно большая частота мутиро-

вания в последнем случае может быть объяснена возникновением нехваток в области гена *n*, а не точечных (генных) мутаций. Так или иначе, но эти опыты показали, что скорость мутирования может быть увеличена под влиянием химических мутагенов в десятки и даже в сотни раз.

При воздействии на икру сразу же после оплодотворения повышенной или пониженной температурой (температурный шок) женский пронуклеус нередко соединяется со вторым направительным тельцем, образуя диплоидное ядро. После слияния такого ядра с ядром спермия зародыш оказывается триплоидным. Применение этого метода позволило значительно увеличить количество триплоидов и тетраплоидов среди развивающихся эмбрионов рыб (Swagup, 1959a, 1959b; Васецкий, 1967; Valenti, 1975; Thorgaard et al., 1981; Chevassus et al., 1983; Lincoln et al., 1983). Тепловой или холодной шок может быть заменен обработкой икры цитохалазином (Refstie et al., 1977b; Refstie, 1981) или применением повышенного гидростатического давления. Воздействие давлением на эмбрионы на стадии первого деления дробления приводит к массовому появлению тетраплоидных особей (Streisinger et al., 1981; Benfey, Sutterlin, 1984; Lou, Purdom, 1984).

С помощью ионизирующей радиации, химических, температурных и механических воздействий можно резко увеличить мутационную изменчивость рыб. Некоторые мутанты, в частности триплоиды, могут быть использованы (и уже используются) в селекционной работе с промысловыми видами.

### ЭВОЛЮЦИЯ КАРИОТИПОВ РЫБООБРАЗНЫХ И РЫБ

Число хромосом у рыбообразных и рыб изучали многие исследователи. Имеется ряд сводок, в которых содержатся сведения о числах хромосом и хромосомных плеч (Matthey, 1949; Nogusa, 1960; Post, 1965; Scheel, 1966, 1972a; Roberts, 1967; Gyldenholm, Scheel, 1971; Hinegardner, Rosen, 1972; Кирпичников, 1973a, 1979a; Никольский, Васильев, 1973; Chiarelli, Capanna, 1973; Denton, 1973; Kirpichnikov, 1973b, 1981; Ojima et al., 1976; Gold, 1979; Васильев, 1980, 1985; Gold et al., 1980). Ни одна из них, к сожалению, не является достаточно полной. К настоящему времени число хромосом определено для более чем 1700 видов. Некоторое представление об изменчивости кариотипов дает ознакомление с распределением чисел хромосом среди представителей различных таксонов (табл. 2). Хромосомные наборы оказались очень разнообразными, диплоидные числа варьируют в пределах от 12 до 250. Еще более изменчиво суммарное количество ДНК, содержащейся в клеточном ядре; оно возрастает (при расчете на гаплоидный кариотип) от 0.4 пг ( $0.4 \times 10^{-12}$  г) у одного из представителей семейства иглобрюхих (Tetraodontidae) до 163 пг у двоякодышащих, т. е. в 400 раз (табл. 3). Такую необычайную изменчивость

Число хромосом

Таксон	Всего видов	Диплоидное число хромосом									
		12-20	22	24	26	28	30	32	34	36	38
<b>Cyclostomata</b>											
Мухиниформес	6										2
Petromyzoniformes	11										2
<b>Fishes</b>											
Chondrichthyes	21					1					
Dipnoi	5								2		2
<b>Ganoidomorpha:</b>											
Acipenseriformes	12										
Polypteri-, Amii-, Lepidosteiformes	8									6	
<b>Teleostei</b>											
Gonorrhynchiformes, Clupeiformes	17					1		1	1		1
<b>Salmoniformes:</b>											
Diploids (Osmeroidei и др.)	27	1	3				1			2	1
Polyploids (Salmonoidei)	59										
Myctophiformes	29										
Osteoglossiformes, Mormyri-formes	14								1		
Anguilliformes	14										8
<b>Cypriniformes:</b>											
1. Lebiasinidae	17		1	2	1		1			3	1
2. Characidae	116					1		1		1	1
3. Cobitidae	22										
4. Cyprinidae	242										
5. Catostomidae	14										
6. Все другие семейства	26		1						1		1
Siluriformes	94										1
Cyprinodontiformes	246	6	2	1	3	3	5	4	7	13	9
Atheriniformes, Beloniformes, Gadiformes, Bericiformes	34				2	1				1	1
Gasterosteiformes	7										
Mugiliformes, Synbranchiformes	15			1		1					
<b>Perciformes:</b>											
1. Cichlidae	84										2
2. Gobioidei	75						1	1		1	2
3. Все остальные семейства	190	1		1				2	2		5
Scorpaeniformes	50								1	1	1
Pleuronectiformes	35					1			1		4
Tetraodontiformes, Gobiesociformes, Lophiiformes	31								3	2	1
Всего видов	1521	8	7	4	7	9	8	9	19	33	40

Примечание. Работы, использованные при составлении табл. 2, в списке литературы отмечены звездочкой.

Диплоидное число хромосом																	
40	42	44	46	48	50	52	54	56	58	60	62-70	72-80	82-90	92-100	102-150	152-200	>200
		1		1	2								2				9
									2		7	2	5	3	1		
											1				8		4
			1								1						
1	1	1	1	1	5	1	1				1	1					
			2		3	7		2	2		1	1	1				
						1		2	4	3	7	26	14	1	1		
		3		1	2	4		1	2								
2	2				2												
1	4	2	1														
1	3		2	14	44	31	8	2	1	1	5						
			5	3	48	158	12	1			1	1	1	7			
														12	1	1	
														14			
1		1		3		2	15	1									
1	8	3	10	4	7	3	10	8	13	6	10	4	1	4	1		
23	7	8	24	124	4						1	1					
1	2	1	5	17	1	1									1		
		5		2													
			1	11	1												
3	2	18	9	48	1	1											
3	3	26	24	11	2						1						
4	4	7	18	140	3	1		1					1				
2	1	1	5	37	1							1					
5	2	2	4	15	1												
5	5	6	3	5	1												
53	53	83	115	519	248	53	39	18	20	11	36	40	21	41	13	10	4



Количество ДНК в геномах рыб

Таблица 3

Таксоны	ДНК, пг/п	Число видов	Литературный источник
<b>Cyclostomata</b>			
Myxini	2.8	1	[10]
Petromyzoni	1.3—1.6	2	[10, 19, 26]
<b>Pisces</b>			
Selachomorpha	5.4—16.2	14	[10, 11, 16, 24, 28, 34]
Batomorpha	2.8—8.1	25	[10, 11, 28]
Chimeridae	1.5—1.6	1	[10, 27]
Dipnoi	80—163	3	[24, 29, 30, 33]
Coelacanthidae	3.0—7.0	1	[24]
Polypteridae	4.7—4.9	1	[1, 10, 30]
Acipenseridae (2n)	1.7—1.8	3	[2, 8, 10, 21]
Acipenseridae (4n)	2.9—5.1	2	[8, 10]
Amiidae	1.2—1.4	2	[9, 21]
Phractolaemidae	1.5	1	[32]
Clupeidae, Esocidae, Osmeridae и др.	0.8—2.7	9	[3, 7, 9, 21, 27]
Bathylagidae	1.7—6.4	4	[7]
Salmonidae	2.8—3.5	3	[4, 5, 9, 12, 17—20, 22, 24]
Anguillidae	1.5—2.0	2	[23]
Cypriniformes:			
Gyrinocheilidae, Anostomidae, Characidae	0.7—2.0	11	[12, 27]
Cobitidae, Cyprinidae (2n)	0.7—1.4	3	[13, 15, 17, 19, 20, 21, 22, 24, 35]
Cobitidae, Cyprinidae (4n)	1.7—2.2	3	[15, 20, 22, 24, 27, 35]
Catostomidae (4n)	2.0	1	[31]
Siluriformes:			
Bagridae, Ariidae	1.1—2.4	2	[12]
Callichthyidae (Coridorus)	4.1—4.4	3	[27]
	2.3—4.4	4	[36]
Cyprinodontidae	1.4—1.5	2	[6, 25, 27]
Poeciliidae	0.6—1.0	17	[6, 25, 27]
Atherinidae	1.3	1	[27]
Hemirhamphidae	0.7	1	[27]
Serranidae, Percidae, Cichlidae, Gobiidae	1.0—1.4	10	[9, 12, 14, 27]
Echeneidae, Pomatomidae, Anabantidae, Mastacembelidae	0.6—0.9	6	[12, 27]
Pleuronectidae, Bothidae	0.7—0.8	6	[20, 24]
Tetraodontidae	0.4	1	[27]

Литературные источники: [1] — Bachman, 1972; [2] — Bachman et al., 1974; [3] — Beamish et al., 1971; [4] — Booke, 1968; [5] — Booke, 1974; [6] — Cimino, 1974; [7] — Ebeling et al., 1971; [8] — Fontana, 1976; [9] — Hinegardner, 1968; [10] — Hinegardner, 1976a; [11] — Hinegardner, 1976b; [12] — Hinegardner, Rosen, 1972; [13] — Kang, Park, 1973a; [14] — Kornfield et al., 1979; [15] — Mauro, Micheli, 1979; [16] — Mirsky, Rees, 1951; [17] — Muramoto et al., 1968; [18] — Ohno, 1970b; [19] — Ohno, Atkin, 1966; [20] — Ohno et al., 1967a; [21] — Ohno et al., 1969a; [22] — Ojima et al., 1972; [23] — Park, Kang, 1976; [24] — Pedersen, 1971; [25] — Rasch et al., 1965; [26] — Robinson et al., 1975; [27] — Scheel, личное сообщение; [28] — Stingo et al., 1980; [29] — Szarski, 1970; [30] — Thomson, 1972; [31] — Uyeno, Smith, 1972; [32] — Vervoort, 1979; [33] — Vervoort, 1980a; [34] — Vialli, 1957; [35] — Wolf et al., 1969; [36] — Dunham et al., 1980.

можно объяснить тем, что рыбы и круглоротые представляют собой древнюю, весьма гетерогенную группу животных, дивергировавшую за сотни миллионов лет в самых разнообразных направлениях.

Рассмотрим теперь закономерности эволюционных преобразований кариотипа в отдельных наиболее изученных таксонах.

Данных по круглоротым (Cyclostomata) недостаточно для каких-либо обобщений. Можно лишь отметить, что две группы — миксинны и миноги — сильно разошлись в ходе эволюции. У миксин (Muxipidae) найдено небольшое число хромосом при значительном содержании ДНК, у миног (Petromyzoniformes), наоборот, хромосом много, особенно у обитателей северного полушария (Zanandrea, Saranna, 1964; Howell, Denton, 1969; Robinson, Potter, 1969, 1981; Potter, Rothwell, 1970; Howell, Duckett, 1971; Potter, Robinson, 1971; Nygren, Jahnke, 1972a; Robinson et al., 1974, 1975), но количество ДНК невелико (Hinegardner, 1976b). Механизм этой хромосомной дивергенции пока неясен.

Среди собственно рыб (Pisces) наиболее примитивные группы, в частности хрящевые (акулы, скаты, химеры), эволюционировали в сторону увеличения числа хромосом и параллельного увеличения количества ДНК. У некоторых скатов кариотип состоит почти из 100 хромосом (Nygren et al., 1971d); исключение представляет только электрический скат из сем. Torpedinidae — *Narcine brasiliensis* с 28 хромосомами (Donahue, 1974). У всех хрящевых рыб, за исключением химер, увеличено содержание ДНК в ядрах клеток — оно составляет от 2.8 до 16.2 пг на гаплоидный набор (табл. 3). Имеются указания на большую роль полиплоидизации в эволюции селахий; так, у скатов из родов *Torpedo* и *Dasyatis* количество ДНК на ядро увеличено вдвое по сравнению со скатами из рода *Raja* (Stingo et al., 1982).

У двоякодышащих (Dipnoi) эволюция кариотипа шла в направлении очень значительного увеличения количества ДНК в ядре — у современных видов оно составляет от 80 до 160 пг (Pedersen, 1971; Vervoort, 1980c). Вместе с тем число хромосом у них невелико (см. табл. 2 и 3).

Изучение величины клеток у ископаемых предков современных двоякодышащих показало, что она возрастала постепенно, но неуклонно (Thomson, 1972). Видимо, параллельно увеличивалось и содержание ДНК в ядрах. Можно высказать некоторые соображения о причинах этого процесса. От всех остальных рыб группу двоякодышащих отличает прежде всего наличие своеобразного «легкого» — органа, заменяющего плавательный пузырь и позволяющего переходить на дыхание атмосферным воздухом. Сосуществование двух механизмов дыхания требовало большой пластичности физиологических процессов. Возможно, что многократное увеличение количества ДНК обеспечивало организм необходимым количеством разнообразных ферментов. Усиливавшаяся специализация двоякодышащих и ограниченность пригодных для их жизни экологических ниш (неглубокие заиленные, хорошо

прогреваемые пресноводные водоемы) способствовали уменьшению числа хромосом и созданию тем самым более устойчивых генных комплексов.

Каким образом шла эволюция ядер у двоякодышащих, пока неясно. Это могло происходить путем последовательных, так называемых тандемных дупликаций отдельных участков хромосом (Ohno, 1970a, 1970b, и др.), но не исключен и процесс нарастания числа хромосом в хромосомах — политенизация. Недавно было установлено, что у *Dipnoi* имела место и полиплоидизация генома; среди видов рода *Protopterus* имеется один вид *P. dolloi*, у которого и число хромосом, и количество ДНК на ядро увеличены вдвое (Vervoort, 1980c).

Некоторые ученые (Matthey, 1949; Pedersen, 1971) считают, что сходство в содержании ДНК между представителями двоякодышащих и некоторыми амфибиями (*Urodela*) связано с их филогенетическим родством. Возможно также, что переход водных позвоночных на сушу сопровождался вначале существенным увеличением у них количества ДНК в ядре (Bachmann, 1972), как это происходило и у двоякодышащих, приспособившихся к жизни в двух средах.

Хрящевые ганоиды (сем. *Acipenseridae* и *Polyodontidae*) имеют много хромосом и довольно значительное количество ДНК, в этом отношении они похожи на сельхей. Возможно, что такое развитие кариотипа связано с образом жизни и размерами рыб, в частности с их большой подвижностью и способностью к быстрому росту. Эти две группы рыб объединяет еще одна особенность — наличие у многих из них мелких точечных микрохромосом. Роль микрохромосом выяснена вообще недостаточно, хотя некоторые кариологи предполагают, что они содержат «избыточный» генетический материал, используемый в случае необходимости усиленного синтеза белков. Число таких хромосом в наборе может, по-видимому, варьировать; их наличие можно рассматривать как своеобразный механизм увеличения хромосомной изменчивости без нарушения целостности основного генома.

Семейство осетровых по числу хромосом и содержанию ДНК в ядре распадается на две группы. К одной принадлежит многохромосомные осетры (*Acipenser güldenstädti*, *A. baeri*, *A. naccarii* и, вероятно, *A. schrencki*), к другой — белуга и калуга (род *Huso*), стерлядь, шип и севрюга (*A. ruthenus*, *A. stellatus*, *A. nudi-ventris*), лопатанос (*Scaphirhynchus platorhynchus*), а также западноевропейский осетр (*A. sturio*), имеющие вдвое меньшее число хромосом (Серебрякова, 1969; Ohno et al., 1969b; Fontana, Colombo, 1974; Fontana, 1976; Васильев и др., 1980б).

Надо отметить, что имеются разногласия относительно метода подсчета хромосом у осетровых рыб; итальянские кариологи учитывают все микрохромосомы, советские исследователи в первых работах не принимали их в расчет. Несмотря на эти разногласия, наличие двух кариологических групп в семействе осетровых несомненно.



Различия между этими группами в количестве ДНК на геном и в величине эритроцитов свидетельствуют в пользу гипотезы о полиплоидном происхождении некоторых видов сем. *Acipenseridae* (Fontana, 1976; Васильев и др., 1980; Васильев, 1985).

Имеются доказательства полиплоидного происхождения и американского веслоноса *Polyodon spathula*, *Polyodontidae* (Dingerkus, Howell, 1976).

Интересны пути эволюции кариотипа в отрядах сельдеобразных (*Clupeiformes*) и лососеобразных (*Salmoniformes*). Сельди, анчоусы и близкие к ним семейства в основном, очевидно, сохранили числа хромосом ( $2n$  от 48 до 52), характерные для предков современных костистых рыб (Ohno, 1970b; Scheel, 1974, и др.). Некоторые виды представляют исключение. У рыбы из сем. *Gonostomatidae* (*Gonostoma bathyphilum*) обнаружено всего 12 крупных хромосом (Post, 1974). Это пока самое малое число хромосом, найденное у рыб. В том же роде у другого вида, *G. elongatum*, набор состоит из 48 хромосом. Судя по наличию в мейозе шести кольцевых тетрад, большие хромосомы *G. bathyphilum* образовались в результате нескольких центрических слияний. Хромосомный комплекс этого вида напоминает хромосомный набор растения дурмана (*Oenothera*), характеризующийся постоянной структурной гетерозиготностью генома.

В отряде лососеобразных (*Salmoniformes*) выделяются по своим кариотипам лососевые (*Salmonidae*) и хариусы (*Thymallidae*). Можно считать доказанным, что все рыбы этих семейств в конце третичного или в начале четвертичного периодов прошли через удвоение своего хромосомного набора (Ohno et al., 1969a; Ohno, 1970a). У исходного (вероятно, общего для всей группы) тетраплоида должно было быть около 96—100 хромосом. В дальнейшем, в процессе расселения лососей, сигов и хариусов, шла дивергенция кариотипов, сопровождавшаяся вторичной диплоидизацией генома. Число хромосом у всех видов, за исключением хариусов, уменьшилось в той или иной степени. О полиплоидности лососей и сигов говорят и генетические данные, а именно наличие в геноме большого числа дублированных локусов (Ohno, 1970a; Engel et al., 1971b; Кирпичников, 1973a; Markert et al., 1975; Ferris, Whitt, 1977a; Ferris et al., 1979).

Дивергенция лососевых привела к очень большому разнообразию кариотипов даже в пределах одного рода (табл. 4). Так, у тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*) число хромосом меняется в пределах от 74 у кеты до 52 у горбуши; число плеч ( $N. F.$  — фундаментальное число) остается при этом почти неизменным (Simon, 1963; Черненко, 1968, 1971; Черненко, Викторовский, 1971; Fukuoka, 1972a; Викторовский, 1978b). Р. М. Викторовский (1975b) предполагает, что почти все хромосомные перестройки, происходившие при дивергенции *Oncorhynchus*, относятся к типу центрических слияний (робертсоновских транслокаций). Кету он рассматривает как вид, наиболее близкий к исходной форме, имевшей около 100 акроцентрических хромосом. Самым «про-



Таблица 4

## Число хромосом и хромосомных плеч у лососевых (без сегов)

Вид	2n	N. F.	Литературный источник	Предполагаемое число хромосомных перестроек по отношению к гипотетическому предку (по: Викторский, 1975б).		
				центрические слияния	перцентрические инверсии	всего
<i>Oncorhynchus keta</i>	74	100—102	[9, 36, 38]	15	1	16
<i>O. ischawytscha</i>	68	100—104	[30, 31, 38]	18	1	19
<i>O. masu (-rodurus)</i>	66	100	[5, 17, 31]	19—20	0	19—20
<i>O. kisutch</i>	60	104—106	[9, 38, 42]	22—23	0	22—23
<i>O. nerka</i>	57—58	102—104	[8, 15, 16, 18, 23, 36, 38, 41]	23—24	0	23—24
<i>O. gorbusha</i>	52—54	100—104	[9, 29, 31, 38]	26	0	26
<i>Salmo trutta</i>	78—82	98—100	[10, 14, 33, 40]	12	2	14
<i>S. ischchan</i>	80—82	98—100	[12]	12	4	16
<i>S. letnica</i>	80	104	[22]	12	0	12
<i>S. carpio</i>	80	98	[28]	—	—	—
<i>S. salar</i>	54—60	72—74	[2, 14, 32, 34, 35, 37, 40]	22—24	15	37—39
<i>S. (Parasalmo) gairdneri (-irideus)</i>	58—65	104	[4, 13, 14, 29, 39, 40]	22	0	22
<i>S. (P.) mykiss</i>	58—62	104—108	[4]	—	—	—
<i>S. (P.) clarki clarki</i>	68	104	[25, 29, 39]	17	1	18
<i>S. (P.) clarki hen-shavi</i>	64	104	[25, 29, 39]	20	1	21
<i>S. (P.) clarki levisi</i>	66	104	[27, 29, 39]	20	1	21
<i>S. (P.) aguabonita</i>	58	104	[24, 29]	23	1	24
<i>S. (P.) apache</i>	56(58)	106	[29, 44]	24	0	24
<i>S. (P.) gilae</i>	56	105—106	[19]	—	—	—
<i>Salmothymus obtusirostris</i>	82	94	[20]	10	5	15
<i>Salvelinus fontinalis</i>	84	100	[40]	10	2	12
<i>S. namaycush</i>	84	100	[43]	10	2	12
<i>S. leucomaenis</i>	84—86	100	[17, 31]	9—10	2	11—12
<i>S. alpinus</i>	80—84	96—100	[3, 33]	12	2	14
<i>S. (alpinus)cronocius</i>	78—82	100	[7]	11—13	2	13—15
<i>S. malma malma</i>	76—78	96	[7, 17]	13—14	4	17—18
<i>S. m. krascheninikovii</i>	82—84	98	[7, 17]	10—11	3	13—14
<i>S. m. curilus</i>	84—86	100	[7]	9—10	2	11—12
<i>Hucho taimen</i>	84	102	[11]	10	1	11
<i>H. perryi</i>	62	100	[1]	—	—	—
<i>Brachymystax lenok</i>	90(92)	100(116)	[11, 26]	6	1	7
<i>Stenodus leucichthys</i>	74	108	[21]	—	—	—

Литературные источники: [1] — Анбиндер и др., 1982; [2] — Баршени, 1977а; [3] — Васильев, 1975а; [4] — Васильев, 1975б; [5] — Васильев, 1985; [6] — Викторский, 1978а; [7] — Викторский, 1978б; [8] — Горшкова, Горшков, 1978; [9] — Горшков, Горшкова, 1981; [10] — Дорофеева, 1965; [11] — Дорофеева, 1977; [12] — Дорофеева,

Рухкия, 1982; [13] — Кайданова, 1974; [14] — Прокофьева, 1935; [15] — Черненко, 1971; [16] — Черненко, 1977; [17] — Черненко, Викторский, 1971; [18] — Шеленкова, 1986; [19] — Beamish, Miller, 1977; [20] — Berberović et al., 1970; [21] — Booke, 1975; [22] — Dimovska, 1959; [23] — Fukuoka, 1972a; [24] — Gold, Gall, 1975; [25] — Gold et al., 1977; [26] — Kang, Park, 1973b; [27] — Loudenslager, Thorgaard, 1979; [28] — Merla, 1957; [29] — Miller, 1972; [30] — Muramoto et al., 1968; [31] — Muramoto et al., 1974; [32] — Nygren et al., 1968b; [33] — Nygren et al., 1971b; [34] — Rees, 1967; [35] — Roberts, 1970; [36] — Sasaki et al., 1968; [37] — Sepovaara, 1962; [38] — Simon, 1963; [39] — Simon, Dollar, 1963; [40] — Svärdson, 1945a; [41] — Thorgaard, 1978; [42] — Uyeno, 1973; [43] — Wahl, 1960; [44] — Wilmut, 1974.

двинутым» (по кариотипу) видом, по определению Викторского, следует считать горбушу, имеющую только метацентрические хромосомы.

Диплоидные числа у представителей рода *Salmo* варьируют в пределах от 80—82 до 54, число плеч, однако, уменьшено только у трех видов: *S. trutta*, *S. ischchan* и *S. salar*. Большой интерес представляет кариотип *S. salar*. У европейского атлантического лосося большинство исследователей находят теперь 58 хромосом (Sepovaara, 1962; Nygren et al., 1968b, 1972; Баршине, 1977a, 1977b, и др.). В отношении лосося американского побережья имеются разногласия. Были обнаружены различия по числу хромосом между различными американскими популяциями (Boothroyd, 1959; Roberts, 1970). Модальные числа равнялись 54, 55 и 56 хромосомам. Робертс объясняет эти колебания (как и различия между особями) робертсоновскими транслокациями; число плеч остается почти постоянным (72). Рис (Rees, 1967) и Нигрен (Nygren et al., 1972, 1975b) настаивают на тождестве хромосомных наборов у лососей европейской и канадской популяций, основываясь на тщательном сравнении кариотипов и изучении гибридов между этими двумя лососями, а также между лососем и озерной форелью. Отклонения от диплоидного набора, равного 58 хромосомам, Нигрен объясняет ошибками исследования. Укажем в заключение, что, по Р. М. Викторскому (1975b), атлантический лосось претерпел больше всего хромосомных перестроек — не менее 37—40. Большая внутривидовая изменчивость по числу хромосом наблюдается у американского пресноводного лосося *S. clarki* (табл. 4).

Род *Salvelinus* (гольцы) дивергировал в более слабой степени, предполагается, что эта дивергенция началась позднее (до или после первого ледникового периода) и еще не завершилась (Викторский, 1975a, 1975b; Викторский, Глубоковский, 1977). Морфологическое изучение гольцов позволяет предполагать, что они произошли от сходной с *Salmo trutta* формы.

Среди современных гольцов (*Salvelinus*) выделяются большим разнообразием как по кариотипам, так и по своим морфобиологическим особенностям многочисленные североазиатские представители видов *S. alpinus* и *S. malma*, у многих из них диплоидное число хромосом сильно варьирует (Викторский, 1978b).

Среди сегов (род *Coregonus*) многие виды имеют 80 хромо-

сом; у некоторых сигов число хромосом уменьшено до 78—74; только один вид, чир (*C. nasus*), характеризуется существенным уменьшением хромосомного набора (Андрияшева и др., 1983в). По-видимому, дивергенция геномов у *Coregonus* произошла сравнительно недавно. Сиги американского рода *Prosopium* изменились сильнее, дивергенция, возможно, была ускорена разнообразием мало заселенных рыбами экологических ниш в их ареале (Booke, 1974).

Хариусы сохранили, по-видимому, в наибольшей степени свой «предковый» кариотип (по числу хромосом), но у них в ходе эволюции увеличилось число плеч. Наиболее вероятным механизмом этого увеличения являются перичентрические инверсии.

Близкие к лососям и сигам семейства того же отряда — корюшки (*Osmeridae*), аргентины (*Argentinidae*), глубоководные батилаговые (*Bathylagidae*) — очевидно, остались на исходном диплоидном уровне. Об этом говорят данные о числе хромосом и содержании ДНК (Ohno, 1970b; Ebeling et al., 1971). У некоторых обитателей больших глубин из семейства батилагид количество ДНК увеличено, повышено у них и число хромосом. Вероятнее всего это связано не с полиплоидией, а с тандемными дубликациями хромосомного материала и перестройками генома в результате транслокаций.

Трудно судить о причинах уменьшения числа хромосом в ходе вторичной диплоидизации геномов лососевых рыб. Возможны три объяснения.

1. Уменьшение диплоидных наборов происходило автоматически, в результате большей вероятности слияния хромосом (с последующей фиксацией таких перестроек), чем их разделения. Полиплоидия способствовала соединению родственных по происхождению хромосом (Викторовский, 1975в, 1978б).

2. Уменьшение числа хромосом связано со специализацией видов, в ходе которой образование комплексов сцепленных генов давало несомненное приспособительное преимущество (Воронцов, 1966; Hinegardner, Rosen, 1972; Кирпичников, 1973б).

3. Центрическое слияние родственных хромосом было выгодно, так как способствовало ускорению диплоидизации у полиплоидов (Roberts, 1970).

Вероятность чисто случайной фиксации хромосомных перестроек без участия отбора очень мала, особенно если учесть редкость таких перестроек. Более вероятно, что при эволюционных преобразованиях сохранялись те перестройки, которые имели адаптивную ценность. Эти соображения заставляют считать селективные объяснения более обоснованными.

Отметим еще, что следы не очень древней полиплоидизации лососевых проявляются у многих видов лососей в образовании в ходе мейоза кольцевых хромосом, квадриналентов и других отклоняющихся от нормы хромосомных фигур (Svärdson, 1945a; Ohno et al., 1965, 1969a; Nygren et al., 1968b, 1971a, 1972, 1975b; Roberts, 1970; Баршене, 1977a; Lee, Wright, 1981).

Большой интерес представляют эволюционные преобразования в отряде карпообразных (Cypriniformes). Удивительно устойчивым по числу хромосом оказалось семейство карповых; если не считать немногих полиплоидов, число хромосом здесь варьирует незначительно, только специализированные горчаки (*Rhodei-pae*) характеризуются небольшим снижением хромосомных чисел. Преобладают наборы с 50 хромосомами (рис. 14). Слабая вари-

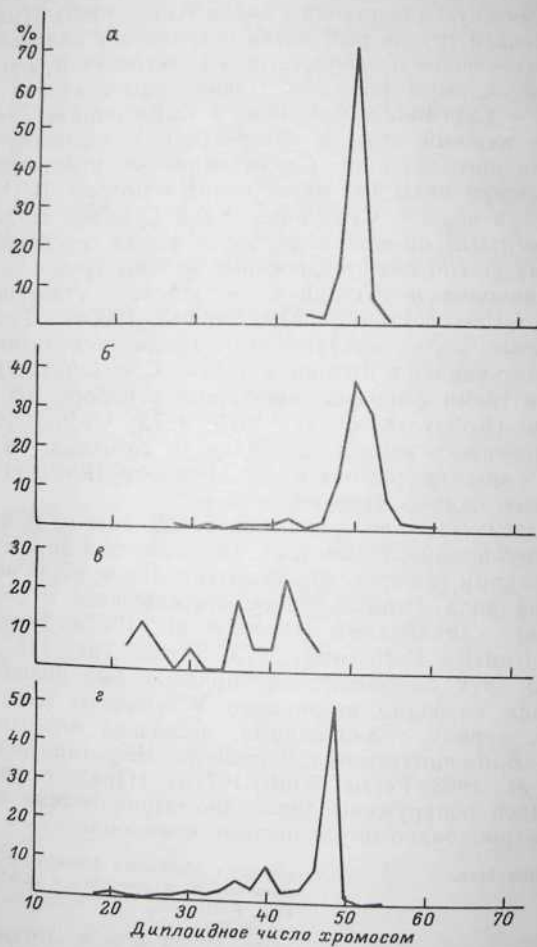


Рис. 14. Распределение видов по числу хромосом в различных таксонах рыб. а — Cyprinidae; б — Characidae; в — Lebiasinidae (Cypriniformes); г — Cyprinodontiformes. Полиплоидные виды исключены; для полиморфных видов указано максимальное из встречающихся число хромосом.



ция хромосомных наборов у карповых рыб связана, на наш взгляд, с их биологическими особенностями — высокой плодовитостью, многообразием экологических ниш, приспособляемостью. Все это требует большой генетической изменчивости, свободной рекомбинации генов.

Интересно, что в некоторых группах карповых рыб, в частности у американских представителей рода *Notropis*, константность хромосомных наборов наблюдается, несмотря на значительную морфоэкологическую дивергенцию видов (Gold, 1980). Именно в этой процветающей группе рыб могли сохраниться полиплоидные мутанты, получившие преимущество в конкурентной борьбе с обычными диплоидными формами. Полиплоиды возникли в трех семействах — Cyprinidae, Cobitidae и Catostomidae. Это был несомненно важный этап в прогрессивной эволюции костистых рыб третичного периода. Среди карповых полиплоидными являются многие виды (не менее семи) в подсем. Varbinae и два или три — в подсем. Cyprininae. Карп *Cyprinus carpio*, золотая рыбка *Carassius auratus* и двуполоая форма серебряного караса *C. auratus gibelio* имеют удвоенные наборы хромосом ( $2n=98-104$ ), однополые популяции *C. a. gibelio* — утроенные наборы ( $3n$  около 150) (Макино, 1939; Черфас, 1966а). Диплоидные и триплоидные формы сосуществуют среди нескольких подвидов серебряного караса в Японии, а подвид *C. a. langsdorfi* представлен даже тремя формами, имеющими в наборе 100, 156 и 206 хромосом (Kobayashi et al., 1970, 1973; Ueda, Ojima, 1978). У обыкновенного караса из Дуная *C. carassius*, по последним данным, кариотип состоит из 50 хромосом (Raicu et al., 1981); эти данные, однако, требуют проверки.

В подсем. Varbinae крупные виды (*B. barbatus*, *B. brachicephalus*, *B. meridionalis*, *B. tauricus*, *Tor putitora* и другие) являются тетраплоидами (по происхождению); большое число мелких форм (рыбы из рода *Puntius*, ранее относившиеся к роду *Barbus*, и другие) — диплоидами (Ohno et al., 1967а; Fontana et al., 1970; Sofradzija, Berberović, 1973; Suzuki, Taki, 1981; Васильев, 1983). В двух подсемействах карповых рыб полиплоидизация произошла, очевидно, независимо. У вьюновых (сем. Cobitidae) найдено, наряду с диплоидами, несколько многохромосомных видов — *Botia macracanthus*, *B. modesta*, *Misgurnus fossilis* (Muramoto et al., 1968; Ferris, Whitt, 1977b). Наряду с этим у целого ряда видов обнаружены диплоидно-тетраплоидные и даже диплоидно-триплоидно-тетраплоидные комплексы:

<i>Cobitis bivaе</i> . . . . .	наряду с обычными формами с $2n=48$ имеются отдельные расы с $2n=96$ (Sezaki, Kobayashi, 1978; Kimizuka, Kobayashi, 1983);
<i>C. taenia</i> . . . . .	48(50), 72—75, 86, 94, 96—100 хромосом (Kobayashi, 1976; Ueno et al., 1980; Васильев, Васильева, 1982);
<i>Misgurnus anguillicaudatus</i> . . . . .	48(50) и 100 хромосом (Raicu, Taisescu, 1972; Ojima, Takai, 1979).

Размеры эритроцитов у многохромосомных видов увеличены (Sezaki, Kobayashi, 1978; Васильев, Васильева, 1982); очевидно, у них повышено и содержание ДНК в ядре. Полиплоидное происхождение карпов, карасей и некоторых вьюновых рыб подтверждается также данными об увеличенном количестве у них дублированных локусов (Ohno et al., 1967a, 1969a; Wolf et al., 1969; Engel et al., 1971a, 1975; Ferris, Whitt, 1977b).

У всех 14 исследованных видов чукучановых рыб (Catostomidae) в кариотипе насчитывается около 100 хромосом, содержание ДНК на геном повышено. Полиплоидизация генома у чукучанов, а также и у некоторых карповых рыб произошла, очевидно, не позднее чем в середине третичного периода, т. е. более 50 млн. лет назад (Ueno, Smith, 1972). Полиплоидные вьюновые рыбы, по-видимому, значительно моложе.

В эволюции ряда семейств карпообразных рыб прослеживается довольно четко и тенденция к уменьшению хромосомных наборов. Так, в семействе лебиасовых (Lebiasinidae) число хромосом у некоторых видов уменьшено до 22—30 (см. табл. 2, рис. 14). В этом случае связь между числом хромосом и специализацией более ясна, чем у лососевых.

В некоторых семействах (Characidae, Anostomidae и др.) многие виды имеют увеличенное число хромосом (более 50), при этом нередко хромосомы представляют собою двуплечие метацентрические элементы (Scheel, 1972a). При росте числа хромосом у харацид возрастало и количество ДНК.

Таким образом, в отряде карпообразных эволюция кариотипа происходила с разной скоростью и в различных направлениях, и это привело к большой дивергенции хромосомных наборов.

Очень гетерогенным по кариотипам является отряд сомообразных (Siluriformes). У многих видов диплоидное число хромосом превышает 54—60, а некоторые многохромосомные виды сем. Clariidae и Callichthyidae есть основания считать полиплоидами. Так, в роде *Coridorus* (Callichthyidae) имеется ряд видов с кратным увеличением числа хромосом и числа плеч (Dunham et al., 1980; Scheel, устн. сообщ.).

	Число хромосом, 2n	Число плеч, N. F.	ДНК/n, (ng)
<i>Coridorus arcuatus</i> ,			
<i>C. axelrodi</i> и др. . . . .	46	92	4.1 (1 вид) *
<i>C. melanistis</i> . . . . .	48	—	3.0
<i>C. myersi</i> . . . . .	56	—	2.3
<i>C. metae</i> . . . . .	92	180	—
<i>C. jullii</i> . . . . .	92	184	4.2
<i>C. aeneus</i> . . . . .	132	222	4.4

\* Возможна ошибка в видовом диагнозе (Scheel, устн. сообщ.).

Содержание ДНК оказалось повышенным у видов с увеличенным числом хромосом.

Род *Noturus* (сем. Ictaluridae) по числу хромосом очень изменчив, диплоидные наборы у более чем 20 видов варьируют в пределах от 54 до 40 хромосом (Le Grande, 1981). Предполагается, что уменьшение числа хромосом происходило путем центрических слияний, перичентрических инверсий и других перестроек независимо и параллельно в двух филетических ветвях этого рода. Род *Ictalurus* в этом же семействе, наоборот, характеризуется большими хромосомными наборами (от 48 до 62).

Обширный и хорошо изученный отряд карпозубых (*Syrpinodontiformes*) может служить ярким примером связи между числом хромосом и специализацией. Предполагаемое исходное число хромосом (48) в сем. *Syrpinodontidae* сохранилось только у 45 % видов, у остальных оно уменьшено вплоть до наборов с 18—20 хромосомами (см. табл. 2, рис. 14). Сходная картина наблюдается и в сем. *Goodeidae*. Среди живородящих *Poeciliidae*, наоборот, преобладает набор с 48 хромосомами.

В сем. *Syrpinodontidae* мы встречаемся с различиями в степени редукции числа хромосом между родами, с межвидовой и, наконец, внутривидовой изменчивостью кариотипов. В пределах многих политипических родов наблюдается одна и та же закономерность — наличие большего или меньшего числа видов с редуцированным набором. Приведем примеры такой изменчивости (по: Scheel, 1972a, с дополнениями по: Scheel, устн. сообщ.).

Род	Встречающиеся диплоидные числа у разных видов (в скобках — число видов)
<i>Fundulus</i>	48(15); 46(4); 44(1); 40(2); 34(1); 32(1)
<i>Rivulus</i>	48(5); 46(3); 44(2); 40(1)
<i>Aplocheilichthys</i>	50(4); 48(7); 42(1); 40(2); 38(1), 34(2)
<i>Notobranchius</i>	44(1); 38(3); 36(3); 18(1)
<i>Aphyosemion</i>	46(2); 42(4); 40(19); 38(4); 36(4); 34(3); 32(1); 30(3); 28(2); 22(2); 20(3); 18(1)

По мере уменьшения числа элементов увеличивается количество крупных метацентриков (рис. 15); основным механизмом редукции надо считать центрические слияния. Большую роль играли и перичентрические инверсии (Scheel, 1972a, 1972b).

У некоторых видов внутривидовая изменчивость кариотипов не уступает межвидовой. Так, для трех видов *Aphyosemion* Шеел (Scheel, 1972a) получил следующие ряды кариотипов.

<i>A. bivittatum</i>	40, 38, 36, 34, 30, 26
<i>A. calliurum</i>	40, 38, 36, 34, 32, 30, 26, 22, 20
<i>A. cameronense</i>	34, 32, 30, 28, 26, 24

Вариация эта носит систематический характер, разновидности из разных мест имеют разное число хромосом. Анализируя вид *A. bivittatum*, Шеел отмечает, что кариотипы с наборами из 40 или 38 хромосом характерны для наиболее «генерализованных» разно-

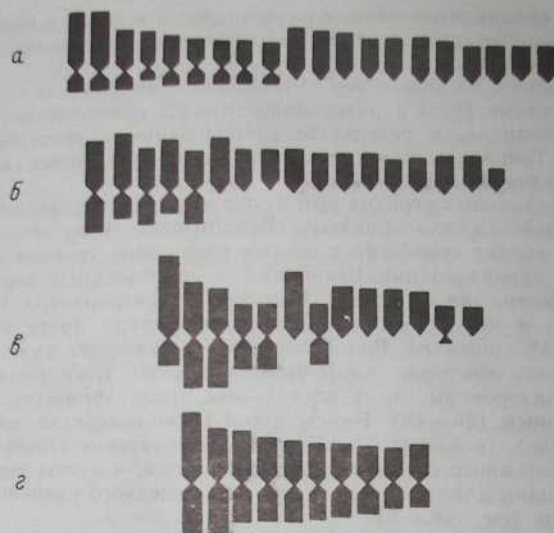


Рис. 15. Гаплоидные наборы хромосом различных рас *Aphyosemion calliurum*, схема (по: Scheel, 1972a).

а —  $n=20$ ; б —  $n=17$ ; в —  $n=13$ ; г —  $n=10$ .

видностей. В процессе заселения водоемов (миллионы лет назад) в обширных тропических лесах исходные формы должны были быть достаточно гибкими и, следовательно, иметь генотипы с максимальной изменчивостью (слабым сцеплением генов). Впоследствии, после проникновения в те же маленькие, очень сильно изолированные водоемы других видов *Aphyosemion*, выгодной стала максимальная специализация и ограничение изменчивости. В ходе отбора получали преимущество особи с малым числом хромосом, т. е. с более устойчивыми генными сочетаниями. Такой же процесс специализации и параллельного уменьшения числа хромосом происходил и при расселении *A. calliurum*. Сохранению каждого из видов способствовало наличие разновидностей с более пластичным генотипом, т. е. с меньшей степенью сцепления, с большим числом хромосом. При случайном вымирании сильно специализированных форм освободившиеся экологические ниши могут занимать эти достаточно пластичные разновидности (Scheel, устн. сообщ.).

Этот замечательный пример своеобразной адаптивной стратегии вида показывает, что у зубастых карпов в каждом отдельном случае эволюция карิโอотипа определялась равновесием нескольких сил. Главными из них являлись выгода специализации и в то же время необходимость сохранения достаточной пластичности. Из-



лишь специализированные разновидности и виды, а может быть и роды, вымирали при неблагоприятных изменениях условий существования.

В одном из родов сем. Poeciliidae — *Poeciliopsis* — имеются триплоидные виды и разновидности с 72 хромосомами, возникшие, очевидно, в результате гибридизации и гиногенеза (см. гл. 7). Триплоиды могут появляться и при некоторых скрещиваниях видов из рода *Poecilia*.

Из остальных отрядов рыб лучше других исследованы некоторые семейства окунеобразных (Perciformes). В эту гетерогенную группу входят семейства с весьма различным уровнем пластичности и специализации. Широкая приспособляемость характерна, в частности, для окуневых (Percidae) и центрарховых (Centrarchidae), и мы видим, что в этих семействах почти все виды имеют 48 хромосом. Род *Etheostoma* в семействе окуневых является исключением; многочисленные виды этого рода сильно специализированы, но у всех у них число хромосом остается неизменным ( $2n=48$ ). Вместе с тем такие семейства, как бычки (Gobiidae), хромисты (Cichlidae) и лабиринтовые (Anabantidae), включают много специализированных форм, и в этих семействах мы находим довольно много случаев численного уменьшения карิโอ типов (см. табл. 2).

Об отрядах скорпенообразных, камбалообразных, иглобрюхообразных и некоторых других таксонах наиболее продвинутых костистых рыб сказать что-нибудь трудно из-за малочисленности наблюдений. Отметим лишь, что у рыб всех этих отрядов, а также у колюшек, тенденция к уменьшению числа хромосом проявляется очень отчетливо (см. табл. 2).

Таким образом, сопоставление всех до сих пор исследованных рыбообразных и рыб позволяет сделать вывод о несомненном уменьшении как числа хромосом, так и количества ДНК на геном по мере продвижения от примитивных к более высокоорганизованным группам. Эта закономерность была отмечена ранее многими исследователями (Hinegardner, 1968, 1976a; Hinegardner, Rosen, 1972; Кирпичников, 1973б; Ohno, 1974). Среди наиболее примитивных групп небольшие хромосомные наборы имеют миксины и двоякодышащие рыбы, но для них характерен высокий уровень содержания ДНК. В разных таксонах рыб наблюдается и увеличение и уменьшение числа хромосом. Редукцию хромосом, очевидно, нельзя приписать случайной фиксации робертсоновских транслокаций — более вероятным является отбор, диктуемый условиями существования той или другой группы и характером приспособлений рыб к окружающей среде. Уменьшение числа хромосом в ряде случаев связано, несомненно, со специализацией видов, требующей ограничения комбинаций генетического материала. Эта связь, однако, не абсолютна: изменение числа хромосом и количества ДНК в ядре может быть результатом приспособления к специфическим условиям существования и, в частности, необходимости изменения уровня метаболизма.

Главную роль в эволюции кариотипа рыб играли хромосомные перестройки типа центрических слияний (и, вероятно, разделений) и перичентрических инверсий. Можно предполагать, по аналогии с другими организмами, что в этом процессе большое участие принимают парацентрические инверсии, тандемные дупликации и мелкие нехватки, но пока мы не располагаем адекватными методами их обнаружения у рыб.

Полиплоидия неоднократно имела место в эволюции рыб. Доказанными можно считать случаи независимого возникновения полиплоидов в семействе осетровых, отрядах лососеобразных и карпообразных рыб и в меньшей степени в отряде сомообразных. Не исключено, что полиплоидия имела место и при эволюционном развитии некоторых других таксонов. Возможность выживания полиплоидов у рыб обусловлена наличием у многих из них сравнительно простого типа генетического определения пола, а у некоторых и полного отсутствия половых хромосом (Викторовский, 1969).

Эволюция хромосомного аппарата у двоякодышащих рыб представляет совершенно исключительный пример многократного увеличения хромосомного материала и параллельного увеличения размеров клеток. Этот пример может оказаться полезным при исследовании путей проникновения водных организмов на сушу.

Имеются указания на существование различий в числе хромосом между пресноводными и морскими рыбами, а также между глубоководными и прибрежными формами (Никольский, 1973; Никольский, Васильев, 1973). Предположение об увеличенном числе хромосом у пресноводных рыб вызывает большие сомнения, в целом ряде отрядов или в отдельных семействах пресноводные виды характеризуются сильно редуцированным числом хромосом, морские и проходные, наоборот, увеличенным. Ярким примером наличия редуцированных наборов могут служить, в частности, пресноводные зубастые карпы. Меньше сомнений вызывают данные о большем числе хромосом у арктических рыб, но и в этом случае не следует забывать о главном факторе дивергенции кариотипов рыб — степени их специализации, несомненно большей у обитателей тропиков и субтропиков.

В недавно опубликованной работе В. П. Васильев (1983) на большом статистическом материале показал наличие существенной положительной корреляции между кариологической изменчивостью внутри определенного таксона и степенью изоляции видов. Интересна и обнаруженная им отрицательная корреляция между кариотипическим разнообразием и плодовитостью рыб. Таким образом, дивергенция кариотипов рыб усиливается при наличии изоляции и сниженной плодовитости.

## ХРОМОСОМНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ У РЫБ

Мы уже видели, что число хромосом у рыб меняется в широких пределах и что одним из важнейших механизмов такого изменения является центрическое слияние хромосом разных пар (робертсоновские транслокации). Первым последствием возникновения такого рода перестройки, если она сохранится в популяции, будет полиморфизм по числу хромосом. Можно говорить о трех уровнях хромосомного полиморфизма:

1) полиморфизм клеток у одной и той же особи (внутрииндивидуальный уровень, или мозаицизм);

2) различия между особями в пределах семьи или одной популяции (внутрипопуляционный уровень);

3) различия между популяциями или расами (подвидами) в пределах одного вида (межпопуляционный уровень).

**Внутрииндивидуальная изменчивость числа хромосом (мозаицизм).** Мозаицизм обнаружен у многих видов рыб. У эмбрионов радужной форели были найдены следующие числа хромосом (Ohno et al., 1965).

Число хромосом . . . . .	59	60	61	62	63	64
в том числе телоцентрических . . . . .	14	16	18	20	22	24
Число метафаз:						
1-й эмбрион . . . . .	2	15	6	1	0	3
2-й » . . . . .	3	4	0	8	1	2
3-й » . . . . .	1	21	2	1	1	0

Мы видим, что в этом случае изменчивость числа хромосом несомненно связана с робертсоновскими слияниями—разделениями. Изменчивость хромосомных чисел характерна и для большинства органов подрастающей и взрослой форели.

Сходные результаты получены при семейном анализе эмбрионов радужной форели ропшинской популяции (табл. 5).

Таблица 5

Изменчивость кариотипов у радужной форели (по: Кайданова, 1974)

Семья, №	Эмбрион, №	Кариотипы (2n)							Общее число просчитанных метафаз
		58	59	60	61	62	63	64	
1	1	2	2	1	1				6
	2		1	4	1				6
	3			1	1	6			8
2	1				2	3	1		6
	2					6	1		7
3	1					6	4	1	11
	2					2	4	4	10



Обнаружены большие различия как между семьями, так и между отдельными зародышами в пределах одной семьи. Размах изменчивости у каждого эмбриона не очень велик. Наблюдается, как и в опытах Оно (Ohno et al., 1965), небольшое преобладание четных наборов.

Хорошее качество фотографий, приведенных Т. И. Кайдановой (рис. 16), позволяет предполагать, что ошибки при подсчете были минимальными. Число плеч почти во всех случаях было одинаковым — 104. Межклеточная изменчивость числа хромосом у радужной форели описана и в других работах (Fukuoka, 1972b; Thorgaard, 1976, и др.).

Большую изменчивость «внутри особи» нашел Робертс (Roberts, 1970) у атлантического лосося *Salmo salar*. К сожалению, цифры Робертса вызывают некоторые сомнения. Материалом для получения митозов служили культуры клеток яичников, но в процессе культивирования отдельные хромосомы при делении клеток могут теряться. Кроме того, в специфических условиях культуры клеток двуплечие в норме хромосомы (их у лосося 7—8 пар) могли разъединиться.

По данным Я. В. Баршене (1977а, 1978, 1980, 1981), клеточный полиморфизм у атлантического лосося весьма значителен, но слабо связан с робертсоновскими транслокациями. В его основе лежат, по-видимому, неправильное расхождение гомологичных хромосом, элиминация некоторых из них во время митозов и межхромосомные транслокации. По мнению Баршене (1978, 1980), наиболее распространенными являются наборы типа  $16m+42a$  (N. F.=74) и  $14m+44a$  (N. F.=72) (см. с. 52), но встречаются и митотические пластинки с другими соотношениями хромосом двух типов.

Большой материал по изменчивости хромосомных наборов (мозаицизму) на эмбриональных стадиях развития нерки *Oncorhynchus nerka* приводит Е. В. Черненко (1968, 1971, 1976б, 1977). Для каждого эмбриона характерна «своя» хромосомная изменчивость, чаще всего встречаются наборы с модальными числами 56, 57 и 58. Число акроцентрических хромосом увеличивается с увеличением общего числа хромосом, и это говорит в пользу наличия робертсоновских транслокаций, хотя не исключены и другие типы хромосомных перестроек.

У кижуча *O. kisutch* также обнаружен полиморфизм, но число хромосом варьирует от клетки к клетке в более узких пределах, равняясь или 58, или 60 (Ohno et al., 1969а). Робертсоновские транслокации здесь происходят только между двумя парами хромосом, число плеч остается строго постоянным и равно 104. У солнечной рыбки *Lepomis cyanellus* в одной из одомашненных популяций была найдена изменчивость по числу хромосом, связанная с центрическим слиянием хромосом двух пар (Veřak et al., 1966). У особей с 47 хромосомами, гетерозиготных по робертсоновской транслокации, происходило соматическое расщепление по числу хромосом с образованием клеток трех типов ( $2n=46$ , 47 и 48). Число крупных метацентрических элементов в этих



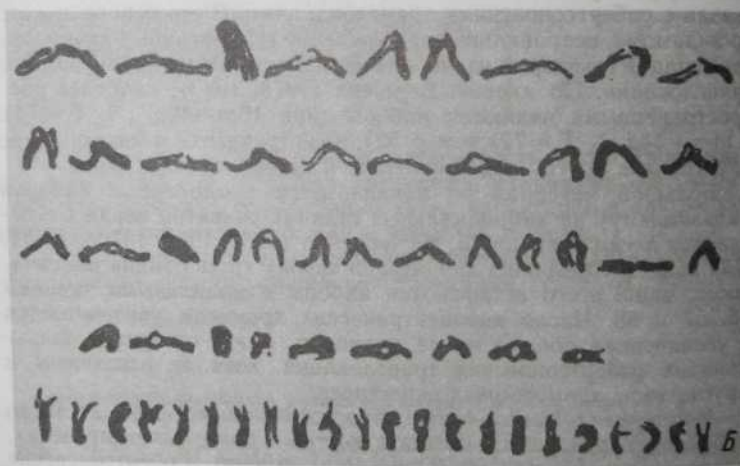
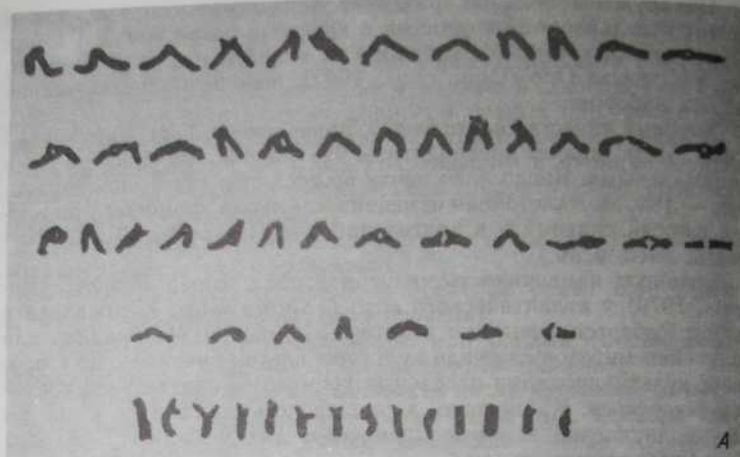


Рис. 16. Хромосомный полиморфизм у радужной форели *Salmo gairdneri* (препараты и фот. Т. И. Кайдановой).  
 А —  $2n=59$ ; Б —  $2n=63$ . Верхние четыре ряда — мета- и субметацентрические хромосомы; нижние ряды — акро(тело)центрические хромосомы.

клетках равнялось соответственно 2, 1 и 0 (рис. 17). У азиатской карповой рыбки *Acheilognathus rhombea* соматическое расщепление носило несколько иной характер — у одной и той же особи были найдены клетки с тремя разными, но всегда четными наборами хромосом. В клетках с 48 хромосомами все они были акроцентриками, при 46 хромосомах в кариотипе появлялись два метацентрика, при 44 — четыре (Nogusa, 1955b). Очевидно, две транслокации происходили одновременно — четыре акроцентрических хромосомы, составлявшие две пары, объединялись в две метацентрические или восемь — в четыре.

Чаще всего межклеточный хромосомный полиморфизм наблюдается у лососевых. Оно (Ohno, 1970a) объясняет это полиплоидным происхождением лососевых; между парами удвоенных хромосом сохраняется сродство, в мейозе образуются мультиваленты. У радужной форели хромосомная изменчивость типа мозаицизма может быть прямым следствием ее гибридного происхождения. Помимо Робертсоновских перестроек, у лососевых возможны и другие механизмы межклеточного полиморфизма — нерасхождение, элиминация отдельных мелких элементов, сложные межхромосомные перестройки. Может меняться при этом и число плеч (Баршене, 1977a; Черненко, 1977; Горшкова, 1980).

**Внутрипопуляционная хромосомная изменчивость, или истинный полиморфизм.** Различия между особями по числу хромосом обнаружены у нескольких видов рыб. Такая изменчивость наблюдается у большинства видов с межклеточной хромосомной вариацией, обусловленной центрическими слияниями, например у *Acheilognathus rhombea*, *Lepomis cyanellus*, *Salmo gairdneri*, *Salvelinus malma* и *S. leucomaenis*. У радужной форели, в частности,

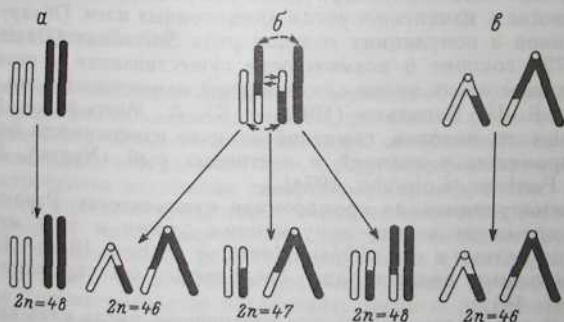


Рис. 17. Схема соматического расщепления по числу хромосом у зеленушки *Lepomis cyanellus* (по: Vesak et al., 1966). Показаны только две пары хромосом, охваченные транслокацией.

а — нормальные гомозиготы с 48 акроцентрическими хромосомами; б — гетерозиготы (2n=47) и расщепление в соматических клетках; в — гомозиготы с центрическим слиянием хромосом двух пар (2n=46, в том числе две пары метацентрических хромосом).

в одной и той же племенной группе найдены особи с разными модалными числами хромосом, от 58 до 64 (Кайданова, 1974, 1976; Thorgaard, 1976, 1983; Hartley, Horne, 1982, 1984; Ueda, 1983). В популяции *Lepomis cyanellus* обнаружены рыбы с 48 (нормальные гомозиготы), 47 (гетерозиготы по транслокации) и 46 (гомозиготы по транслокации) хромосомами (Beçak et al., 1966).

Внутрипопуляционный полиморфизм робертсоновского типа наблюдается у черноморской смариды *Spicara flexuosa* (сем. Centranchidae); модалное число хромосом у разных особей составляет 44, 45 и 46 (Васильев, 1978б; Васильев и др., 1980а). В семействе подкаменщиков (Cottidae) полиморфным по числу хромосом является *Myoxocephalus scorpius*, в семействе бычков (Gobiidae) — *Gobius ophioccephalus* (Васильев, 1983); в обоих случаях было изучено мало рыб, нужны дополнительные исследования. У беломорской сельди *Clupea harengus* встречаются особи с 52 и 54 хромосомами (Крысанов, 1978), среди лососевых рыб полиморфна горбуша (Горшков, Горшкова, 1981). Изменчив кариотип в некоторых популяциях африканских зубастых карпов видов *Aphyosemion cognatum*, *A. bivittatum*, *A. calliurum* и *A. camerense* (Scheel, 1966, 1972а). Во всех перечисленных здесь случаях большое значение в эволюции кариотипов несомненно играли робертсоновские транслокации.

У рыб существует, как мы уже упоминали, и внутрипопуляционный хромосомный полиморфизм неробертсоновского типа. В основе изменчивости, описанной Я. В. Баршене (1977а) у атлантического лосося, а также В. П. Васильевым (1983) у бычка *Benthophilus stellatus* и Араи и Фуджика (Arai, Fujiki, 1978b) у подкаменщика *Pseudoblennius marmoratus*, лежат, очевидно, перестройки типа парацентрических и перичцентрических инверсий, приводящие к изменению числа хромосомных плеч. Обнаружение трисомиков в популяциях гольцов рода *Salvelinus* (Davisson et al., 1972) говорит о возможности существования у некоторых многохромосомных видов анеуплоидной изменчивости; это же отмечают В. П. Васильев (1983) и Ю. А. Митрофанов (1983). Не вызывает, наконец, сомнений наличие изменчивости по числу микрохромосом у сельдахов и осетровых рыб (Nygren, Jahnke, 1972b; Fontana, Colombo, 1974).

**Межпопуляционная хромосомная изменчивость.** Различия по числу хромосом между популяциями одного и того же вида особенно велики в сем. Cyprinodontidae (Scheel, 1972а). Пример с несколькими видами рода *Aphyosemion* был приведен нами выше (с. 44).

Ряды диплоидных чисел при постоянстве числа плеч найдены и у некоторых видов в родах *Aplocheilus* и *Notobranchius*. В этом же семействе различие между популяциями по числу хромосом установлено при исследовании *Aphanius chantrei* (Oztaп, 1954) и *Fundulus notatus* (Black, Howell, 1978). Расы с 46 и 48 хромосомами имеются у *Lepomis cyanellus* (Roberts, 1964). У лососевых изменчивыми оказались кариотипы *Salmo gairdneri* (Кайда-

нова, 1974; Thorgaard, 1983), *S. clarki* и *S. aguabonita* (Simon, Dollar, 1963; Gold, Gall, 1975), *Salvelinus malma* и *S. leucomaenis* (Викторовский, 1975а).

У двух подвидов обыкновенного сига — чудского *Coregonus lavaretus maraenoides* и ладожского *C. l. ludoga* — число хромосом одинаково, но число метацентрических хромосом в кариотипе ладоги на четыре меньше, чем в кариотипе чудского сига. Смешение этих подвидов при их акклиматизации в оз. Севан привело к возникновению полиморфной популяции (Рухкян, Аракелян, 1980).

Севанская форель *Salmo ischchan* представлена четырьмя биологическими расами с разным числом хромосом (80 и 82 — см.: Рухкян, 1982). Хромосомные расы имеются у двух видов из семейства вьюновых (Cobitidae) — у вьюна *Misgurnus anguillicaudatus* (Ojima, Takai, 1979b) и у шиповки *Cobitis taenia* (Ueno et al., 1980; Васильев, Васильева, 1982), а также у сомиков из сем. Ictaluridae — *Noturus flavus* (Le Grande, Cavender, 1980) и из сем. Bagridae — *Pseudobagrus auranthiacus* (Ueno, 1974), и у некоторых других пресноводных рыб. Межпопуляционные различия наблюдаются часто в тех же таксонах, для которых характерна внутривидовая полиморфность и внутриндивидуальная вариация в числе хромосом. Эта изменчивость распространена в мире рыб не очень широко, хотя различия между видами часто связаны с закрепленными в ходе эволюции робертсоновскими транслокациями и другими перестройками хромосом. По-видимому, перестройка хромосомного аппарата при видообразовании происходит сравнительно быстро и ее сейчас можно обнаружить только в немногих «горячих точках» эволюции рыб.

#### ПОЛОВЫЕ ХРОМОСОМЫ

Долгое время исследователи хромосом рыб не обнаруживали у них гетерохромосом. Объясняется это тем, что многие рыбы обладают, по сравнению с высшими позвоночными, относительно примитивным механизмом определения пола. Среди современных костистых рыб встречаются настоящие синхронные гермафродиты — к ним относятся, в частности, некоторые морские окуни (сем. Serranidae) и отдельные представители из других семейств, например *Rivulus marmoratus* из сем. Cyprinodontidae (Harrington, 1963, 1971; Atz, 1964; Ohno, 1967, и др.). Синхронный гермафродитизм в ряде случаев сменяется последовательным — протандрическим или, чаще, протогиническим: сначала половая железа работает как яичник, затем начинается дегенерация овоцитов и появляются участки с мужскими половыми клетками (сем. Serranidae — Clark, 1959; Smith C., 1975; сем. Anthidae — Fishelson, 1970; сем. Lethrinidae — Young, Martin, 1982). У всех гермафродитных рыб, как синхронных, так и гонохористов, генетическое определение пола, видимо, отсутствует.



Отдельные гермафродитные особи и интерсексы были обнаружены у многих видов рыб, в норме отличающихся четким разделением полов. Встречаются гермафродиты, в частности, у сигов (Porter, Corey, 1974), у карпа (Kossmann, 1971), у тилапий (Rothbard et al., 1982), у гуппи (Spigway, 1957). У карпа и гуппи оказалось даже возможным самооплодотворение. Массовая интерсексуальность характерна для некоторых популяций ерша *Acerina cernua* (Бущкая, 1976).

У большинства рыб, в том числе и у тех, у которых изредка появляются гермафродиты, имеются настоящие генетические механизмы определения пола. Разные виды, а иногда и целые таксоны, находятся на разных этапах развития этих механизмов. К самому примитивному типу относится полигенное определение пола: «мужские» и «женские» гены находятся во многих хромосомах, и развитие в мужском или женском направлениях зависит от баланса этих генов. Примерами наличия такого определения пола может служить меченосец *Xiphophorus helleri*, а также живородки *Limia (Poecilia) vittata* и *L. caudofasciata* из сем. Poeciliidae (Kosswig, 1965, и др.). Каждый отдельный ген, влияющий на развитие гонад, оказывает сравнительно слабое действие, изменение условий содержания рыб и изменение генотипической среды легко могут поэтому сопровождаться и изменением соотношения полов. К наиболее совершенному типу регуляции пола следует отнести определение пола с помощью специальных половых хромосом (гоносом). Половые хромосомы у всех животных обозначают буквами X (женская) и Y (мужская) при так называемой мужской гетерогаметности (самки имеют две гомологичные X-хромосомы, самцы — одну X и одну, непарную, Y). В случае женской гетерогаметности половые хромосомы самца (ZZ) одинаковы, хромосомы самки (ZW) различны.

У некоторых живородящих рыб из сем. Poeciliidae и Cyprinodontidae, в частности у гуппи (*Poecilia reticulata*) и медаки (*Oryzias latipes*), пол определяется хромосомами, но различия между половыми хромосомами не обнаруживаются. Маркировать эти хромосомы удается при помощи расположенных в них генов окраски. Можно предполагать, что X- и Y-хромосомы различаются у этих видов только по наличию в них одного или немногих специфических генов пола. Перекрест между X- и Y-хромосомами уже затруднен, но процесс разрушения непарной хромосомы находится еще на начальной стадии. У китайского подвида серебряного карася *Carassius auratus auratus* половые хромосомы по размерам неразличимы, но при дифференциальном S-окрашивании у самки хорошо заметны две гомологичные хромосомы с характерной полосой на конце короткого плеча, у самца такую полосу имеет одна хромосома (Ojima, Takai, 1979a).

В некоторых популяциях пецилий и тилапий имеются X-хромосомы с разными по силе действия женскими генами (Kallman, 1973; Hammerman, Avtalion, 1979; Orzack et al., 1980). В таких случаях у одного и того же вида сосуществуют мужская и женская

гетерогаметность (Gordon, 1947a; Kallman, 1975; Wohlfarth et al., 1983).

Определение пола с помощью дифференцированных гоносом, отличающихся по одному или немногим генам пола, характерно, по-видимому, для многих рыб, в частности для большинства лососевых и карповых, для зубастых карпов и других таксонов. Генетические факторы, влияющие на пол (вероятно, на развитие полоопределяющих гормонов), имеются у них и в аутосомах. Особенно четко сложное взаимодействие половых хромосом и аутосом показано в опытах с тилляпией (Hammerman, Avtalion, 1979). Вместе с тем гены пола, находящиеся в гоносомах, играют главную роль в определении пола.

Переопределение пола под влиянием внешних воздействий (например, температуры) возможно и у рыб, имеющих половые хромосомы. Кормление молоди мужским (тестостерон) и женским (эстрадиол) гормонами или их добавка в воду приводят иногда к полному превращению пола, но у потомков превращенных рыб пол определяется снова половыми хромосомами (Yamamoto, 1955, 1958 и др.; Johnston et al., 1978, 1979a, 1979b; Goetz et al., 1979; Okada et al., 1979; Yang Yongquan et al., 1979; Hunter et al., 1982; Woney et al., 1984; Bye, Lincoln, 1985; Shelton, 1985).

Гормональное превращение пола позволяет сравнительно просто определить тип гетерогаметности без исследования хромосом под микроскопом и без детального генетического анализа. При гомогаметности самок после превращения их (под воздействием тестостерона) в самцов скрещивание таких самцов с нормальными самками дает в потомстве одних самок. При гетерогаметности самок подобное же скрещивание сопровождается появлением в потомстве и самок и самцов:

$$\begin{aligned} \delta \text{ XX (превращенный)} \times \text{♀ XX} &= 100 \% \text{♀♀ XX}; \\ \delta \text{ WZ (превращенный)} \times \text{♀ WZ} &= 25 \% \delta\delta \text{ ZZ} + 50 \% \text{♀♀ WZ} + \\ &+ 25 \% \text{♀♀ WW}. \end{aligned}$$

Соответственно при получении потомства от самцов, превращенных в самок, при мужской и женской гетерогаметности можно ожидать следующее потомство:

$$\begin{aligned} \text{♀ XY (превращенная)} \times \delta \text{ XY} &= 25 \% \text{♀♀ XX} + 50 \% \delta\delta \text{ XY} + 25 \% \delta\delta \text{ YY}; \\ \text{♀ ZZ (превращенная)} \times \delta \text{ ZZ} &= 100 \% \delta\delta \text{ ZZ}. \end{aligned}$$

Опыты, поставленные на радужной форели *Salmo gairdneri* (Johnston et al., 1979b), кижуче *Oncorhynchus kisutch* (Hunter et al., 1982), золотой рыбке *Carassius auratus* (Yamamoto, Kajishima, 1968; Yamamoto, 1975a) и тилляпии *Tilapia (Oreochromis) mossambica* (Yang Yongquan et al., 1979) показали, что у всех этих видов гетерогаметны самцы. С помощью гиногенеза (см. гл. 7) установлена гетерогаметность самцов у белого амура *Clenopharyngodon idella* и гетерогаметность самок у речной камбалы *Platyichthis flesus* (Stanley, 1976b; Lincoln, 1981).

В некоторых таксонах рыб процесс эволюции половых хромо-

сом зашел гораздо дальше. К настоящему времени более чем у 50 видов, принадлежащих к различным отрядам, найдены настоящие гетерохромосомы, нередко сильно отличающиеся по величине и строению (табл. 6). Преобладает мужская гетерогаметность ( $\text{♀♀ XX}$ ,  $\text{♂♂ XY}$ ), реже встречается женская ( $\text{♀♀ WZ}$ ,  $\text{♂♂ ZZ}$ ). У гамбузии *Gambusia affinis* женская гетерогаметность характерна для подвида *G. a. affinis*, населяющего побережье Мексиканского залива; у другого подвида, *G. a. holbrooki*, и в Америке и в Европе гетерохромосомы отсутствуют (Black, Howell, 1979; Lodi, Marchionni, 1980b). Описаны случаи отсутствия Y-хромосомы у самцов (тип XX—X0), но в этих случаях предполагается соединение Y-хромосомы (при помощи транслокации) с одной из аутосом (Thorgaard, 1978). Такое же соединение Y-хромосомы с другими элементами генома можно предположить и в случаях определения пола по типу  $\text{♀♀ XXXX}$ ,  $\text{♂♂ XXV}$ , найденному у четырех представителей отряда зубастых карпов (Uyeno, Miller, 1971, 1972; Levin, Foster, 1972; Ewulonu et al., 1985), у электрических угрей (Forresti, 1974), у бычка *Gobionellus shufeldti* (Pezold, 1984), у эритринид из рода *Hoplias* (Bertollo et al., 1983) и у одного вида из отряда иглобрюхообразных (Tetraodontiformes) (Murofushi et al., 1980). Непарная хромосома может достигать при этом очень больших размеров (рис. 18).



Рис. 18. Кариотипы самки и самца *Megupsilon aporus*. У самки 44 аутосомы и четыре X-хромосомы; у самца 44 аутосомы, две X-хромосомы и гигантская Y-хромосома (по: Uyeno, Miller, 1971).

Таким образом, рыбы в отношении механизмов определения пола представляют чрезвычайно гетерогенную группу животных. Мы встречаемся здесь с синхронным или последовательным гермафродитизмом, со смешанным определением пола, когда на разви-

Таблица 6

## Гетерохромосомы у рыб

Отряд, семейство	Род и вид	Тип гетерохромосом	Литературный источник
Selachiiformes, Dasyatidae	<i>Dasyatis sabina</i>	XY	Donahue, 1974
Salmoniformes: Salmonidae	<i>Salmo gairdneri</i> <i>Oncorhynchus nerka</i>	XY XXY, XXXX	Thorgaard, 1977 Thorgaard, 1978; Шеленкова, 1986
Galaxiidae	<i>Galaxias platei</i>	XY	Campos, 1972
Sternoptychidae	<i>Sternoptyx diaphana</i>	XO	Ebeling, Chen, 1970
Bathylagidae	<i>Bathylagus milleri</i> <i>B. ochotensis</i> <i>B. wesethi</i> <i>Leuroglossus stibbius</i>	XY XY XY XY	Ebeling, Setzer, 1971 Ebeling, Chen, 1970 Тот же > >
Myctophiformes: Neoscopelidae	<i>Scopelengys trislis</i> Два вида (не идентифицированы)	XY XY	> > > >
Myctophidae	<i>Lampanyctus ritleri</i> <i>L. ingens</i> <i>Symbolophorus californiensis</i> Два вида (не идентифицированы)	XO XO XY XY	Chen, Ebeling, 1974 Тот же > > Chen, 1969
Synodontidae	<i>Saurida elongata</i> <i>S. undosquamis</i>	ZW ZW	Nishikawa, Sakamoto, 1978 Тот же
Anguilliformes: Anguillidae	<i>Anguilla anguilla</i> <i>A. rostrata</i> <i>A. japonica</i>	ZW ZW ZW	Passakas, Klekowski, 1972; Passakas, 1981 Ohno et al., 1973 Park, Kang, 1976
Congridae	<i>Astroconger myriaster</i>	ZW	Тот же
Cypriniformes: Cyprinidae	<i>Vimba vimba</i> <i>Carassius auratus</i>	XY XY	Rudek, 1974 Ojima, Takai, 1979a
Erythrinidae	<i>Hoplias lacerdae</i> <i>H. malabaricus</i>	XY XXY, XXXX	Bertollo et al., 1978 Тот же
Anostomidae	<i>Leporinus lacustris</i> <i>L. silvestrii</i> <i>L. obtusidens</i>	XY ZW ZW	Galetti et al., 1981 Тот же > >
Paradontidae	<i>Apareiodon affinis</i>	ZWW	Moreira et al., 1980
Electrophoridae	<i>Eigenmannia</i> sp.	XXY, XXXX	Forresti, 1974
Siluriformes: Bagridae	<i>Mystus tengara</i>	ZW	Rishi, 1973
Loricariidae	<i>Plectostomus anastroides</i> <i>P. macrops</i>	XY XY	Michele et al., 1977 Тот же
Ictaluridae	<i>Noturus taylori</i>	XY	Le Grande, 1981
Siluridae	<i>Callichromus bimaculatus</i>	XXY, XXXX	Rishi, 1976b
Cyprinodontiformes: Cyprinodontidae	<i>Fundulus diaphanus</i> <i>F. parvipinnis</i>	XY XY*	Chen, Ruddle, 1970 Тот же



Таблица 6 (продолжение)

Отряд, семейство	Род и вид	Тип гетерохромосом	Литературный источник
Poeciliidae	<i>Germanella pulchra</i>	XXY, XXXX	Levin, Foster, 1972
	<i>Megupsilon aporus</i>	XXY, XXXX	Uyeno, Miller, 1971
	<i>Gambusia affinis</i>	ZW *	Campos, Hubbs, 1971; Chen, Ebeling, 1968
	<i>G. nobilis</i>	ZW	Тот же
	<i>G. gaigei</i>	ZW	» »
	<i>G. hurtao</i>	ZW	» »
Goodeidae	<i>Mollienesis sphenops</i>	ZW	Rishi, Gaur, 1976
	<i>Xiphophorus maculatus</i>	XY	Foerster, Anders, 1977
	<i>X. xiphidium</i>	XY	Тот же
	<i>Allodontichthys hubbsi</i>	XXY, XXXX	Miller, Walters, 1972
Bericiformes:			
Melamphaeidae	<i>Melamphaeus parvus</i>	XY	Ebeling, Chen, 1970
Anoplogasteridae	<i>Scopelogadus mizolepis</i>	XY	Тот же
	<i>Scopeloberyx robustus</i>	XY	» »
Gasterosteiformes:			
Gasterosteidae	<i>Gasterosteus wheatlandi</i>	XY	Chen, Reisman, 1970
	<i>Apeltes quadracus</i>	ZW	Тот же
Perciformes:			
Periophthalmidae	<i>Boleophthalmus boddarti</i>	ZW	Subrahmanyam, 1969
Gobiidae	<i>Gobiodon citrinus</i>	XO	Arai, Sawada, 1974
	<i>Gobionellus shufeldti</i>	XXY, XXXX	Pezold, 1984
	<i>Mogrunda obscura</i>	XY	Nogusa, 1955a
Belontiidae	<i>Colisa latius</i>	ZO	Rishi, 1976a
	<i>C. fasciatus</i>	ZO	Rishi, 1979
Scatophagidae	<i>Scatophagus argus</i>	XY	Khuda-Bukhsh, Manana, 1974
Osphronemidae	<i>Trichogaster fasciatus</i>	ZW	Rishi, 1975
Cichlidae	<i>Geophagus brasiliensis</i>	XY	Michele, Takahashi, 1977
Scorpaeniformes:			
Cottidae	<i>Cottus pollyx</i>	XY	Miller, Walters, 1972
Labridae	<i>Coris julis</i>	XY **	Duchac et al., 1982
Pleuronectiformes:			
Cynoglossidae	<i>Symphurus plagiosa</i>	XO	Le Grande, 1975
	<i>Cynoglossus puncticeps</i>	ZW	Patro, Prasad, 1981
Tetraodontiformes:			
Monacanthidae	<i>Stephanolepis cirrifer</i>	XXY, XXXX	Murofushi et al., 1980

Примечание. \* — некоторые популяции у этих видов гомоморфны по половым хромосомам (Black, Howell, 1979; Kornfield, 1981); \*\* — хромосомное определение пола у этого вида совмещено со спонтанным превращением части самок в самцов.

тие признаков пола влияет и генотип и среда, с полигенными механизмами и, наконец, с наличием настоящих половых хромосом. При хромосомном определении пола, как мы видели, непарные хромосомы (Y или W) часто не отличаются от своих гомологов (X или Z), но обнаружено немало случаев существенных морфологических различий между ними.

### НЕХРОМОСОМНАЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ У РЫБ

Достоверных случаев наследственности, не связанной с хромосомами, у рыб пока не обнаружено. Исключением является довольно распространенное явление матроклинии, преимущественной передачи при некоторых скрещиваниях потомкам 1-го поколения признаков матери. Матроклиния отчетливо проявляется при некоторых внутривидовых и межвидовых скрещиваниях рыб. Основой матроклинии могут быть три явления.

1. Наличие в цитоплазме структур, содержащих ДНК (прежде всего митохондрий) и управляющих синтезом нескольких специфических белков. Передача таких нехромосомных генов происходит по женской линии, через цитоплазму яйца, и может привести к устойчивому материнскому наследованию.

2. Накопление в цитоплазме и желтке зрелого яйца большого количества продуктов деятельности хромосом материнского организма (мРНК и белков). Это приводит к преобладанию у эмбриона на начальных стадиях развития материнских черт. Надо добавить, что многие отцовские гены у рыб начинают работать (синтезировать белки), по-видимому, только на стадии бластулы, а иногда и позже.

Материнский эффект, обнаруженный при скрещивании карпа с диким амурским сазаном (Кирпичников, 1949), ропшинского карпа с украинским (Андрияшева, 1966), а также при скрещивании карпа с карасем (Николюкин, 1952), по нашему мнению, связан именно с этим механизмом.

3. Оплодотворение нормальным спермием нередуцированной (диплоидной) яйцеклетки и появление в результате триплоидных зародышей, у которых на два материнских генома приходится один отцовский. Триплоиды с преобладанием материнских признаков были получены при некоторых отдаленных скрещиваниях рыб (Васильев и др., 1978).

В большинстве случаев матроклинной наследственности у рыб наиболее вероятным является последствие генотипа матери; в пользу этого говорит ограниченность передачи материнских признаков первым поколением и их исчезновение в последующих. Вместе с тем нет сомнения, что факты настоящей нехромосомной наследственности будут обнаружены и у рыб, как они были найдены у ряда других животных (в частности, у дрозофилы) и у многих растений.

В заключение отметим наиболее интересные новые работы по карпологии рыб, не использованные нами при подготовке к печати этой главы. Количество видов рыбообразных и рыб с установленным числом хромосом превысило 1700 (Васильев, 1985, 1986). Общая картина распределения видов по числу хромосом изменилась, однако несущественно. В табл. 2 эти новые данные не включены.

Обнаружен еще один диплоидно—триплоидный комплекс (*Rutilus alburnoides*) в семействе карповых рыб (Collares-Pereira, 1985, 1986). В него входят диплоиды обоих полов с 50 хромосомами и триплоиды (самки) с 75 хромосомами, размножающиеся при помощи гиногенеза (см. гл. 7). Предполагается, что этот комплекс возник путем гибридизации *R. alburnoides* с близкими видами *R. cabeda* и *R. pyrenaicus* с последующим выпадением у части гибридов редукционного деления. Возникновение другого, ранее изученного диплоидно—триплоидного комплекса у щиповки *Cobitis taenia* также, вероятно, связано с гибридизацией и гиногенезом (Sofradžija, Berberović, 1978; Васильев, Васильева, 1982; Васильев и др., 1986).

Открыты новые интересные случаи хромосомного полиморфизма. У *Gymnotus carapo* (Gymnotidae) число хромосом в результате Робертсоновских транслокаций варьирует в пределах от 48 до 54 (Forresti et al., 1984). У бычка *Gobius paganellus* в пределах одной популяции встречается не менее 10 хромосомных морф, различающихся по числу хромосом (45—48) и по числу плеч (46—49). Предполагают, что эта изменчивость обусловлена Робертсоновскими слияниями и хромосомными перестройками типа инверсий и делеций (Giles et al., 1985; Thode et al., 1985).

У миксины *Eptatretus burgeri* в ядрах половых клеток содержатся либо 52 хромосомы (вариация 46—54), либо (в сперматоцитах) 25—26. В соматических клетках часть хромосомного материала теряется, число хромосом в среднем равно 36 (82% всех клеток), количество ДНК уменьшается на 20% (Kohn et al., 1986).

Обнаружена изменчивость по величине и интенсивности окрашивания района ядрышкового организатора. У чавычи, озерной палии и ручьевой форели (лососевые) эти варианты наследуются (Phillips et al., 1985; Maug et al., 1986; Phillips, Ihssen, 1986). Механизм сохранения в популяциях полиморфизма по ядрышковому организатору и его значение пока не выяснены.

Появились новые сообщения о различиях между полами по числу или структуре хромосом. Такие различия найдены у сибирской ряпушки (Фролов, 1986), у озерной палии (Phillips, Ihssen, 1985), у зубастых карпов *Poecilia sphenops* и *Notobranchius guentheri* (Haaf, Schmid, 1984; Ewulonu et al., 1985), у *Monopterus albus*, Synbranchidae (Liu, 1983) и у *Callionymus* spp., Callionymidae (Murofushi et al., 1984). Пол нередко при этом определяется системой множественных половых хромосом типа XXY—XXXX; такая система является, по-видимому, относительно примитивной по сравнению с более жесткими системами XX—XY и WZ—ZZ.



ГЕНЕТИКА РЫБ, РАЗВОДИМЫХ В ПРУДАХ И ОБИТАЮЩИХ  
В ЕСТЕСТВЕННЫХ ВОДОЕМАХОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ МЕНДЕЛЕВСКОГО  
НАСЛЕДОВАНИЯ

Задолго до появления хромосомной теории наследственности Мендель в своей замечательной работе «Опыты над растительными гибридами» (Mendel, 1865) сформулировал основные законы передачи признаков потомству: правило единообразия 1-го поколения гибридов, правило расщепления признаков во 2-м гибридном поколении, закон чистоты гамет и правило независимого распределения разных признаков в потомстве. Эти законы были в начале XX в. перестроены и подтверждены одновременно Корренсом, Чермаком и Де-Фризом.

В основе менделевских правил лежат закономерности поведения хромосом в ходе созревания половых клеток (мейоза) и при оплодотворении. Важнейшую роль при этом играет закон чистоты гамет. Хромосомной основой чистоты гамет является наличие в ядре каждой зрелой половой клетки лишь одной из двух парных хромосом. Ген (по Менделю — зачаток) попадает в гамету вместе с хромосомой, в которой он находится, не изменяясь под влиянием гена, локализованного в другой (парной) хромосоме. Различные формы одного и того же гена называют теперь аллелями. При наличии у гибрида двух разных аллелей одного гена (локуса) в двух парных хромосомах в каждую гамету может попасть после редукции только один из них. Образуются в равном количестве два типа гамет, что и определяет закономерности расщепления признаков (и генов) во 2-м поколении. При оплодотворении (слиянии гамет) хромосомы с разными аллелями комбинируются по законам случайности. При отсутствии усложняющих обстоятельств образуются примерно в равном количестве четыре типа зигот (рис. 19).

Многие признаки растений и животных подчиняются при наследовании закону доминирования — в гибридной зиготе один из аллелей оказывается «сильнее» другого и в процессе развития организма подавляет его. Такие аллели называются доминантными, соответственно «слабые» аллели — рецессивными. При полном доминировании аллеля *A* над аллелем *a* все потомки, имеющие



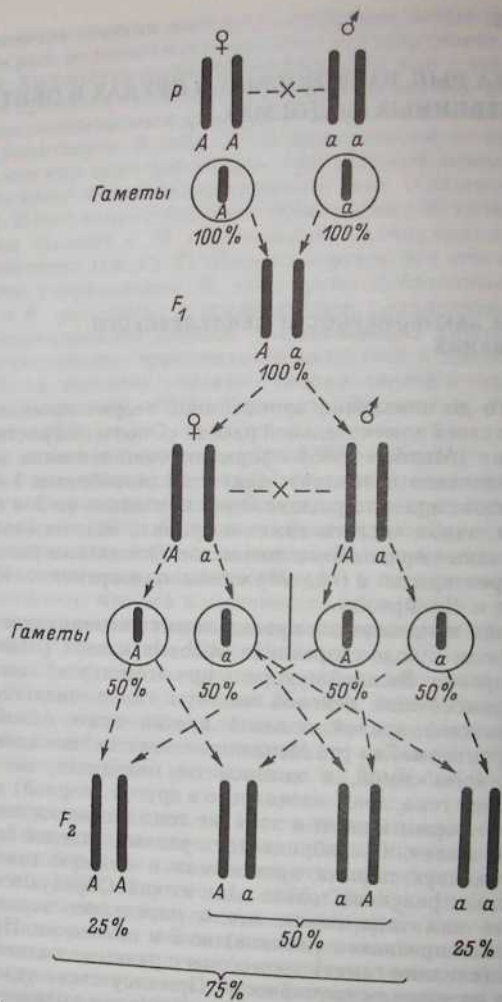


Рис. 19. Схема распределения хромосом и генов при мейозе и оплодотворении, как основы менделевских правил единообразия 1-го поколения и расщепления во 2-м поколении гибридов.

в одной хромосоме аллель  $A$ , будут похожи на родителя, передавшего им хромосому с геном  $A$ . Во 2-м поколении гибридов мы получим классическое менделевское отношение  $3 : 1$  (75 %  $AA$  и  $Aa$ , 25 %  $aa$ ). При полном доминировании гомозиготы  $AA$  не отличимы от гетерозигот  $Aa$ .

Если гомозиготы  $AA$  отличаются от гетерозигот  $Aa$ , 2-е поколение гибридов расщепляется на три группы —  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$  в отношении  $1 : 2 : 1$  (25 %  $AA$ , 50 %  $Aa$  и 25 %  $aa$ ). Это отношение является более общим, универсальным следствием закона чистоты гамет, так как оно прямо отражает главную закономерность распределения хромосом в мейозе — случайное расхождение хромосом каждой пары в ходе редукции и случайное слияние гамет с разными наборами аллельных генов.

Доминирование редко бывает полным. По некоторым, чаще всего внешним признакам ген может быть доминантным, но по другим, иногда очень важным показателям этот же ген оказывается полудоминантным. Конечным продуктом каждого гена (за исключением генов, ответственных за синтез массовых рибонуклеиновых кислот) является белковая цепочка — полипептид. У гомозиготы  $AA$  образуется один такой полипептид, у гомозиготы  $aa$  — другой; у гетерозиготы  $Aa$  могут синтезироваться оба белка, нередко к ним прибавляется третий, гибридный. Следовательно, по характеру белкового синтеза в большинстве случаев все три генотипа различаются достаточно четко.

При так называемых возвратных скрещиваниях типа  $Aa \times aa$  и  $Aa \times AA$  в потомстве наблюдается отношение  $1 : 1$ , так как только у гетерозиготной особи образуются два типа гамет,  $A$  и  $a$  (по 50 %).

Пожалуй, самым важным выражением закона чистоты гамет является разделение гамет гетерозиготной по любому гену особи на две равные по численности группы. Это разделение, по существу, основа всех, даже очень сложных, генетических закономерностей.

Независимое распределение признаков полностью объясняется независимым распределением хромосом разных пар в гаметы при редукционном делении. При двух парах генов и признаков ( $A$  и  $a$ ,  $B$  и  $b$ ) и соответственно двух парах хромосом во 2-м поколении гибридов возможны 16 сочетаний генов. Проще всего представить эти сочетания при помощи решетки Пённета, дающей формулы гамет и зигот.

При полном доминировании, в соответствии с данными, полученными Менделем, потомство делится по фенотипу на четыре группы —  $AB$ ,  $Ab$ ,  $aB$  и  $ab$  в отношении  $9 : 3 : 3 : 1$ . Если доминирование неполное, тогда отношение это становится более сложным ( $4 : 2 : 2 : 2 : 2 : 1 : 1 : 1 : 1$ ), появляется девять классов потомков, самыми многочисленными оказываются двойные гетерозиготы  $AaBb$ .

		Гаметы, ♂				
		AB	Ab	aB	ab	
Гаметы, ♀	AB	$\frac{A}{A} \frac{B}{B}$	$\frac{A}{A} \frac{B}{b}$	$\frac{A}{a} \frac{B}{B}$	$\frac{A}{a} \frac{B}{b}$	Зиготы
	Ab	$\frac{A}{A} \frac{B}{b}$	$\frac{A}{A} \frac{b}{b}$	$\frac{A}{a} \frac{B}{b}$	$\frac{A}{a} \frac{b}{b}$	
	aB	$\frac{A}{a} \frac{B}{B}$	$\frac{A}{a} \frac{B}{b}$	$\frac{a}{a} \frac{B}{B}$	$\frac{a}{a} \frac{B}{b}$	
	ab	$\frac{A}{a} \frac{B}{b}$	$\frac{A}{a} \frac{b}{b}$	$\frac{a}{a} \frac{B}{b}$	$\frac{a}{a} \frac{b}{b}$	
		Зиготы				

При расщеплении по трем независимым зачаткам, т. е. по трем генам, локализованным в разных парах хромосом, число типов гамет у каждого из родителей равняется 8 ( $2^3$ ), а число типов зигот (рассчитанных по решетке Пённета) — 64 ( $4^3$ ).

Расщепление, основанное на чистоте гамет и на случайном распределении хромосом во время редукционного деления, изменяется при наличии эпистаза — подавления одним геном другого, неаллельного ему гена. Так, в случае альбинизма нередко у альбиносов, гомозиготных по рецессивному гену, не проявляются другие гены окраски и отношение 9 : 3 : 3 : 1 превращается в отношение 9 : 3 : 4. Если при наличии гена *A* незаметны различия между генотипами *BB*, *Bb* и *bb*, мы получаем отношение (при полном доминировании) 12 : 3 : 1. Возможны и многие другие соотношения.

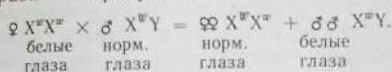
Очень часто мы встречаемся при анализе наследования признаков с летальными генами, вызывающими гибель гомозигот. Если гомозиготы *aa* нежизнеспособны, во 2-м поколении гибридов выживают только особи *AA* и *Aa*; это поколение оказывается либо однородным, либо, при различиях между *AA* и *Aa*, делится на две группы в отношении две гетерозиготы к одной гомозиготе. На многих животных и растениях удалось установить гибель на ранних стадиях развития (при определенных сочетаниях родителей) 25 % потомков. В естественных популяциях летальные гены распространены не менее широко, чем среди культурных растений и домашних животных.

На очень удобном лабораторном объекте — плодовой мушке дрозофиле, отличающейся быстрой сменой поколений, Моргану и его сотрудникам удалось обнаружить так называемое сцепление генов — нахождение разных генов в одной и той же хромосоме. Такие гены наследуются вместе, но во время редукционного деления, когда парные хромосомы временно соединяются (конъюгируют), между ними часто происходит обмен частями (перекрест). В результате перекреста, или кроссинговера, возникают в определенном числе новые комбинации генов — появляются кроссоверные особи. Частота перекреста пропорциональна рас-

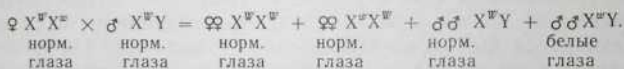
стоянию между генами в хромосоме, что дает возможность строить довольно точные генетические карты хромосом.

При частоте перекреста 10 % часть гамет (10 %) будет нести кроссоверные хромосомы. Соответственно и вероятность появления кроссоверных зигот будет составлять 10 %. За единицу расстояния между генами принят перекрест, частота которого равна 1 % («морганида»).

Следует отметить, что гены, расположенные в половых хромосомах, наследуются несколько необычно. У дрозофилы самки имеют половые хромосомы XX, самцы — XY. В X-хромосоме содержится много генов; Y-хромосома у дрозофилы почти пуста и не имеет аллелей генов, находящихся в X. Ген  $w$  (рецессив, определяет наличие у мух белой окраски глаз) локализован в X-хромосоме. При скрещивании гомозиготных белоглазых самок ( $ww$ ) с красноглазыми (нормальными) самцами ( $W$ ) наблюдается своеобразное «перекрестное» наследование:



Необычный характер наследования мы обнаруживаем и при скрещивании гетерозиготной самки с нормальным (красноглазым) самцом:



«Перекрестное» наследование характерно для всех признаков (и генов), сцепленных с полом.

Таковы основные закономерности наследования генов, расположенных в аутосомах и в половых хромосомах всех диплоидных двуполовых организмов. Эти закономерности полностью применимы к рыбам. Наследственная изменчивость у рыб так же многообразна, как и у других животных. Можно выделить четыре группы наследственных различий.

1. Качественные морфоанатомические признаки альтернативного характера, наследуемые в соответствии с законами Менделя и дающие расщепление в потомстве при скрещиваниях особей, различающихся по этим признакам.

2. Количественные различия по многочисленным морфологическим и физиологическим признакам, наследуемые полигенно. Такие признаки зависят в своем выражении не только от многих генов, но и от многих изменчивых факторов внешней среды. Взаимодействия генов, влияющих на один и тот же признак, носят часто аддитивный характер, влияния отдельных генов в таких случаях просто складываются. Возможны и более сложные неаддитивные взаимодействия: доминирование — подавление одним геном другого, «аллельного» ему гена; эпистаз — подавление геном проявления неаллельного гена; наконец, так называемое



сверхдоминирование — усиленное проявление признака у гетерозиготы по сравнению с обеими гомозиготами.

К типичным количественным признакам, варьирующим у большинства видов рыб, относятся, например, число позвонков и лучей в плавниках, число чешуй и жаберных тычинок, экстерьерные особенности, длина и вес тела, потребление кислорода и устойчивость к высокой и низкой температуре.

3. Биохимические различия, выражающиеся в изменчивости по группам крови и в наличии нескольких форм одного и того же белка, синтезируемых под контролем разных генов или различных аллелей одного гена. Наличие множественных форм белков — изоформ, или изоформ, установлено сейчас практически почти для всех генов, кодирующих ферменты и другие белки (Markerl, 1983). Аллельные белковые различия наследуются сходно с различиями по качественным признакам и подчиняются, как и они, менделевским закономерностям.

Большие успехи, достигнутые в последнее время в исследовании белков, и в первую очередь разработка методов тонкого разделения белков с помощью электрофореза в крахмальном и полиакриламидном гелях, привели к возникновению нового, быстро развивающегося раздела генетики — биохимической генетики. Большое число исследований в этой области сделано на рыбах.

4. Фенотипические (Lerner, 1954) — уродства и разнообразные отклонения от нормы, обычно плохо проявляющиеся и сложно наследующиеся. Фенотипические нередко наблюдаются в природных популяциях рыб; еще чаще мы встречаемся с ними в популяциях одомашненных видов. Частота их встречаемости и степень изменения признака в значительной степени зависят от остаточного генотипа и от среды. Родственное размножение (инбридинг) и неблагоприятные условия существования способствуют появлению фенотипических и усиливают выражение признака. Генетический анализ признаков такого типа обычно очень труден.

В этой главе мы рассмотрим данные по генетике качественных признаков у карпа и у других прудовых, озерных и морских рыб. Следующая глава будет посвящена генетике аквариумных рыб. Генетика количественных признаков и биохимическая генетика будут рассмотрены в последующих главах этой книги.

#### НАСЛЕДОВАНИЕ КАЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У ОБЫКНОВЕННОГО КАРПА (*CYPRINUS CARPIO* L.)

Среди промысловых рыб карп до недавнего времени был практически единственным объектом генетических исследований. В последние годы появились сообщения о характере наследования некоторых морфологических и физиологических признаков и у других промысловых рыб, главным образом у представителей карповых, лососевых, чукучановых, окуневых и сомовых. Многочисленные исследования проведены с аквариумными рыбами, и прежде

всего с несколькими видами из семейств Cyprinodontidae и Poeciliidae (яйцекладущие и живородящие зубастые карпы).

**Генетика различий в чешуйном покрове.** Рудзинский (Rudzinski, 1928) первым опубликовал данные о скрещиваниях карпов с различным типом чешуйного покрова. Он показал, что сплошной чешуйный покров у карпа доминирует над зеркальным типом чешуи. Последующие работы (Кирпичников, Балкашина, 1935, 1936; Кирпичников, 1937, 1945, 1948; Головинская, 1940, 1946; Probst, 1949b, 1950, 1953, и др.) позволили выделить у карпа две пары аутомсомных, не сцепленных друг с другом (т. е. находящихся в разных парах хромосом) генов, определяющих характер чешуйного покрова. Возможны следующие генотипы и фенотипы карпа (рис. 20):

<i>SSnn, Ssnn</i> . . . . .	чешуйчатые,
<i>ssnn</i> . . . . .	разбросанные зеркальные,
<i>SSNn, SsNn</i> . . . . .	линейные зеркальные,
<i>ssNn</i> . . . . .	голые, или кожистые.

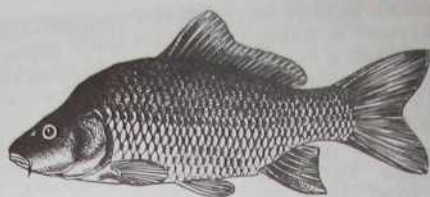
Карпы с генотипами *SSNN*, *SsNN* и *ssNN* нежизнеспособны, эмбрионы, получившие два гена *N*, погибают на стадии вылупления или вскоре после выхода личинки из оболочки. Это было установлено В. С. Кирпичниковым и К. А. Головинской в 1937 г. (Головинская, 1946). Овулировавшую икру голой самки разделили на две порции, каждую из них смешали со спермиями одного из двух разных по фенотипу и генотипу самцов. Предполагаемые формулы скрещиваний:

- 1) ♀ *ssNn* × ♂ *ssnn* = *ssnn* + *ssNn*;  
 голая            разбро-    разбро-    голые  
                   санный    санные
- 2) ♀ *ssNn* × ♂ *ssNn* = *ssnn* + 2 *ssNn* + *ssNN*.  
 голая            голый    разбро-    голые    поги-  
     санные    бают

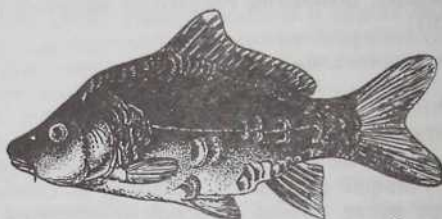
Оплодотворенные икринки были приклеены на стекло и проинкубированы в проточной воде при температуре 14—18 °С. Учет гибели икринок на специально выделенных для этой цели квадратах показал следующее.

	Скрещивание № 1	Скрещивание № 2
Гибель в первые дни инкубации (%) . . . . .	18.8	20.0
Гибель в последний день инкубации (%) . . . . .	1.5	19.5
Общее количество икринок в опыте (шт.) . . . . .	6072	7156

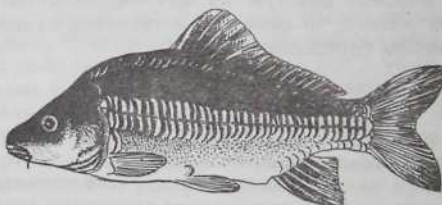
Фактическая разница в выживаемости между скрещиваниями № 2 и № 1 составила 18 %. Очевидно, примерно 7 % эмбрионов благополучно вышли из оболочек и погибли уже после выклева.



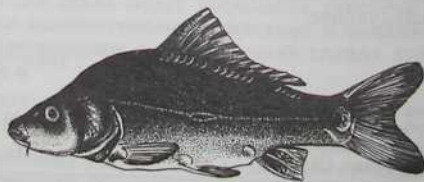
*a*



*б*



*в*



*г*

Рис. 20. Типы чешуйного покрова у карпа.  
*a* — чешуйчатый (SS<sub>nl</sub> и Ss<sub>nl</sub>); *б* — разбросанный (Ss<sub>nl</sub>); *в* — линейный (SS<sub>Nl</sub> и Ss<sub>Nl</sub>); *г* — голый, или кожистый (Ss<sub>Nl</sub>).

Сходные опыты были поставлены в конце 40-х годов при более высоких температурах — 20—25 °С (Probst, 1950). В потомстве от скрещивания голый самки с голыми и линейными самцами было обнаружено около 25 % искривленных, впоследствии, как правило, погибавших личинок. Суммарное число нежизнеспособных личинок, имевших очень характерную форму запятых, составило при скрещиваниях гетерозигот ( $Nn \times Nn$ ) 25.9 % (461 из 1778 шт.), в контроле ( $Nn \times nn$ ) 0.8 % (14 из 1805 шт.). Погибла, как мы видим, четвертая часть всех эмбрионов. Жизнеспособное потомство при скрещиваниях гетерозигот разделилось по чешуйному покрову на две группы в соотношении 2:1. Типичное для рецессивных леталей расщепление наблюдалось и в наших опытах, и в опытах Пробста.

Повышение температуры во время эмбрионального развития приводит у карпа к выходу эмбрионов из оболочек на более ранних стадиях развития; в результате гибель летальных гомозигот происходит уже после выклева. При пониженных температурах эмбрионы гибнут еще в оболочках. К сожалению, детальное морфологическое и гистологическое исследование гибнущих эмбрионов и личинок до сих пор еще не проведено.

Ген  $S$  доминантен по отношению к гену  $s$ ; при скрещивании двух гетерозиготных чешуйчатых карпов мы получаем в потомстве классическое менделевское отношение 3:1, в возвратном скрещивании — 1:1. Приводим как пример результаты трех скрещиваний:

- 1)  $Ssnn \times Ssnn = 15690$  чешуйчатых (75.9 %) + 4980 разбросанных (24.1 %) (Кирпичников, 1948);
- 2)  $Ssnn \times Ssnn = 3526$  чешуйчатых (76.4 %) + 1089 разбросанных (23.6 %) (Probst, 1953);
- 3)  $Ssnn \times ssnn = 3616$  чешуйчатых (50.5 %) + 3544 разбросанных (49.5 %) (Probst, 1953).

Разбросанные карпы ( $ss$ ) вполне жизнеспособны, но в случае неблагоприятных условий содержания количество чешуйчатых особей повышается при возвратном скрещивании до 52—55 % за счет их более высокой жизнестойкости (Кирпичников, 1945).

Доминантность гена  $S$  является, по-видимому, неполной. Гетерозиготные чешуйчатые карпы растут несколько быстрее гомозиготных (Кирпичников, 1966б); у гетерозигот чаще наблюдаются нарушения в расположении чешуи на теле (Steffens, 1966).

Различия по жизнеспособности между карпами с генотипами  $Nn$  и  $nn$  гораздо больше; гетерозиготы отличаются сильно пониженной выживаемостью. Даже при сравнительно благоприятных условиях выращивания карпов наблюдается довольно существенное отклонение от ожидаемых отношений. Так, при скрещивании дикого сазана с голым карпом можно было ожидать появления чешуйчатых и линейных потомков в равных отношениях.





На самом деле уже в возрасте 3—4 месяцев среди гибридных мальков мы обычно находим до 60 % чешуйчатых особей и лишь около 40 % линейных.

Предложенная нами гипотеза наследования основных типов чешуйного покрова у карпа была подтверждена последующими работами, проведенными во многих странах. Очевидно, гены  $N$  и  $s$  возникли (или были обнаружены) как две независимые мутации вскоре после одомашнивания европейского сазана *Cyprinus carpio carpio*. Результатом мутации  $S \rightarrow s$  было появление зеркальных карпов разбросанного типа; мутация  $n \rightarrow N$  привела к возникновению линейных карпов. И разбросанные и линейные карпы характеризуются частичной редукцией количества чешуй и увеличением их размеров. Позднее совмещение двух мутантных генов у одной особи дало голых карпов ( $ssNn$ ), почти совсем, а иногда и совсем лишенных чешуи.

Разбросанные, линейные и голые особи найдены и в Японии среди карпов, принадлежащих к другому, давно изолированному от европейского подвиду — *C. carpio haematopterus*. Наследуются эти типы чешуи у европейских и японских карпов одинаково (Катасонов, 1971). Описаны разбросанные и линейные карпы и среди вьетнамских карпов *C. carpio viridiviolaceus = fossicola* (Кирпичников, 1967б; Чжан Динь-Чжонг, 1967), хотя анализ их наследования не произведен.

Таким образом, гомологичные гены чешуи появились у карпов, относящихся к трем подвидам, которые не только имеют разные ареалы, но и очень сильно морфологически и физиологически отличаются друг от друга. Мы видим здесь яркий пример проявления у рыб закона гомологичных рядов наследственной изменчивости, открытого Н. И. Вавиловым (1920).

Приводим теоретические результаты всех возможных скрещиваний карпов с разным типом чешуйного покрова (табл. 7). Расщепление во всех случаях соответствовало ожидаемому. Примером могут служить скрещивания линейных карпов (в скобках даны теоретические частоты).

	Чешуйчатые	Разбросанные	Линейные	Голые
♀ линейная ( $SsNn$ ) × ♂ голый ( $ssNn$ ) (по: Головинская, 1946)	758 (725)	758 (725)	1406 (1450)	1426 (1450)
♀ линейная ( $SsNn$ ) × × ♂ линейный ( $SsNn$ ) (по: Probst, 1949b)	2263 (2223)	721 (741)	4454 (4447)	1455 (1482)
♀ линейная ( $SsNn$ ) × × ♂ линейный ( $SsNn$ ) (по: Wohlfarth et al., 1963)	343 (301)	109 (100)	568 (602)	184 (201)

Таблица 7

## Наследование чешуйного покрова у карпа

Родители (независимо от пола)	Количество потомков (%)			
	чешуйчатые	разбросанные	линейные	голые
Чешуйчатый × чешуйчатый	100 75	— 25	— —	— —
Чешуйчатый × разбросанный	100 50	— 50	— —	— —
Чешуйчатый × линейный	50 37.5	— 12.5	50 37.5	— 12.5
Чешуйчатый × голый	50 25	— 25	50 25	— 25
Разбросанный × разбросанный	—	100	—	—
Разбросанный × линейный	50 25	— 25	50 25	— 25
Разбросанный × голый	—	50	—	50
Линейный × линейный	33.3 25	— 8.3	66.7 50	— 16.7
Линейный × голый	33.3 16.7	— 16.7	66.7 33.3	— 33.3
Голый × голый	—	33.3	—	66.7

Различия в выживаемости между карпами, несущими ген *N* и лишенными этого гена, резко усиливаются при неблагоприятных условиях содержания рыб. В опыте, проведенном в 1940 г., потомство от скрещивания чешуйчатого и голого карпов (♀ *Ssan* × ♂ *ssNn*) было посажено в три пруда, сильно различавшихся по своей рыбопродуктивности (Кирпичников, 1945). Ниже приводится количество выловленных сеголетков (в %).

	Чешуйчатые	Разбросанные	Линейные	Голые
В благоприятных условиях	27.8	25.4	24.4	22.4
В средних	34.8	29.4	18.4	17.4
В плохих	38.4	36.5	14.0	11.1

Пониженная выживаемость карпов с геном *N* является следствием неблагоприятного действия этого гена на большое число признаков (Кирпичников и др., 1937). Аллели другого гена, *S* и *s*, также обладают плейотропным эффектом, но он выражен значительно слабее. Многие органы карпа изменяются под влиянием генов чешуи, меняются при этом и морфологические и физиологические особенности (табл. 8). По весу чешуйчатые карпы обычно оказываются немного лучше разбросанных, в особенности если их не подкармливают (Зеленин, 1974). Линейные и голые карпы растут медленнее других, причем это отставание усиливается при

Таблица 8

## Плейтогрпный эффект генов чешуи у карпа

Признаки	Фенотипы и генотипы карпов				Литературный источник
	чешуйчатый, $SSNn, Ssnn$	разбросанный, $ssnn$	линейный, $SSNn, SsNn$	голый, $ssNn$	
Вес сеголетков, благоприятные условия *	100	93—96	85—88	79—80	[5, 6, 10, 13]
То же, неблагоприятные условия *	100	83—94	42—70	37—72	[5, 6, 10]
Вес двухлетков *	100	94—96	86—91	83—84	[10, 11]
Среднее число ветвистых лучей в спинном плавнике (D)	18,8 (17—22)	18,7 (17—22)	16,4 (12—19)	15,4 (5—18)	[2, 5, 6]
То же, в анальном плавнике (A)	4,96	5,00	3,82	3,56	[5, 6]
Среднее число лучей в брюшном плавнике (V)	8,91	8,68	8,76	8,47	[5, 6]
Среднее число ветвистых лучей в грудном плавнике (P)	14,7	14,3	14,3	13,1	[11]
Число жаберных тычинок, вариация средних	24,5—25,1	24,3—24,8	19,4—21,6	18,5—20,5	[2, 5, 6, 11]
Среднее число жаберных лепестков	88,6	83,5	82,3	83,2	[11]
Среднее число глоточных зубов	9,22	9,58	7,63	7,44	[5, 6]
Индекс прогонистости, $I/N$ (отношение длины тела к максимальной высоте тела), вариация	2,33—2,77	2,26—2,74	2,35—2,86	2,35—2,82	[11]
Способность к регенерации плавников *	100	76	39	19	[10]

Таблица 8 (продолжение)

Признаки	Фенотипы и генотипы карпов				Литературный источник
	чешуйчатый, $SSMn, SSmn$	разбросанный, $ssmn$	длинный, $SSMn, SSmn$	голый, $ssmn$	
Отношение длин задней и передней камер плавательного пузыря	$> 1$	$< 1$	—	—	[2, 3, 5, 6, 9]
Количество эритроцитов (млн/см <sup>3</sup> )	1.93	1.99	1.76	1.69	[11]
Гемоглобин (г/%)	9.02	8.87	8.18	8.28	[11]
Устойчивость к нагреву (критическая температура, °C)	37.6	37.5	36.8	35.6	[11]
Устойчивость к дефициту кислорода, выживаемость (мин)	210	210	132	132	[11]
Иммунологическая реактивность	Быстрая	Быстрая	Медленная	Медленная	[7]
Устойчивость к заражению краснухой	—	Повышенная	—	Пониженная	[8]
Интенсивность жирового обмена	Низкая	Низкая	Высокая	Очень высокая	[4, 12]
Общая жизнеспособность седелетков, оптимальные условия*	100	91—98	87—93	80—92	[5, 6, 10]
То же, неблагоприятные условия*	100	93—95	36—37	28—60	[5, 6, 10]

Примечание.\* — в % от принятого за 100 значения данного признака у чешуйчатых карпов. Литературные источники: [1] — Чан Май-Тхен, 1969; [2, 3] — Головинская, 1940, 1965; [4] — Головинская и др., 1974; [5, 6] — Кирпичников, 1945, 1948; [7] — Лукьяненко, Сукачева, 1975; [8] — Merla, 1959; [9] — Попова, 1969; [10] — Probst, 1953; [11] — Steffens, 1966; [12, 13] — Цветкова, 1969, 1974.



недостатке корма (Кирпичников, 1948). Несмотря на замедленный рост линейных и голых карпов коэффициенты использования корма у них более высокие (Щербина, Цветкова, 1974). Отличаются они и повышенным жировым обменом — летом у линейных и голых карпов жир накапливается быстрее, зимой расходуется в больших количествах, чем у чешуйчатых и разбросанных (Цветкова, 1969). С этой особенностью связана, вероятно, и пониженная зимостойкость сеголетков, имеющих ген *N*.

Редукция жаберного аппарата и уменьшение числа глоточных зубов, возможно, являются главными факторами, обуславливающими замедленный рост линейных и голых карпов. Вместо обычных для сазана трехрядных зубов (формула 1.1.3—3.1.1) у карпов этих двух групп мы часто находим двурядные и даже однорядные зубы, зубная формула при этом очень разнообразна (1.3—3.1.1, 1.3—3.1, 1.3—3 и даже иногда 3—3).

Очень характерно действие генов *s* и *N* на плавники карпа. У разбросанных карпов число мягких лучей в спинном плавнике оказывается обычно несколько сниженным по сравнению с чешуйчатыми карпами. Уменьшено у них и число лучей в брюшном и грудном плавниках. При наличии гена *N* действие гена *s* проявляется сильнее, редукция всех плавников (спинного, анального, брюшных и грудных) у голых карпов (*s*, *N*) выражена в значительно большей степени, чем у линейных (*S*, *N*). Редуцирующее влияние гена *N* оказывается, однако, во много раз большим. У чешуйчатых и разбросанных карпов плавники имеют нормальное строение. У линейных и голых карпов некоторые мягкие лучи в средней, а иногда и в задней части спинного плавника не развиваются совсем и общее число лучей заметно уменьшается. Спинной плавник приобретает своеобразную форму (рис. 21). Сильная редукция захватывает обычно и анальный плавник, в меньшей степени затронуты брюшные и грудные плавники. Уменьшено и число жестких лучей в спинном и анальном плавниках.

Мы видим, что ген *N* приводит к нарушению гомеостаза развития у карпа. Это особенно очевидно при изучении взаимодействия генов *N* и *s*. На фоне гена *N* (у гетерозигот *Nn*) резко усиливается действие гена *s*, относительно слабо проявляющегося у гомозигот *nn*. Это усиление действия сказывается на многих признаках, в том числе на количестве жаберных тычинок, содержании эритроцитов в крови и интенсивности жирового обмена.

Представляют большой интерес различия между двумя группами карпов, *Nn* и *nn*, по устойчивости к повышенной температуре и дефициту кислорода, по количеству в крови эритроцитов и гемоглобина и по способности плавников к регенерации. Линейные и голые карпы уступают по всем этим показателям чешуйчатым и разбросанным, различия статистически достоверны (Probst, 1953; Чан Май-Тхуен, 1969). Удивительно широкое поле действия гена *N* можно объяснить лишь тем, что он работает уже на очень ранних стадиях развития и затрагивает весьма

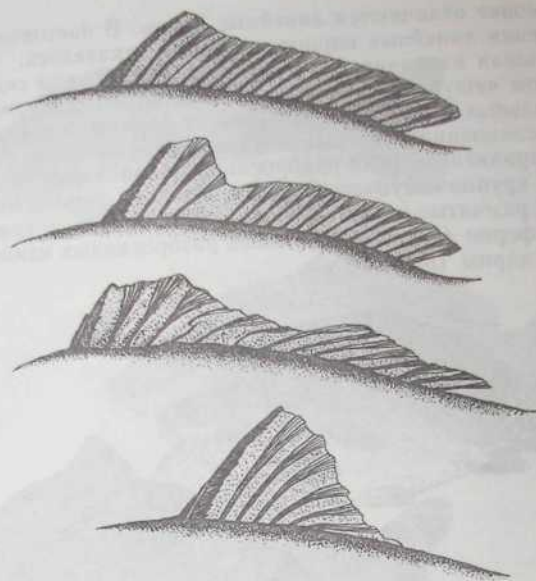


Рис. 21. Редукция спинного плавника у линейных и голых карпов.

существенные формообразовательные процессы. По мнению Пробста (Probst, 1953), действие гена *N* связано с дефектом в развитии мезенхимы. Ген *N* представляет собой, очевидно, крупную мутацию, скорее всего хромосомную перестройку типа делеции, затрагивающую небольшой участок хромосомы. У гомозигот *NN*, вероятно, полностью прекращен синтез одного или нескольких жизненно важных белков, и гомозиготные особи выжить не могут. Сильно нарушен белковый синтез и у гетерозигот. О несходстве двух групп карпов по белковому составу говорят данные о различиях между ними по эритроцитарным антигенам (Алтухов и др., 1966; Похиль, 1969).

Хозяйственная ценность разных форм карпа различна. По скорости роста чешуйчатые карпы в большинстве случаев оказываются несколько лучше разбросанных, а линейные — лучше голых, но бывают и обратные соотношения. Вместе с тем линейные и голые карпы всегда растут медленнее чешуйчатых и разбросанных. Отставание карпов с геном *N* по скорости роста и жизнеспособности усиливается при неблагоприятных условиях выращивания (Кирпичников, 1945; Lieder, 1957; Schäperclaus, 1961, и др.).

Среди многих пород карпа имеются чешуйчатые и разбросанные формы. Встречаются в некоторых породах и голые карпы, но в последние годы в СССР, ГДР, ФРГ и в ряде других стран их выбраковывают. Особенно низкой устойчивостью к заболеваниям

и к зимовке отличаются линейные карпы. В настоящее время от разведения линейных карпов рыбоводы отказались.

Большая изменчивость мутантных форм карпа сказывается и на самом чешуйном покрове. Количество и расположение чешуй у зеркальных и голых карпов зависит от ряда генов-модификаторов, наследование которых пока детально не прослежено. Крайними вариантами среди разбросанных карпов являются так называемые крупночешуйчатые карпы, с телом, сплошь покрытым чешуей, и рамчатые карпы, имеющие лишь широкую «рамку» чешуй по периферии (рис. 22). Не менее разбросанных изменчивы и линейные карпы (рис. 23).

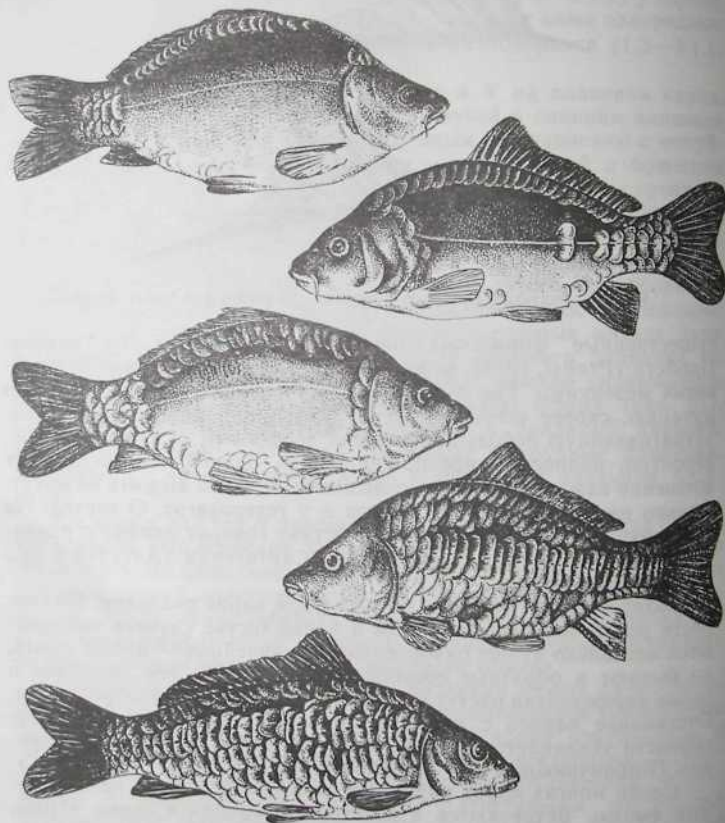


Рис. 22. Наследственная вариация в расположении и количестве чешуй у разбросанных карпов (*ssan*).

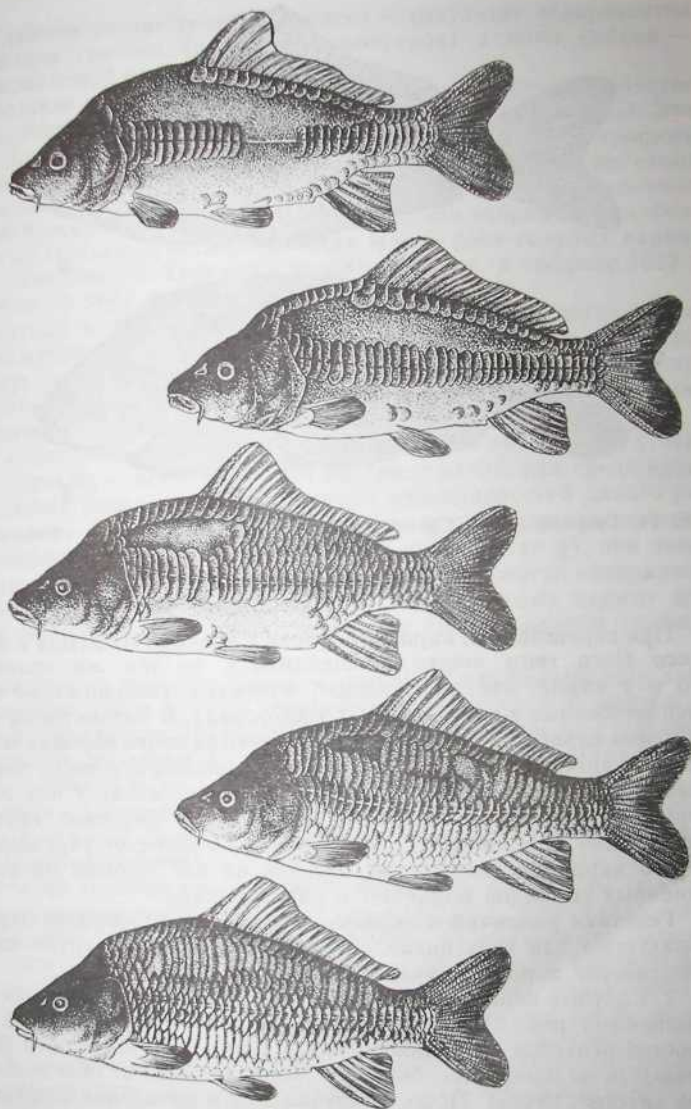


Рис. 23. Наследственная вариация в расположении и количестве чешуй у линейных карпов ( $SSNn$  и  $SsNn$ ).



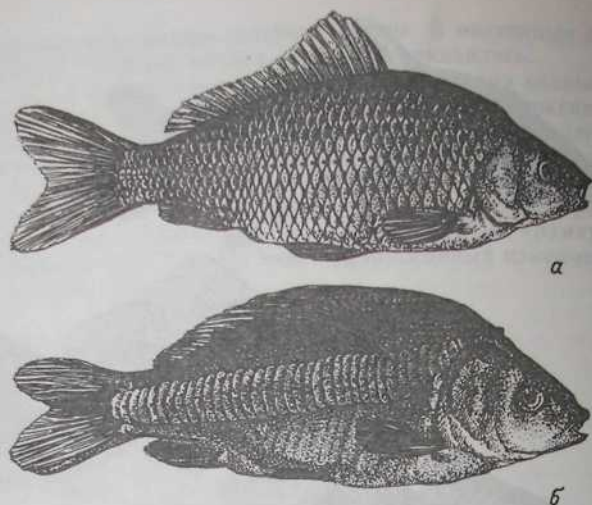


Рис. 24. Гибриды карпа *Cyprinus carpio* с карасем *Carassius carassius* (по: Lieder, 1957).  
а — чешуйчатый; б — линейный.

При скрещивании карпа с карасем *Carassius carassius* и линем *Tinca tinca* гены чешуи расщепляются по тем же правилам, что и у карпа; эти виды имеют, очевидно, гомологичные гены, расположенные в гомологичных хромосомах. В потомстве от скрещивания карася с голым карпом появляются почти поровну чешуйчатые и линейные гибриды. Линейные карпокарасы очень похожи внешне на линейных карпов (рис. 24), но плавники у них имеют нормальное строение (как и у вьетнамских линейных карпов). По устному сообщению А. И. Куземы, потомки от скрещивания голого карпа с линем также делятся на две группы, но вместо линейных гибридов появляются разбросанные.

**Генетика различий в окраске.** Большое разнообразие окрасок характерно для всех подвидов сазана и породных групп карпа. Генетически хорошо изучены следующие формы.

1. Голубые карпы, часто встречающиеся среди различных одомашненных породных групп. Наследуется голубая окраска как простой рецессив. Немецкие голубые карпы (ген *bl<sub>D</sub>*) почти не отличаются по жизнеспособности и скорости роста от обычных карпов (Probst, 1949a). Пробст получил во 2-м поколении следующие соотношения фенотипов.

Поколение	Не голубые, шт. (%)	Голубые, шт. (%)
F <sub>2</sub> . . . . .	4925 (76.0)	1553 (24.0)
F <sub>b</sub> . . . . .	757 (50.0)	756 (50.0)

В данном случае голубая окраска — результат недоразвития кристаллов гуанина (редукция гуанофоров) в коже карпов — так называемой алампии.

Польские голубые карпы, найденные в прудовом хозяйстве Очаби, очевидно, представляют собою другую мутацию ( $bl_p$ ). Это тоже рецессивный ген, но он обладает сильным плейотропным действием. На первом году жизни эти карпы растут быстрее своих нормальных сверстников. Превышение в весе сеголетков голубых карпов можно принять равным 10—20%. На втором, а в особенности на третьем и четвертом годах жизни рост голубых карпов резко замедляется. Трехлетки весили в 1960 г. в среднем 1812 г (голубые) и 2687 г (не голубые) (Włoddek, 1963).

Голубой израильский карп (ген  $bl_i$ ) также является рецессивной мутацией. Рост гомозигот по этому гену замедлен, жизнеспособность снижена (Moav, Wohlfarth, 1968). Эта мутация используется сейчас для маркирования одной из селекционных отводок, участвующих в получении промышленных гибридов.

2. «Золотые» особи — точнее, красные или оранжевые, с черными глазами — встречаются во многих странах, как среди культивируемых пород карпа, так и среди разновидностей дикого родича карпа — сазана. Четкое наследование по рецессивному типу характерно для израильских «золотых» карпов (ген  $g$ ), они лишь немного уступают по темпу роста и жизнеспособности неокрашенным карпам (Moav, Wohlfarth, 1968). Ген  $g$  также служит для маркирования селекционных линий при промышленном скрещивании.

Оранжевые японские карпы — результат взаимодействия двух рецессивных генов  $b_1$  и  $b_2$ ; генетическая формула этих карпов —  $b_1b_1b_2b_2$  (Катасонов, 1974б, 1978). При скрещивании друг с другом гетерозигот по генам  $b_1$  и  $b_2$  ( $B_1b_1B_2b_2$ ) только шестнадцатая часть потомков получает оранжевую окраску.

Карпы с дубликатными генами  $b_1$  и  $b_2$  были завезены из Японии в СССР и в некоторые страны Восточной Европы. В Венгрии эти гены получили обозначение  $p$  и  $r$  (Nagy et al., 1979). На личиночной стадии двойные гомозиготы по генам  $b_1b_2$  прозрачны (в коже нет черных пигментных клеток — меланофоров), лишь глаза у них черные (рис. 25). Позднее на теле мальков появляются отдельные пигментированные участки, карпы становятся пятнистыми, оранжево-черными (пегими). Благодаря раннему проявлению и легкой идентификации гены  $b_1$  и  $b_2$  могут оказаться очень полезными при проведении ряда селекционных экспериментов.

Специализированные породы красных и оранжевых карпов есть на острове Ява в Индонезии (икан-мас и лаок-мас) и в Японии (хигой) (Buschkiel, 1933, 1938; Steffens, 1975). Дикие красные карпы найдены в горных районах Вьетнама, в некоторых водоемах их количество доходит до 40—50% (Чжан Динь-Чжонг, 1967). Единичные экземпляры красных или темно-красных карпов встречаются в немецких прудовых хозяйствах (Steffens, 1975), обнаружены они и в озерах Северной Америки (Shoemaker, 1943).



Рис. 25. Прозрачная (генотип  $b_1b_1b_2b_2$ ) и нормальная ( $B_1B_2$ ) личинки карпа (фот. В. Я. Катасонова).

Закономерности наследования всех этих «золотых» мутантов не установлены. Можно предположить, что в большинстве случаев мутация связана с блокированием (в большей или меньшей степени) образования меланина и развития меланофоров.

3. Стальная окраска — рецессивная мутация (ген  $r$ ), обнаруженная в потомстве японских декоративных карпов (Катасонов, 19746, 1978). У «стальных» карпов уменьшено количество красных и желтых пигментных клеток — ксанто- и эритрофоров. Наследуется ген  $r$  очень четко, на жизнеспособность карпов почти не влияет и используется для маркирования селекционных отводок. Сочетание генов  $r$ ,  $b_1$  и  $b_2$  дает белых карпов, лишенных и меланофоров, и ксантофоров.

4. Серые и желтые карпы — обычные варианты окраски европейских пород карпа; различие четко выявляется по окраске брюшка. Генетический анализ пока не проведен, но есть основания считать, что различие между ними определяется не более чем двумя-тремя генами. Серая окраска израильских карпов зависит от наличия одного рецессивного гена  $gr$  (Moav, Wohlfarth, 1968), служащего, как и гены  $g$  (золотые) и  $bl_1$  (голубые), маркером исходных линий при проведении промышленных скрещиваний.

5. Светлые карпы — доминантная мутация, распространенная среди японских декоративных карпов (рис. 26). Карпы, гомозиготные по этому мутантному гену ( $LL$ ), погибают на личиночной и мальковой стадиях развития, среди сеголетков их не остается (Катасонов, 1976). Гетерозиготы ( $Ll$ ) выживают, но отличаются





Рис. 26. Мутация «светлый карп» ( $L$ ) (фот. В. Я. Катасонова).  
*Слева — нормальные особи ( $ll$ ); справа — гетерозиготы ( $Ll$ ).*

пониженной жизнеспособностью. Ген  $L$  в гетерозиготном состоянии оказывает на карпов сильное плейотропное действие — удлиняются грудные плавники, укорачивается задняя камера плавательного пузыря, увеличиваются размеры головы. У светлых карпов удлинен кишечник, в сыворотке крови содержится меньше белка. На первом году жизни эти карпы отличаются ускоренным (примерно на 20 %) ростом и более спокойным поведением. Осветление всего тела связано с устойчивой контракцией меланофоров (Катасонов, 1978).

6. Второй доминантной мутацией, обнаруженной у японских карпов-хромистов, является своеобразный светло-желтый рисунок — полоса на спине и орнамент на голове (рис. 27). Карпы с таким рисунком, как гомозиготные, так и гетерозиготные ( $DD$  и  $Dd$ ), вполне жизнеспособны. Во 2-м поколении (после скрещивания гетерозигот) наблюдается расщепление по признаку

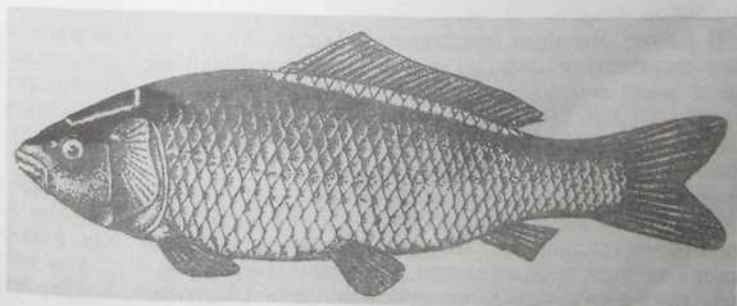


Рис. 27. Мутация «рисунок» (генотипы  $DD$  и  $Dd$ ) у карпа (по: Катасонов, 1973).



«рисунок—без рисунка» в отношении 3:1. Так, в одном из скрещиваний оказалось 1678 карпов с рисунком (75.2 %) и 554 карпа без рисунка (24.8 %) (Катасонов, 1973).

Ген *D*, как и ген *L*, плейотропен — у особей с рисунком голова уменьшена, удлинена задняя камера плавательного пузыря, увеличено число позвонков, экстерьер изменен в сторону сазаньего типа. По скорости роста карпы с геном *D* мало отличаются от контрольных карпов, не имеющих этого гена (Катасонов, 1974а).

Встречаются и другие вариации окраски как у карпов, так и у сазанов. Совсем не изучены зеленые и фиолетовые карпы, нередко появляющиеся среди амурских сазанов и в породах, созданных с их участием. Не изучены и многие цветные разновидности карпов и сазанов в тропиках — белые, желтые и лимонно-желтые, фиолетовые, коричневые, настоящие альбиносы и другие. Можно лишь предположить, что большинство из этих вариантов окраски определяется одним, иногда двумя или тремя генами, влияющими на развитие пигментных клеток.

До последнего времени не было обнаружено ни одного случая сцепления генов окраски друг с другом и с генами чешуйного покрова *S* и *N*, если не считать предполагаемого сцепления дублированных локусов  $b_1$  и  $b_2$  (Nagy et al., 1979). Отсутствие сцепления обуславливает возможность использования многих из этих генов в качестве маркеров селекционных отводок и породных групп карпа.

**Наследование других признаков.** Данных по наследованию признаков, не связанных с чешуйным покровом и окраской, имеется очень немного. Перечислим здесь наиболее интересные случаи.

Карликовый карп «Пизарцовичи» был найден в одном из прудовых хозяйств Польши (Rudzinski, Miaczynski, 1961). Судя по расщеплению в  $F_1$ , это доминантная мутация, очень сильно замедляющая скорость роста рыб. Морфологически карликовые карпы похожи на нормальных рыб, но имеют несколько меньший рот, очень часто у них наблюдаются уродства позвоночника (сращение тел позвонков и др.).

В Китае, Японии, Вьетнаме и Индонезии имеются карликовые разновидности и породы карпа, приспособленные для разведения в мелководных прудах и на рисовых полях. Среди диких сазанов СССР также нередко попадаются очень мелкие формы. В Аральском море, в частности, был обнаружен карликовый камышовый сазан, созревающий при весе 200—300 г. В прудах сеголетки этого сазана росли в несколько раз медленнее сеголетков других форм сазана и карпа (Кирпичников, 19586, 19676). Карликовость оказалась наследственной, но детальный генетический анализ не был, к сожалению, проведен. Карликовые сазаны населяют также ряд озер Хорезмской области (Абдулаев, Хакбердиев, 1972).

Отсутствие брюшных плавников наследуется иногда как рецес-

сивная мутация (Кирпичников, Балкашина, 1936). В одном из озер в системе реки Иллинойс (США) обитает изолированная популяция одичавшего карпа, свыше 40 % рыб этой популяции лишены одного или обоих брюшных плавников (Thompson, Adams, 1936). Можно предположить наследственный характер этой редукции, но надо отметить, что у карпа плавники нередко редуцируются в результате воздействия на зародыши и на личинки неблагоприятных условий существования (Wunder, 1932; Татарко, 1963, 1966). В таких случаях мы можем говорить только о наследственном предрасположении к нарушению развития.

Одна из пород карпа в Индонезии (кумпан) имеет, наряду с прогонистой «линеобразной» формой тела, удлиненные плавники (Steffens, 1975). По-видимому, это изменение связано с простой генной мутацией.

Среди гибридов 2-го поколения между карпом и амурским сазаном нами было обнаружено несколько десятков рыб, имеющих добавочный преданальный плавник. Эта явно атавистическая мутация была найдена позднее и в 4-м гибридном поколении. Добавочный плавник состоит из двух-четырех крупных жестких лучей (рис. 28). Карпы с добавочным плавником были вполне жизнеспособны и не отставали по скорости роста от своих нормальных братьев и сестер. К сожалению, впоследствии эти интереснейшие мутанты были утеряны.

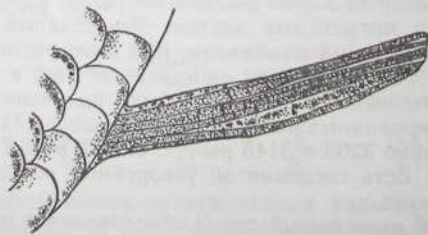
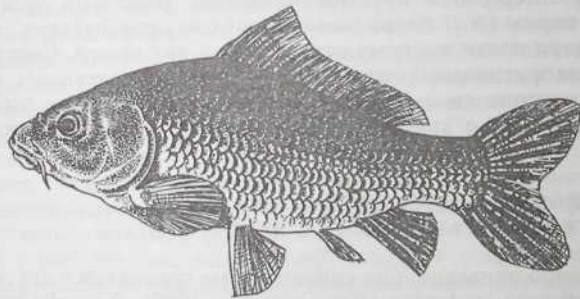


Рис. 28. Мутация «преданальный плавник» у карпа.

Мутация «дельфиноподобная голова» была обнаружена в одном из штаммов французского карпа. Скрещивания с неродственными рыбами показали, что мутация доминантна, но характеризуется неполным проявлением; в  $F_1$  лишь 62—76 % особей имеют этот признак (Pojoga, 1969).

Можно, наконец, предположить сравнительно простую генетическую природу укорочения тела (за счет слияния ряда позвонков) у айшгрундской «тарелочной» породы карпа (Hofmann, 1927; Wunder 1949a, и др.). Точный генетический анализ и в этом случае не был проведен. Не исследованы многочисленные и разнообразные по характеру aberrации, встречающиеся довольно часто в естественных популяциях сазана.

Таким образом, мы располагаем сведениями о наследовании примерно 15—20 генов морфологических признаков у карпа. Среди них особый интерес представляют летальные гены  $N$  (редукция чешуи) и  $L$  (осветление окраски), убивающие в гомозиготном состоянии своих носителей. Оба гена обладают чрезвычайно широким плеiotропным действием и были в свое время отобраны для разведения карповодами-селекционерами. Снижение плодовитости на 25 % благодаря выщеплению гомозигот по леталою не представляет опасности для карпа, способного дать одновременно до миллиона и больше икринок. Сохранение летальных мутаций в племенных отводках карпа легко может быть объяснено наличием у гетерозигот по этим мутациям некоторых преимуществ. Голье карпы ( $Nn$ ) пользовались успехом у европейских рыбоводов благодаря почти полному отсутствию у них чешуи. Светлые японские декоративные карпы ( $Ll$ ) привлекали, очевидно, внимание селекционеров своим необычным внешним видом, в особенности при сочетании с другими, рецессивными, генами окраски.

#### НАСЛЕДОВАНИЕ КАЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У ДРУГИХ РЫБ, РАЗВОДИМЫХ В ПРУДАХ

Сведений о наследовании качественных признаков у других прудовых рыб очень немного (Кирпичников, 1969a; Kirpichnikov, 1971a; Merla, 1982, и др.).

У радужной форели *Salmo gairdneri*=*irideus* изучены три гена, действующих на пигментные клетки. Рecessивный аутосомный ген  $a$  определяет полный альбинизм, при этом расщепление в  $F_2$  и в  $F_b$  почти не отклоняется от ожидаемого. Так, в специальных опытах, поставленных в США, в  $F_2$  было получено 16 856 нормально пигментированных рыб и 5679 альбиносов (74.8 и 25.2 %); в  $F_b$  соответственно 3253 и 3145 рыб, т. е. 50.8 и 49.2 % (Bridges, Limbach, 1972). Есть сведения об ускоренном росте гетерозигот по гену альбинизма.

Доминантный аутосомный ген  $G$  обуславливает появление золотой (красной) окраски, глаза в отличие от альбиносов остаются при этом пигментированными (Beall, 1963). Форели, получившие



два гена *G*, обладают повышенной чувствительностью к свету, несколько меньшей активностью и меньшей скоростью роста. У темно-желтых (окраска «паломино») гетерозиготных рыб рост ускорен примерно на 20 % (Clark, 1970; Wright, 1972).

Окраска «металлическая голубая» или «кобальт» (*co*) появляется у форелей в возрасте более 200 сут; рыбы вначале светлые («голубая пастель»), затем темнеют. Этот вариант окраски хорошо различим только при содержании форелей в бассейнах. Предполагается рецессивное наследование (с неполным проявлением) гена *co*. Особи, несущие этот признак, менее активны, чем их нормальные сверстники, и растут быстрее (Yamazaki, 1974; Kincaid, 1975).

У гомозигот по гену *a* и особенно у рыб, гомозиготных по гену *co*, резко снижено содержание в коже каротиноидов и меланина при значительном увеличении количества птерицинов (Yamaguchi, Miki, 1981).

Много работ посвящено наследованию различных признаков у золотой рыбки *Carassius auratus*, являющейся одомашненной разновидностью серебряного карася. Породы золотой рыбки получили широкое распространение по всему миру благодаря своей красивой и разнообразной окраске, оригинальной форме, а также легкости разведения. Красная окраска, характерная для многих пород золотой рыбки, обусловлена отсутствием в кожных покровах меланофоров. На личиночной стадии черный пигмент в коже развивается нормально, но в возрасте двух-трех месяцев начинается деструкция меланофоров, остатки меланосом (внутриклеточных телец, содержащих меланин) заглатываются особыми клетками — меланофагами (Takeuchi, Kajishima, 1973). Происходит постепенная депигментация, и мальки приобретают золотистую окраску; глаза при этом остаются пигментированными. Процесс депигментации контролируется двумя доминантными генами *Dp-1* и *Dp-2* (Kajishima, 1965, 1975; Kajishima, Takeuchi, 1977). Замена этих генов рецессивными аллелями *dp-1* и *dp-2* приводит к сохранению эмбриональных меланофоров на всю жизнь. Гены *dp-1* и *dp-2* имеются у рыб породы, получившей название «черных мавров». В  $F_2$ , полученном от скрещивания золотых рыбок породы вейкин (*wakin*) с «черными маврами», расщепление по окраске соответствует отношению 15 : 1, в возвратном скрещивании — отношению 3 : 1 (Kajishima, 1977).

Поколение	Золотые, шт.	Пигменти- рованные, шт.	Отношение
$F_1$	478	0	—
$F_2$	185	12	15.4 : 1
$F_b$	62	26	2.5 : 1

Время наступления депигментации варьирует и, по данным Каишима, зависит от числа доминантных генов: чем больше генов содержится в геноме, тем быстрее она происходит. У рыб, депигментирующихся на третьем году жизни, имеется, по-видимому,



всего один ген *Dp*; в возвратных скрещиваниях расщепление становится близким к 1:1 (было получено 123 «золотых» и 133 темных особей). Все красные разновидности золотой рыбки, вероятно, содержат гены депигментации, рецессивные аллели этих генов имеют все темноокрашенные породы.

Голубая окраска, характерная для некоторых пород, определяется простым рецессивом. Наследование коричневой окраски более сложно. Для ее появления необходимо наличие нескольких, возможно даже четырех рецессивных генов, хотя в некоторых скрещиваниях этот признак ведет себя как моногибридный (Chen, 1934).

Покоче- ление	Тип скрещивания	Коричне- вые, шт.	Другие типы окраски, шт.	Отно- шение
F <sub>2</sub>	Массовое	4693	21	223 : 1
F <sub>b</sub>	»	2867	189	15.2 : 1
F <sub>2</sub>	Индивидуальное	387	129	3.0 : 1
F <sub>b</sub>	»	400	377	1.1 : 1

Хорошо прослежено наследование альбинизма. Настоящие альбинотические формы, с розовыми глазами, появляются в результате взаимодействия неаллельных рецессивных генов *m* и *s* (Yamamoto, 1973) или *p* и *c* (Kajishima, 1977). Ген *M* (*P*) эпистатичен по отношению к генам *S* и *s* (*C* и *c*), при скрещиваниях альбиносов с темными особями или с обычными золотыми рыбками во 2-м поколении наблюдается расщепление на три фенотипические группы (темные на ранних стадиях развития, светлые и альбиносы) в отношении 12 : 3 : 1 (Yamamoto, 1973).

Темные . . . . .	273 шт. (ожидалось 266)
Светлые . . . . .	62 шт. ( » 66)
Альбиносы . . . . .	19 шт. ( » 22)

Приводим решетку Пённета для этого скрещивания.

♀ *MmSs* × ♂ *MmSs*

		Гаметы, ♂				
		<i>MS</i>	<i>M<sub>s</sub></i>	<i>mS</i>	<i>ms</i>	
Гаметы, ♀	<i>MS</i>	$\frac{M}{M} \frac{S}{S}$	$\frac{M}{M} \frac{S}{s}$	$\frac{M}{m} \frac{S}{S}$	$\frac{M}{m} \frac{S}{s}$	Темные
	<i>M<sub>s</sub></i>	$\frac{M}{M} \frac{s}{S}$	$\frac{M}{M} \frac{s}{s}$	$\frac{m}{m} \frac{S}{S}$	$\frac{m}{m} \frac{S}{s}$	
	<i>mS</i>	$\frac{m}{m} \frac{S}{S}$	$\frac{m}{m} \frac{S}{s}$	$\frac{m}{m} \frac{s}{S}$	$\frac{m}{m} \frac{s}{S}$	Светлые
	<i>ms</i>	$\frac{m}{m} \frac{s}{S}$	$\frac{m}{m} \frac{s}{s}$	$\frac{m}{m} \frac{s}{S}$	$\frac{m}{m} \frac{s}{s}$	Альбиносы

Ген *P* (*M* по Ямамото) регулирует накопление черного пигмента в клетках сетчатки глаза, ген *C* (*S*) — в кожных покровах (Kajishima, 1977; Kajishima, Takeuchi, 1977). Начало действия гена *C* падает на 22-ю стадию эмбрионального развития золотой рыбки (Kajishima, 1977). Эмбрионы с генотипами *ppCC* и *ppCc* (*mmSS* и *mmSs* по Ямамото) имеют непигментированные глаза, и их нельзя отличить от альбиносов *ppcc*. Расщепление по признаку «альбинизм» в период между 21-й и 22-й стадиями соответствует отношению 3 : 1. После 22-й стадии развития у эмбрионов, получивших ген *C*, глаза темнеют, и вскоре рыбки становятся неотличимыми от обычных «золотых» особей: расщепление по альбинизму приближается к отношению 15 : 1 (Kajishima, 1977).

Поклоение и стадия	Пигментированные, шт.	Альбиносы, шт.	Отношение
F <sub>2</sub> , стадия 21-я . . .	427	137	3.12 : 1
F <sub>2</sub> , стадия 27-я . . .	991	65	15.2 : 1

В геноме альбиносов имеются и гены *Dp-1* и *Dp-2*, но их действие у гомозигот *ppcc* (*mmss*) обнаружить невозможно.

Прозрачность кожных покровов (*transparency*) также зависит от сочетания двух пар генов (Chen, 1928; Matsui, 1934; Matsumoto et al., 1960). Матсуи дает следующую классификацию генотипов и фенотипов:

*ttNN* и *ttNn* — нормально пигментированные особи;  
*ttnn* — сетчатая прозрачность («net transparency»);  
*TtNN*, *TtNn* и *Ttnn* — мозаики по прозрачности («calico»);  
*TTNN*, *TTNn* и *TTnn* — сплошная прозрачность.

У рыб с геном *T*, эпистатичным к генам *N* и *n*, резко снижено количество всех типов пигментных клеток — меланофоров, ксантофоров и иридофоров (иридоцитов). Недавно обнаруженный ген *g*, по всей вероятности идентичный гену *n* Матсуи, редуцирует количество иридофоров — пигментных клеток, содержащих гуанин (Kajishima, 1977). Гены *T* и *g* (*n*) работают на разных стадиях развития: ген *g* нарушает синтез гуанина на самых ранних этапах дифференцировки пигментных клеток, ген *T* начинает функционировать после завершения эмбриогенеза (Kajishima, 1977).

У одного из подвидов серебряного карася (*Carassius auratus langsdorfi*) найден ген *ne* (nacreous) — аутосомный рецессив, приводящий к появлению перламутровой окраски чешуи, также обусловленной частичной редуциацией иридофоров (Yamamoto, 1977). У перламутровых рыбок уменьшено (более чем наполовину) и количество иридофоров в тканях глаз. Пока не ясно, относятся ли гены *ne* и *n* (*g*) к одной серии аллелей, или это независимые локусы.

Типичные для многих пород золотых рыбок вуалевидные плавники наследуются при помощи двух или трех пар генов (Matsui, 1934). Телескопическая форма глаз — результат рецессивной мутации одного гена. При скрещивании «телескопов» с золотыми рыбками, имеющими нормальные глаза, наблюдаются обычные менделевские отношения. Если скрестить их с диким карасем, почти все потомство 2-го поколения (99.9 %) оказывается нормальным. Если, однако, помеси 1-го поколения снова скрестить с телескопической золотой рыбкой, половина потомства получает телескопические глаза (Matsui, 1934). Согласно Матсуи, появление у золотых рыбок глаз-телескопов зависит от наличия специального рецессивного гена *d* (по терминологии этого автора) и модификаторов, накопленных в ходе селекции телескопов и стабилизирующих проявление гена *d*. Предполагается наличие одного такого доминантного модификатора, но более вероятно, что их несколько, так как иначе трудно объяснить появление рыб с телескопическими глазами во 2-м поколении в таком малом количестве (менее 0.1 %).

Многие признаки, характерные для различных пород золотой рыбки, генетически еще не изучены. Породы золотых рыбок создавались на протяжении целого тысячелетия (Berndt, 1924; Шмидт, 1935; Chen, 1956). Полное одомашнивание завершилось в Китае в середине XII в. В дальнейшем было найдено множество вариаций в окраске и в строении тела, использованных селекционерами. Примерно в 1500 г. золотую рыбку перевезли в Японию, где — преимущественно в XVIII и XIX вв. — были созданы многие новые породы (Chen, 1956; Piechocki, 1973).

Интересна попытка создания общей схемы эволюции пород золотой рыбки (Matsui, 1956). В основе этого процесса лежал, очевидно, отбор отдельных крупных мутаций, радикально менявших окраску, строение плавников и глаз, структуру кожных покровов, форму тела и другие признаки (рис. 29). Впоследствии проявление вновь отбираемых мутаций стабилизировалось за счет накопления генов-модификаторов, повышалась и жизнеспособность мутантных форм (компенсационный отбор, — см.: Струнников, 1974). Большинство признаков оказалось зависящим от двух, трех, а в ряде случаев и от большего числа взаимодействующих генов. Можно предположить, что сходные процессы накопления мутаций, стабилизирующих отбираемый признак, происходят при создании пород других одомашниваемых животных. У золотой рыбки обусловленность многих мутантных признаков двумя локусами может быть объяснена и иначе, а именно полиплоидным происхождением этого вида: многие гены в геноме золотой рыбки несомненно дублированы.

Согласно недавним кариологическим исследованиям, предком золотых рыбок был один из китайских подвидов серебряного карася, *Carassius auratus auratus* (Ojima, Ueda, 1978; Ojima et al., 1979).

Другие прудовые рыбы генетически почти не изучены, имеются



сведения о наследовании лишь немногих признаков. Так, красная окраска орфы, или золотого язя *Leuciscus idus* var. *orfus*, по нашим данным — рецессивный признак, определяемый одним геном. Ген этот оказывает сильное отрицательное действие на рыб — орфа отличается повышенной чувствительностью к электрическому току и к ряду факторов окружающей среды, в частности к дефициту кислорода.

Альбиотические формы встречаются у американского канального сомика *Ictalurus punctatus* (Nelson, 1958; Menzel, 1959; Prather, 1961, и др.) и у черного сомика *I. melas* (Hicks, 1978). Красная окраска у ушастого окуня *Lepomis cyanellus* наследуется как простой рецессив с плейотропным действием (Dunham, Childers, 1980). Сходные мутанты (полные и неполные альбиносы) известны и у других прудовых рыб, в частности у тилапий *Tilapia zillii* (Chervinsky, 1967) и *Oreochromis mossambicus* (Behrends et al., 1985). Особи с черными пятнами на боках тела встречаются у *Lepomis macrochirus* (Felley, Smith, 1978). Рыбы без анального или брюшных плавников найдены среди культивируемых в Индии карпов родов *Catla* и *Cirrhina* (Kaushik, 1960), показана наследственная природа этих аберраций. Доминантная аутосомная мутация Saddleback (*Sd*) у *Sarotherodon aureus* выражается в отсутствии спинного плавника и наличии ряда скелетных аномалий. В гомозиготном состоянии эта мутация летальна (Tave et al., 1983).

Рецессивная мутация «красная тилапия» была найдена в популяциях *Oreochromis mossambicus* и широко используется в настоящее время при промышленном разведении как чистопородных, так и гибридных тилапий (Galman, Avtalion, 1983).

Отсутствие или крайняя фрагментарность сведений по генетике качественных морфологических признаков для таких важных объектов разведения, как американские гольцы (*Salvelinus*), пелядь (*Coregonus peled*), амурь и толстолобики (*Ctenopharhyngodon*, *Hypophthalmichthys*, *Aristichthys*), буффало и другие чукучановые (*Ictiobus*), различные виды тилапий и другие рыбы, тормозит развертывание селекционной работы со всеми этими видами, одомашненными недавно человеком.

## ГЕНЕТИКА ДИКИХ РЫБ

Материалов по генетике рыб, живущих в естественных водоемах, собрано пока немного. Лучше других изучены колюшки и некоторые пещерные рыбы.

**Колюшки.** У широко распространенной трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* и в Европе и в Северной Америке наблюдается полиморфизм по расположению и количеству костных пластинок по бокам тела. В европейских популяциях встречаются три хорошо выраженных фенотипа (рис. 30) — «сильно вооруженные» (*trachurus*), «средне вооруженные» (*semiarmatus*) и «слабо



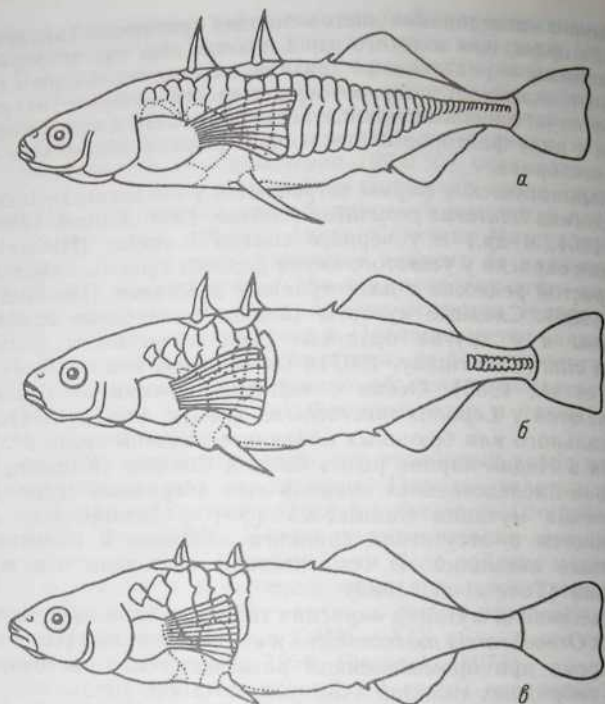


Рис. 30. Фенотипы и предполагаемые генотипы трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (по: Münzing, 1959, 1963).

a — trachurus (TT); б — semiarmatus (Tt); в — leiurus (tt).

вооруженные» (leiurus) (Münzing, 1959, 1962, 1963). В Северной Европе и по берегам Черного моря (в соленой воде) преобладает форма trachurus, в пресных водах Западной Европы она заменена слабо вооруженными колюшками (leiurus). В Восточной Европе фенотип trachurus не ограничен морскими биотопами и нередко доминирует в пресноводных популяциях (Münzing, 1972). На территории СССР морские популяции представлены преимущественно формой trachurus с небольшой примесью semiarmatus, но в ряде озер и рек обитают только слабо и средне вооруженные колюшки (Зиуганов, 1978). По мнению В. В. Зиуганова, в пресной воде отбор действует против фенотипа trachurus.

В анадромных популяциях трехиглой колюшки в Ламанше и в Северном море частота встречаемости сильно вооруженных колюшек увеличивается по мере продвижения с запада на восток с 20 до 70—90 %, хорошо выражены клины. Некоторые исследова-

дователи связывают эту изменчивость с послеледниковым контактом рыб из двух европейских убежищ — юго-западного (атлантического), вероятно, заселенного во время ледникового периода рыбами, сходными с *trachurus*, и юго-восточного (пресноводного), заселенного формой *leirus*. В зоне послеледниковой интерградации, согласно этой гипотезе, образовались смешанные популяции и возникли клины (Münzing, 1962, 1963, 1972; Kosswig, 1973).

В Турции имеются популяции колюшки, целиком состоящие из средне вооруженных особей (Münzing, 1963); такие же популяции найдены и в некоторых озерах Канады (Hagen, Gilbertson, 1973b).

В Америке отмечено большее разнообразие (по сравнению с Европой) типов колюшек. У анадромных сильно вооруженных колюшек пластинки развиты сильнее, чем у таких же пресноводных рыб. В некоторых озерах Америки, как и в Европе, обитают рыбы всех трех основных типов, в ряде озер популяции однородны. В Калифорнии средние вооруженные особи совсем не встречаются, в большинстве озер найдены лишь два фенотипа — *trachurus* и *leirus* (Hagen, 1967; Miller, Hubbs, 1969; Hagen, Gilbertson, 1973a; Coad, Power, 1974; Avise, 1976a, 1976b; Bell, 1976, 1982a). Есть в Америке озера, в которых обнаружены «голые» колюшки, полностью лишенные костных пластинок (Ross, 1973).

Предложено несколько гипотез для объяснения закономерностей наследования признака «костные пластинки». Согласно ранней гипотезе Мюнцинга (Münzing, 1959), наследование числа костных пластинок связано с наличием одного локуса с двумя аллелями; генотип *TT* соответствует фенотипу *trachurus*, генотипы *Tt* и *tt* — фенотипам *semiarmatus* и *leirus*. Результаты скрещиваний колюшек не укладываются, однако, в рамки этой гипотезы, противоречат ей и данные о наличии однородных промежуточных популяций (*semiarmatus*).

Американские исследователи предположили существование у колюшек двух аддитивно действующих генов (Hagen, Gilbertson, 1973b; Bell, 1984). В этом случае связь между фенотипами и генотипами выглядит следующим образом (в скобках — число доминантных генов):

<i>Trachurus</i> . . . . .	<i>AABB, AaBB, AABb</i> (4 и 3)
<i>Semiarmatus</i> . . . . .	<i>AAbb, AaBb, aaBB</i> (2)
<i>Leirus</i> . . . . .	<i>aaBb, Aabb, aabb</i> (1 и 0)

Более правдоподобной является гипотеза Зиуганова (Ziuganov, 1983), согласно которой степень доминирования аллеля *A* основного локуса меняется в зависимости от наличия одного из аллелей локуса *C*. Ниже приводится предполагаемое соотношение фенотипов и генотипов (включение в генотип гена *C* делает ген *A* полудоминантным).

<i>Trachurus</i> . . . . .	<i>AACC, AACc, AAcc</i> и <i>Aacc</i>
<i>Semiarmatus</i> . . . . .	<i>AaCC</i> и <i>AaCc</i>
<i>Leiurus</i> . . . . .	<i>aaCC, aaCc</i> и <i>aacc</i>

Результаты большинства скрещиваний колюшки соответствуют этой гипотезе (табл. 9), но в нескольких случаях необходимо допустить наличие третьего локуса (мы обозначили его буквами *M* и *m*), или третьего аллеля локуса *A*, влияющего на развитие мелких пластинок на хвостовом стебле колюшки. Наличие такого гена позволяет объяснить существование популяций, целиком состоящих из средне вооруженных колюшек, и отсутствие расщепления в некоторых скрещиваниях.

Изучение естественных популяций американских колюшек показало, что степень доминирования признака *trachurus* действительно меняется от популяции к популяции (Avisé, 1976b). В пределах каждого из основных фенотипов вдобавок наблюдается большая и несомненно наследственная вариация по числу костных пластинок (Hagen, 1973; Bell, 1982a). Для уточнения характера наследования этого признака нужны дополнительные генетические исследования.

Приспособительное значение полиморфизма колюшек по числу костных пластинок не вызывает сомнения. Важным доводом в пользу приспособительного характера этой изменчивости является константность соотношений трех фенотипов в каждой из локальных популяций колюшки (Münzing, 1972; Avisé, 1976a; Зиуганов, 1978; Раерке, 1982). Установлено наличие параллельных клин по численности трех морф колюшки во многих речных бассейнах; по мере продвижения вверх по течению количество сильно вооруженных колюшек (*trachurus*) быстро уменьшается (Bell, 1982a, 1984). В пресных водах большую приспособленность имеют рыбы со слабым развитием пластинок, в соленой морской воде — хорошо защищенные пластинками особи. Это различие подкрепляется различием в солеустойчивости спермиев; верхние пределы солености воды, при которых сохраняется подвижность спермиев, для колюшек типов *trachurus* и *leiurus* равны соответственно 52 и 16‰ (Зиуганов, Хлебович, 1979).

Принадлежность к одному из трех основных типов и вариация числа пластинок у рыб одного какого-либо типа связаны с давлением хищников — чем больше последних в водоеме, тем лучше рыбы защищены пластинками и иглами (Kupard, 1979; Bell, Richkind, 1981; Giles, 1983). Разнообразие хищников в водоеме усиливает полиморфизм (Maskell et al., 1978). Этот фактор играет, очевидно, важнейшую роль в сохранении полиморфизма по степени защищенности колюшек во многих пресноводных водоемах Старого и Нового Света. Связи полиморфизма с абиотическими факторами окружающей среды (кроме солености) обнаружены пока не были, хотя такая корреляция бесспорна в отношении ряда количественных признаков — числа позвонков, числа жаберных тычинок, формы тела (Hagen, Gilbertson, 1972). Диф-

Таблица 9  
 Расщепление по признаку «костные пластинки» у трехглазой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (по: Zjuganov, 1983, с добавлениями)

Фенотипы	Родители		Потомство, % (в скобках — ожидаемое количество)				предполагаемые генотипы (частота встречаемости, %)	Число особей	Литературный источник
	предполагаемые генотипы	Т	С	Л	Л				
T × T	AA(c)	AA(c)	100 (100)	—	—	—	AA (100)	141	[4]
	» Aacc	Aacc	100 (100)	—	—	—	AA (100)	28	[5]
	» Aacc	Aacc	76 (75)	—	—	24 (25)	Aacc (25); Aacc (50); aacc (25)	135	[5]
T × S	» Aacc	Aacc	95 (75)	—	—	5 (25)	»	20	[1]
	Aacc	AaCC	24 (25)	58 (50)	—	18 (25)	AaCc (25); AaCc (50); aaCc (25)	71	[4]
	AAcc	aaCc	54 (50)	46 (50)	—	—	AaCc (50); Aacc (50)	46	[5]
T × L	» Aacc	aaCc	45 (50)	55 (50)	—	—	»	29	[5]
	» Aacc	aaCc	74 (50)	26 (50)	—	—	»	53	[2]
	Aacc	aacc	50 (50)	1 (0)	—	49 (50)	Aacc (50); aacc (50)	48	[1]
L × T	» Aacc	aaCc	76 (50)	24 (0)	—	24 (50)	»	17	[1]
	» Aacc	aaCc	70 (50)	—	—	30 (50)	»	37	[4]
	Aacc	aaCc	29 (25)	38 (25)	—	33 (50)	AaCc (25); Aacc (25); aaCc+aaCc (50)	21	[4]
S × S	» Aacc	aaCc	42 (25)	15 (25)	—	42 (50)	»	33	[2]
	AaCc	AaCc	44 (37.5)	36 (37.5)	—	20 (25)	AA (25); AaCC+AaCc (37.5); Aacc (12.5); aa (25)	25	[5]
	aaccmm	aaccmm	—	100 (100)	—	—	aaccmm (100)	182	[3]
S × L	AaCC	aaCC	—	50 (50)	—	50 (50)	AaCC (50); aaCC (50)	?	[3]
	» AaCc	aaCc	—	52 (50)	—	48 (50)	»	27	[5]
	AaCc	aaCc	16 (12.5)	33 (37.5)	—	50 (50)	AaCC+AaCc (37.5); Aacc (12.5) aaCC+aaCc+aacc (50)	154	[3]
L × L	aaCCmm	aaCCMM	—	—	—	100 (100)	aaCCMm (100)	?	[3]
	aa(c)	aa(c)	—	—	—	100 (100)	aa (100)	?	[1, 3]
	» aa(c)Mm	aa(c)Mm	—	11 (25)	—	89 (75)	aaMM+aaMm (75); aamm (25)	141	[4]
							27	[3]	

Примечание. (—) — данный фенотип не встречается. Литературные источники: [1, 2] — Avise, 1976a, 1976b; [3] — Hagen, Gilbertson, 1973b; [4] — Раерке, 1982; [5] — Zjuganov, 1983. T, S и L — типы trispiralis, semimatatus и leirurus; A и a, C и c, M и m — предполагаемые гены.



ференцированное выедание слабо вооруженных колюшек выявлено и при изучении другого изменчивого у этого вида защитного органа — спинных колючек.

В озере Мейер (США) обнаружен полиморфизм колюшек по окраске. Анализ содержимого кишечника хищных рыб и прямые опыты по выеданию показали, что колюшки с красным горлом и с укороченными колючками выедаются в большем количестве (Moodie, 1972). Различия в окраске горла, по-видимому, определяется одним аутосомным геном с двумя кодоминантными аллелями, длина колючек — признак полигенный (Hagen, Moodie, 1979).

В недавно опубликованных работах приводятся новые данные о приспособительном характере морфологической изменчивости колюшек. Наблюдается клинальная изменчивость (север—юг) соотношения трех основных морф колюшки в Калифорнии, связанная с изменчивостью ряда климатических факторов (Baumgartner, Bell, 1984). В калифорнийской высокогорной популяции колюшки найдена необычная меланистическая форма, вместе с тем рыбы этой популяции очень слабо вооружены, это можно объяснить полным отсутствием хищных рыб в водоеме (Bell, 1982b, 1984).

Изменчивы по числу и размерам костных пластинок девяти-иглые колюшки *Pungitius pungitius*, *P. platygaster* и *P. sinensis* (Münzing, 1969; Tanaka, 1982), но генетическая природа этой изменчивости неизвестна. В канадских озерах нередки популяции *P. pungitius* и *Culaea inconstans*, в которых большое число рыб лишено брюшных плавников и даже тазового пояса. Все рыбы в озере Фокс Холле относятся к этой группе, в то время как в близлежащем озере Риг их количество не достигает 4 % (Nelson, 1971, 1977). У колюшки *C. inconstans* такая изменчивость обнаружена более чем в 20 популяциях Канады, число рыб без тазовых костей составляет в них от 20 до 95 %. Скрещивания показали, что эта аберрация наследуется и определяется одним или двумя локусами, очевидно, с неполным проявлением (Nelson, 1977). В этом случае, как и в отношении костных пластинок, установлена тесная связь между распространенностью этого генетического изменения и наличием хищников: чем меньше последних, тем больше доля аберрантных форм в популяции.

У четырехиглой колюшки *Apeltes quadracus* полиморфизм по числу спинных колючек очень устойчив, за 50 лет частота морф совсем не изменилась (Blouw, Hagen, 1981). Механизм наследования в данном случае не изучен.

**Пещерные рыбы.** Небольшая мексиканская пресноводная рыбка из сем. Characidae, *Astyanax mexicanus*, имеет близких родственников, обитающих под землей, в пещерах (*Anoptichthys antrobius*, *A. jordani*, *A. hubbsi*). Все эти троглобионты легко скрещиваются с *Astyanax mexicanus*. Рыбы всех трех пещерных видов являются слепыми и в большей или меньшей степени лишены пигмента (меланина и гуанина). Слепота определяется многими аддитивно действующими генами (Kosswig, 1963; Pfeiffer, 1967; Peters, Peters, 1973, и др.). Редукция пигмента зависит у пещерных рыб от наличия одного-двух хорошо мендели-

рующих генов. Альбинотическая мутация у *Anoptichthys antrobius* наследуется как простой рецессив — во 2-м поколении после скрещивания *Anoptichthys* × *Astyanax* было получено 787 нормально окрашенных рыб и 278 альбиносов (Sadoglu, 1955, 1957). Позднее была выделена у этого же вида еще одна мутация — ген *bw* (коричневая окраска). Три типа окраски — нормальная (темная), коричневая и светлая (альбиносы) определяются взаимодействием двух не сцепленных между собой генов *a* и *bw* (табл. 10).

Ген *a*, как и многие другие альбинотические мутанты, эпистатичен к другому пигментному гену, *bw*, поэтому во 2-м поколении расщепление соответствует отношению 9 : 3 : 4. В этом случае гомозиготы *aa* жизнеспособны, летального действия не проявляет и ген *bw*. Мутация, сходная с *bw*, имеется и у других пещерных рыб рода *Anoptichthys*.

Заселение пещер рыбами сопровождалось постепенным накоплением в пещерных популяциях аллелей, ослабляющих зрение и препятствующих образованию пигмента. Судя по числу генов, взаимодействующих в процессе дегенерации глаз (не менее шести — по: Wilkens, 1970), возможность преадаптации — случайного попадания в пещеры слепых депигментированных рыб — маловероятна. Накопление «дегенеративных» аллелей, вероятно, происходило в ходе отбора, способствовавшего разрушению ненужных органов и ослаблению окраски. Некоторые исследователи предполагают, что в ходе заселения пещер большое значение мог иметь «эффект основателя»: у немногочисленных вселенцев имелись гены (в том числе и «дегенеративные»), которые затем, при увеличении численности, оказались автоматически размноженными (Peters, Peters, 1973). На наш взгляд, это предположение так же мало обосновано, как и гипотеза о преадаптации.

Таблица 10

Наследование окраски у пещерных слепых рыб и их нормальных речных родичей (по: Sadoglu, McKee, 1969)

Фенотип	Систематическое положение	Генотипы
Серебристые (нормальная окраска)	<i>Astyanax mexicanus</i>	$\frac{+}{+} \frac{+}{+}$
	Гибридные популяции	$\frac{a}{+} \frac{+}{+}$ ; $\frac{+}{+} \frac{bw}{+}$ ; $\frac{a}{+} \frac{bw}{+}$
Коричневые	Гибридные популяции	$\frac{+}{+} \frac{bw}{bw}$ ; $\frac{a}{+} \frac{bw}{bw}$
		$\frac{a}{a} \frac{bw}{bw}$ ; $\frac{a}{a} \frac{+}{+}$
Светлые (альбиносы)	<i>Anoptichthys</i> sp. sp. (пещерные формы)	$\frac{a}{a} \frac{bw}{bw}$ ; $\frac{a}{a} \frac{+}{+}$
	Гибридные популяции	$\frac{a}{a} \frac{+}{+}$ ; $\frac{a}{a} \frac{bw}{+}$ ; $\frac{a}{a} \frac{bw}{bw}$

В ходе эволюции пещерных рыб была утрачена защитная реакция, присущая всем поверхностным обитателям. Отсутствие реакции на испуг определяется у рыб из рода *Anoptichthys* взаимодействием двух рецессивных не сцепленных между собой генов. Расщепление в  $F_2$  близко к отношению 15 : 1 (Pfeiffer, 1966). Интересно отметить для сравнения, что у *Poeciliopsis viriosa* (Poeciliidae) оказалось достаточно одной рецессивной мутации, чтобы разрушить другую важнейшую поведенческую реакцию — способность самцов отпугивать врагов и соперников путем быстрого и очень интенсивного усиления окраски. Мутантный ген тормозит образование ксантофоров в эпителии чешуи, и отпугивающее изменение окраски становится невозможным (Vrijenhoek, 1976).

**Прочие рыбы.** У рыбы из сем. Poeciliidae, *Aphanius anatoliae*, существует в природе вариация в характере чешуйного покрова. Частота четырех основных типов чешуйного покрова — чешуйчатого, чешуйчатого с лишенным чешуи брюшком, слабо очешуйенного и линейного — различна в различных небольших популяциях этого вида и сильно менялась на протяжении 30 лет исследования (Grimm, 1979). Можно предположить, что вариация определяется двумя или тремя генами. Редукция чешуи рассматривается в этом случае как побочный результат регрессивной эволюции пецилиид (Grimm, 1980).

Полиморфизм по окраске характерен для некоторых цихлид (Cichlidae), в частности для *Cichlasoma citrinellum*. Два цветных варианта наследуются при помощи одного локуса с двумя аллелями. Между морфами имеется частичная изоляция — при размножении самки каждой из морф выбирают предпочтительно в виде партнеров сходно окрашенных самцов (Barlow, 1973). У *Pseudotropheus zebra* (озеро Малави) сосуществуют четыре цветные морфы. Варианты W и B не скрещиваются с вариантами OB и BB; предполагается наличие двух симпатрических видов-двойников. Вариация в пределах каждого вида определяется, очевидно, наличием одного локуса с доминантным и рецессивным аллелями (Fryer, Hes, 1972; Holzberg, 1978; Schröder, 1980).

Рис. 29. Генеалогия основных разновидностей (рас) золотой рыбки *Carassius auratus*, созданных китайскими и японскими рыболовами (по: Matsui, 1956).  
 1 — дикий карась; 2 — хибуна (обыкновенная золотая рыбка); 3 — вейкин (wakin); 4 — рюикин (ryuikin); 5 — маруко (maruko); 5a — ранту (rantu); 5b — маруко многоцветная; 5в — нанкин (nankin); 6 — демекин (demekin, «телескопы»); 6a — ака (красный зикин (zikin); 8 — тоза-кин (tosa-kin); 9 — тетуюнага (tetuonaga) стальная длинноплавничная (syubunkin); 13 — сибункин (syubunkin); 14 — калико (гибрид ryuikin × calico-demekin); 15 — азума-низики (гибрид oranda × calico-demekin); 16 — тетуюго («стальная» рыба); 17 — кирнази (гибрид wakin × rantu). Черные линии — основные генеалогические связи разновидностей.









Рис. 31. Полиморфизм самцов гуини *Poecilia (Lebistes) reticulata* по генам, расположенным в Y- и X-хромосомах (по: Winge, 1927; Натали, Натали, 1931; Кирпичников, 1935б; Dzwilllo, 1959).

Среди гольцов *Nemachilus barbatulus toni* (сем. Cobitidae), населяющих водоемы Новгородской и Ленинградской областей СССР, мы неоднократно находили ярко окрашенных рыб двух типов — красных с красными глазами (полные альбиносы) и оранжевых с черными глазами (полуальбиносы). Скрещивания показали, что альбинизм определяется рецессивным геном. Генотип полуальбиносов, к сожалению, не был установлен. Альбинотические особи были обнаружены и у многих других рыб, в частности в том же семействе у щиповки *Cobitis taenia*, у акул из рода *Stegostoma* (Nakaya, 1973), у сазана Северной Америки (Johnson, 1968), у красноперки *Scardinius erythrophthalmus* (Gelosi, 1971) и голавля из рода *Kyphosus* (Sgano, Abe, 1973), у канального сомика *Ictalurus punctatus* (Aitken, 1937), у окуня *Etheostoma olmstedii* (Denoncourt, 1976), у камбалы *Limanda yokohamae* (Abe, 1972) и многих других видов, как промысловых, так и непромысловых. Достаточно одной мутации, нарушающей синтез меланина или его предшественников, для возникновения альбинизма, поэтому в большинстве случаев этот признак наследуется моногенно.

Особь с «зеркальной» чешуей встречается иногда в популяциях красноперки *Scardinius erythrophthalmus* (Rünger, 1934) и других пресноводных рыб. Можно предполагать мутационную природу этих aberrаций.

Наследственными являются и некоторые из других aberrантных форм, встречающихся в естественных популяциях рыб (Dawson, 1964), например удлинения и удвоения плавников, искривления позвоночника, изменения в расположении чешуи и недоразвитие глаз. Во всех этих случаях, однако, генетический анализ не был произведен, нет данных не только о способе наследования, но и об относительной роли наследственности и среды в возникновении той или иной aberrации.

Данные по наследованию качественных признаков у рыб, как мы видим, немногочисленны. Карп изучен лучше всех других видов, но материалы по генетике карпа также еще очень скудны. Сведения по специальной (частной) генетике рыб, в особенности рыб, используемых для разведения, необходимы для правильного планирования селекционной работы с ними и для защиты от истребления промысловых видов рыб. Накопление таких сведений становится сейчас неотложной задачей.

## ГЕНЕТИКА АКВАРИУМНЫХ РЫБ

Множество исследований по генетике проведено на аквариумных рыбах. Учитывая, что по этому разделу генетики рыб имеется несколько хороших сводок (Gordon, 1957; Dzwillo, 1959; Kosswig, 1965; Kallman, Atz, 1966; Schröder, 1974, 1976; Kallman, 1975; Yamamoto, 1975b), мы остановимся только на некоторых важнейших результатах этих исследований.

## ГУППИ

Гуппи — *Poecilia (Lebistes) reticulata* — небольшая неприхотливая аквариумная рыбка из сем. Роецилиidae (живородящие зубастые карпы). Самцы гуппи ярко и разнообразно окрашены, самки в большинстве случаев серые, бесцветные. В природных популяциях наблюдается полиморфизм по окраске самцов (Haskins, Haskins, 1951, 1954; Haskins et al., 1961; Kosswig, 1964a, и др.). Аквариумисты создали множество пород гуппи, различающихся по окраске тела и по форме и окраске плавников (рис. 31).

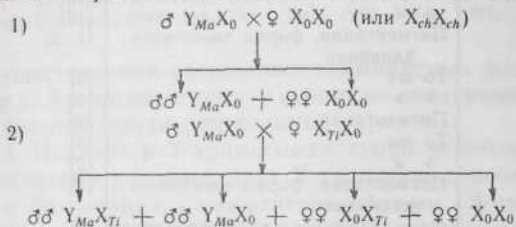
Специфической особенностью генетики гуппи является концентрация большинства генов окраски, а также некоторых генов, влияющих на строение плавников, в половых хромосомах X и Y. Гетерогаметны у гуппи самцы; под микроскопом, однако, гетерохромосомы выявить не удалось. Шмидт (Schmidt, 1919a) первым установил, что многие гены окраски передаются у гуппи от отца к сыновьям, через Y-хромосому. Позднее Винге (Winge, 1922, 1927 и др.) показал, что некоторые из этих генов всегда находятся в Y-хромосоме, тогда как другие могут переходить из Y в X и обратно в процессе перекреста.

К настоящему времени у гуппи описано до 19 генов окраски, постоянно связанных с Y-хромосомой, и более 16 генов, сцепленных с X- и Y-хромосомами. Кроме того, обнаружено около десятка аутомных мутаций, изменяющих общую («фоновую») окраску рыб или действующих на другие морфологические признаки (табл. 11). Фактически найдены мутации, действующие на все типы пигментных клеток (Schröder, 1969b).

Главными закономерностями наследования генов у гуппи являются следующие.

1. Строгая передача Y-генов по мужской линии (односторонняя мужская наследственность). Одновременно в Y-хромосоме может находиться только один пигментный ген из всех, неразрывно связанных с этой хромосомой. Исключением являются гены *Vir-I* и *Vir-II* (зеленые пятна на теле), которые, по-видимому, комбинируются с другими генами (Натали, Натали, 1931). Гены Y-хромосомы либо представляют собой аллели одного локуса, либо образуют так называемый суперген — семейство близко расположенных локусов с полностью подавленным перекрестом между ними.

Примером односторонней мужской передачи генов окраски может служить наследование гена *Ma*, определяющего наличие черного пятна на спинном плавнике и характерное расположение черных и красных пятен на теле самцов (Winge, 1927).



Таким же способом, от отцов к сыновьям, передаются и все другие гены, локализованные в Y-хромосоме.

2. Доминирование всех генов окраски, находящихся в Y-хромосоме. При наличии в геноме X- и Y-хромосом, гены Y-хромосомы проявляются независимо от генетического строения X-хромосомы. Могут быть два объяснения такого доминирования:

- отрезок Y-хромосомы, в котором расположены эти гены, не имеет гомолога в X-хромосоме;
- локус Y-хромосомы, определяющий разнообразие окраски и формы плавников у самцов (с множественными аллелями), тесно сцеплен с геном мужского пола или даже сам является «по совместительству» полоопределяющим доминантным фактором.

В пользу второго предположения говорят наблюдения о различиях в половой активности и в устойчивости механизма определения пола в линиях гуппи, различающихся по аллелям основного Y-гена. Самым «сильным» является, по-видимому, ген *Ma*; введение этого гена в «слабые» линии способствовало, в частности, исчезновению признаков гермафродитизма, иногда наблюдаемых у гуппи (Spurway, 1957).

Доминантными являются не только гены, находящиеся всегда в Y-хромосоме, но и гены, кочующие из Y в X и из X в Y. Вероятнее всего, это доминирование — прямой результат отбора генов окраски, составляющих в естественных популяциях гуппи хорошо сбалансированную полиморфную систему (Haskins, Haskins, 1954). Полиморфизм по окраске у многих животных основан на



Гены группы *Poecilia reticulata*

Ген	Признак	Литературный источник
Y-хромосома (только самцы)		
Maculatus ( <i>Ma</i> )	Пигментация	[12]
Armatus ( <i>Ar</i> )	Пигментация, форма хвостового плавника	[12]
Ferrugineus ( <i>Fe</i> )	Пигментация	[12]
Iridescent I, II ( <i>Ir</i> )	То же	[12]
Aureus ( <i>Au</i> )	» »	[12]
Pauper ( <i>Pa</i> )	» »	[12]
Oculatus ( <i>Oc</i> )	» »	[12]
Variabilis ( <i>Va</i> )	» »	[12]
Sanguineus ( <i>Sa</i> )	» »	[12]
Reticulatus ( <i>Re</i> )	Пигментация, форма хвостового плавника	[1, 3]
Bimaculatus ( <i>Bi</i> )	То же	[3]
Trimaculatus ( <i>Tri</i> )	» »	[3]
Bipunctatus ( <i>Bp</i> )	Пигментация	[3]
Viridis I, II, ( <i>Vir</i> )	То же	[3]
Inornatus ( <i>In</i> )	» »	[2]
Filigran ( <i>Fil</i> )	Пигментация, форма хвостового плавника	[4]
Doppelschwert ( <i>Ds</i> )	Форма спинного и хвостового плавников	[4]
Flamingo ( <i>Flam</i> )	Пигментация	[5]
X- и Y-хромосомы (только самцы)		
Elongatus ( <i>El</i> )	Пигментация, форма хвостового плавника	[12]
Coccineus ( <i>Co</i> )	Пигментация	[12]
Vitellinus I, II ( <i>Vi</i> )	То же	[3, 12]
Luteus ( <i>Lu</i> )	» »	[12]
Tigrinus ( <i>Ti</i> )	» »	[12]
Purpureus ( <i>Pu</i> )	» »	[12]
Cinnamomeus ( <i>Ci</i> )	» »	[12]
Minutus ( <i>Min</i> )	» »	[12]
Lineatus ( <i>Li</i> )	Пигментация, форма хвостового плавника	[12]
Caudomaculatus ( <i>Cm</i> )	Пигментация	[3]
Lutescens ( <i>Ls</i> )	То же	[3]
Solaris ( <i>So</i> )	» »	[2]
Flavus ( <i>Fl</i> )	Пигментация; слабое проявление у самок	[13]
Nigrocaudatus I, II ( <i>Ni</i> )	Пигментация, оба пола	[4, 9]
Caudal pigment ( <i>Cp</i> )	Пигментация, форма хвостового плавника; слабое проявление у самок	[4]
Неокрашенные (рецессивный аллель) ( <i>ch</i> )	—	[4]
Аутосомы		
Zebrinus ( <i>Ze</i> )	Пигментация; самцы	[12]
albino ( <i>a</i> )	Пигментация; оба пола	[7]
blond ( <i>b</i> )	То же	[5, 6]
gold ( <i>g</i> )	» »	[5, 6]
blue ( <i>bl</i> или <i>r</i> )	» »	[4]

Таблица 11 (продолжение)

Ген	Признак	Литературный источник
abnormis = hunchback ( <i>hb</i> )	Позвоночник; оба пола	[2, 5]
curvatus = lordosis ( <i>cu</i> )	То же	[2, 10]
Palla ( <i>Pl</i> )	Позвоночник (леталь у гомозигот)	[14, 15, 16]
coecus ( <i>cs</i> )	Глаза; оба пола	[2]
Elongated ( <i>Ea</i> )	Форма спинного и хвостового плавников; оба пола	[8]
Kalymma ( <i>Kal</i> )	Форма всех плавников; оба пола	[11]
Suppressor ( <i>Sup</i> )	То же	[11]

Литературные источники: [1] — Бляхер, 1927, 1928; [2] — Кирпичников, 1935б; [3] — Натали, Натали, 1931; [4] — Dzwillo, 1959; [5] — Goodrich et al., 1944; [6] — Haskins, Druzba, 1938; [7] — Haskins, Haskins, 1948; [8] — Horn, 1972; [9] — Nybelin, 1947; [10] — Rosenthal, Rosenthal, 1950; [11] — Schröder, 1969 c; [12] — Winge, 1927; [13] — Winge, Ditlevsen, 1948; [14—16] — Lodi, 1967, 1978a, 1981.

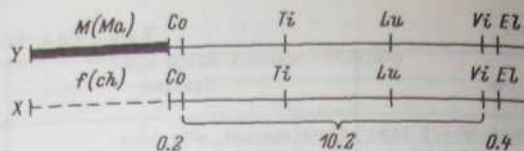
существовании нескольких доминантных факторов (Ford, 1966, и др.). Аутосомные гены у гуппи, не связанные с полиморфизмом, по большей части рецессивны.

3. Наличие в Y-хромосомах гуппи рецессивных леталей. При совмещении у самцов двух Y-хромосом гомозиготы по генам *Ma*, *Ar* и *Pa* оказались нежизнеспособными (Winge, Ditlevsen, 1938; Haskins et al., 1970). Вместе с тем самцы с генотипами  $Y_{Ma}Y_{Ar}$ ,  $Y_{Ma}Y_{Pa}$  и  $Y_{Pa}Y_{Ar}$  не только жизнеспособны, но и плодовиты. Очевидно, с каждым из генов, находящихся в Y-хромосоме, тесно сцеплен особый леталь; летали, связанные с разными генами, не аллельны. Хаскинсу с сотрудниками удалось получить только одного самца  $Y_{Ma}Y_{Ma}$ , давшего большое потомство. По всей вероятности, это результат перекреста между геном *Ma* и леталем, одна из Y-хромосом в этом случае оказалась свободной от летального гена.

Наличие леталей в Y-хромосоме способствует устойчивой гетерозиготности самцов гуппи по основным «цветным» генам. Вместе с тем накопление леталей можно рассматривать как первый этап разрушения Y-хромосомы. У гуппи этот процесс, видимо, только еще начинается.

В старых лабораторных линиях гуппи, с генами *Ma*, *Pa* и *Ar* в Y-хромосоме, самцов оказывается примерно в 2 раза меньше, чем самок. Очевидно, в Y-хромосоме при длительном лабораторном разведении накапливаются гены, снижающие конкурентоспособность Y-спермиев. Любопытно, что степень отклонения от нормального соотношения полов коррелирует ( $r=0.78$ ) с половой активностью самцов (Fagg, 1981).

4. Возможность перекреста между X- и Y-хромосомами, говорящая о наличии в них гомологичных участков (Winge, 1923 и др.). Некоторые гены переходят из X в Y и обратно сравнительно часто; так, перекрест между генами *Ds* и *Cr* составляет около 10% (Dzwillo, 1959). Данные по перекресту были использованы для составления карт половых хромосом (Winge, 1934; Winge, Ditlevsen, 1938).



По более поздним данным (Nayudu, 1979), локусы  $Ni-II$ ,  $Fl$  и  $Cr$ , локализованные в X- и Y-хромосомах, расположены в следующем порядке:

$M(f)$  (фактор пола) —  $Ni-II$  —  $Fl$  —  $Cr$ .

Отношения между локализацией этих генов, а также ранее исследованных  $Co$ ,  $Ti$ ,  $Lu$  и других пока не изучены. Гены  $Ni-II$ ,  $Fl$  и  $Cr$  влияют на распределение черных пятен на теле гуппи. При наличии гена  $Fl$  меланофоры представляют собой клетки с многими отростками (дендритами), у рыб с геном  $Cr$  эти клетки биполярны, а ген  $Ni-II$  определяет образование клеток, похожих на венчик с лепестками (Nayudu, Hunter, 1979).

Хромосомные карты построены на сравнительно небольшом материале и требуют уточнения. Не ясно, в частности, где располагаются в Y-хромосоме летальные гены.

5. Неустойчивость генетического механизма определения пола. Почти во всех линиях одомашненных гуппи появляются время от времени самцы, оказывающиеся при проверке их хромосомной формулы генетическими самками (XX). Отбор таких спонтанно возникающих самцов позволил Винге (Winge, 1934) создать линию без самцов XY:

$$\text{♀ XX} \times \text{♂ XX (превращенный)} = \text{♀♀ XX} + \text{единичные } \text{♂♂ XX}.$$

Путем отбора количество «превращенных» самцов в этой линии было значительно повышено, и она поддерживалась долгое время без участия нормальных самцов XY. Самцы XY также иногда спонтанно превращаются в самок. При скрещивании таких самок (с мужским геномом) с нормальными самцами потомство на 75% состоит из самцов:

$$\text{♀ } X_0 Y_{Ma} \times \text{♂ } X_0 Y_{Pa} = \underbrace{\text{♂♂ } X_0 Y_{Ma} + \text{♂♂ } X_0 Y_{Pa} + \text{♂♂ } Y_{Ma} Y_{Pa}}_{75\%} + \underbrace{\text{♀♀ } X_0 X_0}_{25\%}$$

(превращенная)

Использование самок  $Y_{Ma} Y_{Pa}$  позволило получить однополое мужское потомство (Winge, Ditlevsen, 1938):

$$\text{♂ } Y_{Ma} Y_{Pa} \times \text{♀ } X_0 X_0 = \text{♂♂ } X_0 Y_{Ma} + \text{♂♂ } X_0 Y_{Pa}$$

45%                      55%

В скрещиваниях превращенных самок и нормальных самцов, имеющих в Y ген  $Ma$ , получается летальное соотношение 2:1, самцы  $Y_{Ma} Y_{Ma}$  погибают:

$$\text{♂ } X_0 Y_{Ma} \times \text{♀ } X_0 Y_{Ma} = \text{♂♂ } X_0 Y_{Ma} + \text{♀♀ } X_0 X_0$$

67%                      33%



У стареющих самок гуппи деятельность женского полового гормона затухает и у них начинают проявляться гены окраски, находящиеся в X-хромосомах. Генотип самок можно определить и в случае их спонтанного превращения в самцов и в особенности при таком же превращении, вызванном применением мужского гормона (тестостерона). Прибавка тестостерона в воду или в пищу позволяет получить самцов XX с хорошо выраженными генами окраски (Dzwillo, 1962, 1966; Haskins et al., 1970). Таким же путем, но при помощи женского полового гормона (эстрогена, эстрадиола), легко получить в больших количествах самок XY.

Предполагается, что у гуппи наряду с главными генами пола, расположенными в X- и Y-хромосомах, имеется много аддитивно действующих слабых генов пола, как мужских, так и женских, разбросанных, очевидно, по многим хромосомам (Gordon, 1957; Kosswig, 1964b, и др.). Суммарное влияние этих генов может оказаться сильнее действия гоносомных факторов пола и вызвать превращение самца в самку и наоборот.

6. Гормональный контроль над проявлением «цветных» генов. Почти все доминантные гены окраски у самок не работают (Winge, 1927; Goodrich et al., 1947). Исключение составляют некоторые гены, выходящие из-под контроля гормональных факторов. Так, ген *Fl* (желтое тело) оказывает слабое действие на окраску нормальных самок; то же можно сказать и о гене *Sp* (пигментированный хвост). Более сильно выражено проявление у самок генов *Ni-I* и *Ni-II*, особенно последнего (Dzwillo, 1959). Самки с геном *Ni-II* (*black*, — по: Haskins et al., 1970) пигментированы довольно сильно, у самцов пигментация заметна уже у только что родившихся мальков.

7. Между различными генами окраски часто наблюдаются эпистатические отношения. Так, у самцов, гомозиготных по гену *g* (золотая окраска), проявление находящегося в Y-хромосоме гена *Ma* ослаблено (Goodrich et al., 1947). Ген *Fl* в гомозиготном состоянии подавляет проявление генов *Sp*, *Ni-II*, *Ir*, *Ds*, *ch* (Dzwillo, 1959; Schröder, 1970, 1976).

8. Аутосомные гены у гуппи наследуются строго по Менделю. В качестве примера приведем расщепление в  $F_2$ , соответствующее классическому отношению 9:3:3:1, по двум генам фоновой окраски — *blond* (*b*) и *blue* (*r*) (Dzwillo, 1959) (в скобках — ожидаемые числа).

Серые ( <i>B, R</i> ) . . . . .	52 шт. (49.0)
Голубые ( <i>B, r</i> ) . . . . .	14 шт. (16.3)
Бледные ( <i>b, R</i> ) . . . . .	17 шт. (16.3)
Белые ( <i>b, r</i> ) . . . . .	4 шт. (5.4)

Четкое менделирование установлено и в отношении доминантного гена *Kal* (*Kalimta*), вызывающего удлинение всех плавников у рыб обоих полов (рис. 32). Для проявления этого гена необходимо наличие в гомозиготном состоянии другого рецессивного, не сцепленного с ним гена — *Sup*<sup>+</sup> (Schröder, 1969c). Доминант-



ный аллель этого последнего гена, *Sup*, подавляет действие гена *Kal*, и рыбы с генетической структурой *Kal Kal Sup Sup* и *Kal Kal Sup Sup*<sup>+</sup> оказываются нормальными.

Важнейшим результатом исследований по генетике гуппи является доказательство того, что Y-хромосома у гуппи не разрушена и содержит много генов. Один из них (или группа близко расположенных, тесно сцепленных генов — суперген) является полоопределяющим. Гоносомное определение пола вместе с тем несовершенным, наличие в аутосомах и в X-хромосоме большого числа слабо действующих мужских и женских генов приводит к частым случаям превращения пола.

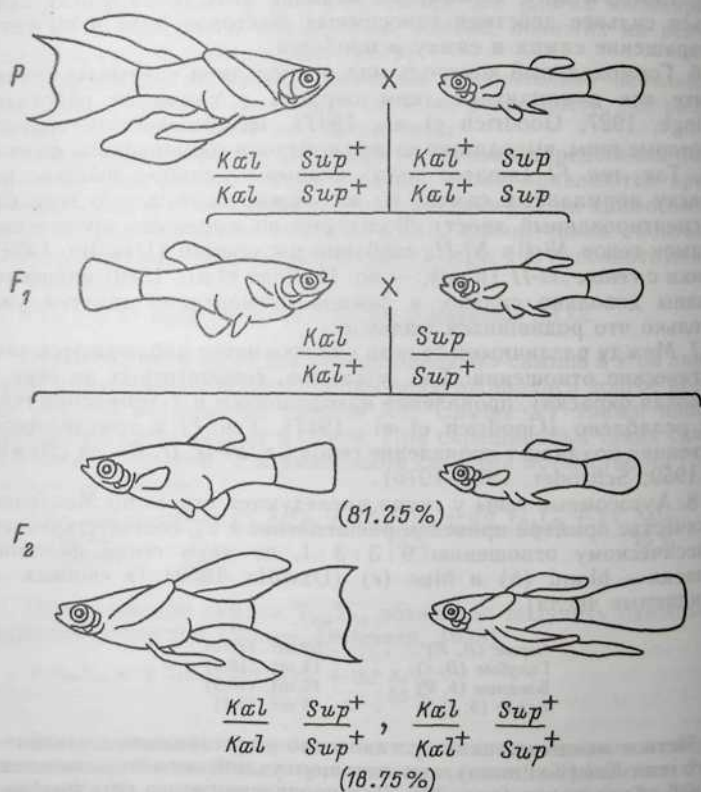


Рис. 32. Проявление и наследование гена *Kal* (Kalymma) у гуппи *Poecilia reticulata* (по Schröder, 1974).

Причины возникновения и стойкого сохранения полиморфизма по окраске самцов в естественных популяциях гуппи пока еще не вполне ясны. Наиболее вероятно селекционное объяснение, связывающее полиморфизм с половым отбором, а именно с выбором самками ярко окрашенных самцов или с активизацией половой «игры» при увеличенном разнообразии самцов (Fagg, 1976). Имеет значение и давление хищников; в водоемах, где пресс хищников очень велик, разнообразие окрасок самцов уменьшается, в частности исчезают почти все гены, способные к переходу из X-хромосомы в Y и обратно (Haskings et al., 1961; Endler, 1980).

### ПЕЦИЛИЯ

Пецилия *Xiphophorus (Platypoecilus) maculatus*, как и гуппи, является излюбленным объектом генетических исследований. У пецилии нет такого сильно выраженного полового диморфизма по окраске, какой характерен для гуппи, но самцы в естественных популяциях все же окрашены значительно ярче самок (Kallman, 1970b). Мы остановимся здесь на четырех важнейших разделах генетики пецилии. К ним мы относим:

- 1) выяснение механизма генетического определения пола у этого вида живородящих рыб;
- 2) анализ закономерностей наследования и распределения по хромосомам различных генов;
- 3) изучение полиморфизма естественных популяций пецилии по окраске;
- 4) исследование генетических, биохимических и физиологических механизмов возникновения у межвидовых и межпопуляционных гибридов пецилии злокачественных опухолей (меланом, эритробластом и других).

1. Как и у гуппи, у пецилии пол определяется с помощью половых хромосом (гоносом), содержащих мужской и женский факторы (гены) (Bellamy, 1923, 1928 и др.; Gordon, 1937 и др.). Своеобразной особенностью пецилии является наличие в природных популяциях половых хромосом трех типов — X, Y и W. В X-хромосоме содержится «слабый» (рецессивный по отношению к мужскому фактору) ген женского пола  $f$ ; в W, очевидно, он заменен более сильным доминантным женским фактором  $F$ ; Y-хромосома несет ген мужского пола  $M$ . W-, X- и Y-хромосомы гомологичны (Kosswig, 1954; Kallman, 1973). В популяциях пецилии встречаются следующие сочетания половых хромосом: самки —  $X^fX^f$ ,  $W^F X^f$ ,  $W^F Y^M$ ; самцы —  $X^f Y^M$ ,  $Y^M Y^M$ .

У самок с гоносомами WY фактор  $F$  доминирует над фактором  $M$ ; у самцов XY доминирует, наоборот, мужской фактор. Самки WW в естественных популяциях не найдены (Gordon, 1947a, 1947b, 1953, 1957 и др.; Kallman, 1965a, 1965b, 1970b, 1973 и др.).

Во многих популяциях пецилий в Гондурасе и Мексике имеются все три типа половых хромосом и соответственно встречаются

самки и самцы с разным сочетанием гоносом. В некоторых популяциях W-хромосома отсутствует и определение пола совершается по классической схеме: самки — XX, самцы — XY (мужская гетерогаметность) (Bellamy, 1936; Breider, 1942; Gordon, 1947a; Kallman, 1975). Пока нельзя сказать, есть ли естественные популяции, состоящие только из самок WY и самцов YY (женская гетерогаметность). Интересно, что при освоении пецилии в качестве аквариумной рыбки именно такие особи были вывезены из Гондураса и дали начало одомашненным породам. В результате все культурные разновидности пецилии характеризуются женской гетерогаметностью (Gordon, 1951b).

Наличие трех типов гоносом позволяет получать при скрещивании пецилии различные соотношения полов (Anders A. et al., 1970; Kallman, 1973 и др.):

$$\begin{aligned} \text{♀ XX} \times \text{♂ XY} &= \text{♀♀ XX} + \text{♂♂ XY} \quad (1:1); \\ \text{♀ WY} \times \text{♂ YY} &= \text{♀♀ WY} + \text{♂♂ YY} \quad (1:1); \\ \text{♀ WX} \times \text{♂ YY} &= \text{♀♀ WY} + \text{♂♂ XY} \quad (1:1); \\ \text{♀ WY} \times \text{♂ XY} &= \text{♀♀ WY} + \text{♀♀ WX} + \text{♂♂ XY} + \text{♂♂ YY} \quad (1:1); \\ \text{♀ WX} \times \text{♂ XY} &= \text{♀♀ WY} + \text{♀♀ WX} + \text{♀♀ XX} + \text{♂♂ XY} \quad (3:1); \\ \text{♀ XX} \times \text{♂ YY} &= \text{♂♂ XY} \quad (100\%). \end{aligned}$$

Все самцы из однополых потомств при гистологическом исследовании оказались настоящими самцами, а не превращенными из самок (Chavia, Gordon, 1951). В некоторых популяциях пецилии обнаружены аутосомные факторы, сильно влияющие на определение пола и приводящие — чаще всего при межпопуляционных скрещиваниях — к появлению «исключительных» особей с измененным полом. Особенно склонны к превращению пола рыбы с женскими кариотипами WX и WY. При скрещивании пецилий из двух гондурасских линий  $N_p$  и  $C_p$  превращенные самцы WX и WY составляют значительную часть потомства. Нередко до половини генетических самок становятся самцами (Kallman, 1968). В скрещивании

$$\text{♀ WY} \times \text{♂ WY (превращенный)} = \text{♀♀ WW} + \text{♀♀ WY} + \text{♂♂ YY}$$

появляются самки WW, не встречающиеся в природных условиях.

Скрещивания самок XX из Мексики с самцами YY из аквариумной линии пецилии дают в потомстве только самцов XY, но некоторые из них спонтанно превращаются в самок. Во 2-м поколении снова появляются самки XX, часть из которых, также спонтанно, превращается в самцов («исключительные» самцы XX). Скрестив самок и самцов XX между собой, мы получаем чисто женское потомство:

$$\text{♀ XX} \times \text{♂ XX (исключительный)} = \text{♀♀ XX} \quad (100\%).$$



В некоторых скрещиваниях этого типа снова попадают превращенные самцы XX. Отбор таких самцов для размножения в течение 7—9 поколений тесного инбридинга привел к увеличению числа самцов XX в этой линии в среднем до 30 %, в отдельных скрещиваниях число самцов доходило даже до 50—60 % (Oktaу, 1959; Kosswig, 1964b; Dzwillo, Zander, 1967). Очевидно, в ходе селекции были отобраны разбросанные по аутосомам дополнительные мужские факторы пола, подавлявшие (суммарно) женский фактор X-хромосомы. Скрещивание самцов XX с самками из других линий приводило к резкому снижению количества исключительных самцов.

Как мы видим, у пецилии сосуществуют два способа определения пола — мужская и женская гетерогаметность.

2. Как и у гуппи, многие гены окраски у пецилии расположены в половых хромосомах. Лучше всех изучены следующие.

Ген *N* (*Nigra*) — широко искользуемая аквариумистами доминантная мутация, вызывающая сильное почернение хвостовой части тела и хвостового плавника в результате скопления крупных меланофоров. Полудоминантный ген *Fu* (*Fuliginosus*), приводящий к развитию черной окраски на всем теле, вероятно, является аллелем гена *N*. Гомозиготы по гену *Fu* нежизнеспособны (Oktaу, 1954; Gordon, Baker, 1955). При наличии рецессивного аллеля *n* макромеланофоры вообще отсутствуют в кожных покровах. Гены *N* и *Fu* локализованы в Y-хромосоме, но могут переходить в результате перекреста в W-хромосому (Fraser, Gordon, 1928; Gordon, 1937, и др.).

Локус *Sp* (черная пятнистость) представлен в популяциях пецилии многими аллелями —  $Sp^1, Sp^2 \dots$  до  $Sp^{12}$ , *Sd* (*spotted dorsal*), *Sd'*, *Sd''* и др. (Kallman, 1975). Согласно Гордону (Gordon, 1947b), этот локус ведает распределением макромеланофоров по телу и плавникам — образованием черных пятен и полос. Каллман (Kallman, 1975) предполагает наличие по крайней мере двух тесно сцепленных локусов *Sp* — *A* и *B*, различающихся по степени дисперсии и величине черных пятен на теле. Все аллели гена (или генов) *Sp* доминантны по отношению к рецессивному гену *sp*. У гомозигот *spsp*, как и у гомозигот *nn*, макромеланофоров нет. Ген *Sp* и его аллели локализованы в природных популяциях в X- и Y-хромосомах, но в лабораторных линиях, как и ген *N*, передаются только через Y-хромосому. Гены *N* и *Sp*, по-видимому, тесно сцеплены (Gordon, 1937).

Ген *Sb* (черное брюшко) плохо изучен (Gordon, 1948); весьма возможно, что это аллель локуса *Sp*.

Локус *Sr* (полосатое тело) представлен несколькими аллелями, также регулирующими расположение макромеланофоров. Самостоятельность этого локуса, однако, остается под сомнением, хотя его локализация только в Y-хромосоме и возможность перекреста между генами *Sd* и *Sr* говорят в пользу неаллельности этих генов (Anders, Anders, 1963; Kallman, 1970c).

Вторую группу генов окраски, расположенных в половых



хромосомах пещилии, составляют гены, влияющие на развитие красных и желтых пигментных клеток — ксантофоров и эритрофоров. Эти гены образуют серию множественных аллелей (не менее 18; вероятно, много больше) очень полиморфного локуса (или супергена) (Kallman, 1975).

Локус *Dr* регулирует синтез птерина и расположение на теле пещилии красных и желтых пигментных клеток (Fraser, Gordon, 1928; Gordon, 1937, 1956, 1957; Kallman, Schreibman, 1971). В последнее время изучение естественных популяций пещилии позволило обнаружить много новых вариантов окраски, которые, вероятно, определяются аллелями этого же локуса (Bogowsky, Kallman, 1976). Аллели *Dr*, *Ar*, *Rt*, *Mr*, *CPo*, *Vo*, *Br*, *Fr*, *Nr* и ряд других отличаются друг от друга по расположению красных пятен, аллели серии *Ty*, *CPy*, *Ay* — по типам желтой окраски.

Генетическая основа этой необычайно богатой изменчивости пещилий по желтой, оранжевой и красной окраске, к сожалению, не вполне выяснена. Наличие супергена, объединяющего несколько генов, весьма вероятно. В пользу этого предположения говорит обнаружение особей, несущих признаки двух генов (*Dr* и *Fr*, *Dr* и *Ay*; *Ir* и *Ay*; *Iy* и *CPo*, и т. д.), а также возможность перекреста между некоторыми генами (Kallman, 1975). Есть основания, в частности, отнести к независимому локусу варианты окраски *Ir* и *Iy*. Пещилии со сплошной красной окраской (*rubra*) ранее считались носителями особого гена *R*; по современным представлениям, эта окраска определяется аллелем того же супергена *Dr* (*Br* — красное тело). Все аллели этого супергена доминантны по отношению к общему рецессивному аллелю *dr*.

Суперген *Dr* локализован в Y- и X-хромосомах и тесно сцеплен с генами *N*, *Sp* и *Sr*. Возможен перекрест и переход «цветных» аллелей в W-хромосому (McIntyre, 1961), хотя у рыб из природных популяций в этой хромосоме, как правило, находится только рецессивный «бесцветный» аллель *dr*. Проявление генов серии *Dr* зависит от деятельности гормонов и от «дозы» гена (Valenti, Kallman, 1973), многие аллели (*Mr*, *CPo-2*, *Vo*, *Fr*, *Rt*, *Tr* и некоторые другие) активны только у самцов (Kallman, 1975).

Предполагается, что в Y- и X-хромосомах находятся также регуляторные гены (*R*) и гены-операторы (*O*), регулирующие работу структурных «пигментных» локусов (Anders A. et al., 1973).

Полудоминантные гены *P<sup>c</sup>* и *P<sup>l</sup>* обуславливают соответственно раннюю и позднюю дифференцировку и активацию гонадотропной зоны аденогипофиза (Kallman, Schreibman, 1973). Самцы с геном *P<sup>c</sup>* отличаются ранним созреванием и меньшей величиной тела. Ген *P<sup>c</sup>* сцеплен с генами *Sp*, *Sr*, *Dr* и *Ir*, ген *P<sup>l</sup>* — с генами *Br* (*rubra*) и *N* (Y-хромосома). Не исключено, что мы имеем дело в этом случае не с разными генами, а с плейотропным действием генов окраски (Schreibman, Kallman, 1977). Ген *P*, как оказалось, представлен у пещилии серией множественных аллелей (не менее четырех), каждый из которых сцеплен с определенным геном

окраски и отличается по времени созревания гонад у самцов — носителей этого гена, а может быть, и у самок (Kallman, Borkosky, 1978). На скорость созревания гонад у самцов вместе с тем большое влияние оказывают и условия существования пецилии, в частности наличие или отсутствие других рыб того же пола (Sohn, 1977).

Таким образом, в половых хромосомах пецилии локализованы гены *N*, *Sp* (суперген), *Sr*, *Dr* (также суперген), *P*, *R*, *O*, а также ген пола *M* (в *Y*-хромосоме, определяющий развитие рыб в мужском направлении). Ближе всего к полоопределяющему гену находится, очевидно, суперген *Dr*, далее следуют гены *R*, *O*, *Sp* и *Sr*; с генами *Sp* и *Sr* тесно сцеплен ген *P*. Для более точной локализации различных генов в *Y*- и *X*-хромосомах нужны дополнительные генетические и цитологические исследования.

В аквариумных линиях пецилии с женской гетерогаметностью (самки — *WY*, самцы — *YY*) гены, находящиеся в *W*-хромосоме, наследуются по женской линии — передаются от матерей к дочерям. Исключение представляют только кроссоверные особи, частота появления которых в норме не превышает 1—2% (Fraser, Gordon, 1928; Bellamy, 1933b; Gordon, 1937; McIntyre, 1961). Гены, локализованные в *Y*-хромосоме, наследуются как обычные мутации, сцепленные с полом. Приведем пример такого наследования (в скобках — фенотипы рыб):

$$\varnothing W_{nDrSp} Y_{nDrSd} \times \sigma Y_{NdrSp} Y_{NdrSp} = \varnothing\varnothing W_{nDrSp} Y_{NdrSp} + \sigma\sigma Y_{nDrSd} Y_{NdrSp}$$

(Dr Sp Sd) (N) (N Dr Sp) (N Sd)

В этом скрещивании гены *Dr* и *Sp*, расположенные в *W*-хромосоме, передаются по женской линии, а гены *Sd* и *N* (в *Y*-хромосоме) — перекрестно, от матери к сыновьям (*Sd*) и от отца к дочерям (*N*).

В аутосомах пецилии выявлено пока немного генов. Два локуса контролируют образование и расположение мелких пигментных клеток — микромеланофоров. Локус *C* (*P* — по: Gordon, 1947b) определяет тип (рисунок) скопления микромеланофоров на хвостовом стебле и в основании хвостового плавника. Восемь (или больше) доминантных аллелей этого локуса — *M*, *Mc*, *T*, *C*, *Cc*, *O*, *Co*, *D* (рис. 33) и несколько редких вариантов образуют в естественных популяциях пецилии еще одну полиморфную систему; в каждой популяции присутствуют обычно не менее 4—5 аллелей локуса *C*. Все перечисленные здесь аллели доминантны по отношению к «нормальному» аллелю *c*, при наличии которого на хвосте рыб совсем не образуются скопления микромеланофоров (Gordon, 1947b, 1953; Kallman, 1970b, 1975; Borowsky, Kallman, 1976). У гетерозигот два типа расположения микромеланофоров на хвосте комбинируются, образуются двойные рисунки (например, *OT*, *CcO*, *CcD*). Изредка встречаются рыбки, у которых сочетаются одновременно три типа скоплений микромеланофоров. Предполагается, что и эта полиморфная серия генов контроли-

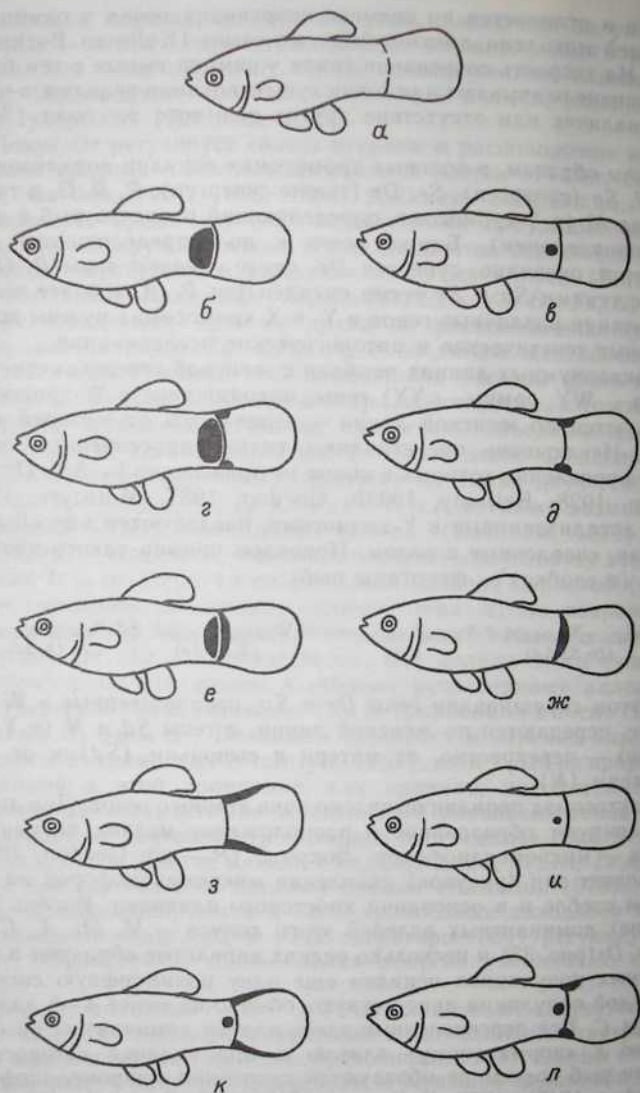


Рис. 33. Аллели аутосомного гена  $P$  (синоним  $C$ ), определяющего расположение микромеланофоров у пещерной *Xiphophorus maculatus* (по: Gordon, 1947; Gordon, Gordon, 1957; Kallman, 1975).

$a$  — нормальный рецессивный аллель  $p$ ; доминантные аллели:  $b$  —  $p^M$  (Moon);  $a$  —  $p^O$  (One spot);  $z$  —  $p^{Mc}$  (Moon complete);  $d$  —  $p^T$  (Twin spot);  $e$  —  $p^{Cc}$  (Complete crescent);  $ж$  —  $p^C$  (Crescent);  $з$  —  $p^{Co}$  (Comet);  $и$  —  $p^D$  (Dot);  $к, л$  — гетерозиготы  $p^{Co}$  и  $p^D$ .



руется супергеном — сложным двойным или тройным локусом (Kallman, Atz, 1966; Kallman, 1975).

Другой аутосомный локус, *St*, обеспечивает развитие мелких меланофоров на всем теле пецилии. Замена этого гена рецессивным аллелем *st*, по-видимому тождественным гену *g* (Bellamy, 1933a), приводит к полному исчезновению микромеланофоров. Рыбы становятся золотистыми, светлыми (Gordon, 1927, 1957). Ген *os* у пецилий в норме не проявляется, но у межвидовых гибридов при его наличии на глазах образуется катаракта.

3. Полиморфизм популяций пецилии по генам окраски, как мы видели, очень велик. В природе насчитывается более 130 типов окраски (Gordon, Gordon, 1957; Kallman, 1973, 1975). В основном изменчивость определяется несколькими локусами, влияющими на развитие макро- и микромеланофоров, и двумя-тремя локусами, регулирующими развитие ксанто- и эритрофоров. Каждый из локусов представлен в популяции большим числом доминантных или полудоминантных аллелей. Первые исследователи мексиканских и центрально-американских популяций насчитывали восемь аллелей аутосомного локуса *C* и пять аллелей сцепленного с полом локуса *Sp* (Gordon, Gordon, 1957), но по более поздним данным их гораздо больше. Отметим наиболее существенные выводы, сделанные на основании популяционных исследований пецилии.

Во-первых, все аллели, определяющие тот или иной тип окраски рыб, доминантны по отношению к своему нормальному «бесцветному» аллелю. При наличии рецессивных аллелей *n*, *sp*, *sd* или *st* у пецилий имеются только мелкие, равномерно распределенные по телу макро- и микромеланофоры; при наличии аллелей *dr*, *ir* и др. отсутствуют скопления ксанто- и эритрофоров.

Во-вторых, между популяциями имеются различия по частоте отдельных генов, меняется их частота и во времени, но в общем даже за 70 лет наблюдений сдвиги в концентрации генов оказались очень небольшими. По-видимому, соотношение аллелей в каждой популяции поддерживается отбором (Gordon, Gordon, 1957; Kallman, 1975). Одни и те же типы рисунков в разных популяциях при этом определяются разными наборами генов. Одинаковое обозначение аллеля (Kallman, 1970a) еще не означает его тождества в различных частях ареала: под одним и тем же названием может быть скрыта целая семья аллелей. Все это также говорит в пользу селективного характера полиморфизма.

В-третьих, в большинстве популяций пецилии имеются все три типа гоносом (X, Y и W), но в W-хромосоме, как правило, содержатся только рецессивные аллели «цветных» локусов, определяющие защитную серую окраску. Во всех популяциях самки окрашены значительно слабее самцов: отбор идет, очевидно, против излишне яркой окраски самок. Возникновение W-хромосомы с сильным женским фактором можно рассматривать как приспособление, обеспечивающее сохранение полового диморфизма по окраске без гормонального контроля. В немногих популяциях,



состоящих только из самок XX и самцов XY, окраска самок и самцов по интенсивности почти одинакова (Kallman, 1971). Как показали специальные опыты, племенная ценность (fitness) самок XW и YW и самцов XY выше, чем племенная ценность самок XX и самцов YY. Полиморфизм по половым хромосомам в популяциях пецилии является устойчивым и по своей природе балансовым (Orzack et al., 1980).

Таким образом, при некоторых различиях в механизмах генетического и гормонального контроля полиморфизм по окраске у пецилии и у гуппи имеет много общих черт. В обоих случаях в популяциях накапливаются доминантные гены, нередко настолько тесно сцепленные, что можно говорить о возникновении супергенов. Все локусы образуют серии множественных аллелей. Большинство генов локализовано в половых хромосомах. И у пецилии и у гуппи полиморфизм поддерживается половым подбором (Ferno, Sjolander, 1973), яркая «рубашка» коррелирует с высокой активностью и с агрессивностью самцов. Наличие хищников, наоборот, приводит к сохранению скромно окрашенных, менее заметных особей. Интересно, что такое же противоречие между половым подбором и отбором под давлением хищников имеет место и у африканской рыбки *Notobranchius guentheri* из сем. Cypripodontidae (Haas, 1976). Одним из механизмов, поддерживающих в природе полиморфизм по окраске, является, по-видимому, преимущество гетерозигот (гетерозис). Так, у пецилии гетерозиготы по аллелям аутосомного гена *C* оставляют больше потомков, чем гомозиготы (Wogowsky, Kallman, 1976).

4. Одним из самых интересных и важных разделов генетики пецилии является генетика злокачественных опухолей. Генетически обусловленные меланомы были почти одновременно описаны тремя исследователями (Haussler, 1928; Kosswig, 1929; Gordon, 1931) при изучении гибридов между пецилией (*Xiphophorus maculatus*) и меченосцем (*X. helleri*). При передаче гибридам 1-го поколения некоторых генов пецилии, в частности *N* (черный хвост), *Sd* (черное пятно на спинном плавнике), *Sp* (черные пятна на теле), *Sb* (темное брюшко), *Fu* (черное тело), *Sr* (полосатое тело), проявление этих генов усиливается (Kosswig, 1937a, 1937b; Gordon, 1948, 1950, 1951a и др.). При возвратном скрещивании гибридов с меченосцами часто развивается злокачественная опухоль — меланома или меланосаркома, охватывающая плавники, кожу, нередко и внутренние органы (рис. 34). Сильно развитая меланома может быть непосредственной причиной гибели рыб (Gordon, 1957; Kosswig, 1965; Anders A. et al., 1973; Vielkind, Vielkind, 1982). Меланомы образуются только при наличии генов, контролирующих развитие макромеланофоров, — в гибридном геноме эти гены, очевидно, выходят из-под контроля (Berg, Gordon, 1953; Gordon, 1958; Zander, 1969, и др.).

Гены, контролирующие образование ксанто- и эритрофоров, также усиливают свое действие, попадая к гибридам. У возвратных гибридов пецилии с меченосцем, получивших ген *Rt* (красное

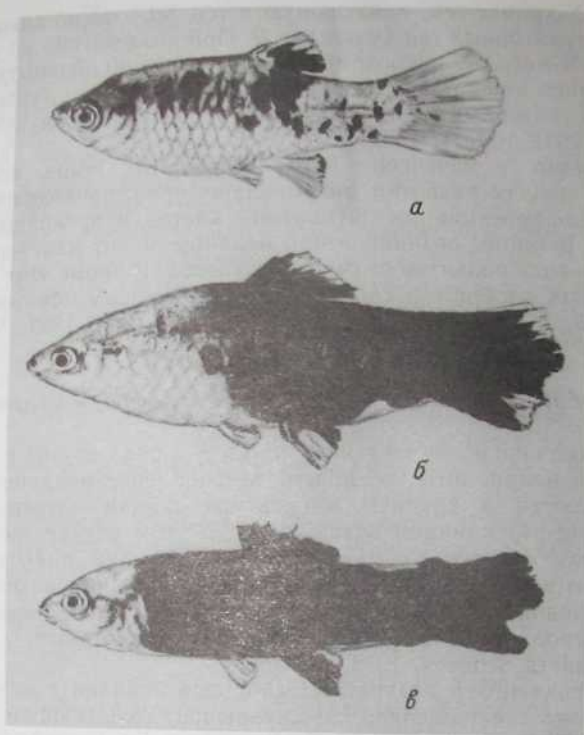


Рис. 34. Меланомы у гибридов пецилии и меченосца (*Xiphophorus maculatus* × *X. helleri*) (по: Anders et al., 1973).

*a* и *б* — гибриды  $F_1$ ; *в* —  $F_2$ .

горло), развивается эритробластома. Комбинация генов *Fu* и *Rt* сопровождается появлением сразу двух опухолей — меланомы и эритробластомы, теснящих друг друга (Gordon, 1957). При сочетании гена *a* (альбинизм) от меченосца с геном *Sd* от пецилии возникает «амеланотическая меланома» — в быстро размножающихся клетках меланина нет совсем (Vielkind et al., 1970). При наличии того же гена *a* и гена *oc* (от пецилии) у гибридов, гомозиготных по гену *oc*, появляются опухоли на глазах (Gordon, 1957).

Генетический контроль над образованием опухолей был показан и в опытах с воздействием на возвратных гибридов пецилии (*Poecilia maculatus* и *P. variatus*) канцерогенами. Меланомы развивались при наличии у гибридов генов *Sr*, *Sd<sup>del</sup>*, *Li*, *Pu*; нейробластомы и эпителиомы — у рыб, имеющих ген *Li* (Schwab et al., 1978). Мутант *Sd<sup>del</sup>* представляет собой делецию проксимального

участка X-хромосомы, охватившую и ген *Sd*, и тесно сцепленный с ним регуляторный ген (участок) *R*. При воздействии на мутантных рыб N-метил-N-нитрозомочевинной у 26 из 60 подопытных рыб развивались новообразования, превращавшиеся в случае отсутствия регуляторных генов в злокачественную меланому (Schwab, Scholl, 1981; Anders, 1981).

Очевидно, у меченосца нет регуляторных генов, контролирующих процесс развития макромеланофоров, приводящих к конечной дифференциации пигментных клеток и прекращению их деления. В основе возникновения меланом лежит изменение нормального хода развития пигментных клеток. В норме этот процесс может быть изображен схематически следующим образом (Gordon, 1959; Anders, Anders, 1978; Schwab, Scholl, 1981; Vielkind, Vielkind, 1982):

хроматобласты → меланобласты → меланоциты → меланофоры.

При наличии в геноме генов *Sp*, *Sd*, *N* и ряда других в меланобластах и меланоцитах усиливается накопление меланина, и они превращаются в крупные пигментные клетки — макромеланофоры. Дифференциация завершается в этом случае полностью. В половых хромосомах и в аутосомах пецилии имеются гены, регулирующие этот процесс, в частности ограничивающие скорость деления меланоцитов: значительная часть меланоцитов и меланофоров уничтожается специальными клетками — фагоцитами (Anders, Anders, 1978).

Малигнизация у возвратных гибридов пецилии с меченосцем обусловлена прекращением сдерживающего действия сцепленных с полом и аутосомных генов — регуляторов. Большое число меланоцитов продолжает делиться, и это приводит сначала к сильной меланизации, а затем и к появлению меланом. Пигментные клетки не успевают дифференцироваться, их количество быстро возрастает, возникают злокачественные опухоли (Leuken, Kaiser, 1972; Henze, Anders, 1975; Vielkind, 1976; Vielkind, Vielkind, 1982).

Регуляторные функции несут гены (или участки хромосомы), тесно сцепленные с соответствующим «пигментным» геном (*R*), а также гены, расположенные в аутосомах (Anders F. et al., 1972). Среди последних удалось выявить один сильно действующий локус, получивший позднее название *Diff* (Anders F., 1967, 1968; Vielkind, 1976). Расщепление в  $F_2$  по этому гену делит возвратных гибридов пецилии и меченосца на две четко различимые группы. Так, при наличии у гибридов гена *Sd* были найдены 1344 особи со слабо выраженной, не опасной опухолью (генотип *Sd/+*, *Diff/+*) и 1358 особей с сильно развитой, прогрессирующей меланомой (генотип *Sd/+*, *+/+*) (Anders A. et al., 1973). Обозначив буквой *M* основной макромеланофорный ген (*Sp*, *Sd*, *N* и др.), можно в общем виде генотипы пецилии и ее гибридов с меченосцем представить следующим образом (Vielkind et al., 1971; Schwab, Scholl, 1981; Vielkind, Vielkind, 1982).



Пецилия:	$\frac{MR}{MR}, \frac{Diff}{Diff}$	— нормальные рыбы с различными скоплениями макромеланофоров;
F <sub>1</sub> :	$\frac{MR}{++}, \frac{Diff}{+}$	— усиление пигментации;
F <sub>2</sub> :	$\left\{ \begin{array}{l} \frac{MR}{++}, \frac{Diff}{+} \\ \frac{MR}{++}, \frac{+}{+} \\ \frac{++}{++}, \frac{Diff}{+} \text{ или } \frac{+}{+}, \frac{+}{+} \end{array} \right.$	— «благополучная» меланома;
		— злокачественная меланома;
		— рыбы без скоплений макромеланофоров.

Ген *Diff* оказался сцепленным с эстеразным локусом (*Est-1*), перекрест между ними составляет 10—25%. Сцепление этих двух генов облегчает выявление особей в гибридных потомствах, получивших ген *Diff* от своих родителей (Siciliano et al., 1976; Ahuja et al., 1980; Schwab, Scholl, 1981).

Предполагается, что каждому гену макромеланофоров сопутствует своя система сцепленных с ним и не сцепленных модификаторов — супрессоров. Эти системы созданы, очевидно, в ходе естественного отбора на оптимальный уровень проявления. К разрушению таких систем приводит не только межвидовая гибридизация. Гордон (Gordon, Smith, 1938; Gordon, 1950, 1951b, 1957; Gordon, Gordon, 1957) наблюдал усиление проявления пигментных генов и даже появление меланом при межпопуляционных скрещиваниях пецилии. При скрещивании особей из популяций Ямапа (Гондурас) и Котцаколеас (Мексика) ген *Sd* усиливает свое действие у гибридов. После трех поколений отбора на максимальное проявление у гибридных рыб развилась типичная меланома. Очевидно, в разных популяциях отбираются разные регуляторные комплексы.

Малигнизация может быть обусловлена и эпигенетическими и средовыми факторами. На процесс образования меланом влияют гормоны, циклические соединения типа АМР (аденозинмонофосфаты), пищевой и температурный режим содержания рыб, соленость воды и другие факторы, т. е. все воздействия, меняющие ход дифференциации пигментных клеток. Сильное влияние оказывают мутации регуляторных генов, включая делеции, вызванные мутагенами (Anders, Anders, 1978). Наконец, к малигнизации такого же типа приводят и канцерогенные вещества, иногда даже при отсутствии в геноме пигментных генов (Schwab, Scholl, 1981).

При пересадке гибридной меланомы в эмбрионы пецилии, меченосца и их гибридов развитие опухолей идет наиболее интенсивно в гибридных эмбрионах (Himm et al., 1957). Развитие скоплений макромеланофоров у некоторых эмбрионов меченосца после впрыскивания им ДНК, выделенной из различных линий пецилии (в область клеток — предшественников меланобластов), оказалось пропорциональным потенциальной способности макромеланофорных генов развивать меланомы. Максимальный эффект в опытах с ДНК-трансформацией был достигнут при использовании линий с мутантными генами *Sd'*, *Sr'* и *Li'* (Vielkind,



Vielkind, 1982). В целом тенденция к образованию неоплазм возрастает, когда гены окраски пецилии комбинируются с генами меченосцев *Xiphophorus helleri* и *X. montezumae*. Перенос пигментных генов от меченосцев к пецилии приводит, наоборот, к их ослабленной репрессии (Kallman, 1975).

Недавно у пецилии были найдены хромосомные aberrации — делеции в X-хромосоме и транслокации большого сегмента Y-хромосомы на X. Развитие меланом у гибридов было выявлено только в тех случаях, когда «цветные» гены *Sd*, *Sr* или *Ar* сохранялись в измененном кариотипе (Ahuja et al., 1979).

Образование опухолей у гибридов иногда связывают с наличием в хромосомах специального гена *Tu* (Tumour) (Ahuja, Anders, 1976; Vielkind, 1976; Anders, Anders, 1978; Schwab et al., 1978). Гипотеза, постулирующая наличие особого «гена опухоли» в геномах всех рыб подсем. Xiphophorinae, включая и здоровые особи (Anders, Anders, 1978), на наш взгляд, слабо аргументирована, экспериментальных доказательств этой гипотезы не имеется. Во всех случаях опухолей, обусловленных ненормальным развитием у рыб пигментных клеток, мы констатируем наличие одного из главных генов окраски в геноме. Невозможно понять, как бесполезные (и даже вредные) «гены рака» могли сохраниться в хромосомных наборах рыб сем. Poeciliidae.

Простейшим и наиболее правдоподобным объяснением возникновения у рыб меланом и других злокачественных опухолей является объяснение, предложенное еще Гордоном (Gordon, 1957, 1958). Согласно Гордону, разрушение стабильного генетического баланса в результате гибридизации, отбора или мутаций может сопровождаться усилением или ослаблением активности генов окраски. Меланомы и другие пигментные опухоли могут возникать как следствие резкого усиления проявления этих генов при изменении действия контролирующих (регуляторных) элементов. В ряде работ, опубликованных в последнее время, дано подробное изложение гипотезы о механизмах нарушения генетического баланса между пигментными генами и регуляторными элементами (Anders, Anders, 1978; Vielkind, Vielkind, 1982, и др.).

Некоторые исследователи связывают образование злокачественных опухолей с повышенным содержанием свободных аминокислот (Anders F. et al., 1962; Kosswig, 1965). Согласно Андерсу, стимуляция развития опухолей происходит при содержании рыб в воде с избытком аминокислот. Установлено также, что активность тирозиназы пропорциональна степени проявления макромеланофорного гена; минимальной она является у меченосца, повышена у гибридов 1-го поколения и достигает максимальных значений у гибридов  $F_2$ , в особенности при отсутствии в их геноме гена *Diff* (Vielkind et al., 1977).

В заключение следует отметить, что создание линий пецилии без регуляторных генов (особенно без гена *Diff*) может оказаться полезным для проведения быстрого контроля за загрязнением водной среды. Эти линии обладают повышенной чувствитель-

ностью к канцерогенам (Anders F. et al., 1980; Schwab, Scholl, 1981).

Таковы главные результаты изучения раковых опухолей у гибридов пецилии. Опухоли возникают и при скрещивании других видов рыб сем. Poeciliidae (например, *Xiphophorus helleri* × *X. variatus*, *X. montezumae* × *X. maculatus*), а также у гибридов в ряде других семейств и отрядов (Ermin, 1954; Kosswig, 1965; Schwab et al., 1978).

Работы, проведенные на рыбах (главным образом на пецилии), выявили генетические причины возникновения меланом, меланосарком и других «пигментных» злокачественных опухолей. Сходные генетические механизмы могут иметь место и при развитии такого рода опухолей у высших позвоночных (включая человека). Важнейшую роль в этих процессах играют, вероятно, мутационные нарушения генетических систем, регулирующих нормальный ход развития пигментных клеток. Исследования, проведенные на рыбах, показали, как хорошо пригнаны друг к другу различные элементы генома эукариотов.

#### МЕДАКА

Медаку, *Oryzias (Aplocheilus) latipes*, Cyprinodontidae, изучали преимущественно японские генетики. Основное внимание уделялось механизму хромосомного определения пола у этого вида аквариумных рыб и разработке методов гормональной и генетической регуляции пола. У медаки гетерогаметны самцы (самцы — XY, самки — XX). Окраска аквариумных разновидностей медаки определяется сочетанием аллелей трех основных и нескольких дополнительных локусов.

Генотипы всех наиболее распространенных вариантов окраски определены (табл. 12). У диких рыб коричневая окраска связана с наличием трех доминантных генов — *R*, *B* и *I*. Мутации гена *R* приводят к уменьшению количества каротиноидов в ксантофорах и в результате к большему или меньшему ослаблению окраски, а в сочетании с геном *ci* — к появлению голубых рыб (редукция гуанина). Мутации гена *B* подавляют развитие меланофоров; аллель *B*<sup>1</sup> определяет пятнистость в распределении пигмента. Мутация *i* тормозит развитие всех пигментных клеток, гомозиготы *ii* — полные альбиносы с красными глазами. Ген *ci*, сцепленный с геном *i* (перекрест составляет около 4.5%), частично подавляет действие гена *i*, обуславливая появление неполных альбиносов (Yamamoto, Oikawa, 1963).

В X- и Y-хромосомах медаки найден только один «пигментный» локус *R* с тремя хорошо изученными аллелями. Все аллели этого локуса путем перекреста могут переходить из X-хромосомы в Y, но частота перекреста очень мала и составляет у самцов со структурой XY всего 0.2% (Yamamoto, 1964), у самок XY (особей,

Таблица 12  
Фенотипы и генотипы по окраске медаки *Oryzias latipes* (по: Aida, 1921, 1930; Goodrich, 1929; Yamamoto, 1969)

Фенотип	Генотип		
	X-, Y-хромосомы	аутосома I	аутосома II
Коричневые, дикий тип	$RR, RR^d, Rr$	$BB, BB^1, Bb$	$II, Ii$
Коричневые, ослабленная окраска	$R^dR^d, R^dr$	$BB, BB^1, Bb$	$II, Ii$
Оранжевые (красные)	$RR, RR^d, Rr$	$bb$	$II, Ii$
Оранжевые пятнистые	$RR, RR^d, Rr$	$B^1B^1$	$II, Ii$
Оранжевые пятнистые, ослабленная окраска	$R^dR^d, R^dr$	$B^1B^1$	$II, Ii$
Голубые	$rr$	$BB, BB^1, Bb$	$II, Ii$
Белые пятнистые	$rr$	$B^1B^1, B^1b$	$II, Ii$
Белые	$rr$	$bb$	$II, Ii$
Альбиносы (эмбрионы) *	Все генотипы	Все генотипы	$ii$

Примечание. \* — ген  $i$  (рецессивный) эпистатичен по отношению ко всем аллелям локуса  $B$ . В отношении локуса  $R$  эпистаз наблюдается на эмбриональных стадиях. У взрослых рыб, гомозиготных по  $i$  ( $ii$ ), при наличии генов  $R$  и  $R^d$ , можно заметить некоторые следы пигментации, определяемой этими генами.

превращенных в самок при помощи эстрогена) — около 1%. Для нормальных диких рыб характерно наличие в половых хромосомах гена  $R$ , но, как показал генетический анализ, самцы структуры  $Y^R Y^R$  почти совсем нежизнеспособны — в скрещивании  $\text{♀} X Y^R \times \text{♂} X Y^R$  наблюдается в потомстве летальное отношение 2:1. Ямамото (Yamamoto, 1967) предполагает, что по соседству с геном  $R$  в  $Y$ -хромосоме находится инертный участок (его нет в  $X$ -хромосоме), гомозиготы по инертному участку ( $R^- R^-$ ) выжить не могут. Проще допустить, что у медаки ген  $R$  тесно сцеплен с специфическим летальным геном. У полученных в небольшом количестве исключительных особей  $Y^R Y^R$  летальность находится, вероятнее всего, только в одной из двух  $Y$ -хромосом. Наличие у медаки лишь одного «цветного» локуса в половых хромосомах, вероятно, связано с отсутствием у этого вида полиморфизма по окраске в природных популяциях.

При достаточно четком генетическом определении пола изредка у медаки спонтанно появляются превращенные особи (Aida, 1936; Yamamoto, 1955, и др.). Превращения пола можно также добиваться, применяя гормональные воздействия (эстроген и тестостерон). Ямамото (Yamamoto, 1955, 1958, 1959a, 1959b, 1961, 1963, 1967) удалось разработать методику массового превращения генетических самцов в самок и самок в самцов. Изменение в развитии гонад достигалось преимущественно путем добавки гормонов в пищу. Превращенные особи давали потомство одного пола или с измененным соотношением полов (Yamamoto, 1958, 1967, 1968 и др.):

- 1)  $\text{♀} XX \times \text{♂} XX$  (превращенный) =  $\text{♀♀}$  (100%);
- 2)  $\text{♀} XY$  (превращенная)  $\times \text{♂} XY = \text{♂♂}$  (75%) +  $\text{♀♀}$  (25%);
- 3)  $\text{♀} XY \times \text{♂} YY$  (из 2-го скрещивания) =  $\text{♂♂}$  (100%);



- 4) ♀YY (превращенная) × ♂YY (из 2-го скрещивания) = ♂♂ (100 %);  
 5) ♀XX × ♂YY (из 2-го скрещивания) = ♂♂ (100 %);  
 6) ♀X<sup>Y</sup>R<sup>1</sup> (превращенная) × ♂X<sup>Y</sup>R<sup>1</sup> = ♂♂ (67 %) + ♀♀ (33 %).

Благодаря редкости спонтанных превращений пола и малой частоте перекреста приведенные нами соотношения осуществлялись в скрещиваниях обычно очень точно.

Хотя по всем внешним признакам превращенные рыбы почти не отличались от нормальных, по темпу роста они несколько отставали: самцы XX росли медленнее самцов XY, самки XY и YY — медленнее самок XX. Это отставание можно объяснить, по-видимому, различиями в уровне обмена веществ между нормальными самками и самцами — различиями, обусловленными, вероятнее всего, разным набором генов в X- и Y-хромосомах (Fipeman et al., 1974, 1975). Было установлено, кроме того, что при копуляции самцы YY активнее нормальных самцов XY — видимо, за счет удвоения дозы «мужского» гена (Walter, Hamilton, 1970).

Обнаружены у медаки и аутосомные мутации, затрагивающие строение позвоночника, — рецессивные гены *fu* (fused) и *wa* (wavy), сходные с подобными же генами у гуппи (Aida, 1921; Yamamoto et al., 1963, и др.).

Хотя пол у медаки можно изменить, применяя гормональные воздействия, механизм определения пола у этого вида более совершенен, чем у пецилии. В Y-хромосоме содержится сильный фактор мужского пола; влияние генов пола, расположенных в аутосомах, относительно невелико. Y-хромосома генетически не пуста, но процесс ее разрушения (накопление хромосомных aberrаций) несомненно начался. Можно предположить, что половые хромосомы у медаки будут вскоре обнаружены и цитологически, с помощью современных методик дифференциального окрашивания.

#### ПЕТУШКИ И МАКРОПОДЫ — ANABANTIDAE

Петушки, или бойцовые рыбки *Betta splendens*, среди других аквариумных рыб выделяются своей яркой и непостоянной окраской. Знаменитые игры самцов бойцовых рыб напоминают по своей напряженности и продолжительности петушиньи бои (отсюда и название этих рыбок). Красивый обычный наряд самцов петушков становится ослепительным во время игр, в состоянии возбуждения интенсивность окраски резко возрастает. Самки выглядят скромнее самцов, но и они очень красивы.

Хорошо изучено у петушков только наследование окраски. Перечислим гены, описанные различными исследователями.

Гены *V* и *v* ( $A_2$  и  $A_1$  — по: Umrath, 1939) влияют на количество гуанофоров (иридоцитов), в значительном числе образующихся в кожных покровах петушков (Wallbrüpp, 1958). При генотипе *vv* окраска становится зеленоватой, при генотипе *VV* — более



светлой, со стальным оттенком. Ген *V* полудоминантен; гетерозиготы *Vv* имеют голубоватую окраску и легко отличаются от обеих гомозигот.

Ген *c* приводит к сильной редукции всех хроматофоров и к почти полному альбинизму. Как и у других рыб, альбинотическая мутация эпистатична по отношению к остальным «пигментным» генам (Umrath, 1939; Eberhardt, 1941; Wallbrünn, 1958).

Гены *B* и *b* (*M* и *m* — по: Umrath, 1939) действуют на размеры меланофоров — у гомозигот *bb* они мельче, поэтому заметнее становятся ксанто- и эритрофоры и рыбки приобретают светлую красную (золотистую) окраску. Ген *B* в сочетании с геном *C* (нормальный аллель гена альбинизма) обуславливает наличие темно-красного основного фона (Wallbrünn, 1958).

Гены *L* и *l* действуют на эритро- и ксантофоры; при генотипе *llCB* окраска тела становится коричнево-черной. Ген *L* полудоминантен, гетерозиготы *Ll* отличаются достаточно ясно от гомозигот. Сочетание генов *llCCbb* приводит к появлению особой густо-красной окраски (Umrath, 1939).

Ген *ri*, как и ген *V*, влияет на количество иридоцитов, уменьшая их плотность (Eberhardt, 1941). Самостоятельность генов серии *Ri*, *ri* и серии *V*, *v* требует проверки.

Ген *nr* приводит, по-видимому, к частичной редукции эритрофоров (действует на синтез птеринов). Рыбы с геном *nr* становятся вместо красных желтоватыми (Lucas, 1972; Royal, Lucas, 1972). Ген *nr* не сцеплен с описанными ранее генами.

Из «плавниковых» мутантов надо упомянуть о доминантном гене, приводящем у самцов к сильному удлинению непарных плавников. Проявление этого гена находится под гормональным контролем (Eberhardt, 1943), при его наличии самки имеют нормальные плавники.

Мутантные гены *V* (стальная окраска), *b* (ослабление меланофоров) и *c* (альбинизм) понижают жизнеспособность гомозигот. Все серии генов являются аутосомными. Петушки принадлежат к протогинным гермафродитам — развитие половых желез идет у всех особей сначала в женском направлении, затем часть из них превращается в самцов (Lucas, 1968). Пол меняется как спонтанно, так и под влиянием гормонов (Gordon, 1957). Удаление яичников у взрослых особей сопровождается превращением большинства из них в полноценных самцов. Предполагается, что пол зависит от большого числа генов, находящихся в разных хромосомах, половых хромосом у этого вида нет совсем (Lowe, Larkin, 1975).

Макроподы *Macropodus opercularis*, как и петушки, имеют яркую, изменчивую окраску. Самки тоже украшены несколько скромнее самцов. Данных по наследованию каких-либо признаков у макроподов немного. Была найдена альбинотическая мутация (*a*), оказавшаяся рецессивной (Goodrich, Smith, 1937). Во 2-м поколении и в  $F_2$  были получены цифры, хорошо совпадавшие с ожидаемыми, — в  $F_2$  — 204 : 62 (3 : 1), в  $F_3$  — 552 : 551 (1 : 1).

Отношение полов у этого вида близко к 1 : 1, можно предполагать наличие монофакториального определения пола, хотя доказательств этого нет. У близкого вида (или подвида) *M. concolor* в потомстве обычно преобладают самцы, их количество колеблется от 68 до 91 % (Schwier, 1939). Как и у петушков, в этом случае пол определяется, очевидно, полигенно и также при наличии протогинного ювенильного гермафродитизма.

#### ПРОЧИЕ АКВАРИУМНЫЕ РЫБЫ

*Xiphophorus helleri* (обыкновенный меченосец). К числу макромеланофорных генов относятся гены  $Db^1$  и  $Db^2$  (dabbed, размытая окраска), а также ген *Sn* (seminigra, черные пятна). Все три гена доминантны, проявляются у обоих полов; ген *Sn*, по-видимому, аллелен генам серии *Sp* пецилии. В гибридном геноме ген *Sn* усиливает свое действие, а при возвратных скрещиваниях при его наличии возникает меланосаркома (Breider, 1956; Kallman, Atz, 1966; Wolf, Anders, 1975).

На развитие ксанто- и эритрофоров влияют гены *Mo* (Montezuma, оранжево-красная окраска) и *Rb* (Rubescens, красная окраска). Ген *Rb*, по всей вероятности, перешел к меченосцам из генома пецилии (Kallman, Atz, 1966).

В некоторых популяциях меченосца встречается доминантный ген, обуславливающий оранжевую окраску меча (Valenti, 1972; Kallman, 1975).

Гены *C* и *P* определяют характер скопления микромеланофоров в основании хвостового плавника. Генотипы и фенотипы связаны в этом случае друг с другом следующим образом (Kerrigan, 1934):

*CCPP*, *CcPP*, *CCPp* и *CcPp* — овальная черная полоска на хвосте (crescent);  
*CCpp* и *Ccpp* — два черных пятна на хвосте (twin spot);  
*ccpp*, *ccPp* и *ccPP* — неокрашенные рыбы.

Гены *P* и *p* аллельны генам серии *C* пецилии, ген *c* подавляет их проявление; возможно, что ген *Gr* (Grave, темные), обнаруженный в одной из популяций меченосца, аллелен по отношению к одному из этих локусов (Kallman, Atz, 1966).

Ген альбинизма *a* (albino) и ген золотой окраски *g* (gold), оба рецессивные, в гомозиготном состоянии сильно понижают жизнеспособность рыб (Kosswig, 1935b; Gordon, 1941, 1942).

Гены *E* и *i* являются модификаторами — усилителями проявления генов *Co* («комета») и *oc* пецилии. Путем сочетания генов *E* (от меченосца) и *Co* (от пецилии) была выведена порода пецилии с черными плавниками, так называемые *wagtail* — «машущие хвостами» пецилии (Gordon, 1946, 1952). Сочетание генов *oc* и *i*, как мы указывали, приводит к образованию опухолей на глазах (Kosswig, 1965).

Хорошо известные аквариумистам красные меченосцы имеют также гибридное происхождение: это результат введения в геном

меченосца гена *R1* пецилии и взаимодействия этого гена с альбинотической мутацией *a*. При создании красных меченосцев были использованы многократные возвратные скрещивания (Kosswig, 1961, 1965).

Ген *Da* (*Dorsalis alta*, удлиненные плавники) приводит к усиленному росту ветвистых лучей спинного и анального плавников. Гомозиготы по гену *Da* нежизнеспособны. Гетерозиготные самцы *Dada* выживают, но благодаря изменению формы гоноподия оказываются стерильными. Получение потомства возможно только при помощи искусственного осеменения (Schröder, 1966).

Как и у многих других рыб, у меченосцев имеются мутации, приводящие к появлению различных скелетных нарушений. К числу таких мутаций относится, в частности, рецессивная мутация *sc* (*spinal curvature*, искривление позвоночника) (Rosenthal et al., 1958).

Все гены у меченосцев наследуются по аутосомному типу. Половые хромосомы у этого вида не найдены, пол определяется полигенно, мужские и женские факторы разбросаны, очевидно, по всем хромосомам (Kosswig, 1935a, 1954; Dzwillo, Zander, 1967, и др.). В каждом отдельном случае пол зависит от того, какие гены в геноме преобладают. Некоторое влияние на определение пола оказывает и внешняя среда. Недавно была обнаружена гермафродитная линия меченосцев (Lodi, 1979).

***Xiphophorus montezumae* (меченосец Монтезумы).** Ген *Nc* (*Nigrocaudatum*, черный хвост), как и многие гены пецилии, усиливает свое проявление вплоть до образования меланомы у гибридов с *X. helleri* (Marcus, Gordon, 1954). У подвида *X. m. cortezy* обнаружены три аутосомных, не сцепленных друг с другом гена, влияющих на развитие макромеланофоров — *At* (*Atromaculatus*), *Cam* (*Carbomaculatus*) и *Sc* (*Spotted caudal*). Ген *Cb* (*Caudal blot*) определяет развитие на хвосте скопления микро-меланофоров. Все четыре гена доминантны и встречаются во всех изученных популяциях. Ген *Sc* дает иногда меланому в инбредных линиях (Kallman, 1971, 1975). У *X. montezumae* определение пола смешанное — гоносомное и полифакториальное аутосомное (Zander, 1965).

***Xiphophorus milleri* (пецилия Миллера).** Популяции этого вида полиморфны по гену *Gn* (черный гоноподий) и его нормальному аллелю (неокрашенный гоноподий) (Kallman, Borowsky, 1972). Ген *Sv* (*Spotted ventral*) расположен в Y-хромосоме и вызывает образование черных пятен на теле. Три аутосомных гена (вероятно, аллельных) действуют на хвостовые микромеланофоры — *B* (*Bar*), *Pt* (*Point*, сходен с геном *D X. maculatus*) и *Ss* (*Single spot*, сходен с геном *O* пецилии) (Kallman, Atz, 1966). У *X. milleri* гетерогаметны самцы (XY).

***Xiphophorus pigmaeus* (карликовый меченосец).** Гены *F1* и *V1* (желтое тело и желтый хвост) влияют на развитие и распределение ксантофоров. Проявление обоих генов усиливается при гибридизации *X. pigmaeus* с *X. maculatus* или с *X. variatus*. Количество



ксантофоров увеличивается, и они превращаются в ксантоэритрофоры; в пигментных клетках появляются красные гранулы. Возвратные гибриды ( $F_1 \times X. maculatus$ ) становятся совершенно красными (Oktoy, 1964; Zander, 1968).

**Xiphophorus variatus (изменчивая пецилия).** Гены  $P^1$  и  $P^2$  (Punctatus), *Li* (Lined), *Sr* (Striped), *R* (Ruber), *Rb* (Rubescens), *O* (Orange), *Pu* (Purpurens) находятся в X-хромосоме и, по-видимому, гомологичны локусам *Sp* и *Rd* пецилии (Rust, 1939, 1941; Breider, 1956; Anders A. et al., 1973; Kallman, 1975; Bogowsky, Khourji, 1976). Гены *P* могут быть локализованы и в Y-хромосоме. Ген *Gn*, аналогичный такому же гену *X. milleri*, обуславливает образование черного пятна на гоноподии и также связан с X-хромосомой (Kallman, Bogowsky, 1972). У гибридов с меченосцем, получивших гены *Li* и *Pu* от *X. variatus*, развивается меланом (Anders A. et al., 1973; Anders, Anders, 1978; Schwab et al., 1978). При наличии гена  $P^2$  в двойной дозе меланомы у *X. variatus* образуются и без гибридизации (Bogowsky, 1973).

Три рисунка расположения на хвосте микромеланофоров, *C* (Crescent), *Cl* (Cut crescent) и *c* (отсутствие черных пятен) определяются тремя аллелями одного аутосомного локуса. Этот локус, очевидно, гомологичен соответствующему локусу *C* (*P*) *X. maculatus*. Есть основания считать, что у *X. variatus* и у *X. maculatus* в основе устойчивого полиморфизма по расположению на хвосте микромеланофоров лежат физиологические механизмы балансового типа, различия в окраске являются вторичными и не имеют прямого приспособительного значения (Bogowsky, 1981).

У подвида *X. variatus xiphidium* в X- и Y-хромосомах обнаружены два макромеланофорных гена, по всей видимости два аллеля одного локуса —  $Fl^1$  и  $Fl^2$  (Flecked — крапчатый и Dusky — темный) (Kallman, Atz, 1966).

У *X. variatus*, как и у *X. milleri*, *X. pygmaeus* и *X. montezumae*, пол определяется гоносомами, самцы гетерогаметны (Gordon, 1957; Kallman, 1975). При скрещивании самок *X. variatus* с самцами *X. maculatus* из аквариумных линий с женской гетерогаметностью потомство целиком состоит из самцов (Kosswig, 1936):

$$\text{♀ XX (X. variatus)} \times \text{♂ YY (X. maculatus)} = \text{♂♂ XY (100\%)}$$

В пресноводных водоемах Мексики и Гондураса обитает 19 видов подсем. Xiphophorinae. Почти все виды полиморфны по расположению и количеству черных, красных и желтых пигментных клеток. Во многих случаях проявление генов окраски изменяется при внутривидовой и межвидовой гибридизации рыб (Zander, 1974).

**Limia (Poecilia) nigrofasciata** и другие виды лимий. У этих видов также описаны гены, действующие на развитие макро- и микромеланофоров. Макромеланофорные гены гомологичны соответствующим генам пецилии (Breider, 1935). Гибридизация лимии с родственными видами сопровождается образованием меланом (Breider, 1936, 1938).



Таблица 13

Генетика черной пигментации у молли *Mollienesia (Poecilia) sphenops* (Schröder, 1974)

Группа рыб по интенсивности пигментации	Фенотип		Генетическая формула	Число доминантных генов
	при рождении	в зрелом возрасте		
I	Серые, без пятен, радужная оболочка слабо окрашена	Серые, без пятен, радужная оболочка слабо окрашена	$\frac{n}{n} \frac{t}{t}$	0
II	То же	Темно-серые, много мелких серых пятен на теле, радужная оболочка слабо окрашена	$\frac{N}{n} \frac{t}{t}$ $\frac{n}{n} \frac{M}{t}$	1
IIIa	» »	Почти черные с немногими мелкими серыми пятнами, радужная оболочка в основном слабо окрашена	$\frac{N}{N} \frac{t}{t}$ $\frac{n}{n} \frac{M}{M}$	2
IIIб	Серые, с небольшим числом пятен, радужная оболочка слабо окрашена	То же	$\frac{N}{n} \frac{M}{t}$	2
IVa	Черные с осветленной брюшной стороной, радужная оболочка слабо окрашена	Однотонно черные с темной радужной оболочкой	$\frac{N}{n} \frac{M}{M}$ $\frac{N}{N} \frac{M}{t}$	3
IVб	Однотонно черные с темной радужной оболочкой	То же	$\frac{N}{N} \frac{M}{M}$	4

*Mollienesia sphenops* (молли). В природных популяциях рыбы имеют однотипно серую окраску и совсем лишены черных пятен. Аквариумные линии с черным рисунком, согласно Шрёдеру (Schröder, 1964, 1974), отличаются наличием двух полудоминантных генов, *N* и *M*, с аддитивным действием. Увеличение числа этих генов в геноме сопровождается пропорциональным усилением

черной пигментации. По степени (интенсивности) черной окраски рыбы могут быть отнесены к шести различным генетическим классам (табл. 13). Расщепление в  $F_2$  приводит к появлению в потомстве всех типов окраски (рис. 35). Биохимическое исследование особей, принадлежащих к разным классам пигментации, показало, что у рыб с большим количеством меланина уровень содержания свободных аминокислот в тканях немного повышен (Schröder, Yegin, 1968).

***Mollienesia latipinna* (молли).** Ген *Ly* (*Lyra*) у этого вида в гетерозиготном состоянии изменяет форму спинного, хвостового и брюшных плавников (рис. 36). Гомозиготы *LyLy* нежизнеспособны. Можно предположить, что это связано с несовместимостью гамет, несущих ген *Ly* (Schröder, 1964, 1965).

***Poeciliopsis* sp. sp.** У *P. lucida* найдены рецессивные аутосомные мутации *st* (*stubby*, искривленный позвоночник, — по: Schultz, 1963) и *tr* (*transparent*, прозрачные, — по: Моог, 1974). Гомозиготы  $\frac{tr}{tr}$  выглядят пестрыми, так как на некоторых участках тела отсутствуют иридоциты и неконтрактирующие меланофоры. У *P. viriosa* рецессивная аутосомная мутация *gr* (*grey*, серые) блокирует образование ксантофоров в эпителии чешуи (Vrijenhoek, 1976).

***Rivulus urophthalmus* (сем. Cyprinodontidae).** Рецессивная мутация *r* приводит к появлению красной окраски (Constantinescu, 1928).

**Сем. Characidae.** Альбинотический мутант с пониженной жизнеспособностью гомозигот описан у *Hemigrammus caudovittatus* (Stallknecht, 1975). У *Hyphessobrycon callistus* (блестящая тетра) подвид *H. c. callistus* отличается от другого подвида, *H. c. minor*, наличием темного продолговатого пятна в районе плечевого пояса. Анализ гибридов показал, что этот признак определяется аутосомным доминантным геном (*S*) с четким менделевским наследованием (Frankel, 1982).

**Сем. Cyprinidae.** У *Brachydanio rerio* (данио) выявлены гены, ответственные за распределение пигментных клеток (*Fr*, *fr*) и за количество пигмента (*Mlr*, *mlr*, модификатор *ur*). У *B. frankei* из двух аллелей пигментного локуса имеется только один, *fr* (Frankel, 1979). Ген *Gr* приводит к разрушению всех ксантофоров и части гуанофоров и меланофоров у *B. rerio* (Kirschbaum, 1977).

***Pterophyllum eimekei*, скаляр (Cichlidae).** Полудоминантный аутосомный ген *Lf* способствует удлинению всех плавников; в  $F_2$  наблюдается менделевское расщепление 1 : 2 : 1 (Sterba, 1959). Первичное действие гена *Lf* связано с активизацией щитовидной железы.

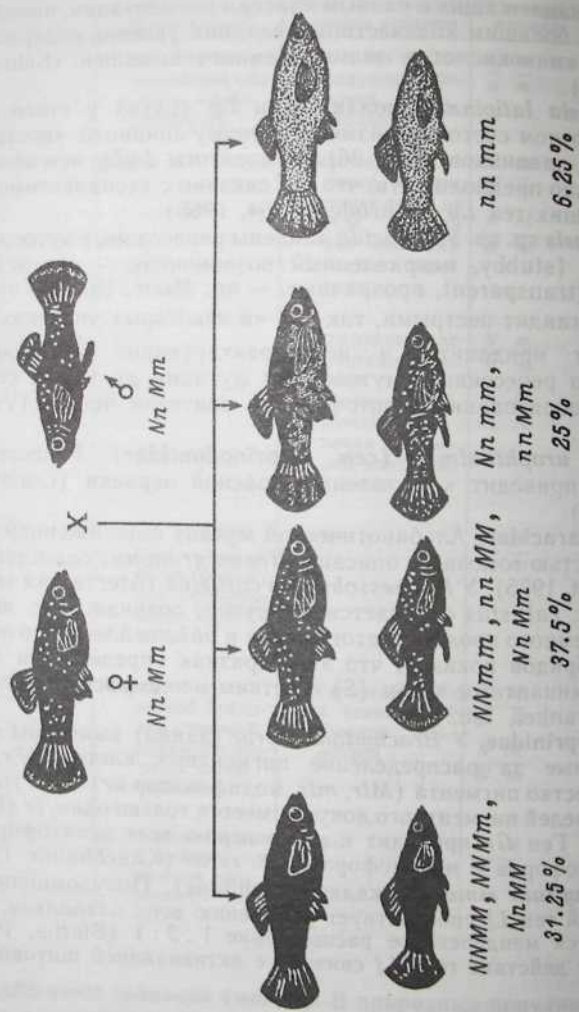
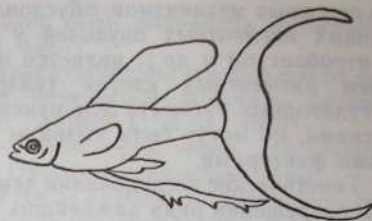


Рис. 35. Расщепление по степени черной пигментации у молли *Mollinnesia spleenops* (по: Schröder, 1974).

Рис. 36. Мутация «Лира» у *Mollienesia latipinna* (по: Schröder, 1964).



Попытаемся теперь сделать несколько обобщений.

Среди зубастых карпов (Cyprinodontiformes) мы находим рыб с очень различными механизмами определения пола, начиная от истинных гермафродитов (*Rivulus marmoratus*) до видов со строгим хромосомным определением пола (*Poecilia reticulata*, *Xiphophorus maculatus*, *X. milleri*, *X. variatus*, *Oryzias latipes*). При наличии половых хромосом гетерогаметность может быть или мужской, или женской. У *X. maculatus* мужская и женская гетерогаметность могут сосуществовать в одной популяции, в кариотипе рыб мы находим в этом случае половые хромосомы трех типов (X, Y и W). Предполагается наличие трех различных половых хромосом и у тилляпий (Avtalion, Hammerman, 1978; Hammerman, Avtalion, 1979). Но даже при наиболее совершенном механизме хромосомного определения пола непарные половые хромосомы отличаются от своих гомологов только наличием одного гена, определяющего пол (M или F), или непарного участка; другие части непарных хромосом содержат много активных генов. Y- или W-хромосомы у этих видов находятся в начале процесса разрушения. Довольно большое число видов рыб, однако, содержат настоящие гетерохромосомы, претерпевшие значительно более серьезные изменения. Недавно ясно отличимые X- и Y-хромосомы были найдены и у самцов *Xiphophorus maculatus* (Ahuja et al., 1979).

Изучение полиморфизма по окраске у аквариумных рыб показало, что этот полиморфизм чаще всего связан с половым диморфизмом и определяется накоплением в популяциях различных доминантных генов. Возникновение и сохранение такого полиморфизма в природе является результатом действия двух селективных факторов, работающих в противоположных направлениях, — полового отбора, способствующего усилению пигментации у самцов и большой изменчивости окраски, и, с другой стороны, преимущественного выедания хищниками наиболее ярко окрашенных особей. Полиморфизм по окраске, очевидно, имеет приспособительное значение.

Анализ действия генов окраски в чужом (гибридном) гено- типе позволил выявить очень важную особенность генома, характерную, вероятно, для всех организмов. Все гены у каждого вида рыб очень тонко «пригнаны» друг к другу; сбалансированность всех элементов генома нарушается при гибридизации. Одним



из основных механизмов, обуславливающих появление злокачественных пигментных опухолей у рыб (меланом, меланосарком, эритробластом и др.), является потеря контроля над размножением пигментных клеток (разрушение сложных межгенных регуляторных систем). Эти изменения могут быть чисто генетическими, но могут быть вызваны и эпигенетическими или средовыми факторами.

Генетические исследования аквариумных рыб дали очень много для разрешения ряда важнейших проблем современной биологии. Остается лишь пожелать, чтобы эти исследования были продолжены и охватили другие виды, разводимые человеком.

Приведем в заключение новые данные по генетике аквариумных рыб. Большая их часть относится к пецилиям.

Число аллелей сцепленного с полом основного локуса макромеланофоров у четырех видов пецилий варьирует в пределах от двух (*Xiphophorus milleri*) до девяти (*X. variatus*); число аллелей аутосомного локуса, определяющего изменчивость окраски основания хвостового плавника, составляет от трех (*X. milleri*) до восьми (*X. maculatus*). У *X. variatus* к числу аллелей этого локуса следует прибавить гены *Ps* (*Peduncular*), *Cu* (*Upreg-cutrescent*), *M* (*Moon*) и *D* (*Dot*) (Borowsky, 1984). Главными факторами, поддерживающими полиморфизм по окраске в популяциях пецилий, являются давление хищников и половой подбор, а также распознавание «своих» видов; не исключено и наличие сцепления генов окраски с локусами, имеющими прямое физиологическое действие (Endler, 1983).

В природной популяции пецилии (*X. maculatus*) найдена меланистическая форма, характеризующаяся глубокой черной окраской большей части тела (Stallknecht, 1986). В популяции «Ямапа» в Мексике у меченосца *X. helleri* самцы представлены двумя вариантами окраски. Особи с доминантным геном *R* (замена в продольных боковых полосах меланофоров птеринофорами) имеют красноватую окраску в отличие от нормально окрашенных рыбок с генотипом *rr*. Ген *R*, по-видимому, сцеплен с слабо действующим «мужским» геном. Этот случай полиморфизма представляет собой, вероятно, начальный этап возникновения половых хромосом (Zander, 1986).

Согласно новой гипотезе определения пола у пецилий (Kallman, 1984), во всех половых хромосомах *X. maculatus* содержится ген *M* (возможно, идентичный локусу *H-Y*). Тесно сцепленные с ним контрольные элементы  $O_1$ ,  $O_2$  и  $O_3$  определяют, будет ли транскрибироваться ген *M*; транскрипция происходит только в хромосоме *Y*, содержащей ген  $O_3$ , в результате взаимодействия этого гена с регуляторным белком аутосомного локуса. Добавочный супрессорный ген в *W*-хромосоме препятствует транскрипции гена *M* в *Y*-хромосоме у гетерозигот *WY*. Эта схема, согласно Калльману, приложима и к другим видам пецилий, в частности к *X. montezumae*, у которой, при определении пола по типу XX—XY, имеются две разных *Y*-хромосомы. Транскрипция гена

*M (H-Y)* в одной из них может быть подавлена аутосомным регуляторным геном (Kallman, 1983).

Гипотеза о дезинтеграции генетических систем защиты от рака при гибридизации пецилий и меченосцев получила развитие в статье Андерса с соавторами (Anders F. et al., 1984).

У медаки *Oryzias latipes* изучена серия генов, действующих на иридоциты (Tomita, 1985). Описаны следующие гены:

- 1) аутосомный доминантный ген *Si* и сходный с ним по действию аутосомный рецессивный ген *dg*, которые определяют исчезновение образованных скоплением иридоцитов пятен перед глазами;
- 2) аутосомные рецессывы *il-1* и *il-2* определяют прозрачность кожи в результате отсутствия гуанина (полимерные факторы);
- 3) аутосомные рецессывы *gu* и *gu-2* уменьшают количество гуанина в иридоцитах перитонеума, определяя темно-коричневую его окраску (*gu*), и в глазном яблоке у личинок (ген *gu-2* — черная окраска глаз на ранних стадиях).

## НАСЛЕДОВАНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ. «ФЕНОДЕВИАНТЫ» У РЫБ

### ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ КОЛИЧЕСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

В любой популяции рыб (за редкими исключениями) невозможно найти две особи, которые были бы полностью тождественны друг другу. Различия могут касаться морфологических, физиологических или биохимических признаков; чаще всего они носят количественный характер. Происхождение внутривидовой индивидуальной количественной изменчивости двойственное: развитие организма и всех его частей меняется как при изменении генотипа, так и под влиянием изменений в окружающей среде.

Изменчивость большинства прерывистых (счетных) количественных признаков рыб подчиняется закону биномиального распределения; вариация в числе каких-либо элементов соответствует коэффициентам разложения бинома  $(a+b)^n$ . При достаточно большом  $n$  и при близких значениях  $a$  и  $b$  такое распределение стремится к нормальному, основанному на вероятностях сочетания большого числа случайных событий (рис. 37). Нормальный характер носит в большинстве случаев и изменчивость непрерывных (измерительных) признаков рыб. «Случайными событиями» в биологической изменчивости являются изменения какого-либо количественного признака под влиянием взаимодействия многих генов и многих факторов внешней среды. И гены и средовые факторы могут оказывать на признак как положительные, так и отрицательные влияния. Нетрудно понять, что при случайном (подчиняющемся законам теории вероятности) сочетании различных генетических и средовых факторов наиболее вероятными являются различные сочетания положительных и отрицательных влияний, дающие близкие к средним значениям признаков.

Нормальное распределение, графически изображаемое плавной симметричной вариационной кривой (кривой ошибок Гаусса), характеризуется двумя легко вычисляемыми константами<sup>3</sup> — средней арифметической

$$\bar{x} = \frac{\sum v}{n} \quad (1)$$

<sup>3</sup> Методы вычисления биометрических констант как для нормального, так и для других распределений приводятся в многочисленных учебниках по биологической вариационной статистике (Fisher, 1970; Рокицкий, 1974, и др.).

и средним квадратическим отклонением

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum d^2}{n-1}} \quad (2)$$

где  $v$  — значение изучаемого признака у отдельной особи,  $n$  — число особей и  $d$  — индивидуальное отклонение (различие между индивидуальным и средним значением признака). Для характеристики изменчивости используется также квадрат среднего квадратического отклонения — дисперсия ( $V$  или  $\sigma^2$ ). Чтобы избавиться от именованных величин, среднее квадратическое отклонение выражают в процентах от средней арифметической (коэффициент вариации):

$$C.V. = \frac{100\sigma}{\bar{x}} \quad (3)$$

Изменчивость таких количественных признаков, как например вес и длина тела, экстерьерные индексы, размеры отдельных органов, содержание гемоглобина в крови, интенсивность потребления кислорода, носит непрерывный характер. При обработке результатов измерений шкалу удобно разделить на равные отрезки — классы; особи с близкими значениями признака попадают в один класс. Вычисление биометрических констант производится при этом приближенно, на основе средних значений признака у всех индивидов каждого класса.

Варьирование рыб по весу тела нередко отклоняется от нормального, вариационная кривая становится неправильной, многовершинной или асимметричной. Многовершинность может быть результатом либо смешения неоднородных групп рыб, либо генетического расщепления по небольшому числу генов, влияющих на скорость роста. Часто наблюдается правая (отрицательная) асимметрия — результат большой зависимости скорости роста

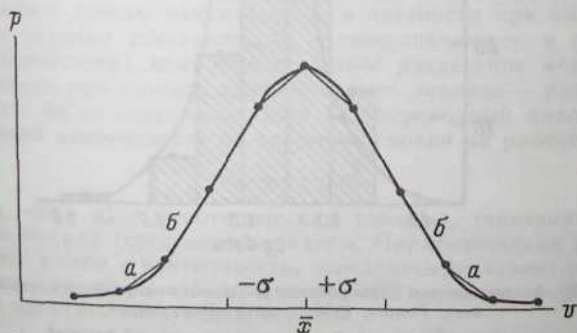


Рис. 37. Биномиальное распределение, соответствующее коэффициентам бинома 10-й степени (а), и нормальная вариационная кривая (б).



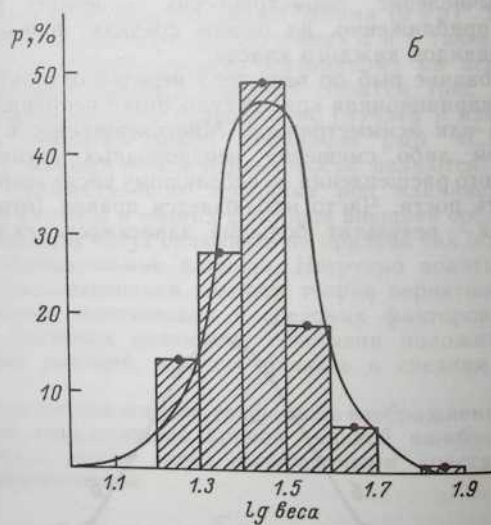
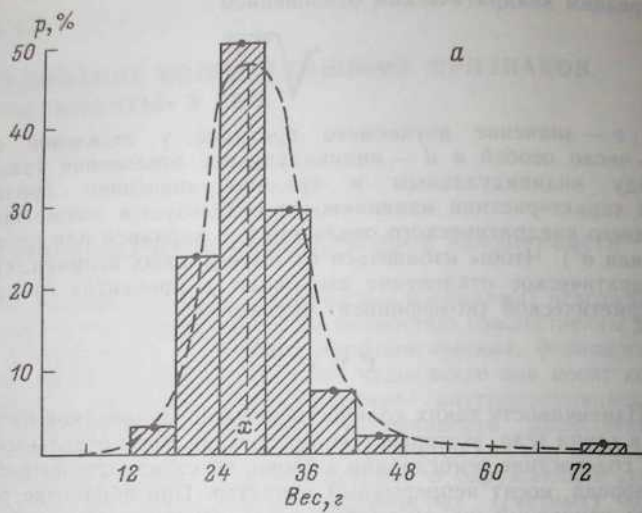


Рис. 38. Асимметричное варьирование ропшинских карпов-сеголетков по весу. Ропша, 1956 г., пруд «Быстриянка».  
 а — обычный масштаб, б — семилогарифмический масштаб.

от исходного веса особи и в еще большей степени преимуществ, которые имеют крупные рыбы в конкуренции за пищу. Положительная асимметрия связана чаще всего с наличием во многих популяциях и стадах рыб отдельных уродливых, неполноценных, плохо растущих особей.

Умеренная асимметрия может быть снята при помощи логарифмирования весовых показателей. Распределение после этого часто становится неотличимым от нормального (рис. 38).

По некоторым признакам рыб изменчивость не может быть сведена к нормальной; чаще всего в таких случаях мы имеем дело с пуассоновским распределением, характерным для встречаемости редких событий. На этом сравнительно редком у рыб типе распределения мы останавливаться здесь не будем.

Обычно ихтиологи исследуют не всю популяцию, а большую или меньшую выборку из нее. Средние арифметические, так же как и показатели изменчивости признака, определенные по случайной выборке, являются приближенными величинами. Средние ошибки этих величин вычисляют по формулам:

$$m_{\bar{x}} = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{n}}; m_{\sigma} = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{2n}}; m_{c.v.} = \pm \frac{C.V.}{\sqrt{2n}}. \quad (4)$$

По размерам ошибок можно установить, в каких пределах находятся «истинная» средняя арифметическая и «истинные» показатели изменчивости для всей совокупности особей. Эти пределы (доверительные границы) устанавливаются с большей или меньшей вероятностью. Добавка или вычитание двух средних ошибок ( $\bar{x} \pm 2m_{\bar{x}}$  или  $\sigma \pm 2m_{\sigma}$ ) соответствуют нахождению доверительных границ с вероятностью ( $p$ ), равной 0.95. При трех ошибках вероятность повышается до 0.997. Так, если средний вес рыб ( $\bar{x}$ ) был равен в выборке 635 г, а средняя ошибка ( $m_{\bar{x}}$ ) равнялась  $\pm 5.94$  г, то доверительные границы будут составлять при  $p = 0.95$  623.12—646.88 г, при  $p = 0.997$  — 617.18—652.82 г.

Варianza ( $\sigma^2$ ), или дисперсия, имеет большое значение при анализе причин изменчивости, в частности при вычленинии ее двух главных составляющих — генотипического и средового (паратипического) компонентов. Такое разделение может быть произведено при помощи дисперсионного анализа — разложения варiances на ее составные части. Дисперсионный анализ количественной изменчивости организмов основан на равенстве

$$\sigma_{Ph}^2 = \sigma_G^2 + \sigma_P^2, \quad (5)$$

где  $\sigma_{Ph}^2$ ,  $\sigma_G^2$  и  $\sigma_P^2$  — фенотипическая (общая), генотипическая и паратипическая (средовая) варiances. Паратипическая варianza включает в себя и изменчивость, определяемую взаимодействием генотипа и среды (Гинзбург, Никоро, 1982), поэтому формулу (5) можно написать следующим образом:

$$\sigma_{Ph}^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2 + \sigma_I^2, \quad (6)$$

где  $\sigma_E^2$  и  $\sigma_I^2$  — вариансы, отражающие изменчивость за счет чисто средовых влияний и взаимодействия среды и генотипа.

Определение доли наследственной изменчивости в общей (фенотипической) изменчивости признака связано с большими трудностями. Если бы варианса среды ( $\sigma_P^2$ ) была равна нулю, т. е. если бы все особи популяции (или семьи) находились всю свою жизнь в совершенно одинаковых условиях существования, мы могли бы наблюдать генотипическую изменчивость в чистом виде. Практически, однако, полностью уравнивать условия жизни рыб даже в пределах одной семьи невозможно. Проще обстоит дело с выделением чисто средовой изменчивости. Найдены популяции рыб, в которых все особи генотипически сходны. Таковы клоны — сообщества индивидов, происходящих от одной самки, размножающихся при помощи самооплодотворения, партеногенеза или гиногенеза. У небольшой рыбки из отряда зубастых карпов (*Surgipodontiformes*), *Rivulus marmoratus*, часто наблюдается гермафродитизм и самооплодотворение. Клоны у этого вида состоят из генетически тождественных особей (Kallman, Harrington, 1964; Vrijenhoek, 1985). Такие же однородные клоны обнаружены у *Mollienesia (Poecilia) formosa*, размножающейся при помощи гиногенеза (Kallman, 1962b), и в некоторых отводках сложного диплоидно-триплоидного комплекса *Poeciliopsis* (Vrijenhoek et al., 1977). Вероятно, клоны будут найдены и в популяциях однополрого серебряного карася, размножающегося также гиногенетически.

У рыб с нормально идущим половым процессом клоны не образуются. К снижению генетической изменчивости приводит родственное размножение (инбридинг), но даже после длительного инбридинга сохраняется довольно заметная остаточная гетерогенность. При помощи искусственного (радиационного или химического) гиногенеза (см. гл. 7) можно быстрее получить достаточно гомогенные линии рыб.

#### МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ НАСЛЕДУЕМОСТИ У РЫБ

Доля наследственной изменчивости в общей изменчивости признака называется наследуемостью (Lush, 1941). В широком смысле слова наследуемость равна отношению генотипической и фенотипической варианс:

$$h_G^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_{Ph}^2} \quad (7)$$

Определить величину наследуемости в широком смысле слова можно, как мы уже отмечали, путем доведения генетической изменчивости до нуля и вычленения таким образом в чистом виде паратипического компонента изменчивости. К сожалению, у рыб эта возможность ограничена пока немногими видами, образующими в природе гомозиготные клоны. В условиях свободного скрещивания (панмиксии) и при большой численности популяции,

находящейся в условиях генетического равновесия (см. гл. 5), внутрисемейная генетическая вариация составляет половину всей генотипической вариации популяции. В связи с этим отношение межсемейной фенотипической вариации к общей (коэффициент внутрикласовой корреляции) может быть использовано для определения наследуемости в широком смысле слова (Рокицкий, 1974):

$$r_w = \frac{\sigma_{BF}^2}{\sigma_{Ph}^2}; \quad h_G^2 = 2 \frac{\sigma_{BF}^2}{\sigma_{Ph}^2} = 2r_w. \quad (8)$$

Здесь  $\sigma_{BF}^2$  — вариация изменчивости «между семьями»,  $r_w$  — коэффициент внутрикласовой корреляции.

Все способы расчета наследуемости в широком смысле слова основаны на допущениях панмиксии и отсутствия в популяции отбора, т. е. условий, редко выполнимых в практической работе с животными, в том числе и с рыбами. Фактически определить  $h_G^2$  удается с большим приближением, и этот показатель может дать лишь самое общее представление о доле наследования признака и возможности его улучшения путем селекции (Гинзбург, Никоро, 1982).

Для селекционера важнее установить уровень аддитивной генетической изменчивости, т. е. изменчивости, обусловленной полигенами с суммирующим действием на признак. Относительная величина аддитивной генетической изменчивости носит название «наследуемости в узком смысле слова» или «собственно наследуемости»:

$$h_A^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_{Ph}^2}. \quad (9)$$

По величине этого показателя можно судить о предполагаемой эффективности искусственного отбора.

В рыбоводстве применяют несколько способов вычисления коэффициента наследуемости  $h_A^2$ .

**Определение реализованной наследуемости по эффективности отбора.** Пусть  $S$  — различие между парами родителей по какому-либо признаку (селекционный дифференциал),  $R$  — различие между их потомствами (эффективность отбора). Отношение  $R : S$  покажет, какая доля различия родителей сохранилась в потомстве, т. е. оказалась наследственной. Это и есть реализованная наследуемость:

$$h^2 = \frac{R}{S}. \quad (10)$$

Хорошей иллюстрацией применения этого способа расчета могут служить данные Чан Май-Тхиена (1971) по реализованной наследуемости веса у *Oreochromis mossambica* (табл. 14).

При определении реализованной наследуемости надо стремиться взвешивать и измерять рыб двух поколений в одном и том же возрасте и по возможности уравнивать условия их содержания, в особенности плотность посадки и режим кормления.



Определение реализованной наследуемости веса у тилипии (по: ...)

Пол	Средний вес рыб (г) в возрасте 5 месяцев ( $\bar{x} \pm m_x$ )		
	вес производителей		
	мелкие	средние	крупные
Самки	15.72 ± 0.53	20.24 ± 0.32	24.80 ± 0.41
Самцы	16.84 ± 0.32	23.81 ± 0.22	28.37 ± 0.61

Различия между родителями могут быть увеличены за счет подбора более контрастных пар. При наличии нескольких сравниваемых пар вычисляется среднее значение коэффициента наследуемости.

**Определение наследуемости по регрессии «родители—потомство».** В этом случае необходимо вычислить коэффициент регрессии  $b$ , т. е. установить, на какую величину изменяется признак у потомков при изменении его на единицу у родителей. Почти всегда можно пользоваться уравнением прямолинейной регрессии

$$y = a + bx, \quad (11)$$

где  $x$  и  $y$  — средние значения признака у родителей и потомков,  $a$  — постоянная величина, отражающая общее различие в выражении признака между поколениями,  $b$  — коэффициент регрессии. Если используют среднеродительские значения признака, наследуемость совпадает с коэффициентом регрессии:

$$h^2 = b, \quad (12)$$

Если сравнение производится лишь с одним родителем, формула приобретает вид

$$h^2 = 2b. \quad (13)$$

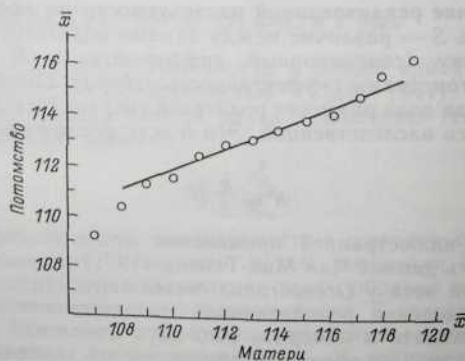


Рис. 39. Регрессия «матери—потомство» по числу позвонков у бельдюги *Zoarces viviparus* (по: Smith, 1921).

Чан Май-Тхиен, 1971)

Средний вес рыб (г) в возрасте 5 месяцев ( $\bar{x} \pm m_x$ )			Наследуемость (крупные — мелкие) $h^2 = \frac{R}{S}$
вес потомства при раздельном выращивании			
от мелких родителей	от средних родителей	от крупных родителей	
11.79 ± 0.38	12.87 ± 0.29	12.91 ± 0.29	$\frac{12.91 - 11.79}{24.80 - 15.72} = 0.123$
19.34 ± 0.56	20.30 ± 0.50	20.68 ± 0.39	$\frac{20.68 - 19.34}{28.37 - 16.84} = 0.116$

Удвоение  $b$  необходимо, так как от изученного родителя в каждом случае потомки получают только половину набора генов.

У Смит (Smith, 1921) мы находим данные по регрессии числа позвонков у живородящей бельдюги *Zoarcetes viviparus* (рис. 39). Коэффициент регрессии оказался равным 0.404. Потомство сравнивали только с матерями, так как изучали эмбрионов, изъятых из тела матери. Отсюда, по уравнению (13),

$$h^2 = 2b = 0.808.$$

В 1958 г. мы получили в опытах с карпом следующие средние величины для числа ветвистых лучей в спинном плавнике у родителей и потомков.

Родители			Число скрещиваний	Потомство, $\bar{x} \pm m_x$
♀	♂	$\bar{x}$		
20	18	19	12	18.91 ± 0.037
20	19	19.5	13	19.20 ± 0.036
20	20	20	5	19.54 ± 0.064

Уравнение регрессии, рассчитанное по этим данным, было следующим:

$$y = 7.32 \pm 0.61x, \text{ отсюда } h^2 = b = 0.61.$$

Используя регрессию, следует по возможности брать родителей со значениями признака, близкими к средним; только в средней части шкалы линия регрессии обычно бывает прямолинейной. Родителей и потомство желательно выращивать в одинаковых условиях, как и в случае определения реализованной наследуемости.

Определение наследуемости по величине корреляции между значениями признака у близких родственников. Могут быть использованы для расчета корреляций три группы родственников:

Таблица 15  
Корреляционная решетка для числа мягких лучей в спинном плавнике (D)  
у родителей и их потомков

Пределы вариации средних по D в потомстве	Средние значения D у родителей						Число скрещиваний (n)
	18.0	18.5	19.0	19.5	20.0	20.5	
20.0—20.5					1		1
19.5—20.0				4	3		7
19.0—19.5	1	2	7	7	1	1	19
18.5—19.0		3	6	4	1		14
18.0—18.5			4				4
17.5—18.0			1				1
17.0—17.5		1					1
16.5—17.0							0
16.0—16.5		1					1

Примечание. Специальные скрещивания карпов, проведенные при помощи искусственного осеменения икры (Ропша, 1958 г.,  $r = 0.48 \pm 0.11$ ).

родители—дети, братья—сестры (сисбы), полубратья—полусестры (полусисбы).

В рыбоводстве преимущественно применяли для вычисления коэффициентов наследуемости корреляцию между родителями и детьми. Как и в случае регрессий, могут быть сопоставлены с детьми либо оба родителя, либо один из них. Соответственно наследуемость вычисляется по формулам:

$$h^2 = r \text{ или } h^2 = 2r. \quad (14)$$

Метод корреляции был использован нами для вычисления показателя наследуемости числа лучей в спинном плавнике у карпа. К скрещиваниям, взятым для регрессионного анализа, были добавлены многие дополнительные скрещивания. Корреляция оказалась довольно значительной (табл. 15), но меньшей, чем при расчете по уравнению регрессии ( $r = 0.48$ ). Снижение показателя объясняется включением крайних вариантов — малочисленных, но существенно влияющих на величину коэффициента корреляции.

Корреляцию между сисбами можно определить, когда имеется достаточное количество потомств для сравнения (не менее 25—30). Из каждого потомства, полученного от одной пары производителей, можно брать при этом не более 2—3 пар рыб. Большой помехой при расчислении коэффициента наследуемости по корреляции сисбов является общая среда для каждой семьи, поэтому необходимо как можно раньше переходить на совместное выращивание рыб из разных семейств. У братьев и сестер в среднем половина генотипа является общей, поэтому в расчет наследуемости вводится коэффициент 2:

$$h^2 = 2r_{fs}, \quad (15)$$

где  $r_{fs}$  — фенотипическая корреляция между сисбами.

Полусибсы — рыбы, имеющие общего отца, но разных матерей, или наоборот, — связаны генетическим родством всего на  $1/4$ .  
 Определение наследуемости по корреляции полусибсов менее надежно и вместе с тем очень трудоемко. Коэффициент корреляции должен быть помножен в этом случае на 4:

$$h^2 = 4r_{hs}, \quad (16)$$

где  $r_{hs}$  — фенотипическая корреляция между полусибсами. Условия содержания родителей и потомства и в этом случае должны быть одинаковыми.

Определение наследуемости разложением дисперсии фенотипической изменчивости с помощью дисперсионного анализа. Для этой цели необходимо получить одновременно достаточное число родственных потомств от производителей, представляющих определенное стадо (или популяцию) рыб. Потомство получают либо с помощью диаллельных скрещиваний (рис. 40, а), либо по типу так называемого иерархического комплекса (рис. 40, б).

Иерархический комплекс применялся в рыбоводстве неоднократно. Внешнее оплодотворение икры у большинства рыб и

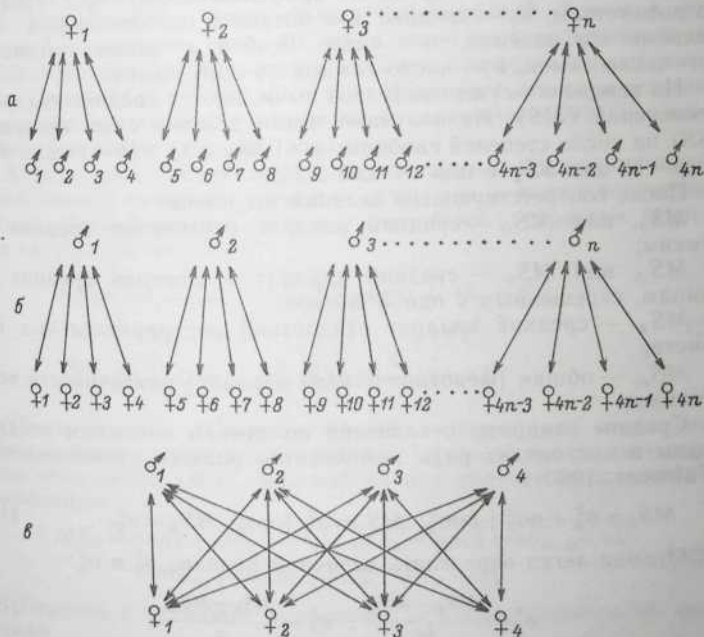


Рис. 40. Схемы скрещиваний, применяемых при определении наследуемости с помощью дисперсионного анализа.

а, б — иерархические комплексы; в — диаллельное скрещивание типа 4×4.



высокая плодовитость самок делают задачу постановки одновременно многих скрещиваний относительно легко выполнимой. Первые опыты с иерархическими комплексами поставлены были на карпе Г. А. Ненашевым (1966, 1969). В иерархическом комплексе, использованном им, потомства от одной самки, но от нескольких самцов являются по отношению друг к другу полусибсами, в то время как особи внутри каждого потомства — сибсы (рис. 40, а). Анализ изменчивости различных групп потомств позволяет рассчитать наследуемость изучаемого признака.

При обработке измерений (или взвешиваний) небольшого числа особей из каждого скрещивания (от 5 до 20) первой задачей является вычисление сумм квадратов отклонений от средних ( $SS$ ) — отдельно по самкам, по самцам, скрещенным с одной самкой, внутри потомств и общих для всех измеренных рыб. Расчеты ведутся по формулам:

$$\begin{aligned} SS_D &= ab \sum (\bar{x}_D - \bar{x})^2; \quad SS_S = n \sum (\bar{x}_W - \bar{x}_D)^2; \\ SS_W &= \sum (x - \bar{x}_W)^2; \quad SS_{ph} = \sum (x - \bar{x})^2. \end{aligned} \quad (17)$$

Здесь  $\bar{x}$  — общая средняя арифметическая,  $\bar{x}_W$  — средние по потомствам,  $\bar{x}_D$  — средние для потомств одной самки,  $x$  — отдельные наблюдения,  $n$  — число особей в одном потомстве,  $a$  — число самок,  $b$  — число самцов на одну самку.

На основании сумм квадратов вычисляются средние квадраты отклонений ( $MS$ ). Их получают путем деления сумм квадратов ( $SS$ ) на число степеней свободы:  $a-1$  для  $SS_D$ ,  $a(b-1)$  для  $SS_S$ ,  $ab(n-1)$  для  $SS_W$  и  $abn-1$  для  $SS_{ph}$ .

После соответствующего деления мы имеем:

$MS_D$ , или  $MS_D$  — средний квадрат отклонения средних по самкам;

$MS_S$ , или  $MS_S$  — средний квадрат отклонения средних по самцам, скрещенным с одной самкой;

$MS_W$  — средний квадрат отклонений внутри отдельных потомств;

$MS_{ph}$  — общая (фенотипическая) вариация изменчивости всех потомков.

Средние квадраты отклонений по самкам и самцам неоднородны и состоят из ряда компонентов разного происхождения (Falconer, 1960):

$$MS_D = \sigma_W^2 + n\sigma_S^2 + bn\sigma_D^2; \quad MS_S = \sigma_W^2 + n\sigma_S^2; \quad MS_W = \sigma_W^2. \quad (18)$$

Отсюда легко определить величины вариации  $\sigma_S^2$  и  $\sigma_D^2$ :

$$\sigma_D^2 = \frac{MS_D - MS_S}{bn}; \quad \sigma_S^2 = \frac{MS_S - MS_W}{n}. \quad (19)$$

Вариансы  $\sigma_D^2$  и  $\sigma_S^2$  содержат в себе каждая (по расчету)  $1/4$  часть аддитивной генетической изменчивости родителей. Отсюда наследуемость можно определить по формулам:

$$h_D^2 = \frac{4\sigma_D^2}{\sigma_{Ph}^2}; \quad h_S^2 = \frac{4\sigma_S^2}{\sigma_{Ph}^2}; \quad h_{D,S}^2 = \frac{2(\sigma_D^2 + \sigma_S^2)}{\sigma_{Ph}^2}. \quad (20)$$

В опытах с рыбами наследуемость «по самкам» ( $h_D^2$ ) часто оказывается значительно больше, чем наследуемость «по самцам». Такое завышение объясняется обычно материнским влиянием, а также наличием у всех потомков от одной самки трудно учитываемой «общей среды», увеличивающей различия между потомствами от разных самок и тем самым повышающей значения  $MS_D$  и  $\sigma_D^2$ .

Иерархический комплекс не позволяет выявить варiances взаимодействия генотипов самцов и самок. Она входит, очевидно, составной частью в компоненты  $\sigma_S^2$  и  $\sigma_D^2$ . Это уменьшает точность определения наследуемости в узком смысле слова по иерархической схеме. Главные источники ошибок лежат, однако, не в этом — они заключаются в нарушении строгих методических требований разложения генетической варiances (см. с. 146) и в технических трудностях выращивания одновременно многих потомств (семейств) рыб.

Более точные результаты в рыбохозяйственной селекции может дать использование диаллельных скрещиваний большей или меньшей сложности (рис. 40, а) с последующим проведением двухфакторного дисперсионного анализа. Скрещивания ставятся по схемам  $4 \times 4$ ,  $5 \times 5$ ,  $2 \times 10$  и т. д. Недавно были осуществлены (при работе с лососевыми) даже скрещивания типа  $20 \times 20$ , с одновременным получением 400 потомств.

В ходе расчетов определяются суммы квадратов отклонений «между самками» и «между самцами», а также отклонения взаимодействий самок и самцов и случайные отклонения (варiances «внутри потомств»):

$$\begin{aligned} SS_q &= nb \sum (\bar{x}_q - \bar{x})^2; \quad SS_s = na \sum (\bar{x}_s - \bar{x})^2; \\ SS_{q,s} &= n \sum (\bar{x}_{q,s} - \bar{x}_q - \bar{x}_s + \bar{x})^2; \\ SS_w &= \sum (x - \bar{x}_{q,s})^2; \quad SS_{Ph} = \sum (x - \bar{x})^2. \end{aligned} \quad (21)$$

После деления на число степеней свободы [для отклонений взаимодействия оно равно  $(a-1)(b-1)$ ] получаем средние квадраты отклонений ( $MS$ ). Каждый из них состоит из следующих компонентов:

$$MS_D = bn\sigma_D^2 + n\sigma_{D,S}^2 + \sigma_w^2; \quad MS_S = an\sigma_S^2 + n\sigma_{D,S}^2 + \sigma_w^2; \quad (22)$$

$$MS_{D,S} = n\sigma_{D,S}^2 + \sigma_w^2; \quad MS_w = \sigma_w^2.$$

Переход к истинным варiances ( $\sigma^2$ ) производится по формулам

$$\sigma_D^2 = \frac{MS_D - MS_{D,S}}{nb}; \quad \sigma_S^2 = \frac{MS_S - MS_{D,S}}{na}; \quad \sigma_{D,S}^2 = \frac{MS_{D,S} - MS_w}{n}. \quad (23)$$

Приводим в качестве примера упрощенную схему расчета показателей наследуемости для диаллельного скрещивания типа  $2 \times 2$  (табл. 16). В этом примере наследуемость по самкам завышена за счет «общей среды» и материнского влияния. Наследуемость по самцам более точно соответствует действительности, но может быть несколько занижена благодаря относительному увеличению изменчивости между самками. «Отрицательная» дисперсия взаимодействия говорит о слабой отрицательной связи между генотипами самок и самцов.

Дисперсионный анализ наследуемости в узком смысле слова в приложении к рыбам обладает наряду с достоинствами и рядом существенных недостатков. К ним относятся следующие.

1. Разложение генетической дисперсии на составные части может быть достаточно точным только при соблюдении ряда условий. К ним относятся панмиксия (свободное скрещивание всех особей стада или популяции), равновесное генетическое состояние стада и отсутствие отбора. Эти условия на практике редко осуществляются и в результате расчеты коэффициентов наследуемости по дисперсионным комплексам сопровождаются большими ошибками (Никоро, Васильева, 1976; Гинзбург, Никоро, 1982). Точность вычисления  $h^2$  увеличивается при использовании больших маточных стад рыб.

2. Сильное влияние матери на признаки потомства приводит к возникновению дисперсии «общей среды» среди потомков от одной самки. Материнский эффект у рыб сохраняется до одного года, и избавиться при расчетах  $h^2$  от дисперсии «общей среды» не легко. Наследуемость, определенная по самкам, оказывается завышенной. В первую очередь это относится к признакам, характеризующим рост и выживаемость молоди рыб. Так, при проведении диаллельных скрещиваний пеляди (*Coregonus peled*) влияние самок на длину тела и выживаемость личинок оказалось в 5—6 раз большим, чем влияние самцов (Андрияшева и др., 1983а).

3. Трудности одновременного проведения многих скрещиваний и последующего выращивания потомств. Особенно трудно наладить совместное выращивание рыб из многих семейств из-за сложности мечения рыб и наличия сильно выраженной пищевой конкуренции. Вынужденное деление семейств на 3—4 партии и посадка в разные водоемы (пруды) приводит к возникновению большой «дисперсии прудов», резко снижающей точность расчетов наследуемости. В работе американских исследователей с сомиком *Ictalurus punctatus* (Reagan et al., 1976) был использован иерархический комплекс с 20 самцами и двумя самками на каждого самца; два скрещивания ставились одно за другим. Личинок содержали в лотках и садках до 15-месячного возраста. Возникшие сразу же большие различия в плотности отразились на увеличении изменчивости за счет дисперсии «между садками». Позднее плотности уравнивали, но возникли трудности с кормлением; кормили в соответствии с весом рыб, и в результате лучшие семьи получали



дополнительное преимущество. Этим можно объяснить необычайно высокие показатели наследуемости веса — от 0.61 до 0.72 (Reagan et al., 1976). В данном случае могло иметь значение и ассортативное скрещивание — подбор самок и самцов в пары по величине.

Особенно сильно зависит от условий эксперимента наследуемость веса и длины тела рыб. Учитывая материнский эффект и «общую среду», можно рекомендовать доводить выращивание рыб до двухлетнего возраста и лишь тогда, при достаточном числе повторностей, проводить дисперсионный анализ изменчивости по размерам тела.

**Определение наследуемости размеров икринок и личинок по формуле Волохонской—Викторовского.** Предположим, что изменчивость всех овоцитов в яичнике одной самки является чисто паратипической, и допустим, что другого источника средовой изменчивости размеров овоцитов нет. Если мы вычтем варiances изменчивости «внутри самки» из общей изменчивости всех овоцитов от всех самок, то при таких допущениях мы получим в остатке чисто генотипический компонент варiances (Волохонская, Викторовский, 1971):

$$h^2 = \frac{\sigma_{Ph}^2 - \sigma_P^2}{\sigma_{Ph}^2} \quad (24)$$

Нетрудно понять, что эта формула позволяет определить только верхний предел наследуемости. Средние размеры икринок каждой самки зависят не только от генотипа, но и от условий существования самки в предшествующий овуляции период, а также от возраста самки и степени ее зрелости. Варiances «между самками» всегда включает и генотипическую и паратипическую варiances, и их удельный вес может быть очень различен. Истинная наследуемость диаметра овоцитов и длины личинок всегда меньше (иногда значительно) отношения (24).

**Формула Богио и Беккера** (Bogyo, Becker, 1965). Норвежские и американские исследователи используют для определения наследуемости ряда признаков приближенные формулы

$$h_D^2 = \frac{4\sigma_D^2}{0.25 + \sigma_S^2 + \sigma_D^2}; \quad h_S^2 = \frac{4\sigma_S^2}{0.25 + \sigma_S^2 + \sigma_D^2} \quad (25)$$

Результаты расчетов по этим формулам оказываются близкими к результатам применения других методик.

**Метод П. Ф. Рокицкого.** Рокицкий (1974) указывает на возможность упрощенного подхода к использованию иерархических комплексов — сравнения производителей одного пола (например, самцов) непосредственно с потомками. Наследуемость определяется по величине внутриклассовой корреляции с умножением полученных величин на 4:

$$h^2 = \frac{4\sigma_S^2}{\sigma_S^2 + \sigma_W^2} \quad (26)$$



Схема расчета наследуемости веса рыб при диаллельном скрещивании

Показатели	$\varphi_1$		
	$\sigma_1$	$\sigma_2$	
Вес потомков, г	10, 15, 20	8, 14, 20	
$\bar{x}$ для потомств	15.0	14.0	
$\bar{x}$ для семейств отдельных самок	14.5		
$\bar{x}$ для семейств отдельных самцов	16.5	15.0	
$\bar{x}$ для всех особей	15.75		
Отклонения по $\varphi\varphi$	$d$	-1.25	-1.25
	$d^2$	$1.5625 \cdot 3 = 4.6875$	4.6875
Отклонения по $\sigma\sigma$	$d$	+0.75	-0.75
	$d^2$	$0.5625 \cdot 3 = 1.6875$	1.6875
Отклонения взаимодействия ( $\varphi\varphi, \sigma\sigma$ )	$d$	$-0.75 + 1.25 - 0.75 = -0.25$	$-1.75 + 1.25 + 0.75 = 0.25$
	$d^2$	$0.0625 \cdot 3 = 0.1875$	0.1875
Случайные отклонения	$d$	-5, 0, +5	-6, 0, +6
	$d^2$	$25 + 0 + 25 = 50$	$36 + 0 + 36 = 72$
Общие отклонения	$d$	-5.75, -0.75, +4.25	-7.75, -1.75, +4.25
	$d^2$	$33.0625 + 0.5625 + 18.0625 = 51.6875$	$60.0625 + 3.0625 + 18.0625 = 81.1875$

Примечание.  $h_D^2 = \frac{4\sigma_D^2}{\sigma_{P_h}^2} = 0.478$ ;  $h_S^2 = \frac{4\sigma_S^2}{\sigma_{P_h}^2} = 0.159$ ;  $h_{D,S}^2 = \frac{2(\sigma_D^2 + \sigma_S^2)}{\sigma_{P_h}^2} = 0.318$ .

В числителе этой формулы — учетверенная дисперсия изменчивости самцов, в знаменателе — сумма дисперсий «между самцами» и «между особями» в каждом потомстве. В рыбоводстве этот способ расчета наследуемости может быть применен.

**Определение наследуемости признаков, выражаемых в процентах выживания.** Для получения достаточно точных показателей наследуемости таких признаков, как жизнеспособность, устойчивость к заболеваниям и к стрессовым факторам окружающей среды, количество уродств, необходимо обеспечивать для каждого потомства не менее чем трехкратную повторность (при выращивании). Признаком здесь служит относительное количество выживших, погибших или уродливых рыб. Дисперсия в этих случаях сильно меняется в зависимости от самого значения признака

Таблица 16

типа  $2 \times 2$  (полный двухфакторный дисперсионный комплекс)

$\sigma_2$		Суммы квадратов SS	Степени свободы df	Средние квадраты MS	«Кausal- ные» ва- риансы $\sigma^2$
$\sigma_1$	$\sigma_2$				
13, 16, 25	11, 16, 21				
18.0	16.0				
	17.0				
16.5	15.0				
	15.75				
+1.25 4.6875	+1.25 4.6875	18.75	1	18.75	3.00
+0.75 1.6875	-0.75 1.6875	6.75	1	6.75	1.00
+2.25 - 1.25 - 0.75 = = +0.25 0.1875	+0.25 - 1.25 + 0.75 = = -0.25 0.1875	0.75	1	0.75	-10.17
-5, -2, +7 25 + 4 + 49 = 78	-5, 0, +5 25 + 0 + 25 = 50	250.00	8	31.25	31.25
-2.75, +0.25, +9.25 7.5625 + 0.0625 + + 85.5625 = 93.1875	-4.75, +0.25, +5.25 22.5625 + 0.0625 + + 27.5625 = 50.1875	276.25	11	25.11	25.11

(процента выживших или погибших). Для уничтожения этой зависимости данные о гибели (или выживании) преобразуются по формуле

$$y = \arcsin \sqrt{x}. \quad (27)$$

Такое преобразование применено рядом исследователей при проведении опытов с лососевыми рыбами (Gjedrem, Aulstad, 1974; Kanis et al., 1976, и др.).

Изложенные здесь способы вычисления коэффициента наследуемости в узком смысле слова ( $h_d^2$ ) учитывают только ту часть генетической изменчивости, которая основана на аддитивно действующих генах. Мы видели, что выявление всей генетической изменчивости, включая отношения доминирования, эффекты сверхдоминирования (преимущества гетерозигот) и эпистаза (неаддитивного взаимодействия неаллельных генов), связано с большими трудностями. Между тем у многих видов рыб изменчивость за счет сверхдоминирования и эпистаза играет весьма важную роль. Установлено, в частности, что в изменчивости веса, размеров тела и общей жизнеспособности карповых и лососевых рыб большая часть генетической вариации состоит из вариации сверхдоминирования (Wohlfarth, Moav, 1971; Holm, Naevald, 1978). Точный анализ неаддитивных компонентов вариации является одной из важнейших задач будущих исследований изменчивости рыб.

Мы ограничились здесь лишь общими принципами определения наследуемости у рыб. Удобные рабочие формулы для расчетов наследуемости можно найти в многочисленных учебниках. К сожалению, в специальном пособии по наследуемости Н. А. Плохинского (1964) допущено много серьезных ошибок. «Показатели наследуемости», в большом числе предложенные Плохинским и основанные на соотношениях сумм квадратов отклонений без разложения вариации, не могут быть рекомендованы для использования. Все эти отношения не определяют наследуемость в том смысле этого слова, который был вложен в него генетиками, — не определяют долю аддитивной генетической изменчивости в общей изменчивости признака. Очень часто они оказываются сильно завышенными (Никоро, Рокицкий, 1972; Рокицкий, 1974).

Общепринятые методы определения наследуемости недавно были подвергнуты серьезной критике специалистами по математической генетике, считающими, что ошибки в расчетах наследуемости (особенно при дисперсионном анализе) недопустимо велики (Гинзбург, Никоро, 1982). Рекомендуются использовать для определения удельного веса наследственной изменчивости только коэффициенты регрессии и корреляции между ближайшими родственниками (родители и дети, полные сибсы).

Сомнений в обоснованности подобной критики у нас нет. Следует вместе с тем отметить, что в опытах с рыбами показатели реализованной наследуемости и регрессии, а также индексы, получаемые в результате дисперсионного анализа, хотя и не очень точны, но дают в большинстве случаев достаточно четкую картину уровней генетической изменчивости в стадах и популяциях рыб и позволяют в известной степени планировать последующую селекционную работу. Отказываться от определения коэффициентов наследуемости нет никаких оснований.

## ЗАДАЧИ ГЕНЕТИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ РЫБ

Анализ характера распределения изучаемого признака. Соответствие распределения особей нормальному, пуассоновскому или какому-либо другому легче всего установить, используя метод  $\chi^2$ . Уравнение нормального распределения позволяет точно рассчитать количество особей, которые должны находиться в пределах определенных отрезков вариационного ряда, и сравнить эти величины с фактическими. Такие же расчеты могут быть сделаны и при других распределениях. Существенную помощь в анализе распределения может оказать вычисление коэффициента асимметрии изменчивости (положительной или отрицательной) и «эксцесса» — сужения или, наоборот, уплощения вариационной кривой (Рокицкий, 1974).

**Определение наследуемости признака.** При планировании селекционной работы и при анализе микроэволюционных процессов, идущих в естественных популяциях, эта задача приобретает первостепенное значение. Особенно важно знать при проведении селекции величину наследуемости «в узком смысле слова», так как отбор опирается в основном на аддитивную изменчивость: чем больше ее доля, тем он результативнее. При очень низкой наследуемости массовый отбор приходится заменять отбором по родственникам, так как наследуемость групповых средних всегда выше, чем наследуемость индивидуальных различий.

Среди источников неаддитивной генетической вариации у рыб основную роль играет сверхдоминирование. Значение доминирования и эпистаза (взаимодействия неаллельных генов) в количественной изменчивости рыб, по-видимому, меньше. Большая величина неаддитивной вариации говорит о наличии хорошо сбалансированных генетических систем с преимуществом гетерозигот и о необходимости проведения скрещиваний для увеличения эффективности отбора.

**Определение примерного числа генов, действующих на данный признак и расщепляющихся в популяции или в стаде.** От числа взаимодействующих генов зависит распределение особей в потомстве, особенно во 2-м и в 3-м поколениях после скрещивания рыб с достаточно высокой степенью гомозиготности. Изменение картины расщепления у животных и растений при изменении числа расщепляющихся генов привело к появлению многочисленных попыток выведения формул, позволяющих определить это число. К сожалению, ни одна из них не пригодна для точного подсчета числа генов. Соотношение изменчивости в разных поколениях определяется не только числом генов, но и степенью гетерогенности родительских особей, наследуемостью признака, устойчивостью или изменчивостью условий существования. Отразить все эти факторы в формулах пока не удалось никому.

Приближенное определение числа полиморфных генов все же возможно. При наличии малого их числа распределение часто



становится многовершинным, вариационные кривые уплощаются и сильно отклоняются от нормальных. Взаимодействие многих генов, наоборот, выражается чаще всего в строго нормальном или логнормальном (реже пуассоновском) распределении, при котором различия между поколениями по широте изменчивости исчезают.

**Анализ наследования генов, влияющих на количественный признак.** Изучение закономерностей наследования отдельных генов, действующих на данный признак, остается одной из важнейших задач количественной генетики рыб. В этой области сделано чрезвычайно мало. Гены со слабым эффектом выделить и изучить очень трудно. Среди взаимодействующих генов, влияющих на изучаемый (в частности, селекционируемый) признак, нередко выделяются своим сильным действием один-два локуса. Обнаружение таких локусов и их генетический анализ может очень облегчить проведение селекционных работ с рыбами.

#### **ИЗМЕНЧИВОСТЬ И НАСЛЕДУЕМОСТЬ ВЕСА И ДЛИНЫ ТЕЛА, ВРЕМЕНИ ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ И ПЛОДОВИТОСТИ РЫБ**

Изменчивость по скорости роста характерна для всех видов рыб. Множество генов влияет на рост, так как почти любое изменение в строении рыб и в функциях тех или иных органов отражается так или иначе на потреблении или усвоении пищи. Многообразны и факторы среды, изменяющие скорость роста. Влияние среды на рост рыб может быть установлено еще в период развития овоцитов в яичнике самки; разные овоциты, в зависимости от их расположения в яичнике, получают разное снабжение, растут с различной скоростью и накапливают различное количество питательных веществ (Мейен, 1940). Возможно, что еще большее значение имеет неодинаковый возраст овоцитов в момент овуляции (Слуцкий, 1971а).

После овуляции и оплодотворения среда оказывает дополнительное дифференцирующее действие на зародыши рыб, находящиеся в икринках. В период инкубации икры неизбежны весьма существенные различия в снабжении икринок кислородом, в температурном и световом режиме и т. д. Накладываясь на различия, имевшие место до овуляции, эта неоднородность условий приводит к ускорению развития одних и замедлению развития других эмбрионов и в результате к возрастающей асинхронности эмбриогенеза. Выклев личинок в одной и той же порции икры, как правило, растягивается на многие часы. Наследуемость времени вылупления, по данным для радужной форели, невысока (McIntyre, Blanc, 1973).

У сазана коэффициент вариации личинок по длине тела сразу после их выхода из оболочек обычно не превышает 5—6 % (Слуцкий, 1971б). У пеляди (*Coregonus peled*) эта вариация еще меньше (Андрияшева и др. 1978). Изменчивость подрастающих мальков

быстро увеличивается. Крупные и особенно раньше выключившиеся личинки раньше переходят к самостоятельному питанию и обгоняют по скорости роста своих сверстников. Увеличению изменчивости способствует пищевая конкуренция (Nakamura, Kasahara, 1955, 1957; Moav, Wohlfarth, 1963; Кряжева, 1966; Wohlfarth, 1977). Коэффициенты вариации веса достигают (особенно при перенаселении) высоких значений.

Позднее влияние факторов среды (при достаточном количестве пищи) начинается сглаживаться, происходит вторичное снижение показателей фенотипической изменчивости длины и веса рыб. У карпа такое снижение продолжается долго (Wlodek, 1963).

	С. V. (%)		
	1-я семья	2-я семья	3-я семья
0 + (мальки)	49.2	36.1	55.0
0 + (сеголетки)	22.7	26.8	34.3
1 + (двухлетки)	13.7	20.3	19.9
2 + (трехлетки)	16.0	13.8	11.2
3 + (четырёхлетки)	11.6	12.4	10.9
4 + (пятилетки)	10.6	—	12.4
5 + (шестилетки)	8.8	—	11.3

Сходные показатели были получены и в наших опытах.

Рассмотрим теперь, какие общие закономерности были установлены при исследовании изменчивости веса и длины тела у рыб.

Распределение рыб внутри однородной по происхождению популяции или генетической группы оказывается либо близким к нормальному, либо характеризуется большей или меньшей отрицательной асимметрией. Содержание карпов в сильно уплотненных садках или прудах, когда корма на всех рыб не хватает, приводит иногда к резко асимметричному распределению. Если из такой популяции убрать самых крупных рыб («чемпионов» или «выскачек»), то при сохранении и в дальнейшем ожесточенной пищевой конкуренции место «чемпионов» скоро занимают другие экземпляры (Nakamura, Kasahara, 1957). К растягиванию вариации в правую сторону приводят преимущества в питании, получаемые самыми крупными особями, фактически отнимающими корм у своих собратьев. Увеличению изменчивости способствует положительная корреляция между исходными размерами и скоростью роста. У рыб со стайным поведением и своего рода «школами», в которых мальки подражают друг другу и не склонны к агрессии во время питания (*Carassius auratus*, *Zebrias zebra* и др.), коэффициенты вариации веса и длины тела возрастают не так сильно, распределение остается близким к нормальному (Yamagishi, 1965, 1969). У одомашненных видов рыб в результате селекции накапливаются доминантные гены, способствующие ускоренному росту (Reisenbichler, McIntyre, 1977; опыты с форелью).

В большинстве опытов с использованием разных методик получены показатели наследуемости веса и длины тела рыб, не превышающие 0.3, редко 0.4—0.5 (табл. 17). Исключение представляют

Таблица 17

## Наследуемость веса и длины тела у рыб

Вид	Возрастная группа	Наследуемость ( $h_A^2$ )		Литературный источник
		метод расчета	средние значения	
В е с				
Карп <i>Cyprinus carpio</i>	Личинки: 4 сут	Дисперсионный анализ	0.20	[27]
	27 сут Сеголетки	То же	0.11	[27]
		Дисперсионный анализ, иерархический комплекс	0.20—0.39	[26]
	Сеголетки: пруды	Дисперсионный анализ	0.48 *	[25]
	бассейны Годовики, двухлетки	То же	0.12	[25]
		» »	0.25, 0.35	[34]
	Производители	Реализованная наследуемость (+ селекция)	0	[22]
»	То же (- селекция)	0.2—0.3	[22]	
Радужная форель <i>Salmo gairdneri</i>	Сеголетки	Дисперсионный анализ и корреляция	0.01—0.29	[2]
	»	Корреляция (сисбсы)	0.04—0.18	[6]
	»	Межгрупповая вариация	0.07—0.22	[3]
	»	Реализованная наследуемость	0.06	[19]
	»	Корреляция (сисбсы)	0—0.50	[24]
	»	Дисперсионный анализ	0.28—0.33	[20]
	»	Регрессия и корреляция (семейная наследуемость)	0.26—0.29	[18]
	»	Дисперсионный анализ	0.10—0.38	[21]
	»	То же, иерархический комплекс	0.19—0.32	[12]
Двухлетки Производители	Корреляция	0.21	[9]	
	»	по ♀♀ — 0.50, по ♂♂ — 0.31	[11]	
Атлантический лосось <i>Salmo salar</i>	Икринки (вес)	Метод Волохонской и Викторевского	0.69—0.84 **	[16]
	Сеголетки	Дисперсионный анализ и корреляция (сисбсы)	0.60—0.70 *	[22]
	»	Дисперсионный анализ	0.08—0.15	[29]
	»	То же	0.31—0.63 *	[30]
	»	То же, иерархический комплекс	0.38—0.44	[12]

Таблица 17 (продолжение)

Вид	Возрастная группа	Наследуемость ( $h^2$ )		Литературный источник
		метод расчета	средние значения	
Кижуч <i>Oncorhynchus kisutch</i>	Четырехлетки	Дисперсионный анализ	0.31	[13]
	Производители	Семейные варианты	0.22	[32]
	Сеголетки, 84 и 140 сут	Дисперсионный анализ, иерархический комплекс	0.25—0.47	[15]
Кета <i>Oncorhynchus keta</i>	Икринки (вес, диаметр)	Метод Волохонской и Викторовского	0.50 **	[17]
Паляя <i>Salvelinus fontinalis</i>	Молодь: 144 дня	Дисперсионный анализ	по ♂♂ — 0.08, по ♀♀ — 0.34	[31]
	243 дня	То же	по ♂♂ — 0.60, по ♀♀ — 0.37	
Канальный сомик <i>Ictalurus punctatus</i>	Сеголетки	Дисперсионный анализ	0.61—0.75 *	[28]
	Молодь (48 недель)	То же	по ♂♂ — 0.27, по ♀♀ — 0.52	[8]
	Производители	Реализованная наследуемость	0.34	[7]
Гуппи <i>Poecilia reticulata</i>	>	То же	0.10	[33]
Гамбузия <i>Gambusia affinis</i>	>	Внутриклассовая корреляция сибсов	по ♂♂ — 0.25, по ♀♀ — 0.77	[4]
Обыкновенная тляпия <i>Oreochromis mossambica</i>	>	Реализованная наследуемость	по ♀♀ — 0.12, по ♂♂ — 0.29—0.32	[5]
Нильская тляпия <i>Oreochromis nilotica</i>	Молодь, 45 сут	Дисперсионный анализ, иерархический комплекс	0.04—0.35	[35]
Д л и н а т е л а				
Карп <i>Cyprinus carpio</i>	Икринки (диаметр)	Дисперсионный анализ	0.24	[27]
	Сеголетки	То же, иерархический комплекс	0.20—0.29	[26]
Радужная форель <i>Salmo gairdneri</i>	Икринки (диаметр)	Дисперсионный анализ	0.29—0.32	[10, 11]
	Сеголетки	То же и корреляция (сисбы)	0.03—0.37	[2]
	>	Корреляция (сисбы)	0.08—0.32	[6]
	>	То же	0—0.50	[24]
	Двухлетки	Дисперсионный анализ	0—0.30	[14]



Таблица 17 (продолжение)

Вид	Возрастная группа	Наследуемость ( $h_A^2$ )		Литературный источник
		метод расчета	средние значения	
Атлантический лосось <i>Salmo salar</i>	Сеголетки	То же	0.12—0.17	[29]
	»	Корреляция (сбсы)	0—0.35	[14]
	»	Дисперсионный анализ	0.03—0.73 *	[30]
	Четырехлетки	То же	0.28	[13]
Кижуч <i>Oncorhynchus kisutch</i>	Сеголетки, 84 и 140 сут	То же, иерархический комплекс	0.22—0.56	[15]
Пелядь <i>Coregonus peled</i>	Икринки (диаметр)	Метод Волохонской и Викторовского	0.41—0.65 **	[1]
	Личинки, 1 сут	Дисперсионный анализ	0.27—0.58	[1]
Канальный сомик <i>Ictalurus punctatus</i>	Сеголетки	То же	0.12—0.67 *	[28]
	»	» »	0.3	[8]
Нильская тилapia <i>Oreochromis nilotica</i>	Молодь 45 сут	То же, иерархический комплекс	0.10—0.54	[35]
Гамбузия <i>Gambusia affinis</i>	Производители	Внутриклассовая корреляция	по ♂♂ — 0.25 по ♀♀ — 0.72	[4]
	»	Регрессия	0.79	[36]

Примечание. \* — цифры вызывают сомнения; \*\* — показатели наследуемости завышены. Литературные источники: [1] — Андрияшева и др., 1978; [2] — Aulstad et al., 1972; [3] — Ayles, 1975; [4] — Busack, Gall, 1983; [5] — Чан Май-Тхен, 1971; [6] — Chevassus, 1976; [7] — Dunham, Smitherman, 1983; [8] — El-Ibiary, Joyce, 1978; [9] — Gall, 1975; [10] — Gall, 1978; [11] — Gall, Gross, 1978; [12] — Gjerde, Gjedrem, 1983; [13] — Gunnes, Gjedrem, 1978; [14] — Holm, Naevdal, 1978; [15] — Iwamoto et al., 1982; [16] — Казаков, Мельникова, 1981; [17] — Картацев, Карпенко, 1983; [18] — Kincaid, 1972; [19] — Kincaid et al., 1977; [20] — Klupp et al., 1978; [21] — Linder et al., 1983; [22] — Lindroth, 1972; [23] — Moav, Wohlfarth, 1976; [24] — Möller et al., 1979; [25] — Nagy et al., 1980; [26] — Ненашев, 1966; [27] — Поляруш, Овечко, 1979; [28] — Reagan et al., 1976; [29] — Reistie, Steine, 1978; [30] — Riddell et al., 1981; [31] — Robinson, Luempert, 1984; [32] — Ryman, 1972a; [33] — Ryman, 1973; [34] — Смишек, 1978; [35] — Tave, Smitherman, 1980; [36] — Stearns, 1984.

некоторые данные по лососю (Lindroth, 1972; Riddell et al., 1981) и канальному сомику (Reagan et al., 1976) — коэффициенты наследуемости оказались очень высокими (до 0.75). В последнем случае можно предположить несовершенство методики, обусловившее очень большую дисперсию «общей среды» и дисперсию «между садками» (El-Ibiary et al., 1976). В опытах Линдрота (Lindroth, 1972), вероятно, также были методические погрешности, увеличившие дисперсию «общей среды». Особенно опасным в этом отношении является метод расчета по корреляции между сбсыми. При малом значении наследуемости индивидуальных различий наследуемость групповых средних ( $h_A^2$ ) оказалась у карпа достаточно большой (Moav et al., 1964, и др.).

При выращивании одних и тех же потомств раздельно и совместно (в опытах по определению реализованной наследуемости) коэффициенты наследуемости выше в случае совместного выращивания (Чан Май-Тхиен, 1971). Генетические различия увеличиваются, вероятнее всего, вследствие усиления взаимодействия генотипа и среды под влиянием пищевой конкуренции и одновременно снятия обычно очень большой вариации прудов (Moav et al., 1975b; Wohlfarth et al., 1975a; Moav, 1979).

Отдельные семьи радужной форели отличаются друг от друга по эффективности использования различных кормов (Austreng et al., 1977; Edwards et al., 1977; Austreng, Refstie, 1979; Reinitz et al., 1979). Имеются генетические различия и по способности усваивать корма, богатые углеводами (Refstie, Austreng, 1981), но эффективность отбора форелей по этому признаку остается весьма сомнительной.

Относительно малая величина наследуемости веса и размеров рыб не должна нас удивлять. Скорость роста рыб тесно связана с плодовитостью, временем созревания гонад и жизнеспособностью — главными компонентами племенной ценности (fitness) особи (Purdom, 1979). Признаки, определяющие племенную ценность, т. е. способность оставить достаточно многочисленное и жизнестойкое потомство, у всех животных отличаются невысокой наследуемостью (Falconer, 1960). По всем таким признакам идет интенсивный отбор, создаются сложные системы взаимосвязанных аллельных и неаллельных генов, повышается удельный вес неаддитивной генетической изменчивости и в результате снижается наследуемость в узком смысле слова.

Как и у многих других животных, у рыб (каarp, тилапия) наследуемость минус-вариантов выше, чем наследуемость плюс-вариантов (Moav, Wohlfarth, 1967; 1968, 1976; Чан Май-Тхиен, 1971; Moav, 1979). Самая правая часть вариационного ряда по весу и длине тела формируется в значительной степени за счет случайных победителей в пищевой конкуренции, мало отличающихся генетически от остальных членов сообщества. В группу крупных рыб входят и гетерозиготные особи со сверхдоминантным проявлением генов, влияющих на рост; отбор таких особей должен быть мало-результативным.

Количество генов, влияющих на скорость роста рыб, не было установлено ни в одном случае. По-видимому, оно довольно велико. Среди генов с малым эффектом встречаются хорошо менделирующие мутации, резко замедляющие рост (наследственная карликовость). Появление карликовых самцов у лососевых рыб — более сложное явление, в этом случае карликовость полигенна. Количество карликов генетически детерминировано (Glebe et al., 1978, 1980; Saunders, Bailey, 1980), но наследуемость этого признака не определена.

Сильное ускорение роста часто связано с дефектами в развитии половых желез, обуславливающими замедление или прекращение полового созревания. В большинстве случаев эти дефекты

наследуются, накопление таких мутаций стерильности может быть большой неприятностью для селекционера.

К числу признаков, непосредственно определяющих племенную ценность рыб, относятся время созревания производителей и плодовитость. У карпа ускоренное созревание определяется многими, преимущественно доминантными генами (Hulata et al., 1974). Дисперсионный анализ времени созревания западносибирской пеляди *Coregonus peled*, взятой из озера Ендырь и акклиматизированной в Ленинградской области, показал наличие большой и устойчивой по годам изменчивости в сроках созревания (Андрияшева, 1978а). Большая наследственная изменчивость была обнаружена и по плодовитости самок пеляди (Андрияшева, 1978б). Были вычислены коэффициенты повторяемости по формуле (Роккицкий, 1974):

$$r = \frac{\sigma_B^2}{\sigma_B^2 + \sigma_E^2} \quad (28)$$

где  $\sigma_B^2$  — варианса времени созревания (или плодовитости) разных самок, а  $\sigma_E^2$  — варианса времени созревания (плодовитости) одних и тех же самок в разные годы. Позднее были определены и коэффициенты наследуемости этих двух признаков (Андрияшева, 1980, 1981; Андрияшева и др., 1983б).

	Повторяемость	Реализованная наследуемость	Дисперсионный анализ ( $h^2$ )
Время созревания	0.85	0.96	—
Рабочая плодовитость	0.6—0.8	0.52—0.57	0.24—0.28

Высокий уровень наследуемости плодовитости и особенно времени созревания самок, возможно, объясняется наличием в ропшинском стаде пеляди двух экологически различающихся популяций с разным временем нереста. У радужной форели наследуемость плодовитости была небольшой, от 0.20 до 0.23 (Gall, Gross, 1978), наследуемость времени созревания — довольно высокой: 0.4—0.7 (Holm, Naevdal, 1978; Møller et al., 1979). О большой зависимости времени созревания у самок форели от генотипа пишут многие другие исследователи (Davis, 1931; Schäperclaus, 1961; Gardner, 1976; Naevdal et al., 1979a, 1979b).

Значительная изменчивость объема эякулята характерна для самцов из прудовых популяций радужной форели и атлантического лосося, доля наследственного компонента оказалась в этом случае довольно большой (Gjerde, 1984b).

Несколько слов надо сказать о наследуемости веса и диаметра овулировавших икринок. Высокие показатели были получены для пеляди, кеты и атлантического лосося (Андрияшева, Черняева, 1978; см. также табл. 17); ранее еще большие цифры были приведены для кеты и горбуши (до 0.97). Нет сомнения, что все эти цифры сильно завышены, авторы, использующие формулу Воло-



## Наследуемость жизнеспособности и устойчивости рыб

Вид	Признак	Возрастная группа	Наследуемость ( $h_A^2$ )		Литературный источник
			метод расчета	средние значения	
Карп * <i>Cyprinus carpio</i>	Устойчивость к дефициту кислорода	Сеголетки, 4 мес	Дисперсионный анализ	0.51	[9]
Атлантический лосось <i>Salmo salar</i>	Жизнеспособность То же » »	Икра и личинки	То же	0.01—0.15	[7]
		Мальки »	» » Межсемежные варианты	0.11—0.34 0.10—0.20	[7] [11]
	»	»	Дисперсионный анализ	0.07—0.15	[5]
Ручьевая форель и кумжа <i>Salmo trutta</i>	Жизнеспособность	Икра и личинки	То же	0.01—0.05	[7]
	Устойчивость к кислым водам	Эмбрионы до вылупления	» »	0.09—0.33	[3, 4]
Радужная форель <i>Salmo gairdneri</i>	Жизнеспособность	Икра и личинки	» »	0.06—0.14	[7]
	Устойчивость к нагреву	Сеголетки	Реализованная наследуемость	0.48	[13]
Нерка <i>Oncorhynchus nerka</i>	Устойчивость к инфекционному некрозу	»	То же	0.01	[13]
	Устойчивость к водянке плавательного пузыря	Мальки	Дисперсионный анализ	0.27—0.38	[8]
Чавыча <i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	Устойчивость к водянке плавательного пузыря	»	То же	0.04	[2]
Гибриды ручьевого и озерного голецов, <i>Salvelinus fontinalis</i> × <i>S. namaycush</i>	Жизнеспособность	»	» »	0.06—0.41	[1]
	Устойчивость к повышенной температуре	»	» »	0.38	[6]
	Устойчивость к «blue sack disease»	»	» »	0.74	[12]
Вьюн <i>Misgurnus fossilis</i>	Устойчивость к повышенной температуре	Молодь	» »	0.61	[10]
	То же	Молодь после акклиматизации к повышенной температуре	» »	0.11	[10]

Примечание. \* — в дисперсионный комплекс включены производители трех различных отводок карпа, это привело к увеличению коэффициента наследуемости. Литературные источники: [1] — Ayles, 1974; [2] — Cramer, McIntyre, 1975; [3] — Edwards, Gjedrem, 1979; [4] — Gjedrem, 1976; [5] — Gjedrem, Aulstad, 1974; [6] — Ihssen, 1973; [7] — Kanis et al., 1976; [8] — McIntyre, Amend, 1978; [9] — Nagy et al., 1980; [10] — Пашкова и др., 1983; [11] — Ryman, 1972a; [12] — Ihssen, 1978; [13] — Ihssen, 1985.



хонской и Викторовского, не учитывают, что в вариансу «между самками» может входить весьма значительная варианса среды, определить ее величину нелегко. Эти же соображения заставляют считать безусловно преувеличенной и наследуемость размеров головки спермия у карпа, которая, по данным Ю. Г. Изюмова (1979), равна 0.88. Паратипический компонент изменчивости спермиев («между самцами») может быть даже больше, чем такая же изменчивость размеров икринок («между самками»).

Хотя аддитивная генетическая варианса веса и размеров у рыб в общем (за немногими исключениями) невелика, селекция может оказаться эффективной при хорошо продуманной методике отбора и скрещиваний. Об этом говорят, в частности, успешные опыты ускорения роста украинских и ропшинских карпов за 5—6 поколений селекции (Кузема, 1953; Кирпичников, 1972а) и радужной форели за три поколения (Kincaid et al., 1977).

#### ИЗМЕНЧИВОСТЬ И НАСЛЕДУЕМОСТЬ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ, УСТОЙЧИВОСТИ К ЗАБОЛЕВАНИЯМ И УСТОЙЧИВОСТИ К ВОЗДЕЙСТВИЮ ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

Жизнеспособность — важнейший компонент племенной ценности особи, и неудивительно, что наследуемость этого признака очень мала (табл. 18). Несколько более высокие цифры дали лишь опыты, поставленные на гибридах озерного и речного голецов (*Salvelinus fontinalis* × *S. namaycush*). Это связано с гибридным происхождением подопытного материала: исходные виды, несомненно, имеют разные наборы генов, влияющих на жизнестойкость и расщепляющихся в гибридных поколениях.

Невысокая наследуемость характерна и для устойчивости рыб к заболеваниям. Возникновение болезни зависит от общего состояния организма, т. е. от тех условий, в которых он находился до контакта с возбудителем. Наследуемость устойчивости к болезням может быть повышена при выращивании рыб в возможно более однородных условиях существования, а также путем гибридизации.

О наличии несомненного, хотя и небольшого генетического компонента устойчивости рыб к заболеваниям говорят многочисленные данные о дифференциации линий, отводок и пород разводимых рыб по степени их устойчивости к той или иной болезни (Wolf, 1954; Snieszko et al., 1959; Dollar, Katz, 1964; Ehlinger, 1964; Kirpitschnikow, Faktorovitsch, 1969; Кирпичников, Факторович, 1972; Gjedrem, Aulstad, 1974; Plumb et al., 1975; Amend, 1976; Ord, 1976; Saunders, Bailey, 1980; Kincaid, 1981). В отдельных случаях устойчивость к болезни может определяться одним или немногими генами (Hines et al., 1974), но по большей части она полигенна.

Устойчивость рыб к воздействию факторов внешней среды наследуется, но степень наследования может быть очень различной

(табл. 18). Между отводками рыб найдены большие различия в устойчивости к кислой водной среде (Robinson et al., 1976; Swarts et al., 1978) и в особенности к инсектицидам и фенолам (Ferguson et al., 1966; Ludke et al., 1968; Macek, Sanders, 1970; Angus, 1983). Вместе с тем наследуемость устойчивости к кислым водам оказалась невысокой. Обнаружены генетические различия в устойчивости карпов *Cyprinus carpio* и сомов *Ictalurus melas* к перенасыщению воды растворенными газами (Gray et al., 1982), а также в устойчивости половых продуктов полосатых окуней *Morone saxatilis* к повреждениям, связанным с передвижением рыб через плотины (Whipple et al., 1981). Большая величина наследуемости устойчивости карпов к дефициту кислорода (табл. 18) объясняется включением в дисперсионный комплекс рыб трех различных породных групп.

Большие различия наблюдаются по устойчивости рыб к повышенной температуре. Показатель наследуемости этого признака у гибридных гольцов довольно высок, отбор, проведенный в нескольких поколениях гибридов, дал положительные результаты (Goddard, Tait, 1976). Радужная форель из различных климатических зон Австралии отличается по устойчивости к нагреву (Morrissy, 1973). Интересные данные получены по вьюну *Misgurnus fossilis*; после его акклимации к повышенным температурам наследуемость устойчивости к нагреву резко снижается (Пашкова и др., 1983). При изменении температуры среды обитания паратипическая изменчивость как бы «маскирует» генотипические различия. Сходные результаты получены были и на других животных (лягушки, саламандра, дафнии, морские ослики и др.). Коэффициент наследуемости теплоустойчивости легко может меняться в соответствии с изменением условий существования, стадиями развития организма, интенсивностью гормональной деятельности и других факторов.

Общая жизнеспособность рыб, в особенности на ранних стадиях развития, тесно связана с гетерозиготностью и моно- или полигенным гетерозисом. Повышенная гетерозиготность у рыб, как и у других животных (и растений), способствует увеличению жизнеспособности, тесный инбридинг быстро — более чем на 10 % за поколение — снижает жизнеспособность (Шаскольский, 1954; Aulstad et al., 1972; Kincaid, 1976, и др.). Корреляция общей жизнеспособности с гетерозиготностью является, на наш взгляд, главной причиной относительно низкой наследуемости этого признака, в большей степени зависящего от совокупного действия многих генов с неаддитивным характером проявления.

О характере наследования у рыб генов повышенной жизнеспособности и устойчивости, к сожалению, пока почти ничего не известно. Косвенные наблюдения позволяют предположить, что среди этих генов имеются и доминантные и рецессивные мутации, преобладают, по-видимому, первые.

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ И НАСЛЕДУЕМОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ РЫБ

**Экстерьерные индексы.** Наибольшая изменчивость формы тела рыб наблюдается у мирных обитателей малопроточных пресноводных водоемов — у карпа, карася и некоторых других видов. Хищники (щука, форель, судак, окунь) и виды, живущие в сильно проточной воде и передвигающиеся на большие расстояния, мало изменчивы.

Вариация экстерьерных индексов почти всегда близка к нормальной. У карпа реализованная наследуемость отношения длины тела к высоте ( $l/H$ ) оказалась равной 0.42 (Moav, Wohlfarth, 1967); близкая величина (0.43) получена и при использовании иерархического дисперсионного комплекса (Ненашев, 1966). Очевидно, большая часть генов, действующих на форму тела, аддитивна. Отбор по экстерьерным показателям эффективен, несмотря на их большую зависимость от условий существования. Часто, однако, наблюдаются нежелательные, так называемые коррелированные изменения при отборе по экстерьеру — искривление позвоночника, снижение скорости роста и др.

**Число позвонков.** обстоятельные исследования изменчивости по числу позвонков были проведены на сельдях (Heincke, 1898; Schnakenbeck, 1927, 1931, и др.), на бельдюге (Schmidt, 1917, 1920, 1921, и др.), на треске (Schmidt, 1930), на форели (Tåning, 1952) и на нескольких видах зубастых карпов (Kok Leng-Tay, Garside, 1972; Harrington, Crossman, 1976, и др.). В систематике рыб число позвонков нередко используется как признак, позволяющий выявлять локальные подвиды и расы. Достаточно упомянуть работы, проведенные с треской (Schmidt, 1930; Дементьева и др., 1932), с корюшкой и снетком (Кирпичников, 1935а) и с сазаном (Кирпичников, 1943, 1967б). Различия в числе позвонков между расами, по-видимому, адаптивны (Ege, 1942).

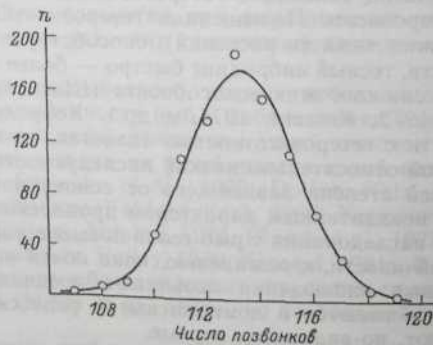


Рис. 41. Вариация по числу позвонков у бельдюги *Zoarces viviparus*. Дания, Айсфиорд, 857 особей (по: Smith, 1921).



Важнейшие результаты изучения изменчивости и наследования числа позвонков сводятся к следующему.

1. Распределение во всех изученных популяциях и стадах оказывается, как правило, близким к нормальному (рис. 41). Коэффициенты вариации обычно невелики (1—4%), но у рыб с большим числом позвонков размах вариации может быть довольно значительным.

2. Наследуемость числа позвонков очень высокая (табл. 19). Подавляющая часть генетической вариации, очевидно, является аддитивной. В лабораторных условиях вариация среды невелика; возможно, однако, что в природных популяциях доля изменчивости, обусловленной влиянием средовых факторов, больше (Dappé, 1932, 1950). Наблюдаются значительные сдвиги в числе позвонков при экспериментальном изменении температуры в период эмбрионального развития. О масштабе изменений можно судить по вариационным рядам, полученным для радужной форели (Orska, 1963).

t °C	Число позвонков							$\bar{x}$
	58	59	60	61	62	63	64	
6 → 18	2	7	13	17	10	1		60.58
6 → 12				1	11	29	9	62.92

Таблица 19

Наследуемость числа позвонков у рыб

Вид	Наследуемость ( $h_A^2$ )		Литературный источник
	метод расчета	средние значения	
Бархатная акула <i>Etmopterus spinax</i>	Регрессия «самки—потомство»	0.59	[11]
Карп <i>Cyprinus carpio</i>	Реализованная наследуемость	0.86	[2]
	Дисперсионный анализ, ♀♀	0.65	[3]
	То же, ♂♂	0.90	[3]
Радужная форель <i>Salmo gairdneri</i>	Реализованная наследуемость	0.66	[4]
Ручьевая форель <i>S. trutta m. fario</i>	Регрессия «родители—потомство»	0.84	[10]
	Регрессия «родители—потомство»	0.90	[6]
Медака <i>Oryzias latipes</i>	Межсемейные варианты	0.90	[1]
Бельдюга <i>Zoarces viviparus</i>	Регрессия «матери—потомство»	0.81	[5, 8, 9]
	Корреляция «матери—потомство»	0.80	[7]

Литературные источники: [1] — Ali, Lindsey, 1974; [2] — Kirpitschnikow, 1961; [3] — Невзашев, 1966; [4] — Orska, 1963; [5] — Schmidt, 1917; [6] — Schmidt, 1919b; [7—8] — Schmidt, 1920, 1921; [9] — Smith, 1922; [4—9] — наши расчисления по данным перечисленных выше авторов; [10] — Leary et al., 1985; [11] — Tave, 1984.

Перенос икры из одной температуры в другую был произведен на стадии гастролы. Сходные изменения наблюдались и в опытах



с айю *Plecoglossus altivelis*, проведенных при разных температурах (Komada, 1977):

10—15 °C  $\bar{x} = 63.94 \pm 0.81$ ;  
18—22 °C  $\bar{x} = 61.10 \pm 0.77$ .

Подобного рода опыты были поставлены также на *Fundulus heteroclitus* (Gabriel, 1944; Fahy, 1972), на анчоусе *Engraulis anchoita* (Ciechomski, Weiss de Vigo, 1971), треске *Gadus morhua* (Brander, 1979) и некоторых других рыбах (см.: Lindsey, Arnason, 1981). Обычно наблюдается отрицательная корреляция между температурой воды и средним числом позвонков, это соответствует и клинальной географической изменчивости многих видов по числу позвонков (Fowler, 1970; Gross, 1977, и др.). Однако у ручьевой форели минимальное число позвонков зафиксировано при инкубации икры в условиях средних температур, около 6 °C (Schmidt, 1919b; Tåning, 1952). Изменение числа позвонков у рыб при изменении температуры связано с ускорением или замедлением эмбрионального развития (Kwain, 1975) и, возможно, с изменением общего уровня обмена веществ. Малопозвонковые карпы меньше потребляют кислорода на единицу веса, чем карпы с большим числом позвонков (Цой, 1971a). У озерной форели именно при 6 °C обмен веществ протекает наиболее экономично (Marckmann, 1954).

Между числом позвонков и соленостью воды связь может быть различной. У бельдюги обнаружена прямая зависимость, соответствующая клинальной изменчивости внутри фиордов (Schmidt, 1921; Christiansen et al., 1981), то же наблюдается и у сельдей (Hempel, Blexter, 1961). У *Fundulus* опыты выявили отрицательную корреляцию (Kok Leng-Tay, Garside, 1972): в пресной воде  $\bar{x} = 33.95 \pm 0.05$ , при солености в 16 ‰  $\bar{x} = 33.62 \pm 0.09$ , при солености 26 ‰  $\bar{x} = 33.20 \pm 0.08$ . Как мы видим, число позвонков, несмотря на высокую генетическую обусловленность, легко изменяется под влиянием таких существенных для жизни рыб факторов среды, как температура и соленость.

3. Количество позвонков у рыб определяется большим числом генов. Многолетние опыты по гибридизации карпа с амурским сазаном (два разных подвида) показали, что вариация по числу позвонков во 2-м и 3-м гибридных поколениях несколько не больше, чем у исходных форм:

P, C. V. = 1.45—1.48 % ( $n = 849$  и 824);  
F<sub>2</sub>, C. V. = 1.46 % ( $n = 911$ );  
F<sub>3</sub>, C. V. = 1.41—1.52 % ( $n = 999$ ).

Судя по этим соотношениям, в определении числа позвонков у карпа участвуют десятки генов. У гуппи, судя по характеру распределения числа позвонков в потомстве облученных рыб, число взаимодействующих генов равно 7—10 (Schröder, 1969a); возможно, что эта цифра несколько занижена. Популяции многих видов рыб весьма гетерогенны по числу позвонков. Мы рассмат-

риваем это как результат сложных связей между числом позвонков и особенностями метаболизма. Вариация по количеству позвонков, вероятно, является следствием приспособительной внутривидовой вариации рыб по уровню обмена веществ. Добавим, что при сравнении родственных видов рыб отчетливо заметна тенденция к увеличению числа позвонков у крупных форм (Lindsey, 1975).

Наследование числа позвонков у рыб осложняется материнским эффектом, особенно значительным при отдаленных скрещиваниях (табл. 20). Материнское влияние на число позвонков, возможно, связано с ранним формированием переднего отдела позвоночника в эмбриогенезе, в период гастрюляции. Отцовский генотип в это время почти еще не оказывает действия на развитие эмбриона.

**Число жаберных тычинок и число глоточных зубов.** Вариация по числу жаберных тычинок у рыб значительна. Установлено, что варьирование числа жаберных тычинок близко по своему характеру к нормальному (рис. 42). Число тычинок окончательно определяется при достижении рыбами веса 30 г и более, поэтому в исследованных нами группах сеголетков изменчивость может быть немного завышена (Кирпичников, 1943, 1967а, 1967б).

Между популяциями рыб имеются устойчивые наследственные различия по этому признаку (Svärdson, 1952, 1957, 1970; Кирпичников, 1967б, и др.), но условия среды также влияют на его значение. Так, у *Fundulus heteroclitus*, воспитанных в солоноватой воде (16‰), число тычинок оказалось меньше, чем при содержании рыб в пресной и в соленой воле (Kok Leng-Tay, Garside, 1972). Это связано, по-видимому, с ускоренной дифференцировкой эмбриона при средней степени солености. Уменьшение числа жаберных тычинок наблюдалось при выращивании молоди диких рыб (нерки и сига) в бассейнах (McCart, Andersen, 1967; Todd et al., 1981).

Показатели наследуемости были определены для трех видов рыб.



Рис. 42. Вариация по числу жаберных тычинок у амурских сазанов (а), ропшинских карпов отводков В (б) и М (в) и галицийских карпов (г). Рыбхозы Яжелбицы и Ропша (1948—1960 гг.).

Т а б л и ц а 20

## Материнский эффект по числу позвонков при гибридизации рыб

Одомашненный карп × амурский сазан (по: Кирпичников, 1949)		Одомашненный карп × обыкновенный карась (по: Николукин, 1952)	
число туловищных позвонков		общее число позвонков	
группа рыб	$\bar{x} \pm m_x$	группа рыб	$\bar{x} \pm m_x$
Одомашненный карп	18.48 ± 0.04	Одомашненный карп	36.91 ± 0.06
Одомашненный карп ♀ × × сазан ♂	18.12 ± 0.06	Одомашненный карп ♀ × карась ♂	35.10 ± 0.06
Сазан ♀ × одомашненный карп ♂	17.80 ± 0.04	Карась ♀ × одомаш- ненный карп ♂	34.16 ± 0.08
Амурский сазан	17.43 ± 0.02	Карась	32.26 ± 0.21

У озерного сига *Coregonus lavaretus*  $h^2 = 0.54-0.81$  (Svärdson, 1950, 1952; данные по реализованной наследуемости, наши расчисления). У трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*  $h^2 = 0.58 \pm \pm 0.06$  (Hagen, 1973; регрессия). У радужной форели  $h^2 = 0.67$  (Leary et al., 1985; регрессия).

Наследуемость этого признака у карпа, несомненно, также довольно высока. При скрещивании одной и той же самки с двумя самцами для числа жаберных тычинок на первой дуге был получен близкий к единице коэффициент наследуемости (Кирпичников, 1958а).

Скрещивание № 1... 22 (♀), 25 (♂);  $23.21 \pm 0.16$  (потомство)

Скрещивание № 2... 22 (♀), 22 (♂);  $21.49 \pm 0.08$  (потомство)

У акклиматизированного в озере Балхаш сазана за 28 лет, с 1936 по 1964 г., число тычинок увеличилось в среднем с 23.5 до 26.9 (Бурмакин, 1956; Кирпичников, 1967б). Быстро изменяется число тычинок и при акклиматизации сегов (Lindsey, 1981). Эти изменения мы рассматриваем как прямой результат естественного отбора. Большая часть вариации по числу тычинок у рыб аддитивна.

Число генов, действующих на этот признак, вероятно, не очень велико. Наблюдается несомненное уменьшение вариации по числу тычинок у карпо-сазаных гибридов 1-го поколения и увеличение — у гибридов 2-го поколения. Сходные данные по наследованию этого признака получены и при исследовании нескольких поколений гибридных сегов (Svärdson, 1970).

Число глоточных зубов у многих рыб относительно постоянно, но есть виды с изменчивой зубной формулой. Так, среди карповых рыб найдены 4 вида с характерной формулой 2.4—4.2, у которых обнаружена большая изменчивость суммарного числа зубов (Eastman, Underhill, 1973). У обыкновенного карпа отклонения от формулы 1.1.3—3.1.1 встречаются сравнительно редко, но ген *N* как бы «расшатывает» этот признак и число зубов у линейных и голых карпов становится изменчивым, варьируя



в пределах от 6 до 8; редуцируются зубы второго и третьего рядов. Наследуемость числа глоточных зубов не изучали.

**Число лучей в плавниках.** У многих видов рыб, в том числе у большинства карповых, варьирует число лучей (главным образом ветвистых) в спинном плавнике, но нередко изменчивы и другие плавники — анальный и хвостовой, грудные и брюшные. Строение плавников тесно связано с особенностями плавания рыб, с их образом жизни, поэтому изменение в числе лучей часто наблюдается при дифференциации вида на подвиды и расы. Так, найдены различия по числу лучей в плавниках между многочисленными локальными популяциями бельдюги (Schmidt, 1917). Отличаются друг от друга по строению плавников популяции окуня *Etheostoma nigrum* (Thomson, 1930; Lagler, Bailey, 1947), подвиды сазана *Cyprinus carpio carpio* и *C. c. haematopterus* (Svetovidov, 1933; Кирпичников, 1943, 19676), многочисленные местные популяции медаки (Egami, 1954) и др.

Распределение по числу ветвистых лучей в плавниках, за немногими исключениями, близко к нормальному. У бельдюги в большинстве случаев оно носит нормальный характер, но в отдельных популяциях становится более сходным с пуассоновским (Schmidt, 1917).

Место взятия пробы	Распределение рыб по числу лучей в спинном плавнике											n
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Лимфиорд . . . . .				4	7	26	51	63	39	18	2	210
Гульмарфиорд . . . . .	24	2	1				3		1			31

В лимфиордовской популяции число лучей наследуется, по видимому, полигенно. У бельдюг Гульмарфиорда, видимо, был отобран и закрепился ген, полностью редуцирующий жесткие лучи в спинном плавнике и, вероятно, эпистатичный ко всем остальным генам полигенного комплекса.

Отдельные особи с довольно большим числом лучей (6 и 8) представляют собой, очевидно, помеси или мигрантов из соседних популяций.

Коэффициенты вариации числа лучей в плавниках чаще всего не превышают 6%. У десяти видов карповых рыб коэффициенты вариации (для спинного плавника) лежат в пределах от 1.8 до 5.7% (Miaskowski, 1957). У быстро плавающих, живущих в проточной воде рыб изменчивость обычно меньше.

Материалы по наследуемости этих признаков ограничены четырьмя видами рыб, коэффициенты наследуемости довольно высоки (табл. 21). Сравнение клонов *Rivulus marmoratus* показало, что межклональные различия по числу лучей для всех плавников, кроме хвостового, значительны, особенно они велики для брюшных плавников (Harrington, Crossman, 1976). Вариация «между клонами» близка к аддитивной вариации, хотя, вероятно, несколько превышает ее. Максимальное значение этой вариации было получено для брюшного (V) и — в некоторых опытах — для анального



## Наследуемость числа лучей в плавниках

Вид	Признак	Наследуемость, $h^2$		Литературный источник
		метод расчета	средние значения	
Карп <i>Cyprinus carpio</i>	Число мягких лучей в спинном плавнике	Регрессия «родители—потомство»	0.46	[3]
	То же	То же	0.61	[2]
	» »	Корреляция «родители—потомство»	0.57	[2]
	» »	Дисперсионный анализ	0.63	[3]
Гуппи <i>Poecilia reticulata</i>	Число мягких лучей в спинном плавнике	Реализованная наследуемость	0.59	[5]
	Число лучей в хвостовом плавнике	Регрессия «родители—потомство»: родители в возрасте 4—6 мес	0.43—0.60	[1]
		родители в возрасте 6—18 мес	0.80—1.00	[1]
Бельдюга <i>Zoarcetes viviparus</i>	Число лучей в спинном плавнике	Регрессия «матери—потомство»	0.79	[4]
	Число лучей в грудном плавнике	То же	0.54	[6]
	Число лучей в анальном плавнике	» »	0.60	[4]
Радужная форель <i>Salmo gairdneri</i>	Число лучей в спинном плавнике	Регрессия «родители—потомство»	0.90	[7]
	То же, в анальном плавнике	То же	0.93	[7]
	То же, в грудном плавнике	» »	0.52	[7]
	То же, в брюшном плавнике	» »	0.84	[7]

Литературные источники: [1] — Beardmore, Shami, 1976; [2] — наши данные; [3] — Ненашев, 1966; [4—6] — Schmidt, 1917, 1919а, 1921; [4—6] — наши расчисления  $h^2$  по данным цитируемых авторов; [7] — Leary et al., 1985.

(А), грудного (Р) и спинного (D) плавников. Есть указания на высокую наследуемость числа лучей в D и А плавниках у медаки *Oryzias latipes* (Ali, Lindsey, 1974).

О наличии большого аддитивного компонента изменчивости числа лучей говорят также данные по отбору. Даже у гуппи, при незначительной вариации числа лучей в спинном плавнике, отбор в минус-направлении в течение пяти поколений позволил сдвинуть

Таблица 22

Наследование числа мягких лучей в спинном плавнике в парных скрещиваниях сазана, зеркального карпа и ропшинских карпов 2—4-го селекционных поколений (наши данные)

Средние для родителей	Распределение в потомствах по числу лучей									Средние для потомств	
	14	15	16	17	18	19	20	21	22		
16.5	1	22	70	50	9	1					16.31
16.5			2	2	1						16.80
17.5		15	38	34	12	1					16.46
18.0			2	2	2						17.50
18.5		4	34	85	66	9	2				17.24
18.5				9	18	12	8	2			18.51
18.5				10	34	68	26	8	4		19.00
18.5				1	6	16	19	3			19.38
18.5				2	24	58	16	1			18.90
19.0			3	10	16	10	1				17.90
19.5				1	6	19	16	5			19.38
19.5					1	12	29	4	1		19.83
20.0				1	4	9	8	4			19.39
20.0					2	4	6	2			19.57
20.0			3	6	10	3	2				17.79
20.0				10	22	21	4				18.33
20.5					4	11	7	3			19.36
21.5					1	13	14	7	2		19.89

среднюю с 7 до 6.465 (Svärdson, 1945). Константная величина изменчивости этого признака в последовательных гибридных поколениях карпов (рис. 43) также свидетельствует в пользу наличия многих аддитивно действующих генов. О том же мы судим и по расщеплению в парных скрещиваниях карпа, сазана и гибридов 2—4-го поколений (табл. 22).

При скрещиваниях карпа с амурским сазаном наблюдается сдвиг средних по числу лучей в D в сторону сазана. Очевидно, у сазана имеются доминантные гены, регулирующие образование лучей в спинном плавнике. О приспособительном характере изменчивости плавников говорят наблюдения над трехиглой колюшкой *Gasterosteus aculeatus* (Heuts, 1949). Мелкая пресноводная раса этого вида неотличима по строению плавников от крупной солоноватоводной расы, но у пресноводной формы число лучей меняется под влиянием температуры только при содержании рыб в пресной воде, а у солоноватоводной — только в соленой воде. Адаптивна, по нашему предположению, сама способность к изменению структуры плавников при изменении температуры.

Число генов, влияющих на строение плавников у карпа, довольно велико. Не менее 10 генов определяют изменчивость плавников у молли *Molliesia* и гуппи *Poecilia reticulata* (Schröder, 1965, 1969a). О полигенном наследовании говорят также наблюдения над бельдюгой (Christiansen et al., 1981) и камбалой *Pleuronectes platessa* (McAndrew et al., 1982).

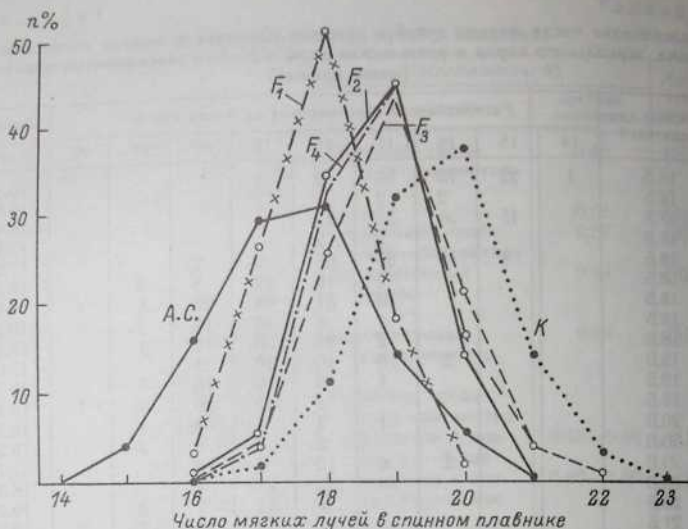


Рис. 43. Вариационные кривые по числу ветвистых лучей в спинном плавнике у амурских сазанов (А. С.), ропшинских карпов 1—4-го поколения селекции ( $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_3$  и  $F_4$ ) и галицийских карпов (К). Ропша, 1946—1964 гг.

Паратипическая вариация играет вместе с тем существенную роль в фенотипической изменчивости числа лучей. У *Fundulus heteroclitus* наименьшее число лучей образуется при содержании эмбрионов в солоноватой воде, с соленостью 16‰ (Kok Leng-Tay, Garside, 1972). Число лучей в анальном плавнике у этого вида зависит и от температуры (Fahy, 1979). У *Rivulus marmoratus* в разных гомозиготных клонах обнаружена разная зависимость от температуры числа лучей в D, A и V плавниках; отрицательная прямая корреляция сменяется в некоторых случаях U-образной или ^-образной зависимостью (Barlow, 1961; Harrington, Crossman, 1976). Следовательно, имеются гены, меняющие характер связи между температурой и развитием плавников. Минимальное число лучей у ручьевой форели образуется при средних температурах (Tåning, 1952). Снижение температуры (и соответственно удлинение инкубационного периода) у радужной форели и у карпа приводит к увеличению числа лучей (Кирпичников, 1943; Kwain, 1975).

«Плавниковые» гены входят в сложные генетические комплексы, определяющие все развитие рыб. Интенсивный отбор на изменение числа лучей в плавниках группы сопровождается нарушениями в созревании гонад (Svårdson, 1945). Стабилизирующий отбор на число лучей в хвостовом плавнике у этого вида приводит к повышению плодовитости и жизнеспособности, а также к боль-



шей гетерогенности по нескольким белковым локусам (Beardmore, Shami, 1976, 1979). У карпа отбор на изменение числа лучей в спинном плавнике имеет своим следствием изменение экстерьерных признаков и другие трудно предсказуемые результаты (наши наблюдения).

**Число поперечных рядов чешуй (I.I.).** Этот признак у некоторых рыб очень вариабелен. У сегов *Coregonus* spp. вариация в числе чешуй носит преимущественно паратипический характер (Svärdson, 1950, 1952, 1958). У карпа наследуемость оказалась равной 0.32—0.42 (Ненашев, 1966). Эти цифры, полученные при обработке иерархического дисперсионного комплекса, вероятно, завышены: опыты по отбору карпов, поставленные Г. А. Ненашевым и мною (не опубликовано), оказались малоэффективными. Мы предполагаем, что на этом признаке, поздно закладываемом в ходе развития, сильно сказывается влияние общей среды. Вариация по числу чешуй нередко асимметрична (растянуто левое плечо вариационной кривой). Причины асимметрии не ясны.

**Редукция чешуйного покрова.** У анатолийских зубастых карпов из рода *Aphanius* установлено наличие географической изменчивости по общему количеству чешуй на теле. На границе ареала появляются почти голые формы. Наследование явно полигенное; предполагается, что полиморфизм носит «преходящий» (транзиторный) характер (Aksiray, 1952; Kosswig, 1965; Franz, Villwock, 1972). Полигенно наследуются размеры чешуй у родственного вида *Kosswigichthys asquamatus* (Villwock, 1963).

**Число боковых костных пластинок.** У трехиглой колюшки у так называемой слабой морфы (*leirus*), населяющей некоторые озера США и Канады, вариация по числу пластинок на теле оказалась неожиданно большой. Наследуемость была определена по методу регрессии (Hagen, Gilbertson, 1973b). В разных сериях опытов коэффициенты наследуемости колебались в пределах от 0.50 до 0.84. Развитие пластинок находится, следовательно, под контролем аддитивных генетических факторов. Коэффициент изменчивости числа пластинок достигает 18—20 % (Kynard, Curry, 1976). У европейской колюшки межпопуляционная изменчивость по числу пластинок носит явно селективный характер (Gross, 1977).

**Число межмышечных костей.** По сведениям ряда исследователей, этот признак у некоторых рыб очень изменчив (Lieder, 1961). Так, у карпа коэффициенты вариации равны 10—17 % (Sengbusch, 1967; Kossmann, 1972; Слуцкий, 1976). Однако по другим данным изменчивость числа межмышечных костей выражена у карпов значительно слабее (Moav et al., 1975a). Нужны дополнительные исследования, но частично наследственный характер вариации по этому признаку не вызывает сомнений.

**Число пилорических придатков.** Наследуемость этого признака, рассчитанная при помощи регрессии «родители—дети», равна 0.53 для ручьевой и 0.40 для радужной форели (Blanc et al., 1979; Chevassus et al., 1979). Предполагается наличие не-большого числа генов (Bergot et al., 1976).



Таблица 23

Наследуемость физиологических и биохимических признаков у рыб (кроме устойчивости и жизнеспособности)

Вид	Признак	Наследуемость ( $h_A^2$ )		Литературный источник
		методы расчета	средние значения	
Атлантический лосось <i>Salmo salar</i>	Смолтификация и скат в возрасте года	Дисперсионный анализ	0—0.27	[13]
	То же	То же	0.1—0.4	[7]
	Количество ♂♂, созревающих в один год	» »	0.05—0.10	[7]
	Возраст полового созревания в морской период	Регрессия самки—потомство	0.48	[5]
	Сопrotивление течению	Дисперсионный анализ	0.24	[8]
Радужная форель <i>Salmo gairdneri</i>	Количество ♂♂, созревающих в один год	То же	0	[7]
	То же, в два года	» »	0.4—0.7	[7]
	Потребление корма	Анализ семейных средних	0.41	[11]
	Усвоение корма	То же	0.03	[11]
Ручьевая форель <i>Salmo trutta fario</i>	Сопrotивление течению	Дисперсионный анализ	0.26	[1]
Кижуч <i>Oncorhynchus kisutch</i>	Возврат в пресные воды	Реализованная наследуемость	0.15—0.60 *	[12]
	Содержание каротиноидов	То же	0.5	[6]
	Содержание липидов	» »	0.18—0.25	[6]
Чавыча <i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	Содержание каротиноидов	Дисперсионный анализ	0.61—0.95	[15]
Гибриды, <i>Salvelinus fontinalis</i> × <i>S. namaycush</i>	Удержание газов в плавательном пузыре	Реализованная наследуемость	0.20	[2, 9]
Карп <i>Cyprinus carpio</i>	Содержание углеводов и липидов	Дисперсионный анализ	0.14—0.17	[14]
Гамбузия <i>Gambusia affinis</i>	Возраст созревания ♂♂	Внутриклассовая корреляция sib-сов	0.41	[3]
Макропод <i>Macropodus opercularis</i>	Защитная реакция	Реализованная наследуемость	0.31—0.33	[10]
Канальный сомик <i>Ictalurus punctatus</i>	Содержание липидов	Дисперсионный анализ	0.08	[4]

Примечание. \* — данные требуют уточнения. Литературные источники: [1] — Blanc, Toulorge, 1981; [2] — Butler, 1968; [3] — Busack, Gall, 1983; [4] — El-Ibiary, Joyse, 1978; [5] — Gjerde, 1984a; [6] — Herschberger, Iwamoto, 1985; [7] — Holm, Naevdal, 1978; [8] — Hurlley, Schom, 1984; [9] — Ihssen, Tait, 1974; [10] — Kabal, Czányi, 1979; [11] — Kinghorn, 1983; [12] — McIntyre, 1980; [13] — Reistie et al., 1977; [14] — Smisek, 1978; [15] — Withler, 1986.

**Редукция глаз.** Слепота и бледная окраска пещерных рыб могут быть связаны с отбором одной или немногих крупных мутаций. В то же время у пещерных обитателей накапливается много генов со слабым проявлением, действующих разрушающе на пигментацию тела, на строение глаз и на структуру зрительных долей среднего мозга (Pfeiffer, 1967). Полигенная природа редукции глаз установлена при изучении гибридов между *Asiyanax* и *Anoptichthys* (сем. Characidae) (Wilkins, 1970, 1971, 1984) и при генетическом анализе пещерных представителей вида *Poecilia mollienesia sphenops* (сем. Poeciliidae) (Peters, Peters, 1968, 1973).

Многие другие морфологические признаки рыб оказываются изменчивыми. Так, имеются сведения о полигенном наследовании искривления позвоночника и вариации по числу лучей в гоноподии у зубастых карпов (Sengün, 1950; Gordon, Rosen, 1951; Schröder, 1969d). Наследуемость числа спинных игл у колюшки *Apeltes quadracus* составляет 0.61 (Hagen, Blouw, 1984). Редукция костей тазового пояса у ручьевой колюшки *Culaea inconstans*, судя по данным генетического анализа, наследуется полигенно (Nelson, 1977). Различие в числе вкусовых бугорков между наземной и пещерной формами *Asiyanax* определяется двумя-тремя парами генов (Schemmel, 1974). Изменчивость по числу черных пятен на теле ручьевой форели полигенна, коэффициент наследуемости равен 0.40 (Blanc et al., 1982). Наследуемость числа мандибулярных пор у радужной форели невысока,  $h^2 = 0.18$  (Leary et al., 1985). Аберрации позвоночника (слияние тел позвонков) у лосося наследуются,  $h^2$  от 0.36 до 0.64 (McKay, Gjerde, 1986).

#### ИЗМЕНЧИВОСТЬ И НАСЛЕДУЕМОСТЬ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ И БИОХИМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Мы уже видели, что доля наследственности в изменчивости признаков, связанных с жизнеспособностью и устойчивостью к неблагоприятным условиям обитания и к болезням, невелика (см. табл. 18). Наследуемость остальных физиологических показателей также по большей части мала, нередко недостоверна (табл. 23). К сожалению, мы располагаем лишь единичными и не очень точными данными о степени наследования такого важного признака для проходных рыб, как коэффициент возврата в пресные воды (McIntyre, 1980).

Наследуемость таких показателей, как количество молоди у лососей, скатывающейся в море в возрасте одного года, и количество созревающих в один год самцов, не превышает значений 0.3—

0.4. Наличие в этом случае генетической компоненты несомненно, между стадами различных рек найдены весьма существенные различия по проценту смолтификации. Как мы уже отмечали, вариация числа рано созревающих карликовых (пресноводных) самцов лосося частично связана с наследственной изменчивостью (Saunders, Sreedharan, 1977). Вероятно, и у тихоокеанских лососей карликовость также зависит и от наследственности и от среды (см.: Крогиус, 1978). Можно предположить, что бóльшая часть наследственной изменчивости по этому признаку является неаддитивной, — по нашим данным, карликовость связана с повышенной гетерозиготностью (Кирпичников, Муске, 1981).

Способность самок жилых форм атлантического лосося созревать в пресных водах передается по наследству и определяется полигенами (Sutterlin, MacLean, 1984).

Полигенно наследуется сложный признак «предпочитаемая температура» (Goddart, Tait, 1976). Опыты были поставлены на гибридах 3—5-го поколений между ручьевым и озерным гольцами (*Salvelinus fontinalis* × *S. namaycush*).

Доказано полигенное наследование «инстинкта дома» — способности проходных лососей и некоторых других рыб возвращаться для нереста в те ручьи, реки и озера, где нерестовали их родители. Эта способность различна при сравнении разных локальных групп тихоокеанских и атлантических лососей, а также инбридированных семейств лосося-«кубийцы» *Salmo clarki* (Branpou, 1967; Carlin, 1969; Raleigh, Chapman, 1971; Bowler, 1975; Vams, 1976). Значительная часть вариации по признаку «инстинкт дома» определяется аддитивно действующими генами (Branpou, 1967; Ryman, 1970; Ricker, 1972).

Время нереста у радужной форели было существенно изменено в результате нескольких поколений селекции (Lewis, 1944; Millenbach, 1973). Полигенная природа и высокая наследуемость вариации по времени нереста была установлена для многих других видов рыб, в частности, как мы уже отмечали, для пеляди *Coregonus peled* (Андряшева и др., 1978), а также для белого амура *Stenopharyngodon idella* и для белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (Конрадт, 1973).

Способность рыб избегать сетей и удочек зависит от большого числа генов (Beukema, 1969; Moav, Wohlfarth, 1973a; Suzuki et al., 1978). Различие по этому признаку между китайским и европейским карпами возникло в результате различных направлений естественного и искусственного отбора на Востоке и на Западе. Отбор на способность избегать сетей был очень интенсивным в Китае и практически исключенным в Европе (Wohlfarth et al., 1975a, 1975b). Отбор (на Востоке) привел к накоплению преимущественно доминантных и полудоминантных генов.

Способность личинок гибридных гольцов (*Salvelinus fontinalis* × *S. namaycush*) удерживать газы в плавательном пузыре полигенна, наследуемость невысока (табл. 23).

Каннибализм у *Poeciliopsis monacha* (Poeciliidae) наследуется



полигенно. Это было показано путем сравнения каннибализма диплоидных и триплоидных гибридов между *P. monacha* и «мирной» *P. lucida* (Thibault, 1974).

Агрессивность рыб снижается при накоплении мутаций в результате рентгеновского облучения. Опыты были проведены с *Cichlasoma nigrofasciata* (Cichlidae). Можно предполагать полигенную природу агрессивности (Holzberg, Schröder, 1972).

Сексуальное поведение у живородящих зубастых карпов определяется многими генами (Clark et al., 1954; Varash, 1975). У гуппи *Poecilia reticulata* поведение самцов наследуется в основном при помощи Y-хромосомы (патроклинно), но в аутосомах имеются гены-модификаторы (Fagg, 1983).

У макроподов активная защитная реакция является полигенным признаком с большим неаддитивным компонентом изменчивости; наследуемость этого признака («tonic immobility» — по: Vadasz et al., 1978) невелика (табл. 23).

Примеров наследования у рыб количественных биохимических признаков очень немного. Показатели наследуемости содержания углеводов и липидов у карпа и количества липидов у канального сомика невелики (табл. 23). Генетический компонент вариации по этому признаку у радужной форели несколько больше (Ayles et al., 1979). Биохимические особенности рыб в очень сильной степени меняются под влиянием условий существования.

Таким образом, физиологические и биохимические признаки рыб зависят от большого числа генов и, очевидно, от многих факторов окружающей среды. Генетическая вариация по этим признакам включает небольшой аддитивный компонент, но неаддитивные источники генетической изменчивости играют несомненно существенную роль в фенотипической изменчивости многих из них.

Накопление сведений о наследуемости физиологических и биохимических особенностей рыб является одной из важнейших и неотложных задач современной рыбохозяйственной генетики.

#### ФЕНОДЕВИАНТЫ

Своеобразную группу изменений, занимающую промежуточное место между качественными и количественными признаками, представляют так называемые фенодевии. Этот термин был предложен Лернером (Lerner, 1954) для обозначения наследственных отклонений от нормы, очень изменчивых по проявлению и частоте встречаемости и трудно поддающихся генетическому анализу. Ранее такого рода aberrации были найдены в большом количестве у дрозофилы (Дубинин, Ромашов, 1932; Дубинин и др., 1937).

В естественных популяциях рыб, как правило, попадаются различные aberrации, частота которых обычно невелика, но в отдельных случаях оказывается довольно значительной. С множеством аномалий мы встретились, в частности, при исследовании молоди сазана в водоемах (ильменах) дельты Волги: до 5% всех просмотренных сеголетков несли те или иные изменения (табл. 24).



Т а б л и ц а 24

Аберрации у сеголетков нижеволжского сазана (1937—1938 гг.)

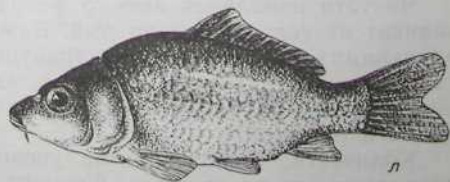
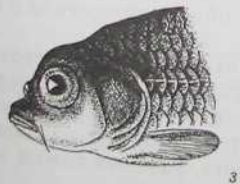
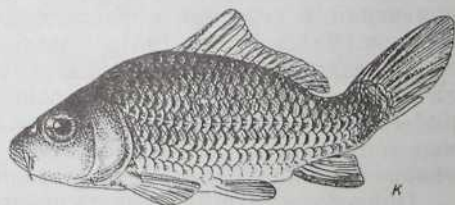
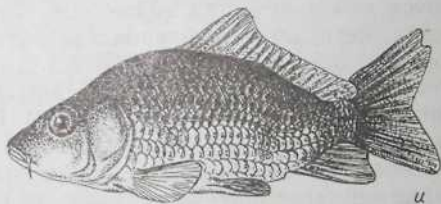
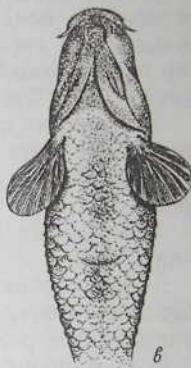
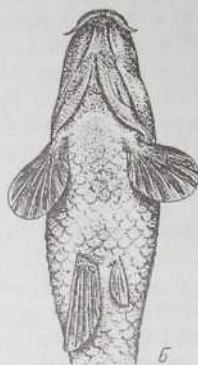
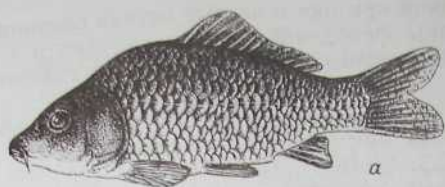
Тип аберрации	Дельта Волги		Пойма Ахтубы		Каменный Яр	
	шт.	%	шт.	%	шт.	%
Смещенная чешуя	286 (359)	1.99 (2.50)	7 (8)	0.39	1	0.07
Уродства плавников	254 (271)	1.76 (1.88)	11 (15)	0.61	11	0.75
Отсутствие брюшного или анального плавников	5	0.03	0	0	0	0
Уродства хвостовой части позвоночника	27 (28)	0.19 (0.19)	2	0.11	3	0.20
«Мопсовидная» голова и искривление челюстей	26	0.18	1	0.06	20	1.37
Редукция или отсутствие глаз	13	0.09	1	0.06	0	0
Редукция усннков	3	0.02	44 (45)	2.47	0	0
Недоразвитие жаберной крышки	36	0.25	9	0.50	3	0.20
Прерванная или искривлен- ная боковая линия	45 (46)	0.31 (0.32)	1	0.06	0	0
Мозаичная окраска	2	0.02	0	0	0	0
Явно травматические урод- ства	44	0.31	0	0	1	0.07
Итого: абerrантных особей разных аберраций	741 (833)	5.15 (5.79)	76 (82)	4.25 (4.60)	39 (39)	2.66 (2.66)
Всего исследовано рыб	14 375		1783		1465	

П р и м е ч а н и е. В скобках указано общее число аберраций каждого типа, включая встречающиеся совместно с другими аберрациями.

Некоторые из найденных нами аберраций могли быть простыми рецессивными или доминантными качественными мутациями, часть уродств связана с травматическими повреждениями, но большую их часть составляли, несомненно, фенотипы. К ним мы относим в первую очередь многочисленные смещения чешуи, многие из плавниковых аберраций, а также «мопсовидность»,

Рис. 44. Основные типы фенотипов у карпа и сазана (*Cyprinus carpio*).

а — смещение чешуи; б — редукция брюшных плавников; в — отсутствие брюшных плавников; г — «сжатый» спинной плавник; д — «завитый» спинной плавник; е — редукция жаберной крышки; ж — «мопсовидная» голова; з — деформация головы; и — раздвоенный хвостовой плавник; к — частичная редукция хвостового плавника; л — «стеклянный» карп.



редукцию жаберной крышки и частые случаи слияния тел позвонков. Сходные типы фенотипов мы находим и у одомашненного карпа. Перечислим наиболее распространенные из них (рис. 44).

1. Смещение чешуи — неправильное расположение чешуй на отдельных участках или на всем теле (Кирпичников, Балкашина, 1936; Probst, 1953; Steffens, 1966).

2. Плавниковые уродства — редукция плавников вплоть до их полного исчезновения, изменения в строении плавников (так называемые сжатый и завитый спинной плавник, однолопастной или раздвоенный хвостовой плавник и др.) (Кирпичников, Балкашина, 1935, 1936; Wunder, 1949b, 1960; Татарко, 1961, 1963, 1966).

3. Редукция жаберной крышки (Wunder, 1931, 1932; Кирпичников, Балкашина, 1936; Schäperclaus, 1954; Татарко, 1961, 1966).

4. Уродства и недоразвитие челюстных костей — «мопсовидность» и др.

5. Уродства позвоночника (Wunder, 1931; 1934; Volf, 1956, и др.).

6. Изменения в кожных покровах и в строении чешуи, приводящие к появлению так называемых стеклянных карпов с резко замедленным ростом (Kirpitschnikov, 1961).

7. Нарушения в строении кишечника (Шуляк, 1961).

Этот список можно было бы продолжить. Фенотипы встречаются у большинства видов рыб. Так, у тихоокеанских лососей (нерка, кета, горбуша) уродства позвоночника (слияние тел позвонков) обнаружены у 2.8—3.3 % взрослых рыб (Gill, Fisk, 1966). У рыб из сем. *Boiidae* найдено до 1—2 % изменений типа фенотипов (Naaker, Lane, 1973). Очень часты у многих видов неправильности в строении боковой линии (Geueg, 1940).

Легче всего обнаружить фенотипы при инбридинге и при крайне неблагоприятных условиях выращивания рыб. У мечения *Xiphophorus helleri* в одной из инбредных линий найдено много изменений в строении и расположении некоторых кровеносных сосудов (Baker-Cohen, 1961). У радужной форели после двух поколений тесного инбридинга (брат × сестра) количество уродливых рыб *Labeo rohita* в одной из инбридированных семей число видимых уродств позвоночника составило 10.9 %, а при вскрытии было обнаружено 45 % аберраций (Ibrahim et al., 1982).

Попробуем сформулировать некоторые общие положения о характере наследования фенотипов.

Частота появления любого фенотипа в большой степени зависит от условий жизни рыб. Важнейшими факторами среды, влияющими на частоту (пенетрантность) и степень проявления (экспрессивность) этих аномалий, являются температура, большая или меньшая обеспеченность рыб кормом, газовый режим водоема и pH воды.

Количество фенотипов увеличивается при родственном разведении, достигая иногда больших частот (до 30—40 %, а в не-



которых случаях до 70—80 %). Наследование при этом не подчиняется обычным менделевским закономерностям.

Обычно фенотипы уступают нормальным рыбам по темпу роста и жизнеспособности. У карпа, например, отставание в скорости роста абберантных рыб может быть весьма значительным (Томиленко, Шпак, 1979).

Включение в генотип таких сильно действующих плейотропных генов, как гены *N* и *L* у карпа, сопровождается возрастанием числа фенотипов. У голых и линейных карпов их значительно больше, чем у чешуйчатых и разбросанных. Между разными породными группами рыб наблюдаются большие различия по частоте встречаемости фенотипов.

В природе наибольшее количество уклонений можно обнаружить при просмотре самых мелких, молодых особей. Так, у волжского сазана число абберантных особей было максимальным при исследовании очень мелких сеголетков в момент их выпуска из ильменей. В естественных популяциях рыб идет жесткий стабилизирующий отбор, уклоняющиеся от нормы особи погибают.

Наличие фенотипов в популяции (стаде) можно рассматривать как своего рода показатель снижения генетического гомеостаза и гомеостаза развития. Гены или сочетания генов, обнаруживающие видимое проявление при хорошо сбалансированном генотипе и оптимальных условиях существования, проявляются при нарушении генетического баланса и в неблагоприятной среде. Действие таких генов зависит от остального генотипа и от многих факторов среды, поэтому наследование фенотипов обычно плохо укладывается в рамки менделевских законов. Правильнее в этих случаях говорить лишь о наследственном предрасположении к уродству. Длительный отбор может превратить некоторые абберации в хорошо менделирующие признаки, но значительная часть фенотипов контролируется многими генами, что сильно усложняет их изучение. Отдельные абберации, и в особенности уродства позвоночника, могут быть использованы как очень чувствительные индикаторы мутагенного действия радиации на рыб (Schröder, 1979).

Увеличение числа фенотипов в стадах одомашненных рыб свидетельствует о нежелательных последствиях селекции, о чрезмерной интенсивности отбора или о слишком тесном инбридинге.



## БИОХИМИЧЕСКАЯ ГЕНЕТИКА РЫБ

### ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ИММУНОГЕНЕТИКИ РЫБ

У рыб, как и у всех животных, существуют разнообразные способы защиты организма от инфекций, вызываемых патогенными микроорганизмами и паразитами, и от попадания в кровь чужеродных белков. Важнейшими защитными механизмами являются (Corbel, 1975; Marchalonis, 1977):

1) наличие в крови клеток-макрофагов, в том числе гранулоцитов и лимфоцитов;

2) наличие в организме неспецифических веществ, несущих защитную функцию; к ним можно отнести в первую очередь пропердин, лизоцим, интерферон и комплемент, а также, по-видимому, специфические для рыб лактиноподобные гликопротеиды (Ingram, 1980);

3) наличие на поверхности эритроцитов весьма многообразных белоксодержащих компонентов — агглютиногенов (антигенов), ответственных за изменчивость групп крови;

4) способность к образованию в сыворотке крови специфических и тоже очень разнообразных антител, связывающих или разрушающих чужеродные белки или целые организмы, попадающие в тело рыб.

По составу клеточных популяций макрофагов и по спектру неспецифических защитных веществ рыбы в общем сходны с высшими позвоночными. Вместе с тем структура и функции некоторых защитных систем у рыб несколько упрощены. Так, комплемент у костистых рыб состоит из четырех или пяти компонентов вместо девяти, найденных у человека (Marchalonis, 1977). Способность образовывать специфические антитела (иммуноглобулины) развита у рыб слабее, чем у млекопитающих. У большинства видов рыб иммуноглобулины представлены всего одним типом (IgM), и их молекулы состоят из четырех полипептидных цепочек вместо шести (Баранов, 1982; Kobayashi et al., 1982). Иммуитет, приобретаемый в результате контакта с чужими белками (иммунологическая память), у рыб по своей природе неустойчив и сохраняется относительно короткое время. В то же время образование антител происходит даже при низких температурах воды (Ridgway, 1962).

При изучении генетической изменчивости рыб большое внимание было обращено вначале на анализ групп крови с помощью метода дифференциальной агглютинации эритроцитов. Изменчи-

вость групп крови оказалась весьма значительной. Метод агглютинации эритроцитов основан на их склеивании при смешении с гетерологической сывороткой (гемагглютинация). Различия в составе эритроцитарных антигенов между отдельными особями могут быть выявлены прежде всего при посредстве так называемых нормальных, или изосывороток, полученных от рыб того же вида (изогемагглютинация) или от других видов рыб и от других животных (гетерогемагглютинация). Изосыворотки лишь в немногих случаях позволили обнаружить различия в группах крови рыб; значительно успешнее было использование нормальных (не иммунных) гетеросывороток. Кроме сывороток рыб и млекопитающих, удобным дифференцирующим агентом оказались экстракты семян некоторых бобовых растений (лектины).

Широко применяемым сейчас методом изучения групп крови рыб является получение иммунных сывороток. Подопытным животным вводятся эритроциты рыб, и в крови этих животных вырабатываются антитела к эритроцитарным антигенам доноров. Сыворотки иммунизированных животных называются иммунными антисыворотками. Смешение антисыворотки с эритроцитами исследуемых рыб приводит к агглютинации при наличии на поверхности эритроцитов антигенов, присутствовавших у рыб-доноров. Успешной может быть изоиммунизация, но часто более результативной оказывается гетероиммунизация — введение подопытным животным эритроцитов других видов рыб и получение гетероиммунных антисывороток.

Антисыворотку можно «истощить», смешав ее с эритроцитами, содержащими какой-либо один (или несколько) из изучаемых антигенов; антитела, выработанные при иммунизации животных к этим антигенам, выпадут из сыворотки вместе с соответствующими антигенами. Такие абсорбированные или «истощенные» антисыворотки позволяют провести в ряде случаев более строгое разделение генотипов.

При изучении степени сродства животных часто применяется другая серологическая реакция — преципитация, заключающаяся в осаждении антигена (преципитиногена) из раствора специфической сывороткой (преципитином), содержащей соответствующие антитела. Метод преципитации успешно использован в работах по систематике и эволюции рыб, с его помощью удалось получить немало интересных данных о степени сродства различных рас, подвидов, видов и родов (Талиев, 1941, 1946; Закс, Соколова, 1961; Лиманский, 1964; Похиль, 1969; Лукьяненко, 1971; Коehn, 1971; Hodgins, 1972; Лукьяненко и др., 1973; Жуков, 1974, и др.).

В ряде хороших сводок подробно описаны методики серологических исследований рыб и даны достаточно полные обзоры литературных материалов по иммуногенетике различных видов (Алтухов, 1969a, 1974; Ligny de, 1969; Лукьяненко, 1971; Ridgway, 1971, и др.). Здесь мы ограничимся кратким изложением методов изучения генетической изменчивости по группам крови в популяциях рыб и рассмотрением нескольких наиболее интересных примеров.

Антигенная изменчивость эритроцитов рыб определяется наличием генетических локусов с двумя или большим числом аллелей, из которых каждый отвечает за образование специфического антигена. Группы крови, зависящие от аллелей одного локуса, составляют одну систему; таких систем у каждого вида может быть несколько.

Нередко серии аллельных генов напоминают по характеру наследования и взаимодействия их продуктов систему АВ0 человека. В такую систему входят три аллеля, из которых один называется нулевым. Нулевой аллель не дает никакого «продукта» белкового или другого типа (антигена), у гетерозиготы по нулевому аллелю образуется только один эритроцитарный антиген, кодируемый действующим аллелем, у гомозиготы — ни одного антигена данной системы. Рыбы с генотипами *aa* и *a0* имеют поэтому один антиген А, рыбы *bb* и *b0* — антиген В, гетерозиготы *ab* — два антигена (А и В), наконец, гомозиготы по нулевому аллелю *00* лишены антигенов А и В. Специфические иммунные антисыворотки с антителами против А- или В-антигенов позволяют различить генотипы. Сыворотка анти-А будет агглютинировать эритроциты рыб *aa*, *a0* и *ab*; анти-В — эритроциты рыб *bb*, *b0* и *ab*; при генотипе *00* гемагглютинация не будет наблюдаться ни с той, ни с другой антисывороткой. Генотипы *aa* и *a0* можно иногда различить количественно, по минимальным титрам (степени разведения) сывороток, необходимым для агглютинации; то же относится и к генотипам *bb* и *b0*. Чаще удается разделить рыб по наличию антигенов только на четыре фенотипических класса — АВ, А, В и 0. Если ген *a* полностью доминирует над *b*, число фенотипов сокращается до трех — А (генотипы *aa*, *ab* и *a0*), В (*bb* и *b0*) и 0 (*00*).

Часто встречаются у рыб и более простые системы с двумя, тремя или большим числом активных кодоминантных аллелей. В простейшей двухаллельной системе генотипы и фенотипы полностью соответствуют друг другу.

Генотипы (аллели)	. . . .	<i>aa</i>	<i>ab</i>	<i>bb</i>
Фенотипы (антигены)	. . . .	А	АВ	В

У гетерозигот в этих случаях образуются оба антигена. Такое же соответствие (при кодоминантности и отсутствии нулевых аллелей) наблюдается и в системах с множественными аллелями, например при наличии четырех аллельных генов.

Генотипы	. . . .	<i>aa</i>	<i>bb</i>	<i>cc</i>	<i>dd</i>	<i>ab</i>	<i>ac</i>	<i>ad</i>	<i>bc</i>	<i>bd</i>	<i>cd</i>
Фенотипы	. . . .	А	В	С	Д	АВ	АС	АД	ВС	ВД	СД

Все 10 групп могут быть различимы при подборе соответствующих сывороток или других реагентов.

Иногда нормальная или иммунная сыворотки или лектин позволяют выявить только один антиген. Тогда при двухаллельной системе групп крови положительная реакция (агглютинация) наблюдается у рыб двух генотипов, отрицательная — у рыб третьего генотипа. Популяция или стадо рыб делится на две фенотипические



группы — «+» (*aa* и *ab*) и «-» (*bb*), а при нулевом аллеле в плюс-группу входят рыбы *aa* и *a0*, в минус-группу — гомозиготы *00*.

Число кодоминантных аллелей в некоторых системах групп крови у рыб достигает 10—12. Многое здесь зависит от дифференцирующей способности использованного реагента, — при грубом разделении несколько генотипов могут быть приняты за один генотип.

Справедливость той или иной гипотезы наследования групп крови может быть проверена при помощи гибридологического анализа. Такой анализ был проведен на трех пресноводных видах рыб — на карпе, радужной и ручьевой форели.

При работе с карпом *Cyprinus carpio* получены пока только предварительные данные о наследовании нескольких сывороточных антигенов — протеинов и липопротеинов (Slota et al., 1970; Rapacz et al., 1971; Slota, 1973).

Один из них (Lpf-1) оказался по характеру наследования доминантным. Изменчивость по эритроцитарным антигенам у карпа также была обнаружена (Похиль, 1967; Илясов, устн. сообщ.), но генетически не исследована.

У радужной форели *Salmo gairdneri* было проверено наследование кодоминантных аллелей  $r_1$  и  $r_2$  (эритроцитарные антигены  $R_I$ ,  $R_{II}$  и  $R_{I-II}$ ). Расщепление хорошо соответствовало ожидаемым отношениям (Sanders, Wright, 1962):

$$R_{I-II} \times R_{I-II} = 49R_I + 91R_{I-II} + 42R_{II};$$

$$R_{II} \times R_{I-II} = 66R_{II} + 58R_{I-II} \text{ и т. д.}$$

Известно и более сложное расщепление по нескольким аллелям (Ridgway, 1962).

У ручьевой форели *Salmo trutta* m. *fario* генетический анализ подтвердил наличие системы типа АВО с тремя аллелями. Интерпретация расщепления была, однако, осложнена онтогенетическими изменениями в антигенном составе эритроцитов у отдельных особей (Sanders, Wright, 1962) — превращением типов  $B_{I-II}$  и  $B_{II}$  в типы  $B_I$  и  $B_0$ .

Изменчивость групп крови, обнаруженную в естественных популяциях рыб при помощи изо- или гетероиммунизации или при посредстве нормальных сывороток, анализируют, используя уравнение равновесия Харди—Вейнберга:

$$p^2(AA) + 2pq(AB) + q^2(BB) = 1, \quad (29)$$

где  $p$  и  $q$  — частоты аллелей, а  $AA$ ,  $AB$  и  $BB$  — генотипы (и фенотипы) рыб при кодоминантности двух аллелей одного локуса. При наличии панмиксии — свободного скрещивания друг с другом любых особей популяции, незначительной роли инбридинга и при относительно слабом действии отбора уже во 2-м поколении в любой популяции устанавливается равновесие частот, подчиняющееся приведенному выше уравнению. Зная величины  $p$  и  $q$ , можно рассчитать равновесные частоты всех трех генотипов и сравнить их



с фактически наблюдаемыми. Приведем один пример. Большая проба черноморского анчоуса *Engraulis encrasicolus*, взятая около Одессы в 1963 г., была подразделена при помощи лошадиной и свиной антисывороток на три антигенные группы. Согласно предположению, эти три группы соответствуют трем генотипам двухаллельной системы групп крови —  $A^1A^1$ ,  $A^1A^2$  и  $A^2A^2$ . Частоты оказались следующими (Лиманский, Губанов, 1968; Алтухов и др., 1969а):

$A^1A^1$	$A^1A^2$	$A^2A^2$	$n$
138	28	2	168

Частота аллеля  $A^2$  ( $q_{A^2}$ ) в выборке определяется из уравнения:

$$q_{A^2} = \frac{2 \sum (A^2A^2) + \sum (A^1A^2)}{2n} \quad (30)$$

У всех гомозигот  $A^2A^2$  аллель  $A^2$  имеется в двойном количестве; к этому надо добавить число аллелей  $A^2$  у гетерозигот  $A^1A^2$  и разделить на общее число аллелей в выборке ( $2n$ ). В данном случае мы получаем:

$$q_{A^2} = \frac{4+28}{336} = 0.095; \quad q_{A^1} = 0.905.$$

Подставим эти величины в уравнение (29):

$$p^2 (A^1A^1) = 0.819; \quad 2pq (A^1A^2) = 0.172; \quad q^2 (A^2A^2) = 0.009.$$

Помножив частоты генотипов на 168 (численность выборки), мы получаем следующие теоретические (ожидаемые) цифры:

$$A^1A^1 = 137.6; \quad A^1A^2 = 28.9; \quad A^2A^2 = 1.5.$$

Как видим, рассчитанные нами частоты очень близки к фактически полученным. Используя критерий соответствия ( $\chi^2$ ), легко показать, что различие между эмпирическими и теоретическими частотами не выходит за пределы допустимой ошибки.

Такого же рода расчеты могут быть сделаны и при наличии в популяции трех или четырех кодоминантных аллелей одного локуса. Приводим формулы равновесия для этих случаев:

$$p^2 (AA) + q^2 (BB) + r^2 (CC) + 2pq (AB) + 2pr (AC) + 2qr (BC) = 1; \quad (31)$$

$$p^2 (AA) + q^2 (BB) + r^2 (CC) + t^2 (DD) + 2pq (AB) + 2pr (AC) + 2pt (AD) + 2qr (BC) + 2qt (BD) + 2rt (CD) = 1.$$

Большая или меньшая степень панмиксии, достаточная (для предотвращения инбридинга) численность популяции и относительно небольшие коэффициенты отбора — условия, характерные для большинства видов рыб, в особенности морских. Это обуславливает равновесие генотипов в популяции; исследователь групп крови может поэтому почти всегда проверять свою гипотезу наследования путем сравнения наблюдаемых соотношений фенотипов

с ожидаемыми. Соответствие тех и других величин говорит о пригодности выбранной гипотезы, хотя окончательное доказательство ее справедливости может быть получено только при помощи гибридологического анализа. Сложнее бывает в тех случаях, когда в одну антигенную группу входит несколько генотипов, как например при системе эритроцитарных антигенов типа АВ0. Частоту аллелей в выборке можно определить здесь лишь приближенно, так как нельзя разделить генотипы  $AA$  и  $A0$  в группировке  $A$  и генотипы  $BB$  и  $B0$  в группировке  $B$ . Для трехаллельной системы с четырьмя фенотипами разработана система уравнений, позволяющая довольно точно вычислить частоты всех аллелей (Bernstein, 1925; Тихонов, 1967):

$$\begin{aligned} p_{(A)} &= (1 - \sqrt{B + \bar{0}})(1 + D); \\ q_{(B)} &= (1 - \sqrt{A + \bar{0}})(1 + D); \\ r_{(0)} &= (\sqrt{\bar{0}} + D)(1 + D). \end{aligned} \quad (32)$$

Здесь  $\bar{A}$ ,  $\bar{B}$  и  $\bar{0}$  — частоты (в долях единицы) антигенных групп  $A$ ,  $B$  и  $0$ ,  $D$  — поправка, уменьшающая неточность вычисления частот аллелей и определяемая по формуле:

$$D = \frac{\sqrt{B + \bar{0}} + \sqrt{A + \bar{0}} - \sqrt{\bar{0}} - 1}{2}. \quad (33)$$

Если при системе АВ0 различимы лишь три фенотипа, ошибки определений частот аллелей становятся слишком большими и сравнение с равновесными частотами мало что может дать.

Несовпадение наблюдаемых и теоретических частот при анализе изменчивости рыб по группам крови заставляет сделать несколько предположений:

- 1) гипотеза наследования неверна;
- 2) выборка включает представителей разных популяций с разными частотами аллелей данного локуса; смешение популяций чаще всего приводит к уменьшению численности гетерозигот (эффект Валунда) по сравнению с ожидаемым;
- 3) популяция очень мала, и в ней заметную роль играет инбридинг (результат — также уменьшение числа гетерозигот);
- 4) разные генотипы имеют разную отборную (племенную) ценность, отсюда большие различия в выживаемости рыб различных генотипов;
- 5) при скрещивании наблюдается подбор особей в пары с определенными генотипами (ассортативное скрещивание) или избирательное оплодотворение.

Проверка этих предположений требует постановки специальных опытов.

**ПРИМЕРЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ ГРУПП КРОВИ  
У ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ**

**Сельдь *Clupea harengus* L.** Первые работы, посвященные иммуногенетике океанической сельди, позволили выделить у нее по наличию или отсутствию специфического эритроцитарного антигена две фенотипические группы,  $C^+$  и  $C^-$  (Ridgway, 1958; Sindermann, Maurs, 1959; Sindermann, 1962, 1963). Позднее, главным образом благодаря работам советских исследователей, эта система была разделена на три фенотипа,  $A^1$ ,  $A^2$  и  $A^0$ . Было высказано предположение, что наследование этих антигенов определяется тремя алелями одного локуса, в том числе одним нулевым.

Генотипы . . . .	$A^1A^1$ , $A^1A^2$ , $A^1a$	$A^2A^2$ , $A^2a$	$aa$
Фенотипы . . . .	$A^1$	$A^2$	$A^0$

Для различения этих трех групп сельдей использовали нормальные сыворотки различных животных, антисыворотки кролика к эритроцитам сельдей и лектины (Алтухов и др., 1968; Zenkin, 1969, 1972, 1973, 1978; Zenkin, 1971, 1974; Трувеллер, Zenkin, 1977a). Проверка трехаллельной гипотезы с помощью уравнения Харди—Вейнберга была произведена (Алтухов и др., 1968), но, как было отмечено позднее (Трувеллер, Zenkin, 1977a), ошибки при расчетах теоретических частот оказались очень большими.

Популяционный анализ большого количества сельдей выявил существенные генетические различия между атлантической и балтийской группировками и между популяциями внутри каждой из них (Алтухов и др., 1968; Zenkin, 1974; Трувеллер, Zenkin, 1977b). Североморские сельди и в особенности сельди северо-западной Атлантики характеризуются в большинстве случаев малой частотой групп  $A^2$  (0—0.06) и  $A^0$  (0—0.08); нулевой фенотип полностью отсутствует в целом ряде популяций. У балтийских сельдей частота группы  $A^2$  несколько повышена (0.03—0.10); во всех пробах, за исключением одной, имеется нулевой фенотип. Соответственно максимальная численность сельдей с группой  $A^1$  характерна для рыб северо-западной Атлантики, минимальная — для большинства популяций Балтики. К. А. Трувеллер и В. С. Zenkin (1977b) отмечают «устойчивую во времени, упорядоченную дифференциацию по встречаемости эритроцитарных антигенов А-системы. . . в каждом из исследованных районов» (с. 261) и подчеркивают совпадение дифференциации сельдей (по группам крови) с картиной внутривидовой экологической структуры этого вида. Все подвиды сельди (атлантический, беломорский, балтийский, тихоокеанский) оказываются полиморфными по антигенам А-системы. Во всех внутривидовых группах преобладает один тип —  $A^1$ , но сохраняются (при относительно малых численностях) и два других типа. Приспособительный смысл этой устойчивой изменчивости групп крови пока не ясен, но объяснить ее случайными процессами очень трудно.



**Анчоус *Engraulis encrasicolus*.** В водах СССР имеются две репродуктивно изолированные расы анчоуса — черноморская и азовская. Морфологически эти расы очень близки, хотя имеются небольшие отличия по форме тела и размерам; черноморская раса несколько крупнее (Лиманский, Губанов, 1968). Основные различия заключаются в биологических особенностях этих рас — черноморский анчоус нерестует и нагуливается в Черном море, хотя не исключены периодические летние миграции отдельных скоплений рыб в Азовское море. Азовский анчоус нерестует в Азовском море и проводит там же все лето, мигрируя в Черное море только для зимовки у берегов Кавказа и Крыма; весной он снова проходит через Керченский пролив в Азов (Никольский, 1950; Майорова, Чугунова, 1954).

Иммуногенетические исследования позволили обнаружить и у этого вида систему групп крови, аналогичную А-системе сельдей. У черноморского анчоуса предполагается наличие двух аллелей одного локуса ( $A^1$  и  $A^2$ ) и соответственно трех генотипов,  $A^1A^1$ ,  $A^1A^2$  и  $A^2A^2$  (Лиманский, 1964; Лиманский, Паюсова, 1969; Алтухов и др., 1969а, 1969б).<sup>4</sup> При помощи главным образом нормальной свиной и лошадиной сывороток удается выделить два фенотипа (антигена) —  $A^1$  и  $A^2$ ; особей  $A^1$  по силе реакции агглютинации можно подразделить на две группы. Три фенотипа соответствуют трем генотипам А-локуса.

Генотипы . . . . .	$A^1A^1$	$A^1A^2$	$A^2A^2$
Антигены (фенотипы) . . . . .	$A^1$	$A^1A^2$	$A^2$
Степень агглютинации эритроцитов . . . . .	Сильная, обеими сыворотками	Ослабленная, обеими сыворотками	Только при использовании свиной сыворотки

Первую и вторую группу различить нелегко, поэтому в большинстве исследований они объединяются в одну гетерогенную группу  $A^1$ . Проверочные подсчеты были сделаны на пробах, разделенных на три фенотипа.

Сопоставление эмпирических и теоретических частот для суммы выборок, взятых в 1963—1966 гг. в Черном море, показывает их хорошее соответствие (Алтухов и др., 1969).

	$A^1A^1$	$A^1A^2$	$A^2A^2$	
Получено . . . . .	427	181	25	$n = 633$
Ожидалось . . . . .	423.5	188.5	21.0	$q_A = 0.182$

Небольшой недостаток гетерозигот является, вероятно, следствием смешения субпопуляций, несколько различающихся по частотам двух аллелей.

Анчоусы Азовского моря имеют третий (нулевой) аллель,  $A^0$ ; эритроциты рыб, гомозиготных по этому аллелю, не агглютиниру-

<sup>4</sup> Эти же генотипы найдены и у анчоусов западного побережья Африки (Лиманский, 1969).



ются ни той, ни другой сывороткой. Двухаллельная система здесь превращается в трехаллельную типа АВ0. Разбивка на четыре фенотипа ( $A^1$ ,  $A^1A^2$ ,  $A^2$ ,  $A^0$ ) была сделана для проб, взятых в июне 1965 г., и показала для большинства случаев близкое соответствие фактических и теоретических частот (Алтухов, 1974). При суммировании данных по всем пробам, как и следовало ожидать, наблюдался довольно существенный дефицит гетерозигот. Частоты аллелей для азовской расы составили (в 1965 г.):

$$p_{A^1} = 0.395; \quad q_{A^2} = 0.132; \quad r_{A^0} = 0.473.$$

Таким образом, по А-системе групп крови две расы анчоусов достоверно и весьма значительно отличаются друг от друга. В пределах каждой расы исследователи нашли много мелких группировок, различающихся по частотам двух (черноморская раса) или трех (азовская раса) аллелей, но сущность этих группировок (в ряде работ они названы элементарными популяциями) остается до конца не выясненной. Вероятнее всего, это лишь стаи рыб, временно объединенные общностью происхождения и сходными размерами.

В отдельные годы (как, например, в 1966 г.) в Азовское море входит черноморский анчоус и образуются смешанные скопления представителей двух рас, с промежуточными частотами аллелей локуса А (Алтухов, 1974). Такие же смешения рас могут происходить и в Черном море во время зимовки. К сожалению, судить о степени изоляции двух рас на основании данных по частотам аллелей одного локуса трудно. Для решения этого вопроса необходимы дополнительные комплексные генетические, морфологические и биологические исследования, включая опыты с массовым мечением рыб.

**Треска *Gadus morhua*.** В Норвежском море, у берегов Норвегии хорошо прослеживается клинальная изменчивость по частотам ряда генов, в том числе по аллелям локуса гемоглобина и по группам крови А и Е (Møller, 1966, 1967 и др.). Изучение биологии трески этого района и исследование строения их отолитов позволили выделить здесь две популяции — «береговую» и «арктическую», очевидно репродуктивно изолированные, но морфологически неразличимые; эти две группы приравниваются к «видам-двойникам». Клинальная изменчивость возникает вследствие увеличения удельного веса арктической трески по мере продвижения на северо-восток (Møller, 1968, 1969).

Различие между береговой и арктической расами (или «видами-двойниками») особенно велико по частоте встречаемости антигена Е ( $E^+$ ). Если по строению отолитов разделить каждую пробу трески на две группы, в группе арктических рыб частота антигена  $E^+$  составит 0.09—0.34, а в группе береговых — 0.60—0.90. Различие в частотах достоверно по всем пробам. Разность частот по группе крови А меньше — вариация частот фенотипа  $A^+$  находится в пределах 0.40—0.61 у арктической трески и 0.55—0.81 у береговой. Несмотря, однако, на меньшее различие и перекрываете-

мость вариации, разность частот и в этом случае почти всегда статистически достоверна.

Встречаемость групп крови А<sup>+</sup> и Е<sup>+</sup> оказалась коррелированной с частотами аллелей локусов гемоглобина (*Hb*) и трансферрина (*Tf*). Несмешиваемость двух форм трески, нерестующих, по-видимому, на одних и тех же участках и в одно и то же время, определяется в основном поведенческими механизмами, требующими специального изучения (Møller, 1968).

Выделение у трески двух симпатрических популяций, не смешивающихся между собой, имеет большое практическое значение. Однако для окончательного доказательства наличия видов-двойников необходимы дополнительные исследования.

**Тунцы *Thunnus thynnus*, *Th. alalunga*, *Th. albacares*, *Th. obesus*, *Katsuwonus pelamis*.** Крупные океанические и морские рыбы, относящиеся к подотряду Thunpoidei, имеют большое промысловое значение для Японии и некоторых других азиатских стран. В связи с этим особую важность приобретает популяционный анализ этих видов рыб. Установлению границ локальных популяций тунцов во многом способствовало изучение у них изменчивости групп крови.

У альбакора *Th. alalunga* обнаружены четыре системы эритроцитарных антигенов (Suzuki et al., 1958, 1959; Keyvanfar, 1962; Suzuki, 1962; Fujino, 1970, и др.): 1) С-фенотипы «+» и «-»; 2) Tg — тип АВ0, с четырьмя основными фенотипами (три или четыре аллеля); 3) G — тип АВ0, три фенотипа; 4) система «Keyvanfar» — также тип АВ0, четыре фенотипа.

Дифференциацию групп крови у альбакора производили при помощи изо- и гетерониммунных антисывороток и лектинов. Альбакоры Атлантического и Тихого океанов отличаются по частоте аллелей нескольких систем, в частности по Tg (у рыб Атлантики имеется дополнительный фенотип Tg-3) и по системе «Keyvanfar».

Атлантическая популяция отличается от средиземноморской по частоте встречаемости сывороточных антигенов.

У альбакора в пределах Тихого океана по частотам фенотипов С-системы были выявлены различия между северной и южной частями его ареала. Вместе с тем на больших пространствах океана частоты генов различных систем оказались сходными. По-видимому, в соответствии с исключительной подвижностью альбакоров тихоокеанский подвид подразделяется на очень небольшое число репродуктивно изолированных субъединиц — не более трех-четырех.

Крупноглазый тунец (*Th. obesus*) по характеру изменчивости эритроцитарных антигенов во многом сходен с альбакором. У него найдены три системы (Suzuki, Morio, 1960; Suzuki, 1962; Sprague et al., 1963; Fujino, 1970): 1) Tg, с тремя или большим числом кодоминантных аллелей; 2) С, вероятно, с тремя аллелями (фенотипы С<sub>1</sub>, С<sub>2</sub>, С<sub>3</sub> и «-»); 3) АВ0, с четырьмя фенотипами (А, В, АВ, 0), по-видимому трехаллельная.

Анализ встречаемости фенотипов системы АВ0 показал довольно хорошее соответствие эмпирических и теоретических частот

фенотипов при небольшом избытке гетерозигот (Sprague et al., 1963).

	A	B	AB	0	n
Получено, шт. . . . .	42	56	10	319	427
Ожидалось, шт. . . . .	48.3	61.9	4.3	312.5	

Распределение фенотипов по системе Tg значительно отклонялось от ожидаемого — вероятнее всего, в связи с несоответствием между принятой гипотезой и фактическим характером наследования этой сложной системы. У близкого к крупноглазому тунцу *Parathunnus mebachi* найдена полиаллельная система X, с девятью феногруппами (Suzuki, 1967).

Большое число работ посвящено группам крови скипджека *Katsuwonus pelamis*. У этого некрупного, широко распространенного вида выделено не менее четырех систем антигенов (Cushing, 1956; Sprague, Holloway, 1962; Fujino, 1969, 1970, и др.): 1) С-система, фенотипы «+» и «-»; 2) Н-система, также с двумя фенотипами; 3) В-система, с фенотипами K<sub>1</sub>, K<sub>2</sub> и K<sub>0</sub> (Fujino, 1970), — по другим данным можно выделить до шести фенотипов (Sprague, Holloway, 1962); 4) Y-система, с 15 фенотипами (шесть кодоминантных аллелей).

Хороший обзор популяционных исследований скипджека дан де Линьи (Ligny de, 1969) и Фуджино (Fujino, 1970). По группам крови В и Y намечаются различия в частотах некоторых фенотипов (K<sub>1</sub> по В-системе, Y<sup>Y</sup> по Y-системе) между атлантической и тихоокеанской популяциями. Западные популяции Тихого океана обособлены и характеризуются несколько сниженной частотой фенотипа K<sub>1</sub>. Центральные районы Тихого океана, по-видимому, заселены одной слабо подразделенной популяцией. Существование репродуктивно изолированной популяции в восточной части океана остается под сомнением. Эти выводы подтверждаются и при исследовании полиморфизма ряда белков, в частности эстеразы. Таким образом, и у скипджека нет мелких локальных изолированных популяций: близкие частоты групп крови мы находим в пробах, взятых в очень отдаленных друг от друга районах океана (Fujino, 1976).

Изменчивость эритроцитарных антигенов у других видов тунцов по своему характеру сходна с изменчивостью *Thunnus alalunga*, *Th. obesus* и *Katsuwonus pelamis*. Несколько слабо изученных систем обнаружено у желтоплавникового тунца *Th. albacares*, одна достаточно четкая система с шестью-семью фенотипами, включая нулевую группу, — у обыкновенного тунца, *Th. thynnus* (Suzuki, 1962; Lee, 1965).

Многие другие виды рыб оказались полиморфными по группам крови. К их числу можно отнести, в частности, сардину (Sprague, Vrooman, 1962; Vrooman, 1964), четыре вида тихоокеанских лососей (Ridgway, 1958, 1966; Ridgway, Klontz, 1961; Ridgway, Utter, 1964), радужную и «золотую» форель (Ridgway, 1962, 1966; Calarice, Cushing, 1967), сибирского сига *Coregonus tugun* (Жуков,



Балахнин, 1982), тарань (Балахнин, Зражевская, 1969). Индивидуальные различия по эритроцитарным антигенам обнаружены у более чем 100 видов рыб, начиная от акул и скатов и кончая наиболее продвинутыми семействами костистых. Надо предполагать, что они присущи всем видам рыб.

Исследования групп крови позволяют сделать ряд обобщений. Изменчивость по группам крови так же широко распространена у рыб, как и у других позвоночных животных. Наследственной основой антигенных различий являются аллельные (часто множественные) системы генов, кодоминантных, иногда доминантных по отношению друг к другу. Во многие системы входят нулевые аллели — гены, продукты которых не удается обнаружить.

Подбор реагентов, вызывающих реакцию агглютинации эритроцитов у рыб определенного генотипа и не дающих такой реакции с рыбами других генотипов, является основным методом выявления групп крови. Наилучшие результаты дает использование изо- и гетероиммунных антисывороток, а в ряде случаев также и лектинов.

У многих видов рыб отдельные популяции достоверно отличаются от других популяций по частотам аллелей групп крови. В пределах каждой популяции частоты фенотипов и генотипов в большинстве случаев подчиняются закону равновесия Харди—Вейнберга. Отклонения от равновесия могут быть обусловлены либо ошибочностью генетической гипотезы, либо нарушениями панмиксии, малой численностью популяции или, наконец, относительно сильным действием естественного отбора. Окончательная проверка справедливости принятого генетического объяснения требует проведения гибридологического анализа.

#### **БЕЛКОВЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ У РЫБ. ОСНОВНЫЕ ПРЕДПОСЫЛКИ**

В середине 50-х годов были разработаны новые тонкие способы разделения белков путем электрофореза в крахмальном и полиакриламидном гелях (Smithies, 1955). Оказалось, что большинство ферментов представлены в организме несколькими формами. Они получили название изозимов или изоферментов (Hunter, Markert, 1957; Markert, Møller, 1959). Многие изоферменты генетически детерминированы и различаются по своей первичной структуре (последовательности аминокислот) и по другим особенностям, сохраняя при этом общую функциональную специфичность. Сейчас изозимами обычно называют генетические варианты ферментов (Салменкова, 1973; Markert, 1975; Корочкин и др., 1977) в отличие от ненаследуемых изменений в структуре белков — конформаций. Широко используется также термин «аллозимы», которым обозначают продукты разных аллелей одного и того же гена.

Многие из белков, не обладающих ферментативной активностью (например, гемоглобины, трансферрины, альбумины и др.),



также часто представлены в организме несколькими формами — изоформами. Аллельные варианты этих белков называют иногда аллоформами.

Использование электрофореза для выявления аллельных и неаллельных вариантов белков оказало революционизирующее влияние на популяционную генетику человека, животных, растений и микроорганизмов. Впервые появилась возможность проведения точного анализа генетической структуры популяций, поскольку электрофорез позволил почти во всех случаях отделять гетерозиготы от гомозигот и учитывать количество особей всех генотипов.

В случае белков-мономеров, не имеющих четвертичной структуры, у каждой из гомозигот после специфического окрашивания геля обнаруживается один диск (полоска), соответствующий месту концентрации белка в геле в конце электрофореза. Две гомозиготы, при различии в зарядах двух аллозимов (аллоформ), различаются по расположению такого диска. У гетерозигот образуются оба продукта («кодоминантность») и соответственно можно найти в геле два диска (две полоски), каждый при этом окрашивается менее интенсивно, чем диски гомозигот (рис. 45, а).

При димерной структуре белка — наличии двух полипептидных цепей в белковой глобуле — у гетерозигот обычно выявляются три диска. Два из них соответствуют «чистым» белковым продуктам (как у гомозигот); расположенный между ними третий является «гибридным» и состоит из двух разных полипептидов, кодируемых разными аллелями (рис. 45, б). Некоторые белки-димеры не дают гибридных продуктов, что может быть объяснено разрывом во времени или в пространстве между синтезом двух аллельных форм белка у гетерозигот (Ferris, Whitt, 1978a).

При наличии двух гомологичных локусов, возникших в результате дубликации одного гена и кодирующих изозимы-димеры с одинаковой электрофоретической подвижностью, полиморфизм по сходным аллелям обоих локусов приводит к появлению в популяции пяти хорошо различимых генетических вариантов. У гетерозигот по одному из двух таких локусов количество трех изозимов соответствует отношению 9 : 6 : 1, у гетерозигот по двум локусам — отношению 1 : 2 : 1 (рис. 45, в).

В редких случаях тримерного белка в гелях можно найти четыре изозима (у гетерозигот) в соотношении 1 : 3 : 3 : 1 (рис. 45, г).

У тетрамерных белков могут быть различные варианты образования изоформ у гомозигот и гетерозигот. В простейшем случае при наличии в геноме одного локуса у каждой гомозиготы имеется только одна изоформа (тетрамеры  $A_4^1$  или  $A_4^2$ ), у гетерозигот синтезируются пять изоформ (изозимов). Полипептиды, кодируемые двумя аллелями, сочетаются друг с другом, давая следующие гомо- и гетеротетрамерные молекулы:

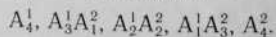
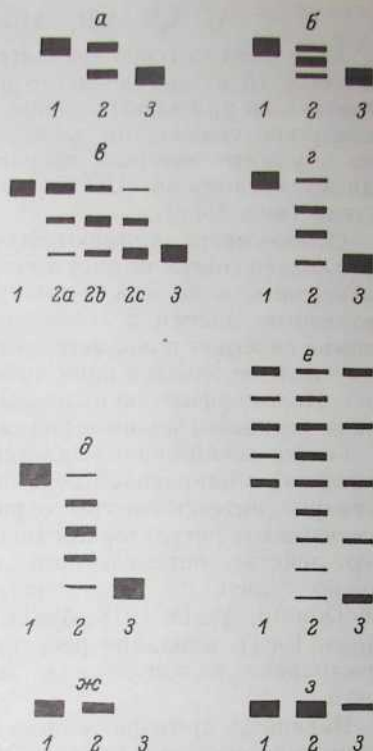


Рис. 45. Важнейшие типы электрофоретических полиморфных белков у рыб (схема).

*a* — мономерный белок; *b* — димер, гетерозиготы с одним гибридным продуктом ( $A^1A^2$ ); *в* — димер, два дубликатных локуса со сходными аллелями; *г* — тример с двумя гибридными изоэлементами у гетерозигот ( $A^1A^2$  и  $A^1A^1$ ); *д* — тетрамер с тремя гибридными изоэлементами у гетерозигот ( $A^1A^2$ ,  $A^1A^1$  и  $A^2A^2$ ); *e* — то же, при наличии двух локусов (один из них полиморфный); *ж* — случай с нулевым геном; *з* — вариация по регуляторному гену. 1 и 3 — гомозиготы; 2 — гетерозиготы.



Активность этих изоэлемента при электрофорезе чаще всего соответствует отношению 1:4:6:4:1, что говорит о случайном комбинировании полипептидов  $A^1$  и  $A^2$  (рис. 45, *д*).

Такой рисунок изоэлементов был найден, в частности, для глицероальдегид-3-фосфатдегидрогеназы у гибридов *Xiphophorus maculatus* × *X. helleri*; это послужило доказательством тетрамерной структуры фермента G3PDH (Wright et al., 1972). Исходные (родительские) формы имели разные аллели локуса *G3Pdh*.

Многие тетрамерные белки кодируются у одной особи двумя генами или большим их числом. В случае гемоглобинов животных (включая многих рыб) и человека тетрамер образуется за счет соединения двух разных гомодимеров, полипептидные цепи которых кодируются разными генами ( $\alpha_2\beta_2$ ,  $\alpha_2\gamma_2$  и др.). У одного индивида имеется несколько типов таких молекул; в результате спектр гемоглобина при электрофорезе оказывается уже у гомозигот очень сложным, а у гетерозигот осложняется еще больше. Такие ферменты, как ЛДГ, также представлены в геноме рыб несколькими локусами (не менее чем двумя). Продукты двух основных генов, как и в случае аллельных продуктов, сочетаются, давая пять изоэлементов (реже у рыб образуются только три):

$A_4$ ,  $A_3B$ ,  $A_2B_2$ ,  $AB_3$ ,  $B_4$  или  $A_4$ ,  $A_2B_2$ ,  $B_4$ .

Если один из генов находится в гетерозиготном состоянии, образуется 15 изоцимов вместо пяти, у двойных гетерозигот — 35. Фактически при электрофорезе обычно их насчитывается меньше вследствие совпадения электрических зарядов у некоторых из них — у лососевых рыб, например, мы находим у гетерозигот по одному из локусов ЛДГ всего девять четко различимых полос в геле (рис. 45, е).

Особое место занимают случаи, когда один из аллелей белкового локуса совсем не дает продукта или этот продукт оказывается неактивным и не может быть обнаружен. При наличии такого «нулевого» аллеля в гомозиготном состоянии на электрофореграмме ничего не появляется, у гетерозигот и у гомозигот по активному аллелю заметен один диск (сильнее выраженный у гомозигот). Полиморфизм по нулевому аллелю легко отличить от других типов белкового полиморфизма (рис. 45, ж).

Генетический анализ аллелей, кодирующих аллозимы (или аллоформы) с одинаковой подвижностью в электрическом поле, но с разной интенсивностью окрашивания, позволяет обнаружить изменчивость регуляторных генов. Эти гены усиливают или ослабляют действие определенного структурного гена (рис. 45, з). Как можно судить по исследованиям, проведенным на дрозофиле (McDonald, Ayala, 1978; Ayala, McDonald, 1980; Chandless, Scandalios, 1984), вариация регуляторных генов так же широко распространена в популяциях, как и вариация по структурным генам.

Недавно у дрозофилы было найдено большое число «температурных» вариантов изоцимов. Эти варианты представлены аллельными формами с одинаковой подвижностью (и, следовательно, со сходным электрическим зарядом), но различающимися по теплоустойчивости (Bernstein et al., 1973; Singh et al., 1975; Coyne et al., 1978; Lewontin, 1978). Выявление изоцимов с различной теплоустойчивостью возможно при комбинировании электрофореза с прогревом тканевых гомогенатов или сывороток до температур денатурирующих белки или подавляющих ферментативную активность. В последующем такие варианты подвергаются гибридологическому анализу. Аллели, продуцирующие белки с разной теплоустойчивостью («тепловые»), имеются и у рыб. Так, у нерки *Oncorhynchus nerka* аллель  $B^1$  локуса *Ldh-B1* в разных популяциях кодирует аллозимы с одинаковой электрофоретической подвижностью, но с различной теплоустойчивостью (Allendorf, Utter, 1979). В этом случае генетический анализ не был проведен, но можно предположить, что в северных и южных популяциях нерки американского побережья Тихого океана имеются два разных аллеля с разной резистентностью к нагреву их продуктов. Вероятно, у рыб частота тепловых аллелей так же высока, как и у насекомых.

Идентификация генотипов на основе электрофореграмм у рыб, как и у других организмов, осуществляется сравнительно легко.



Затруднения возникают обычно при наличии нескольких конформационных состояний одного изоэпимера (изоформы), чаще всего связанных с присоединением к молекуле белка одной или нескольких частей других веществ. Трудно расшифровываются также случаи, когда полосы активности в гелях, соответствующие разным аллоформам, расположены очень близко друг к другу или даже полностью совпадают. В сложных случаях используются иммуногенетические методы, в частности обработка тканевых гомогенатов антисывороткой, содержащей антитела к определенным типам изучаемых белков. Не меньшее значение имеет гибридологический анализ — скрещивание особей с различными белковыми фенотипами и последующее электрофоретическое исследование потомства. Такие скрещивания часто не требуют длительного времени, так как расщепление по белкам нередко можно обнаружить уже при изучении эмбрионов и личинок (см., напр.: Mork, Sundnes, 1983).

Методика электрофореза белков в крахмале и полиакриламиде детально рассмотрена во многих руководствах (Davis, 1964; Brewer, Sing, 1970; Shaw, Prasad, 1970; Маурер, 1971; Gordon A., 1975; Harris, Hopkinson, 1976; Серов и др., 1977; Остерман, 1981; Gaal et al., 1981). Мы не будем обсуждать здесь методические вопросы. Отметим только, что в настоящее время используются камеры различной конструкции, приспособленные для горизонтального и вертикального электрофореза, с охлаждением и без него, с разными размерами гелевых пластин или трубочек. Удобны камеры с меняющейся толщиной гелей (Трувеллер, Нефедов, 1974); гелевые пластины могут быть разрезаны на два, три или даже четыре слоя с последующим изучением нескольких разных белков. Наиболее простой по своему устройству является камера конструкции В. А. Поспелова (рис. 46). Гели в этом случае полимеризуются между двумя стеклами в горизонтальном положении; если толщина геля не превышает 2 мм, раствор, вводимый пипеткой в пространство между стеклами, не вытекает благодаря капиллярным силам. Надо отметить, что разгонять белки, неустойчивые к нагреву, в таких камерах опасно, гели в них легко перегреваются.

Иногда хороших результатов можно достигнуть при помощи электрофореза в агаре или в ацетилцеллюлозе (Gauldie, Smith, 1978), однако крахмальный и полиакриламидный электрофорезы обладают более высокой разрешающей способностью. Еще лучшего разделения белков можно добиться, используя изоэлектрофокусирование белков в полиакриламидном геле (Kühnl, Spielmann, 1978).

Преимущества, связанные с электрофоретическим разделением генетических вариантов белков, привели к быстрому проникновению этого метода в популяционно-генетические исследования и к столь же быстрому развитию новой области знания — биохимической генетики популяций. Одновременно полиморфные белковые локусы стали широко использоваться как генетические маркеры при проведении селекции животных и растений.

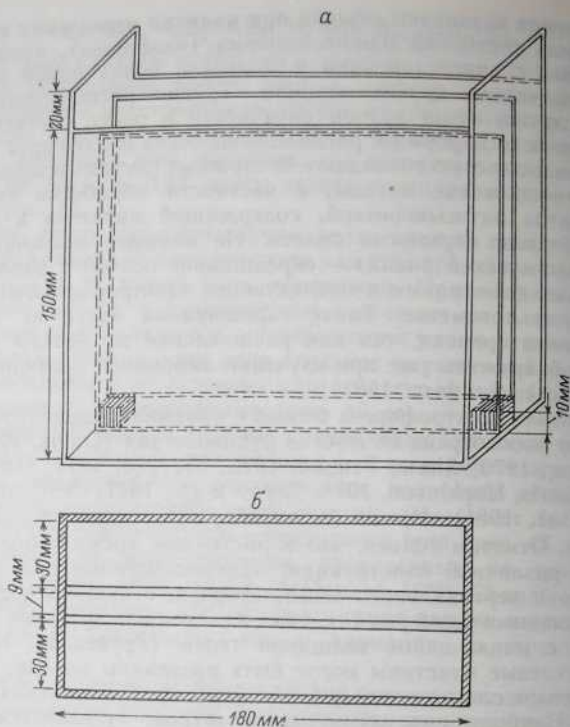


Рис. 46. Блочная камера для вертикального электрофореза в полиакриламидном геле (конструкция В. А. Поспелова).

*a* — вид сбоку; *b* — вид сверху.

#### ОБЩИЙ УРОВЕНЬ ПОЛИМОРФИЗМА У РЫБ

В опытах, проведенных на дрозофиле в середине 60-х годов, было показано, что уровень генетического полиморфизма в различных популяциях может быть определен количественно путем одновременного исследования многих белков (Hubby, Lewontin, 1966; Lewontin, Hubby, 1966). Такого рода работы были проведены затем на многих других организмах, при этом было показано, что доля полиморфных локусов в отдельной популяции составляет в среднем около 30 % у растений, 30—40 % у беспозвоночных животных и 20—30 % у позвоночных, включая человека (Lewontin, 1974; Powell, 1975; Selander, 1976; Nevo, 1978; Nevo et al., 1984). Гетерозиготность (среднее число локусов, находящихся в гетеро-

зиготном состоянии у одной особи, отнесенное к общему числу локусов) оказалась равной в среднем 7.5% у растений, 10% у беспозвоночных и 4—8% у позвоночных животных и человека. Немало работ, посвященных определению уровня биохимического полиморфизма, выполнено на рыбах (табл. 25).

Средние значения  $P$  (относительное число полиморфных локусов) и  $H$  (средняя гетерозиготность) у рыб невелики. Вместе с тем наблюдаются большие различия по уровню генетической изменчивости между таксонами и внутри некоторых из них. К числу наиболее гетерогенных групп относятся корюшки (*Hypomesus*), океанская сельдь *Clupea harengus*, сиговые рыбы (Coregoninae), угри (Anguillidae), некоторые виды зубастых карпов (группа *Poecilia reticulata*, фундулюс *Fundulus heteroclitus*), колюшка *Gasterosteus aculeatus*, треска *Gadus morhua*, бельдюга *Zoarces viviparus*, камбалы (Pleuronectidae) и другие рыбы. Относительно низкие показатели характерны для веслоноса *Polyodon spatula* и элопиевых (род *Albula*), для некоторых лососевых (Salmonidae), чукучановых (Catostomidae) и скорпеновых (Scorpaenidae) рыб, а также палтуса *Hippoglossus hippoglossus*. Малую изменчивость лососевых рыб иногда объясняют их полиплоидным происхождением (Алтухов и др., 1972; Салменкова, Волохонская, 1973; Алтухов, 1974). Эта гипотеза нам кажется недостаточно аргументированной. В той же группе лососевых мы находим очень изменчивые виды форелей *Salmo gairdneri*, *S. clarki*, *Salvelinus fontinalis* и весьма гетерогенных сегов (*Coregonus*); у ряпушки, обыкновенного сига и пыжьяна число полиморфных локусов составляет 27—40%, средняя гетерозиготность колеблется в пределах 8—15.5%. Очень изменчив и обыкновенный карп *Cyprinus carpio* L. (Allendorf, Utter, 1979; Паавер, 1979; Тихомирова, 1983, 1984а, 1984б; Vuorinen, 1984b). Надо добавить, что при определении степени гетерогенности лососевых рыб некоторые авторы включали в свои расчеты большое число локусов малоизменчивых неферментативных белков — гемоглобинов и кристаллинов (Салменкова, Волохонская, 1973; Омельченко, 1975б).

Относительно низкий уровень изменчивости в некоторых таксонах рыб и у отдельных видов в пределах семейства скорее может рассматриваться как следствие их узкой экологической специализации или же малой величины природных популяций у видов, ареалы которых раздроблены на множество малочисленных изолятов. Мономорфны по всем белковым локусам клоны *Rivulus marmoratus* — рыбы, размножающейся при помощи самооплодотворения (Vrijenhoek, 1985). У харацид из рода *Astyanax* виды, живущие в наземных водоемах, отличаются высокой изменчивостью, тогда как пещерные обитатели очень мономорфны, в одной из популяций полиморфизм вообще не был обнаружен (Avisé, Selander, 1972). Сходные данные были получены и в отношении наземных и пещерных видов сем. Amblopsiidae (Swofford et al., 1980). Мономорфизм пещерных рыб может быть результатом инбридинга, неизбежного при малочисленности популяций; он свя-



Т а б л и ц а 25

Уровень белкового полиморфизма у рыбообразных и рыб

Семейство	Род и вид	Число локусов	Доля полиморфных локусов, P, %	Средняя гетерозиготность, H, %	Литературный источник	
Cyclostomata Petromyzonidae	<i>Lampetra planeri</i>	30	30	7.6	[70]	
	<i>Petromyzon marinus</i>	25	16	4.6	[39]	
Pisces						
Polyodontidae	<i>Polyodon spathula</i>	35	3—6	1.3	[16]	
Albulidae	<i>Albula vulpes</i>	84	—	0.5	[52]	
	<i>A. nemoptera</i>	84	—	2.2	[52]	
Chanidae	<i>Chanos chanos</i>	38	16—23	7.5	[71]	
Clupeidae	<i>Clupea harengus</i>	33	33	11.3	[51]	
	То же	37	29—46	6.8—7.3	[3]	
Salmonidae	<i>Salmo salar</i>	59	12	3.3	[21]	
	То же	37	19	2.6	[49]	
	» »	30	20	2.4	[1, 32]	
	» »	45	7	2.3	[60]	
	<i>S. salar sebago</i>	33	3	1.1	[68]	
	<i>S. gairdneri</i>	19—23	26	3.7	[65]	
	То же	30	50	6.0	[1]	
	» »	24	—	10.3	[10]	
	» »	16	44	5.8	[49]	
	» »	26	31	14.9	[27]	
	» »	26	12—23	4.4—6.1	[23]	
	<i>S. clarki</i> :					
	прибрежные популяции	30	50	6.3	[1]	
	внутренние популяции	30	50	2.1	[1]	
	<i>S. clarki</i>	30	50	10.0	[15]	
	<i>S. trutta</i>	63	22	—	[63]	
	То же	35	26	2.5	[49]	
	<i>S. trutta m. fario</i>	34	15	—	[18]	
	<i>S. apache</i>	25	0	0	[1]	
	<i>Salvelinus fontinalis</i>	39	50	8.1	[61]	
	<i>S. namaycush</i>	50	12	1.5	[22]	
	<i>S. alpinus</i>	34	11	3.6	[51]	
	То же	26	11	3.0	[37]	
	<i>S. leucomaenis</i>	38	8	2.4	[51]	
	<i>S. malma</i>	—	13—15	—	[50]	
	<i>Oncorhynchus keta</i>	20—25	18	4.5	[1]	
	То же	46	11	2.0	[2]	
<i>O. gorbuscha</i>	20—25	—	3.9	[1]		
То же	30	15—17	2.9	[46]		
<i>O. nerka</i>	20	30	4.6	[66]		
То же	26	23	4.4	[49]		
<i>O. tshawytscha</i>	30	—	3.5	[1]		
<i>O. kisutch</i>	20—25	—	1.5	[46]		
<i>O. masu</i>	—	14—17	4.4	[34]		
<i>Coregonus clupeaformis</i>	—	22—28	7.7	[17]		
То же	32	19	6.8	[28]		
» »	—	—	7.0	[69]		
<i>C. albula</i>	25	52	8.0	[40]		
То же	21	28	12.0	[64]		
<i>C. hoyi</i> , <i>C. kiji</i> , <i>C. zenithicus</i> (3 вида)	—	8	4.2			

Таблица 25 (продолжение)

Семейство	Род и вид	Число локусов	Доля полиморфных локусов, Р, %	Средняя гетерозиготность, Н, %	Литературный источник
Osmeridae	<i>C. lavaretus</i>	32	39	10.0	[40]
	<i>C. nasus</i>	26	18	5.4	[40]
	<i>C. pidschian</i>	26	27	15.4	[40]
	<i>C. peled</i>	41	25	11.7	[40]
	<i>Hypomesus olidus</i>	28	36	11.3	[51]
Anguillidae	<i>Anguilla anguilla</i>	20	65	18.1	[48]
	<i>Conger conger</i>	20	32	7.6	[48]
Cyprinidae	<i>Cyprinus carpio</i>	44	48	—	[47]
	<i>Rhinichthys cataractae</i>	21	15	5.4	[41]
	<i>Lavinia exilicauda</i>	24	25	5.3	[5]
	<i>Hesperoleucus symmetricus</i>	24	25	6.8	[5]
	Карповые Калифорнии (9 видов)	24	13	3.8	[5]
Catostomidae	<i>Campostoma</i> ssp. (3 вида)	19	19	5.6	[13]
	<i>Thoburnia rathoeca</i>	34	18	5.5	[11]
	<i>Th. hamiltoni</i>	34	6	1.5	[11]
	<i>Th. atripinnae</i>	34	6	0.8	[11]
	<i>Hypentelium</i> ssp. (3 вида)	38	3.5—6.6	0.8—2.8	[12]
Cobitidae	<i>Catostomus santaanae</i>	33	12	4.0	[14]
	<i>Cobitis delicata</i>	20	10	1.1	[33]
Characidae	<i>Astyanax</i> spp.: наземные	17	29—41	11.2	[6]
	пещерные	17	0—10	3.6	[6]
Amblyopsidae	<i>Chologaster cornuta</i> , наземные	19—22	—	4.0	[62]
	<i>Ch. agassizi</i> , факультативно наземные	19—22	—	2.8	[62]
	<i>Typhlichthys subterraneus</i> , пещерные	19—22	—	1.9	[62]
	<i>Amblyopsis spetaea</i> , пещерные	19—22	—	0	[62]
	<i>A. rosae</i> , пещерные	19—22	—	0.6	[62]
Cyprinodontidae	<i>Fundulus heteroclitus</i>	25	56	18.0	[42]
	<i>Aphanius dispar</i>	19	15	4.9	[36]
Poeciliidae	<i>Poecilia reticulata</i>	16	19, 25	8.4, 10.4	[45, 53]
	<i>Poeciliopsis</i> ssp. (3 вида)	16	5—15	1.6—4.7	[67]
Atherinidae	<i>Leuresthes tenuis</i>	33	15	3.6	[59]
	То же	33	—	3.8	[19]
	<i>L. sarsina</i>	33	—	3.3	[19]
Gadidae	<i>Menidia</i> spp. (5 видов)	24	10	5.1	[31]
	<i>Gadus morhua</i>	15	30	8.0	[20]
	То же	38	30	8.2	[43]
	<i>Theragra chalcogramma</i>	25	32	—	[29]
Macrouridae	<i>Coryphaenoides acrolepis</i>	25	16	3.3	[54]
	<i>Macruronus novaezelandiae</i>	12	16	2.7	[58]

Таблица 25 (продолжение)

Семейство	Род и вид	Число локусов	Доля полиморфных локусов, Р, %	Средняя гетерозиготность, Н, %	Литературный источник
Gasterosteidae	<i>Gasterosteus aculeatus</i> : пресноводные	—	21—27	8.4—10.0	[4]
	анадромные	—	42	13.0	[4]
Mugilidae	<i>Mugil cephalus</i>	30	20	7.1	[59]
Centrarchidae	<i>Lepomis</i> spp. (10 видов)	14—15	16	5.9	[7]
	<i>Pomoxis</i> , <i>Micropterus</i> spp., и др. (9 видов)	11—14	—	3.0	[8]
Pomacentridae	3 вида	20—29	15	8.3	[59]
Labridae	<i>Halichoeres</i> spp. (3 вида)	28	—	5.7	[59]
Sparidae	<i>Chrysophrys auratus</i>	23	17—26	8.2	[56]
Clinidae	<i>Gibbonsia metzi</i>	28	18	4.3	[59]
Zoarcidae	<i>Zoarces viviparus</i>	32	28	8.9	[24]
Cichlidae	<i>Cichlasoma cyanoguttatum</i>	13	0	0	[35]
	<i>Cichlasoma</i> , <i>Petrotilapia</i> , <i>Pseudotropheus</i> spp. (7 видов)	14—15	14—15	3.5—6.9	[35]
Gobiidae	<i>Bathygobius ramosus</i>	23	—	0.5	[59]
	<i>Gillichthys mirabilis</i>	29	20	4.6	[59]
Notothenidae	<i>Trematodus</i> spp. (3 вида)	21—26	9	2.1	[59]
Scombridae	<i>Scomber scombrus</i>	—	16	2.7	[57]
	То же	—	18	4.9	[55]
Scorpaenidae	<i>Sebastes</i> spp. (3 вида)	23	4—8	2.6	[30]
	<i>Sebastes</i> spp. (2 вида)	—	—	0.4—6.0	[72]
	<i>Sebastolobus</i> spp. (2 вида)	20	20—30	4.7—4.9	[54]
Hexagrammidae	<i>Ophiodon elongatus</i>	39	8	2.2	[26]
Pleuronectidae	<i>Pleuronectes platessa</i>	45	51	10.2	[9]
	<i>Platichthys stellatus</i>	32	56	9.7	[25]
	<i>Kareius bicoloratus</i>	32	25	8.9	[25]
	<i>Hippoglossus hippoglossus</i>	25	4.0	0.4	[44]
	14 видов	8—23	28 (6—50)	8.5 (0.5—28.1)	[38]
Средние			19.6 (n=131)	5.34 (n=149)	[74]
			20.9	5.1	[73]
			19.1	6.3	[47]

Примечание. При составлении таблицы использованы данные по 1983 г. включительно. Литературные источники: [1] — Allendorf, Utter, 1979; [2] — Алтухов и др., 1972; [3] — Andersson et al., 1981; [4] — Avise, 1976b; [5] — Avise, Ayala, 1976; [6] — Avise, Selander, 1972; [7] — Avise, Smith, 1974; [8] — Avise et al., 1977; [9] — Beardmore, Ward, 1977; [10] — Busack et al., 1979; [11, 12] — Buth, 1979b, 1980; [13] — Buth, Burr, 1978; [14] — Buth, Crabtree, 1982; [15] — Campton, 1980; [16] — Carlson et al., 1982; [17] — Casselman et al., 1981; [18] — Chakraborty et al., 1982; [19] — Crabtree, 1983; [20] — Cross, Payne, 1978; [21] — Cross, Ward, 1980; [22] — Dehring et al., 1981; [23] — Fisher et al., 1982; [24] — Frydenberg, Simonsen, 1973; [25] — Fujio, 1977;



[26] — Giorgi et al., 1982; [27] — Guyomard, 1981; [28] — Ihssen et al., 1981; [29] — Iwata, Numachi, 1979; [30] — Johnson A. et al., 1973; [31] — Johnson M., 1976; [32] — Khanna et al., 1975b; [33] — Kimura Masao, 1978b; [34] — Kirkpatrick, Selander, 1979; [35] — Kornfield, Koehn, 1975; [36] — Kornfield, Nevo, 1976; [37] — Kornfield et al., 1981; [38] — Коваль, Богдаинов, 1982; [39] — Krueger, Spangler, 1981; [40] — Локина, 1983; [41] — Merritt et al., 1978; [42] — Mitton, Koehn, 1975; [43] — Mork et al., 1982; [44] — Mork, Hang, 1983; [45] — Nayudu, 1975; [46] — Омельченко, 1975б; [47] — Паавер, 1983; [48] — Rodino, Sompragini, 1978; [49] — Ryman, 1983; [50] — Салменкова, Омельченко, 1978; [51] — Салменкова, Волоховская, 1973; [52] — Shaklee, Tamary, 1981; [53] — Shami, Beardmore, 1978b; [54] — Siebenaller, 1978; [55] — Smith, Jamieson, 1980; [56] — 58] — Smith et al., 1978, 1981a, 1981b; [59] — Somero, Soule, 1974; [60] — Stahl, 1981; [61] — Stoneking et al., 1981b; [62] — Swofford et al., 1980; [63] — Taggart et al., 1982; [64] — Todd, 1981; [65, 66] — Utter et al., 1973a, 1980; [67] — Vrijenhoek, 1979a; [68] — Vuorinen, 1982; [69] — Vuorinen et al., 1981; [70] — Ward et al., 1981; [71] — Wisnaus, 1980; [72] — Wishard et al., 1980; [73] — Nevo et al., 1984; [74] — наши данные.

зан, вероятно, и с большим постоянством условий существования рыб в пещерах. Среди чукучановых рыб относительно примитивные роды (*Ictiobus* и др.) отличаются высокой гетерозиготностью ( $\bar{H} = 6.7\%$ ), а у более специализированных (*Moxostoma*, *Catostomus*) она снижена до  $3.8\%$  (Fisher, 1984). Различаются по уровню полиморфизма и разные виды тилапий — у *Oreochromis niloticus*  $\bar{H} = 9.1\%$ , а у *O. aureus* и особенно у специализированного вида *O. zilli* гетерозиготность уменьшена до  $3.1$  и  $1.8\%$  (Basiao, Taniguchi, 1984; Camacho et al., 1985).

Известно, что к числу малоизменчивых белков относятся гистоны — один из важнейших компонентов хромосом. Недавно было установлено, что такими же устойчивыми являются и белки клеточных мембран (Манченко, Никифоров, 1979). Добавим, что изменчивость клеточных белков в клонируемых клетках человека, исследованная при помощи двунаправленного электрофореза и радиоактивного мечения, оказалась очень низкой (McConkey et al., 1979).

Электрофорез позволяет обнаружить примерно лишь третью часть аллелей каждого локуса. При помощи нагрева белков (перед проведением электрофореза) удается обнаружить значительную часть остальной биохимической изменчивости. Принимая во внимание, с одной стороны, данные о незначительном полиморфизме структурных клеточных белков и, с другой, о наличии скрытых «тепловых» аллелей, мы можем утверждать, что рыбы, как и все другие организмы, чрезвычайно гетерогенны. Даже если допустить, что гетерозиготность составляет только половину той величины, которая получена экспериментально, т. е. приравнять ее к  $2.6\%$ , то при наличии в геноме рыб минимум  $10\,000$  «структурных» генов число гетерозиготных локусов у каждой особи будет равно в среднем  $260$ .

Популяции рыб насыщены полиморфными генами, представленными двумя, тремя, а нередко и большим числом аллелей. О происхождении и значении такого огромного внутривидового полиморфизма мы будем говорить после обзора всех данных, накопленных до настоящего времени по генетике белковых локусов у рыб.

## ГЕНЕТИКА НЕФЕРМЕНТАТИВНЫХ БЕЛКОВ У РЫБ

**Трансферрины.** Среди  $\beta$ -глобулинов сыворотки крови важную роль играют трансферрины, переносящие железо, необходимое для построения молекул гемоглобина. Легкость обнаружения трансферрина при электрофорезе и удивительная простота наследования аллелей локуса трансферрина (*Tf*) способствовали появлению многочисленных работ, посвященных полиморфизму этого белка (табл. 26). У большинства видов рыб локус *Tf* изменчив, число аллелей варьирует в пределах от двух до 13 (чаще три-четыре). Полиморфизм обнаружен во всех исследованных таксонах рыбообразных и рыб. Трансферрин — мономерный белок с молекулярным весом около 70 000 (Valenta et al., 1976a; определение относится к карпу). На электрофореграммах гомозиготы представлены обычно одной полосой (изоформой), гетерозиготы — двумя (рис. 47, 48). У некоторых рыб (например, у атлантического лосося *Salmo salar*) вместо одного диска у гомозигот можно заметить два, у гетерозигот — три или четыре.

В геноме всех рыб обычно имеется (или работает) только один локус *Tf*, часто с несколькими аллелями и, соответственно, аллоформами белка. Полиплоидные виды не представляют исключения: у карпа, у двух видов карася, у усача (*Barbus barbuis*), у всех чукучановых и лососевых также обнаружен лишь один локус. Это можно объяснить большим постоянством основной функции трансферрина — переноса железа. Второй локус, если он возникает (в результате удвоения генома или региональной дупликации), оказывается ненужным и рано или поздно разрушается или перестает работать. Наличие нескольких аллельных форм трансферрина у большинства видов рыб явно не случайно. Некоторые исследователи связывают это с второй «нагрузкой» данного белка, а именно с его бактерицидными (защитными) свойствами (Mappwell, Baker, 1970; Hegenaue, Saltman, 1975, и др.), сильнее проявляющимися у гетерозигот.

Генетический анализ, проведенный на карпе и трех видах лососевых рыб, показал наличие точного менделевского наследования всех вариантов трансферрина. Приведем результаты нескольких типичных скрещиваний:

карп: ♀  $CC \times \delta AB = 98AC + 93BC$  (Балахнин, Галаган, 1972);

♀  $AD \times \delta AA = 40AA + 32AD$  (Valenta et al., 1976a);<sup>5</sup>

радужная форель: ♀  $AA \times \delta AC = 32AA + 28AC$  (Utter et al., 1973b);

кижуч: ♀  $AC \times \delta BC = 30AB + 28AC + 25BC + 29CC$  (Utter et al., 1973b);

атлантический лосось: ♀  $AC \times \delta AC = 29AA + 52AC + 21CC$  (Møller, 1970).

<sup>5</sup> Обозначения аллелей изменены в соответствии с обозначениями Л. И. Московкина и др., 1973.

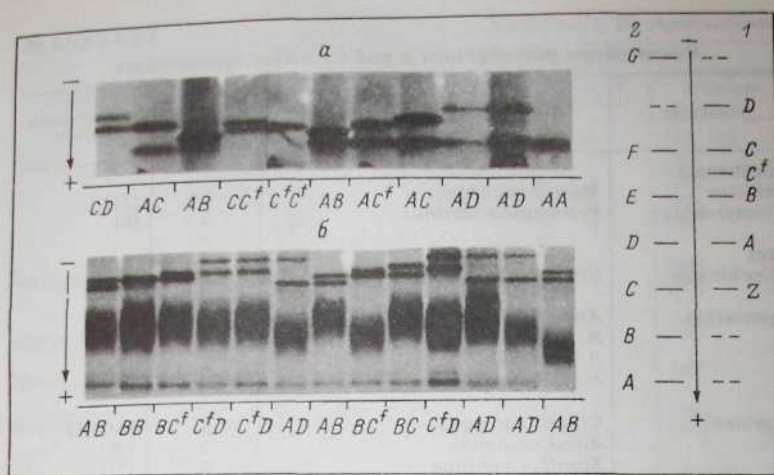


Рис. 47. Трансферрины карпа *Cyprinus carpio* (фот. Г. М. Сабинина).  
 а — карпы Урала; б — карпы Московской области. Обозначения фракций: 1 — по: Москoв-кин и др., 1973; 2 — по: Valenta et al., 1976a.

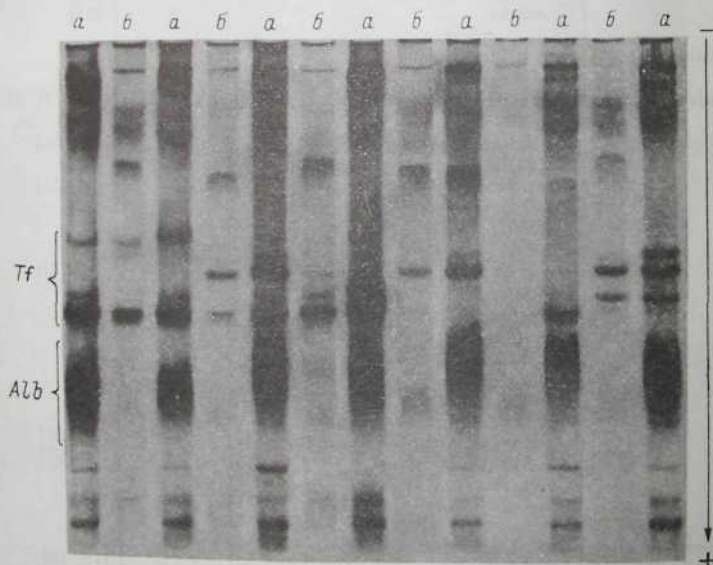


Рис. 48. Изменчивость трансферринов (*Tf*) и альбуминов (*Alb*) у рoшшинского карпа (фот. Г. М. Сабинина).  
 а — без обработки; б — с добавлением в сыворотку риванола.



## Полиморфизм рыбообразных и рыб по локусу трансферрина

Семейство	Род и вид	Число аллелей ( $q > 0.01$ )	Литературный источник
Cyclostomata	<i>Myxine glutinosa</i>	2*	[24]
	<i>Petromyzon marinus</i>	2	[6]
Pisces			
Scyliorhinidae	<i>Scyliorhinus</i> spp. (2 вида)	2	[6]
Acipenseridae	<i>Acipenser güldenstädti</i>	6	[2, 7]
	<i>A. stellatus</i>	3	[8]
	<i>A. ruthenus</i>	2	[7]
	<i>Huho huho</i>	3	[7]
Clupeidae	<i>Clupea harengus</i>	4	[34, 46]
	<i>Alosa aestivalis</i>	3	[26]
	<i>Sprattus sprattus</i>	3	[57]
Salmonidae	<i>Salmo salar</i>	4	[28, 38]
	<i>S. gairdneri</i>	2*	[50, 51]
	<i>S. clarki</i>	2*	[52]
	<i>Salvelinus fontinalis</i>	3	[60]
	<i>Oncorhynchus kisutch</i>	3	[44, 49, 51]
	<i>Coregonus lavaretus</i>	3	[37]
	<i>C. albula</i>	2	[21]
	<i>C. nasus</i>	2	[21]
Argentinidae	<i>Argentina silus</i>	2*	[31]
Cyprinidae	<i>Cyprinus carpio</i>	8	[1, 3, 9, 33, 41, 53, 54, 60]
	<i>Carassius carassius</i>	5	[39, 55]
	<i>Carassius auratus gibelio</i>	7	[39]
	<i>Tinca tinca</i>	3	[54, 55]
	<i>Leuciscus leuciscus</i>	9	[55]
	<i>Leuciscus cephalus</i>	7	[55]
	<i>L. idus</i>	2	[55]
	<i>Abramis brama</i>	7	[45, 55]
	<i>Rutilus rutilus</i>	5	[43]
	<i>Alburnus alburnus</i>	9	[55]
	<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	6	[55]
	<i>Blicca bjorkna</i>	5	[55]
	<i>Aspius aspius</i>	2	[42]
	<i>Barbus barbus</i>	10	[55]
	<i>B. meridionalis petenji</i>	4	[53]
	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	3—5*	[35, 55]
	<i>Aristichthys nobilis</i>	3—5*	[35, 55]
	<i>Chondrostoma nasus</i>	2	[55]
	<i>Notropis</i> spp. (5 видов)	До 9	[27]
Catostomidae	<i>Catostomus commersoni</i>	2	[5]
	<i>Ictiobus cyprinellus</i>	2	[18, 19]
Anguillidae	<i>Anguilla anguilla</i>	4	[10, 36]
	<i>A. rostrata</i>	3	[10]
Ictaluridae	<i>Ictalurus melas</i>	4	[25]

Таблица 26 (продолжение)

Семейство	Род и вид	Число аллелей (q > 0.01)	Литературный источник
Gadidae	<i>Gadus morhua</i>	13	[15, 16]
	<i>G. virens</i>	2	[30]
	<i>G. polachius</i>	2	[29]
	<i>G. merlangus</i>	2	[29]
	<i>G. aeglefinus</i>	3	[29]
Merluccidae	<i>Merluccius productus</i>	4	[48]
	<i>M. merluccius</i>	5	[23]
Serranidae	<i>Morone saxatilis</i>	2	[32]
Cichlidae	<i>Tilapia</i> spp. (2 вида)	3	[22]
Sciaenidae	<i>Cynoscion regalis</i>	2 *	[40]
	<i>Leiostomus xanthurus</i>	2	[17]
Thunnidae	<i>Thunnus albacares</i>	3	[4, 13]
	<i>Th. alalunga</i>	3	[12]
	<i>Th. oxilunga</i>	3	[4]
	<i>Th. thynnus maccoyii</i>	2	[12]
	<i>Katsuwonus pelamis</i>	3	[13]
Scombridae	<i>Sarda chiliensis</i>	2	[4]
Pleuronectidae	<i>Pleuronectes platessa</i>	3	[20]
	<i>Hippoglossus stenolepis</i>	4	[20]
	<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	2 *	[11]
Tetraodontidae	<i>Opsanus tau</i>	3—4	[14]

Примечание. \* — число аллелей установлено не точно. Литературные источники: [1] — Балахнин, Галаган, 1972б; [2, 3] — Балахнин и др., 1972, 1973; [4] — Barrett, Tsuyuki, 1967; [5] — Beamish Tsuyuki, 1971; [6] — Boffa et al., 1967; [7] — Чихачев, 1983; [8] — Чихачев, Цветенко, 1979; [9] — Creyssel et al., 1966; [10] — Drilhon, Fine, 1971; [11] — Дьяков и др., 1981; [12] — Fujino, 1970; [13] — Fujino, Kang, 1968; [14] — Fyhn, Sullivan, 1974b; [15] — Jamieson, 1975; [16] — Jamieson, Turner, 1978; [17] — Jeffrey, 1981; [18] — Koehn, 1969b; [19] — Koehn, Johnson, 1967; [20] — Ligny de, 1966; [21] — Локшина, 1980; [22] — Malecha, Ashton, 1968; [23] — Mangaly, Jamieson, 1979; [24] — Manwell, 1963; [25] — Marneux, 1972; [26] — McKenzie, Martin, 1975; [27] — Menzel, 1976; [28] — Möller, 1970; [29, 30] — Möller, Naevdal, 1966, 1974; [31] — Möller et al., 1967; [32] — Morgan et al., 1973; [33] — Московский и др., 1973; [34] — Naevdal, 1969; [35] — Ненашев, Рыбаков, 1978; [36] — Pantelouris et al., 1970; [37] — Pavlu et al., 1971; [38] — Рауне, 1974; [39] — Поляковский и др., 1973; [40] — Russell, Jeffrey, 1978; [41] — Сапрыкин, 1979; [42] — Седов, Кривасова, 1973; [43] — Седов и др., 1976; [44] — Suzumoto et al., 1977; [45] — Tammert, 1974; [46] — Трувеллер и др., 1973а; [47] — Tsuyuki et al., 1971; [48] — Utter, Hodgins, 1971; [49—51] — Utter et al., 1970а, 1973б, 1980б; [52] — Valenta, 1978b; [53] — Valenta, Kábal, 1968; [54, 55] — Valenta et al., 1976а, 1977б; [56] — Велдре, Велдре, 1979; [57, 58] — Wilkins, 1971b, 1972; [59] — Wright, Atherton, 1970; [60] — Walawski et al., 1985.

Все аллели *Tf* кодоминантны, соотношения фенотипов в потомстве обычно близки к ожидаемым, лишь в немногих случаях отмечен дефицит особей определенных классов. Нулевых аллелей не найдено. Иногда определение генотипа по локусу *Tf* по электроforeграммам затруднено из-за наличия у гетерозигот трех полос вместо двух; как показала проверка одного такого случая у карпа, одна из трех «изоформ» являлась результатом конформационного изменения молекулы трансферрина. Конформации, по-видимому, встречаются нередко, но концентрация конформационных изоформ невелика и чаще всего они представлены слабыми «теньями» (Valenta et al., 1977b). У лососевых и ряда других рыб множественность молекулярных форм при электрофорезе может быть объяснена разным количеством остатков сиаловой кислоты (от одного до четырех), которые могут присоединяться к трансферрину (Herschberger, 1970).

Соотношение частот аллелей *Tf* в популяциях рыб обычно хорошо укладывается в рамки формулы Харди—Вейнберга (табл. 27). Бывают и отклонения — в отдельных выборках не хватает гетерозигот, реже наблюдается их избыток. Наиболее вероятной причиной дефицита гетерозигот следует считать смешение двух популяций, отличающихся по частотам аллелей (эффект Валуна). Так, в двух пробах лососей из рек Ньюфаундленда обнаружены были равновесные частоты (Møller, 1970).

	AA	AC	CC
Индийская река:			
получено . . . . .	1	14	97
ожидалось . . . . .	0.6	14.8	96.6
Ручей Эдис:			
получено . . . . .	21	56	43
ожидалось . . . . .	20.0	58.0	42.0

Смешение этих проб приводит к большому недобору гетерозигот.

	AA	AC	CC
Получено . . . . .	22	70	140
Ожидалось . . . . .	13.9	85.8	132.2

Количество гетерозигот по гену *Tf* в популяциях многих видов рыб достигает 30—40 %, а иногда, при большом числе аллелей (например, у карпа и трески), превышает 50 и даже 60 %. Трансферрины у рыб относятся к группе наиболее изменчивых белков.

Простота наследования, невысокие коэффициенты отбора по аллельным вариантам *Tf* и методическая легкость обнаружения трансферрина на электроforeграммах позволяют использовать трансферриновые аллели в качестве генетических маркеров.

**Гемоглобины.** Из 75 исследованных до 1969 г. видов рыб только у 17 был обнаружен полиморфизм по локусам гемоглобина



(Алтухов, 1969б). К настоящему времени количество полиморфных видов увеличилось почти до 50. Полиморфны миксины *Eptatretus stouti* (Li et al., 1972), несколько видов акул (Fyhn, Sullivan, 1974а), многие осетровые (Цветненко, 1980; Ролле, 1982; Чихачев, 1983), шпрот и чилийский анчоус (Wilkins, Пес, 1966; Simpson, Schlotfeldt, 1966; Naevdal, 1968; Велдре, Велдре, 1979), некоторые лососевые, в частности кета, кижуч, мальма и один из видов сигов (Lindsey et al., 1970; Омельченко, 1975б); из карпообразных рыб полиморфны обыкновенный карп *Cyprinus carpio*, линь, усач *Barbus barbus*, индийские карпы *Catla* и *Labeo*, дальневосточный вьюн (Callegarini, Cucchi, 1968; Dobrovolev, 1972; Kimura Masao, 1976; Krishnaja, Rege, 1977; Костенко, 1981). Полиморфизм обнаружен также у бельдюги (Christiansen, Frydenberg, 1974; Hjorth, 1974, 1975) и у камбалы *Hippoglossoides platessoides* (Naevdal, Bakken, 1974). Полиморфны и некоторые другие рыбы (Callegarini, 1966; Raunich et al., 1966, 1967, 1972; Westrheim, Tsuyuki, 1967; Schlotfeldt, 1968; Callegarini, Cucchi, 1969; Cucchi, Callegarini, 1969; Sharp, 1969, 1973; Manwell, Baker, 1970; Hasnain et al., 1973; Fyhn, Sullivan, 1974b; Картавцев, 1975; Braman et al., 1980; Basiao, Taniguchi, 1984).

Десять видов из семейства тресковых оказались полиморфными по гемоглобину, в частности треска, пикша, минтай и мойва (Sick, 1961, 1965а, 1965б; Frydenberg et al., 1965, 1969; Wilkins, 1966, 1971а; Møller, Naevdal, 1969; Jamieson, Jonsson, 1971; Jamieson, Thompson, 1972; Омельченко, 1975в; Mork et al., 1982).

Как и у млекопитающих, у рыб гемоглобины часто представлены несколькими молекулярными формами, сменяющимися друг друга в процессе развития или сосуществующими одновременно (Buhler, Shanks, 1959; Koch et al., 1967; Лукьяненко, Гераскин, 1971; Wilkins, 1971а; сводные данные по множественным гемоглобинам см.: Manwell, Baker, 1970). Каждая молекула гемоглобина состоит из четырех субъединиц, обычно сгруппированных по две. Разные субъединицы кодируются разными генами.

При полиморфизме по гемоглобинам мы нередко имеем две «обычные» (часто встречающиеся) аллельные формы и один-два редких аллеля. Наследуются аллели локуса *Hb* кодоминантно. У гетерозигот образуются оба родительских варианта, но гибридные продукты синтезируются далеко не во всех случаях. Гибридологический анализ не у одного вида рыб не был проведен, о характере наследования можно судить только по популяционным данным.

У карповых рыб пока обнаружено всего два гена гемоглобина (Hilse et al., 1966; Ohno, 1969а); можно ожидать, что их окажется больше. У полиплоидных лососевых имеется не меньше восьми структурных генов гемоглобина, их продукты (полипептиды) сочетаются, образуя много различных гетеротетрамеров, состоящих каждый из двух, трех и даже четырех разных полипептидов (Tsuyuki, Ronald, 1970, 1971). Число полос на электрофореграммах достигает 15—18 (Омельченко, 1973).

Популяционная изменчивость

Вид	Место взятия пробы	Тысяч		
		A	B	C
Сазан <i>Cyprinus carpio</i>	р. Дунай	34 (31.8)	10 (4.9)	10 (7.0)
Лосось <i>Salmo salar</i>	Канада и США (Лабрадор, штат Мэн)	10 (6.0)	—	75 (71.0)
	Ньюфаундленд	0 (0.8)	—	134 (134.9)
	Англия и Ирландия	—	2 (0.9)	4288 (4291.2)
Голец <i>Salvelinus fontinalis</i>	США, Пенсильвания: прудовые хозяйства	2 (2)	54 (57)	249 (248)
	естественные водоемы	—	1 (0.5)	125 (124.5)
Сельдь <i>Clupea harengus</i>	Северное море	34 (33.9)	79 (78.8)	—
Треска <i>Gadus morhua</i>	Побережье Норвегии	27 (25)	73 (67)	1409 (1405)
Тунец обыкновенный <i>Thunnus thynnus</i>	Тихий океан	267 (268)	0 (1)	—
Тунец зальбакор <i>Thunnus alalunga</i>	Тихий океан	167 (164)	25 (22)	—

Примечание. В скобках — ожидаемое число рыб, рассчитанное на формулу Харди—Вейнберга; \* — достоверное отклонение от теоретических равновесных частот (избыток гомозигот). Из пробы сазанов исключен экземпляр, вероятно, гетерозиготный по пятому (редкому) аллелю. Литературные источники: [1] — Fugino, Kang, 1968; [2] — Galaган, 1973; [3, 4] — Møller, 1968, 1971; [5] — Payne, 1974; [6] — Payne et al., 1971; [7] — Трувеллер и др., 1973а; [8] — Wright, Atherton, 1970.

Вопрос об уровне изменчивости гемоглобинов у рыб до конца еще не разрешен. Полиморфные формы мы находим в самых различных таксонах, и чаще всего в этих же таксонах имеется много мономорфных видов. В целом можно считать гемоглобины рыб значительно менее изменчивыми, чем трансферрины, мономорфных видов много в большинстве таксонов, зимограммы гемоглобинов видоспецифичны (Алтухов, 1969б; Алтухов, Рычков, 1972; Бушуев и др., 1975). Это позволяет успешно использовать их в целях диагностики и анализа эволюционных связей близких видов рыб. Генетический полиморфизм гемоглобинов у рыб, как у многих других животных и у человека, ограничен. Это, очевидно, связано с тонкой и точной пригнанностью молекул гемоглобина к выполнению своих функций и с малой вероятностью появления новых полезных мутаций.

**Гаптоглобины.** Эти белки входят в состав  $\beta$ -глобулинов сыворотки крови и выполняют в организме специфическую функцию — связывают свободный гемоглобин. Значение такого комплексирования до сих пор не выяснено (Harris, 1970). У человека поли-

Таблица 27

по типам трансферрина у рыб

трансферрина и их частоты (шт.)							n	Литературный источник
D	AB	AC	AD	BC	BD	CD		
0 (0.1)	21 (24.9)	30 (30.9)	4 (4.2)	5 (11.7)	2 (1.6)	2 (2.0)	119 *	[2]
—	—	32 (40.0)	—	—	—	—	117 *	[4]
—	—	22 (20.3)	—	—	—	—	156	[5]
—	—	—	—	124 (121.9)	—	—	4414	[6]
—	21 (19)	36 (39)	—	240 (237)	—	—	602	[8]
—	—	—	—	14 (14.6)	—	—	140	[8]
—	103 (103.3)	—	—	—	—	—	216	[7]
—	77 (81)	373 (373)	—	605 (613)	—	—	2564	[3]
—	35 (33)	—	—	—	—	—	302	[1]
—	115 (121)	—	—	—	—	—	307	[1]

морфизм по гаптоглобинам имеет глобальное распространение (Эфронсон, 1968; Haggis, 1970). У рыб изменчивость по гаптоглобинам почти не изучена. Описаны три варианта (A, B и 0) у двух видов морских окуней — *Sebastes mentella* и *S. marinus* (Нефедов, 1969), но наследование этих вариантов не прослежено. Простая двухаллельная кодоминантная система гаптоглобинов открыта у серебряного карася (Поляковский и др., 1973). Есть указания на полиморфизм гаптоглобинов у обыкновенного карпа (Чутаева и др., 1975б).

**Альбумины и преальбумины.** Генетическая вариация по альбуминам обнаружена у очень многих видов рыб. Не всегда удается расшифровать наблюдаемую при электрофорезе картину распределения альбуминовых фракций, иногда они расплывчаты и не образуют четких полос. Это является главной причиной сравнительно небольшого числа работ, посвященных генетике альбуминов. Больше всего исследований проведено на лососевых рыбах. Полиморфные системы альбуминов имеются у атлантического лосося и радужной форели, у нерки и кеты, у трех видов рода *Salvelinus* (Wright et al., 1966; Nyma, 1967; Wilkins, 1971b; Алтухов и др., 1972; Алтухов, 1973; Keese, Langholz, 1974) и у четырех видов сегов (Локшина, 1980). Число аллелей на локус варьирует в пределах от двух до четырех-пяти. Не менее



семи-восьми фенотипов альбумина наблюдается у карпа (рис. 48). У серебряного карася *Carassius auratus gibelio* из белорусского озера Судoble выделены три фенотипа альбуминов, предполагается наличие двух кодоминантных аутосомных аллелей (Поляковский и др., 1973). Распределение частот близко к равновесному.

	Генотипы и частоты			
	AA	A0	00	n
Получено . . . . .	17	79	61	157
Ожидалось . . . . .	20.3	72.3	64.4	

Полиморфны по альбуминам также представитель двоякодышащих протоптерус (*Masseyeff et al.*, 1963), четыре вида осетровых рыб (Лукьяненко и др., 1971, 1975; Балахнин и др., 1972; Чихачев, Цветненко, 1979а; Цветненко, 1980), океаническая сельдь и шпрот (*Naevdal*, 1969; Велдре, Велдре, 1979), три вида американских карповых рыб из рода *Notropis* (*Menzel*, 1976), сом *Lota vulgaris* (*Nyman*, 1966, цит. по: *Ligny de*, 1969), два вида морских окуней (Алтухов, 1974), треска (*Nyman*, 1966, цит. по: *Ligny de*, 1969). Можно предполагать, что полиморфными окажутся, как и по локусу *Tf*, очень многие рыбы. Близкие виды часто отличаются друг от друга по аллелям альбуминового локуса.

Четкая полиморфная система паральбуминов обнаружена недавно у радужной форели (*Gall, Bentley*, 1981). Полиморфны два локуса с совпадающей электрофоретической подвижностью их аллельных вариантов. Наследуются эти аллели дисомически, генетический анализ показал, что дублицированные локусы находятся в разных хромосомах.

Двухаллельные простые системы преальбуминов найдены у радужной форели и озерного гольца (*Wright et al.*, 1966; *Keese, Langholz*, 1974), у карпа, леща и некоторых других карповых рыб (Балахнин и др., 1973; Таммерт, Паавер, 1981), у подкаменщика *Myoxocephalus quadricornis* (*Nyman, Westin*, 1968).

**Неидентифицированные сывороточные белки.** Изменчивость сывороточных белков (без их идентификации) обнаружена у осетровых (Лукьяненко, Попов, 1969; Лукьяненко и др., 1975), у сардин (*Baron*, 1972), у некоторых лососевых и карповых рыб (*Dufour, Barrette*, 1967; *McKenzie, Pain*, 1969; *Taniguchi, Ichawatari*, 1972; *Keese, Langholz*, 1974; *Harris*, 1974), у сома *Silurus glanis* (*Stratil et al.*, 1984). Простая, по-видимому, двухаллельная система была найдена у *Myoxocephalus bubalis* (*Nyman, Westin*, 1969); вероятнее всего, что исследованный белок является церулоплазмином. Полиморфизм по сывороточным белкам выявлен также у нескольких видов камбал (Коваль, Богданов, 1982). Изменчивость в зоне «А» у нерки и кеты, обнаруженная Ю. П. Алтуховым с сотрудниками (1972), оказалась связанной с вариацией в качественном составе липопротеинов (фосфолипидов). Аллели *C* и *D* отличаются по содержанию в их продуктах (липиды) лейцитина и изолейцитина, гетерозиготы в этом отношении приме-

жуточны. Фракции, кодируемые этими аллелями, четко отличаются по электрофоретической подвижности. В популяциях кеты и нерки аллели *C* и *D* находятся в равновесии (Акулини и др., 1975).

Нередко можно наблюдать вариабельность сывороточных белков в области самых медленных белковых фракций — гамма-глобулинов. Детальное генетико-популяционное исследование этих изменчивых зон затруднено вследствие недостаточно четкого разделения гамма-глобулиновых фракций в гелевых блоках.

Вариация по белку, связывающему кальций ( $Ca^{2+}$ ), наблюдалась у некоторых видов из рода *Notropis* (Buth, 1979c).

**Миогены (саркоплазматические белки скелетных мышц).** У рыб мышечные белки при электрофорезе разделяются на 15—20 фракций. Многие из них оказываются в пределах вида или популяции мономорфными, но у некоторых видов рыб наблюдается изменчивость по одной или двум зонам. Число аллелей чаще всего равняется двум.

У обыкновенного карпа полиморфны, очевидно, два локуса миогенов. Лучше изучен полиморфизм быстрой (третьей по счету) фракции, Му3. У значительной части особей европейских популяций эта фракция выпадает (нулевой аллель). В выборках представлены лишь два фенотипа (рис. 49), «+» (A) и «—» (a) (Трувеллер и др., 1973б; Паавер, 1979, 1983b). Анализ скрещиваний показал, что плюс-тип является доминантным, минус-тип — рецессивным (Трувеллер и др., 1973б; Черфас, Трувеллер, 1978).

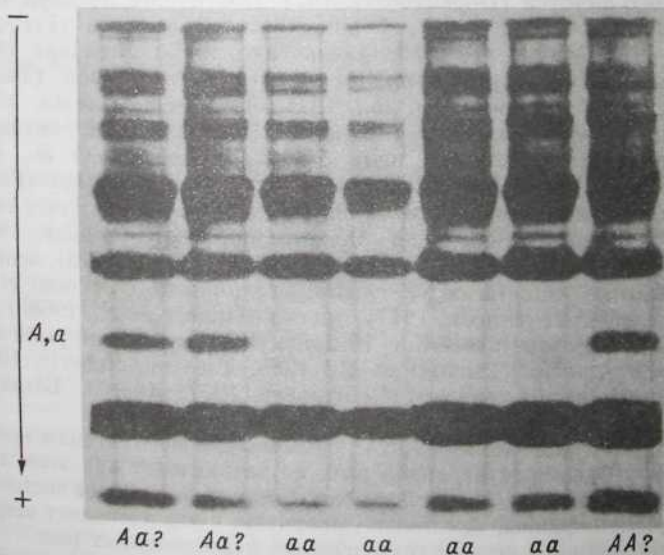


Рис. 49. Миогены карпа (*Cyprinus carpio*). Изменчивость по локусу с нулевым аллелем (по: Трувеллер и др., 1973б).

- 1)  $a \times a (aa \times aa) = a(aa)$ , 100 %;  
 2)  $A \times A$  (вероятно  $Aa \times Aa$ ) = 73  $A(AA + Aa) + 23a(aa)$ .

Гомо- и гетерозиготы  $AA$  и  $Aa$  различаются довольно легко по количеству белка, выявляемого при окраске гелей, — у гомозигот его значительно больше.

Подвиды сазана — *Cyprinus carpio carpio* и *C. c. haematopterus* — различаются по частоте встречаемости аллеля  $a$ . У амурских сазанов эта частота очень велика (больше 0.95), у среднеазиатских и европейских сазанов преобладает доминантный аллель  $A$  (Трувеллер и др., 1973б; Паавер, 1979, 1983а).

Второй, более «медленный» локус,  $MyA$ , представлен двумя кодоминантными аутосомными аллелями,  $C$  и  $D$ .

«Медленный» аллель  $D$  найден только у израильских карпов, гомозиготные носители этого аллеля ( $DD$ ) отстают в росте и к шестимесячному возрасту вымирают почти полностью. Полиморфизм, очевидно, поддерживается за счет преимущества по выживаемости гетерозигот (Dobrovolov et al., 1981).

Нулевые аллели одного из локусов миогенов найдены также у рыбка *Vimba vimba* (Паюсова, Корешкова, 1973; Паюсова и др., 1976) и у хека *Merluccius capensis* (Нефедов и др., 1973).

Полиморфизм по одному или двум локусам миогенов обнаружен у осетровых рыб (Чихачев, 1983), у сельди (Салменкова, Волохонская, 1973; Омельченко, 1975б), у кильки, шпрота и черноморского анчоуса (Dobrovolova, 1978; Dobrovolov, Tschaun, 1978; Dobrovolov et al., 1980), у ряда лососей и сигов (Ferguson, 1975, 1980; May et al., 1975; Омельченко, 1975б; Локшина, 1980). Изменчивы некоторые карповые и чукучановые рыбы (Tsuyuki et al., 1967; Дубинин и др., 1975; Taniguchi, Sakata, 1977), атеринка *Menidia menidia* (Morgan, Ulanowicz, 1976), окуни *Sitostedion vitreum* и два вида *Sebastes* (Tsuyuki et al., 1965; Uthe et al., 1966), тунец-скипджек *Katsuwonus pelamis* (Fujino 1970), морской карась *Acanthopagrus schlegeli* (Taniguchi et al., 1983), подкаменщики рода *Myoxocephalus* (Картавец, 1975), ставрида *Trachurus mediterraneus* (Нефедов и др., 1973), пецилии *Xiphophorus maculatus* и *Poeciliopsis monacha* (Siciliano et al., 1973; Leslie, Vrijenhoek, 1977), треска (Odense et al., 1966b), хек *Merluccius productus* (Utter, Hodgins, 1971), угольная рыба *Anoplopoma fimbria* (Tsuyuki et al., 1965; Tsuyuki, Roberts, 1969), ряд видов камбал (Ward, Beardmore, 1977; Коваль, Богданов, 1982).

Можно предположить, что полиморфизм по миогенам наблюдается у большинства видов рыб, но затрагивает при этом лишь немногие фракции. Мышечные белки значительно более постоянны и видоспецифичны, чем белки сыворотки, и это позволяет широко их использовать при систематических исследованиях рыб.

**Белки хрусталика глаз (кристаллины).** У ручьевого гольца *Salvelinus fontinalis* из 10 зон кристаллинов на электрофоре-



граммах, соответствующих, вероятно, 10 локусам, четыре оказались изменчивыми (Eckroat, Wright, 1969; Eckroat, 1971, 1973). Более детально была изучена генетическая вариация по трем локусам; аллели одного из них оказались кодоминантными, два других локуса характеризовались наличием плюс- и минус-вариантов, наблюдалось расщепление по нулевым аллелям. Проверка показала, что эти два локуса наследуются независимо. В одной из гетерогенных систем кристаллинов доминирует минус-тип (Eckroat, 1973) — очень редкий случай в биохимической генетике.

Слабее исследованы полиморфные системы кристаллинов у других рыб. К числу полиморфных видов относится скат *Raja clavata* (Blake, 1976), треска (Odense et al., 1966b), радужная форель и альпийский голец (Saunders, McKenzie, 1971; Smith, 1971a), макрель *Decapterus pinnulatus* (Smith, 1969), *Caulolatilus princeps* (Branchiostegidae) (Smith, Goldstein, 1967), морской окунь *Sebastolobus alascans* (Smith, 1971b), тунцы *Thunnus thynnus*, *Th. alalunga* и *Th. albacares* (Smith, 1965, 1968; Gutierrez, 1969; Smith, Clemens, 1973), сарда *Sarda chiliensis* (Barrett, Williams, 1967) и три вида подкаменщиков рода *Myoxocephalus* (Картавцев, 1975).

Недостаточная изученность кристаллинов у рыб не позволяет дать общую оценку их уровня изменчивости. Можно сделать лишь предварительный вывод — признать их несколько более вариабельными, чем мышечные белки, но более константными, чем трансферрины и другие белки сыворотки крови.

## ГЕНЕТИКА ФЕРМЕНТОВ

### Оксидоредуктазы

**Лактатдегидрогеназа (ЛДГ; 1.1.1.27).** К числу наиболее изученных у рыб ферментов относится ЛДГ, контролирующая метаболизм лактата и пирувата. Как и у млекопитающих (включая человека), у рыб этот фермент имеет четвертичную структуру и является тетрамером. Четыре субъединицы, составляющие молекулу ЛДГ, могут быть одинаковыми или разными (гомо- и гетеротетрамеры). В последнем случае два типа полипептидов, кодируемых двумя различными (не аллельными) локусами, комбинируются, образуя серию из пяти изозимов:  $A_4$ ,  $A_3B$ ,  $A_2B_2$ ,  $AB_3$ ,  $B_4$ . У некоторых рыб (скумбрии и др.) изозимы  $A_3B$  и  $AB_3$  не синтезируются (Markert, Faulhaber, 1965), у многих других их количество уменьшено. Иногда гетерополимеры вообще отсутствуют (*Cynoscion regalis* и некоторые другие виды, — см.: Whitt, 1970b).

Число генов ЛДГ в геноме рыбообразных и рыб варьирует в пределах от одного до пяти (табл. 28).

У большинства костистых рыб имеются три локуса — два из них,  $A$  и  $B$ , гомологичны «мышечному» ( $M$ ) и «сердечному»

Число локусов ЛДГ у рыбообразных и рыб  
(по: Markert et al., 1975, с дополнениями)

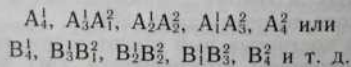
Таксон	Число локусов	Обозначения локусов
<b>Рыбообразные</b>		
Миноги (Petromyzones)	1	A *
Миксины (Moxini)	2	A, B
<b>Рыбы</b>		
Хрящевые (Chondrichthyes)	2	A, B
Двоякодышащие (Dipnoi)	2 (3)	A, B, C?
Хрящевые ганоиды (Chondrostei)	2—5	A(1—2), B(1—2), C**
Костистые (Teleostei): диплоидные виды	3	A, B, C
тетраплоидные виды: лососевые ***	5	A <sub>1</sub> , A <sub>2</sub> , B <sub>1</sub> , B <sub>2</sub> , C
капл, карась	5	A <sub>1</sub> , B <sub>1</sub> , B <sub>2</sub> , C <sub>1</sub> , C <sub>2</sub>

Примечание. \* — гомология единственного локуса ЛДГ у миноги и локуса А остальных рыб окончательно не доказана; миноги, возможно, имеют второй слабо работающий локус ЛДГ (Dell'Agata et al., 1979); \*\* — число локусов у тетраплоидных осетров точно не определено; \*\*\* — число локусов ЛДГ у харчунов неизвестно.

(H) генам млекопитающих, третий (C) характерен только для рыб (Markert et al., 1975). Ген C (синонимы — L или E) у большинства костистых рыб работает в ретине глаз, обеспечивая, очевидно, быструю регенерацию зрительных пигментов — родопсина или порфирина (Whitt et al., 1973c; Whitt, 1975a). У карповых и некоторых тресковых продукты этого гена в глазах отсутствуют, но в печени есть изоцимы, близкие по своим свойствам к глазным изоцимам лососевых и кодируемые специфическим локусом (или локусами), также обозначаемым теперь C (Kepes, Whitt, 1972; Markert et al., 1975). В глазах в этом случае работают изоцимы серии В.

Все изученные представители семейства лососевых, а также тетраплоидные карповые — карп и, по-видимому, карась — имеют по пять генов ЛДГ; гены А и В у лососей, а также гены В и С у карпа дублированы.

У русского осетра *Acipenser guldentstädti* спектр изоцимов ЛДГ чрезвычайно богат (рис. 50). Число локусов ЛДГ в геноме осетра, как и у лососевых, очевидно, равно пяти или более. При наличии у тетраплоидных (по происхождению) рыб дублированных генов А, В или С гетеротетрамеры образуются преимущественно путем комбинирования родственных полипептидов — возникают серии изоцимов А<sub>1</sub> и А<sub>2</sub>, В<sub>1</sub> и В<sub>2</sub>, С<sub>1</sub> и С<sub>2</sub>, каждая из которых состоит из пяти фракций:



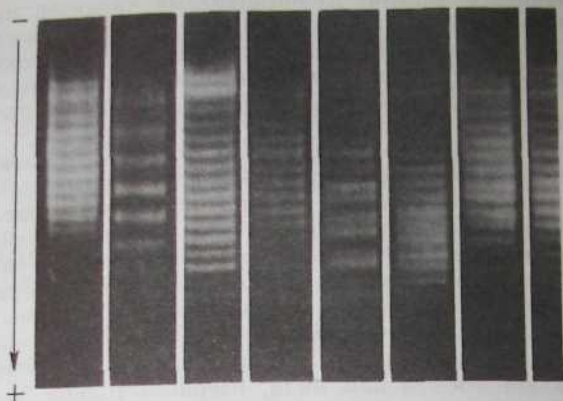


Рис. 50. Множественные изоцимы ЛДГ у русского осетра *Acipenser guldensstädti* (по: Слынько, 1976а).

Гетерогенные изоцимы (АВ, АС и ВС) синтезируются далеко не у всех видов и обычно в меньшем количестве (Massaro, 1972; Shaklee et al., 1973; Markert et al., 1975, и др.). Затруднена молекулярная гибридизация субъединиц А, В и С у лососевых и карповых рыб и в условиях эксперимента (in vitro). Это связано с большими различиями между тремя типами субъединиц (особенно между А и В или А и С) по суммарному аминокислотному составу и, соответственно, по первичной структуре. Так, у чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* ЛДГ-А и ЛДГ-В достоверно отличаются друг от друга по содержанию 11 из 20 основных аминокислот (Lim et al., 1975).

Многообразие изоцимов ЛДГ в организме рыб еще более увеличивается при наличии аллельных вариантов в отдельных локусах. Серии аллелей локусов А, В и С обнаружены уже более чем у 70 видов рыбообразных и рыб, начиная с миксин и кончая камбалообразными (Сачко, 1971; Markert et al., 1975, и др.). Невозможно дать здесь описание всех случаев полиморфизма по локусам ЛДГ; ограничимся их перечислением и рассмотрением нескольких наиболее интересных примеров.

У миксины *Eplatretus stoutii* для каждого из двух независимо наследующихся локусов ЛДГ (А и В) найдено по два кодоминантных аллеля (Ohno et al., 1967b). Два аллеля гена А найдены у ската *Rhinobates schlegelu* (Bridges, Freier, 1966).

Полиморфны по одному или двум локусам ЛДГ стерлядь, русский осетр, севрюга и другие осетровые (Ролле, 1981; Чихачев, 1983).

Среди сельдевых рыб полиморфизм по ЛДГ обнаружен у атлантической сельди (Odense et al., 1966a, 1971; Naevdal, 1969, 1970; Andersson et al., 1981). Аллельные варианты найдены для всех трех локусов; изменчивость локуса *Ldh-1* связана с нали-



чем нулевого аллеля. Кодоминантный характер наследования остальных аллелей ЛДГ подтвержден гибридологическим анализом (Kornfield et al., 1981, 1982a; King, 1984). По локусу *A* изменчивы анчоусы *Engraulis encrasicolus*, *E. capensis* и *E. mordax* (Klose et al., 1968; Ohno et al., 1968, 1969a; Dobrovolov, 1976; Dobrovolov et al., 1980; Grant, 1985).

Многие лососевые рыбы гетерогенны по локусам ЛДГ (табл. 29). Наряду с изменчивостью «структурных» локусов у кеты, горбуши и арктического гольца наблюдается наследственная вариация в степени проявления (активности) аллелей без изменения электрофоретической подвижности аллозимов. Можно предположить наличие в этих случаях полиморфизма по регуляторным локусам, контролирующим время и силу проявления генов ЛДГ.

У американского ручьевого гольца *Salvelinus fontinalis*, как и у других лососевых, локус *B* дублирован. От близкого, легко скрещивающегося с ним вида, озерного гольца *S. namaycush*, ручьевого голец отличается по аллелям гена *B1*. В одном из возвратных скрещиваний ( $\text{♀ } S. \textit{fontinalis} \times \text{♂ } F_1$ ) в потомстве наблюдается отклонение от независимого распределения, тогда как в реципрокном скрещивании расщепление соответствует отношению 1 : 1 : 1 : 1 (Morrison, 1970).

$$\text{♀ } \frac{B1B2}{B1B2} \times \text{♂ } \frac{B1B2'}{B1'B2'} = 495 \frac{B1B2}{B1B2} + 461 \frac{B1B2}{B1'B2'} + 136 \frac{B1B2}{B1'B2} + 122 \frac{B1B2}{B1B2'}$$

*Salvelinus*  
*fontinalis*             $F_1$

$$\text{♀ } \frac{B1B2'}{B1'B2'} \times \text{♂ } \frac{B1B2}{B1B2} = 92 \frac{B1B2}{B1B2} + 113 \frac{B1'B2'}{B1B2} + 122 \frac{B1'B2}{B1B2} + 116 \frac{B1B2'}{B1B2}$$

$F_1$             *Salvelinus*  
*fontinalis*

В последующих поколениях гибридов найдены все переходы от скрещиваний с недостатком родительских генных комбинаций *B1B2'* и *B1'B2* к таким, где все генотипы встречались почти поровну. Налицо так называемое ложное сцепление: гены *B1* и *B2*, вероятно, расположены в двух парах хромосом, связанных общностью происхождения. Вследствие наличия гомологичных участков хромосомы этих пар расходятся при мейотических делениях у самцов не случайно. Возможно даже, что они на время соединяются, образуя сложные межхромосомные комплексы. Наличие таких мультивалентов наблюдается нередко в мейозе некоторых лососевых (Ohno et al., 1969a; Баршени, 1977a; Черненко, 1971; Davisson et al., 1973; Wright et al., 1980, 1983; Allendorf, Thorgaard, 1984). Ложное сцепление генов наблюдается у многих видов лососевых рыб и проявляется только в потомствах от гетерозиготных самцов. Спаривание общих по происхождению (гомеологических) хромосом и образование мультивалентов происходит у самцов в ходе мейоза значительно чаще, чем у самок. Модель соединения и разъединения гомеологов, предложенная Райтом с соавторами (Wright et al., 1983), позволяет удовлетворительно объяснить преобладание в потомстве неродительских генетических комбинаций.

Полиморфизм по локусам *Ldh* у полиплоидных видов рыб

Вид	Локусы (в скобках — число аллелей)	Литературный источник
<i>Salmo salar</i>	C(2)	[19]
<i>S. trutta</i>	B(2), C(2)	[1, 3, 31, 52]
<i>S. gairdneri</i>	B1(3), B2(3), C(2, нулевой аллель)	[2, 17, 28, 41, 42, 44, 49, 52]
<i>S. clarki</i>	C(2)	[24, 45]
<i>Oncorhynchus keta</i>	A2(2), B2(2), C(2)	[4, 6, 27, 35, 36, 45]
<i>O. gorbuscha</i>	C(2)	[4, 32, 45]
<i>O. kisutch</i>	B1(2), C(2)	[45]
<i>O. nerka</i>	B1(2)	[5, 15, 16, 21, 22, 23, 35, 36, 43]
<i>Salvelinus fontinalis</i>	B1(2), B2(3), C(2)	[9, 10, 14, 30, 31, 39, 51]
<i>S. alpinus</i>	B(2), C(2)	[25, 37]
<i>S. malma</i>	C(2)	[32]
<i>Coregonus clupeaformis</i>	A1(2), B1(2)	[7, 8, 12, 20]
<i>C. lavaretus</i>	B(2)	[29]
<i>C. albula</i>	B(2)	[29]
<i>Cyprinus carpio</i>	B1(3, нул. алл.), C1(4), C2(3)	[11, 18, 33, 34, 38, 46, 47, 48]
<i>Carassius carassius</i>	B2(2)	[46]
<i>Misgurnus fossilis</i>	B1(2)	[40]

Литературные источники: [1, 2] — Allendorf, Utter, 1973, 1975; [3] — Allendorf et al., 1975; [4—6] — Алтухов и др., 1970, 1975а, 1980; [7] — Casselman et al., 1981; [8] — Clayton, Franzin, 1970; [9, 10] — Davisson et al., 1972, 1973; [11] — Engel et al., 1973; [12] — Franzin, Clayton, 1977; [13] — Goldberg, 1966; [14] — Goldberg et al., 1971; [15] — Hodgins, Utter, 1971; [16] — Hodgins et al., 1969; [17] — Huzyk, Tsuyuki, 1974; [18] — Иванова и др., 1973; [19] — Khanna et al., 1975b; [20] — Kirkpatrick, Selander, 1979; [21] — Кирпичников, 1977; [22] — Кирпичников, Иванова, 1977; [23] — Kirpichnikov, Muske, 1980; [24] — Klar, Stalnaker, 1979; [25] — Kornfield et al., 1981; [26] — Kueger, Menzel, 1979; [27] — Куликова, Салменкова, 1979; [28] — Leary et al., 1983; [29] — Локшина, 1980; [30] — Morrison, 1970; [31] — Morrison, Wright, 1966; [32] — Омельченко, 1975а; [33, 34] — Паавер, 1980, 1983а; [35] — Рябова-Сачко, 1977а; [36] — Сачко, 1973; [37] — Салменкова, Волоховская, 1973; [38] — Shaklee et al., 1973; [39] — Stoneking et al., 1981а; [40] — Stoyka, 1979; [41] — Utter, Allendorf, 1978; [42] — Utter, Hodgins, 1972; [43—45] — Utter et al., 1973а, 1973b, 1980; [46] — Valenta, 1978а; [47—48] — Valenta et al., 1976b, 1978; [49] — Williscroft, Tsuyuki, 1970; [50] — Wiseman et al., 1978; [51] — Wright, Atherton, 1970; [52] — Wright et al., 1975.

Недавно был обнаружен голец *Salvelinus fontinalis*, оказавшийся трисомиком по хромосоме, несущей ген *Ldh-B2* (Davisson et al., 1972). Анализ скрещиваний подтвердил предположение о наличии у этой рыбы трех аллелей локуса *B2* (*B2*, *B2'*, *B2''*). Так, в одном из скрещиваний было получено:

$$\text{♀ } B2B2 \times \text{♂ } B2B2'B2'' = 13 B2B2 + 17 B2B2' + 23 B2B2'' + 25 B2B2B2' + 10 B2B2B2'' + 20 B2B2'B2''.$$

У предполагаемого трисомика установлено наличие лишней (85-й по счету) метацентрической хромосомы. Очевидно, она была получена эмбрионом при слиянии нормальной гаметы с гаметой, имевшей лишнюю хромосому в результате нерасхождения (Davison et al., 1972).

У межвидовых гибридов гольцов можно различить (в геле) до 27 изозимов и аллозимов ЛДГ (Morrison, Wright, 1966; Bouck, Ball, 1968) (рис. 51).

Наследование аллелей генов *Ldh* у негибридных гольцов подчиняется простым менделевским закономерностям. Лучше всего изучены аллели локуса *B2* (Wright, Atherton, 1970):

$$B2B2 \times B2'B2'' = 50 B2B2' + 54 B2B2'';$$

$$B2B2'' \times B2B2'' = 12 B2B2 + 26 B2B2'' + 12 B2'B2'';$$

$$B2'B2'' + B2B2'' = 51 B2B2' + 44 B2B2'' + 44 B2'B2'' + 31 B2'B2'', \text{ и т. д.}$$

В больших стадах прудовых хозяйств и в естественных популяциях соотношения генотипов гольцов близки к теоретически рассчитанным частотам. Приведем два примера по гольцам США (Wright, Atherton, 1970).

Прудовое хозяйство	<i>BB</i>	<i>BB'</i>	<i>BB''</i>	<i>B'B'</i>	<i>B'B''</i>	<i>B''B''</i>	<i>n</i>
получено . . . . .	280	25	25	0	0	1	331
ожидалось . . . . .	280.7	23.2	25.0	0.5	1.0	0.5	
Ручей:							
получено . . . . .	196	8	6	0	0	0	210
ожидалось . . . . .	196.4	7.7	5.7	0.1	0.1	0.04	

У нерки *Oncorhynchus nerka* почти во всех популяциях обнаружены два аллеля локуса *Ldh-B1* (Hodgins et al., 1969, и др.). «Медленные» гомозиготы *B1'B1'* имеют пять изозимов серии В (сочетания полипептидов В1 и В2), располагающихся при электрофореze почти на равном расстоянии друг от друга. Зимограммы «быстрых» гомозигот *B1B1* содержат также пять изозимов, но расстояния между ними увеличены вдвое. На зимограммах гетерозигот можно насчитать до девяти полос вместо 15 возможных, вероятно, в связи с совпадением зарядов нескольких изозимов и аллозимов (рис. 52). Наследование этих кодоминантных аллелей отвечает простой моногибридной схеме (табл. 30).

Популяционный анализ нерки производился неоднократно. Частоты генотипов по локусу *Ldh-B1* были близки обычно к равновесным. Приведем два примера для популяций Камчатки (в скобках — теоретические величины).

	<i>B1B1</i>	<i>B1B1'</i>	<i>B1'B1'</i>	<i>n</i>
Озеро Азабачье (Алтухов и др., 1975а) . . . . .	379 (364)	1247 (1278)	1140 (1124)	2766
Озеро Дальнее (Кирпичников, Иванова, 1977) . . . . .	9 (9)	195 (197)	1063 (1061)	1267

Небольшой дефицит гетерозигот по озеру Азабачьему объясняется смешением проб из многих локальных популяций, различающихся по частотам аллелей *B1* и *B1'*.

Полиморфны по различным локусам ЛДГ и другие виды тихоокеанских лососей — кета, горбуша, кижуч и чавыча (Utter et al., 1980b; Okazaki, 1983).



Расщепление по аллелям локуса *Ldh-B1* в скрещиваниях (эмбриональный материал) нерки (по: Кирличников, 1977)

Номер скрещивания	Генотипы родителей		Количество особей различного генотипа в потомстве			n
	♀	♂	<i>B1'B1'</i>	<i>B1B1'</i>	<i>B1B1</i>	
19	<i>B1'B1'</i>	<i>B1B1'</i>	293 (308)	323 (308)	—	616
6	<i>B1B1'</i>	<i>B1'B1'</i>	14 (15)	16 (15)	—	30
4	<i>B1B1'</i>	<i>B1B1'</i>	82 (72)	144 (144)	62 (72)	288
20	<i>B1B1'</i>	<i>B1B1'</i>	70 (69)	139 (138)	67 (69)	276

Примечание. В скобках — теоретически рассчитанные величины.

У радужной форели *Salmo gairdneri* был обнаружен нулевой аллель гена *B2*. У гомозигот по этому аллелю из всей серии изоцимов *B1*—*B2* сохраняется только один — гомополимер *B1<sub>4</sub>*. У гетерозигот имеются все пять изоцимов, но по активности они образуют градиент: сильнее всего выражен гомополимер *B1<sub>4</sub>*, слабее всех — гомополимер *B2<sub>4</sub>*, гетерополимеры занимают промежуточное место. Как и у гольцов, между генами *B1* и *B2* наблюдается ложное сцепление, при этом количество рекомбинантов находится под генным контролем (Wright et al., 1975).

Суммарная активность изоцимов серии *B* у радужной форели, имеющей нулевой аллель локуса *B2*, составляет у гетерозигот 63 % от активности изоцимов нормальных гетерозигот, у гомозигот по нулевому аллелю — 30 % (Leary et al., 1983a, 1983c).

Среди щуковых (Esocidae) полиморфной оказалась американская щука *Esox americanus* (Eckroat, 1975). Частоты аллелей локуса *A* в популяциях щуки стабильны.

У полиплоидного (по происхождению) обыкновенного карпа *Cyprinus carpio* три локуса из пяти (*B1*, *C1* и *C2*) представлены несколькими аллелями, в том числе нулевыми по печеночным локусам *C1* и, вероятно, *C2* (Klose et al., 1969b; Иванова и др., 1973; Engel et al., 1973; Shaklee et al., 1973; Ferris, Whitt, 1977c; Паавер, 1978; Паавер, 1979, 1980). Возможно, что различные исследователи имели дело с разными нулевыми аллелями одного и того же гена.

В естественных популяциях сазана, особенно в популяциях амурского подвида *Cyprinus carpio haematopterus*, число аллелей локусов *C1* и *C2* значительно больше, чем в стадах культурного карпа (Паавер, 1980, 1983б). Изоцим *A<sub>4</sub>* у карпа расположен на электрофореграммах между изоцимами *C<sub>4</sub><sup>2</sup>* и *B<sub>4</sub><sup>1</sup>* (Shaklee et al., 1973). Идентификация субъединиц в гетерополимерах ЛДГ до конца еще не доведена.

В случае гетерозиготности по одному из двух дублированных локусов ЛДГ мы ожидаем появления 15 изоцимов этого фермента. Т. К. Паавер (1983в) нашел особей с полным набором изоцимов серии *C1*—*C2* в одной из популяций амурского сазана. Изоцимы были расположены группами, состоявшими (на фореграммах) из одной, двух, трех, четырех и пяти полос.

$$\begin{aligned}
 &C_1^1; \\
 &C_3^1C_1^2, C_3^1C_1^{2'}; \\
 &C_3^1C_2^2, C_2^1C_1^2C_2^{2'}, C_2^1C_2^{2'}; \\
 &C_1^1C_3^2, C_1^1C_2^2C_2^{2'}, C_1^1C_1^2C_2^{2'}, C_1^1C_3^{2'}; \\
 &C_4^2, C_3^2C_1^2, C_2^2C_2^{2'}, C_1^2C_3^2, C_4^{2'}.
 \end{aligned}$$

Полиморфны по ЛДГ и другие полиплоидные карповые рыбы — карась *Carassius* spp. и южный усач *Barbus meridionalis* (Klose et al., 1969b; Valenta et al., 1977a). Многие диплоидные представители этого семейства также полиморфны по ЛДГ, в том числе европейские и азиатские виды — лещ, густера, красноперка, чебачек (Numachi, 1972a; Valenta et al., 1976b, 1977a, 1978; Valenta, 1978a), американские виды, принадлежащие к родам *Rhinichthys*, *Notropis*, *Lavinia* и *Hesperoleucus* (Clayton, Gee, 1969; Rainboth, Whitt, 1974; Avise, Ayala, 1976; Buth, 1979c; Buth, Mayden, 1981).

Изменчивость структурных и регуляторных генов ЛДГ выявлена недавно у вьюнов *Misgurnus fossilis* и *M. anguillicaudatus*, Cobitidae (Kimura Masao, 1979; Стойка, 1979; Kusen, Stojka, 1980) и у харациды *Astyanax mexicanus* (Avise, Selander, 1972). Пещерные представители этого вида мономорфны.

Многие виды зубастых карпов (Cyprinodontiformes) полиморфны по ЛДГ, обнаружена аллельная изменчивость всех трех локусов — *A*, *B* и *C* (Whitt, 1970b; Massaro, Booke, 1971, 1972; Scholl, Schröder, 1974; Mitton, Koehn, 1975; Place, Powers, 1978). У триплоидных *Poeciliopsis monacha* и *P. lucida* в геноме содержатся три аллеля локуса *C* (Vrijenhoek, 1972; Leslie, Vrijenhoek, 1978). Диплоидные формы *P. monacha* полиморфны по локусам *A* и *B* (Leslie, Vrijenhoek, 1977), *Fundulus heteroclitus* — по локусу *B* (Place, Powers, 1978, 1979). У *Oryzias latipes* полиморфизм по локусу *A* наблюдается только у самцов с хромосомами YY; можно предположить, что в X-хромосоме медаки имеются гены, выравнивающие проявление различных аллелей локуса *A* (Matsuzawa, Hamilton, 1973).

Полиморфны по генам *A* и *B* многие тресковые рыбы (Markert, Faulhaber, 1965; Odense et al., 1969, 1971; Utter, Hodgins, 1969, 1971; Lush, 1970; Jamieson, 1975; Odense, Leung, 1975; Mork et al., 1980, 1982; Mork, Sundnes, 1983). Среди окунеобразных полиморфными являются некоторые виды из родов *Percina* и *Etheostoma* (Page, Whitt, 1973b; Echelle et al., 1976; Wiseman et al., 1978), *Zoarcetes viviparus*, Zoarcidae (Simonsen, Christiansen, 1985), *Alopiarchus purpurescens*, Blennidae (Johnson M., 1971, 1977), *Sebastes inermis*, Serranidae (Numachi, 1972b), несколько представителей семейств Cichlidae, Carangidae и Lutjanidae (Kornfield, Koehn, 1975; Basaglia, Callegarini, 1977; Slechtova et al., 1982). Большеротый и малоротый черные окуни — *Micropterus salmoides* и *M. dolomieu*, Centrarchidae — имеют разные аллели локуса *C*. во 2-м гибридном поколении наблюдается расщепление в отноше-

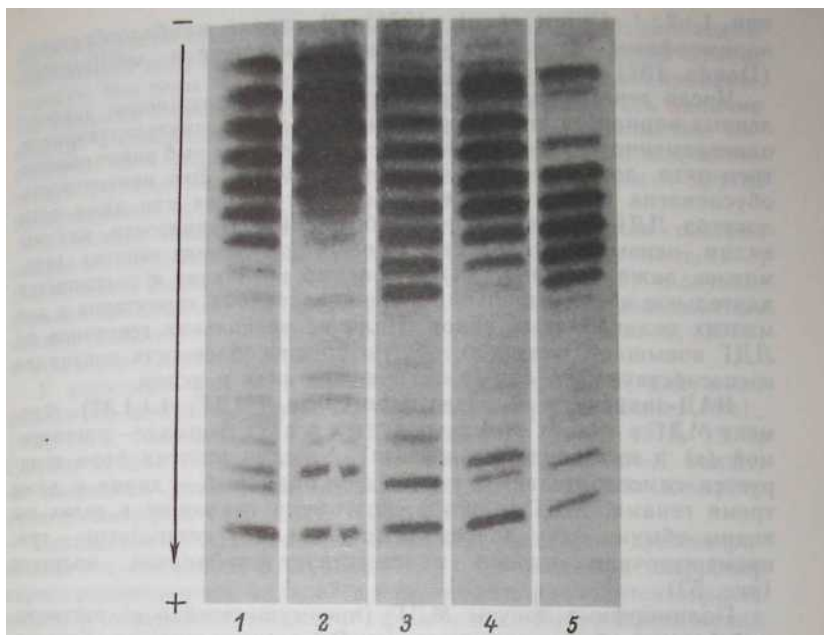


Рис. 51. Спектры изоэлемов и аллоэлемов ЛДГ у палий (гольцов) рода *Salvelinus* (по: Morrison, Wright, 1966).

1, 2 — *S. fontinalis*; 3, 4 — гибриды *S. fontinalis* × *S. namaycush*; 5 — *S. namaycush*.

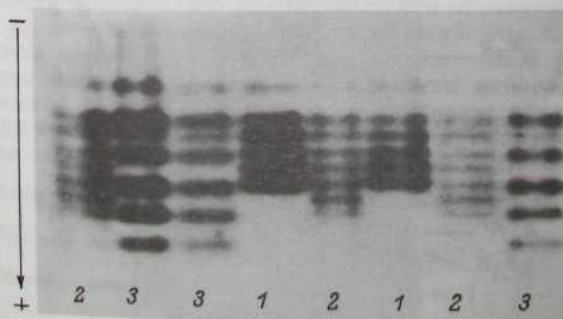


Рис. 52. Изоэлемы и аллоэлемы ЛДГ у нерки *Oncorhynchus nerka* (фот. Г. М. Сабина).

1, 3 — гомозиготы *Ldh-B1'B1* и *Ldh-B1B1*; 2 — гетерозиготы *Ldh-B1B1'*.



нии 1:2:1 (Whitt et al., 1971). В отряде камбалообразных полиморфным оказался меррим *Lepidorhombus whiffiagonis* (Dando, 1971).

Число генетически детерминированных эволюционно закрепленных вариантов этого фермента — изоформ, синтезирующихся одновременно у одного индивида, — у костистых рыб равно обычно трем-пяти, доходя в ряде случаев до 10—15. Эта изменчивость обусловлена наличием в геноме рыб двух, трех или даже пяти локусов ЛДГ. Однако и такой большой изменчивости, как мы видим, оказывается недостаточно. В популяциях многих (возможно, даже большинства) видов рыб возникает и сохраняется длительное время аллельная изменчивость, она характерна и для многих полиплоидных видов. Наличие нескольких генотипов по ЛДГ повышает, очевидно, общую приспособленность популяции и способствует тем самым сохранению вида в целом.

**НАД-зависимая малатдегидрогеназа (МДГ; 1.1.1.37).** Фермент МДГ в тканях рыб встречается в двух формах — растворимой (*s*) и митохондриальной (*m*). Каждая из этих форм кодируется самостоятельным геном, а у ряда рыб — двумя и даже тремя генами. МДГ — димер, поэтому у гомозигот в гелях мы видим обычно одну полосу активности, а у гетерозигот — три; промежуточная полоса соответствует гибридной молекуле (рис. 53).

Полиморфные локусы МДГ (преимущественно ее растворимой формы) обнаружены у миноги *Petromyzon marinus* (Kueger, 1980; Kueger, Spangler, 1981) и у многих видов рыб. В ряде случаев полиморфизм хорошо изучен.

У осетра *Acipenser güldenstädti* спектр sМДГ состоит из 7—8, а у некоторых особей из 9—10 фракций и более. Полимор-

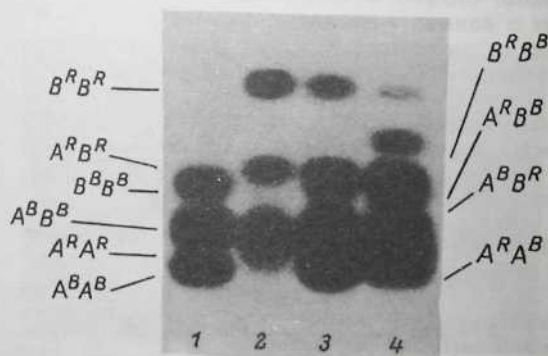


Рис. 53. Изоформы МДГ у центрарховых (Centrarchidae) (по: Whitt et al., 1973a).  
1 — *Lepomis macrochirus*; 2 — *L. microlophus*; 3 — смесь гомогенатов двух видов; 4 —  
гибрид *L. macrochirus* × *L. microlophus*.

физм осетров по сМДГ очень сложен (Слынько, 1976а); необходим тщательный популяционный и гибридологический анализ изменчивости. Все гены МДГ у осетров, по-видимому, дублированы. По аналогии с лососевыми рыбами можно предполагать наличие локусов с совпадающей электрофоретической подвижностью аллозимов, но с дисомическим наследованием аллелей, подчиняющимся строгим менделевским правилам. Полиморфны и другие представители осетровых (Чихачев, 1983).

У сельди *Clupea harengus* имеется полиморфная система локуса *sMdh-4*, включающая четыре аллеля (Odense, Allen, 1971; Салменкова, Волохонская, 1973; Andersson et al., 1981), и двухаллельная система локуса *sMdh-2* (Grant, 1986). Кодоминантные аллели найдены у шпрота *Sprattus sprattus* (Коваль, 1976) и у анчоуса *Engraulis capensis* (Grant, 1985).

У лососевых рыб ген *sMdh-B* дублирован. У радужной форели оба дочерних локуса, *B1* и *B2*, полиморфны (Bailey et al., 1969, 1970; Numachi et al., 1972; Allendorf et al., 1975, 1977; Clayton et al., 1975; Слынько, 1976б). Локус *sMdh-A* также, по последним данным, дублирован, один или оба дочерних гена полиморфны (Allendorf, Utter, 1979).

Совпадение по подвижности аллельных продуктов дублированных локусов (*sMdh-B1,2*; *sMdh-A3,4*) усложняет расшифровку картин распределения аллелей в популяциях, приходится ограничиваться определением частот фенотипов. Гибридологический анализ показал, однако, что наследуются варианты каждого локуса независимо (дисомически) и в полном соответствии с законами Менделя (Utter et al., 1973b, 1980b; Салменкова, Омельченко, 1983).

Гипотезы о тетрасомическом наследовании аллелей сМДГ (и некоторых других ферментов) у полиплоидных видов рыб, высказанные рядом исследователей (Bailey et al., 1970; и др.), основаны на часто наблюдаемом соотношении активностей трех изоформ МДГ у гетерозигот, соответствующем отношению 9 : 6 : 1 (рис. 45, б). Эти гипотезы, по-видимому, ошибочны. С теоретической точки зрения трудно представить себе, что за миллионы лет, прошедшие после удвоения хромосомного набора, не произошло полной диплоидизации кариотипа. Анализ наследования подтвердил независимость расщепления по двум дубликатным генам (за исключением редких случаев ложного сцепления).

Генотип особи . . . . .  $sMdh-B1^{AA'}, B2^{AA}$

Частоты полипептидов . . . . .  $q_A = \frac{3}{4}; q_{A'} = \frac{1}{4}$

Частоты димеров . . . . .  $q_{AA} = \left(\frac{3}{4}\right)^2 = \frac{9}{16};$

$q_{AA'} = \frac{3}{4} \cdot \frac{1}{4} \cdot 2 = \frac{6}{16};$   $q_{A'A'} = \left(\frac{1}{4}\right)^2 = \frac{1}{16}.$

Отношение 9 : 6 : 1 может быть результатом свободного комбинирования продуктов деятельности (полипептидов) двух дублированных генов при образовании димеров в случае гетерозиготности одного из них и одинаковой подвижности аллозимов.

Наблюдаемые при некоторых скрещиваниях отклонения от дисомического наследования (трактуемые часто как остаточное проявление тетрасомии), по всей вероятности, связаны с ложным сцеплением (Allendorf, Thorgaard, 1984). Независимое (дисомическое) наследование удвоенных локусов у рыб было обнаружено при исследовании нескольких видов лососевых рыб (Allendorf et al., 1975; May et al., 1975, 1979b; Allendorf, Utter, 1976; Utter et al., 1980b, и др.).

Есть указания на дубликацию у предков радужной форели и локуса *mMDG*; один из двух дочерних локусов оказался полиморфным (Clayton et al., 1975).

У атлантического лосося *Salmo salar* полиморфен, по-видимому, лишь один из локусов *sMDG* (Cross, Ward, 1980). У озерной форели *Salmo trutta* при наличии четырех локусов *sMDG*, образующих, как и у радужной форели, две пары дублированных генов, *Mdh-1,2* и *Mdh-3,4*, полиморфны по крайней мере три из них (Allendorf et al., 1977; Chakraborty et al., 1982; Taggart et al., 1982). В одну из генетических систем входит нулевой аллель (May et al., 1979a). Все четыре локуса, также организованные в пары, полиморфны у *Salmo clarki* (Busack et al., 1980; Utter et al., 1980b).

Изменчивость по удвоенным локусам *MDG* обнаружена почти у всех видов рода *Oncorhynchus* — у горбуши (*sMdh-1,2* и *sMdh-3,4*), кеты, нерки, симы (*sMdh-3,4*) и чавычи (*sMdh-3,4*; *mMdh*) (Bailey et al., 1970; Слынько, 1971a, 1971b; Aspinwall, 1974a, 1974b; Омельченко, 1975b; Allendorf et al., 1977; Grant et al., 1980; Гагальский, 1985).

Полиморфны по *MDG* и многие другие представители отрядов Clupeiformes и Salmoniformes — корюшки *Hypomesus olidus* и *Osperus eperlanus*, пали *Salvelinus fontinalis* и *S. namaycush*, гольцы *S. leucomaenis* и *S. alpinus*, сига *Coregonus clupeaformis*, *C. albula* и *Prosopium* spp., айю *Plecoglossus altivelis* (Massaro, 1972; Салменкова, Волохонская, 1973; Franzin, Clayton, 1977; Sato, Ishida, 1977; Салменкова, Омельченко, 1978; Imhof et al., 1980; Casselman et al., 1981; Dehring et al., 1981; Ryman, Ståhl, 1981; Stoneking et al., 1981a, 1981b; Luey et al., 1982; Vuorinen, 1984a, 1984b).

Популяции угря *Anguilla anguilla* в Средиземном море подразделяются по спектрам *sMDG* на большое число фенотипов. Предполагается наличие в этом случае семи аллелей локуса *Mdh-2* и двух аллелей локуса *Mdh-1* (Comparini et al., 1975; Rodino, Comparini, 1978). Американский угорь *A. rostrata* полиморфен по этим же системам, но имеет другой набор аллелей локуса *Mdh-2* (Williams et al., 1973; Comparini, Schoth, 1982).

Обыкновенный карп, карась и многие другие виды карповых



рыб изменчивы по МДГ, число варьирующих локусов составляет от одного до трех и затрагивает как *s*-, так и *m*-формы МДГ (Rainboth, Whitt, 1974; Avise, Ayala, 1976; Brody et al., 1976; Valenta, 1977, 1978b; Buth, Burr, 1978; Merritt et al., 1978; Pejić et al., 1978; Buth, 1979c; Sorensen, 1980; Buth et al., 1983; Тихомирова, 1984a).

Полиморфными по локусам МДГ оказались представители ряда других отрядов и семейств костистых рыб. К их числу относятся два вида чукучановых рыб и харацида *Astyanax* (Cypriniformes), сайра (Beloniformes), треска и минтай (Gadiformes), более семи видов карпозубообразных (Cyprinodontiformes), трехиглая колюшка (Gasterosteidae), многие окунеобразные (Perciformes), несколько видов камбаловых (Pleuronectidae), один вид иглобрюхих рыб (*Navodon scaber*) (Numachi, 1970; Clayton et al., 1971, 1973b; Avise, Selander, 1972; Frydenberg, Simonsen, 1973; Martin, Richmond, 1973; Johnson, Beardsley, 1975; Avise, 1976b; Purdom et al., 1976; Beardmore, Ward, 1977; Johnson A., 1977; Schweigert et al., 1977; Gauldie, Smith, 1978; Buth, 1979b; Grant, Utter, 1980; Philipp et al., 1981; Buth, Crabtree, 1982; Ильин, 1982; McAndrew et al., 1982; Mork et al., 1982; Taniguchi et al., 1983; Basiao, Taniguchi, 1984; Grudzien, Turner, 1984; King, 1984; Turner, 1984; Williamson et al., 1985; Bai et al., 1986). К концу 1985 г. число видов рыб, полиморфных по МДГ, превысило 65. МДГ можно отнести к ферментам с высоким уровнем генетической изменчивости и одновременно с большим числом изоформ. У полиплоидных (по происхождению) лососевых рыб спектры МДГ усложнены вследствие совпадения полос активности аллозимов дублированных локусов на электрофореграммах. В отличие от ЛДГ, дочерние гены МДГ (растворимой формы) по большей части слабо дивергировали после полиплоидизации.

#### **НАД-Ф-зависимая МДГ, или малик-энзим (ME; 1.1.1.39).**

Данные по аллельной вариации малик-энзима у рыб ограничены сравнительно небольшим числом видов рыб. Внутривидовая изменчивость локусов ME обнаружена у сельди (Andersson et al., 1981; Kornfield et al., 1981), и у целого ряда лососевых рыб, в частности у *Salmo salar*, *S. trutta*, *S. apache*, *S. gairdneri*, *Salvelinus fontinalis*, *S. namaycush*, *Oncorhynchus gorbuscha*, *O. tshawytscha*, *Coregonus albula* и *C. clupeaformis* (Allendorf et al., 1977; Cross et al., 1979; Kirkpatrick, Selander, 1979; Stoneking et al., 1979, 1981b; Busack et al., 1980; Cross, Ward, 1980; Utter et al., 1980b; Dehring et al., 1981; Ryman, Ståhl, 1981; Vuorinen, 1984a). Полиморфны по малик-энзиму анчоус *Engraulis capensis*, минтай *Theragra chalcogramma* (Grant, Utter, 1980; Grant, 1985), американская карповая рыбка *Rhinichthys cataractae* (Merritt et al., 1978) и пять видов окунеобразных рыб — *Perccottus glehni*, *Tilapia zilli*, *Oreochromis niloticus*, *Acanthopagrus schlegeli* и *Chrysophris auratus* (Smith et al., 1978; Ильин, 1982; McAndrew, Majumdar, 1983; Taniguchi et al., 1983; Basiao, Taniguchi, 1984) и некоторые другие.

**$\alpha$ -Глицерофосфатдегидрогеназа ( $\alpha$ ГФД или АГФД; 1.1.1.8).**  
Фермент  $\alpha$ ГФД (L-глицероль-3-фосфат-НАД-оксидоредуктаза) иногда обозначают символом ГЗФД, это приводит к недоразумениям, поскольку фермент D-глицероальдегид-3-фосфатдегидрогеназа (1.2.1.12) также часто обозначается этим же символом (ГЗФД или ГЗФДГ).

Изменчивость по  $\alpha$ ГФД установлена в настоящее время при генетическом исследовании многих видов рыб. Приведем наиболее интересные результаты.

У радужной форели один из четырех локусов представлен в популяциях двумя кодоминантными аллелями, для другого известны только редкие аллели (Engel et al., 1971b; Utter, Hodgins, 1972; Utter et al., 1973a, 1973b; Allendorf et al., 1975). Скрещивания форелей с разными генотипами по локусу  $\alpha$ Gpd дают в потомстве четкие менделевские отношения (Utter et al., 1973b).

$$\begin{aligned}BB \times AB &= 87BB + 84AB, \\AB \times BB &= 10BB + 10AB, \\BB \times BB &= 140BB.\end{aligned}$$

По более поздним данным (Utter et al., 1980b), фермент  $\alpha$ ГФД кодируется у полиплоидных лососевых, как и sМДГ, двумя парами локусов; внутри каждой пары электрофоретическая подвижность аллозимов каждого из локусов совпадает. У радужной форели изменчивы обе пары генов (1,2 и 3,4), по-видимому, за счет наличия аллельных вариантов у одного локуса из каждой пары. Такой же характер имеет и полиморфизм ручьевой форели (изменчив один локус из четырех), а также кеты, горбуши (по два переменных локуса) и кижуча (один локус) (Алтухов и др., 1972; Aspinwall, 1973, 1974b; May et al., 1975; Allendorf et al., 1976; Utter et al., 1980b; Ryman, Ståhl, 1980, 1981; Салменкова и др., 1981; Chakraborty et al., 1982). Анализ наследования одного из локусов у горбуши, проведенный при помощи полиаллельного скрещивания по схеме 15 ♀♀ × 15 ♂♂ (всего 225 скрещиваний), подтвердил правильность гипотезы о двухаллельном кодоминантном наследовании этого локуса (Aspinwall, 1973); такой же результат был получен и в других работах (Салменкова, Омельченко, 1983; Гагальчий, 1985).

Сиги *Coregonus clupeaformis*, *C. artedi*, *C. peled* и *C. albula* полиморфны по одному из локусов  $\alpha$ Gpd (Clayton et al., 1973a; Imhof et al., 1980; Локшина, 1980, 1983; Casselman et al., 1981; Vuorinen et al., 1981). Наибольший интерес представляет анализ изменчивости популяций и гибридологический анализ (29 скрещиваний), проведенный на *Coregonus clupeaformis* (Clayton et al., 1973a). Была сформулирована гипотеза о независимом наследовании двух локусов  $\alpha$ Gpd, одного (A) с двумя и другого (B) с тремя кодоминантными аллелями. Молекула фермента состоит из двух полипептидных цепочек, при этом продукты двух генов (как и в случае sМДГ) свободно комбинируются друг с другом. Воз-

можно образование 15 изоцимов, но фактически различить удается только семь вследствие совпадения электрических зарядов разных димеров. На фореграммах можно выявить 18 фенотипов (рис. 54).

Популяционный анализ сига *C. clupeaformis*, обитающего в одном из озер Канады и акклиматизированного в другом озере, показал соответствие эмпирических и теоретических частот в исходном водоеме и избыток гетерозигот в интродуцированной популяции во 2-м поколении (Loch, 1974).

	$V^1V^1$	$V^2V^2$	$V^3V^3$	$V^1V^2$	$V^1V^3$	$V^2V^3$	$n$
Озеро Clearwater («Чистая вода»):							
получено . . . . .	24	5	20	16	37	21	123
ожидалось . . . . .	20.7	4.4	19.7	19.2	40.3	18.7	
Озеро Lyous («Лиус»):							
получено . . . . .	19	2	6	30	43	18	118
ожидалось . . . . .	26.1	5.7	11.3	24.4	34.4	16.1	

Перечислим теперь полиморфные по аГФД виды рыбообразных и рыб.

Cyclostomata: *Petromyzon marinus* (Krueger, 1980; Krueger, Spangler, 1981).

Clupeaformes: *Clupea harengus* (Andersson et al., 1981), *Engraulis capensis* (Grant, 1985).

Salmoniformes: *Salmo gairdneri*, *S. trutta*, *Oncorhynchus keta*, *O. gorbuscha*, *O. kisutch*, *Salvelinus fontinalis*, *Coregonus clupeaformis*, *C. artedi*, *C. peled*, *C. albula*, *Osmerus eperlanus*, *Hypomesus olidus*, *Plecoglossus altivelis* (кроме цитированных выше работ см.: Engel et al., 1971b; Салменкова, Волохонская, 1973; Sato, Ishida, 1977; Kirkpatrick, Selander, 1979; Stoneking et al., 1981a, 1981b; Алтухов и др., 1983).

Cypriniformes: несколько американских карповых рыб (Avisé, Ayala, 1976; Buth, Burr, 1978; Buth, 1979c), чукучановые рыбы *Moxostoma* spp., *Thoburnia rathoeca*, *Erymyzon succetta* и другие виды (Buth, 1977b, 1979b; Ferris, Whitt, 1980; Ferris et al., 1982), *Astyanax mexicanus* (Avisé, Selander, 1972).

Cyprinodontiformes: *Hyodon* sp. (Turner, Grosse, 1980).

Beloniformes: *Cololabis saira* (Numachi, 1971a).

Gadiformes: *Theragra chalcogramma* (Johnson A., 1977), *Macrurus rupestris* (Логвиненко, Полянская, 1981), *Macruronus novaezelandiae* (Smith P. et al., 1981b).

Perciformes: *Sebastes alutus*, *S. caurinus* (Johnson et al., 1970a, 1973), *Morone americana*, *M. saxatilis* (Sidell et al., 1978), семь видов из сем. Cichlidae (Kornfield, 1978), тилляпии *Sarotherodon aureus* и *S. jipe* (McAndrew, Majumdar, 1983), скипджек *Katsuwonus pelamis* (McGabe, Dean, 1970), *Scomber scombrus* (Smith, Jamieson, 1980), *Acanthopagrus schlegeli* (Taniguchi et al., 1983), *Stegastes fasciolatus* (Shaklee, 1984).



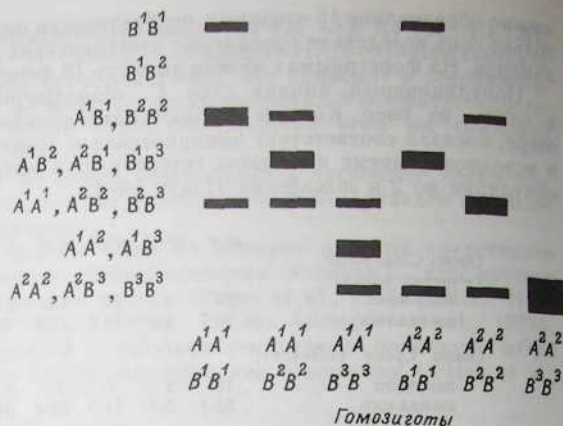


Рис. 54. Схема электрофоретических спектров  $\alpha$ ГФД у сигов *Coregonus clupeaformis* и *C. artedii* (по: Clayton et al., 1973a).

Слева — предполагаемая структура изоаллелей; внизу — генотипы.

Pleuronectiformes: *Lepidorhombus whiffiagonis* (Dando, 1970), *Pleuronectes platessa* и пять других видов камбал (Johnson, Beardsley, 1975; Purdom et al., 1976; Beardmore, Ward, 1977; Johnson A., 1977; Ward, Galleguillos, 1978; McAndrew et al., 1982).

Этот список несомненно будет быстро увеличиваться,  $\alpha$ ГФД является у рыб одним из наиболее изменчивых ферментов. Число полиморфных локусов составляет один-два у диплоидных видов и доходит до трех-четырех у тетраплоидных (лососевые). Число аллелей нередко равняется трем и даже четырем (сайра). Подобно sMDG, дублированные локусы *aGpd* у лососевых, по-видимому, совсем или почти совсем не дивергировали (судя по совпадению электрофоретической подвижности аллозимов), но аллельные варианты этих локусов наследуются дисомически.

К числу очень вариабельных у рыб оксидоредуктаз мы должны отнести также изоцитратдегидрогеназу (ИДГ; 1.1.1.42), супероксиддисмутазу или тетразолиумоксидазу (СОД, или ТО; 1.15.1.1) и 6-фосфоглюконатдегидрогеназу (6ФГД; 1.1.1.43).

Многие виды рыб полиморфны по двум и более локусам ИДГ, число аллелей часто составляет три, четыре и больше. У полиплоидных лососевых изменчивость дублированных локусов 1, 2 и 3, 4 сходна с изменчивостью генов *sMdh* и *aGpd* — имеются случаи полного совпадения электрофоретической подвижности аллозимов, кодируемых двумя локусами. У палии *Salvelinus fontinalis* найден нулевой аллель локуса *ldh-4* (Stoneking et al., 1981a). К концу 1984 г. найдено уже более 50 видов рыб, полиморфных по ИДГ.

Относительно высокий уровень изменчивости рыб по СОД (ТО) может быть отчасти связан с легкостью обнаружения этого

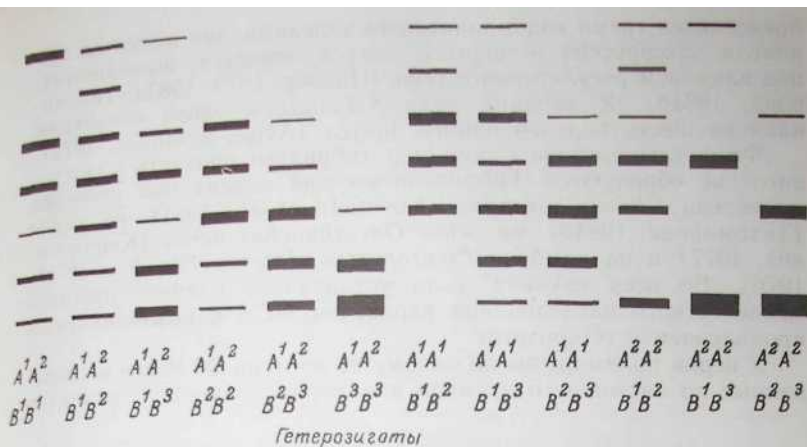


Рис. 54 (продолжение).

фермента. Он четко выявляется в гелях, окрашенных солями тетразолия при исследовании многих других ферментов. ТО подавляет превращение тетразолия в диформаза и заметен поэтому на электрофореграммах в виде белых полос (рис. 55).

Полиморфизм по 6ФГД установлен у несколько меньшего числа видов рыб, но и этот фермент следует причислить к группе оксидоредуктаз с относительно высоким уровнем генетической изменчивости (рис. 56).

Мы не будем перечислять здесь виды рыб, полиморфные по ИДГ, СОД(ТО), 6ФГД и по другим оксидоредуктазам, приведем только суммарное число видов, оказавшихся полиморфными по тому или другому ферменту (табл. 31).

Количество изученных оксидоредуктаз и число исследованных видов еще очень мало. Нет сомнения, что сведения о полиморфизме оксидоредуктаз у рыб будут в ближайшее время быстро возрастать.

### Трансферазы, гидролазы и другие ферменты

**Фосфоглюкомутаза (ФГМ; 2.7.5.1).** ФГМ контролирует превращение глюкозо-6-фосфата и глюкозо-1-фосфата и играет ключевую роль в гликолизе. Число полиморфных по этому ферменту видов рыб быстро увеличивается (табл. 32). Мы встречаемся с генетической изменчивостью по ФГМ во всех исследованных отрядах рыб и у обоих изученных до сих пор представителей рыбообразных. У большинства лососевых рыб и у многих карпообразных и окунеобразных локусы ФГМ изменчивы; число локусов равно нередко двум-трем, а у недавних полиплоидов — четырем-пяти. У карпа *Cyprinus carpio* четыре локуса ФГМ полиморфны; один из них

представлен тремя кодоминантными аллелями, два имеют по два аллеля. Экспрессия четвертого локуса меняется, по-видимому, под влиянием регуляторного гена (Паавер, 1979, 1983а; Тихомирова, 1984б). У харацид рода *Asiyanax* в одной популяции найдено шесть аллелей одного локуса (Avisе, Selander, 1972).

Фосфоглюкомутаза — мономер, гибридные продукты у гетерозигот не образуются. Гибридологический анализ был проведен на сельди *Clupea harengus* (Kornfield et al., 1981), на карпе (Тихомирова, 1984б), на нерке *Oncorhynchus nerka* (Кирпичников, 1977) и на камбале *Pleuronectes platessa* (Purdom et al., 1976). Во всех случаях было установлено наличие простого менделевского наследования вариантов ФГМ с кодоминантным проявлением у гетерозигот.

У нерки полиморфны по одному из локусов ФГМ все исследованные до настоящего времени популяции (более 25), различия

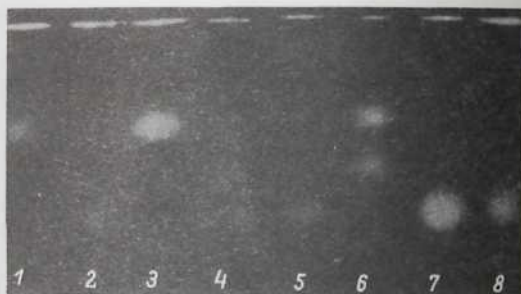


Рис. 55. Полиморфизм тетразолнумоксидазы у минтая *Theragra chalcogramma* (по: Iwata, 1975).

1, 3 — «медленные» гомозиготы SS; 2, 5, 7, 8 — «быстрые» гомозиготы FF; 4, 6 — гетерозиготы SF.

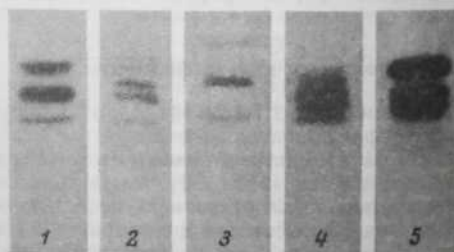


Рис. 56. Изозимы и аллозимы 6ФГД у золотой рыбки *Carassius auratus* (по: Schmidtke, Engel, 1974).

1, 3 — гомозиготы; 2, 4, 5 — гетерозиготы.



Таблица 31

Число видов рыб, полиморфных по локусам оксидоредуктаз  
(по состоянию на конец 1984 г.)

Фермент	Сокращенное название фермента	№ фермента	Число полиморфных видов
Лактатдегидрогеназа	ЛДГ	1.1.1.27	более 80
Милатдегидрогеназа	МДГ	1.1.1.37	более 65
Малик—энзим	МЕ	1.1.1.39	20
$\alpha$ -Глицерофосфатдегидрогеназа	ГФД	1.1.1.8	более 55
Супероксиддисмутаза	СОД или ТО	1.15.1.1	54
Изоцитратдегидрогеназа	ИДГ	1.1.1.42	более 50
6-Фосфоглюконатдегидрогеназа	6ФГД	1.1.1.43	40
Алкогольдегидрогеназа	АДГ	1.1.1.1	29
Октанолдегидрогеназа	ОДГ	1.1.1.1	5
Сорбитолдегидрогеназа	СДГ	1.1.1.14	19
Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа	Г6ФГ	1.1.1.49	16
Ксантиндегидрогеназа	КДГ	1.2.1.37	6
Пероксидаза	ПЕ или ПК	1.1.1.7	6
Каталаза	КАТ	1.1.1.6	4
Глицероальдегид-3-фосфатдегидрогеназа	ГЗФД	1.2.1.12	2
Глицерат-2-дегидрогеназа	Г2ФД	1.1.1.29	1
Диафораза	ДИА	1.6.9.1	3
L-Идитолдегидрогеназа	ИДИТОЛДГ	1.1.1.14	1
Ксантиноксидаза	КО	—	1

Литературные источники (кроме работ, перечисленных ранее при анализе изменчивости рыб по ЛДГ, МДГ, МЕ и  $\alpha$ ФД): Алтухов и др., 1980; Богданов и др., 1979; Картавцев и др., 1983; Докшина, 1981; Мацак, 1983а; Паавер, 1979, 1980, 1983а; Салменкова, Омельченко, 1982; Салменкова и др., 1981; Слынько и др., 1980; Тихомирова, 1983; Bender, Ohno, 1968; Beneden van et al., 1981; Buth, 1977а; Cashion et al., 1981; Cederbaum, Yoshida, 1972, 1976; Cross, Paine, 1971, 1978; Edmunds, Sammons, 1973; Engel et al., 1970, 1971а; Feiley, Avise, 1980; Ferguson et al., 1978; Healy, Mulcahy, 1979; Iwata, 1973, 1975; Kijima, Fujio, 1978; Kimura, 1976, 1978; Klose, Wolf, 1970; Koehn, Williams, 1978; Kornfield et al., 1982b; Lin et al., 1969; Locascio, Wright, 1973; Mangaly, Jamieson, 1979; Martin, Richmond, 1973; Morizot et al., 1982; Paaver, 1978; Page, Whitt, 1973а; Pasdar et al., 1984; Quiroz-Gutierrez, Ohno, 1970; Reinitz, 1977а; Ropers et al., 1973; Sakaizumi et al., 1980; Schmidtke, Engel, 1974; Shami, Beardmore, 1978а; Siciliano, Wright, 1973; Siciliano et al., 1973; Smith, Jamieson, 1978; Smith et al., 1981; Smith M. et al., 1983; Stegeman, Goldberg, 1971, 1972; Taggart et al., 1982; Tegelstrom, 1975; Turner et al., 1980а, 1982; Utter, 1971; Utter et al., 1973c; Winaus, 1980; Wolf et al., 1970; Yndgaard, 1972.

в частотах аллелей между ними не очень значительны (Utter, Hodgins, 1970; Алтухов и др., 1975а, 1975б; Кирпичников, Иванова, 1977; Кирпичников, Муске, 1979, 1981; Grant et al., 1980; Мацак, 1983а, 1983б; Муске, 1983).

Относительное постоянство частот аллелей локусов ФГМ наблюдается и у других видов рыб, в частности у бельдюги (*Zoarces viviparus*) (Hjorth, 1971; Christiansen et al., 1976) и у сельди *Clupea harengus* (Kornfield et al., 1982а).

По-видимому, ФГМ следует отнести к группе ферментов с высоким уровнем генетической изменчивости у рыб. Можно предполагать, что устойчивость аллельных частот связана в этом случае с моно- или полигенным гетерозисом — преимуществом гетеро-

Полиморфизм рыб по локусам фосфоглюкомутазы (ФГМ),  
глюкозофосфатизомеразы (ГФИ) и аспаратаминотрансферазы (ААТ, ГОТ)

Таксон	ФГМ	ГФИ	ААТ	Литературный источник
<b>Cyclostomata</b>				
Petromyzonidae				
<i>Petromyzon marinus</i>	+	+		[47, 48]
<i>Lampetra planeri</i>	+	+		[101]
<b>Pisces</b>				
Chimaeriformes				
<i>Callorhynchus milii</i>		+		[31]
Acipenseriformes				
<i>Polyodon spatula</i>	+			[17]
Gonorhynchiformes				
<i>Chanos chanos</i>	+	+		[103]
Clupeiformes				
<i>Clupea harengus</i>	+	+	+	[4, 24, 45, 46, 55, 62, 75]
<i>Sprattus</i> spp.	+	+		[24, 31]
<i>Alosa sapidissima</i>	+			[51]
Salmoniformes				
<i>Salmo salar</i>	+		+	
<i>S. trutta</i>	+	+	+	
<i>S. gairdneri</i>	+	+	+	[1, 2, 10, 23, 32, 54, 56, 63, 71, 73, 75, 78, 90, 96, 106]
<i>S. clarki</i>	+	+	+	
<i>S. apache</i>	+	+	+	
<i>Salvelinus fontinalis</i>	+	+	+	
<i>S. namaycush</i>			+	[25, 36, 45, 89]
<i>S. alpinus</i>		+	+	
<i>S. a. taranetzi</i>	+		+	
<i>Oncorhynchus nerka</i>	+	+		
<i>O. gorbuscha</i>	+	+		
<i>O. keta</i>	+	+	+	[2, 3, 41, 42, 43, 50, 56, 62, 95, 97, 98]
<i>O. tschawytscha</i>	+	+	+	
<i>Coregonus albula</i>	+	+	+	[107]
<i>C. lavaretus</i>	+	+		[108]
<i>Hypomesus olidus</i>	+			[62, 75]
Osteoglossiformes			+	
<i>Pantodon buchholzi</i>		+		[24]
Anguilliformes				
<i>Anguilla anguilla</i>		+	+	[20, 24, 67, 72, 102]
<i>Conger conger</i>		+		[21, 24]
Cypriniformes				
<i>Cyprinus carpio</i>	+	+	+	[9, 64, 65, 66, 77, 78, 80, 81, 91]
<i>Barbus barbatus</i>				[79]
<i>Carassius auratus gibelio</i>		+		[79]
<i>Camptostoma</i> spp.		+		[13]
Другие карповые рыбы		+(2)		
<i>Calostomus plebeius</i>	+(9)	+(10)	+(8)	[6, 12, 15, 16, 77]
<i>C. commersoni</i>	+	+		[29]
<i>C. santanae</i>	+	+	+	[29]
<i>Thoburnia</i> spp.		+		[14]
<i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	+(2)			[11]
<i>Cobitis delicata</i>	+			[37, 40]
<i>C. biwaensis</i>	+	+	+	[38]
<i>C. biwaensis</i>	+			[39]

Таблица 32 (продолжение)

Таксон	ФГМ	ГФИ	ААТ	Литературный источник
<i>Botia macracantha</i>		+		[28]
<i>Astyanax</i> spp.		+(2)		[7, 49]
Супринодонтиформес		+		[82]
<i>Xiphophorus maculatus</i>	+			[80]
<i>Poecilia reticulata</i>	+			[73, 94]
<i>P. formosa</i>	+		+	[52, 99]
<i>Poeciliopsis monacha</i>	+	+	+	[88, 104]
<i>Gambusia affinis</i>	+	+	+	[104]
<i>G. heteroshr</i>	+	+		[59, 69]
<i>Fundulus heteroclitus</i>	+	+	+	[93]
<i>Cyprinodon novadensis</i>				[74]
<i>Oryzias latipes</i>	+			
Атериниформес, Белониформес		+		[24]
<i>Atherina presbyter</i>		+		[24]
<i>Belone belone</i>				
Зеиформес				[31]
<i>Cyttus australis</i>	+			
Гадиформес		+		[24, 61, 92]
<i>Cadus morhua</i>	+	+		[31]
<i>Merluccius australis</i>		+		[53]
<i>Macrurus rupestris</i>	+			
Гастеростеиформес		+		[5, 8]
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	+	+		
Перциформес		+		[68]
<i>Micropterus salmoides</i>	+	+	+	[26]
<i>Etheostoma</i> sp.			+	[18, 19, 30, 33, 83, 105]
<i>Zoarces viviparus</i>	+	+	+	
<i>Scomber scombrus</i>	+	+		[24, 86]
<i>Sarotherodon jipe</i>	+			[58]
<i>S. galaeus</i>		+		[58]
<i>S. spilurus</i>	+			[58]
Другие окунеобразные рыбы	+(8)	+(10)		[31, 34, 76, 84, 85, 87]
Скорпаениформес				[31]
<i>Trigla kumu</i>	+			
<i>Sebastes</i> spp.	+(3)			[34, 35]
Плеуронектиформес				
<i>Pleuronectes platessa</i>	+	+	+	[22, 24, 57, 70, 100]
<i>P. flesus</i>		+		[24]
Другие камбалообразные рыбы	+(7)	+(3)	+(9)	[24, 27, 31, 44]
Тетраодонтиформес				
<i>Navodon scaber</i>		+		[31]
Итого видов	68	68	41	

Примечание. В скобках — число видов. (+) — наличие двух или более аллелей. Литературные источники: [1] — Allendorf, Utter, 1973; [2] — Allendorf et al., 1977; [3] — Алтухов и др., 1975а; [4] — Andersson et al., 1981; [5] — Avise, 1976b; [6] — Avise, Ayala, 1976; [7] — Avise, Selander, 1972; [8] — Bell, Richkind, 1981; [9] — Brody et al., 1979; [10] — Busack et al., 1980; [11, 12] — Buth, 1979b, 1979c; [13] — Buth, Burr, 1978; [14] — Buth, Crabtree, 1982; [15] — Buth, Mayden, 1981; [16] — Buth et al., 1983; [17] — Carlson et al., 1982; [18] — Christiansen, Frydenberg, 1974; [19] — Christiansen



et al., 1976; [20, 21] — Comparini et al., 1975, 1977; [22] — Cross, Payne, 1978; [23] — Cross, Ward, 1980; [24] — Dando, 1974; [25] — Dehring et al., 1981; [26] — Echelle et al., 1976; [27] — Felley, Avise, 1980; [28] — Ferris, Whitt, 1977b; [29] — Ferris et al., 1982; [30] — Frydenberg, Simonsen, 1973; [31] — Gauldie, Smith, 1978; [32] — Henry, Ferguson, 1982; [33] — Hjort, 1971; [34] — Johnson A., 1977; [35] — Johnson et al., 1971; [36] — Карташев и др., 1983; [37—40] — Кириичников, Иванова, 1977; [43] — Kirpichnikov, Muske, 1980; [44] — Kornfield, 1978; [45, 46] — Kornfield et al., 1981, 1982; [47] — Krueger, 1980; [48] — Krueger, Spangler, 1981; [49] — Kuhl et al., 1976; [50] — Куликова, Салменкова, 1979; [51] — Leary et al., 1983; [52] — Leslie, Vrijenhoek, 1977; [53] — Логвиненко, Полянская, 1981; [54] — Loudenslager, Kitchin, 1979; [55] — Lush, 1969; [56] — May et al., 1975; [57, 58] — McAndrew et al., 1982, 1983; [59] — Mitton, Koehn, 1975; [60] — Mork et al., 1982; [61] — Odense et al., 1966a; [62] — Омельченко, 1975б; [63] — Op'Hof et al., 1982; [64—66] — Паавер, 1979, 1980, 1983a; [67] — Pantelouris, 1976; [68] — Philipp et al., 1981; [69] — Place, Powers, 1978; [70] — Purdom et al., 1976; [71] — Roberts et al., 1969; [72] — Rodino, Comparini, 1978; [73] — Ryman, Ståhl, 1981; [74] — Sakaizumi et al., 1980; [75] — Салменкова, Волоховская, 1973; [76] — Sassama, Yoshiyama, 1979; [77, 78] — Schmidtke, Engel, 1972, 1974; [79] — Schmidtke et al., 1975b; [80] — Shami, Beardmore, 1978a; [81] — Shearer, Mulley, 1978; [82] — Siciliano et al., 1973; [83] — Simonsen, Christiansen, 1981; [84, 85] — Smith, 1978, 1979b; [86] — Smith, Jamieson, 1980; [87, 88] — Smith et al., 1978, 1983; [89] — Stoneking et al., 1981a; [90] — Taggart et al., 1982; [91] — Тихомирова, 1984б; [92] — Tills et al., 1971; [93] — Turner, 1973b; [94] — Turner et al., 1982; [95, 96] — Utter, Hodgins, 1970, 1972; [97, 98] — Utter et al., 1973b, 1980b; [99] — Vrijenhoek, 1979a; [100] — Ward, Beardmore, 1977; [101] — Ward et al., 1981; [102] — Williams et al., 1973; [103] — Winaus, 1980; [104] — Yardley, Hubbs, 1976; [105] — Yndgaard, 1972; [106—107] — Vuorinen, 1984a, 1984b; [108] — Vuorinen, Piironen, 1984.

зигот по выживаемости (Алтухов и др., 1975а, 1975б; Кириичников, 1977).

**Глюкозофосфатизомераза, или фосфоглюкоизомераза (ФГИ, или ФГИ; 5.3.1.9).** По степени изменчивости в популяциях рыб этот фермент не уступает фосфоглюкомутазе, полиморфизм обнаружен уже почти у 70 видов рыб (табл. 32). У многих видов полиморфны оба эти фермента; не исключено, что между полиморфизмом рыб по ФГМ и ФГИ есть коррелятивная связь, имеющая функциональную основу (Gauldie, 1984).

У всех рыб в геноме содержится не менее, чем два локуса ФГИ (А и В) (Fisher et al., 1980), у древних полиплоидов (карп, карась, чукучановые, полиплоидные выюновые, лососевые) — три или четыре. При наличии четырех локусовых локусов организованы в пары (как и гены sМДГ) слабо дивергировавших генов (Utter et al., 1980b). Нередко полиморфными оказываются два локуса ФГИ (*Astyanax* spp., *Xiphophorus maculatus*, *Anguilla anguilla*, *Conger conger*, *Zoarces viviparus*, *Pleuronectes platessa* и др.), а число аллелей доходит до четырех и более. Максимальное число аллелей (шесть) пока найдено у сельди и трески; один из аллелей у сельди нулевой.

ФГИ, катализирующая превращения глюкозо-6-фосфата и фруктозо-6-фосфата, является димером; у гетерозигот образуются гибридные молекулы и в гелях мы видим три (гетерозиготы) или одну (гомозиготы) полосы активности фермента. Спектры изотимов у некоторых тетраплоидных форм полностью еще не расшифрованы.

Гибридологический анализ, проведенный на бельдоге и на камбале, подтвердил предположение о кодоминантном, строго мен-

делевок наследовании вариантов ФГИ. Как и в отношении других ферментов, гипотезы о тетрасомическом наследовании фермента у полиплоидов оказались ошибочными, расщепление в потомстве всегда происходит дисомически, независимо по каждому локусу.

Фосфоглюкоизомеразы, подобно фосфоглюкомутазе, может рассматриваться как один из наиболее изменчивых ферментов у рыб.

**Фосфоманнозоизомеразы (ФМИ; 5.3.1.8).** Этот фермент, близкий к ФГИ, был исследован в последние годы у ряда видов лососевых рыб и оказался у многих из них полиморфным. Наличие в популяциях двух или трех аллелей одного локуса ФМИ обнаружено у представителей родов *Oncorhynchus* (горбуша, кета, чавыча), *Salmo* (*S. gairdneri*, *S. clarki*) и *Salvelinus* (*S. fontinalis*) (Grant et al., 1980; Utter et al., 1980b; Stoneking et al., 1981a). Полиморфными по ФМИ оказались также оба исследованных вида рыбообразных — морская и европейская ручьевая миноги (Krueger, 1980; Ward et al., 1981) и гамбузия (Smith et al., 1983). Судя по этим первым данным, генетическая изменчивость по фосфоманнозоизомеразе, вероятно, окажется так же широко распространенной у рыб, как и изменчивость по ФГИ и ФГМ.

**Аспаратаминотрансфераза, или глутаматоксалаттрансаминазы (ААТ, или ГОТ; 2.6.1.1).** Фермент ААТ представлен в клетках рыб двумя формами — растворимой (*s*) и митохондриальной (*m*). Много изменчивых по *s*ААТ видов обнаружено среди лососевых и карповых рыб, а также в семействе камбаловых (табл. 32). Полиморфны по этому ферменту все подвиды атлантической сельди. В других таксонах полиморфные виды встречаются реже. Слабо изучен полиморфизм по *m*ААТ.

У всех лососевых рыб *s*ААТ кодируется двумя несцепленными генами (табл. 33). Генетическая интерпретация расщепления по локусам *s*ААТ у кеты основана на предположении, что гомологичные изоцимы-димеры имеют одинаковую электрофоретическую подвижность (как и в случае дублицированных локусов *s*МДГ, *a*ГДФ и ФГИ).

Таблица 33

Наследование вариантов ААТ у кеты (по: May et al., 1975)

Предполагаемые генотипы родителей		Расщепление в потомстве по фенотипам			
♀	♂	I группа АААА	II группа АААА'	III группа ААА'А'	IV группа АА'А'А'
A1A1 A2A2	A1A1' A2A2'	44	85	43	—
A1A1 A2A2	A1A1' A2A2 *	32	31	—	—
A1A1 A2A2	A1A1 A2A2	20	—	—	—
A1A1' A2A2 *	A1A1' A2A2'	16	40	44	19
A1A1 A2A2	A1A1' A2A2 *	138	120	—	—

Примечание. \* — возможен другой генотип: A1A1 A2A2'.

$$A_2^1 = A_1^1 A_2^1 = A_2^2;$$

$$A_1^1 A_1^1 = A_1^1 A_1^1 = A_1^1 A_2^1 = A_2^1 A_1^1;$$

$$A_2^1 = A_1^1 A_2^1 = A_2^2.$$

Как мы уже отмечали раньше, суммарные количества изоформ трех этих типов должны при свободном комбинировании полипептидов, кодируемых двумя локусами ( $A_1$  и  $A_2$ ) и их аллелями, соответствовать отношениям 9 : 6 : 1 у гетерозигот по одному из генов и 1 : 2 : 1 у двойных гетерозигот и у гомозигот по разным аллелям ( $A_1 A_1 A_2 A_2'$ ). Именно такие отношения и наблюдались на зимограммах (рис. 57). Наследуются варианты sAAT у лососевых рыб дисомически, расщепление по каждому локусу не зависит от расщепления по его гомологу.

У диплоидных карповых рыб — плотвы, линя, усача *Barbus tetrazona* и других — имеется, очевидно, один локус sAAT, число аллелей составляет два-три (при наличии полиморфизма). У обыкновенного карпа и у карася предполагается наличие двух локусов, как и у лососевых (Schmidtke, Engel, 1972). За время, прошедшее после удвоения генома (примерно 50 млн. лет), эти локусы структурно и функционально дивергировали, гомополимеры  $A_2^1$  и  $A_2^2$  имеют разные электрические заряды. На электрофореграммах у карпов, гомозиготных по аллелям генов sAat, мы видим три полосы активности фермента (средняя соответствует гетеродимеру), у гетерозиготных по одному из генов — шесть.

Креатинфосфокиназа, или креатинкиназа (КФК, или КК; 2.7.3.2). Креатинкиназа у рыб кодируется двумя (примитивные формы), тремя (Holostei и Teleostei) и даже четырьмя (наиболее «продвинутые» отряды костистых рыб) локусами —  $A$ ,  $B$ ,  $C$  и  $D$ .

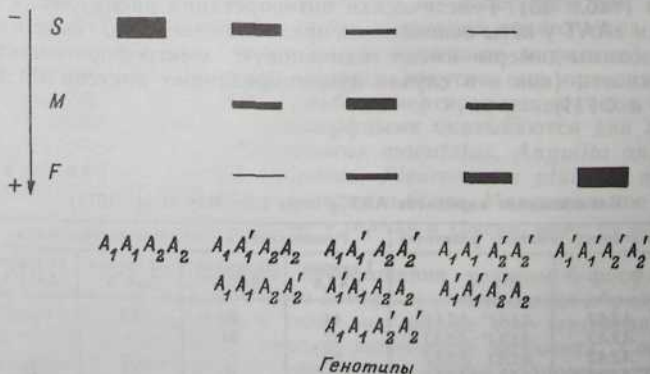


Рис. 57. Спектры изоформ и аллоформ ААТ у кеты и горбуши *Oncorhynchus keta* и *O. gorbuscha* (схема) (по: May et al., 1975).

Слева — фракции (изоформы); внизу — генотипы; вариация по двум локусам.



У полиплоидов (лососевые, карповые, чукучановые) локус *A* и особенно часто *B* дублированы (Ferris, Whitt, 1977a, 1977b, 1977c, 1978a; Fisher, Whitt, 1978b; Fisher et al., 1980).

Полиморфизм по КК установлен у довольно большого числа видов рыб, принадлежащих к самым различным таксонам. Генетический анализ наследования вариантов этого фермента-димера пока не произведен; популяционные данные говорят о наличии простых, главным образом двухаллельных кодоминантных систем. Гибридные изозимы между продуктами разных генов образуются не всегда (Fisher, Whitt, 1978a; Utter et al., 1980a).

Приводим список видов, оказавшихся полиморфными по КК: *Carcharinus springeri*, *Selachomorpha* (Ferris, Whitt, 1978a), *Polyodon spathula* (Carlson et al., 1982), *Salmo gairdneri*, *S. trutta*, *Salvelinus fontinalis*, *Coregonus albula*, *Argentina silus* (Eppenberger et al., 1971; Perriard et al., 1972; Allendorf et al., 1976, 1977; May et al., 1979b; Ryman, Ståhl, 1980; Stoneking et al., 1981b; Vuorinen et al., 1981), *Cyprinus carpio*, *Notropis* spp. (Scopes, Gosselin-Rey, 1968; Buth, 1979c), пять видов чукучановых рыб (Buth, 1979a; Ferris, Whitt, 1980; Ferris et al., 1982), *Botia modesta* (Ferris, Whitt, 1977b), *Ictalurus melas*, *Xiphophorus helleri*, *Ilyodon* spp., *Prionotus tribulus* (Ferris, Whitt, 1978a; Turner, Grosse, 1980), *Morone saxatilis* (Guse et al., 1980), *Micropterus salmoides* (Philipp et al., 1981). По последним данным, полиморфны по этому ферменту и сельди Атлантического и Тихого океанов (Grant, 1986).

**Эстеразы (ЭСТ; 3.1.1.1, 3.1.1.2 и др.).** Под названием «эстеразы» объединяются различные по своим функциям ферменты, общим свойством которых является способность расщеплять эфирные связи карбоновых кислот с нафтолом (Корочкин и др., 1977). Эти ферменты обычно делят на четыре главные группы — карбоксил-, арил-, ацетил-, и ацетилхолин- (включая псевдохоллин) эстеразы (Holmes, Masters, 1967; Manwell, Baker, 1970; Корочкин и др., 1977). Как сывороточные (преимущественно карбоксиловая группа), так и тканевые эстеразы у рыб обычно являются продуктами нескольких локусов, и по многим из них наблюдается индивидуальная изменчивость. Она обнаружена у представителей самых различных семейств. Число видов, у которых выявлены полиморфные системы эстераз, превышает 100. Мы не в состоянии привести здесь всю литературу по генетической изменчивости эстераз у рыб; часть этой литературы вошла в опубликованные сводки (Ligny, 1969; Numan, 1971; Kirpichnikov, 1973a; Алтухов, 1974, и др.). Остановимся лишь на немногих, наиболее интересных исследованиях.

У ручьевой миноги *Lampetra planeri* один из локусов эстеразы, *Est-D*, оказался полиморфным. По своей четвертичной структуре это димер; у рыб большинство эстераз — мономеры (Ward et al., 1981).

У молочной рыбы *Chanos chanos* (Gonorhynchiformes) изменчив один локус, найдены четыре аллеля этого локуса (Winaus, 1980).

У океанической сельди *Clupea harengus* по крайней мере пять локусов эстераз представлены несколькими генетическими вариантами, число аллелей каждого локуса равняется четырем-пяти (Ridgway et al., 1970; Naevdal, 1970; Simonarson, Watts, 1971; Салменкова, Волохонская, 1973; Омельченко, 1975б; Зенкин, 1976, 1979; Kornfield et al., 1982a). Чаще всего в каждой генетической системе эстераз преобладает один «доминирующий» аллель с концентрацией 0.7—0.9 и более. В природных популяциях атлантической сельди *C. h. harengus* нередко наблюдаются устойчивые во времени и в пространстве соотношения аллелей. Приведем в качестве примера популяции, изученные в Северной Атлантике (табл. 34; редкие аллели из подсчетов исключены).

У сардины *Sardinops ocellata* система локуса *Est-II*, кодирующего мышечные эстеразы, состоит из девяти аллелей; в популяции найдено 24 фенотипа (Thompson, Mastert, 1974). Полиморфны по ЭСТ и многие другие представители сельдевых рыб — *Sardine pilchardus* (Krajnović-Ozretić, Zikić, 1975), *Sardinella* (Baron, 1973), *Sprattus sprattus* (Howlett, Jamieson, 1971), *Engraulis encrasicolus* (Dobrovolo et al., 1980) и др. У мойвы *Mallotus villosus* сывороточная система включает 10 аллелей (Nyman, 1971).

У атлантического лосося удается выявить при электрофорезе восемь зон эстеразной активности. По шести печеночным зонам наблюдается полиморфизм, в число полиморфных эстераз входят, по-видимому, карбоксил-, арил- и холинэстеразы (Khanna et al., 1975a). Полиморфны по эстеразным локусам радужная форель (Kingsburg, Masters, 1972; Grossman, 1977), арктический голец (Henricson, Nyman, 1976), нерка (Мацак, 1983a), ряпушка и пелядь (Локшина, 1981; Vuorinen et al., 1981) и другие лососевые (рис. 58).

Среди карповых по локусам ЭСТ полиморфны многие виды. Из пяти видов *Notropis* по крайней мере у трех найдены полиморфные системы (Koehn et al., 1971). Число аллелей варьирует от двух до восьми (Menzel, 1976), иногда встречаются нулевые аллели. Полиморфная система сывороточных эстераз обнаружена у белого амура (Паюсова, Целикова, 1986).

Т а б л и ц а 34

Полиморфизм по одному из локусов эстеразы печени и сердца в популяциях атлантической сельди (по: Ridgway et al., 1970)

Место взятия проб	Частоты фенотипов						Концентрации аллелей		
	<i>mm</i>	<i>ms</i>	<i>ss</i>	<i>mf</i>	<i>sf</i>	<i>ff</i>	<i>q<sub>m</sub></i>	<i>q<sub>s</sub></i>	<i>q<sub>f</sub></i>
Жорж Банк	218	117	19	7	1	0	0.77	0.22	0.011
Мыс Мэй	54	37	4	1	0	0	0.76	0.23	0.005
Западный Мэн	61	48	9	2	2	0	0.71	0.28	0.016
Новая Шотландия	82	64	12	2	0	0	0.72	0.27	0.006

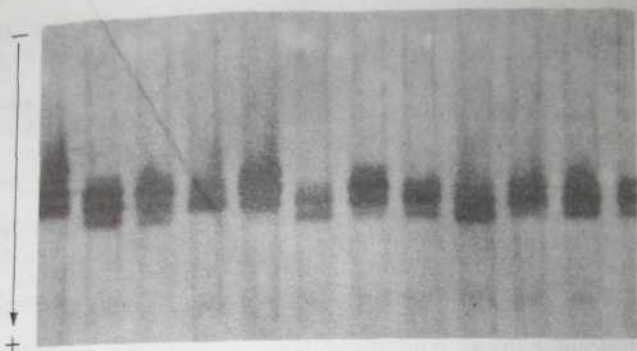


Рис. 58. Полиморфизм по локусу *Est-A2* у нерки *Oncorhynchus nerka* (фот. Г. М. Сабинина).

У карпа изучена система «быстрых» сывороточных эстераз с шестью аллелями, в том числе с одним нулевым (Московкин и др., 1973; Щербенок, 1973; Трувеллер и др., 1974; Паавер, 1979; Шеглова, Илясов, 1979). У гомозигот по каждому аллелю на зимограммах видны две полосы, основная и «тневая», у гетерозигот — три. «Тневые» полосы соответствуют, очевидно, конформационным изозимам. Наследуются эти аллели в полном согласии с правилами Менделя (Трувеллер и др., 1974; Щербенок, 1976; Черфас, Трувеллер, 1978; Паавер, 1980). «Медленная» сывороточная эстераза кодируется локусом с тремя аллелями, один из которых — нулевой. Система ЭСТ, найденная в эритроцитах (также с нулевым аллелем), возможно, идентична медленной ЭСТ сыворотки (Brody et al., 1976). Трехаллельная система локуса *Est* обнаружена в двуполой популяции серебряного карася (Поляковский и др., 1973), двухаллельные системы — у леща, плотвы, уклей и ерша (Nyman, 1965, 1969; Таммерт, Паавер, 1981). Эстеразы сыворотки и печени у угря дают сложную картину изменчивости (Pantelouris, Payne, 1968; Pantelouris et al., 1976).

У *Fundulus* и у двух видов из рода *Cyprinodon* (Cyprinodontidae) имеется много зон эстеразной активности. Одна из полиморфных систем фундулюса насчитывает пять аллелей (Kempf, Underhill, 1974; Cashion et al., 1981).

Полиморфизм по локусу *Est* описан и у других представителей зубастых карпов (Yardley, Hubbs, 1976; Hodges, Whitmore, 1977; Leslie, Vrijenhoek, 1977; Shami, Beardmore, 1978a; Turner et al., 1982; Bai et al., 1986).

Полиморфен по эстеразам канальный сомик *Ictalurus punctatus* (Skow, 1976).

Детально изучены два полиморфных локуса эстераз у бельдюги (Simonsen, Frydenberg, 1972; Christiansen et al., 1973, 1974; Hjorth, Simonsen, 1974). Гибридологический анализ подтвердил



наличие в популяциях кодоминантных аллелей этих локусов. Полиморфны спариды *Dentex tumifrons* и *Pagellus bogaraveo* (Konishi, Taniguchi, 1975; Taniguchi, Tashima, 1978).

У ставриды *Trachurus trachurus* вариация по «медленному» и «быстрому» аллелям двух эстеразных локусов, *Est-S* и *Est-F*, тесно коррелирована (Нефедов и др., 1978; Зенкин и др., 1979). Зависимости между изменчивостью разных локусов эстеразы выявлены и у других видов рыб.

В генетическую систему одного из локусов эстеразы у скумбрии *Scomber scombrus* входит девять аллелей; наблюдается большой дефицит гетерозигот в популяциях (Smith et al., 1981a). Авторы объясняют это смешением личинок из различных нерестовых субпопуляций.

Упомянем также о полиморфизме по эстеразам хека *Merluccius productus* (Utter et al., 1970b), о большом разнообразии полиморфных систем эстераз у тилляпий рода *Sarotherodon* (McAndrew, Majumdar, 1983), о трех полиморфных системах эстераз у макропода *Macropodus opercularis* (Mopostory et al., 1984), о наличии трех или четырех аллелей эстеразных локусов у тунцов (Sprague, 1967, 1970; Fujino, Kang, 1968; Fujino, 1970; McGabe, Dean, 1970; Serene, 1971) и о полиморфизме более чем 15 видов камбал (Ligny de, 1968; Коваль, Богданов, 1979, 1982; Дьяков и др., 1981), макруруса *Macrourus rupestris* (Нефедов и др., 1976; Алексеев и др., 1979; Душенко, 1979) и многих других рыб.

Среди 125 видов, населяющих коралловые рифы (68 семейств), многие полиморфны по эстеразам (Leibel, Markert, 1978). При этом число локусов эстераз, в том числе полиморфных, очень изменчиво, даже у относительно близких видов оно часто бывает различным.

Таким образом, по числу локусов, числу аллелей на локус и числу полиморфных видов эстеразы можно считать наиболее изменчивыми из всех изученных ферментов. Полиморфным является, по-видимому, большинство видов рыб, принадлежащих к самым различным таксонам, полиморфны при этом как диплоидные, так и полиплоидные (по происхождению) рыбы.

О наследовании других ферментов этой группы мы имеем очень немного сведений. Перечислим виды, оказавшиеся полиморфными по тем или иным ферментам.

**Пурин-нуклеозидфосфорилаза (ПНФ; 2.4.2.1):** минога *Lampetra planeri* (Ward et al., 1979). Молекула ПНФ у миноги имеет редко встречающуюся тримерную структуру.

**N-ацетил-B-D-галактозоаминидаза (ГАЛ; 3.2.1.53):** кижуч *Oncorhynchus kisutch* (Utter et al., 1980b).

**Глутамат-пируваттрансаминаза (ГПТ; 2.6.1.2):** *Clupea harengus*, *Oncorhynchus nerka*, *Salmo clarki* (Grant et al., 1980; Utter et al., 1980b; Grant, 1986).

**Гексокиназа (ГЕК; 2.7.1.1):** *Zoarces viviparus* (Frydenberg, Simonsen, 1973).

**Аденилаткиназа (АК; 2.7.4.3):** *Lampetra planeri* (Ward et al.,

1981), *Chanos chanos* (Winaus, 1980), *Oncorhynchus nerka* (Омельченко, 19756), *Notropis* spp. (Buth, 1979c), *Misgurnus anguillicaudatus* (Oniwa, Kimura, 1981), *Micropterus salmoides* (Phillips et al., 1981), *Zoarcetes viviparus* (Frydenberg, Simonsen, 1973).

**Щелочная фосфатаза (ЩФ; 3.1.3.1):** *Salmo gairdneri* (Diebig et al., 1979).

**Кислая фосфатаза (КФ; 3.1.3.2):** *Lampetra planeri* (Ward et al., 1981).

**Амилаза (АМИ; 3.2.1.1):** *Xiphophorus montezumae* (Herrera, 1979).

**Пептидазы, или лейцинаминопептидазы (ПЕП, или ЛАП, 3.4.11):** *Lampetra planeri* (Ward et al., 1981), *Engraulis capensis* (Grant, 1985), *Oncorhynchus keta*, *O. kisutch*, *O. tshawytscha*, *Salmo clarki*, *S. gairdneri* (Utter et al., 1980b), *Coregonus clupeaformis* (Kirkpatrick, Selander, 1979), карповые рыбы из родов *Campostoma* (три вида), *Notropis* и *Rhinichthys* (Buth, Burr, 1978; Merritt et al., 1978; Dowling et al., 1982), харацида *Astyanax* sp. (Avisé, Selander, 1972), *Oryzias latipes* и *Poeciliopsis monacha* (Leslie, Vrijenhoek, 1977; Wyban, 1982), *Sebastes* spp. (Johnson et al., 1972), *Stegastes fasciolatus* (Shaklee, 1984), *Pleuronectes platessa* и другие виды семейства камбаловых (Ward, Beardmore, 1977; Johnson A., 1977); к числу полиморфных видов следует отнести также *Clupea harengus* и *Micropterus salmoides* (Williamson et al., 1985; Grant, 1986).

**Глицил-L-лейцинопептидаза (ГЛ-ЛАП; 3.4.11):** *Salmo gairdneri* (Thorgaard et al., 1983).

**Аденозиндезаминаза (АДА; 3.5.4.4):** *Lampetra planeri* (Ward et al., 1981), *Engraulis capensis* (Grant, 1985), *Salmo salar* (Cross, Ward, 1980), *Oncorhynchus tshawytscha* (Kobayashi et al., 1984), *Anguilla anguilla* (Rodino, Comparini, 1978), *Stegastes fasciolatus* (Shaklee, 1984), *Zoarcetes viviparus* (Simonsen, Christiansen, 1981), *Sarotherodon* spp. (шесть видов), *Tilapia zilli* (McAndrew, Majumdar, 1983), *Pleuronectes platessa* (Ward, Beardmore, 1977; McAndrew et al., 1982), *Clupea harengus* (Grant, 1986) и другие виды.

**Гуаниндезаминаза (ГДА; 3.5.4.5):** *Katsuwonus pelamis* (Richardson, 1983).

**Неорганическая пирофосфатаза (неорг. ПФ; 3.6.1.1):** *Morone saxatilis* (Guse et al., 1980).

**Альдолаза (АЛЬД; 4.1.2.13):** *Coregonus clupeaformis* (Kirkpatrick, Selander, 1979).

**Карбоангидраза (КА; 4.2.1.1):** *Salmo gairdneri* (Diebig et al., 1979).

**Фумараза (ФУМ; 4.2.1.2):** *Coregonus albula* (Vuorinen et al., 1981), *Xiphophorus maculatus*, *Gambusia affinis*, *G. heteroshr* (Siciliano et al., 1973; Yardley, Hubbs, 1976).

**Аконитаза (АКО; 4.2.1.3):** *Clupea harengus* (Kornfield et al., 1982a), *Engraulis capensis* (Grant, 1985).

**Глюксилаза (ГЛЮ; 4.4.1.5):** *Salmo salar* (Cross, Ward, 1980).

**Триозофосфатизомераза (ТФИ; 5.3.1.1):** *Salmo trutta* (Allendorf et al., 1977), карповая рыба *Hesperoleucus symmetricus* (Avisé, Ayala, 1976), *Micropterus salmoides* (Williamson et al., 1985).

## СЦЕПЛЕНИЕ ГЕНОВ У РЫБ

Несмотря на большое число работ по генетике белков у рыб, сцепление генов установлено пока в очень немногих случаях. Есть указания на сцепление у карпа (*Cyprinus carpio*) локуса одного из мышечных белков, *My*, и локуса быстрых эстераз, *Est-F* или *EST-1* (Московкин и др., 1973). По-видимому, сцеплены также гены *Est-2* и *Ldh-C1* (Паавер, 1983а) с перекрестом, равным приблизительно 10%. В обоих случаях нужны, однако, дополнительные эксперименты.

Обширные исследования, проведенные на радужной форели и на гольцах, *Salvelinus fontinalis* и *S. namaycush*, позволили обнаружить у них 11 групп сцепления (May et al., 1980; Wright et al., 1980; Morizot, 1983; Morizot, Siciliano, 1984). Перечислим эти группы:

1. *Aat-2*— $\alpha$ *Gpd-1*;
2. *Mdh-1*—*Aat-1*;
3. *Odh*—*Mpi*—*Gpi-3*;
4. *Gpi-1*—*Pep-1*;
5. *Pep-2*—*Sdh*—*Gpi-2*;
6. *Idh-3*—*Me-2*;
7. *Ada-1*— $\alpha$ *Gpd-3*;
8. *Mdh-4*—*Ldh-5*—  
*Paralb-1,2*—*Ldh-1*—*Idh-1*;
9. *Dia*—*Ck-2*;
10. *Aat-4*—*Pgam-1* (фосфоглицератмутаза);
11. *Gus*—*Ck-1*.

Дуплицированные локусы *Aat-1* и *Aat-2*, а также *Gpi-1* и *Gpi-2* оказались расположенными в разных хромосомах. Перекрест между сцепленными генами определен не был.

У солнечных рыб из рода *Lepomis* сцеплены гены  $\alpha$ *Gpd* и *6Pgd*, перекрест между ними равен 15—22% (Wheat et al., 1973). Сцеплены также гены *G2pd*, *Pgk* (фосфоглицераткиназа) и *Sod*, перекрест составляет в этом случае соответственно 45.3 и 24.7% (Pasdar et al., 1984). В то же время локусы *sMdh-A* и *sMdh-B* не сцеплены (Wheat et al., 1972).

У *Poeciliopsis* обнаружены две группы сцепления (Leslie, 1979, 1982; Leslie, Pontier, 1980):

1. *Est-4*—*Idh-2*—*Ldh-2*—*Est-5*—*Ldh-1* (20, 10, 6 и 20%);
2. *To*—*Pgm* (38%).

В обоих случаях, как мы видим, удалось определить величину перекреста.

У *Xiphophorus maculatus* и *X. helleri* установлено уже девять групп сцепления, в которые входят 27 локусов (Morizot, Aravinda, 1977; Morizot, Siciliano, 1979, 1982а; Leslie, Pontier, 1980; Morizot et al., 1983). Независимо наследуются 16 локусов (Morizot, Siciliano, 1984).



1. *Ada*—*G6pd*—*6Gpd* (13 и 17 %);
2. *Est-2*—*PK*—*Est-3.5*—*Ldh-1*—*Mpi* (16, 8, 23 и 16 %);
3. *Guk-2*—*Gapd-1* (8 %);
4. *Pk-1*—*Gpi-1*—*Idh* (10 и 41 %);
5. *Est-1*—*Est-4*—*Mdh-2* (6 и 33 %);
6. *Gs* (глутаматсинтетазы), *Tf*—*Umpk* (уридинмонофосфаткиназа) (11 %);
7. *Pgk* (фосфоглицераткиназа)—*Pgam-1* (15 %);
8. *Gall* (галактозо-1-Ф-уридилтрансфераза) — *Pgam-2* (25 %);
9. *Gda* (гуаниндезаминидаза) — *Pep-2* (25 %).

По-видимому, у *Fundulus heteroclitus* сцеплены гены *Ldh-B* и *Ldh-C* (Whitt, 1969). Предполагается сцепление двух генов гемоглобина у трески (Sick et al., 1973), генов *sMdh-A1* и *sMdh-A2* у кеты (Aspinwall, 1974a) и генов *Aat-1* и *Aat-2* у форели-«убийцы» *Salmo clarki* (Allendorf, Utter, 1976). Все эти предположения нуждаются, однако, в проверке.

Подавляющее большинство генов, кодирующих ферменты и белки без ферментативной активности, у рыб не сцеплены. При большом числе хромосом у рыб (преимущественно 24—25 пар и более) вероятность обнаружения сцепленных локусов невелика.

#### ОБЩЕЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полиморфные белки рыб по величине и характеру генетической изменчивости можно подразделить на несколько групп. Это подразделение, конечно, сугубо предварительное, в особенности это относится к ферментам, изученность которых крайне неравномерна и в большой степени зависит от принятой методики исследования, доступности реактивов и других случайных факторов.

1. Среди всех изучавшихся до сих пор белков особое место занимает трансферрин. У большинства изученных рыб имеется только один локус *Tf*, почти всегда представленный тремя и большим числом аллелей. Полиморфизм по *Tf* характерен, очевидно, для большинства видов рыб. Гетерозиготной по аллелям *Tf* в популяциях оказывается значительная часть всех особей, нередко до 40—50 % и более. По всей вероятности, сходны с трансферринами во многих отношениях и альбумины, но они пока плохо изучены. Специфика генетики трансферринов и альбуминов связана, на наш взгляд, с их мономерным строением и, вероятно, с большой специализацией функций этих белков. Вопрос о том, почему даже у полиплоидов (лососи, карпы) работает только один локус трансферрина, остается пока неразрешенным.

2. Вторую группу составляют эстеразы. Изменчивость эстераз достигает высокого уровня за счет увеличения числа гомологичных локусов в геноме и числа аллелей по каждому локусу. Эстеразы являются мономерными ферментами, реже — димерами. Для большинства эстераз характерна множественность субстратов. Возможно, что именно этим объясняется повышенная генетическая изменчивость эстеразных локусов и умножение числа самих локусов.

3. В третью группу можно включить лактатдегидрогеназу (ЛДГ) и креатинкиназу (КК). Главной их особенностью у рыб является наличие в геноме нескольких (до четырех-пяти) локусов с четко дифференцированными функциями и с тканевой специфичностью, а также способность к образованию «гибридных» ди- и тетрамеров, субъединицы которых кодируются разными генами.

Множественность локусов ЛДГ (пять-шесть у полиплоидных форм) приводит к образованию большого числа изоформ — у гомозигот до 15—18, у гетерозигот до 25—30. Несмотря на широкий изоформный спектр у гомозиготных особей, внутривидовая генетическая изменчивость по ЛДГ у полиплоидных лососевых и карповых рыб довольно велика, хотя и несколько снижена по сравнению с диплоидами.

Сильная тканевая специфичность четырех локусов креатинкиназы имеет своим следствием потерю способности синтезировать межлокусные, гибридные изоформы у некоторых видов. Редко образуются гибридные изоформы и между полипептидами А и В (соответствующими изоформам М и Н млекопитающих) ЛДГ.

Возможно, что по некоторым особенностям изменчивости КК и ЛДГ близко примыкает и малатдегидрогеназа.

4. Относительно большая изменчивость характерна для таких ферментов, как 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (6-ФГД), фосфоглюкомутаза (ФГМ) и фосфоглюкозоизомеразы (ФГИ). Слабо изученная у рыб изоцитратдегидрогеназа (ИДГ), возможно, принадлежит к этой же группе. ФГМ занимает при этом несколько обособленное положение: хотя число видов с полиморфизмом по ФГМ довольно велико, он ограничен обычно одним локусом, представленным чаще всего только двумя, реже тремя кодоминантными аллелями.

Ферменты ФГМ и ФГИ принимают участие в гликолизе; наметившаяся связь между изменчивостью по ФГМ и ФГИ должна быть проверена в специальных опытах.

5. Относительно мало изменчивыми у рыб являются гемоглобины и мышечные белки — миогены, несколько более вариabельны белки хрусталика глаза — кристаллины. При невысоком уровне генетической (внутрипопуляционной) изменчивости число локусов гемоглобина у рыб довольно велико. Образование большого числа межлокусных гетеротетрамеров (как и у млекопитающих) обеспечивает наличие у одной особи изоформ гемоглобина, приспособленных к работе на разных этапах развития рыб.

Мутации в локусах *Hb* и *Mu*, очевидно, нарушают нормальную работу (перенос кислорода в случае гемоглобина) белковой молекулы и по большей части выбрасываются из популяции. Вместе с тем полиморфными по гемоглобину оказываются представители очень разных таксонов рыб (как и по другим белкам).

6. Структурные белки цитоплазмы, белки клеточных мембран, хромосомные (гистоны) и другие белки, поддерживающие и обеспечивающие постоянство клеточной организации, у рыб пока не исследованы. По аналогии с другими животными можно ожи-

дать, что их изменчивость окажется резко сниженной и они составят шестую, самую постоянную группу белков в организме рыб.

Обширная группа ферментов и неферментативных белков изучена еще совершенно недостаточно или совсем не охвачена исследованиями. К таким белкам, в частности, относятся гамма-глобулины.

Механизмы, приводящие к дифференциации белков у рыб по степени их изменчивости, далеко не ясны. Большинство исследователей пытаются связать эти различия с функциональными особенностями самих белков. В случае ферментов важным фактором может быть характер субстратов и степень их множественности для данного фермента. Число субъединиц в белковой молекуле, вероятно, является другим существенным фактором: тетрамеры оказались и у человека и у животных (включая рыб) менее изменчивыми, чем димеры и особенно мономеры (Harris et al., 1976; Ward, 1977, 1978).

Мы уже отмечали, что, по-видимому, все виды рыб гетерогенны по группам крови. Значение этого факта и в особенности возможность использования данных по группам крови для решения многих проблем эволюции и для совершенствования методов селекции рыб подчеркивает необходимость дальнейших интенсивных исследований в этой области.

В основном аллели белковых локусов у рыб кодоминантны, гетерозиготы имеют изозимы (или изоформы), характерные для обеих гомозигот. Наследование идет обычно строго в соответствии с законами Менделя. Рецессивными оказываются только нулевые аллели и некоторые аллели регуляторных генов; однако и в этих случаях гомозиготы по доминантному гену часто можно отличить от гетерозигот по количеству синтезируемого продукта или по его активности. В отношении антигенов групп крови дело обстоит сложнее, но и здесь подбор более чувствительных реагентов позволяет разделять гомо- и гетерозиготные генотипы по интенсивности реакции агглютинации.

В подавляющем большинстве случаев для генетических белковых систем характерен аутомсомный способ наследования. Это связано с наличием у рыб больших хромосомных наборов и с относительно небольшой (у большинства видов) дивергенцией половых хромосом.

У полиплоидных (по происхождению) видов рыб (некоторые осетровые и карповые рыбы, семейства чукучановых и лососевых и др.) число локусов, приходящихся на один фермент, в среднем увеличено, хотя многие ферменты определяются у диплоидов и тетраплоидов одинаковым числом генов (Engel et al., 1975; Ferris, Whitt, 1977a, 1977b). Если дублированные гены сохраняют свою активность у полиплоидов, они наследуются почти всегда дисомически, независимо друг от друга.

Некоторые дублированные у полиплоидов локусы (*aGpd*, *sMdh*, *Idh*, *sAat*, *Gpi* и др.) кодируют ферменты с одинаковыми



Генетическая изменчивость по белкам (без групп крови) у карпа *Cyprinus carpio*, радужной форели *Salmo gairdneri* и океанической сельди *Clupea harengus*

<i>Cyprinus carpio</i>		<i>Salmo gairdneri</i>		<i>Clupea harengus</i>	
локусы	число аллелей	локусы	число аллелей	локусы	число аллелей
<i>Tf</i>	>7—8	<i>Tf</i>	2	<i>Tf</i>	2—4
<i>Hp</i>	2(?)	<i>Alb</i>	2	<i>Alb</i>	2
<i>Prealb</i>	2	<i>Postalb</i>	2	<i>My-1</i>	2
<i>Alb</i>	4	<i>Lp</i> (белки хрусталика)	2	<i>My-2</i>	2
<i>My-2</i> (нул.)	2	<i>Ca</i>	2	<i>Ldh-1</i>	2
<i>My-4</i>	2	<i>Ldh-3</i>	2	<i>Ldh-2</i>	2—3
<i>Hb</i>	2—3(?)	<i>Ldh-4</i>	3	<i>Ldh-3</i>	2
<i>Ldh-C1</i>	3	<i>Ldh-5</i>	2	<i>sMdh-4</i>	2
<i>Ldh-C2</i>	3—4	<i>Ldh-5</i>	2	<i>Me-1,2</i>	2
<i>Ldh-B1</i> (нул.)	2—3	<i>sMdh-1,2</i>	2	<i>αGpd-1</i>	2
<i>sMdh 1</i> (регул., нул.)	2	<i>sMdh-3,4</i>	3—4	<i>G6pd-1</i>	2
<i>sMdh 4</i> (регул., нул.)	2	<i>mMdh</i>	4	<i>G6pd-2</i>	2
<i>G6pd</i>	3—4	<i>Me-2</i>	2	<i>βpgd</i>	2
<i>H6pd</i>	2	<i>Me-3</i>	2	<i>Sdh</i>	3
<i>sldh-1</i>	2—3	<i>αGpd-1,2</i>	2	<i>sldh-1</i>	2
<i>sldh-2</i>	3—4	<i>αGpd-3,4</i>	2	<i>sldh-2</i>	2
<i>To</i>	2	<i>G6pd</i>	2	<i>To</i>	2
<i>Pgm-3</i>	3	<i>Sdh</i>	2	<i>Pgm-1</i>	2
<i>Pgm-4</i>	2	<i>Adh</i>	2	<i>Pgm-2</i>	3
<i>Pgm-5</i>	2	<i>sldh-1</i>	2	<i>Pgi</i>	3
<i>Pgm-1,2</i> (регул.)	2	<i>sldh-2</i>	2	<i>Aat-2</i>	2
<i>Pgi-1</i>	2	<i>To-1</i>	3	<i>Acon</i>	2
<i>Pgi-2</i>	2	<i>Cat</i>	2	<i>Px</i>	2
<i>Aat</i>	2	<i>Pgm-1</i> (регул.)	2	<i>Est-3</i>	2—3
<i>Ck</i>	2	<i>Pgm-2</i>	2	<i>Est-4</i>	2—3
<i>Est-1</i>	3	<i>Pgi-3</i>	2	<i>Est-5</i>	2—3
<i>Est-2</i>	3—4	<i>Aat-1,2</i>	2	<i>Gpi</i>	2
<i>Est-3</i>	2	<i>Ck-1</i>	2	<i>Ada</i>	2
		<i>Ck-2</i>	2	<i>Eno</i>	2
		<i>Acp</i>	2	<i>Pep-2</i>	2
		<i>Glap</i>	2	<i>Pep-3</i>	2
		<i>Pep-1</i>	2		
		<i>Est-1</i>	2		
		<i>Est-2</i>	2		

Примечания. Нул. — наличие по данному локусу нулевого аллеля, регул. — вариация по регуляторному гену.

зарядами и, по-видимому, сходными функциями. В таких случаях и сами локусы (например, *sAat-A1* и *sAat-A2*), и их аллели при электрофорезе неразличимы. Разделение таких локусов-близнецов возможно только путем специального гибридологического анализа.

Изменчивость регуляторных генов изучена у рыб очень слабо, можно лишь предполагать, что она так же велика, как и изменчивость структурных локусов.

Филогенетически близкие виды рыб имеют нередко различные аллели одного и того же белкового локуса. При анализе поли-

мерных белков (димеров и тетрамеров) у гибридов между такими видами рыб мы находим на электрофореграммах не только полосы активности, характерные для родителей, но и «гибридные» полосы — свидетельство близости аллельных вариантов.

В заключение приведем список обнаруженных к настоящему времени полиморфных генетических белковых систем у трех наиболее изученных промысловых видов рыб (табл. 35). В этот список мы не включили локусы, контролирующие группы крови. Число исследованных систем (и число локусов) еще очень мало, но накопление данных по наследованию белков у рыб идет быстрыми темпами.

Генетика белков рыб основана главным образом на изучении естественного, природного полиморфизма популяций. В природе в течение сотен тысяч и миллионов лет отбирались полезные аллели, не понижающие сколько-нибудь значительно жизнеспособность своих носителей. Этим аллели биохимических локусов радикально отличаются от большинства мутантных генов, действующих на качественные и количественные морфологические признаки и чаще всего приводящих к отклонениям от нормы. Использование биохимической изменчивости в генетических и особенно селекционных исследованиях имеет поэтому особенно большие перспективы.

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ БИОХИМИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ В ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИХ, ПОПУЛЯЦИОННЫХ И ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ РЫБ

### ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ ГЕНОВ В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ

Открытие большого числа полиморфных биохимических систем помогло установить некоторые общие для всех животных закономерности действия генов в ходе эмбрионального развития. Рассмотрим наиболее интересные результаты исследований, проведенных на рыбах.

**Активность генов в онтогенезе.** Овогенез у большинства рыб характеризуется возрастанием массы овоцита в сотни и даже в тысячи раз за счет накопления в нем запасных веществ (желтка). Во время вителлогенеза (периода «большого роста» овоцитов) хромосомы приобретают вид так называемых ламповых щеток, на них появляются многочисленные боковые выросты («петли») ДНК. В таких петлях идет усиленный синтез матричной РНК (мРНК), одновременно активизируется синтез белков — они накапливаются в овоците в больших количествах. Часть мРНК в зрелом яйце консервируется, образуя устойчивые, пока плохо изученные комплексы с белком — мРНП (рибонуклеопротеиды). Такая неработающая (в данный момент) мРНК получила название маскированной, или информсомы. В созревших яйцеклетках, способных у рыб сохраняться в яичниках в течение долгого времени (несколько месяцев и даже лет), белки почти не синтезируются. Синтез возобновляется снова после оплодотворения.

Вплоть до стадии бластулы, а иногда и до начала гастрюляции, гены зародыша у рыб, по-видимому, не активны. Синтез белков идет вначале исключительно на матрицах (молекулах мРНК), накопившихся в виде информсом в ходе овогенеза; синтезируются только материнские белки. Об этом свидетельствуют многие наблюдения, сделанные на различных видах рыб (Whitt, 1970b; Нейфах, Тимофеева, 1977; Shaklee, Whitt, 1977; Нейфах, Абрамова, 1979; Тимофеев, Нейфах, 1982; Frankel, 1983a). Количество некоторых ферментов, в частности ферментов гликолиза и углеводного обмена, в развивающемся зародыше рыб остается почти постоянным или медленно снижается (Мильман, Юровицкий, 1973). К таким ферментам относятся, в частности, ЛДГ (локус *B*), МДГ, пируваткиназа ПК (Shaklee, Whitt, 1977). В этом случае особенно большое значение имеет синтез ферментов на материн-



ских матричных РНК, лишь постепенно сменяемый синтезом зародышевых (зиготических) белков.

Продукты отцовских аллелей некоторых локусов впервые удается обнаружить у рыб на стадии поздней бластулы или в гастрале; значительная часть генов начинает работать еще позднее, иногда уже после завершения эмбриогенеза (Champion, Whitt, 1976a; Иваненков, 1979; Ivanenkov, 1980a, 1980b; Нейфах, Абрамова, 1979, и др.).

**Дифференциация ферментов по времени их появления в онтогенезе и тканевой специфичности.** У рыб временная и пространственная дифференциация ферментов выражена очень сильно (Markert, Ursprung, 1971; Корочкин, 1977; Shaklee, Whitt, 1977). Изученные до настоящего времени ферменты рыб можно разделить на несколько групп. К первой относятся ферменты широкого распространения, содержащиеся почти во всех тканях и органах развивающихся и взрослых особей. Эти ферменты обеспечивают нормальное течение важнейших внутриклеточных реакций — гликолиза, углеводного обмена, превращений фосфатов и т. д. Нередко эту группу ферментов называют «house-keeping» ферментами (Нейфах, Абрамова, 1979). К их числу можно отнести ЛДГ и МДГ, цитохромоксидазу, Г6ФДГ и 6ФГДГ, альдолазу, некоторые эстеразы, креатинфосфокиназу, фосфоглюкомутазу и др. (Shaklee et al., 1974, 1977; Frankel, Hart, 1977; Нейфах, Абрамова, 1979; Pontier, Hart, 1979). Характерной особенностью всех этих ферментов и их основных изоформ является относительная константность их содержания в развивающихся эмбрионах. В зародыше долгое время сохраняются молекулы ферментов, синтезированных еще в овоците; параллельно идет синтез новых молекул на материнской мРНК, накопленной (в виде информосома) в овоците. Синтез новых (зародышевых) ферментов этой группы начинается сравнительно поздно (Shaklee, Whitt, 1977).

Вторую, сравнительно небольшую группу составляют ферменты или изоформы, характерные только для эмбрионального периода и исчезающие к концу эмбриогенеза или на личиночной стадии.

Самая многочисленная — третья группа включает ферменты, тесно связанные с дифференциацией тканей и появляющиеся, как правило, на определенной стадии развития, иногда даже после завершения эмбриогенеза (Shaklee et al., 1974; Champion et al., 1975; Иваненков, 1976; Тимофеев, 1979).

Многие ферменты у рыб кодируются множественными локусами: у диплоидных видов их бывает от двух до четырех, у древних тетраплоидов (лососевые, некоторые карповые, чукучановые и др.) — до пяти-шести. Увеличение числа локусов достигается либо путем «тандемной» дупликации, либо благодаря удвоению всего генома (Ohno, 1970a, 1970b; Markert et al., 1975). Появление двух или большего числа гомологичных генов сопровождается их эволюционной дивергенцией: изменением структуры генов и расхождением функций их продуктов — белков. «Разделение труда» между изоформами (изоформами), находящимися под

контролем дублированных локусов, обеспечивает полноценную работу каждого фермента (как и неферментативного белка вроде гемоглобина) в разных тканях и органах рыб, на разных стадиях развития и в различных условиях среды (Hochachka, Somero, 1973).

Детально изучена дифференциация локусов ЛДГ. У диплоидных видов рыб локусы *A*, *B* и *C* (*A* и *B* гомологичны локусам *M* и *N* высших позвоночных) функционально разошлись очень сильно. Активность изозима  $A_4$  приурочена обычно к мышцам, и появление этого изозима наблюдается в онтогенезе сравнительно поздно. Локус *B* работает чаще всего на всем протяжении развития эмбриона, позднее продукты этого локуса можно обнаружить во многих тканях и органах, в первую очередь в сердце, селезенке, печени, крови. Изозим ЛДГ- $B_4$  можно отнести, таким образом, к группе «house-keeping» ферментов. Иногда его заменяет изозим  $A_4$  (Philipp, Whitt, 1977). Локус *C* у большинства видов костистых рыб специфичен для сетчатки глаз. Изозим  $C_4$  начинает синтезироваться у личинок ко времени окончания дифференцировки рецепторных клеток в сетчатке глаза, т. е. его появление совпадает с началом работы глаза (Nacano, Whiteley, 1965; Whitt, 1969, 1970b, 1975a; Whitt et al., 1973c; Markert et al., 1975; Miller, Whitt, 1975, и др.).

У карповых, тресковых и некоторых других рыб специальный «глазной» локус отсутствует, ген *Ldh-C* работает в печени, заменяя там ген *Ldh-B* (Whitt, Maeda, 1970; Markert et al., 1975). Начало активации гена *C* в этом случае совпадает с началом дифференциации печеночной ткани (Frankel, 1980; Стойка, 1982). Различия в тканевой специфичности и во времени активации генов ЛДГ обнаружены у *Brachydanio* и *Danio* (Frankel, Hart, 1977; Frankel, 1980, 1983a), у *Misgurnus fossilis* (Стойка, 1982), у *Lepomis cyanellus* (Miller, Whitt, 1975), *Erymyzon* (Champion et al., 1975), *Oryzias latipes* (Philipp, Whitt, 1977) и у других видов рыб.

У тетраплоидных по происхождению видов при сохранении тканевой специфичности и функциональной дивергенции локусов *A*, *B*, и *C* обнаружены различия между вторично дублированными (в результате полиплоидизации) локусами *Ldh-B1* и *Ldh-B2*. Изозимы  $B1_4$  и  $B2_4$ , по-видимому, выполняют различную работу (Bailey, Lim, 1975; Lim et al., 1975). У тихоокеанских лососей они отличаются друг от друга по теплоустойчивости и активности (Кирпичников, 1977; Kirpichnikov, Muske, 1980). Дивергенция генов ЛДГ зашла у рыб так далеко, что у многих видов, в том числе и у диплоидов, затруднено или совсем стало невозможным образование гетеротетрамеров, состоящих из субъединиц *A* и *B* ( $AB_3$ ,  $A_2B_2$  и  $A_3B$ ) или *A* и *C* ( $AC_3$  и др.).

Из других дублированных и функционально разошедшихся у рыб локусов отметим лишь некоторые. Ферменты глюкозофосфат-изомеразы (ФГИ), малатдегидрогеназа (МДГ) и креатинфосфокиназа (КК) представлены у солнечной рыбки *Lepomis cyanellus* каждый двумя-тремя локусами. Один из них кодирует изозим, присутствующий в овоцитах, в эмбрионе на всех стадиях развития

и во всех тканях взрослых рыб; второй впервые активизируется на стадии вылупления и работает (позднее) только в белых (скелетных) мышцах. Такое же, хотя и менее четкое подразделение характерно и для локусов *Ldh*, *Pgm*, *G6Pdh*, *Ak* и *Est*, по крайней мере один локус во всех случаях является локусом широкого действия, кодирующим синтез «house-keeping» фермента (Champion, Whitt, 1976a). Часто время проявления и локализация изозимов, продуцируемых разными гомологичными локусами, оказываются сходными у очень далеких систематически видов рыб. Сходство в онтогенетическом «рисунке» изозимов было, в частности, установлено для 15 ферментов (30 локусов) у *Lepomis cyanellus* (Centrarchidae) и *Erymyzon succetta* (Catostomidae) (Champion et al., 1975).

У карповых рыб сильно дивергировали локусы растворимой (цитоплазматической) малатдегидрогеназы *sMdh-1* и *sMdh-2* (Valenta, 1977) и три локуса креатинкиназы, *A*, *B* и *C* (Pontier, Hart, 1979). Тканевая специфичность изозимов СК изучена у многих видов костистых рыб, недавно обнаружен филогенетически самый молодой четвертый локус этого фермента (*Ck-D*), активный в семенниках наиболее «продвинутых» (эволюционно) костистых рыб (Fisher, Whitt, 1978a, 1978b; Ferris, Whitt, 1978a, 1979). Витт (Whitt, 1981) отмечает, что все многолокусные системы у рыб характеризуются большой специализацией функций отдельных локусов. Исключением являются некоторые возникшие сравнительно недавно пары дублированных локусов — *sMdh-1,2* и *sMdh-3,4*, *sldh-1,2*; *sAat-1,2* и др. Продукты этих генов, по-видимому, дивергировали в слабой степени и нередко неразличимы по электрофоретической подвижности.

Время начала экспрессии белковых локусов в онтогенезе рыб варьирует очень сильно и определяется, как мы видим, началом интенсивной работы соответствующего органа. Для большеротого черного окуня (*Micropterus salmoides*) установлен следующий порядок включения различных генов: *Ck*, *Ak*, *Pgm*, *Gpi*, *Ldh*, *Mdh*, *ldh*, *Aat*, *6Pgd* (Parker et al., 1982). У других видов рыб этот порядок может быть несколько иным. Ранняя экспрессия характерна прежде всего для генов, обеспечивающих синтез ферментов внутриклеточного метаболизма.

Ряд ферментов существует у рыб в двух формах, митохондриальной и растворимой; к ним относятся малатдегидрогеназа (МДГ), аспаратаминотрансфераза (ААТ), изоцитратдегидрогеназа (ЛДГ), супероксиддисмутаза (СОД) и некоторые другие. Дубликация этих локусов произошла, очевидно, сотни миллионов лет назад и, как правило, полипептиды, кодируемые ими, совсем не образуют гибридных молекул.

Много изоформ имеют у рыб гемоглобины. Так, в онтогенезе кижуча (*Oncorhynchus kisutch*) и других лососевых рыб, как и у млекопитающих, наблюдается смена фракций гемоглобина, активность разных локусов меняется по ходу развития (Giles, Vanstone, 1976).



Для подсчета числа изоимов одного полимерного фермента ( $i$ ) можно воспользоваться формулой (Shaw, 1964; Kenney, 1974):

$$i = \frac{(s+p-1)!}{p!(s-1)!}$$

где  $s$  — число локусов или аллелей, а  $p$  — число полипептидов в молекуле фермента.

Для ЛДГ лососевых и некоторых карповых рыб (*Cyprinus carpio*, *Carassius* spp., *Barbus barbuis*), при наличии пяти локусов и четырех субъединиц в белковой молекуле,  $i = 70$ . Фактически, однако, многие изоимы-гетерополимеры не образуются из-за больших различий в структуре полипептидов А, В и С или из-за несовпадения времени и места их синтеза. У лососевых рыб, например, у гомозигот можно обнаружить лишь до 20 электрофоретически различимых изоимов ЛДГ; у гетерозигот это число увеличивается до 30 и более.

**Проявление материнских и отцовских аллелей у гибридов.** Аллели биохимических локусов, полученные от матери и отца, активизируются у рыб обычно в одно и то же время (Корочкин, 1976а, 1976б). Синхронное проявление «материнского» и «отцовского» аллелей наблюдается нередко и при межвидовой гибридизации, особенно при скрещивании близких видов. Так, у реципрокных гибридов между вьюном (*Misgurnus fossilis*) и мелкими теплолюбивыми карповыми рыбами отцовская альдолаза появляется в одно и то же время (Глушанкова и др., 1973; Neyfakh et al., 1973, 1976). Об этом можно судить по изменению теплоустойчивости гибридной альдолазы, различной у исходных форм (рис. 59). В этих же скрещиваниях показана синхронность активации аллелей ряда других ферментов — ЭСТ, ГбФДГ, цитохромоксидазы, глутаматдегидрогеназы и ЛДГ. При скрещиваниях двух видов *Brachydanio* одновременно активизируются отцовский и материнский аллели локусов *Ldh* (Frankel, Hart, 1977), *Mdh*, *Xdh*, *Aat* и *Ck-B* (Pontier, Hart, 1978, 1979). У гибридов *Lepomis cyanellus* × *L. gulosus* наблюдается полная синхронность в появлении активности аллелей гена *Gpi* и, по-видимому, ряда других генов (Champion, Whitt, 1976b).

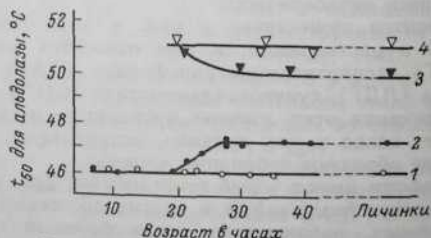


Рис. 59. Теплоустойчивость аллоимов альдолазы у данио (*Brachydanio rerio*), вьюна (*Misgurnus fossilis*) и их гибридов (по: Глушанкова и др., 1973).

1 — вьюн; 2 — гибрид вьюн ♀ × данио ♂; 3 — гибрид данио ♀ × вьюн ♂; 4 — данио.

При более отдаленных скрещиваниях проявление отцовского и материнского аллелей оказывается нередко асинхронным. Описаны гибриды, у которых отцовские аллели проявляются позже или слабее материнских. Так, подавление отцовских аллелей локусов *6Pgd*, *αGpd*, *Ldh-B* и *Adh* обнаружено при гибридизации радужной (*Salmo gairdneri*) и ручьевой (*S. trutta*) форели (Hitzeroth et al., 1968; Klose et al., 1969a; Ohno, 1969b), то же отмечено и в отношении локуса *Pgi* у гибридов ручьевой форели с ручьевым гольцом *Salvelinus fontinalis* (Engel et al., 1977). Репрессия отцовского аллеля локусов *Ldh-B* и *αGpd* наблюдалась у гибридов ручьевого и озерного гольца (Goldberg et al., 1969; Yamauchi, Goldberg, 1974; Wright et al., 1975; Schmidtke et al., 1977). Отцовские аллели генов *Est* и *Adh* запаздывают в проявлении у гибридов *Brachydanio* (Hart, Cock, 1977; Frankel, 1978) и *Barbus* (Frankel, 1983b, 1984; Frankel, Wilson, 1985). При гибридизации *Lepomis cyanellus* и *Eupomotis (Lepomis) gibbosus* замедлена активация отцовских аллелей локусов *Gpi-B*, *Ck-A* и *Ck-B*, *Mdh-A* и *Mdh-B*, а также *Ldh* (Whitt et al., 1977). Интересно, что в этом случае в реципрокном скрещивании, дающем нежизнеспособных гибридов, начало проявления отцовского и материнского аллелей у эмбрионов совпадает. Различие в проявлении отцовских и материнских аллелей некоторых локусов ферментов у гибридов солнечных рыб положительно коррелировано с генетическим расстоянием между скрещиваемыми видами (Philipp et al., 1980). У гибридов между пятью видами *Barbus* при увеличении индекса различия (*D*) усиливается задержка в экспрессии как отцовских, так и материнских аллелей локусов *Ck* (Frankel, Wilson, 1985).

Иногда репрессированным оказывается материнский аллель. Это установлено для локусов *G6Pgd* и *Est* (печень) у гибридов *Micropterus salmoides* × *Lepomis cyanellus* (Whitt et al., 1972, 1973a) и для локуса *6Gpd* при гибридизации ручьевой форели с гольцом (Schmidtke et al., 1976a). Наконец, при скрещивании пецилий (*Xiphophorus maculatus*, *X. variatus* и *X. montezumae*), различающихся по аллелям гена *Amy*, в  $F_2$  у гетерозигот всегда сильнее проявляется аллель, характерный для *X. maculatus* (Kallman, 1975; Herrera, 1979). У реципрокных гибридов *X. maculatus* × *X. xiphidium* в печени всегда более активен аллель локуса *6Pgd*, содержащийся в геноме *X. xiphidium* (Scholl, Anders, 1973a).

Как в этом, так и в других случаях асинхронность активации и разную степень проявления отцовского и материнского аллелей можно рассматривать как результат нарушения ядерно-цитоплазматических отношений, а в более общем виде — как несоответствие сложных регуляторных процессов, регулирующих активность гена у скрещиваемых форм (Champion, Whitt, 1976a; Frankel, 1978; Herrera, 1979, и др.). Возможно, что регуляция действия генов нарушается на посттранскрипционном уровне — в ходе трансляции (Корочкин, 1977). В ряде случаев у гибридов отцовские или материнские аллели могут совсем не проявиться (Ohno, 1969b; Vrijenhoek, 1972; Whitt, 1975b). Чем более отдаленным

является скрещивание, тем больше вероятность таких отклонений от нормы.

Надо отметить особый случай полного не проявления у гибридов аллелей, полученных от одного из исходных видов. У гибридов лосося и кумжи (*Salmo salar* × *S. trutta*) в 1-м поколении спектры эстераз, пероксидаз, гемоглобинов и ряда сывороточных белков промежуточны, но в  $F_2$ ,  $F_3$  и  $F_6$  они становятся тождественными спектрам, характерным для *S. trutta* (Nyman, 1967; Cross, O'Rourke, 1978; Johnson, Wright, 1985). В процессе мейоза, по-видимому, в результате несоответствия геномов, хромосомы *S. salar* элиминируются.

#### ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ИЗОЗИМАМИ (ИЗОФОРМАМИ) И МЕЖДУ АЛЛЕЛЬНЫМИ ФОРМАМИ БЕЛКОВ

Умножение числа локусов, кодирующих один и тот же белок, обуславливает возможность дифференциации этих локусов и их продуктов — белков. Изозимы (и изоформы), сосуществующие в организме рыб, нередко различаются по зарядам, по константе Михаэлиса и теплоустойчивости, оптимуму концентрации субстрата, отношению к ингибиторам, а иногда и по субстратной специфичности. Примеров такого рода различий можно привести довольно много. Наибольшее количество материалов собрано по изозимам ЛДГ.

Исследования, проведенные на скумбрии и на некоторых лососевых рыбах, показали, что изозимы — гомополимеры ЛДГ располагаются обычно по своим кинетическим свойствам и устойчивости в ряд:  $A_4$ — $B_4$ — $C_4$ ; при этом гомополимер  $A_4$  отличается наименьшей устойчивостью к нагреву, приспособленностью к работе в анаэробной среде, высоким оптимумом пирувата и максимальной устойчивостью к ингибиторам. Изозим  $C_4$  обладает противоположными качествами, изозим  $B_4$  занимает промежуточное место (Hochachka, 1967; Somero, Hochachka, 1969; Whitt, 1970b, 1975a; Wuntch, Goldberg, 1970; Shaklee et al., 1973; Bailey, Lim, 1975; Lim et al., 1975). Все три изозима отличаются по тканевой специфичности — действие изозима  $A_4$  приурочено главным образом к мышечной ткани,  $B_4$ , как мы уже отмечали, характерен для большинства органов и тканей рыб («house-keeping» фермент).  $C_4$  синтезируется в ретине глаз или (у рыб ряда семейств) в печени (Whitt, Maeda, 1970; Markert et al., 1975).

Мы уже отмечали, что у тетраплоидных по происхождению рыб гены  $A$ ,  $B$  и  $C$  ( $L$ ) дублированы. Дочерние изозимы  $B_1$  и  $B_2$  приобрели у многих видов функциональные различия. У чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* и у нерки *O. nerka* изозим  $B_1$  менее теплоустойчив, чем  $B_2$  (Lim et al., 1975; Кирпичников, 1977). Тетрамер  $B_1$  ингибируется пируватом при более высокой его концентрации, изменена и константа Михаэлиса (Lim et al.,



1975). Функциональных различий между изозимами  $A_4^1$  и  $A_4^2$  не обнаружено (Lim, Bailey, 1977).

Согласно данным Г. Д. Рябовой-Сачко (1977а), изозимы группы В у лососевых рыб более чувствительны к изменению содержания в воде кислорода, изозимы группы А — к изменению температуры. При переводе фундулюсов *Fundulus heteroclitus* в теплую воду наблюдается заметное увеличение количества или активности изозимов  $A_4$  и  $A_3B$ ; эти изозимы, очевидно, более успешно катализируют реакции в условиях усиленного мышечного гликолиза и увеличенной концентрации пирувата (Bolaffi, Booke, 1974). У двоякодышащих рыб (Dipnoi) и у электрического угря (род *Electrophorus*, *Cypriniformes*) изозимы ЛДГ хорошо приспособлены к исполнению своих необычных функций (Hochachka, 1968).

Сходные данные имеются и по другим белкам. Изозимы ФГИ у гибридов *Lepomis* различаются по теплоустойчивости (Champion, Whitt, 1976b). Между изозимами ФГИ-2 и ФГИ-3 у *Salmo trutta* имеются достоверные различия по константе Михаэлиса (Henri, Ferguson, 1982). Разная теплоустойчивость характерна для изозимов  $\alpha$ ГФД сигов (Clayton et al., 1973a). Приспособительные функциональные различия между изозимами нескольких ферментов обнаружены у рыб сем. Osteoglossidae, способных дышать в водной и воздушной средах (Hochachka et al., 1978).

Дивергировали функционально у рыб и локусы гемоглобина. У угря *Anguilla japonica* найдены две изоформы гемоглобинов, одна из них имеет меньшее сродство к кислороду. Гемоглобин с уменьшенной способностью переносить кислород работает в морской период жизни угрей, более активный гемоглобин — в пресноводный (Poluchowich, 1972). Катодные и анодные фракции гемоглобинов лососевых различаются по теплоустойчивости, константе седиментации и другим свойствам (Бушуев, 1973).

Изоформы гемоглобина у двух симпатрических видов чукучановых рыб соответствуют по своим функциональным особенностям условиям их обитания. У *Catostomus clarki*, предпочитающего быстро текущие воды, имеются фракции гемоглобина, лишённые эффекта Бора. Эти фракции полностью отсутствуют у *C. insignis*, населяющего стоячие воды (Powers, 1972).

Разнообразие гемоглобиновых молекул обусловлено, по-видимому, неоднозначностью выполняемых ими функций: перенос кислорода, связывание протонов, реакция с АТФ и органическими фосфатами (Greaney et al., 1980). Между действием изозимов лактатдегидрогеназы и изоформ гемоглобина обнаружены сложные физиологические корреляции (Powers et al., 1979).

Очевидно, у пойкилотермных (точнее, эктотермных) животных, к которым относятся все рыбы, одного варианта фермента (или другого белка) часто оказывается недостаточно для обеспечения его нормальной работы при всех температурах (Hochachka, Sotero, 1973). Разные изозимы одного и того же фермента нередко обладают разными температурными кривыми активности. При

этом, как показали исследования группы ферментов у *Lepomis cyanellus* (АЛЬД, КК, ЛДГ, МДГ, Г6ФДГ, сукцинатдегидрогеназа, цитохром С и др.), у ферментов одного метаболического пути изменения активности при изменении температуры происходят синхронно (Shaklee et al., 1977). Множественность форм белков становится еще более понятной, если учесть, что кроме температуры варьируют и многие другие внешние и внутренние средовые факторы — насыщение воды кислородом, соленость, скорость течения, внутриклеточная среда и т. д. Набор изоформ и изоформ, приспособленных «на все случаи жизни», выгоден для организма и для вида в целом (Яковлева, 1968; Hochachka, Somero, 1973; Johnson G., 1976; Александров, 1975; Кирпичников, 1979б; Полякова, 1985, и др.).

Немало данных собрано к настоящему времени и о функциональных различиях между аллельными вариантами одного и того же белкового локуса — аллозимами или аллоформами.

У радужной форели аллозимы ЛДГ —  $V_1^1$ ,  $V_1^2$  и  $V_1^3$  — характеризуются (после очистки) разными константами Михаэлиса, различным отношением к ингибиторам, большей или меньшей теплоустойчивостью и устойчивостью к дефициту кислорода (Као, Farley, 1978a, 1978b; Klar et al., 1979; Ролле, 1981). Рыбы с разными генотипами по локусу *Ldh-B2* отличаются по скорости роста и интенсивности размножения, но эти различия зависят от генетического фона (Redding, Schreck, 1979). Аллозим  $V_1^{2r}$  способен к более быстрому катализу превращения пирувата в лактат (и одновременно менее устойчив), это дает рыбам преимущество в водоемах с быстрым течением (Tsuyuki, Willisroft, 1973; Huzuk, Tsuyuki, 1974). Имеются различия в активности и между аллозимами локуса *Ldh-C*; при этом форели с генотипом *Ldh-C<sup>BB</sup>* более устойчивы к быстрому течению (Northcote et al., 1970). В проточных желобах они занимают наиболее близкие к притоку участки, а в реке составляют основную часть популяции, живущей выше плотины (Northcote, Kelso, 1981). Можно предположить, что в работе японских исследователей (Tsuyuki, Willisroft, 1977) различия в выносливости к быстрому течению относятся к аллелям того же локуса *C*, называемого авторами *Ldh-Ha*. Не исключено, однако, что различие определяется действием других (возможно, регуляторных) генов, сцепленных с локусом *Ldh-C*, так как у стальноголового лосося генетических различий не выявлено.

У голец *Salvelinus fontinalis* между аллозимами, кодируемыми аллелями гена *Ldh-B1*, есть различия в предельной концентрации ингибитора (субстрата) и в температуре инактивации фермента. Различия по температурной устойчивости оказались существенными: для аллозима  $V_1^1$  верхняя граница равна 70—75 °С, для аллозима  $V_1^2$  — 65—70 °С (Wuntch, Goldberg, 1970).

Как и у других лососевых, у нерки *Oncorhynchus nerka* субединицы ЛДГ-В1 и ЛДГ-В2 образуют у гомозигот по двум локусам серию из пяти изоформ. Нагревание до 65 °С перед электрофорезом гомогенатов, приготовленных из мальков, гомозиготных

по «медленному» или по «быстрому» аллелям гена *B1*, привело к почти полному разрушению (или инактивации) гомополимера  $V_4^1$ ; гомополимер  $V_4^1$  («южный») от нагрева не пострадал. Нагрев до  $70^\circ\text{C}$  сопровождался не только разрушением гомополимера  $V_4^1$ , но и двух гетерополимеров,  $V_3^1V_1^2$  и  $V_2^1V_2^2$ . При таком же нагреве активность гомополимера  $V_4^1$  несколько уменьшилась; совсем не изменилось проявление гетерополимеров  $V_3^1V_1^2$  и  $V_2^1V_2^2$ . При низких и комнатных температурах активность тетрамера  $V_4^1$  оказывается даже несколько большей, чем активность тетрамера  $V_4^2$ . Различия по термоустойчивости аллозимов между двумя аллельными формами гена *Ldh-B1* превышает  $10^\circ\text{C}$ . Аллозим  $V_4^1$  более устойчив и к мочеvine; очевидно, различия между двумя аллозимами имеют неспецифическую природу (рис. 60). Исследование очищенных аллозимов  $V_4^1$  и  $V_4^2$  у гомозиготных рыб показало, что они различаются по константе Михаэлиса: при  $14^\circ\text{C}$  она минимальна и составляет соответственно  $1.78 \times 10^{-4}$  М и  $1.56 \times 10^{-4}$  М (Муске, Схолль-Энгберте, 1983).

Другие группы рыб изучены слабее. Изозимы ЛДГ, выделенные от рыб трех генотипов у *Pimephales promelas* (Cyprinidae), различались по константе Михаэлиса (Merritt, 1972). У карпа (*Cyprinus carpio*) аллозим  $A_4^2$  (по-видимому, печеночный аллозим  $C_4^2$ ) более теплоустойчив, чем аллозим  $A_4^1$  (Ролле, 1979). У *Fundulus heteroclitus* очищенный аллозим  $V_4^0$  активнее работает при низких температурах, аллозим  $V_4^1$  — при высоких (Place, Powers, 1979). Личинки, гомозиготные по аллелю *a*, вылупляются раньше, чем гомозиготы *bb* (DiMichele et al., 1986).

Родственные виды скорпен (*Sebastolobus*, сем. Scorpaenidae), обитающие на разных глубинах, различаются по чувствительности мышечной ЛДГ к изменению давления; у глубоководного *S. altivelus* эта чувствительность снижена (Siebenaller, 1978; Siebenaller, Somero, 1978). Можно предположить, что у двух видов скорпен имеются разные аллели локуса *Ldh-A* и они определяют синтез функционально резко различающихся аллозимов.

Интересны материалы по эстеразам. У малого чукучана *Catostomus clarki* температурные кривые активности эстераз, кодируемых двумя аллелями локуса *Est-1*, оказались очень различными (рис. 61, а). Эстераза гомозигот по «северному» аллелю быстро теряла активность при повышении температуры. Эстераза гомозигот по «южному» аллелю, наоборот, усиливала свою активность в таких же условиях; активность эстеразы гетерозигот имела максимум при средних температурах (Koehn, 1968, 1969а, 1970). Различия по теплоустойчивости аллозимов эстеразы были обнаружены и у небольшой американской рыбки *Notropis stramineus* (Koehn et al., 1971). Гетерозиготы в этом случае сильно отличались от гомозигот (рис. 61, б). У *Fundulus heteroclitus* аллозимы эстераз различались по субстратной специфичности и по отношению к ингибиторам (Holmes, Whitt, 1970).

У *Notropis lutrensis* (Cyprinidae) между тремя аллелями локуса *Mdh-B* имеются очень существенные различия по температур-



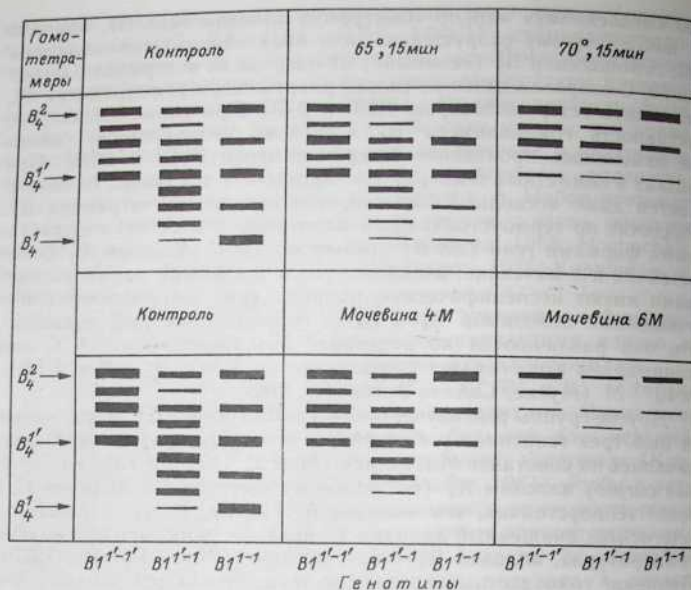


Рис. 60. Различия в теплоустойчивости и устойчивости к мочеvine между изо(алло)зимами ЛДГ у нерки *Oncorhynchus nerka*.

Слева — формулы гомотетрамеров; внизу — генотипы.  $B1^1$  и  $B1^{1'}$  — «северный» и «южный» аллели локуса  $B1$ .

ному оптимуму активности аллозимов (Richmond, Zimmerman, 1978). Максимальная активность аллозимов гомозигот  $B^{1'}$ ,  $B^{mm}$  и  $B^{ss}$  наблюдается соответственно при 20, 25 и 30 °С. Аллозимы МДГ-1 у *Gambusia affinis* обладают разной теплоустойчивостью. В теплых водах электростанции частоты аллелей локуса *Mdh-1* у гамбузии соответствуют градиенту температур (Smith M. et al., 1983).

У *Micropterus salmoides* константы Михаэлиса для «северного» и «южного» гомодимеров МДГ ( $B_2^1$  и  $B_2^2$ ) различны при 30 °С; аллозим  $B_2^1$  хуже переносит повышение температуры. Теплоустойчивость каждого из аллозимов МДГ, а также трех других ферментов (КК-А, КК-В и ААТ) меняется под воздействием регуляторных генов, при 8 °С активность фермента больше у рыб северного подвида *M. s. salmoides*, при 32 °С — у рыб южного подвида *M. s. floridanus* (Philipp et al., 1982; 1983; Hines et al., 1983).

Кинетические различия найдены при сравнении аллозимов ИДГ у форели (Moon, Hochachka, 1972). «Быстрый» аллель (114) локуса *Idh-3,4* у радужной форели начинает работать позже других аллелей этого локуса (Danzmann et al., 1985). Мутантный аллель регуляторного локуса *Pgm-1t* у форели обуславливает

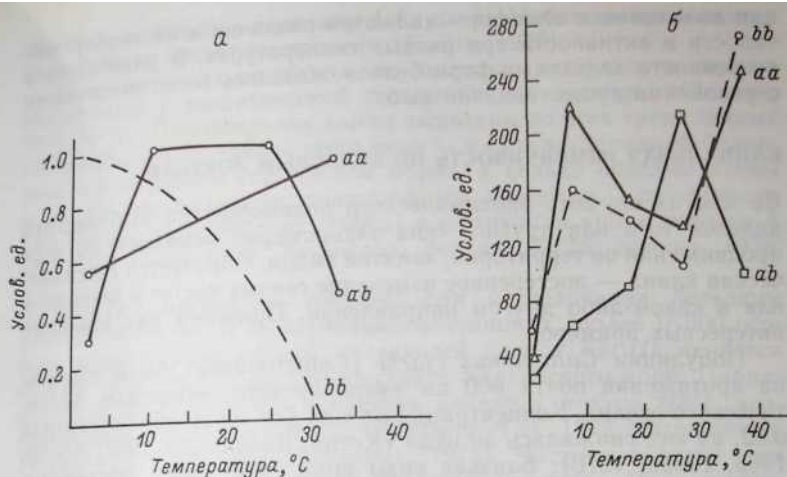


Рис. 61. Функциональные различия между аллозимами эстеразы (по: Коehn, 1968; Koehn et al., 1971).

*а* — малый чукучан *Catostomus clarki* (Catostomidae); *б* — карповая рыбка *Notropis stramineus*; *aa* и *bb* — гомозиготы; *ab* — гетерозиготы. По оси абсцисс — температура (°C); по оси ординат: для *а* — активность, для *б* — оптическая плотность.

резкое усиление синтеза фосфоглюкомутазы в печени и соответственно интенсификацию гликолиза и ускорение роста мальков (Allendorf et al., 1983, 1985). У нерки *Oncorhynchus nerka* между очищенными аллозимами фосфоглюкомутазы (ФГМ) имеются различия по теплоустойчивости (Kirpichnikov, Muske, 1980).

Установлены различия и между аллоформами некоторых неферментативных белков. У карпа *Cyprinus carpio*, леща *Abramis brama*, радужной форели *Salmo gairdneri* и кижуча *Oncorhynchus kisutch* особи с разными аллелями локуса *Tf* (трансферрин) различаются по жизнеспособности, устойчивости к заболеваниям и некоторым морфологическим и физиологическим признакам (Шербенок, 1973, 1978, 1980a; Smišek, Vavruska, 1975; Haberman, Tammert, 1976; Сапрыкин, 1977a, 1977b, 1980; McIntyre, Johnson, 1977; Reinitz, 1977b; Suzumoto et al., 1977; Сапрыкин, Кашковский, 1979; Winter et al., 1980). Связи эти не всегда устойчивы и могут в ряде случаев зависеть от генетического фона (Илясов, Шарт, 1979; Шарт, Илясов, 1979). В случае аллелей  $Tf^A$  и  $Tf^D$  у карпа можно все же предполагать, что различия по устойчивости их носителей к дефициту кислорода определяются непосредственно генами *A* и *D*.

Функциональная дифференциация аллелей у рыб — широко распространенное явление. Мы предполагаем, что большинство аллозимов отличаются друг от друга по своим функциональным особенностям. Одним из наиболее обычных показателей диверген-

ции аллозимов и аллоформ являются различия в их теплоустойчивости и активности при разных температурах. В ряде случаев особенности аллельных форм белков оказались тесно связанными с условиями существования рыб.

#### КЛИНАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПО БЕЛКОВЫМ ЛОКУСАМ

Во многих случаях биохимического полиморфизма рыб частоты аллелей того или другого гена закономерно меняются по мере продвижения по территории, занятой видом. Образуется географическая клина — постепенное изменение генных частот в широтном или в каком-либо другом направлении. Приведем ряд наиболее интересных примеров.

Популяции *Catostomus clarki* (Catostomidae) были изучены на протяжении почти 800 км американского побережья Атлантического океана. Концентрация аллеля *Est<sup>b</sup>* на севере составляла 0,82, на юге снижалась до нуля (Koehn, Rasmussen, 1967; Koehn, 1968, 1969a, 1970). Близкие виды рода *Catostomus*, обитающие на севере или поднимающиеся по рекам далеко вверх по течению (высоко над уровнем моря), имеют только один аллель, по электрофоретической подвижности своего продукта — аллозима — сходный с «северным» аллелем. У *Pantosteus* sp., симпатричного с *Catostomus clarki*, на фореграммах выявляются две полосы активности эстераз, соответствующие аллозимам А и В малого чукучана. Предполагается, что у этого вида налицо «фиксированная гетерозиготность» (Koehn, Rasmussen, 1967). У более южного вида *C. santaanae* полоса эстеразной активности по своему поло-

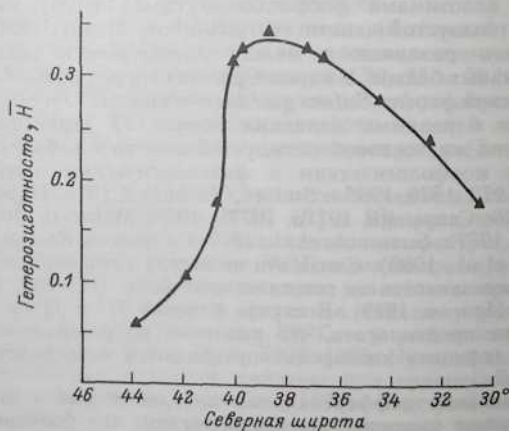


Рис. 62. Географическая изменчивость средней гетерозиготности ( $H$ ) по четырем локусам у *Fundulus heteroclitus* (по: Place, Powers, 1979).



жению тождественна аллозиму *A. C. clarki*. Наблюдается большая стабильность частот во времени (Koehn, 1970).

Клиальная изменчивость по аллелям эстеразного локуса обнаружена у атлантической сельди *Clupea harengus* (Зенкин, 1978, 1979). Параллельные клины выявлены во всех трех главных частях обширного ареала этого вида — в Северо-Западной Атлантике, в Северном и Балтийском морях. У сельди описаны клины и по другим белковым полиморфным системам — по локусам *Ldh-B* и *Aat* (Odense et al., 1966a) и по группам крови системы *A* (Алтухов и др., 1968; Трувеллер, Зенкин, 1977б; Зенкин, 1978, и др.).

Большие материалы собраны при исследовании бельдюги *Zoarces viviparus*. В 46 изученных популяциях (более 16 000 особей) концентрация одного из аллелей локуса *Est-III* меняется от 0.02—0.08 на юге до 0.30 на севере Балтийского моря. Параллельно с этим меняется и частота аллеля *I* локуса *Hb-1*, возрастающая от 0.138 до 0.806 (Frydenberg et al., 1973; Christiansen, Frydenberg, 1974; Hjort, Simonsen, 1974). Частоты аллелей этих двух локусов, а также локуса *Me* коррелированы. Прослеживаются, кроме того, отчетливые клины внутри фиордов (Christiansen, 1977; Christiansen, Simonsen, 1978; Christiansen et al., 1984). Клины — как в пределах фиордов, так и на всем протяжении ареала *Zoarces* — ранее были открыты и по ряду морфологических признаков (Schmidt, 1917, 1919b, 1921; см. гл. 4).

Интересна изменчивость по локусам *Ldh-A* и *Est-M* у *Anoplarchus purpurescens* (Blennidae). Она носит широтный характер, частоты аллелей в заливе Puget Sound изменяются при продвижении с севера на юг: *Ldh-A'* — с 0.02 до 0.26; *Est-M<sup>1</sup>* — с 0.08 до 0.27. Корреляция частот двух локусов достигает 0.89. Частоты аллелей локуса *Ldh-A* связаны с температурным и кислородным режимом мест обитания. Близкий вид *A. insignis* мономорфен по «северному» аллелю и соответственно обитает в более холодных водах (Johnson M., 1971, 1977). По-видимому, аллельный рисунок географической изменчивости у *A. purpurescens* довольно сложен. Частоты аллелей лучше всего коррелированы с размахом температурных колебаний (Sassaman, Yoshiyama, 1979) и устойчивы во времени (Sassaman et al., 1983).

Клины по локусам *Ldh*, *Mdh*, *Est-4* и *Gpi* выявлены у *Fundulus heteroclitus* (Poeciliidae) (Mitton, Koehn, 1975). Особенно ясна корреляция частот генов *Ldh*, *Mdh* и *Gpi* со средними температурами воды. В районах с большой годичной флуктуацией температур суммарная гетерозиготность увеличена (рис. 62). Изменения частот значительны: *Ldh* — от 0.05 до 1.00, *Mdh* — от 0.03 до 1.00, *Gpi* — от 0.05 до 0.75 (Powers, Place, 1978). Анализируя причины возникновения клин у *Fundulus heteroclitus*, авторы склоняются к признанию отбора основной причиной образования широтных клин, при этом важным фактором клинальной изменчивости является приспособление к температурным условиям обитания. Необходимы, однако, дополнительные исследования относительной

роли отбора в этом случае (Powers et al., 1986). Действием этого же фактора можно объяснить и появление клины по локусу *Est* у арктического гольца *Salvelinus alpinus*. Концентрация одного из аллелей в популяциях по мере продвижения к югу возрастает от 0.17 до 1.00 (Nyman, Show, 1971).

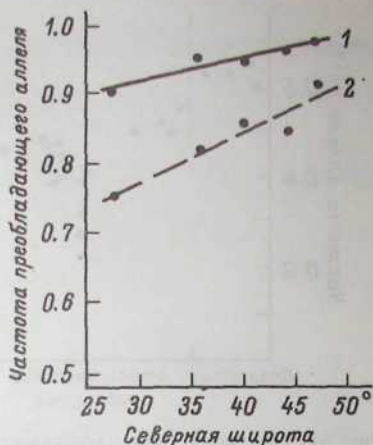
У американского угря *Anguilla rostrata* существует клинальная изменчивость по двум локусам — *Sdh* и *Phi*; ранее установленное наличие клины по *Adh* не подтвердилось (рис. 63). Вначале предполагалось, что во время продвижения угрей от места нереста происходит дифференциация стада за счет различий в поведении (Williams et al., 1973). Позднее, однако, было выяснено, что по локусу *Phi* клина выявляется только у постоянных жителей водоемов: у вновь прибывших ее обнаружить не удастся. По-видимому, первоначальная генетическая дифференциация (в ходе миграций) усиливается за счет отбора определенных генотипов во время жизни угрей в пресных водах (Koehn, Williams, 1978; Williams, Koehn, 1984). Клинны по обоим локусам устойчивы во времени.

Клина по аллелям локуса *Tf* обнаружена у атлантического лосося, поднимающегося в реки южной части Канады и севера США (табл. 36). Картина осложнена большими колебаниями частот генов в отдельных реках (в пределах каждого из субареалов). Одной из причин этих колебаний может быть выпуск молоди лосося рыбободными заводами (Møller, 1970, 1971; Payne, 1974; Verspoor, 1986).

У трески *Gadus morhua* Норвежского и Балтийского морей частоты двух аллелей локуса гемоглобина меняются по мере продвижения с юго-запада на северо-восток (Frydenberg et al., 1965; Sick, 1965a, 1965b). Скопления трески у норвежского побережья представляют собой смесь двух форм — арктической и береговой, отличающихся друг от друга по строению отоцитов (Møller, 1968, 1971). Мёллер объясняет клинальную изменчивость по частотам гена *Hb* у трески увеличением удельного веса арктической трески при продвижении к северо-востоку Норвежского моря. Однако наличие клины не может быть результатом простого смешения двух форм с разными частотами аллелей *Hb* (рис. 64). Частота гена *Hb*<sup>1</sup> варьирует, по данным Мёллера (Møller, 1968), у двух видов-близнецов в следующих пределах: арктический вид — 0.03—0.21, береговой вид — 0.13—0.43. Как мы видим, популяции трески из Скагеррака и Балтики, а также из Северного моря не могут быть отнесены ни к той, ни к другой расе. Добавим, что четко выражена клина по *Hb* и у трески Балтийского моря, где нет арктической формы (Sick, 1965a; Jamieson, Otterlind, 1971). Частота аллеля *Hb*<sup>1</sup> уменьшается здесь по мере продвижения с юго-запада на северо-восток. Возможно, конечно, что в западной и восточной частях Балтийского моря обитают две разные расы с узкой зоной смешения (Sick, 1965a), но более вероятно, что и в этом случае клина поддерживается отбором.

Широтная клина по локусам *Mdh-B*, *Idh-B*, *To-A* и *Aat* обнару-

Рис. 63. Клины по частотам аллелей локусов *Sdh* (1) и *Phi* (2) у американского угря *Anguilla rostrata* (по: Williams et al., 1973).



жена при исследовании 90 популяций большеротого черного окуня *Micropterus salmoides* в США (Childers, Whitt, 1976; Philipp et al., 1981, 1985; Hines et al., 1983). Предполагается, что отбирающим фактором служит температура, действующая либо непосредственно на аллели, либо на тесно сцепленные с ними гены.

Клина по частотам аллелей локусов *Mdh-1*, *Pgi-2* и *Pgm-1* найдена у миноги *Petromyzon marinus*, населяющей притоки озера Superior в Канаде. Между частотами генов и географо-экологическими особенностями рек имеется слабая, но достоверная корреляция (Krueger, Spangler, 1981).

Хорошо выражена клинальная изменчивость по локусам *Ldh-B1* (*Ldh-4* — по: Grant et al., 1980) и *Pgm-1* у нерки (*Oncorhynchus nerka*) американского побережья Тихого океана (Hodgins et al., 1969; Hodgins, Utter, 1971; Utter et al., 1973b). Частоты редких (относительно) аллелей возрастают по мере продвижения к северо-западу (табл. 37). Субпопуляции в пре-

Таблица 36

Частоты гена  $Tf^A$  в популяциях атлантического лосося, побережье Канады и США (по: Möller, 1971)

Место взятия проб	Число проб	Частоты ( $q_A$ )	
		общие средние	вариация средних
Лабрадор	1	0.085	—
Ньюфаундленд	3	0.151	0.07—0.24
Реки залива Св. Лаврентия:			
северная часть	10	0.440	0.24—0.65
р. Мирамичи	24	0.351	0.22—0.48
Реки Нью-Брансуика	7	0.318	0.23—0.42
Новая Шотландия	6	0.391	0.29—0.54
Мэн, США	5	0.548	0.46—0.60



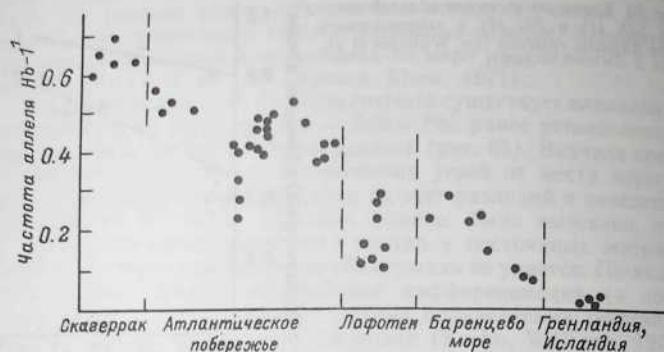


Рис. 64. Географическая изменчивость частот аллеля I<sup>1</sup> локуса Hb-1 у трески *Gadus morhua* (из: Ligny de, 1969, по материалам Frydenberg et al., 1965; Møller, 1968).

делах одного крупного залива (залив Кука на Аляске) оказываются вместе с тем очень гетерогенными. Так, частоты «северного» аллеля *Ldh-B1* меняются от одной субпопуляции к другой в пределах от 0.006 до 0.381. Гетерогенность особенно велика при высокой степени изоляции субпопуляций (Grant et al., 1980).

На Камчатке (включая Командорские острова) наблюдается более сложное распределение частот, носящее скорее сетчатый характер (табл. 37). Частота «северного» аллеля локуса *Ldh-B1* оказывается наибольшей в некоторых притоках и в озерах системы р. Камчатки (Азабачье озеро, р. Двухъярточная) и в Начикинском озере (весенняя раса); в то же время близко расположенные популяции, а также сезонные расы нерки могут иметь резко различающиеся частоты генов *Ldh-B1* и *Pgm-1* (пример — популяции Азабачьего и Ушковского озер).

Мы уже отмечали, что «северный» изоим ЛДГ — гомополимер В<sub>4</sub> — отличается пониженной теплоустойчивостью и сохраняет высокую активность при низких температурах (см. с. 253). Температурный оптимум активности снижен и у северного изозима ФГМ. Температурные условия эмбрионального развития и последующей жизни молоди нерки в пресных водах, а в особенности степень гетерогенности температурного режима, могут рассматриваться как главные факторы, определяющие частоту того или другого аллеля в данной популяции (Кирпичников, Муске, 1979, 1981; Kirpichnikov, Muske, 1980; Муске, 1983). На частоты аллелей влияют и другие условия среды, в частности скорость течения воды, а также связь связанные с нею кислородный режим нерестовых бугров и накопление в них продуктов обмена (Варнавская, 1984).

Клины обнаружены у *Coregonus clupeaformis* по локусу *Ldh-A* (Imhof et al., 1980), у *Rhinichthys cataractae* (Cyprinidae) по

Таблица 37

Частоты аллелей локусов *Ldh-B1* и *Pgm-1* у тихоокеанской нерки *Oncorhynchus nerka*

Район	Возраст и раса рыб	Частоты аллелей				Литературный источник
		<i>Ldh-B1</i>		<i>Pgm-1</i>		
		<i>q<sub>B1</sub></i>	<i>p</i>	<i>q<sub>L</sub></i>	<i>p</i>	

## Американское побережье

Британская Колумбия и штат Вашингтон: проходная форма живая форма	Производители	0.002	591	0.080	87	[8]
	То же	—	—	0.163	95	[8]
Аляска: юго-восток залив Кука: р. Касилов р. Кенаи р. Суситна	» »	0.022	90	0.205	90	[8]
	» »	0.119	879	0.341	879	[2]
	» »	0.256	420	0.197	420	[2]
	» »	0.193	393	0.447	393	[2]
Бристольский залив и р. Хупер	» »	0.119	865	0.292	406	[8]

## Камчатка и о-в Беринга (Командоры)

Курильское озеро	Производители	0.171	281	0.333	204	[5]
Начкинское озеро: весенняя раса летняя раса	То же	0.247	215	0.309	193	[7]
	» »	0.060	92	0.289	90	[7]
Дальнее озеро	Покатная молодь, смесь рас: 1973—1975 гг. 1976—1978 гг.	0.085	1267	—	—	[4]
		0.091	841	0.269	850	[6]
		0.074	74	—	—	[4]
Ближнее озеро Кроноцкое озеро	Производители	0.074	74	—	—	[4]
	То же: бентофаги планктофаги	0.235	160	0.409	88	[6]
р. Палана	Производители	0.100	144	0.281	94	[6]
	То же:	0.129	108	0.377	106	[6]
Бассейн р. Камчатки: Азабачье озеро	То же: весенняя раса летняя раса	0.400	1750	0.222	1747	[1]
	0.298	1016	0.211	987	[1]	
р. Двухъярточная	Производители: весенняя раса летняя раса	~0.82	137	~0.20	137	[9]
	0.324	34	0.128	70	[7]	
Ушковское озеро	Производители	0.084	101	—	—	[3]
	Мальки	0.081	480	0.200	140	[5]
притоки в верховье О-в Беринга, Сарайное озеро	Производители	0.385	65	0.423	65	[7]
	То же: весенняя раса летняя раса	0.132	72	0.401	70	[7]
0.049	191	0.353	191	[7]		

Литературные источники: [1] — Алтухов и др., 1975а (разделение на расы сделано нами); [2] — Grant et al., 1980; [3] — Hodgins et al., 1969; [4] — Кирпичников, Иванова, 1977; [5] — Kirpichnikov, Muske, 1980; [6] — Кирпичников, Муске, 1981; [7] — Муске, 1983; [8] — Utter et al., 1973b; [9] — Варнавская, 1984.

локусу *Est* (Merritt et al., 1978), у чукучановых рыб *Hypentelium nigricans* и *Moxostoma macrolepidotum* по *Ck* и *Adh* соответственно (Buth, 1977a, 1979a), у колюшки *Gasterosteus aculeatus* по *Est* (Raunich et al., 1972), у вьюна *Misgurnus anguillicaudatus* по *Ldh-A1*, *6Pgd*, *Hb* и двум белкам сыворотки крови (Kimura, 1976, 1979), у мерланга *Gadus merlangus* по *Hb* (Wilkins, 1971a), у нескольких видов *Menidia* (сем. *Menidae*) по локусам *Est*, *Phi* и некоторым другим (Johnson M., 1974, 1976), у гамбузии по степени гетерозиготности в отношении локусов *Gpi*, *Idh*, *Mpi* и *Pgm* (Smith M. et al., 1983) и у ряда других видов рыб. Очевидно, клинальная изменчивость у рыб распространена очень широко. Многие клины носят широтный характер. В нескольких случаях установлена несомненная связь частот аллелей с температурными условиями жизни рыб в разных частях ареала. У одного и того же вида одни локусы дают иногда четкие географические клины, по другим наблюдается либо сходство частот аллелей на всем протяжении ареала, либо отсутствие полиморфизма во всех популяциях. Рисунок частот, характерный для вида в целом, обычно очень устойчив во времени: различия сохраняются иногда на протяжении многих лет. Следует отметить, наконец, наличие параллельных клин у разных подвидов и рас одного вида и наличие коррелированных изменений частот нескольких разных генов.

Можно представить себе разные механизмы появления географических клин по биохимическим локусам. К клинальной изменчивости может привести вторичный контакт двух ранее изолированных популяций и постепенное проникновение разных аллелей в зоны смешения. Возможно также сцепление аллелей какого-либо локуса с инверсией или с другим имеющим отборное значение геном. В случае возникновения положительной мутации и ее постепенного распространения по видовому ареалу можно говорить о «транзитном» типе изменчивости. Несомненно, однако, что из всех возможных причин клинальной изменчивости (Аронштам и др., 1977) главной у рыб является селекция. Клины — по большей части прямой ответ вида на различия в среде обитания в разных участках занятого им ареала.

#### МОНОГЕННЫЙ ГЕТЕРОЗИС ПО БЕЛКОВЫМ ЛОКУСАМ

Преимущество гетерозигот по выживаемости в естественных популяциях рыб устанавливают часто путем сравнения количества гетерозигот в выборке с ожидаемым их числом, рассчитанным по формуле Харди—Вейнберга. Если эмпирически найденное число гетерозигот достоверно превышает ожидаемое, предполагается наличие моногенного гетерозиса по изучаемому локусу.

Экссесс гетерозигот по различным локусам найден в популяциях ряда видов рыб. В семействе лососевых к ним относятся голец (локус *Ldh*), нерка (локус *Pgm-1*) и реликтовый сиг Ирландии (несколько локусов) (Wright, Atherton, 1970; Ferguson, 1974).



Таблица 38

Частоты гомо- и гетерозигот по локусу *Pgm-1* в нерестовых популяциях и в индивидуальных скрещиваниях нерки *Oncorhynchus nerka*

Место взятия проб и проведения скрещиваний (озеро)	Год	Группа рыб	Количество рыб, шт. (в скобках — теоретически ожидаемое)		Литературный источник
			гетерозиготы	гомозиготы	
П о п у л я ц и и					
Азабачье	1971	Производители	258 (245)	490 (503)	[1]
	1972	»	366 (357)	638 (647)	[1]
	1973	»	351 (330)	630 (651)	[1]
Курильское	1976, 1977	»	100 (90)	104 (114)	[6]
Дальнее	1973—1976 1977	Карлики	111 (101)	155 (165)	[5, 6]
		»	136 (108)	92 (120)	[5, 6]
Ближнее	1979—1981	Производители	265 (245)	278 (298)	[2]
		То же, мелкие самцы	139 (115)	109 (133)	[2]
Начикинское	1979—1981	Производители	480 (481)	597 (596)	[2]
		То же, мелкие самцы	110 (92)	92 (110)	[2]
С к р е щ и в а н и я					
Курильское	1976	Личинки:			
		скр. 16	115 (108)	101 (108)	[3, 4, 5]
		скр. 19	264 (247)	229 (247)	[3, 4, 5]
	1977	скр. 4	105 (87)	69 (87)	[3, 4, 5]

Литературные источники: [1] — Алтухов и др., 1975а; [2] — Алтухов, Варнавская, 1983; [3—4] — Кирпичников, 1977, 1981; [5] — Kirpichnikov, Muske, 1980; [6] — Кирпичников, Муске, 1981.

1975; Алтухов и др., 1975а; Ferguson et al., 1978). Надо отметить, что у нерки при исследовании нерестовых субпопуляций число гетерозигот по локусу *Pgm-1* почти во всех случаях превышало ожидаемое (табл. 38). Избыток гетерозигот по локусам *Hr* и *Alb* (гаптоглобин и альбумин) был обнаружен у серебряного караса из белорусского озера Судoble (Поляковский и др., 1973) и по локусу *Sdh* у золотой рыбки из озера Эри (Lin et al., 1969). Такой же избыток гетерозигот найден по аллелям локуса *Hb* у сомика *Ictalurus nebulosus* (Raunich et al., 1966), у трески по локусу *Ldh* (Jamieson, 1975) и у пелагиды по локусу *Tf* (Fujino, Kang, 1968).

Интересны данные, полученные при исследовании популяций тихоокеанского окуня *Sebastes alutus*. Глубоководные популяции отличались значительным эксцессом гетерозигот по локусам *Pgm* и *aGpd*, при этом между частотами аллелей этих локусов наблюдалась достоверная корреляция. В мелководных популяциях не было ни эксцесса гетерозигот, ни связи между локусами (Johnson A. et al., 1971).

Данные по эксцессу гетерозигот в природных популяциях не могут служить доказательством наличия моногенного гетерозиса. Увеличение числа гетерозигот может наблюдаться при некоторых системах скрещиваний (преимущественное сочетание несходных производителей, с разными генотипами), при отборе в пользу одного из аллелей и при так называемом неравновесии сцепления — тесном сцеплении каждого из аллелей с рецессивными (разными) генами, понижающими жизнеспособность. Оно может быть также результатом ошибочно выбранной генетической гипотезы, в частности наличия аллелей, неразличимых при электрофорезе.

Более доказательными следует считать материалы по лабораторным скрещиваниям рыб. Скрещивания с последующим анализом достаточно многочисленного потомства были проведены на нерке (Кирпичников, 1977, 1979а). Небольшой эксцесс гетерозигот по локусу *Pgm-1* был замечен уже при исследовании личинок (табл. 38). При скрещиваниях карпов *Cyprinus carpio* гетерозиготы по локусу *Tf* (*AB*, *AC*, *AD* и др.) обладали ускоренным ростом и повышенной устойчивостью к краснухе (Шербенок, 1973; Сапрыкин, 1980). Преимущество по скорости роста отмечено и для гетерозигот *Tf<sup>BC</sup>* у радужной форели (Reinitz, 1977b), а по выживаемости — для гетерозигот по локусу *Alb-1* у пеляди *Coregonus peled* (Локшина, Андрияшева, 1981).

В пределах семейства центрарховых были поставлены межвидовые скрещивания. В ряде случаев в  $F_2$  и  $F_3$  наблюдался избыток гетерозигот — так обстояло дело при скрещиваниях двух видов *Micropterus* (гены *Ldh-C*, *Mdh* и *Idh* — по: Whitt et al., 1971; Wheat et al., 1974), двух видов *Lepomis* (гены *Mdh*, *Est* и *To* — по: Whitt et al., 1973b), двух видов *Pomoxis* (ген *Est* — по: Metcalf et al., 1972) и при межродовых скрещиваниях *Lepomis* × *Chaenobryttus* (ген *Hb* — по: Maxwell et al., 1963). Два вида *Lepomis* оказались отличающимися друг от друга по аллелям двух локусов *Pgi* — *A* и *B*. У гибридов во 2-м поколении было резко увеличено число двойных гетерозигот по этим локусам (Whitt et al., 1976).

Гомозиготы . . . . .	42 (ожидалось 64)
Простые гетерозиготы . . . . .	122 (ожидалось 128)
Двойные гетерозиготы . . . . .	92 (ожидалось 64)

В потомствах от возвратных скрещиваний между шестью видами меченосцев (*Xiphophorus*) суммарное количество гетерозигот по 29 полиморфным локусам достоверно превышало число гомозигот (Morizot, Siciliano, 1982b; наши подсчеты).

Гетерозиготы . . . . .	6305 шт. или 51.3 % ± 0.45 %
Гомозиготы . . . . .	5973 шт. или 48.7 % ± 0.45 %

Самым прямым доказательством наличия моногенного гетерозиса могло бы быть обнаружение функционального преимущества гибридного белка гетерозиготной особи по сравнению с белковыми молекулами гомозигот. Таких данных пока в нашем распоряжении немного.

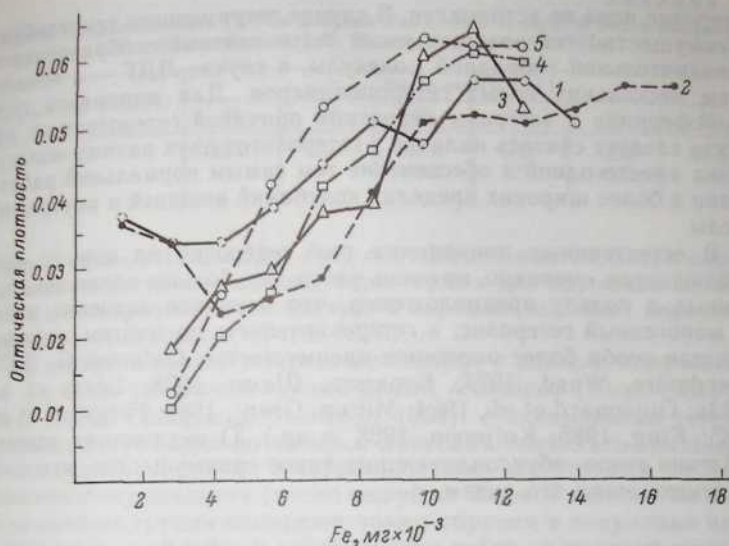


Рис. 65. Различия в оптической плотности (доли единицы) частично очищенных проб трансферрина при добавлении различных количеств железа у американской палии *Salvelinus fontinalis* (по: Herschberger, 1970).

1, 2 — гомозиготные генотипы BB и CC; 3—5 — гетерозиготы BC, AC и AB.

У гибридов *Lepomis cyanellus* × *Chaenobryttus gulosus* помимо родительских типов образуется специфический гибридный гемоглобин. Исследование этого гемоглобина показало, что он обладает большим сродством к кислороду и, соответственно, большей способностью к его переносу, чем гемоглобины родителей (Mapwell et al., 1963). У гольца *Salvelinus fontinalis* трансферрин, выделенный у гетерозигот по аллелям A, B и C, лучше связывает железо, чем трансферрин гомозигот (Herschberger, 1970) (рис. 65). У малого чукучана *Catostomus clarki* эстераза-I гетерозигот обладает более высокой, чем эстераза гомозигот, активностью в широком интервале температур, от 10 до 30 °C (Koehn, 1969a). У нерки *Oncorhynchus nerka* ЛДГ гетерозигот по гену *Ldh-VI* отличается повышенной способностью связывать НАД-Н; константа Михаэлиса ( $K_m$ ) при 15 °C имеет наименьшее значение (опыты Guilbert, цит. по: Allendorf, Utter, 1979). Кривые зависимости  $K_m$  от температуры у гетерозигот по этому гену оказываются почти прямыми при U-образной форме кривых для обеих гомозигот. Можно предположить, что это дает преимущество в выполнении ферментом своих функций (Муске, Схолль-Энгбертс, 1983).

У всех рыб были исследованы гетерогенные смеси белковых молекул. Вклад отдельных изоформ (изоцимов) в моногенный



гетерозис пока не установлен. В случае тетрамерного гемоглобина преимущество гетерозигот может быть связано с образованием дополнительной гибридной молекулы, в случае ЛДГ — с появлением нескольких новых гетерополимеров. Для мономеров типа трансферрина и эстеразы вероятной причиной гетерозисного эффекта следует считать наличие у гетерозигот двух разных молекул белка вместо одной и обеспечение тем самым нормальной работы белка в более широких пределах колебаний внешней и внутренней среды.

В естественных популяциях рыб гетерозис по одному гену наблюдается, очевидно, не очень часто. Все больше накапливается данных в пользу предположения, что основное значение имеет не моногенный гетерозис, а гетерозиготность по многим локусам, дающая особи более ощутимое преимущество (Johnson G., 1976; Beardmore, Ward, 1977; Бирдмор, Шами, 1978; Leary et al., 1983a; Guyomard et al., 1984; Mitton, Grant, 1984; Ferguson et al., 1985; King, 1985; Koljonen, 1985, и др.). О механизмах взаимодействия генов, обуславливающих такое преимущество, мы, к сожалению, мало что знаем.

#### ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР ПО ОТДЕЛЬНЫМ АЛЛЕЛЯМ ГЕНОВ

Частоты аллелей в популяциях рыб могут изменяться прямо под действием естественного отбора. Мы не будем здесь анализировать уже рассмотренные ранее данные об увеличении числа гетерозигот у гибридов, остановимся лишь на немногих других работах.

Косвенные указания на действие отбора дают определения частот генов в одной и той же популяции рыб, но в разных возрастных группах. Возрастные изменения в частоте аллелей локуса *Tf* наблюдали у камбалы *Pleuronectes platessa* (Ligny de, 1966) и у скипджека *Katsuwonus pelamis* (Fujino, Kang, 1968), а по аллелям *Est* — у уклеи *Alburnus alburnus* (Handford, 1971). У трески *Gadus morhua* частота аллелей локуса *Hb* меняется во время созревания гонад, отбирающим фактором является, по-видимому, температура (Mork et al., 1983). У *Fundulus heteroclitus* с возрастом увеличивалось суммарное число гетерозигот по локусам *Mdh*, *Ldh* и *Est-4* (Mitton, Koehn, 1975). У бельдюги, наоборот, отбор на ранних стадиях развития направлен против гетерозигот по гену *Est-III*. Живорождение, характерное для бельдюги, позволило точно рассчитать племенную ценность трех генотипов (Christiansen et al., 1974, 1977; Christiansen, Frydenberg, 1976; Christiansen, 1977, 1980).

Генотипы

1/1    1/2    2/2

ω    1.07    1.00    1.04

У камбалы, пойманной на местах ее обитания в возрасте от 100 до 300 сут, суммарная частота гетерозигот по пяти локусам

Таблица 39  
Средняя гетерозиготность ( $H$ ) по локусам *Est-2*, *Mdh-1*, *Pgm* и *Sod* в популяции *Poecilia reticulata* (по: Shami, Beardmore, 1978b)

Возраст рыб (недели)	Число чешуй (I. I.)					
	23	24	25	26	27	28
3.7	25.0	45.1	48.3	50.7	49.6	37.5
60.0	—	—	48.0	57.3	45.8	—

(*Pgm-1*, *Mdh-2*, *Ada*, *aGpd*, *Pgi*) сначала снижается, затем снова возрастает, достигая величин, характерных для взрослых особей, гетерозиготы развиваются быстрее и первыми заселяют кормовые площадки (Beardmore, Ward, 1977).

Об отборе в пользу гетерозигот говорят и данные, полученные при изучении популяций гуппи *Poecilia reticulata* (Shami, Beardmore, 1978b; Chingjang, Schröder, 1984). Максимальная гетерозиготность (суммарно по четырем локусам) оказалась связанной со «средними», наиболее многочисленными фенотипами по морфологическому признаку (число чешуй по боковой линии): по мере роста крайние группы отмирают, таким образом в популяции идет стабилизирующий отбор и одновременно отбор на высокую гетерозиготность (табл. 39).

Отбор начинает действовать еще до рождения мальков — размеры выводка положительно коррелированы со степенью гетерозиготности (Shami, Beardmore, 1978b).

Сравнение диких и одомашненных популяций кеты *Oncorhynchus keta* показало, что в природных условиях частота гетерозигот по гену *Ldh-A2* больше, чем на рыбозаводах (Рябова-Сачко, 1977a); это свидетельствует об отборе в пользу гетерозигот, идущем в природе. У озерной и ручьевой форели *Salmo trutta* в условиях одомашнивания повышается концентрация аллеля *Ck 1<sup>100</sup>* — за два-три поколения частота этого аллеля возросла с 0.17 до 0.55—0.57 (Ryman, Ståhl, 1980). Отбор по весовым показателям и по жизнестойкости в карповых хозяйствах приводит к изменению частот аллелей локусов *Tf* и *Est-1* (Сапрыкин, 1976, 1977a, 1977b; Щербенок, 1980a). Следует, однако, подчеркнуть, что в прудовых хозяйствах изменение частот генов может быть результатом не только отбора, но и инбридинга, увеличивающего значение случайных процессов (дрейфа генов).

В популяциях морского карася *Chrysophrys auratus* (побережье Новой Зеландии) частоты аллелей локуса *Est-4* меняются от генерации к генерации. Частота аллеля *Est-4<sup>2</sup>* коррелирована с годичными колебаниями температурных условий обитания молоди. Сдвиги частот невелики, но статистически достоверны (Smith, 1979a).

В зоне выхода отработанных теплых вод шведской атомной электростанции достоверно увеличена частота аллеля *F* локуса *Est* у ерша *Gymnocephalus cernua* (Nyman, 1975). Изменения

в частотах ряда генов в зоне деятельности электростанций наблюдали у центрарховых (Yardley et al., 1974). В водах ниже электростанции у карповой рыбки *Notropis lutrensis* обнаружено возрастание числа гетерозигот по локусу *Mdh-B* (Zimmerman, Rich-pond, 1981). Изменилась частота аллелей локуса *Mdh* и увеличилась суммарная гетерозиготность по семи локусам в зоне сброса теплых вод и у гамбузии (Smith M. H. et al., 1983; Feder et al., 1984; McClenaghan et al., 1985).

Еще более прямые доказательства отбора дают эксперименты. При исследовании популяций *Fundulus* одну из групп рыб содержали в теплом водоеме — и частоты аллелей трех локусов сдвинулись в сторону величин, характерных для южных популяций этого вида (Mitton, Koehn, 1975). Кижуча *Oncorhynchus kisutch* заражали бактериальной болезнью почек, смертность рыб трех генотипов по локусу *Tf* — *AA*, *AC* и *CC* — составляла соответственно 34.4, 18.8 и 10.0 % (Suzumoto et al., 1977; Winter et al., 1980). Сдвиги в частотах аллелей локусов *Tf* и *Est-F* наблюдались при заражении карпов краснухой (Шербенюк, 1973; Кирпичников и др., 1972а, 1976; Шарт, Илясов, 1979; Илясов, Шарт, 1979). Во время зимовки и в опытах с острым дефицитом кислорода у карпов изменялись частоты аллелей гена *Tf* (Шербенюк, 1978, 1980а; Сапрыкин, 1979). При быстром повышении температуры выживаемость сеголетков карпа, радужной форели *Salmo gairdneri* и стерляди *Acipenser ruthenus* с разными генотипами по локусам ЛДГ была резко различной (Ролле, 1981, 1982).

Полученных в результате скрещиваний мальков пурпурного гребешка *Anoplarchus purpureus* выращивали в условиях различных температур. В конце выращивания «теплые» популяции достоверно отличались по частоте аллелей гена *Ldh* от «холодных». Различия в частотах повторяли различия, обнаруженные в естественных популяциях, обитающих при разном температурном режиме (Johnson M., 1971). Изменения частот генов наблюдались у молоди чавычи и трески, выращенной в бассейнах (Carl, Healey, 1984; Jorstad, 1985).

Личинок нерки *Oncorhynchus nerka* от гетерозиготных по локусам *Pgm-1* и *Ldh-B1* производителей подвергали воздействию высоких температур и острого дефицита кислорода. Частоты аллелей обоих локусов оказались у устойчивых и неустойчивых особей различными, в некоторых опытах различия были достоверны (табл. 40).

Выращивание молоди нерки в бассейнах до возраста 2—3 месяца сопровождается появлением значительной размерной и весовой изменчивости мальков. Отстающие по скорости роста особи оказались достоверно отличающимися по частотам аллелей локусов *Ldh-B1*, *Pgm-1* и *Est-2* от средних и крупных (рис. 66). В группе самых мелких мальков уменьшена гетерозиготность (Кирпичников, Муске, 1981; Схоль-Энгберте, устн. сообщ.).

Накоплено, таким образом, много сведений об отборе, действующем на аллели биохимических локусов непосредственно. Усло-



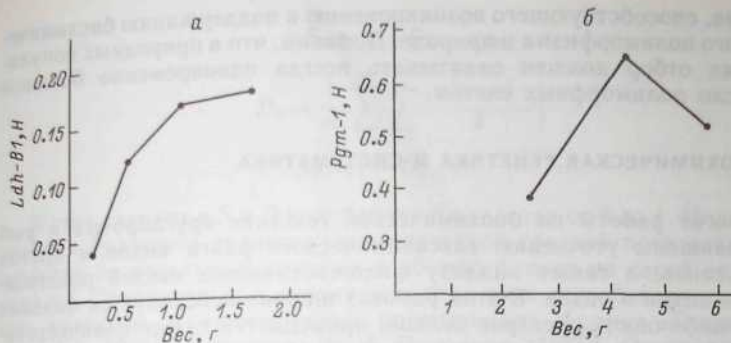


Рис. 66. Связь гетерозиготности ( $H$ ) по аллелям локусов *Ldh-B1* и *Pgm-1* с темпом роста мальков нерки *Oncorhynchus nerka*.

а — гетерозиготность по локусу *Ldh-B1* (икра получена с Ушковского рыбозавода, Камчатка, 1979 г.); б — то же по локусу *Pgm-1* (икра получена на Курильском озере, Камчатка, 1982 г.; рисунок любезно предоставлен А. Д. Сколь-Энгбертсом).

Таблица 40

Влияние повышенной температуры и дефицита кислорода на частоту аллелей локусов *Ldh-B1* и *Pgm-1* у нерки (Кирпичников, 1977; Kirpichnikov, Muske, 1980).

Условия опыта и материал	Год	№ опыта	Частоты аллелей		Различие в частотах
			контроль	выжившие	
<i>Ldh-B1, q<sub>B1</sub>'</i>					
Быстрая смена температур (6→14 °С), выклев	1976	1	0.49	0.60	+0.11 **
	1976	2	0.47	0.38	-0.09
Медленная смена температур (6→28 °С), личинки	1976	3	0.30	0.27	-0.03
	1977	4	0.51	0.63	+0.12
	1977	5	0.30	0.23	-0.07
	1978	6	0.09	0.06	-0.03
Дефицит кислорода, личинки	1976	7	0.29	0.19	-0.10 ***
	1976	8	0.28	0.24	-0.04
	1978	9	0.096	0.068	-0.028
<i>Pgm-1, q<sub>A</sub></i>					
Дефицит кислорода, личинки	1976	7	0.49	0.40	-0.09 *
	1976	8	0.57	0.55	-0.02
	1978	9	0.15	0.10	-0.05
	1978	10	0.23	0.15	-0.08

Примечание. Уровень значимости различия: \* —  $P < 0.1$ , \*\* —  $P < 0.05$ , \*\*\* —  $P < 0.01$ .

вием строгого доказательства отбора является наличие у аллозимов специфических особенностей, связанных с определенными условиями среды (Allendorf, Utter, 1979). Это условие соблюдено пока лишь в немногих случаях, но вся совокупность наблюдений убедительно свидетельствует о большом значении отбора как фак-

тора, способствующего возникновению и поддержанию биохимического полиморфизма в природе. Добавим, что в природных популяциях отбор должен охватывать всегда одновременно большое число полиморфных систем.

#### БИОХИМИЧЕСКАЯ ГЕНЕТИКА И СИСТЕМАТИКА

Многие работы по биохимической генетике круглоротых и рыб посвящены уточнению таксономического ранга видов и других таксонов, а также анализу филогенетических связей родственных видов и родов. В этих работах широко используется видовая специфичность спектров белков; применяется также количественное определение степени сходства (и различия) между родственными таксонами рыб по частотам аллелей различных белковых локусов. Были предложены различные методы вычисления специальных индексов сходства (подобия) и индексов различия (генетического расстояния). Чаще всего пользуются индексами Нея (Nei, 1972). Индекс сходства  $I$  по частотам аллелей одного локуса может быть вычислен по формуле

$$I_i = \frac{\sum x_i y_i}{\sqrt{\sum x_i^2 \sum y_i^2}},$$

где  $x_i$  и  $y_i$  — частоты  $i$ -го аллеля данного локуса в двух сравниваемых группах рыб (популяциях, подвидах, видах или таксонах более высокого ранга). Средний (для всех локусов) индекс сходства равен

$$\bar{I} = \frac{\sum (\sum x_i y_i)}{\sqrt{\sum (\sum x_i^2) \sum (\sum y_i^2)}}.$$

Индекс различия или генетического расстояния  $D$  вычисляется по формуле

$$D = -\ln I.$$

Показатель сходства  $I$  варьирует в пределах от 0 до 1; при полном тождестве генотипов  $I = 1$ ,  $D = 0$ . Показатель расстояния  $D$  возрастает непропорционально  $I$ , при малом сходстве ( $I = 0.25$  и меньше) он превышает единицу, а при очень низких значениях  $I$  стремится к бесконечности.

Индексы Нея могут быть заменены индексами различия и подобия ( $D$  и  $S$ ) Роджерса (Rogers, 1972) и Превости (Prevosti et al., 1975):

$$D_R = \frac{1}{m} \sum \sqrt{\frac{(x_i - y_i)^2}{2}};$$

$$S_R = 1 - D_R \quad \text{или}$$

$$D_P = \frac{1}{m} \sum \sum \frac{|x_i - y_j|}{2};$$

$$S_P = 1 - D_P.$$

В этих случаях  $S$  и  $D$  колеблются в пределах от 0 до 1. Индекс подобия Роджерса является геометрической средней показателей сходства по отдельным локусам и обычно близок по своей величине к  $I$ . Сравнительную оценку всех этих трех способов вычисления индексов, а также редко применяемых формул Хедрика (Hedrick, 1971) осуществил А. И. Пудовкин (1979). Он показал, что при большой близости сравниваемых форм индексы подобия Роджерса и Превости дают несколько заниженные величины, индексы расстояния — завышенные. При существенных различиях (сравнении отдаленных видов, родов и т. д.) лучше пользоваться методом Роджерса, так как  $D$ , вычисленное по Нею, возрастает непропорционально степени дивергенции.

Неоднократно применялись упрощенные способы определения сходства. Так, можно подсчитать число одинаковых по подвижности фракций белков на электрофореграммах и разделить затем это число на среднее количество всех видимых фракций (Shaw, 1970):

$$Q = \frac{n}{0.5(N_1 + N_2)}.$$

Здесь  $n$  — число одинаковых фракций,  $N_1$  и  $N_2$  — число всех фракций на зимограммах двух видов. В ряде работ наличие одинаковых аллелей локуса приравнивали к единице, наличие разных — к нулю; в случае различия в частотах одного из аллелей использовали значения от 0 до 1, обратно пропорциональные величине различия. Сумму полученных значений сходства делили на число сравниваемых локусов (Utter et al., 1973a).

Л. А. Животовский (1979) предложил формулу для оценки сходства популяций, учитывающую различия в частотах всех генотипических классов:

$$I = \frac{8N_1N_2}{N_1 + N_2} (1 - r); \quad r = \sum \sqrt{p_i q_i}.$$

Этот способ сравнения популяций позволяет улавливать различия, не поддающиеся учету при применении формул Нея, Роджерса и других.

При сравнении нескольких видов или других таксономических групп друг с другом по индексам сходства и различия удобно пользоваться специальными таблицами. В качестве примера приведем данные по индексам сходства для девяти видов американских карповых рыб (табл. 41). Два вида, *Hesperoleucus symmetricus* и *Lavinia exilicauda*, оказались очень близкими друг к другу,



Таблица 41

Индексы сходства по белковым локусам между девятью видами карповых рыб. Расчеты по методу Нея (по: Avise, Ayala, 1976)

Вид	№ вида	№ вида								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Hesperoleucis symmetricus</i>	1	×								
<i>Lavinia exilicauda</i>	2	0.95	×							
<i>Mylopharodon conocephalus</i>	3	0.91	0.86	×						
<i>Ptychocheilus grandis</i>	4	0.82	0.81	0.88	×					
<i>Orthodon microlepidotus</i>	5	0.60	0.54	0.58	0.58	×				
<i>Pogonichthys macrolepidotus</i>	6	0.49	0.47	0.55	0.55	0.34	×			
<i>Richardsonius egregius</i>	7	0.65	0.60	0.64	0.59	0.46	0.60	×		
<i>Gila bicolor</i>	8	0.78	0.70	0.84	0.72	0.60	0.51	0.64	×	
<i>Notemigonus crysoleucus</i>	9	0.41	0.40	0.45	0.37	0.34	0.33	0.38	0.41	×

несмотря на значительные различия между ними по морфологическим признакам и биологическим особенностям (Avise et al., 1975). Предполагается, что это связано с относительно недавней дивергенцией этих двух форм.

На основе индексов сходства можно строить графики, отражающие распределение локусов по степени их сходства у разных видов (рис. 67). Обычно большая часть локусов (до 90 % и более) попадает в два крайних класса,  $I=0$  и  $I=1$ ; остальные распределяются между ними (Ayala, 1975).

Важнейшей задачей сопоставления близких видов рыб по индексам сходства и расстояния, вычисленным по достаточно большому числу локусов (более 30), является уточнение филогенетических отношений между этими видами. Матрицы, содержащие значения  $I$  (или  $S$ ) и  $D$ , могут быть использованы для построения дендрограмм (рис. 68) и родословных деревьев, графически изображающих наиболее вероятные пути филогенеза. Самым распространенным методом построения дендрограмм является постепенное наращивание ветвей дерева, начиная с наиболее близких пар видов или популяций с максимальными значениями  $I$  ( $S$ ) и, соответственно, минимальными величинами  $D$  (Farris, 1972). На дендрограмме значения  $I$  или  $D$  откладываются по абсциссе, на родословном древе обычно по ординате. Две близкородственные пары форм или более (с наименьшими  $D$ ) связываются затем друг с другом. Длины связующих ветвей определяются путем подсчета средних арифметических из всех возможных расстояний:

$$D [(A, B), (C, D)] = \frac{D(AC) + D(AD) + D(BC) + D(BD)}{4}$$

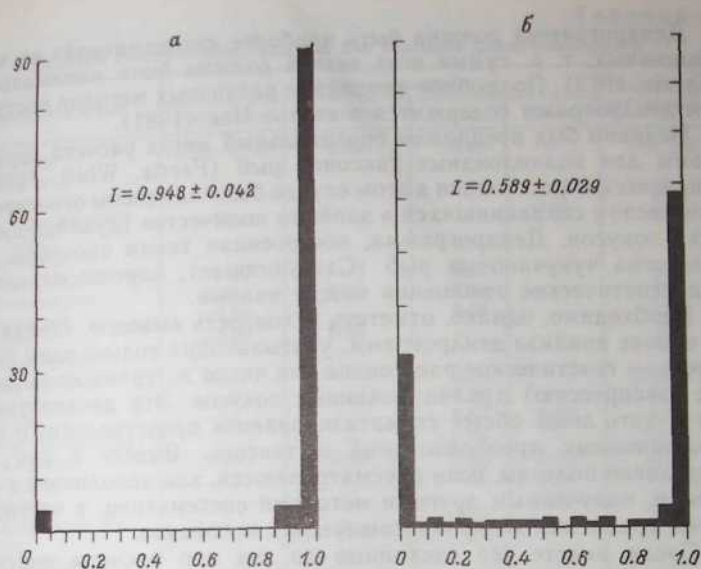


Рис. 67. Распределение локусов ферментов у карповых рыб Калифорнии по степени их сходства ( $I$ ) у разных видов при попарном сравнении (по: Avise et al., 1975; Avise, Ayala, 1976).

а — близкородственные виды *Hesperoleucus symmetricus* и *Lavinia exilicauda*; б — суммарные данные по девяти видам и родам. По оси абсцисс — индекс сходства; по оси ординат — количество локусов (%).

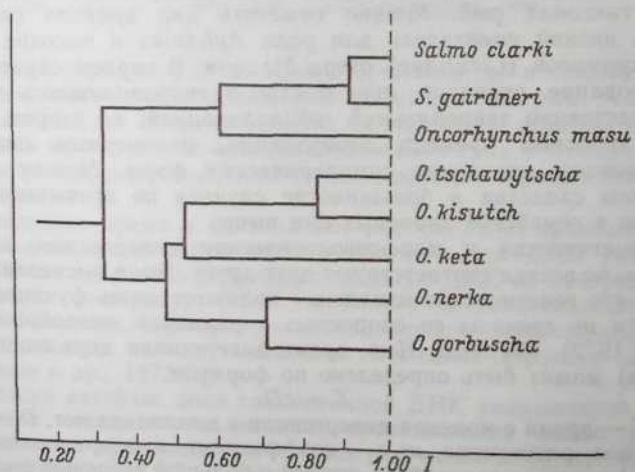


Рис. 68. Дендрограмма, построенная по индексам сходства ( $I$ ), для некоторых лососевых рыб (по: Utter et al., 1973b).

Дендрограмма должна быть наиболее «экономичной» из всех возможных, т. е. сумма всех ветвей должна быть минимальной (Farris, 1972). Подробное изложение различных методов построения дендрограмм содержится в статье Нея (1981).

Недавно был предложен оригинальный метод расчета дендрограмм для полиплоидных таксонов рыб (Ferris, Whitt, 1978b). Генетические расстояния в этом случае были заменены относительным числом сохранившихся в двойном количестве (дуплицированных) локусов. Дендрограмма, построенная таким способом для семейства чукучановых рыб (*Catostomidae*), хорошо отражала филогенетические отношения между видами.

Необходимо, однако, отметить условность выводов, сделанных на основе анализа дендрограмм, учитывающих только один показатель — генетическое расстояние или число потерявших выражение (экспрессию) дуплицированных локусов. Эти дендрограммы могут дать лишь общее схематизированное представление о ходе эволюционных преобразований в таксоне. Вместе с тем они безусловно полезны, если рассматриваются, как дополнение к сведениям, полученным другими методами систематики, в частности путем сравнения морфоанатомических признаков.

Сведя вместе все сделанные до сих пор расчеты индексов генетического сходства для различных таксонов рыб, мы получаем возможность сравнить величины сходства для таксонов разного ранга (табл. 42). Сходство между популяциями очень велико, индексы обычно превышают 0.97. Данных по подвидам мало, и значения  $I$  в этом случае значительно колеблются. Очень большая вариация индексов сходства характерна для видов, это отражает, по-видимому, различную степень дивергенции видов в разных таксонах рыб. Можно отметить два крайних случая — очень низкий показатель для рода *Aphanius* и высокие цифры для хромисов (*Cichlidae*) озера Малави. В первом случае видообразование, очевидно, шло быстро и сопровождалось сильной наследственно закрепленной специализацией; во втором, также при коротком времени дивергенции, изменением оказалось в основном поведение симпатрических форм. Между родами индексы сходства в большинстве случаев не превышают 0.40, только в семействе карповых они выше.

Генетическая и морфоэкологическая дивергенция, как мы видим, не всегда соответствуют друг другу. Была высказана гипотеза, что генетические изменения являются лишь функцией времени и не связаны со скоростью и размахом видообразования (Nei, 1972). Согласно Нею, время дивергенции двух видов (или родов) может быть определено по формуле

$$T = cD,$$

где  $T$  — время с момента дивергенции в миллионах лет,  $D$  — генетическое расстояние и  $c$  — коэффициент пропорциональности. Коэффициент  $c$  может быть принят с большой степенью достоверности равным  $5 \times 10^6$  (Ней, 1981). Внимательное ознакомление с табл. 42 позволяет предположить, однако, что скорость накопле-



Индексы генетического сходства для таксонов различного ранга

Семейство и род	Индексы сходства				Литературный источник
	популяции	подвиды	виды	роды	
Salmonidae	0.94—0.99	0.89	0.46	—	[15, 18]
Cyprinidae:	0.99	—	—	0.57	[2]
9 родов	—	—	—	0.95	[2]
<i>Lavinia-Hesperoleucus</i>	—	—	—	—	[2]
Catostomidae:	> 0.99	—	0.81	—	[6]
<i>Moxostoma</i>	0.98	0.84	0.84	—	[8]
<i>Campostoma</i>	> 0.99	—	0.76	—	[7]
<i>Thoburnia</i>	> 0.99	0.68	—	—	[9]
Cobitidae	—	—	—	—	—
Cyprinodontidae:	0.97	—	0.89	—	[16, 17]
<i>Cyprinodon</i>	—	—	< 0.20	—	[13]
<i>Aphanius</i>	—	—	0.57	0.39	[12]
Poeciliidae	—	—	0.65	—	[11]
Gadidae, <i>Mertuiccus</i>	0.97	0.85	0.53	0.29	[3, 4]
Centrarchidae	—	—	0.70	0.34	[1, 11]
Carangidae	—	—	—	0.17	[14]
Sciaenidae	—	—	0.94	—	[10]
Cichlidae, озеро Малави	—	—	—	—	—
Pleuronectidae:	—	—	0.64	0.32	[19]
<i>Pleuronectes, Limanda</i>	—	—	—	—	—
<i>Hypoglossoides</i>	—	—	0.73	—	[5]

Литературные источники: [1] — Алферова, Нефедов, 1973; [2] — Avise, Ayala, 1976; [3] — Avise, Smith, 1974; [4] — Avise et al., 1977; [5] — Богданов и др., 1979; [6—7] — Buth, 1977b, 1979b; [8] — Buth, Burr, 1978; [9] — Kimura, 1978a; [10] — Kornfield, 1978; [11] — Нефедов и др., 1973; [12] — Scholl, Schröder, 1974; [13] — Scholl et al., 1978; [14] — Shaw, 1970; [15] — Stoneking et al., 1981a; [16, 17] — Turner, 1974, 1983; [18] — Utter et al., 1973a; [19] — Ward, Galleguillos, 1978.

ния мутаций определяется не только временем, но и спецификой видообразования в различных эволюционных ветвях рыб. Усиленная специализация сопровождается, по-видимому, отбором большого числа мутационных изменений в белках (род *Oncorhynchus* среди лососевых, подсем. Arhanipi среди зубастых карпов и некоторые другие).

В последнее время в систематике рыб успешно применяется оригинальный метод определения гомологичности ДНК разных видов. После получения гибридных молекул ДНК их прогревают до высоких температур (75 °C и более) и сопоставляют их термостабильность. Термостойкость гибридных дуплексов ДНК пропорциональна степени гомологии исходных структур ДНК (Медников и др., 1973б).

Согласно авторам, доля гомологичной ДНК уменьшается при увеличении степени отдаленности сравниваемых видов рыб. Она составляет при сравнении классов рыб менее 20 %, при сравнении отрядов — от 15 до 45 %. Сопоставление семейств дает величину порядка 50—70 %, а для родов и видов гомология ДНК

возрастает до 75—100 % (Медников и др., 1973а). Использование метода молекулярной гибридизации ДНК позволяет пересмотреть некоторые сложившиеся в систематике рыб представления; так, хрящевых рыб (Chondrichthyes), хрящевых ганоидов (Chondrostei) и костистых (Teleostei) следует рассматривать как разные классы (Попов и др., 1973; Медников, 1980, и др.).

Метод молекулярной гибридизации ДНК может быть дополнен сравнительным изучением структуры генома — определением относительной доли уникальных и различных многократно повторяющихся последовательностей ДНК и их распределения в хромосомах различных видов (см., напр.: Кедрова и др., 1980; Тутуров и др., 1980; Косюк, Борхсениус, 1981; Olmo et al., 1982; Гинатулин, 1984).

Из множества работ, использующих данные биохимической генетики для уточнения систематического положения и филогении родственных групп рыб, мы рассмотрим здесь лишь наиболее интересные.

**Миноги** (Petromysonidae). Род *Mordax* по спектрам гемоглобинов легко может быть отличим от рода *Geotria* (Potter, Nicol, 1968).

**Селяхии** (Chondrichthyes). У акул по сравнению со скатами несколько снижено содержание в геноме уникальных последовательностей (Olmo et al., 1982). Данные по кинетике реассоциации ДНК позволяют предположить полиплоидизацию генома у предков селяхий (Olmo et al., 1980).

**Осетровые** (Acipenseridae). Строгая специфичность фракций гемоглобина характерна для каждого из пяти исследованных видов осетровых рыб — осетра, севрюги, стерляди, шипа и белуги. Различия между ними по составу гемоглобина соответствуют различиям в солёности воды, в которой они обитают (Гераскин, Лукьяненко, 1972; Лукьяненко и др., 1978). Лопатоносы *Scaphirhynchus platorhynchus* и *S. albus*, судя по полной идентичности белковых спектров (37 локусов), представляют, очевидно, один вид (Phelps, Allendorf, 1983).

**Елопиевые** (Elopidae). Гавайские рыбы *Albula vulpes* и *A. neoptera* различаются по 60 из 84 предполагаемых локусов, генетическое расстояние  $D = 1.16$ . Это говорит о большом генетическом расхождении двух видов при слабой выраженности морфологических различий (Shaklee, Tamay, 1981). Время с момента дивергенции равно примерно 20—30 млн. лет.

**Сельдевые** (Clupeidae). Сельди *Alosa pseudoharengus* и *A. aestivalis* серологически (по реакции преципитации) и по группам крови очень близки, но имеют видоспецифичные спектры миогенов. *A. sapidissima*, *Brevoortia tyrannus* и в наибольшей степени атлантическая сельдь *Clupea harengus* серологически обособлены (Sindermann, 1962; McKenzie, 1973).

**Лососевые** (Salmonidae). Род *Oncorhynchus* по миогенам, гемоглобинам, сывороточным белкам и некоторым ферментам можно разделить на три группы. В первую входят нерка и горбуша

(*O. nerka*, *O. gorbuscha*), во вторую — чавыча, кижуч и, по-видимому, кета (*O. tshawytscha*, *O. kisutch*, *O. keta*), в третью — сима (*O. masu*=*O. rhodurus*) (рис. 68). Сима оказалась близкой к лососям рода *Salmo*, в частности к радужной форели (Tsuyuki, Roberts, 1966; Омельченко и др., 1971; Utter et al., 1973a, 1975; Слынько, 1976, 1978). Изучение хромосомных комплексов тихоокеанских лососей показало, что наметившиеся группы видов различаются и по структуре кариотипа (Горшкова, 1978, 1980).

По спектрам миогенов атлантический лосось *Salmo salar* сильно отличается от двух видов форели, *S. trutta* и *S. gairdneri* (Grag, McKenzie, 1970). Ручьевая и озерная палии (гольцы), *Salvelinus fontinalis* и *S. namaycush*, различаются по аллелям локусов *Ldh-B* и *G6pd* (Morrison, 1970; Yamauchi, Goldberg, 1973), но по спектрам *Hb* и *Mu* близки. Мальма *S. malma*, кунджа *S. leucomaenis* и камчатские гольцы составляют другую группу (Yamanaki et al., 1967; Омельченко, 1975a).

Мальму Чукотки легко можно отличить от симпатрического вида — гольца *S. taranetzi* — по аллельному составу локусов кислой фосфатазы (*AcpH*), изоцитратдегидрогеназы (*Idh*) и эстеразы (*Est-2*). Индексы сходства и различия, вычисленные по данным для 27 локусов, равнялись соответственно 0.92 и 0.083 (Картавцев и др., 1983). Время дивергенции равно приблизительно 400—600 тыс. лет.

В пределах сложного вида арктических гольцов *S. alpinus* выделены симпатрические виды-близнецы, различающиеся по частотам аллелей локуса *Est* (Nyman, 1972; Hengricson, Nyman, 1976).

С помощью индекса сходства, рассчитанного по 27 локусам, было установлено, что сиги *Coregonus pollan* и *C. autumnalis* принадлежат к одному виду,  $I = 1.00$  (Ferguson et al., 1978).

Сравнение изоферментов у различных видов сигов Сибири и Дальнего Востока помогло уточнить систематическое положение этих видов (Ермоленко, Викторовский, 1982).

По спектрам белков легко обнаружить гибридов между *Salmo salar* и *S. trutta*. Эти виды различаются по альбуминам, трансферринам и эстеразам сыворотки крови, у гибридов фракции этих белков суммируются (Nyman, 1970; Payne et al., 1972; Solomon, Child, 1978). Кета и горбуша (род *Oncorhynchus*) скрещиваются и оставляют потомство, но, судя по результатам исследования многих систем ферментов, гибриды или погибают, или бесплодны, в естественных популяциях обоих видов гибридов нет (May et al., 1975). Легко идентифицируются по спектрам АДГ, МДГ, ЭСТ, ФГМ, ФГИ и миогенов гибриды пяти видов лососевых рыб (Guynard, 1978).

Применение молекулярной гибридизации ДНК позволило выделить в подсемействе сиговых (*Coregoninae*) три обособленных группы: 1) *Stenodus* и *Leucichthys*, 2) *Coregonus* и 3) *Prosopium* (Медников и др., 1977). Радужную форель (*Salmo gairdneri*) и микишу (*S. mykiss*) правильнее было бы отнести к одному виду (Медников, Ахундов, 1975).



**Угревые (Anguillidae).** Наиболее интересными являются данные, подтверждающие подвидовую (или популяционную) самостоятельность европейского (*Anguilla anguilla*) и американского (*A. rostrata*) угря. В американской популяции найден редкий аллель локуса *Hb*, отсутствующий в европейской (Sick et al., 1967); различаются они также по частотам генов *Est*, *Mdh-2* и других (Ligny de, Pantelouris, 1973; Williams, Koehn, 1984), по подвижности гомологичных фракций ЛДГ и МДГ (Taniguchi, Morita, 1979), по спектрам миогенов (Jamieson, Turner, 1980), по числу позвонков (Williams et al., 1984). Каждый подвид представляет собой, очевидно, единую огромную панмиктически размножающуюся популяцию (Williams, Koehn, 1984).

**Карповые (Cyprinidae).** На основании сравнения ферментов и неферментативных белков (до 17 локусов) выяснены филогенетические отношения между некоторыми видами рода *Notropis* (подрод *Luxilus*), выделены четыре филетические группы (Rainboth, Whitt, 1974; Menzel, 1976; Buth, 1979c). Три подвида японских карасей вида *Carassius auratus* имеют разные спектры мышечных белков и отличаются от европейского вида *C. carassius* (Taniguchi, Sakata, 1977). По спектрам ЛДГ уточнено систематическое положение 15 видов европейских карповых рыб (Valenta et al., 1976b). Ельцы озера Иссык-Куль, относимые обычно к разным видам (*Leuciscus schmidti* — чебак, *L. bergi* — чебачок), не различаются по спектрам гемоглобина и сывороточных эстераз, а также по частотам аллелей соответствующих локусов. Скорее всего эти формы ельцов принадлежат к одному виду (Паюсова, 1979). Морфологически сходные красноперки *Tribolodon brandti* и *T. hakonensis* легко различаются по спектрам миогенов и сывороточных белков (Бушуев и др., 1980).

**Чукучановые (Catostomidae).** *Hypentelium roanokense* относительно далек от двух других видов этого же рода, *H. etowanum* и *H. nigricans* ( $I = 0.71-0.73$ ,  $D = 0.31-0.34$ ), между этими последними различие невелико ( $D = 0.10$  — по: Buth, 1980). Сходная работа проведена и с тремя видами рода *Thoburnia* (Buth, 1979b).

**Харацидовые (Characidae).** Пещерные и наземные представители комплекса *Astyanax—Anoptichthys* различаются только по частотам немногих биохимических локусов и, вероятно, относятся к одному роду и виду (Avisé, Selander, 1972).

**Карпозубообразные (Cyprinodontiformes).** Установлены родственные связи между различными видами пецилий (Greenberg, Корас, 1968; Scholl, 1973; Scholl, Anders, 1973b; Scholl, Schröder, 1974). Интересны данные по большой генетической дифференциации видов подсем. Arphanini, во всех случаях попарного сравнения  $I$  был меньше 0.20 (Scholl et al., 1978). Морфологически различающиеся формы *Hyodon* (Goodeidae) имеют идентичные белковые спектры, не отличаются по аллелям 38 локусов и принадлежат, очевидно, к одному виду (Turner, Grosse, 1980; Grudzien, Turner, 1982; Turner et al., 1983). Между девятью формами (три лабо-

раторные линии, шесть локальных групп) *Poecilia sphenops* 1, расчисленные по 20—35 локусам, оказались очень низкими (от 0.50 до 0.90); по всей вероятности, *P. sphenops* представляет собой сложный многовидовой комплекс (Brett et al., 1980). Уточнены филогенетические взаимоотношения между шестью видами рода *Xiphophorus*. Дендрограмма, построенная на данных по 49 локусам (рис. 69), хорошо соответствует родословному дереву, основанному на морфологоанатомических признаках. Выделены пары близких видов *pigmaeus-montezumae* и *maculatus-variatus* (Morizot, Siciliano, 1982b). Меченосец (*X. helleri*) и пещиля (*X. maculatus*) имеют разные спектры эстераз, гибриды между ними могут быть легко отличимы от обоих видов (Siciliano, Wright, 1976; Ahuja et al., 1977).

**Тресковые (Gadidae).** Иммуногенетическое исследование парвальбуминов у девяти видов тресковых дало возможность разделить их на две группы (Piront, Gosselin-Rey, 1975). Трудноопределимые по сильно трансгрессирующим морфологическим признакам (число позвонков, число жаберных тычинок) пять видов хэков (*Merluccius*) легко диагностируются по спектрам мышечных водорастворимых белков (Mackie, Jones, 1978).

**Окуневые (Percidae).** Сопоставление 68 видов подсем. *Etheostomatini* по спектрам ЛДГ, МДГ и ТО позволило подтвердить монофилетическое происхождение родов *Percina* и *Etheostoma* и выявить филогенетические связи между видами (Page, Whitt, 1973a, 1973b). Шесть видов *Etheostoma* по частотам генов и спектрам ЛДГ, ФГМ и миогенов подразделяются на две группы (Wolfe et al., 1979). Окунь *Micropterus salmoides* и *M. dolomieu* различаются по аллелям локусов *sMdh-B* и *Ldh-C* (Wheat et al., 1971).

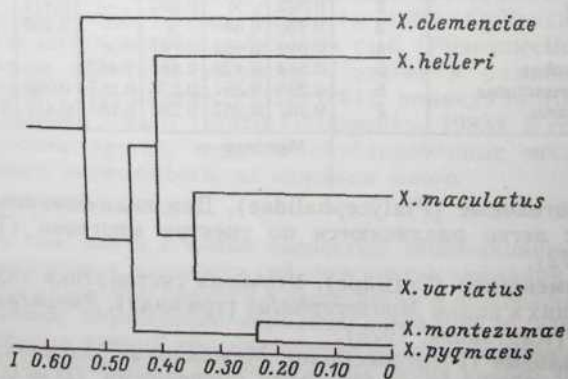


Рис. 69. Дендрограмма, построенная по индексам сходства для шести видов рода *Xiphophorus* (по: Morizot, Siciliano, 1982b).

**Хромисы** (Cichlidae). Изменчивость по 27 белковым локусам оказалась сходной у нескольких морфологически различных локальных форм хромисов в одном из американских озер. Был сделан вывод о наличии здесь одного вида с единой панмиксной популяцией (Sage, Selander, 1975; Kornfield et al., 1982b). В африканском озере Малави за 5000 лет его существования возникло до 300 видов хромисов (Fryer, 1977). Сравнительное изучение семи видов (по 16 локусам) показало, что индексы сходства в этом случае высоки (в среднем 0.934 при колебаниях от 0.86 до 0.99). Несмотря на это можно считать, что генетическая дивергенция хромисов происходила в озере Малави очень быстрыми темпами (Kornfield, 1978). Еще более существенной была дивергенция в Галилейских озерах, где индексы сходства колебались в пределах от 0.25 до 0.95, слабо разошлись только два вида рода *Tristramella* (Kornfield et al., 1979).

**Ставридовые** (Carangidae). На основании серологического анализа (реакция преципитации) уточнен систематический статус ставрида (*Trachurus*) Черного моря. Крупная и мелкая ставриды представляют собой, по-видимому, самостоятельные виды и отличаются от атлантической формы (Алтухов, Апекин, 1963; Лиманский, 1965, 1967). На основании исследования эстераз и миогенов семь видов ставрид разбиты на несколько филетических групп (табл. 43).

Таблица 43

Индексы сходства между видами ставрид (сем. Carangidae) по спектрам эстераз и миогенов (по: Алферов, Нефедов, 1973; Нефедов и др., 1973; вычисления по методу Shaw, 1970)

Вид	№ вида	Эстеразы						
		1	2	3	4	5	6	7
<i>Trachurus trachurus</i>	1	×	0.875	0.824	—	0.631	—	—
<i>T. picturatus</i>	2	0.522	×	0.667	—	0.471	—	—
<i>T. trecae</i>	3	0.750	0.640	×	—	0.555	—	—
<i>T. sp.</i>	4	0.880	0.462	0.741	×	—	—	—
<i>Caranx rhonchus</i>	5	0.518	0.429	0.482	0.467	×	—	—
<i>Decapterus punctatus</i>	6	0.296	0.357	0.276	0.267	0.250	×	—
<i>Vomer sitipinnis</i>	7	0.207	0.267	0.258	0.187	0.412	0.353	×
		Миогены						

**Плоскоголовые** (Platycephalidae). Два вида-близнеца в этом семействе легко различаются по спектру миогенов (Taniguchi et al., 1972).

**Подкаменщики** (Cottidae). Уточнена систематика видов, принадлежащих к родам *Myoxocephalus* (три вида), *Enophrys* и *Hemistriperus* (Картавцев, 1975).

**Камбаловые** (Pleuronectidae). Межвидовые различия, определенные по 35 локусам, оказались умеренными ( $D = 0.45$ ) при сравнении морской и речной камбал (*Pleuronectes platessa* и *P. flesus*) и очень большими ( $D = 1.01$  и  $1.29$ ) при сопоставлении



этих видов с камбалой-ершоваткой (*Limanda limanda*). Генетические расстояния соответствуют морфоанатомическим различиям между видами (Ward, Galleguillos, 1978).

Сведения по биохимической генетике и молекулярной гибридизации ДНК используются в целях уточнения систематики рыб и во многих других работах (Wright et al., 1963; Lush et al., 1969; Huntsman, 1970; Johnson et al., 1970b, 1972; Taniguchi, Nakamura, 1970; Nefyodov, 1971; Fitzimons, 1972; James, 1972; Scholl, Holzberg, 1972; Clayton et al., 1973b; Turner, 1973a, 1974; Avise, Smith, 1974; Eckroat, 1974; Gonzales et al., 1974; Jurca, 1974; Scholl, Schröder, 1974; Картавцев, 1975; Jurca, Matei, 1975; Mester, Tesio, 1975; Peters et al., 1975; Avtalion et al., 1976; Child et al., 1976; Wanstein, Yerger, 1976; Yardley, Hubbs, 1976; Child, Solomon, 1977; Krishnaja, Rege, 1977; Kimura Masao, 1978a; Naevdal, 1978; Scholl et al., 1978; Shearer, Mulley, 1978; Медников, Максимов, 1979; Cross, 1979; Чернышов, 1980; Leslie, Pontier, 1980; Loudenslager, Gall, 1980; Zimmerman et al., 1980; Crabtree, 1981; Schmidtke, Kandt, 1981; Smith et al., 1981b; Grudzien et al., 1982; Осинов, 1983; Рупан, 1983; Whitmore, 1983, и др.).

В 1983—1986 гг. появилось много новых работ, посвященных использованию биохимической генетики и молекулярной гибридизации для уточнения систематики рыб. Упомянем лишь некоторые наиболее интересные исследования. Используя предложенный Б. М. Медниковым с соавторами (1977) «индекс дивергенции», основанный на сравнении кривых реассоциации гибридных дуплексов ДНК после нагрева, уточнены родственные отношения хариусов (Скурихина и др., 1985, 1986) и тихоокеанских лососей (Царев, 1985). При помощи тонкого рестрикционного анализа митохондриальной ДНК — метода, позволяющего выразить степень различия между мДНК сравниваемых форм в процентах их несоответствия, — показано, что гибридизация, происходящая между видами *Lepomis* и между подвидами *Salmo clarki*, не приводит к интрогрессии (Avise, Saunders, 1984; Gyllenstein et al., 1985). Для шести видов камбаловых рыб (Pleuronectidae) получены точные величины индексов сходства и различия между родами ( $I = 0.34$ ), видами (0.25—0.54), подвидами (0.87—0.89) и популяциями ( $> 0.99$ ) (Ward, Galleguillos, 1983). К сожалению, процитировать другие, недавно опубликованные исследования мы не имеем возможности, их слишком много.

### ЭВОЛЮЦИЯ БЕЛКОВ РЫБ

Вопрос о том, как и с какой скоростью эволюционируют белки живых организмов, находится сейчас в центре внимания биологов. Возможны различные подходы к решению этой важнейшей задачи.

1. Прямое определение порядков оснований в цепях ДНК, составляющих данный ген, или определение последовательностей остатков аминокислот в полипептидных цепях какого-либо белка у разных видов животных, растений и микроорганизмов.

2. Гибридизация *in vitro* отрезков одноцепочечной ДНК, взятой от разных организмов (получение гибридных дуплексов), и определение степени гомологии ДНК у сравниваемых видов.

3. Такая же гибридизация (*in vitro*) полипептидных цепей гомологичных мультимерных белков после их разделения на субъединицы. Одним из наиболее употребительных методов при этом является диссоциация субъединиц с помощью замораживания—размораживания и последующая реассоциация белковых полипептидов разного происхождения.

4. Серологическое (иммуногенетическое) определение родственных отношений между гомологичными белками разных видов и между изозимами белка у одного вида.

5. Сравнение гомологичных ферментов по их каталитическим и кинетическим характеристикам. Сюда относится также изучение степени расхождения функций дублированных локусов и скорости потери выражения (*silencing*) одного из дубликатных генов, т. е. фиксация нулевых аллелей.

6. Определение генетического сходства (*I* или *S*) и генетического расстояния (*D*) между таксонами различного ранга путем сравнения аллельного состава белковых локусов у изучаемых форм.

Многие из этих методов были использованы при изучении рыб. Расшифровка нуклеотидной структуры гомологичных генов у рыб пока не производилась, но имеются сведения о первичной структуре и аминокислотном составе некоторых белков. Наибольший интерес представляют данные по гемоглобинам и иммуноглобулинам.

Мономерный гемоглобин миноги отличается от гемоглобина человека ( $\alpha$ -цепи) по 75 % всех аминокислотных остатков (Rudloff et al., 1966). Различие между гемоглобином миноги и  $\alpha$ -цепью гемоглобина карпа составляет 40 % аминокислот (Braunitzer, 1966). Гемоглобины карпов и чукучанов различаются по 18 аминокислотам (14 %); дивергенция этих рыб произошла около 50 млн. лет назад. Два рода миног (*Lampetra* и *Petromyzon*) отличаются всего по пяти остаткам аминокислот (Goodman et al., 1975). Аллельные варианты гемоглобина у трески различаются по одному пептиду (Rattazzi, Pik, 1965); по-видимому, в молекуле  $\alpha$ -цепи в этом случае изменена только одна аминокислота.

Сравнивая возраст таксона с числом замен аминокислот в молекуле белка, можно установить (в самых общих чертах) скорость эволюции этого белка. Одна замена аминокислоты в молекуле гемоглобина происходила в среднем каждые 5—8 млн. лет. Данные об относительном постоянстве скорости изменения первичной структуры белков (в геологическом масштабе) привели к появлению гипотезы о «молекулярных эволюционных часах» (Fitch, 1976). Постоянство скорости эволюционных изменений белков является в настоящее время одним из главных аргументов сторонников нейтральной эволюции — гипотезы о случайной фиксации в ходе эволюции неприспособительных (нейтральных) генных мутаций.

Данные, полученные при изучении гемоглобинов рыб, противоречат этой гипотезе. На ранних стадиях дивергенции рыб и назем-



ных позвоночных, происходившей примерно 500—400 млн. лет назад, эволюция гемоглобинов (Hb) шла много быстрее, чем у высших позвоночных (Goodman, 1976, 1981). Гудмэн связывает ускоренный темп накопления мутаций в молекулах Hb с необходимостью усовершенствования и разделения их функций. Позднее как у рыб, так и у других позвоночных отбор в основном лишь охранял этот белок от повреждений, т. е. играл стабилизирующую роль.

С изменчивостью темпов эволюции гемоглобинов тесно связана адаптивная природа изменений структуры гемоглобинов. На рыбах это убедительно показано Риггсом (Riggs, 1976). Он установил, что Hb хрящевых и костных рыб отличаются по степени устойчивости к мочеvine в соответствии с уровнем ее содержания в крови. Приспособительны и различия между отдельными группами костистых рыб по способности связывать и отдавать кислород при разных внешних и внутренних условиях (см. также с. 251). Только небольшая часть изменений в структуре гемоглобина могла быть нейтральной (Milkman, 1972; Fitch, Langley, 1976; Goodman, 1981, и др.).

Тяжелые цепи иммуноглобулинов расшифрованы у шести видов рыбообразных и рыб, принадлежащих к пяти таксонам — Cyclostomata, Chondrichthyes, Chondrostei, Holostei и Teleostei (Marchalonis, 1972). Степень дивергенции этих таксонов была определена на основе различий в количестве разных аминокислот в молекуле иммуноглобулина. Максимальное различие наблюдалось при сравнении миноги (Cyclostomata) и панцирной щуки (Holostei) — суммарный индекс ( $\Sigma d$ ) был равен 70.

Большое расхождение в структуре белка выявилось и при сравнении иммуноглобулинов миноги и двух представителей хрящевых рыб ( $\Sigma d = 40$  и  $46$ ). Различия между костистыми рыбами и другими таксонами оказались относительно умеренными ( $\Sigma d$  от 12 до 26). Темп эволюции иммуноглобулинов замедлился у наиболее продвинутых костистых рыб. Надо добавить, что набор иммуноглобулинов у рыб в общем значительно обеднен по сравнению с иммуноглобулинами птиц и млекопитающих: тяжелые цепи у них представлены исключительно компонентом  $IgM$ , остальные типы тяжелых цепей —  $IgG$ ,  $IgA$ ,  $IgD$  и  $IgE$  — отсутствуют. Только у двоякодышащих рыб (Dipnoi) появляется второй тип тяжелых цепей,  $IgN$ , с уменьшенным молекулярным весом (Marchalonis, 1977).

Имеются сведения о неравномерных темпах эволюции и других белков, в частности цитохрома  $C$  (Margoliash et al., 1976; Лучник, 1978, и др.) и миогенов (Romero-Herrera et al., 1982).

Гибридизация ДНК, взятой от различных видов рыб, используется главным образом для уточнения систематики рыб (см. выше) и дает лишь самое общее представление о скорости эволюции белков у рыб. При помощи гибридизации полипептидных цепочек олигомерных белков удается довольно точно установить степень родства изозимов какого-либо белка у одной особи или гомологичных изозимов у разных видов рыб. Детальные исследова-



ния такого рода были предприняты в отношении ЛДГ (Bailey, Wilson, 1968; Massaro, Markert, 1968; Whitt, 1970b; Massaro, 1972; Sensabaugh, Kaplane, 1972, и др.). Была установлена большая близость субъединиц ЛДГ-В и ЛДГ-С и значительное расхождение — вплоть до полного исчезновения способности образовывать гибридный тетрамер — субъединиц А и В. Показано сродство между субъединицами С из ретины глаз лососевых и из печени тресковых рыб (Horowitz, Whitt, 1972; Shaklee et al., 1973; Whitt et al., 1973c, 1975; Markert et al., 1975; Shaklee, Whitt, 1981).

При помощи молекулярной гибридизации удалось получить у некоторых костистых рыб гибридные изоформы димерного фермента креатинкиназы (КК), не образующиеся у гетерозигот *in vivo*. Отсутствие гетеродимеров в клетках рыб в этих случаях является следствием локальной и (или) временной изоляции синтеза двух аллельных вариантов белка, по-видимому, структурно еще очень сходных (Ferris, Whitt, 1978a). Не исключено, что два идентичных полипептида КК объединяются в димер во время трансляции белковых цепей или сразу же по ее окончании, подобно тому как это происходит на первом этапе образования молекул гемоглобина ( $\alpha_2$ ,  $\beta_2$  и др.). Гибридные изоформы КК можно получить даже для относительно далеких видов рыб. Очевидно эволюция креатинкиназы происходила не быстрее, чем эволюция других ферментов.

Сниженная способность к образованию гибридных молекул ряда ферментов (ФГИ, ЛДГ, МДГ) у одного из видов карпообразных рыб (*Gyrinocheilus aymonieri*), как и в случае КК, по-видимому, связана не с изменениями первичной структуры белка, а с эволюцией регуляторных механизмов экспрессии генов (Buth et al., 1983).

Серологические и иммуноэлектрофоретические методы широко использовались при изучении взаимоотношений между родственными видами рыб (Алтухов, 1969a; Ligny de, 1969) и при установлении степени сродства между множественными изоформами или аллозимами какого-либо белка. Для анализа степени сходства или различия между изоформами (аллозимами) особое значение имеет использование при электрофорезе специфических антител против определенных изоформ. Успехи в классификации изоформ ЛДГ, МДГ и ряда других ферментов, особенно у полиплоидных рыб, связаны с применением иммуноэлектрофореза, часто в сочетании с молекулярной гибридизацией полипептидов.

Материалы по функциональным и кинетическим особенностям изоформ и аллозимов приведены нами ранее (см. с. 252). Здесь следует только подчеркнуть, что уже на самых ранних этапах эволюционной дивергенции ферментов, при возникновении полиморфизма по аллельным вариантам одного гена, между аллозимами в большинстве случаев можно наблюдать существенные различия в кинетике и общем уровне активности. Функционально хорошо различимы и аллоформы ряда неферментативных белков, например трансферрина и гемоглобина.

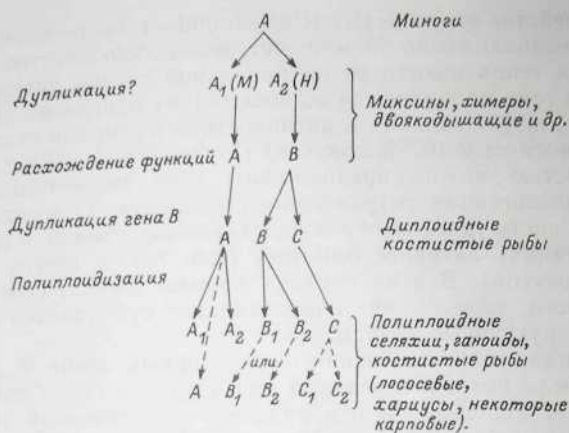


Рис. 70. Эволюция локусов ЛДГ у рыб (по: Markert et al., 1975).

Много внимания в последнее время было обращено на анализ процессов дивергенции дублицированных генов. На основе изучения локусов ЛДГ была разработана общая схема дивергентной эволюции гена (Markert et al., 1975); намечены четыре этапа такой эволюции (рис. 70).

1-й этап — появление двух одинаковых генов в результате либо последовательной (тандемной) дубликации участка хромосомы, либо анеуплоидии или полиплоидии.

2-й этап — первичная дивергенция в структуре самих дублицированных генов или в регуляции их действия, сопровождаемая появлением различий в кинетических свойствах, активности и устойчивости белков.

3-й этап — продолжение (усиление) дивергенции структурных и соответствующих регуляторных генов, появление онтогенетической, тканевой и метаболической специализации белков.

4-й этап — независимая эволюция дочерних генов (дивергентная специализация), в ходе которой наблюдается прогрессирующее расхождение в функциях белков и в механизмах регуляции активности генов.

Дубликацию с последующей дивергенцией дочерних генов авторы считают основным, если не единственным механизмом, обеспечивающим появление новых вариантов исходного белка или даже нового белка. Это положение разделяют многие другие исследователи (Ohno et al., 1968, 1969a; Engel et al., 1970; Ohno, 1970a, 1970b; Schmidtke, Engel, 1972, 1974; Allendorf, Thorgaard, 1984).

На начальных этапах дивергенции различия, по-видимому, определяются в основном эволюцией регуляторных механизмов; возникают различия по степени проявления (активации) гомологичных изоформ в разных тканях и органах.

В семействе чукучановых (Catostomidae), прошедшем через полиплоидизацию около 50 млн. лет назад, большинство дублированных генов находится на начальной стадии дивергенции — либо оба гена проявляются во всех тканях одинаково (14 % всех локусов), либо различия в активности есть, но они сходно выражены повсеместно (67 % локусов) (Ferris, Whitt, 1979). С большой уверенностью можно предположить, что здесь главную роль играет дивергенция регуляторного аппарата. Относительно небольшая часть удвоенных локусов тканеспецифична: в одних тканях (органах) активнее работает один ген, в других — другой (19 % локусов). В этих случаях процесс дивергенции, по всей вероятности, зашел значительно дальше, существенно изменены и сами структурные локусы.

Большая роль изменения регуляторных генов в эволюции белков была показана недавно при изучении сем. Centrarchidae (Philipp et al., 1980) и при сравнении по тканевой экспрессии генов двух видов голецов Чукотки (Картавец и др., 1983). Перестройкам регуляторных систем отводится сейчас важнейшая роль в эволюции высших эукариотов (Айяла, МакДональд, 1981).

Хорошей иллюстрацией дивергентной эволюции гена является эволюция локусов ЛДГ (Markert et al., 1975; Whitt et al., 1975). У первичных позвоночных организмов, предшественников рыб и наземных животных, был только один локус *Ldh* (рис. 70). У миног (Cyclostomata) и сейчас имеется лишь один локус, обозначаемый обычно *A*, хотя иммунохимически изотим *A<sub>4</sub>* миног одинаково близок изотимам *A<sub>4</sub>* и *B<sub>4</sub>* костистых рыб (Hogowitz, Whitt, 1972). Первая дупликация этого исходного гена произошла, по-видимому, еще до отделения рыб от бесчерепных, у миоксин имеются уже два локуса *Ldh*, *A* и *B*.

Обнаружение слабого добавочного изотима ЛДГ в некоторых тканях миноги позволяет предположить, что дупликация локуса *Ldh* наблюдалась на более раннем этапе эволюции позвоночных (Dell'Agata et al., 1979). Два локуса имеют также химеры, двоякодышащие, все хрящевые рыбы. У лучеперых рыб мы находим уже три локуса — *A*, *B* и *C*. Вторая дупликация — удвоение гена *B* — наблюдалась на ранних этапах эволюции лучеперых, уже у хрящевых ганоидов имеется дочерний ген *C*. Как у ганоидов, так и у примитивных костистых, в частности у угреобразных (Anguilliformes), изотим *C<sub>4</sub>* содержится, как и изотим *B<sub>4</sub>*, во многих тканях (Whitt et al., 1975). Во всех относительно «продвинутых» отрядах локус *Ldh-C* оказывается уже высоко специализированным. В большинстве случаев он работает почти исключительно в ретине глаз (Whitt et al., 1973c), но в ряде семейств (Gadidae, Cyprinidae, Characidae, Catostomidae, Cobitidae) активность гена *C*, как мы уже говорили, приурочена к печени, в глазах его заменяет ген *B*.

Последний этап эволюции локусов *Ldh* — их удвоение в результате полиплоидизации генома, произошедшей сравнительно не-



давно в ряде таксонов рыб. У лососевых (полиплоидизация более 20 млн. лет назад) дублированы гены *A* и *B*, ЛДГ кодируется у них пятью локусами — *A1*, *A2*, *B1*, *B2* и *C*. У карповых имеются гены *A*, *B1*, *B2*, *C1* и *C2*, полиплоидизация произошла у них приблизительно 50 млн. лет назад. И в том и в другом случае один из шести дочерних локусов, очевидно, в ходе дальнейшей эволюции «замолчал» — потерял активность или был полностью разрушен (рис. 70).

Следует отметить, что все дочерние гены ЛДГ у рыб сохраняют свою основную функцию — контроль над метаболизмом пирувата и лактата (Holmes, 1973; Markert et al., 1975, и др.). Процесс дивергенции локусов *Ldh* не зашел еще так далеко, как дивергенция локусов миоглобина и гемоглобина, произошедшая, очевидно, также в самом начале эволюции позвоночных (Ingram, 1963; Ohno, 1970a, и др.).

У рыб дублированы (с последующей дивергенцией дочерних локусов) многие другие гены, в частности гены малатдегидрогеназы, 6-фосфоглюконатдегидрогеназы, глицероальдегид-3-фосфатдегидрогеназы, изоцитратдегидрогеназы, креатинкиназы, аспартатаминотрансферазы и глюкозофосфатизомеразы (рис. 71) (Adhasadeh, Ritter, 1971; Avise, Kitto, 1973; Allendorf et al., 1976; Fisher, Whitt, 1978b; Fisher et al., 1980; Turner et al., 1980b; Whitt et al., 1980; Whitt, 1981). Число локусов, кодирующих один и тот же белок, у рыб нередко больше, чем у птиц и млекопитающих, не проходивших через акты полиплоидизации.

Сравнительно недавняя полиплоидизация генома у предков современных лососевых рыб не всегда сопровождалась заметной дивергенцией дочерних генов. Дублированные локусы *sMdh-1,2*, *sMdh-3,4*, *Idh-1,2*, *αGpd-1,2* и *αGpd-3,4*, *Sdh-1,2*, *Pgi-1,2*, *Aat-1,2*

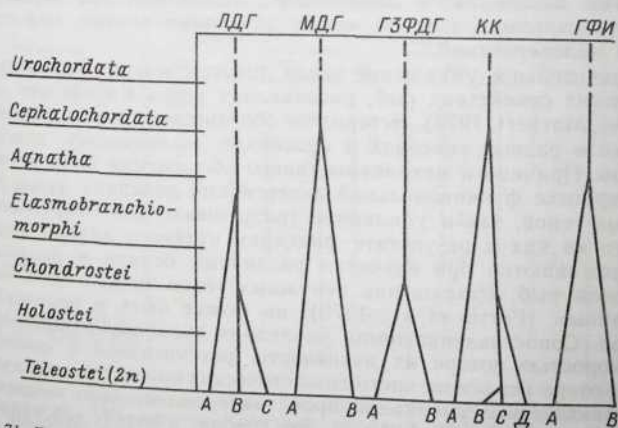


Рис. 71. Дубликация локусов некоторых ферментов у рыб (по: Fisher et al., 1980).

кодируют аллозимы с одинаковой электрофоретической подвижностью; совпадают по подвижности и их аллельные варианты. Гены наследуются дисомически, но продукты этих удвоенных генов свободно комбинируются, образуя гибридные ди- и тетрамеры (Allendorf, Utter, 1975, 1979; Wright et al., 1980; Dehring et al., 1981; Kornfield et al., 1981, 1982a; Stoneking et al., 1981b, и др.). Наличие двух локусов вместо одного способствует накоплению в популяциях нулевых аллелей; фиксация нулевого аллеля одного из двух гомологичных локусов приводит к полному выключению (потере активности или выпадению) такого локуса — процессу, который получил название «умолкания». Эволюционно-историческая динамика потери одним из дочерних генов активности прослежена на примере чукучановых рыб (Ferris, Whitt, 1979). Частота «умолкания» зависит от времени, прошедшего с момента полиплоидизации генома, и от темпа видообразования, происшедшего в данном таксоне. У примитивных (медленно эволюционировавших) чукучановых рыб сохранилось от 50 до 65 % работающих дублированных локусов, у более продвинутых — 35—45 % (Ferris, Whitt, 1977b, Buth, 1979d; Ferris et al., 1979). У карпа таких локусов 52 % (Ferris, Whitt, 1977a), у сильно специализированных вьюновых из рода *Bolia* эта доля снижена до 15—30 % (Ferris, Whitt, 1977c). Интересно, что у чукучановых рыб гены, сохранившиеся в двойной дозе, оказались значительно менее изменчивыми, чем одиночные (Ferris, Whitt, 1980). Исследовано было 19 видов, у каждого из них — 20 ферментных локусов. Высокий уровень полиморфизма, характерный для одиночных генов, компенсирует, по-видимому, потерю активности или разрушение их гомологов. Эллендорф (Allendorf, 1979) отмечает, что фиксация нулевых аллелей должна происходить усиленными темпами вскоре после дубликации, а позднее, при появлении функциональных различий между дочерними генами, она становится маловероятной.

Значительное умножение числа локусов эстераз наблюдалось во многих семействах рыб, населяющих рифы Карибского моря (Leibel, Markert, 1978). Эстеразное обогащение происходило независимо в разных таксонах и протекало, по-видимому, довольно быстро. Причина и механизмы такого обогащения пока не ясны. Как процесс функциональной дивергенции дочерних дублированных генов, так и умолкание (разрушение или повреждение) одного из них в результате фиксации нулевого аллеля хорошо прослеживаются при изучении различных белков и различных таксонов рыб. Разрушение ненужных генов может быть чисто случайным (Ferris et al., 1979), но может быть и результатом отбора. Сопоставление темпа умолкания дублированных генов со скоростью потери их активности, рассчитанной с помощью компьютера (на основе чисто стохастических процессов), показало, что фактическое умолкание происходит значительно медленнее расчетного (Bailey et al., 1978). Это говорит в пользу действия отбора, возможно, работающего против появления дефектных особей.

Интересно также, что рибосомальные гены сохраняются у древних полиплоидов в увеличенном (двойном) количестве (Engel et al., 1975; Леопольдт, Шмидтке, 1986), хотя по содержанию белка в тканях, активности ферментов, величине клеток и некоторым другим показателям полиплоидные виды приближаются к диплоидам.

Различие между диплоидами и полиплоидами (по происхождению) в надотряде Clupeomorpha по числу дублированных локусов ферментов больше, чем такое же различие в семействе карповых (табл. 44). Многие гены, однако, даже у лососевых в настоящее время не дублированы. Так, у радужной форели удвоено только примерно 50 % локусов (Allendorf et al., 1975). У полиплоидного сомика *Corydorus aeneus* это число уменьшено до 37.5 % (Dunham et al., 1980). Между диплоидными сельдевыми и тетраплоидными лососевыми рыбами, в отличие от карпообразных, сохранилось еще различие по количеству ДНК и РНК в ядре клеток, по активности ряда ферментов (ЛДГ, ФГИ, 6ФГДГ) и по теплоустойчивости реассоциированной неповторяющейся ДНК (Schmidtke, Engel, 1975, 1976; Schmidtke et al., 1975a, 1976a, 1976b, 1979). У диплоидных видов рыб дублированы многие другие гены, помимо *Ldh* и *Ck*. Это относится к генам *bPgd*, *Pgi*, *Mdh*, *Aat* и др. Иногда дивергенция дублированных локусов оказывается очень значительной; это установлено, в частности, для генов *sMdh* и *mMdh*, а также для *sAat* и *mAat*, кодирующих растворимые и митохондриальные формы ферментов. Их продукты не образуют гибридных гетерополимеров и несут очень специфические функции.

Таблица 44

Число локусов некоторых ферментов у диплоидных и тетраплоидных видов рыб

Ферменты	Clupeiformes		Cyprinidae		Cobitidae	
	2n *	4n **	2n	4n	2n	4n
ЛДГ-А, ЛДГ-В	2	4	2	3, 4	2	3, 4
sМДГ	1	2	1, 2	2, 3	2	2
mМДГ	1	2	1, 2	2	1	1
6ФГД	1	1	1	2	1	1, 2
αФД	3	3	1	2	—	—
sИДГ, mИДГ	2	4	3	4	—	—
sААТ	1, 2	2	1	1, 2	1	1
СДГ	1	2	1	1	—	—
ФГИ	1, 2	2, 3	2	3, 4	2, 3	2, 3
ТО (СОД)	—	—	—	—	1	2
КК	—	—	—	—	2	2, 3
АДГ	—	—	—	—	1	1, 2
ЛДГ-С, КДГ, ГЗФДГ,	—	—	—	—	7	7
ФГМ, АК, АЛЬД, КФ	—	—	—	—	—	—

Примечание. Сельдеобразные (Clupeiformes) и карповые (Cyprinidae) — по: Engel et al., 1975; альбиновые (Cobitidae) — по: Ferris, Whitt, 1977b. \* — Clupeidae; \*\* — Salmonidae, КДГ — ксантиндегидрогеназа, КФ — кислая фосфатаза. Обозначение остальных ферментов см. гл. 5, табл. 31.



Из работ, посвященных определению генетического сходства ( $I$ ) и расстояния ( $D$ ) между видами, упомянем здесь лишь некоторые, в которых эти показатели использованы для определения времени дивергенции таксонов рыб ( $T$ ). Наибольший интерес представляют исследования близкородственных подвидов и видов рыб, населяющих океан по разные стороны Панамского перешейка. Два вида бычков, *Bathygobius andrei* и *B. saporator*, морфологически довольно близки. Генетическое расстояние  $D$ , рассчитанное по различиям в частотах более 40 локусов, оказалось равным 0.15; соответственно  $T=2.4$  млн. лет. Два вида из рода *Abudefduf* (сем. Pomacentridae) морфологически почти не различаются; вместе с тем в этом случае  $D=0.32$ ,  $T=5.2$  млн. лет (Gogman et al., 1976; Gogman, Kim, 1977). По геологическим данным, Панамский перешеек образовался 2—5 млн. лет назад; обе величины  $T$  укладываются в этот промежуток времени. В последующей работе группы Гормана (Vawter et al., 1980) было добавлено еще восемь пар атлантических и тихоокеанских видов и подвидов рыб, разделенных перешейком. Сравнение подвидов дало значения  $T$  от 2.1 до 5.9, сравнение видов — от 2.3 до 5.2 млн. лет. Эти величины соответствуют геологическому времени дивергенции.

Во всех трех работах коэффициент  $c$  в формуле  $T=cD$  был принят равным 16 (точнее 16.3). Этот показатель, по-видимому, завышен (Ней, 1981), более реальным считается сейчас значение  $c$ , равное 5. Пересчет величин  $T$ , приведенных в цитируемых работах, дает значительно меньший «возраст» дивергенции — от 0.6 до 1.7 млн. лет.

Точность «молекулярных часов» оказывается в этом случае, как мы видим, невысокой, ошибки в расчетах весьма велики.

Недавно было показано, что у двух пар видов костистых рыб, населяющих восточное и западное побережья Панамского перешейка, гомологичные изозимы ЛДГ характеризуются разной холодоустойчивостью и эти различия соответствуют особенностям экологии сравниваемых форм (Graves et al., 1983). Таким образом, даже если бы «молекулярные часы» работали безупречно и накопление различий в белках зависело бы только от времени дивергенции, фиксируемые мутации не нейтральны. Проблема «молекулярных часов» пока еще далека от разрешения.

---

Эволюция генов и соответствующих белков у рыб, как и у других организмов, проходила в общем очень медленно. За сотни миллионов лет в белках было замещено лишь небольшое число аминокислотных остатков — в среднем по 30—40 в каждом белке. Истинная скорость эволюции белков должна быть несколько более высокой (Goodman, 1976), но это не меняет общей картины. Наблюдения, сделанные на рыбах, убедительно свидетельствуют в пользу приспособительного характера большинства эволюцион-

ных изменений белков. Фиксация нейтральных мутаций, если она и происходила, могла затрагивать лишь небольшую часть фиксируемых в ходе эволюции мутантных изменений белков.

### БИОХИМИЧЕСКАЯ ГЕНЕТИКА И ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ВИДА У РЫБ

Почти каждый вид животных и растений подразделяется на большее или меньшее число полностью или частично изолированных популяций — географических подвидов (рас) и более мелких групп. Только в пределах этих групп теоретически может наблюдаться панмиксия — свободное скрещивание всех особей. В действительности же даже в очень небольших популяциях панмиксия не бывает полной: ее ограничивают многие факторы, и в первую очередь изоляция расстоянием; близко находящиеся друг к другу индивиды имеют большую вероятность скрещивания.

У рыб подразделенность видов выражена сильно, но в очень различной степени у разных форм. До недавнего времени популяционную структуру вида изучали главным образом при помощи количественных морфологических признаков (число позвонков, число лучей в плавниках, число жаберных тычинок, экстерьерные индексы и др.). В ряде случаев удалось получить довольно ясную картину внутривидовой изменчивости. При изучении бельдюги *Zoarces viviparus* задача была облегчена возможностью постановки экспериментов, подтверждающих наследственную природу обнаруженных различий по количественным признакам. При работе с сазаном *Cyprinus carpio* благоприятным фактором являлась легкость его культивирования и постановки проверочных генетических опытов. При работе с другими видами, в частности с треской *Gadus morhua* и сельдью *Clupea harengus*, экспериментальная систематика не могла быть использована из-за чисто методических трудностей, и это сделало задачу анализа популяционной структуры фактически неразрешимой. Многочисленные исследования рас сельдей, географических групп трески, воблы *Rutilus rutilus* и многих других промысловых рыб оказались малопродуктивными, выводы авторов оставались спорными и малоубедительными.

Применение методов биохимической генетики ознаменовало начало нового, плодотворного этапа в популяционных исследованиях рыб. Эти исследования проводятся с целью решения нескольких задач, из которых важнейшими являются: 1) установление особенностей подразделения вида на популяции (типа популяционной структуры); 2) анализ генетических различий между популяциями и их адаптивной природы; 3) определение границ между соседними популяциями и степени их изоляции; 4) изучение эволюционных процессов, протекающих в популяциях; 5) анализ влияния деятельности человека (промыслового лова, охранных мероприятий, искусственного воспроизводства, пересадок рыб из

других водоемов) на популяционную структуру и численность вида; б) разработка рациональных путей воспроизводства и охраны запасов важнейших промысловых рыб.

Решению этих задач способствует многочисленность популяций большинства видов рыб, легкость сбора материалов, возможность постановки скрещиваний и культивирования молоди рыб, пойкилотермность рыб, наконец, обитание рыб, принадлежащих к одному виду, во многих, нередко очень контрастных средах (Allendorf, Utter, 1979).

Прежде чем перейти к результатам исследований популяций рыб, отметим некоторые общие принципы проведения таких исследований.

Основным методом анализа генетической структуры популяций рыб является в настоящее время подсчет численностей различных фенотипов (по группам крови и белкам) в исследуемой выборке из популяции и — после создания рабочей гипотезы наследования — проверка справедливости этой гипотезы по формулам Харди—Вейнберга (Рокицкий, 1974; Li, 1976; Животовский, 1983, 1984). Эти формулы отражают равновесное состояние популяции; напомним, что при наличии двух аллелей формула равновесия генотипов имеет вид

$$p^2(AA) + 2pq(AB) + q^2(BB) = 1,$$

где  $p$  и  $q$  — частоты аллелей  $A$  и  $B$ ;  $AA$ ,  $AB$  и  $BB$  — генотипы трех классов особей.

При хорошем соответствии фактических и теоретически рассчитанных (по уравнению) частот фенотипов делается вывод, что популяция находится в равновесии; гипотеза наследования признается удовлетворительной. Окончательная ее проверка возможна, однако лишь после постановки скрещиваний, т. е. проведения гибридологического анализа. Скрещивания позволяют точно идентифицировать локусы и отбросить ненаследуемые модификации белков, в том числе нередкие конформационные изменения.

Следующим этапом является сравнение разных популяций одного вида по частотам групп крови и белковых локусов, определение границ популяций и выявление клин по частотам отдельных генов; часто исследователи популяций ищут связи между частотами аллелей и теми или иными факторами окружающей среды.

Необходимо отметить некоторые осложнения, связанные с применением формулы Харди—Вейнберга.

1. Смешение неоднородных группировок рыб (субпопуляций и разных возрастных групп), различающихся по частотам, приводит к «эффекту Валунда» (Wahlund, 1928) — увеличению числа гомозигот и соответственно уменьшению числа гетерозигот. В смешанной популяции мы имеем следующие частоты генотипов (при двухаллельной системе):

$$\begin{aligned}r_{AA} &= p^2 + \sigma_a^2; \\r_{AB} &= 2pq - 2\sigma_{a_i}^2; \\r_{BB} &= q^2 + \sigma_b^2.\end{aligned}$$



где  $p$  и  $q$  — частоты аллелей  $A$  и  $B$  в смешанной популяции;  $q_i$  — частоты аллеля  $q$  в каждой субпопуляции (Li, 1976).

Дефицит гетерозигот часто наблюдается при изучении популяций рыб, так как мы редко встречаемся с чисто панмиксными группировками. Даже при единстве популяции, но различиях в частотах генов между разными возрастными группами число гетерозигот может оказаться меньше ожидаемого.

2. Инбридинг является вторым существенным фактором, вызывающим отклонения частот от равновесного состояния в сторону снижения количества гетерозигот в выборке. В общем виде при коэффициенте инбридинга, равном  $F$ ,<sup>6</sup> частоты генотипов  $AA$ ,  $AB$  и  $BB$  в равновесной популяции равны

$$\begin{aligned}r_{AA} &= p^2 + Fpq; \\r_{AB} &= 2pq - 2Fpq; \\r_{BB} &= q^2 + Fpq.\end{aligned}$$

Если инбридинг невелик (например,  $F=0.01$ ), то увеличение числа гомозигот незначительно, при  $p=q=0.5$  оно составит всего 1% и будет почти незаметным при анализе небольших выборок из природных популяций. Как известно, коэффициент инбридинга зависит от величины популяции

$$\Delta F = \frac{1}{2N_e},$$

где  $\Delta F$  — увеличение инбридинга за поколение;  $N_e$  — эффективная величина (размножающаяся часть) популяции (Falconer, 1960).<sup>7</sup>

Отсюда следует, что даже при  $N_e=50$  коэффициент инбридинга прирастает всего на 0.01 за поколение и мало отражается на соотношении генотипов. При малом числе производителей (например, при  $N_e=10$ ) отклонения будут более значительными. У рыб в большинстве случаев популяции многочисленны,  $N_e$  составляет тысячи и даже десятки тысяч особей. Примером относительно небольших популяций могут служить субпопуляции некоторых проходных лососевых рыб, строго приуроченные к «своим» нерестилищам благодаря инстинкту дома (homing). Если, однако, между этими субпопуляциями возможен обмен особями (миграция), эффект инбридинга резко снижается и с ним можно почти не считаться.

3. Ассортативное скрещивание, т. е. преимущественное скрещивание особей со сходными генотипами или, наоборот, с различными генотипами, приводит в первом случае к уменьшению числа гетерозигот, во втором — к их увеличению. Ассортативное скрещивание по биохимическим аллелям у рыб, по-видимому,

<sup>6</sup> Коэффициент инбридинга  $F$  может принимать значения от нуля до единицы и показывает, какая часть генов в данной группе особей перешла в результате родственного скрещивания в гомозиготное состояние. Методы вычисления коэффициента инбридинга приведены в ряде руководств (Falconer, 1960; Li, 1976, и др.).

<sup>7</sup> Эффективная величина популяции определяется соотношением числа самок и самцов, принимающих участие в размножении (нересте), по формуле

$$N_e = \frac{4N_{\sigma\sigma}N_{\delta\delta}}{N_{\sigma\sigma} + N_{\delta\delta}}.$$

встречается редко, если не говорить о генах, тесно сцепленных с непарной половой хромосомой (Li, 1976). Возможно, однако, что при подборе пар на нерест по размерам, наблюдаемом, в частности, у нерки *Oncorhynchus nerka* (Коновалов, 19806), происходит и подбор сходных генотипов по белковым локусам. При больших различиях между возрастными или размерными группами по частотам аллелей это может привести к снижению гетерозиготности.

4. Постоянным и очень важным фактором, нарушающим генетическое равновесие в популяциях, является отбор. Приняв количество гетерозигот в выборке равным  $2B$  и частоты аллелей (при двухаллельной системе) равными  $p$  и  $q$ , отношение  $B/pq$  можно принять за «показатель непанмиктичности» (Никоро, 1976)

$$Y = \frac{B}{pq}$$

В случаях отбора против одной или обеих гомозигот, а также против одной из гомозигот и гетерозигот (при небольшом коэффициенте отбора),  $Y > 1$ , т. е. будет наблюдаться избыток гетерозигот. Так, если выживаемость трех генотипов равна 100% (AA), 90% (AB) и 60% (BB), то при исходных частотах аллелей  $p=0.2$  и  $q=0.8$  мы будем иметь следующие частоты генотипов и аллелей.

	AA	AB	BB	p	q
До отбора (равновесие) . . . . .	0.040	0.320	0.640	0.2	0.8
После отбора, фактические . . . . .	0.056	0.405	0.539	0.23	0.77
После отбора, ожидаемые . . . . .	0.053	0.354	0.593	0.23	0.77
Различие . . . . .	+0.003	+0.051	-0.054	—	—

При отборе против гетерозигот ( $Y < 1$ ) их, естественно, не будет хватать (Никоро, 1976). Равновесие восстанавливается лишь в следующем поколении. Отсюда можно сделать два важных вывода: 1) избыток гетерозигот не обязательно говорит об их отборном преимуществе (моногомном гетерозисе), он может наблюдаться при отрицательном ассортативном скрещивании и, чаще, при отборе против одного из аллелей; 2) недостаток гетерозигот может быть результатом смешения популяций, инбридинга, положительного ассортативного скрещивания или, наконец, отбора против гетерозигот.

Поскольку коэффициенты отбора в природе обычно невысоки, отклонения от равновесия, вызванные отбором, часто остаются незамеченными. Заключение о наличии отбора в пользу того или другого аллеля, а также о моногомном гетерозисе нельзя делать на основе анализа соотношения генотипов, для этой цели пригодны либо сравнение возрастных групп в одной и той же популяции (лучше в одной генерации), либо постановка прямых опытов по отбору.

За прошедшие годы накоплены обширные материалы по популяционной генетике различных морских, анадромных и пресновод-

ных рыб. Обзоры проведенных работ можно найти в ряде сводок (Ligny de, 1969; Алтухов, 1974, 1983; Utter et al., 1975; Allendorf, Utter, 1979; Ferguson, 1980). Остановимся здесь только на некоторых наиболее интересных исследованиях.

Большинство видов рыб подразделены на подвиды (расы), популяции и полуизолированные субпопуляции. Крупные географические группировки внутри вида — подвиды делятся на локальные расы (локальные стада — по: Алтухов, 1973, 1974; изоляты — по: Коновалов, 1980а). Эти расы или стада образуют, согласно Ю. П. Алтухову и Ю. Г. Рычкову (1970), генетически относительно стабильные популяционные системы. Суммарные частоты генов в таких стадах долгое время могут оставаться почти неизменными, устойчивыми. Внутри каждой расы можно обнаружить субпопуляции (субизоляты), более или менее изолированные друг от друга, отличающиеся по частотам аллелей одного или нескольких локусов, изменчивые по своей генетической структуре. Изменчивость популяций (во времени) связана со сравнительно небольшой численностью таких «элементарных» (точнее, менделевских) популяций и обусловлена совокупным действием четырех основных эволюционных факторов — мутаций, случайного дрейфа генов (изменения частот по чисто случайным причинам вследствие колебаний численности нерестового стада и малой величины  $N_e$ ), миграций (смешения рыб из разных субпопуляций) и отбора (преимущественного выживания особей, приспособленных к местным условиям). Иерархия внутривидовых групп может быть и более сложной, с тремя и даже четырьмя уровнями подразделенности, с появлением сезонных рас, карликовых форм и т. д.

Принцип иерархической подразделенности видов и относительной стабильности крупных единиц (рас, подвидов) высшего порядка (Алтухов, Рычков, 1970) был распространен на все виды рыб и на других животных (Алтухов, 1973, 1974, 1981 и др.). Как отмечают некоторые исследователи (Аронштам и др., 1977), с этим принципом в целом можно согласиться. Следует, однако, отметить, что стабильность системы высшего порядка сохраняется только при стабильности условий жизни в ареале, занятом этой системой (расой и т. д.). Закономерное, направленное изменение среды приводит к направленному, иногда очень существенному сдвигу частот генов. Мы уже отмечали такие сдвиги, когда приводили примеры изменения частот генов у рыб, обитающих в водоемах, находящихся под воздействием теплых вод электростанций. Сдвиги в частотах несомненно происходят в природе и без участия человека, но происходят они медленно и обнаружить их поэтому трудно.

Много работ, выполненных на самых различных видах рыб, посвящено выявлению генетических различий между популяциями. Они особенно четко проявляются при наличии разрыва между популяциями, обусловленного естественными барьерами или экологическим разобщением форм. Так, атлантические лососи (*Salmo salar*) европейского и американского побережий Атланти-



ческого океана различаются по частотам ряда генов (Nyman, Pippi, 1972); такие же различия найдены у камбал *Hippoglossoides platessoides* (Naevdal, Bakken, 1974). Новозеландская рыба *Genypterus blacoides* (Genypteridae) образует у берегов Новой Зеландии две популяции, разделенные подводным барьером; по генам *Gpi* и *Pgm* между ними имеются четкие различия (Smith, 1979b).

В Японии ареал распространения медаки *Oryzias latipes* занят комплексом многочисленных, более или менее изолированных популяций с характерными для каждой из них частотами генов. Можно выделить две главные группы популяций — северную и южную, различающиеся по фиксированным в них аллелям локусов *Adh*, *Pgm*, *Ldh* и др. (Sakaizumi et al., 1983). Крупные расы (стада) проходных рыб, в частности лососевых, приуроченные во время нереста к отдельным озерам, как правило, имеют разные частоты аллелей многих генов (Utter et al., 1973a, 1973b; Алтухов, 1974; Кирпичников, Иванова, 1977, и др.). Имеются достоверные различия по частотам аллелей локуса *Ldh-B1* между сезонными расами нерки (Алтухов и др., 1975; наши расчисления), смешение их, по-видимому, очень ограничено.

Во многих случаях, когда естественных границ между популяциями нет, генетические различия приобретают клинальный характер (см. с. 256). Клинальная изменчивость часто связана с градиентами условий среды и, по-видимому, приспособительна.

Определение (по различиям в частотах генов) границ между популяциями и установление степени их изоляции сопряжены с серьезными трудностями. Из работ этого направления отметим лишь немногие. Исследования групп крови и ряда ферментов (эстераз) у тихоокеанского тунца-скипджека *Katsuwonus pelamis* показали, что граница между западной и восточной популяциями (или системами популяций) неустойчива и сдвигается периодически с запада на восток и обратно (Fujino, 1976, 1978). Можно предположить, что такие же непостоянные границы существуют и между популяциями других мигрирующих на большие расстояния рыб, в частности других тунцов Тихого и Атлантического океанов. Озерная форель *Salmo trutta* в одном из скандинавских озер образует две симпатрические популяции, различающиеся по аллелям локуса *Ldh* (Allendorf et al., 1976; Ryman et al., 1979). Отсутствие в озере гетерозигот по этим аллелям служит доказательством изоляции этих популяций. По этому же ферменту (по локусу *Ldh-4*) прибрежные анадромные и внутренние жилые популяции стальноголового лосося *S. gairdneri* также различаются достаточно четко и, по-видимому, не перемешиваются (Utter, Allendorf, 1978).

Происхождению межпопуляционных различий посвящен ряд работ. Отметим интересное исследование канадского сига *Coregonus clupeaformis* (Franzin, Clayton, 1977); по частотам аллелей локусов *aGpdh* и *Ldh* были выделены две главные группы популяций этого сига. Западная группа занимает озера поблизости от

Тихого океана, центральная обитает в озерах центрального плато Канады, до границы между провинциями Манитоба и Онтарио. На основании распределения частот аллелей высказано предположение о заселении Канады сига́ми в послеледниковое время из двух убежищ — миссисипского (в основном) и беринговского, отличающихся друг от друга по генетической структуре сохранившихся там популяций сига́в.

Эволюционные процессы, происходящие в популяциях рыб, пока почти не подвергались анализу. Интересной попыткой такого рода является исследование популяций нерки озера Азабачье на Камчатке (Алтухов и др., 1975; Алтухов, 1981; Алтухов и др., 1983; Новосельская, 1983). В этом исследовании рассматривается совокупное действие трех основных микроэволюционных факторов, определяющих генетическую структуру популяций, — дрейфа генов, отбора и миграций (мутационный процесс не принимается во внимание). Была использована формула Райта (Wright, 1951), предложенная для «островной» модели популяционной структуры:

$$\Phi(q) = C \bar{W}^{2N} q^{4Nm q - 1} p^{4Nmp - 1},$$

где  $q$  и  $p$  — частоты аллелей полиморфного локуса,  $C$  — коэффициент пропорциональности,  $\bar{W}$  — средняя приспособленность популяции по данному локусу,  $N$  — численность популяции,  $m$  — индекс миграции (обмена с соседними популяциями). Подставляя в эту формулу значения  $\bar{W}$ ,  $m$ ,  $p$ ,  $q$  и  $N$ , найденные эмпирически, Ю. П. Алтухов с соавторами (1975) пришел к заключению, что по гену *Pgm* полиморфизм популяций нерки обусловлен действием всех трех факторов (отбора, дрейфа генов и миграции), а по гену *Ldh-B1* — в основном только дрейфа и миграций. Позднее было показано, что отбор влияет, хотя и в более слабой степени, и на частоты аллелей локуса *Ldh-B1* (Новосельская, 1983).

Формула Райта предполагает наличие отбора только в одной его форме — отбора в пользу гетерозигот. Учитывая, что по локусу *Ldh-B1* следует считать более вероятной сменную адаптацию аллелей, т. е. отбор, меняющий свое направление на разных этапах жизни особей, можно предполагать, что роль отбора в поддержании полиморфизма у нерки по локусу *Ldh-B1* также достаточно велика. Этот вид отбора не учитывается в формуле Райта.

Очень спорной является гипотеза Ю. П. Алтухова (Алтухов, 1969б, 1982; Алтухов, Рычков, 1972; Алтухов, Дуброва, 1981) о наличии у рыб двух типов локусов — мономорфных и полиморфных. Эволюция идет главным образом за счет быстрой перестройки ранее мономорфных локусов, полиморфные гены, согласно этой гипотезе, влияют лишь на второстепенные признаки, не имеющие большого приспособительного значения. Эта гипотеза подвергалась справедливой критике (Мина, 1978), ей противоречат многие данные, собранные по биохимической генетике рыб и

других животных (включая человека), растений и микроорганизмов.

Данных о влиянии деятельности человека на генетическую структуру популяций рыб, к сожалению, пока почти нет. Можно упомянуть лишь о большом генетическом обеднении стада карпа *Cyprinus carpio*, разводимого в прудовых хозяйствах СССР (Паавер, 1980). У кеты *Oncorhynchus keta* мальки, являющиеся продукцией рыбозаводов, менее гетерозиготны по локусу *Ldh-A2*, чем рыбы, происходящие от естественного нереста (Рябова-Сачко, 1977б).

Хорошими примерами закономерных сдвигов частот ряда генов являются уже упоминавшиеся нами быстрые изменения частот в популяциях, подвергающихся воздействию теплых сбросных вод электростанций (Nyman, 1975; Feder et al., 1984, и др.).

Рассмотрим теперь вкратце основные типы внутривидовой структуры, характерные для рыб (см. также: Allendorf, Utter, 1979).

**Тип бельдюги (*Zoarces viviparus*).** Малая подвижность особей при наличии обширного ареала, занятого видом, приводит к его разделению на множество локальных, репродуктивно изолированных групп, приспособленных к жизни на сравнительно небольшой акватории и мало смешивающихся друг с другом. Между этими группами имеются различия по ряду морфологических признаков и, параллельно, по белковым локусам и группам крови. У бельдюги найдены различия по локусам эстеразы, фосфоглюкомутазы и гемоглобина (Hjorth, 1971; Christiansen, Simonsen, 1978, и др.). Установлена клинальная изменчивость по локусам *Est-III* и *Hb* (см. обзор: Christiansen, 1977).

Характерной чертой внутривидовой структуры такого типа является чрезвычайно дробная дифференциация вида, часто без четких географических барьеров, но с наличием «изоляции расстоянием». Благодаря надежной изоляции возникает большое число локальных групп со своими частотами генов и специфическими морфофизиологическими адаптациями, легко возникает и клинальная изменчивость как по морфологическим количественным признакам, так и по белковым локусам, нередко даже в пределах небольшого водоема, например морского залива с градиентом солености и температуры.

**Тип сазана (*Cyprinus carpio*).** Расчленение вида в случае полупроходных (сазан) и чисто озерных и речных рыб (лещ и др.) имеет в общем сходный характер. Пресноводные рыбы из разных озер и разных речных систем изолированы друг от друга непронходимыми географическими барьерами — главным образом наличием суши и соленостью морских вод. Детальные генетические исследования проведены с малым чукучаном *Catostomus clarki* (Koehn, 1968, 1969а), гребенчатой собачкой *Anoplarchus purpurascens* (Johnson M., 1971), сигом *Coregonus clupeaformis* (Franzén, Clayton, 1977; Ihssen et al., 1981), большеротым черным окуном *Micropterus salmoides* (Philipp et al., 1981) и солнечной рыбой



рых — летняя и осенняя; у атлантического лосося и у осетровых рыб — озимая и яровая). Рыбы этих рас в разное время входят в пресные воды и в разное время нерестуют. Наконец, каждая из рас одного водоема представлена несколькими небольшими, также репродуктивно более или менее изолированными субпопуляциями.

Популяции лососевых рыб сильно дифференцированы как по генам групп крови (Ridgway et al., 1958; Ridgway, Utter, 1963, 1964; Ridgway, Klontz, 1961, и др.), так и по белковым локусам (лит. см. по: Алтухов, 1974; Allendorf, Utter, 1979; Utter et al., 1980b). Приведем несколько примеров.

Между локальными популяциями атлантического лосося *Salmo salar* имеются существенные генетические различия по нескольким локусам, особенно значительные при сравнении европейского и американского подвидов (Nyman, Pippy, 1972; Allendorf, Utter, 1979). Лососи весеннего и осеннего нерестового хода достоверно отличаются по частотам аллелей локусов *Idh* и *Me* (Слынько и др., 1980).

Большая межпопуляционная генетическая дивергенция характерна для кумжи *Salmo trutta* и ручьевой палии *Salvelinus fontinalis* (Ferguson, Fleming, 1983; Guyomard et al., 1984).

Генетические различия обнаружены и при сравнении локальных групп стальноголового лосося *Salmo gairdneri* (Allendorf, Utter, 1975, 1979; Utter, Allendorf, 1978).

У горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* найдены стойкие различия по генным частотам между рыбами, нерестующими в четные и нечетные годы (табл. 45). «Четная» и «нечетная» генерации у горбуши полностью репродуктивно изолированы благодаря наличию строго двухлетнего цикла жизни и созревания. После первого нереста все производители погибают. Вместе с тем строгая изоляция локальных группировок в настоящее время оспаривается (Глубоковский, Животовский, 1986).

Большие различия по частотам аллелей нескольких полиморфных локусов выявлены при детальном исследовании локальных стад и сезонных рас кеты *O. keta* Сахалина и Охотоморского побережья (Алтухов и др., 1972, 1980; Алтухов, 1974; Бачевская, 1983, и др.).

Таблица 45

Частоты генов в «четных» и «нечетных» популяциях горбуши (по: Aspinwall, 1974b; Салменкова и др., 1981)

Локус	Число суб-популяций	Частоты преобладающего аллеля ( $\bar{x}$ )	
		«четная» популяция	«нечетная» популяция
<i>Mdh A</i>	3—4	0.992—1.000	0.927—0.974
<i>Mdh B</i>	3—4	0.910—0.963	0.717—0.865
<i>aGpd</i>	3—4	0.807—0.928	0.889—0.966
<i>Pgm</i>	2—3	0.998—0.999	0.943—0.944
<i>bPgd</i>	2—3	0.806—0.826	0.892—0.902

Много работ посвящено нерке *O. nerka*. У этого вида отличаются друг от друга как различные речные и озерные стада, так и субпопуляции внутри стада, сезонные расы и даже возрастные и половые группы в каждой субпопуляции (Алтухов и др., 1975; Черненко и др., 1980; Grant et al., 1980; Кирпичников, Муске, 1981; Мацак, 1983а, 1983б; Муске, 1983; Варнавская, 1984).

Каждая генерация нерки, приходящей на нерест в озеро Дальнее (Камчатка), отличается своей специфической частотой аллелей гена *Ldh-B1* (рис. 72). Аллели этого локуса имеют разную приспособительную ценность (см. с. 253), при этом отбор действует, по-видимому, на личиночных стадиях развития (Кирпичников, 1977). Можно предположить, что генетические различия между генерациями по частоте аллелей локуса *Ldh-B1* адаптивны.

Обмен между генерациями нерки довольно велик и составляет более 20 % (Крогнус, 1975, 1978). Тем более удивительно обнаружение устойчивых генетических различий между генерациями. Обмен особей между локальными (соседними) субпопуляциями, а вероятно, и между сезонными расами значительно слабее и не превышает по ряду наблюдений 2—3 % (Hartman, Raleigh, 1964; Ильин и др., 1983). Такой обмен, очевидно, не может служить серьезным препятствием для генетической дифференциации популяций. Пресноводный окунь *Roccus chrysops* (Serranidae), обладающий также инстинктом дома, образует в пределах озера субпопуляции, различающиеся по спектру сывороточных белков (Wright, Hasler, 1967).

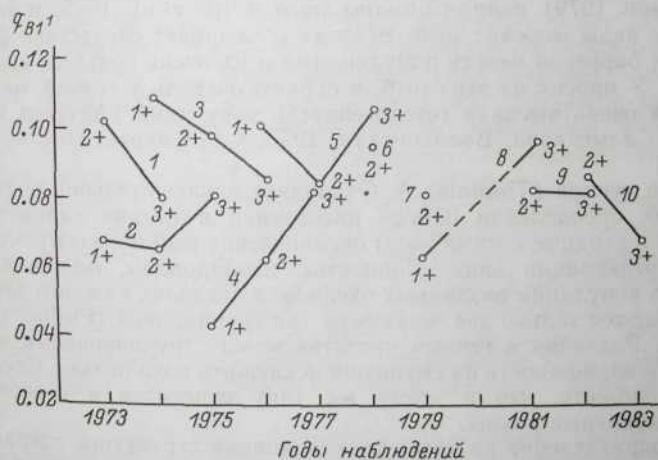


Рис. 72. Частоты аллеля *Ldh-B1*<sup>1</sup> у поклатной молодежи нерки (*Oncorhynchus nerka*) озера Дальнего (Камчатка) в последовательных генерациях (по: Кирпичников, Иванова, 1977; Кирпичников, Муске, 1981, с добавлениями).

Поколения: 1 — 1970 г., 2 — 1971 г., 3 — 1972 г., 4 — 1973 г., 5 — 1974 г., 6 — 1975 г., 7 — 1976 г., 8 — 1977 г., 9 — 1978 г., 10 — 1979 г., 1+, 2+, 3+ — возрастные группы рыб.

**Тип сельди (*Clupea harengus*).** Многолетние исследования морфологических признаков рас сельдей не дали ясной картины внутривидовой структуры этого весьма многочисленного вида морских рыб. Удалось выделить только подвиды (атлантический, балтийский, беломорский, тихоокеанский), а в пределах подвидов наметить экологические группировки — океаническую и береговую сельдь, а также популяции сельдей с разновременным нерестом. Не внесли большой ясности и генетические исследования (групп крови, белков сыворотки, ферментов). В случае сельди можно говорить с определенностью лишь о наличии крупных географических и экологических групп (Богданов и др. 1979; Зенкин, 1979). Внутри таких группировок имеются субпопуляции (обычно также очень многочисленные), но смещение этих субпопуляций, очевидно, достигает значительной величины. По лучше других изученным системам эстераз (три локуса) и по А-системе групп крови (один локус) удалось все же внутри каждой из трех больших географических групп атлантической сельди (Северо-Западная Атлантика, Северное море, Балтийское море) выделить по 3—4 более или менее репродуктивно изолированные субпопуляции и установить наличие параллельных клин во всех трех районах (Трувеллер, 1978; Зенкин, 1979).

Сходную во многом структуру вида имеют, по-видимому, шэд *Alosa sapidissima* (Leary et al., 1983b), шпрот *Sprattus sprattus* (Апс, Таннер, 1979; Велдре, Велдре, 1979), треска *Gadus morhua* (Møller, 1966, 1969 и др.; Ligny de, 1969; Cross, Payne, 1978; Jamieson, Turner, 1978), хек *Merluccius merluccius* (Mangaly, Jamieson, 1979), сайра *Cololabis saira* (Utter et al., 1975) и многие другие виды морских рыб. Всех их объединяет отсутствие физических барьеров между популяциями и их очень большая численность. У многих из этих рыб, в первую очередь у сельди, наблюдается очень высокая гетерогенность популяций (Алтухов и др. 1972; Салменкова, Волохонская, 1973; Салменкова, Омельченко, 1978).

**Тип тунцов (Thunnidae).** Отличаясь исключительной подвижностью, преодолевая иногда расстояния в тысячи километров, тунцы и сходные с ними виды океанических рыб образуют особый тип организации вида. Полностью изолированы, по-видимому, только популяции различных океанов, в пределах каждого океана намечаются только две, максимум три группировки (Fujiro, 1970, 1976). Различия в генных частотах между группировками невелики, и возможность их смешения исключить пока нельзя. Следует предположить, что к этому же типу относятся и совсем не исследованные акулы.

Подразделение на типы популяционной структуры, сделанное нами, носит, конечно, предварительный характер и не охватывает все варианты, встречающиеся у рыб. Сейчас мы можем только утверждать, что дифференциация рыб на подвиды, расы, стада и популяции бывает очень различной. За исключением таких подвижных рыб, как сельди, тунцы, акулы и некоторые другие,



у большинства видов популяции генетически четко дифференцированы, и обычно это связано с их репродуктивной изоляцией.

Мы предполагаем, что основной причиной генетической дифференциации популяций рыб является отбор; дрейф генов, миграции и другие факторы имеют подчиненное значение. Дрейф генов, основанный на колебаниях численности популяций, может играть существенную роль только в случае очень малой численности размножающейся части популяции. Некоторые популяции рыб несомненно проходили через «горлышко бутылки» — снижение величины  $N_e$  до 50 и менее особей, но неполная изоляция популяций способствовала затем их смешению и ликвидации последствий дрейфа. Генетические различия между популяциями у рыб имеют, на наш взгляд, несомненно адаптивную природу.

### ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫЙ ХАРАКТЕР БИОХИМИЧЕСКОГО ПОЛИМОРФИЗМА

Согласно нейтралистской теории эволюции, изменения белков совершаются путем замены (без отбора или при его второстепенном участии) одних аллелей другими в результате взаимодействия мутационного процесса и случайных колебаний частот аллелей (дрейфа генов). Эта гипотеза, защищаемая Кимурой и другими исследователями (Kimura, 1968a, 1968b, 1977, 1983; Kimura, Ohta, 1969, 1974; Nei et al., 1978, и др.), неоднократно подвергалась критике (Richmond, 1970; Кирпичников, 1972б, 1974б, 1981; Lewontin, 1974; Ayala, 1975, 1976; Nevo et al., 1984, и др.), и здесь мы ее рассматривать не будем. Остановимся только на одном вопросе. Краеугольным камнем нейтралистской гипотезы является допущение нейтрального или почти нейтрального характера биохимического полиморфизма. Только в этом случае фиксация аллелей может быть случайной; если аллели не нейтральны и имеют разную отборную ценность, отбор будет действовать гораздо быстрее случайных (стохастических) процессов.

Данные по полиморфизму рыб говорят о различной племенной ценности аллелей. Так, между изозимами и между аллозимами многих ферментов (как и между изоформами и аллоформами неферментативных белков) имеются большие и четкие функциональные различия, выражающиеся в разной активности и устойчивости множественных форм белков, в разном сродстве их к субстратам и в других особенностях. Эти различия коррелированы с условиями, в которых работает данный вариант полиморфного белка.

У многих видов рыб наблюдается клинальная (чаще всего широтная) изменчивость частот аллелей, трудно объяснимая с позиций вторичного смешения двух форм с разными частотами генов (интродукция) или распространения новой мутантной формы. В ряде случаев установлена прямая связь между направлением клины, условиями среды и теплоустойчивостью аллозимов фермента: к северу увеличивается концентрация аллеля, кодирую-

щего «северный» аллозим со сниженным температурным оптимумом активности.

Выявлено несколько случаев моногенного гетерозиса по белковым локусам. Преимущество гетерозигот является прямым доказательством селективной природы полиморфизма, каков бы ни был механизм гетерозиса.

Сравнение по частотам аллелей различных возрастных групп рыб в одной популяции позволило обнаружить различия, которые могут быть объяснены только действием естественного отбора. Найдены сезонные изменения в концентрации аллелей (точнее, в количестве гетерозигот), обусловленные, очевидно, отбором, меняющим свое направление в течение года. Установлена связь гетерозиготности с уровнем изменчивости средовых факторов и с изменчивостью морфологических признаков (Johnson, Mickevich, 1977; Leary et al., 1983a; Nevo et al., 1984). При применении экстремальных воздействий (высокая температура, дефицит кислорода) частоты аллелей меняются — разные генотипы имеют разную жизнеспособность.

У большинства видов рыб есть полиморфные локусы с аллелями, частоты которых различны в разных популяциях (клинальная изменчивость, подвидовые и расовые особенности и т. д.), и есть локусы с частотами аллелей, сходными на всем протяжении ареала. Это явление можно легко объяснить с селективных позиций, но очень трудно понять, если придерживаться нейтральной гипотезы (Эфроимсон, 1971). Взаимоотношения между биохимической изменчивостью и средой в природе очень сложны. В этом легко убедиться на примере хорошо изученных полиморфных белковых систем, таких как ЛДГ и гемоглобина. Вариация в этих белках может быть связана с изменчивостью многих средовых факторов — температуры воды, содержания кислорода, рН, солёности и других (Powers, 1980).

Отметим, наконец, что уровень изменчивости ферментов у рыб, как и у других организмов, зависит от структурной организации самих ферментов и от той роли, которую они выполняют в организме. Так, мономерные ферменты обладают повышенной изменчивостью по сравнению с димерами и в особенности с тетрамерами. Различия такого рода обнаружены у рыб (камбала), у других позвоночных и беспозвоночных животных и у человека (табл. 46). Пониженная вариабельность полимерных белков может быть объяснена двояко. Мутационные изменения в полипептидных цепях таких белков будут нередко сказываться на их четвертичной структуре и поэтому в целом окажутся более вредными, чем мутации в мономерах. Вместе с тем, при наличии в молекуле двух или большего числа полипептидов, за счет продуктов двух разных генов или двух аллелей одного гена могут синтезироваться изоформы-гетерополимеры, в какой-то степени заменяющие аллельные варианты белков.

Ферменты, принимающие участие в гликолизе и цикле Кребса, у беспозвоночных менее изменчивы, чем остальные (Gillespie,

Уровень гетерозиготности локусов, кодирующих различные по четвертичной структуре и по функциональным особенностям ферменты (по: Harris et al., 1976; Ward, Beardmore, 1977; Ward, 1977)

Таксономическая группа	Класс ферментов	Гетерозиготность (H)		
		мономеры	димеры	тетрамеры
Беспозвоночные	Гликолитические	0.164	0.099	0.067
	Прочие	0.201	0.152	—
	Все вместе	0.186	0.124	0.067
Позвоночные	Гликолитические	0.119	0.048	0.013
	Прочие	0.111	0.033	0.024
	Все вместе	0.113	0.040	0.015
В том числе: камбала	Гликолитические	0.483	0.218	0.003
	Прочие	0.079	0.015	0.431 *
	Все вместе	0.164	0.132	0.057
человек	Все вместе	0.096	0.071	0.050

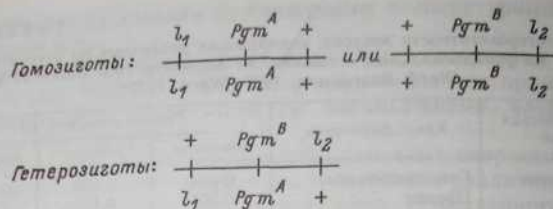
Примечание. \* — один локус.

Kojima, 1968), хотя из этого правила есть исключения (Nevo, 1978). Меньшую изменчивость гликолитических ферментов, характерную для беспозвоночных, объясняют иногда наличием у этих ферментов только одного субстрата (Gillespie, Langley, 1974), но эта гипотеза не получила подтверждения (Selander, 1976).

Если в отношении некоторых из перечисленных здесь наблюдений, говорящих о приспособительном характере биохимического полиморфизма, можно привести возражения, в целом они свидетельствуют против нейтралистской гипотезы, даже при допущении сцепления нейтральных генов с генами, имеющими селективное значение. Наличие биохимического полиморфизма очень важно для существования популяций животных и растений, полиморфизм обеспечивает популяциям и виду в целом выживание в изменчивых условиях жизни, меняющихся во времени и в пространстве. Большую роль играют несомненно и постоянно меняющиеся условия внутриклеточного метаболизма (Johnson G., 1976).

Если адаптивная природа биохимического полиморфизма для большинства биологов-натуралистов очевидна, то механизмы поддержания полиморфизма в популяциях далеко еще не выяснены. Можно все же отметить два главных механизма сохранения изменчивости по белковым локусам. Один из них заключается в преимуществе гетерозигот. Хорошим примером может служить локус *Pgm* у нерки. Во многих популяциях нерки имеется избыток гетерозигот по этому локусу, он наблюдается и в индивидуальных скрещиваниях. Все популяции полиморфны, при этом частоты аллелей различаются не очень сильно. Эксцесс гетерозигот по гену *Pgm* связан либо с моногенным гетерозисом, либо с неравновесием сцепления — наличием в той же хромосоме двух генов, в гомозиготном состоянии снижающих жизнеспособность:





При такой структуре хромосом гомозиготы будут отличаться пониженной жизнеспособностью, у гетерозигот полуплетальный эффект рецессивных генов  $l_1$  и  $l_2$  погашается. В пользу предположения о неравновесии сцепления в случае гена *Pgm* говорят результаты сравнения кинетических особенностей очищенных препаратов фосфоглюкомутазы, полученных от нерки трех генотипов —  $Pgm^{AA}$ ,  $Pgm^{AB}$  и  $Pgm^{BB}$ . После очистки фосфоглюкомутазы гетерозигот оказалась по своим кинетическим особенностям промежуточной между изоэнзимами гомозигот (Kirichnikov, Muske, 1980). Преимущество гетерозигот по выживаемости, вероятно, связано с созданием сложных белковых комплексов, объединяющих продукты нескольких генов и лучше работающих у гетерозиготных особей.

Так или иначе, каков бы ни был механизм гетерозиса в этом случае, преимущество гетерозигот по жизнеспособности, проявляющееся уже на самых ранних стадиях развития, обеспечивает устойчивость полиморфизма по гену *Pgm* и он сохраняется долго и на всем протяжении ареала. Интересно, что сходный механизм сохранения полиморфной системы, по-видимому, существует в отношении этого гена и у некоторых других рыб, в частности у бельдюги *Zoarces viviparus*; у этого вида частоты аллелей локусов *Pgm* также удивительно мало меняются от популяции к популяции (Christiansen et al., 1976). Такого рода полиморфных систем у рыб, вероятно, много, но не всегда повышенная жизнеспособность гетерозигот так сильно выражена, как по локусу *Pgm* у нерки.

Второй, не менее важный механизм поддержания полиморфизма в популяциях заключается в меняющейся отборной ценности двух или большего числа аллелей, сосуществующих в данной популяции. Такая сменная адаптация аллелей (Тимофеев-Ресовский, Свирежев, 1966) означает изменение направления отбора в зависимости от условий внешней (или внутренней) среды и стадии развития организма; отбор действует в пользу то одного, то другого аллеля.

Различия между аллелями очень часто заключаются в различиях по теплоустойчивости и активности кодируемых ими аллозимов (аллоформ). Теплоустойчивость тканей и тканевых белков оказывается в большинстве случаев различной даже у очень близких видов, а иногда и подвидов рыб. Это было установлено в отношении рас омуля и хариуса (Ушаков и др., 1962), разных

видов тресковых рыб (Кусакина, 1967; Андреева, 1971), близких видов морских окуней и ставрид (Алтухов, 1967; Алтухов и др., 1967). Между теплоустойчивостью белков и температурными условиями существования вида у подавляющего большинства животных, растений и микроорганизмов имеется хорошее соответствие (Александров, 1975); видообразование сопровождается, очевидно, наследственными изменениями теплоустойчивости белковых молекул. Согласно гипотезе В. Я. Александрова, имеет значение не непосредственное изменение теплоустойчивости белка (такое изменение часто лежит за пределами наблюдаемых в природе колебаний температуры), а изменение конформационной гибкости белковых молекул, сопряженное с уровнем устойчивости белков к интенсивному нагреву и действию денатурирующих агентов. Для максимально эффективной работы белка нужен определенный оптимум его гибкости и стабильности, оптимум устойчивости и активности, и он достигается отбором аллелей, изменяющих оба эти показателя (Александров, 1975). Сходные положения высказал недавно и Джонсон (Johnson G., 1976).

Эволюция теплоустойчивости и активности белковой молекулы может происходить и другими, более сложными путями (Noshachka, Somego, 1973). К ним можно отнести изменение способности белка к комплексованию с другими белками и с небелковыми компонентами цитоплазмы, изменение сродства к субстрату и др. У антарктической рыбы *Trematomus hansonii* (Nototheniidae) устойчивость к низким температурам (от  $-2$  до  $2^{\circ}\text{C}$ ) достигается путем радикальной перестройки механизма трансляции и сопровождается появлением специфических, многократно повторенных в геноме последовательностей ДНК (Hасchemeyer, 1985). Нет, однако, сомнения, что прямые изменения первичной структуры полипептидов, сопровождающиеся изменениями конформационной гибкости белковой молекулы, играют в эволюции очень заметную роль. Увеличение жесткости белка означает при этом некоторое уменьшение его активности (при тех же температурах) и наоборот.

На рыбах собрано много наблюдений о различиях такого рода между аллельными вариантами белков. Лocus *Ldh-B1* у нерки может служить примером. При отсутствии видимого преимущества гетерозигот между аллелями *B1* и *B1'* имеется существенное различие по теплоустойчивости и активности кодируемых ими аллозимов (см. с. 253; см. также: Кирпичников, 1977). Как мы видели, «северный» аллозим (гомотетрамер  $B_4^1$ ) неустойчив к нагреву, но сохраняет полную активность при низких температурах. Два аллеля с разными температурными оптимумами активности соответствующих аллозимов в популяциях нерки дополняют друг друга и увеличивают общую племенную ценность ( $W$ ) популяции.

Особый интерес представляют данные о повышенной теплоустойчивости мышечных белков у некоторых межвидовых гибридов рыб (Кусакина, 1959, 1964). Увеличенная теплоустойчивость гиб-

ридных белков может быть результатом как моногенного гетерозиса, так и взаимодействия нескольких генов.

При сменной адаптации аллелей в разное время года, в разных местах обитания рыб и в разные периоды онтогенеза отбор может способствовать выживанию особей с разными генотипами. Устойчивость такой системы повышается, если гетерозиготы получают хотя бы небольшое общее отборное преимущество перед гомозиготами; мы предполагаем, что такое преимущество может легко возникнуть вторично за счет сцепления или отбора геномодификаторов.

Таковы два главных (но не единственных) механизма, обеспечивающих длительное сохранение многих полиморфных генетических систем в популяциях. Биохимический полиморфизм несомненно адаптивен и не может быть следствием автоматического накопления нейтральных мутаций.



## ЕСТЕСТВЕННЫЙ ГИНОГЕНЕЗ И ГИБРИДОГЕНЕЗ

Среди костистых рыб известно несколько видов, представленных в природе почти исключительно самками. Такие однополые формы размножаются путем гиногенеза или гибридогенеза.

Гиногенез — редкий тип полового размножения, при котором осеменение необходимо, но ядерный аппарат проникшего в яйцеклетку спермия инактивируется в плазме яйца и развитие зародыша протекает под контролем только материнской наследственности. Хромосомы спермия вскоре после осеменения элиминируются. Для возникновения гиногенеза необходимо, таким образом, сочетание двух типов наследственных изменений — мутаций, вызывающих генетическую инактивацию спермия, и мутаций, устраняющих редукцию женских хромосом в процессе созревания яйцеклетки. Роль спермия при гиногенетическом размножении пока что не ясна. Зрелые икринки гиногенетически размножающихся видов не развиваются при отсутствии спермия. Не исключено, что основная роль спермия состоит во внесении им центросомы — существенного компонента аппарата клеточного деления. Возможно также, что при проникновении спермия возникает своеобразный «физиологический гетерозис» (Головинская, 1954).

Гибридогенные формы существуют в природе как постоянные гибриды двух близких бисексуальных видов. На начальных стадиях созревания половых клеток у самок элиминируются все мужские по происхождению хромосомы и в гаметы попадает только материнский геном. В каждом новом поколении при скрещивании таких самок с самцами родственных видов восстанавливается гибридная конституция.

Среди позвоночных гибридогенез встречается у рыб и лягушек *Rana esculenta* (Uzzell et al., 1975; Боркин, Даревский, 1980).

Гиногенетические и гибридогенные формы образуют однополые женские популяции. Воспроизводство гиногенетических и гибридогенных форм осуществляется с участием самцов близких бисексуальных видов.

Среди рыб гиногенез известен у серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (сем. Cyprinidae) и у нескольких представителей мелких живородящих рыбок сем. Poeciliidae (роды *Poecilia* и *Poe-*

<sup>8</sup> Глава написана Н. Б. Черфас.

*ciliopsis*). Недавно обнаружен гиногенез у некоторых шиповок (сем. Cobitidae) (Васильев, Васильева, 1982; Васильев, 1985) и атерин (сем. Atherinidae) (Echelle, Mosier, 1981, 1982; Echelle et al., 1983). Гибридогенез найден только в роде *Poeciliopsis*.

Впервые естественный гиногенез был обнаружен у *Poecilia formosa*, населяющей реки Мексиканского залива (Hubbs, Hubbs, 1932). В пределах своего ареала (Южный Техас и северо-восточная Мексика) *P. formosa* обитает совместно с близкородственными видами *P. latipinna* или *P. mexicana*; в прибрежных лагунах восточной Мексики живут *P. formosa* и оба бисексуальных вида. Самцы *P. latipinna* и *P. mexicana* обеспечивают гиногенетическое воспроизводство однополо-женских популяций *P. formosa*. При лабораторных скрещиваниях самок *P. formosa* с самцами 50 различных видов, подвидов и рас *Poecilia*, а также с самцами другого рода этого же семейства в потомствах получали всегда только самок, повторяющих материнскую форму (Hubbs, Hubbs, 1946a).

В естественных популяциях *P. formosa* представлена диплоидной и триплоидной формами.

У диплоидных самок *P. formosa* число хромосом равно 46, как и у близких бисексуальных видов. Изучение морфологических особенностей (Hubbs, Hubbs, 1932, 1946a) и электрофоретических спектров некоторых белков (Abramoff et al., 1968; Balsano, 1969), а также кариологический анализ (Prehn, Rasch, 1969) позволили заключить, что диплоидные самки *P. formosa* являются гибридами *P. latipinna* и *P. mexicana*. Последующее уточнение этих данных и лабораторные скрещивания показали, что в возникновении диплоидной *P. formosa* могли участвовать и другие близкие виды или подвиды (Turner et al., 1980a, 1980c; Monaco et al., 1982).

У триплоидных самок *P. formosa* число хромосом составляет 69 (Prehn, Rasch, 1969; Rasch et al., 1970). Триплоидная форма возникла в результате скрещивания диплоидных самок *P. formosa* с самцами *P. mexicana* (Balsano et al., 1972), принадлежащими к подвиду *limantouri* (Monaco et al., 1984). По морфологическим особенностям триплоидные самки занимают промежуточное положение между диплоидной формой *P. formosa* и *P. mexicana*, но отличаются гораздо большим сходством с первой (Menzel, Darnell, 1973). Диплоидная и триплоидная формы *P. formosa* сходны по спектрам многих белковых локусов (Turner et al., 1980c). Триплоидные самки составляют постоянный компонент в популяциях *P. formosa*. Соотношение диплоидов и триплоидов в разных водоемах различно, и в некоторых районах диплоидная форма очень редка (Menzel, Darnell, 1973; Turner et al., 1982).

Новые генерации триплоидных самок *P. formosa* могут возникать в естественных условиях двумя путями: 1) в результате гиногенетического воспроизводства триплоидных самок *P. formosa* и 2) при скрещивании диплоидных самок *P. formosa* с самцами *P. mexicana* или, возможно, *P. latipinna* (Rasch, Balsano, 1973a, 1973b). Последняя возможность подтверждена получением триплоидных потомков от беременной диплоидной самки *P. formosa*.

отловленной в естественном водоеме. Все они оказались самками и имели нормально развитые яичники (Strommen et al., 1975).

Особенности созревания ооцитов у самок *P. formosa* подробно не исследованы. Первоначально было высказано предположение о возможности премейотического эндомитоза (удвоение хромосом без последующего деления клетки) в ооцитах у самок обеих форм (Schultz, Kallman, 1968; Rasch et al., 1970). Позднее с помощью цитофотометрии и автордиографии было показано, что у самок в ходе мейоза отсутствует слияние гомологичных хромосом (синапсис), первое деление созревания является по существу митотическим и не сопровождается редукцией числа хромосом (Rasch et al., 1982; Monaco et al., 1984). Бесспорные косвенные доказательства выключения мейоза у *P. formosa* дает обнаружение клонального типа размножения у этой формы. Методом трансплантации тканей установлено наличие разных клонов в естественных популяциях *P. formosa* (Kallman, 1962a, 1962b; Darnell et al., 1967; Turner et al., 1980c, 1982).

За весь период исследований в популяциях *P. formosa* обнаружено лишь несколько десятков самцов (Darnell, Abramoff, 1968, и др.). Только единичные самцы дали в лаборатории потомство при скрещивании со своими же самками, большая часть самцов была репродуктивно неполноценной. Самцы *P. formosa* сходны с маскулинизированными (гормональными воздействиями) самками этой формы, а также с самцами-гибридами  $F_1$  от скрещивания *P. latipinna* и *P. mexicana*. Появление редких самцов в естественных популяциях *P. formosa* (и в некоторых лабораторных партиях), вероятнее всего, является результатом фенотипического переопределения пола у гиногенетических самок или случайной гибридизации бисексуальных родственных видов (Hubbs et al., 1959, и др.). Не исключается также частичное сохранение отцовского хроматина, ведущее к появлению признаков мужского пола (Haskins et al., 1960).

По-видимому, гиногенез у *P. formosa* возник сравнительно недавно (Turner et al., 1980c). О филогенетической молодости диплоидных самок *P. formosa* свидетельствует их фенотипическое сходство с гибридами  $P. mexicana \times P. latipinna$ , установленное по морфологическим и биохимическим признакам (Hubbs, Hubbs, 1946b; Balsano, 1969). Получение триплоидных гибридов в лабораторных скрещиваниях диплоидных самок *P. formosa* с самцами других видов — средняя частота таких гибридов составляет около 1% (Schultz, Kallman, 1968; Rasch, Balsano, 1973a), — а также триплоидного потомства от диплоидной самки (Strommen et al., 1975) означает, что между гиногенетическими самками *P. formosa* и диплоидными бисексуальными видами еще не имеется полной репродуктивной изоляции. Недавним происхождением *P. formosa* объясняют отсутствие этой формы в некоторых районах ареалов родительских видов (Darnell, Abramoff, 1968).

У тихоокеанского побережья Мексики обнаружен уникальный



однополо-двуполый комплекс, включающий гиногенетические и гибридогенные формы, а также близкие им бисексуальные виды рода *Pociliopsis* (Miller, Schultz, 1959; Schultz, 1961, 1969, 1977). По-видимому, центральную роль в возникновении однополости у *Pociliopsis* играет геном *P. monacha*, который входит в состав всех гибридогенных и гиногенетических форм этого рода.

Описаны четыре диплоидные гибридогенные формы разного происхождения: *P. monacha-lucida* ( $P_{m-l}$ ), *P. monacha-occidentalis* ( $P_{m-o}$ ), *P. monacha-latidens* ( $P_{m-lat}$ ) и *P. monacha (viriosa)-lucida* ( $P_{m(v)-l}$ ) (Schultz, 1961, 1969, 1977; Vrijenhoek, Schultz, 1974, и др.). Три первые формы являются гибридами двух видов, содержат по одному геному от этих видов и по морфологическим особенностям занимают промежуточное положение между ними. Тригибридная форма имеет признаки трех видов. Интрогрессия генов *P. viriosa* могла осуществиться через геном *P. monacha* при скрещивании самок *P. monacha* с самцами *P. viriosa* (поскольку у гибридов от такого скрещивания имеет место обычный мейоз) (Schultz, 1977).

Каждая гибридогенная форма размножается с участием «своего» (совместно обитающего с ней) бисексуального вида:  $P_{m-l}$  и  $P_{m(v)-l}$  с самцами *P. lucida*;  $P_{m-lat}$  с самцами *P. latidens* и  $P_{m-o}$  с самцами *P. occidentalis*. Потомки от таких скрещиваний генетически всегда представляют собой гибридов (имеют по одному геному каждого родителя) и являются только самками. Первая особенность, как отмечалось выше, обеспечена элиминацией у гибридогенных самок мужского (по происхождению) генома: геном отца селективно выбрасывается из хромосомного набора. Это подтверждено разнообразными скрещиваниями, в том числе с использованием маркерных генов — аллелей локуса *Ldh* (Vrijenhoek, 1972).

Элиминация «мужских» хромосом протекает в раннем мейозе, до начала вителлогенеза; в процессе созревания гаплоидный «женский» набор (24 хромосомы «*monacha*») претерпевает одно (эквационное) деление, образуя единственное полярное тельце. В яйцеклетке, таким образом, остаются 24 «женские» (по происхождению) хромосомы. При оплодотворении спермий соответствующего бисексуального вида вносит в яйцо 24 «мужские» хромосомы, и гибридный кариотип восстанавливается (Schultz, 1977).

Геномы *P. lucida*, *P. occidentalis* и *P. latidens* могут замещать друг друга. Предполагается, что гибридогенная форма  $P_{m-o}$  могла появиться при скрещивании самок *P. monacha* с самцами *P. occidentalis* (в зоне совместного обитания этих бисексуальных видов), но не исключено, что самки  $P_{m-o}$  возникли в результате скрещивания самок  $P_{m-l}$  (мигрировавших в зону обитания *P. occidentalis*) с самцами последнего вида. Возникновение гибридогенной формы  $P_{m-lat}$ , наиболее вероятно, произошло путем замещения генома *P. lucida* геномом *P. latidens* при скрещивании гибридогенных самок  $P_{m-l}$  с самцами *P. latidens* (Schultz, 1977).

Второе свойство гибридогенных форм (их однополость) не вполне ясно. Возможно (Schultz, 1977), что решающую роль в оп-

ределении пола при гибридогенезе играет взаимодействие полоопределяющих факторов, в частности влияние более «сильных» факторов женского пола в геноме *P. monacha*.

Потомство от скрещивания гибридогенных самок с самцами *P. monacha* не отличается по своим особенностям от *P. monacha* (Schultz, 1977; Leslie, Vrijenhoek, 1978; Vrijenhoek, 1979a). Очевидно, что набор хромосом «*monacha*» у гибридогенных самок и гаплоидный набор хромосом у особей, составляющих бисексуальные популяции *P. monacha*, идентичны. В популяциях *P. monacha* и в настоящее время имеются самки с наследственной склонностью к гибридогенезу. Это подтверждается, в частности, успешным синтезом гибридогенных самок  $P_{m-l}$  в лабораторных условиях, хотя только 7% скрещиваний дали положительный результат (Schultz, 1973, 1977; Angus, Schultz, 1979).

Гибридогенные формы рассматриваются некоторыми исследователями как предки гиногенетических форм рода *Poeciliopsis*. Механизм однополого размножения мог выработаться у гибридов в результате элиминации «мужских» хромосом в начале мейоза (по происхождению) наборов у самок во время редукционного деления (Vrijenhoek, 1979b). Переход от гибридогенеза к гиногенезу связан с разрушением механизма гибридогенеза. Этот процесс должен был включать 1) утрату редукции «мужского» набора во время созревания яиц и 2) элиминацию хромосом спермия вскоре после его проникновения в яйцо.

Описаны три гиногенетические формы *Poeciliopsis*:  $P_{2m-l}$ ,  $P_{m-2l}$  и (наименее изученная)  $P_{2m(v)-l}$ . Они триплоидны и, как и гибридогенные, не имеют самостоятельной таксономической номенклатуры. Условные обозначения ( $2m-l$  и др.) показывают число геномов каждого родительского вида в хромосомном наборе. Предками двух первых форм считают гибридогенных самок  $P_{m-l}$ , а предками третьей — самок  $P_{m(v)-l}$ . Гиногенетические формы симпатрически сосуществуют с бисексуальными «хозяевами»:  $P_{2m-l}$  обитает совместно с *P. monacha*,  $P_{m-2l}$  — с *P. lucida*. Они отличаются друг от друга по строению зубов, числу позвонков и по некоторым другим морфологическим признакам. По биологическим особенностям каждая гиногенетическая форма характеризуется преимущественным сходством со «своим» бисексуальным видом. Гиногенез установлен по результатам скрещиваний с самцами нескольких бисексуальных симпатрических и аллопатрических видов (Schultz, 1967).

Гибридная природа гиногенетических особей *Poeciliopsis* доказана данными морфологического анализа (Schultz, 1966, 1969) и по биохимическим маркерам (Vrijenhoek, 1972). Гиногенетические самки  $P_{2m-l}$  имеют 72 хромосомы. Триплоидия установлена прямым подсчетом числа хромосом (Schultz, 1971) и косвенными методами: по размерам ядер эритроцитов, цитофотометрически (по количеству ДНК в ядрах клеток), по спектрам ЛДГ (Vrijenhoek, 1972; Cimino, 1973, 1974). При созревании гиногенетических самок

(Cimino, 1972a, 1972b) первичные оогонии претерпевают эндомитоз. Гексаплоидное яйцо проходит через мейоз, в котором биваленты образованы сестринскими хромосомами. Такой механизм обеспечивает генетическое подобие всего потомства матери и клональное размножение.

Единственный случай появления самца в потомстве от самки  $P_{2m-1}$  объясняется потерей одного генома «*monacha*» (Cimino, Schultz, 1970). По внешним признакам самец являлся типичным гибридом  $P_{m-1}$ .

Диплоидные гибридогенные и триплоидные гиногенетические особи обычно обитают совместно в большинстве однополых популяций *Poeciliopsis*. В смешанных однополых популяциях триплоиды могут быть отдифференцированы от внешне сходных с ними диплоидов по такому признаку, как диаметр эритроцитов (Thibault, 1978). Относительная доля диплоидов варьирует, но чаще всего они преобладают. Примесь триплоидов увеличивается в конце сухого сезона благодаря их повышенной плодовитости (Thibault, 1978).

Еще один случай естественного гиногенеза у рыб относится к представителю сем. Cyprinidae — серебряному карасю, *Carassius auratus gibelio* (Головинская, Ромашов, 1947). У серебряного карася гиногенетическая (однополая) форма известна наряду с обычной двуполой формой этого же вида, от которой она морфологически неотличима (Головинская и др., 1965).

Ареал серебряного карася охватывает обширную территорию — от Японии и до Западной Европы. В восточной части ареала, включая некоторые водоемы Сибири, распространены в основном двуполые популяции, но с численным преобладанием самок, что, по-видимому, является результатом смещения в них однополых и двуполой форм; баланс двух этих форм определяет общее соотношение самок и самцов в популяции. По мере продвижения на запад процент самцов в популяциях серебряного карася постепенно падает, и в европейской части ареала этот вид повсеместно представлен однополых гиногенетической формой. Появление двуполых популяций в отдельных водоемах европейской части СССР вызвано случайным завозом двуполого карася из р. Амур. В Европе (Румыния, Болгария, ГДР и ФРГ) встречаются обе формы, но преобладает однополая. В смешанных популяциях гиногенетические самки размножаются с участием самцов двуполой формы своего вида, а в однополых — с участием самцов близких видов (сазан, плотва, золотой карась и др.). В прудовых хозяйствах для разведения карася чаще всего используют самцов карпа.

Скрещивания подтвердили наличие гиногенеза; во всех случаях потомство наследовало только признаки матери (табл. 47). Лучшее поражение хромосом карпа, летальное для двуполой формы, не оказало угнетающего влияния на развитие потомства однополых формы, так как в развитии однополых формы серебряного карася хромосомы отца участия не принимают. Цитологически начальные



Таблица 47

Список видов, самцы которых использованы в скрещиваниях с самками однополой формы серебряного карася

Самцы	Потомство	Литературный источник
Cyprinidae		
Карп <i>Cyprinus carpio</i>	Серебряные караси, ♀♀	[3]
То же, сперма облучена	То же	[4]
Золотая рыбка <i>Carassius auratus</i>	> >	[3]
Серебряный карась <i>Carassius auratus gibelio</i> :		
однополая форма	> >	[1]
двуполая форма	> >	[2]
Золотой карась <i>C. carassius</i>	> >	[3]
Линь <i>Tinca tinca</i>	> >	[3]
Плотва <i>Rutilus rutilus</i>	> >	[3]
Копь <i>Haemibarbus labeo</i>	> >	[5]
Cobitidae		
Вьюн <i>Misgurnus fossilis</i>	> >	[4]
Salmonidae		
Радужная форель <i>Salmo gairdneri</i>	> >	[6]

Литературные источники: [1, 2] — Головинская, 1954, 1960; [3] — Головинская, Ромашов, 1947; [4] — Головинская и др., 1965; [5] — Крыжановский, 1947; [6] — Tchertias, 1971.

стадии развития у гиногенетической формы прослежены до стадии двух бластомеров (Головинская, 1954; Kobayashi, 1971; Ojima, Asano, 1977). После проникновения в яйцеклетку головка спермия не преобразуется в мужской пронуклеус и не участвует в первом делении дробления. В этот период она имеет вид плотного хроматинового образования и в дальнейшем, по-видимому, элиминируется (рис. 73).

У диплоидной формы серебряного карася число хромосом равно 94—100 (Черфас, 1966а; Ojima et al., 1966), отмечается большое сходство кариотипов карася и карпа (Ojima, Hitotsumachi, 1967). Все исследованные гиногенетические самки серебряного карася из европейских популяций оказались триплоидами с числом хромосом 135—146 (Черфас, 1966а, 1966б) или 160 (Pehár et al., 1979). В японских популяциях широко распространены триплоидная и, реже, тетраплоидная гиногенетические формы с 156 (3n) и 206 (4n) хромосомами (Kobayashi et al., 1970, 1977; Kobayashi, Ochi, 1972; Lin et al., 1980). Описана индивидуальная изменчивость с вариацией от 153 до 160 хромосом у отдельных самок; у некоторых особей найдены микрохромосомы (Mugamoto, 1975). В водоемах Китая обнаружены бисексуальная диплоидная (2n=100) и гиногенетическая триплоидная (3n=162) формы китайского карася, *Carassius auratus* (Ruiguang, 1982). Для определения степени ploидности карася использовали размеры эритроцитов (Черфас, 1966а; Черфас, Шарт, 1970; Sezaki et al., 1977), а также

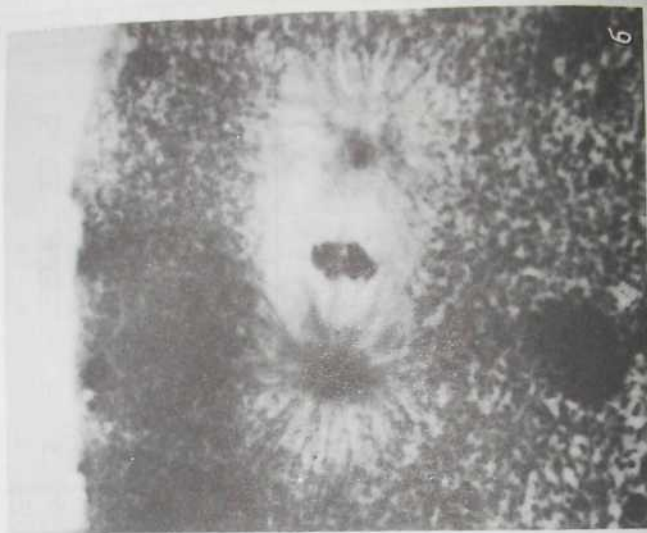
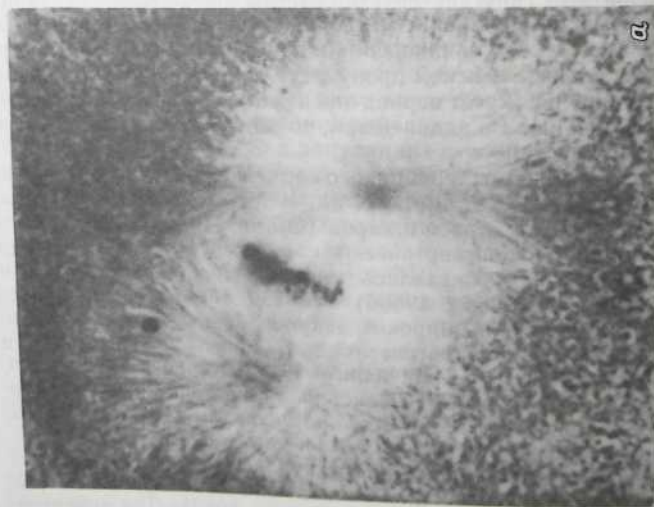


Рис. 73. Подготовка к первому делению у серебряного карася *Carassius auratus gibelio*.  
а — однополая форма, виден триплоидный женский пронуклеус и головка спермия; б — диплоидная форма, видны женский и мужской пронуклеусы.

гены мышечных белков и фермента — креатинкиназы (Lin et al., 1978).

Мейоз у триплоидных карасей исследован достаточно подробно (Черфас, 1966а). В процессе созревания выпадают конъюгация гомологичных хромосом, кроссинговер и редукционное деление. Яйцеклетка проходит два деления созревания. В первом (абортивном) делении формируется трехполюсное веретено (рис. 74), которое затем преобразуется в биполярное. Унивалентные хромосомы распределяются между двумя полюсами либо поровну, либо в соотношении 1:2. В дальнейшем все унивалентные хромосомы объединяются в единую триплоидную метафазную пластинку второго (а фактически первого) деления, представляющего обычный митоз. На этой стадии яйцеклетка находится в момент овуляции (рис. 75). Мейоз завершается вскоре после проникновения спермия отделением первого (и единственного) направительного тельца; оставшаяся в яйцеклетке триплоидная группа женских хромосом преобразуется в женский пронуклеус и в дальнейшем образует метафазную пластинку первого деления дробления. Единственное (эквационное) деление созревания происходит и в ооцитах гиногенетических триплоидных самок японского карася (Kobayashi, 1976). Указанные особенности мейоза у триплоидных самок серебряного карася обуславливают его клональное размножение. В этом отношении карась сходен с остальными гиногенетическими формами рыб.

В европейских гиногенетических популяциях серебряного карася самцы еще более редки, чем у *Poecilia formosa*. В течение более чем 25 лет исследований было обнаружено всего два самца. Один из них дал потомство со «своими» гиногенетическими самками, но оказался репродуктивно неполноценным при скрещивании с самкой карпа, другой был стерильным (Головинская, 1960). В японских и китайских популяциях встречаются триплоидные самцы (Muramoto, 1975; Shen Junbao et al., 1983), но их репродуктивные способности не исследованы. Показана (Гомельский, Черфас, 1982) способность триплоидных гиногенетических самок серебряного карася к переопределению пола под воздействием метилтестостерона. Гормональные нарушения могут быть причиной появления редких самцов среди гиногенетических самок и в естественных популяциях.

Недавно был обнаружен комплекс форм, включающий диплоидов, триплоидов и тетраплоидов, у щиповок рода *Cobitis* (сем. Cobitidae). Триплоиды представлены и в этом случае только самками, размножающимися, по-видимому, гиногенетически. Предполагается, что они имеют гибридное происхождение (Васильев, Васильева, 1982; Осинев и др., 1983; Васильев, 1985).

Таким образом, у рыб, как и у партеногенетических и гиногенетических форм других животных, естественный гиногенез тесно связан с явлениями гибридизации и апомиксиса и с полиплоидией (Астауров, 1971).





Рис. 74. Первое деление созревания у гиногенетических самок серебряного караса (трехполюсный митоз).

Первым актом в последовательности событий, ведущих к триплоидному гиногенезу в сем. Poeciliidae, являлась межвидовая гибридизация. Гибридизации могли способствовать легкая скрещиваемость видов и недостаток самцов в естественных популяциях, вызванный их пониженной жизнеспособностью. Гибриды должны были отличаться пониженной плодовитостью вследствие нарушения баланса между геномами исходных видов.

Вторая важная ступень включает выпадение редукционного деления у гибридов и, по-видимому, одновременное развитие способности к партеногенетическому размножению (диплоидный амеиотический партеногенез). В результате у гибридов восстанавливается нормальная плодовитость. При наличии механизмов, обеспечивающих инактивацию мужского ядра после проникновения спермия в яйцо, партеногенез может быть легко заменен диплоидным гиногенезом. Наконец, возвратные скрещивания диплоидных гиногенетических самок с самцами бисексуальных

видов приводили к появлению триплоидов (истинных гибридов), также размножавшихся гиногенетически. По-видимому, этот процесс осуществляется при участии специфических генов, контролирующих два главных элемента гиногенеза — исключение редукции женских хромосом и генетическую инактивацию спермия.

Последовательные стадии, ведущие к триплоидному гиногенезу, удается проследить только у *Poecilia formosa*. Очень вероятно возникновение гиногенетических форм *Poeciliopsis* также через гибридизацию и гибридогенез, хотя прямых доказательств этого не имеется.

Происхождение гиногенетической формы серебряного карася пока что не ясно. Основным доводом против ее гибридного происхождения является морфологическое сходство самок диплоидной бисексуальной формы с триплоидами. Полностью исключить гибридное происхождение гиногенеза у серебряного карася все же невозможно. В пользу последнего свидетельствуют особенности распределения хромосом в первом мейотическом делении, говорящие о цитологической и генетической неоднородности геномов, составляющих триплоидный набор. Обнаружены, кроме того, большие антигенные различия между однополой и двуполой формами по эритроцитарным антигенам (Похиль, 1969), хотя они могут быть и результатом накопления мутаций у самок однополой формы.

Ряд данных, подтверждающих возможность гибридного происхождения гиногенеза у карася, получен при изучении гибридов от скрещивания серебряного карася (двуполоая форма) с карпом. Некоторые самки таких гибридов ( $F_1$ ) дают нередуцированные

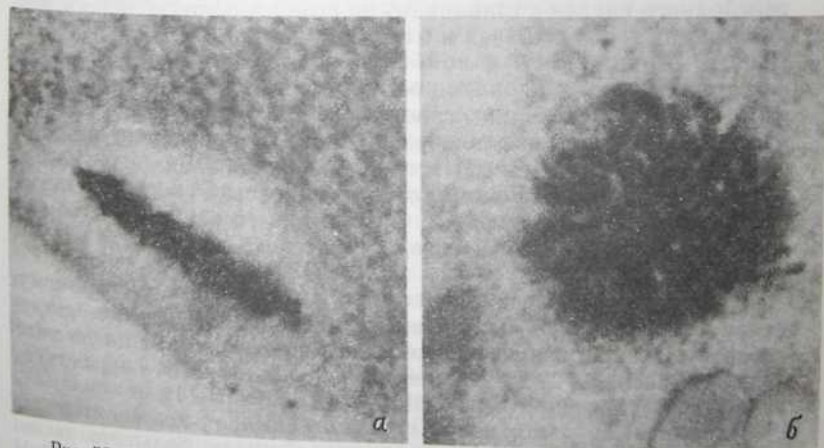


Рис. 75. Яйцеклетка у однополого серебряного карася в момент овуляции.

а — веретено метафазы; б — триплоидная пластинка.

диплоидные гаметы (Емельянова, Черфас, 1980). Это приводит к появлению триплоидов в возвратных скрещиваниях самок  $F_1$  с самцами исходных родительских видов — карпа и двуполой формы серебряного карася (Ojima et al., 1975; Черфас, Илясова, 1980б; Черфас и др., 1981). По данным Оджимы с соавторами, число хромосом у этих триплоидов равнялось 145—160, как и у триплоидной формы серебряного карася из естественных популяций. Триплоидные потомки обнаружены были и среди гибридов  $F_1$ , полученных от скрещивания самки карпа с самцом серебряного карася (Ojima, Ueda, 1978). Все триплоиды  $F_1$  оказались самками и имели в хромосомном наборе специфический С-окрашиваемый сегмент. Этот маркер отсутствует у обоих родительских видов, но известен у триплоидных гиногенетических самок. Таким образом триплоидный гиногенез у серебряного карася мог возникнуть более коротким путем, чем у пецилий, минуя стадию диплоидного гиногенеза. При массовой гибридизации карпа и карася в природных условиях могли возникать отдельные плодовитые или частично плодовитые триплоидные самки, дающие начало триплоидным клонам (при условии генетической инактивации мужского ядра). Способность к гиногенезу у серебряного карася могла предотвращать вынужденную гибридизацию самок этого вида при их случайном попадании в чужие водоемы, где они оказывались изолированными от собственных самцов (Головинская, Ромашов, 1947). Явление гибридного гиногенеза (т. е. появление особей материнского типа при отдаленных скрещиваниях) подтверждает эту возможность. Такой путь возникновения гиногенеза не исключает гибридизацию, которая могла осуществиться позднее.

Сравнительный анализ показывает очень большое сходство серебряного карася с триплоидными возвратными гибридами, имеющими два генома карася и один геном карпа (Черфас, Илясова, 1980б). По-видимому, в комбинации с двумя геномами карася некоторые гены карпа оказываются репрессированными и неактивными. В ходе эволюции гиногенетической формы серебряного карася мог идти направленный отбор, усиливающий сходство гиногенетических самок с исходной бисексуальной формой. Следует, наконец, иметь в виду, что возникновение гиногенетических форм могло быть связано с объединением не целых геномов, а интрогрессией некоторых хромосом (генов) одного вида в геном второго вида.

Эволюция гиногенетических триплоидных форм, по-видимому, сопровождалась хромосомными перестройками. Об этом свидетельствуют кариотипические особенности самок *Poecilia formosa* (Prehn, Rasch, 1969) и уменьшенное количество ДНК в ядрах гиногенетических самок сем. Poeciliidae (Cimino, 1974).

Адаптивные возможности гибридогенных и гиногенетических форм определяются сложным взаимодействием большого числа факторов. Важнейшее значение имеет уровень генетической изменчивости гибридогенных и гиногенетических самок, лишенных обыч-



ного полового процесса и связанных с ним сегрегации и рекомбинации генов. Большую роль при оценке генетической изменчивости в гибридогенных и гиногогенетических популяциях сыграли опыты по трансплантации тканей и электрофоретические исследования. Оба метода, но особенно первый, позволили выявить клональную структуру гибридогенных и гиногогенетических популяций, а также установить особенности клональной изменчивости (Kallman, 1962a, 1962b; Moore, 1976, 1977; Vrijenhoek et al., 1977, 1978; Leslie, Vrijenhoek, 1978; Thibault, 1978; Angus, Schultz, 1979; Bulger, Schultz, 1979; Vrijenhoek, 1979a, 1979b; Angus, 1980; Turner et al., 1980c, 1982, и др.).

У гибридогенных самок источниками клональной изменчивости являются: 1) периодическая гибридизация бисексуальных видов (ведущая к появлению новых гибридогенных форм), 2) мутации, 3) рекомбинации, 4) случайная интрогрессия генов отцовского вида.

Первый из числа названных факторов действует в зонах симпатрического сосуществования родительских бисексуальных видов и является здесь важнейшим (Angus, Schultz, 1979; Angus, 1980; Vrijenhoek, 1984). Способность генома *P. monacha* попеременно участвовать в гибридогенном и обычном половом процессах обеспечивает приток мутаций из бисексуальных популяций в гибридогенные. Этот процесс оказывается выгодным и для бисексуальной *P. monacha*, так как он обеспечивает сохранение достаточно высокого уровня изменчивости в бисексуальных популяциях (Vrijenhoek, 1979a, 1979b). Дополнительным источником генетической вариации у гибридогенных форм является отцовский геном, заимствованный у бисексуального вида.

Клональная изменчивость в гиногогенетических популяциях значительно меньше, чем в гибридогенных. У гиногогенетических форм главными источниками генетической изменчивости являются образование клонов «de novo» и мутации.

Преимущества существования одного пола при партеногенезе связывают с удвоением темпов размножения и возможностью широкого расселения. Все однополо-женские формы рыб отличаются от партеногенетических животных тем, что являются облигатными паразитами и полностью зависят от близких бисексуальных видов. В первую очередь это относится к живородящим формам сем. Poeciliidae. Специальные исследования (McKay, 1971; Moore, McKay, 1971; Schultz, 1971) показали, что в смешанных однополо-двуполых популяциях *Poecilia* и *Poeciliopsis* устанавливается очень сложное взаимодействие между однополыми и двуполыми формами. Самцы бисексуальных видов умеют различать «своих» самок и самок из однополых популяций и предпочитают оплодотворять первых. Это прежде всего относится к представителям рода *Poeciliopsis*. Сходное явление наблюдается и в смешанных популяциях саламандр (Боркин, Даревский, 1980). Избирательность оплодотворения является результатом селекции генов, контролирующих брачное поведение. Параллельно, как это

показывают исследования самок  $P_{m-2}$ , возможны адаптивные изменения, усиливающие сходство гиногенетических самок с самками бисексуального вида (*Poecilia lucida*), что повышает вероятность самок быть оплодотворенными (Schultz, 1977; Leslie, Vrijenhoek, 1978).

Предпочтение, оказываемое самцами «своим» самкам, приводит к суммарному снижению плодовитости гиногенетических самок. Доля неоплодотворенных самок тем больше, чем выше численность однополой формы в популяции (Moore, 1976; Moore, Bradley, 1979). Для гибридогенных самок  $P_{m-o}$ , например, нежелательной является ситуация, при которой их численность достигает более 84.5 % (Moore, 1976). У серебряного карася благодаря внешнему оплодотворению эта зависимость выражена слабее, что позволило однополой форме карася широко распространиться и доминировать на основной части ареала.

Генетические преимущества гиногенетических форм связаны с их гибридной природой, амеиотическим типом созревания и триплоидией. Эти особенности открывают возможность возникновения и поддержания хорошо адаптированных гетерозиготных генетических систем (Vrijenhoek et al., 1977; Turner et al., 1980a, 1980c, 1982). Число гетерозиготных локусов ( $P$ ) у гиногенетических (и гибридогенных) форм значительно выше, чем у особей из бисексуальных популяций родительских видов (Vrijenhoek et al., 1977, 1978; Turner et al., 1980c, и др.). Высокий уровень гетерозиготности ( $H$  до 52 %) повышает стабильность развития рыб (Vrijenhoek, Lerman, 1982).

Специальные опыты, поставленные на гиногенетических самках *Poeciliopsis*, показали, что в лабораторных условиях они более жизнеспособны, чем самки близких двуполых видов. Однополость и гетерозис, свойственные гиногенетическим формам, позволяют им быстро восстанавливать свои популяции после периодов депрессии (Schultz, 1971; Bulger, Schultz, 1979, 1982). Дивергенция на различные клоны, различающиеся по характеру питания, температурной чувствительности и другим особенностям, позволяет дифференциально использовать условия среды и способствует быстрому освоению гибридогенными и гиногенетическими формами разных экологических ниш. Это, по-видимому, компенсирует уменьшенную плодовитость и определяет высокую численность однополых форм в пределах их ареала. На гибридогенных популяциях  $P_{m-1}$  и  $P_{m-o}$  показано, что между числом клонов и численностью однополых форм имеется очень высокая положительная корреляция (Vrijenhoek, 1979a, 1979b).

Специальный интерес представляют гибридогенез и гиногенез в связи с вопросами эволюции полиплоидных бисексуальных видов рыб. Большое число исследователей (Moore et al., 1970; Schultz, 1977; Васильев, 1977; Thibault, 1978; Боркин, Даревский, 1980) считают, что триплоидный гиногенез (и партеногенез) у позвоночных не является эволюционным тупиком.

Переход к тетраплоидному уровню возможен при скрещивании

триплоидных гиногенетических самок с самцами близких видов в результате объединения триплоидного женского и гаплоидного мужского пронуклеусов. Таким путем могла возникнуть тетраплоидная гиногенетическая форма серебряного карася (Такай, Ојита, 1983). Наличие четырех геномов открывает возможность восстановления диплоидности (нормального мейоза и перехода к обычному половому размножению). В эволюции гибридных гиногенетических форм этот процесс может привести к возникновению бисексуальных амфидиплоидов. Модель предполагаемого процесса возникновения бисексуальной амфидиплоидной формы успешно реализована на тутовом шелкопряде *Bombix mori* (Астауров, 1969, 1971). Экспериментальные исследования в этом направлении могут дать ценные результаты и на рыбах.

### ИНДУЦИРОВАННЫЙ ГИНОГЕНЕЗ

Возможность индуцированного диплоидного гиногенеза у рыб давно привлекает внимание исследователей. Получение жизнеспособных гиногенетических потомств у видов, размножающихся обычным половым путем, позволяет решить ряд важных теоретических вопросов биологии и насущных задач практической селекции.

Первые указания на возможность индуцированного гиногенеза имеются в работе Оппермана (Opperman, 1913), выполненной на ручьевой форели *Salmo trutta m. fario*. Позднее эти наблюдения подтвердили опыты с вьюном (Нейфах, 1956). Начало систематическим исследованиям по индуцированному диплоидному гиногенезу у рыб положено работами на вьюне и карпе (Ромашов и др., 1960; Головинская и др., 1963). В настоящее время индуцированный диплоидный гиногенез получен у многих видов рыб, главным образом объектов рыборазведения.

Acipenseridae, разные виды . . . . .	Ромашов и др., 1963
Salmonidae:	
кижуч <i>Oncorhynchus kisutch</i> . . . . .	Refstie et al., 1982
ручьевая форель <i>Salmo trutta</i> . . . . .	Purdom, 1969
радужная форель <i>S. gairdneri</i> . . . . .	Chourrout, 1980, 1982; Refstie, 1983
пелядь <i>Coregonus peled</i> . . . . .	Цой, 1972; Мانتельман, 1978
атлантический лосось <i>Salmo salar</i>	Refstie, 1983
Cyprinidae:	
европейский карп <i>Cyprinus carpio</i>	Головинская и др., 1963; Черфас, 1975, 1978; Nagy et al., 1978; Цой, 1981; Linhart et al., 1986
данио <i>Danio rerio</i> . . . . .	Streisinger et al., 1981
белый амур <i>Stenopharyngodon idella</i>	Stanley, Sneed, 1974; Nagy et al., 1978
белый толстолобик <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	Макеева, Корешкова, 1982
пестрый толстолобик <i>Aristichthys nobilis</i>	Макеева, Корешкова, 1982
Cobitidae:	
вьюн <i>Misgurnus fossilis</i> . . . . .	Ромашов и др., 1960; Ромашов, Беляева, 1965б
Pleuronectidae, разные виды . . . . .	Purdom, 1969, 1970; Purdom, Lincoln, 1974; Thompson, 1983



#### Методы получения диплоидного гиногенетического потомства.

Экспериментальный диплоидный гиногенез требует решения двух задач: генетической инактивации мужских хромосом и устранения редукции женского хромосомного комплекса. Инактивация мужских хромосом достигается обработкой спермы высокими дозами мутагенов. Для этой цели используют  $\gamma$ -, X- и ультрафиолетовые лучи (радиационный гиногенез) и, реже, биологически активные соединения (химический гиногенез).

Возможность генетической инактивации мужской половой клетки связана с дифференциальной чувствительностью хромосом и цитоплазмы к мутагенному воздействию. Более высокая чувствительность наследственного аппарата позволяет подобрать такие дозы мутагенов, при которых мужские хромосомы оказываются полностью разрушенными, но спермий еще сохраняет способность проникать в яйцеклетку и побуждать ее к развитию. Для генетической инактивации спермы ее облучают в дозах около 26 Кл/кг (100 кР) ( $\gamma$ -, X-лучи) либо в дозах от 100 до 300 Дж/м<sup>2</sup> (УФ-лучи). В опытах по химическому гиногенезу использовали эмбихин (в концентрации 1—3 мг/л), диметилсульфат ( $7.7 \times 10^{-3}$  М) и некоторые другие соединения (Васецкий, 1966; Котомин, 1968; Цой, 1972). При химическом гиногенезе имеется опасность попадания мутагена в яйцеклетку, что может неблагоприятно повлиять на развитие зародышей (Мантельман, Кайданова, 1978).

Цитологический анализ показал (Ромашов, Беляева, 1964, 1965а), что проникший в яйцеклетку облученный спермий преобразуется в мужской пронуклеус, но в дальнейшем мужские хромосомы претерпевают пикноз и элиминируются. Внесенная спермием центриоль обеспечивает формирование веретена первого деления дробления, в котором участвуют только женские хромосомы. Таким образом, при полной генетической инактивации спермия развитие зародыша протекает за счет женских хромосом, т. е. гиногенетически.

Проблема экспериментального диплоидного гиногенеза сводится в первую очередь к разработке методов диплоидизации женского набора хромосом. У рыб зрелая овулировавшая икра находится на стадии метафазы II мейоза и содержит редуцированное число хромосом. Эмбрионы, возникающие при осеменении икры генетически инактивированной спермой, представляют собой гаплоидов с определенным комплексом отклонений в развитии («гаплоидный синдром»). Наиболее характерными дефектами являются: укорочение и искривление тела, оводнение перикарда, недоразвитие глаз, нарушение пигментации. Гаплоиды сравнительно благополучно переживают эмбриогенез, но погибают при вылуплении и в последующие сутки.

В редких случаях (с частотой обычно менее чем  $1 \times 10^{-3}$ ) среди гаплоидных потомков появляются единичные внешне нормальные эмбрионы, возникающие в результате спонтанной диплоидизации женского хромосомного комплекса. По данным К. А. Голловинской с соавторами (1963), спонтанный выход диплоидных

гиногенетических потомков карпа более высок при использовании перезревшей икры. Повышенную склонность к индуцированному диплоидному гиногенезу (до 1.7 % диплоидных эмбрионов) проявили гибриды от скрещивания европейского карпа с японским декоративным карпом (Черфас, Илясова, 1980а).

Для повышения частоты диплоидизации женского набора хромосом используют чаще всего температурные шоки (воздействие на икру высокими или низкими сублетальными температурами). Такое воздействие можно применять до осеменения икры (стадия метафазы II), вскоре после осеменения (стадия анафазы II) и в период первого деления дробления зародыша.

Температурный шок на стадии метафазы II—анафазы II препятствует отделению второго направительного тельца, и диплоидизация женских хромосом возникает в результате объединения двух гаплоидных наборов — продуктов второго деления мейоза (Макино, Ојита, 1943; Ромашов, Беляева, 1965а, и др.). Этот механизм диплоидизации, судя по данным генетического анализа, имеет место и при спонтанном появлении диплоидных гиногенетических зародышей у карпа и камбал (Головинская, Ромашов, 1966; Thompson et al., 1982).

Воздействие на икру в первом делении дробления разрушает веретено дробления и приводит к слиянию двух сестринских гаплоидных наборов первого митоза.

Процесс диплоидизации женских хромосом при индуцированном гиногенезе протекает не всегда достаточно точно. У карпа (Gervai et al., 1980а) и у данио (Streisinger et al., 1981) обнаружено много анеуплоидных гиногенетических зародышей.

Эффективность температурного шока определяется длительностью и температурой воздействия, а также состоянием женских хромосом к началу шока. Температурные условия связаны с видовыми особенностями рыб. Цитологические данные, полученные на вьюне (Ромашов, Беляева, 1965б), и косвенные наблюдения в опытах с карпом, форелью, пелядью, камбалами и кижучем показывают, что наиболее эффективным является воздействие после осеменения при прохождении женскими хромосомами стадии анафазы II.

С помощью температурных шоков удалось сильно повысить выход диплоидных гиногенетических потомков у разных видов рыб (табл. 48), а также получить в больших количествах триплоидных потомков при использовании необлученной спермы (табл. 49). В опытах с многими видами рыб температурный шок был успешно заменен повышенным гидростатическим давлением на стадиях метафазы и анафазы II и во время первого деления дробления (Streisinger et al., 1981; Chourrout, 1984; Lou, Purdom, 1984).

Массовые гиногенетические партии личинок получены в настоящее время у карпа, белого амура, данио и у гибридов двуполого серебряного карася с карпом (Черфас, 1975; Stanley, 1976а; Nagy et al., 1978; Черфас, Илясова, 1980а, 1980б). Гибриды карася с карпом обладают уникальной способностью давать многочислен-

Получение гиногенетических диплоидов с помощью температурных шоков

Таксон	Мелония температурного шока					Количество диплоидных потомков, %		Литературный источник
	стадия	время после осеменения, мин	t°C	продолжительность воздействия, мин	Контроль, %			
					опыт	без шока		
Осетровые, разные виды	М II	0	3-4	180-360	0.3-4.3	0.3-1.5	[3]	
Радужная форель <i>Salmo gairdneri</i>	?	25	26	20	80	0	[7]	
Кижуч <i>Oncorhynchus kisutch</i>	М II	0-10	0.5	240	0.2-8.7	0	[11]	
Пелядь <i>Coregonus peled</i>	М II	5-7	0	120	0.3-5.7	0.06-0.5	[1]	
Карп <i>Cyprinus carpio</i>	М II	0	8-9	210	8.0	0.1	[5]	
	М II	0	7.5	330	22.2	1.0	[6]	
	М II	0	6-7	300	2.8-13.0	0.3-3.1	[4]	
	А II	15	4	60	36.4	0.2	[8]	
	А II	5	4	60	8.2	0.2	[8]	
Данно <i>Brachydanio regio</i>	Дробление	13	41.4	2	10-20.0	0.0003 (?)	[12]	
Белый амур <i>Ctenopharyngodon idella</i>	?	5	4	60	23.0	—	[8]	
Вьюн <i>Misgurnus fossilis</i>	А II	10	0.5-3.0	180	14.9	0.3	[2]	
	А II	8	34	4	7.0	—	[2]	
	?	20	1	180	>60.0	<1.0	[9]	
	?	10-20	0.5	240	93.0	3.5-4.0	[9-10]	

Примечание. М II и А II — метафаза и анафаза второго деления мейоза. Литературные источники: [1] — Мангельман, 1978; [2] — Романов, Беляева, 1965; [3] — Романов и др., 1963; [4] — Цой, 1981; [5] — Черфас, 1975; [6] — Черфас, Илкова, 1980; [7] — Chouout, 1980; [8] — Nagy et al., 1978; [9] — Purdom, 1969; [10] — Purdon, Lincoln, 1974; [11] — Relstie et al., 1982; [12] — Streisinger et al., 1981.



ных диплоидных гиногенетических потомков без применения шоковых воздействий. Эта способность обусловлена выпадением редукции хромосом в процессе созревания овоцитов у гибридных самок (Емельянова, Черфас, 1980).

Гиногенетическая природа диплоидных потомков может быть доказана посредством морфологического изучения рыб либо (точнее) с помощью специального генетического анализа. Морфологические критерии используют при отдаленных скрещиваниях — при осеменении спермой вида, четко отличающегося по морфологическим особенностям от материнской формы. Во всех случаях такого гетерогенного осеменения (табл. 50) потомства имели признаки только материнского вида.

Анализ по генам-маркерам применим при работе с генетически хорошо изученными объектами. Пока что наиболее интенсивно маркерные гены применяют в работах с карпом. Подтверждением гиногенеза в такого рода исследованиях является отсутствие потомков с доминантным (или кодоминантным) признаком отца. Примером может служить появление разбросанных карпов (*ss*) в потомствах от скрещивания разбросанной самки карпа с самцом сазана, имеющим генетическую формулу *SS*. Отсутствие потомков доминантного типа, т. е. чешуйчатых, полностью подтверждало генетическую инактивацию облученной спермы сазана (Головинская и др., 1963). В опытах с карпом использовали также ген чешуйчатого покрова *N*, ген рисунка *D*, ген светлой окраски *L*, некоторые биохимические маркеры (кодоминантные аллели трансферрина, мышечной эстеразы и др.) (Черфас, 1977; Черфас, Трувеллер, 1978).

Особенно удобны в таких исследованиях гены, проявляющиеся на ранних эмбриональных и личиночных стадиях, например доминантные аллели дупликатных генов оранжевой окраски у карпа (*B<sub>1</sub>B<sub>2</sub>*), ген окраски *gol<sup>+</sup>* у данио (Streisinger et al., 1981), белковые локусы у атлантического лосося (Stanley, 1983).

**Цитогенетические особенности индуцированного гиногенеза.** Цитологический механизм диплоидизации хромосомного набора яйцеклетки определяет важнейшие черты искусственного гиногенеза: расщепление в потомствах и высокую гомозиготность гиногенетических особей. Эти особенности коренным образом отличают индуцированный мейотический гиногенез от естественного амеиотического.

Анализ расщепления в гиногенетических потомствах наиболее полно проведен у карпа (Головинская, Ромашов, 1966; Черфас, 1977; Черфас, Трувеллер, 1978; Nagy et al., 1979) и у радужной форели (Thorgaard et al., 1983). Пять локусов исследовано у камбал (Purdum et al., 1976; Thompson, 1983), фрагментарные данные опубликованы по данио (Streisinger et al., 1981). Гиногенетические потомства, полученные от гетерозиготных самок, включали три генотипических класса особей: два — гомозиготных и один — гетерозиготный (табл. 51). Такой характер расщепления является результатом случайной сегрегации аллелей и межхроматидного

Получение триплоидов с помощью температурных шоков

Вид	Время после осеменения, мин	Продолжительность шока, мин	t °C	Выход триплоидных и тетраплоидных потомков, %	Литературный источник
Осетровые (Acipenseridae), разные виды	3—5	3—7	34	33—52	[11]
	1-е деление дробления	1—5	34	2—14 (4n)	[11]
Лососевые: радужная форель <i>Salmo gairdneri</i> горбуша <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> кета <i>O. keta</i> микижа <i>Salmo mykiss</i>	25	20	26	100	[2]
	10	1	37	>40	[9]
	300	1	36	>10 (4n)	[6]
	30	10	29	21	[1]
	39	7	31—32	6	[1]
	20	7	31—32	24	[1]
Карповые, обыкновенный карп <i>Cyprinus carpio</i>	1—9	45	0—2	100	[3]
	5	60	5	100	[12, 13]
Сомовые, канальный сомик <i>Ictalurus punctatus</i>	3	90—180	0	56	[7, 8]
	10	5	34	50	[7, 8]
Хромисы, тилapia <i>Tilapia aurea</i>	15	60	11	75	[10]
	15	120—240	0—1	100	[4, 5]

Литературные источники: [1] — Черненко, 1981; [2] — Chourrout, Quillet, 1982; [3] — Gervai et al., 1980; [4] — Lincoln, 1981; [5] — Purdom, 1972; [6] — Reistie, 1981; [7, 8] — Swarup, 1959a, 1959b; [9] — Thorgaard et al., 1981; [10] — Valenti, 1975; [11] — Васецкий, 1967; [12, 13] — Wolfers et al., 1981, 1982.

перекреста между геном и центромерой в первом делении мейоза (рис. 76).

Перекрест является фактором, ограничивающим гомозиготность гиногенетических потомков. У карпа, радужной форели и камбал доля гиногенетических гетерозигот оказалась очень разной по отдельным генам. Это обусловлено, по-видимому, различными расстояниями генов от центромеры и, соответственно, разной частотой межхроматидного обмена. По некоторым генам доля гетерозиготных потомков очень высока (табл. 51). Особенно большие

Список видов рыб, у которых получены гиногенетические потомства с использованием облученной спермы других видов

Скрещиваемые виды		Литературный источник
самки	самцы (сперма облучена)	
Осетр <i>Acipenser güldenstädti</i>	Белуга <i>H. huso</i>	[8]
Белуга <i>Huso huso</i>	Осетр <i>A. güldenstädti</i>	[8]
Кижуч <i>Oncorhynchus kisutch</i>	Чавыча <i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	[6]
Радужная форель <i>Salmo gairdneri</i>	Кижуч <i>O. kisutch</i>	[1]
Карп <i>Cyprinus carpio</i>	Разные виды рыб	[2 и др.]
Белый амур <i>Ctenopharyngodon idella</i>	Золотая рыбка <i>Carassius auratus</i>	[10]
То же	Карп <i>Cyprinus carpio</i>	[9]
Белый толстолобик <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	То же	[3]
Вьюн <i>Misgurnus fossilis</i>	» »	[7]
То же	Золотой карась <i>Carassius carassius</i>	[7]
» »	Серебряный карась <i>C. auratus gibelio</i>	[7]
Обыкновенная камбала <i>Pleuronectes platessa</i>	Камбала <i>Hippoglossus hippoglossus</i>	[5]
То же	Камбала <i>Platichthys flesus</i>	[4]

Литературные источники: [1] — Chourrou, 1982; [2] — Головинская и др., 1963; [3] — Макеева, Корешкова, 1982; [4] — Purdom, 1969; [5] — Purdom, Lincoln, 1974; [6] — Refstie et al., 1982; [7, 8] — Ромашов и др., 1961, 1963; [9] — Stanley, Jones, 1976; [10] — Stanley, Sneed, 1974.

цифры получены для радужной форели (Thorgaard et al., 1983; Sjøtomard, 1984). У карпа мейотический гиногенез ускоряет гомозиготизацию быстрее, чем другие системы близкородственного скрещивания, включая самооплодотворение (Nace et al., 1970). Средняя вероятность перехода генов в гомозиготное состояние за одно поколение составляет у карпа 0.6 (Черфас, 1977); по данным других авторов, учитывавших расщепление по трем генам, этот показатель достигает 0.9 (Nagy et al., 1979).

Диплоидизация женских хромосом на стадии первого деления дробления обеспечивает переход всех генов в гомозиготное состояние. В связи с большой средней частотой межхроматидного перекреста у радужной форели рекомендуется при работе с форелью применять именно этот способ увеличения коэффициента инбридинга путем гиногенеза.

**Общие свойства гиногенетических потомков.** В гиногенетических потомствах наблюдаются разнообразные признаки инбредной депрессии: пониженная выживаемость, замедленный темп роста, наличие морфологических дефектов, нарушения в развитии воспроизводительной системы.

Выживаемость особенно сильно понижена на ранних личиночных стадиях. Это установлено в опытах, проведенных с осетровыми рыбами, форелью, пелядью, карпом, вьюном и камбалой (Ромашов и др., 1963; Ромашов, Беляева, 1965б; Purdom, 1969; Цой, 1972;



Таблица 51

Расщепление в гиногенетических потомствах у радужной форели, карпа и камбалы по биохимическим локусам

Локус	Генотип самки, аллели	Число особей в потомствах, шт. (в скобках — фенотипы)		
		гомозиготы		гетерозиготы
Радужная форель <i>Salmo gairdneri</i> (Thorgaard et al., 1983)				
<i>Ldh-4</i>	1/2	39(1)	55(2)	2(1/2)
<i>Mdh-1</i>	1/2	11(1)	5(2)	5(1/2)
<i>Pgm-2</i>	1/2	46(1)	44(2)	14(1/2)
<i>Sod-1</i>	1/2	0(1)	0(2)	129(1/2)
<i>Idh-2</i>	1/2	33(1)	23(2)	128(1/2)
<i>Idh-3</i>	1/2	63(1)	82(2)	201(1/2)
<i>Glp-1</i>	1/2	41(1)	50(2)	90(1/2)
<i>Est-1</i>	1/2	11(1)	18(2)	148(1/2)
Карп <i>Cyprinus carpio</i> (Черфас, Трувеллер, 1978; Nagy et al., 1978; Linhart et al., 1986)				
<i>Est-1</i>	B/C	28(B)	25(C)	21(B/C)
<i>Est-2</i>	B/b	38(B)	32(b)	7(B/b)
<i>Tj</i>	A/C	79(A)	76(C)	10(A/C)
<i>Tj</i>	A/D	56(A)	72(D)	5(A/D)
<i>Tj</i>	A/B	69(A)	65(B)	9(A/B)
<i>Ldh-B1</i>	A/B	45(A)	32(B)	51(A/B)
<i>Ldh-B1</i>	A/B	33(A)	24(B)	42(A/B)
Камбала <i>Pleuronectes platessa</i> (Purdom et al., 1976)				
<i>Pgm</i>	3/4	30(3)	42(4)	324(3/4)
<i>Gpi-B</i>	6/7	41(6)	42(7)	5(6/7)
<i>Gpi-B</i>	4/6	71(4)	60(6)	133(4/6)
<i>Mdh-A</i>	2/3	70(2) *	124(3) *	124(2/3)

Примечание. \* — достоверное отклонение от отношения гомозигот 1:1.

Chougrout, 1982). Наблюдается гибель большого числа особей уже при вылуплении и при переходе на активное питание. В течение первых двух недель постэмбрионального периода развития гибель личинок карпа составляла около 50 % (Головинская и др., 1963; Черфас, 1975). У камбал спустя 10 сут после вылупления оставалось в живых менее 10 % личинок (Purdom, 1969), у осетровых вся молодь погибала при переходе на активное питание (Ромашов и др., 1963), у радужной форели к этому же времени смертность достигала 50 % (Chougrout, Quillet, 1982). У гиногенетических рыб повышена изменчивость (Quillet et al., 1985).

Выживаемость гиногенетических карпов за 2 месяца совместного выращивания равнялась в четырех разных опытах 9, 13, 21 и 95 % от выживаемости контрольных рыб (Nagy et al., 1978).

По нашим данным (Черфас, 1978), выживаемость гиногенетических карпов на протяжении первого года жизни составляет в среднем 20 %, а в течение второго лета — 40 %. Выживаемость разных индивидуальных потомств сильно варьирует. У старших возрастных групп показатели выживаемости лучше (80—90 %).

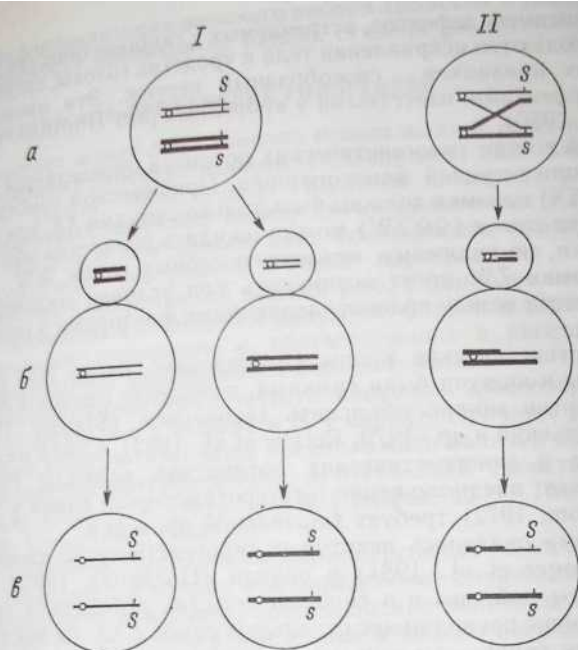


Рис. 76. Схема распределения хромосом и диплоидизации зародышей при диплоидном гиногенезе у карпа *Cyprinus carpio*.

I — без перекреста; II — перекрест и появление кроссоверного класса; а — овоциты 1-го порядка (2n); б — овоциты 2-го порядка и первые направительные тельца; в — гиногенетические диплоиды (обе сестринские хромосомы остаются в яйце).

У гиногенетических белых амуров из 34 диплоидов к трехгодовалому возрасту сохранилось 6 особей (Stanley, 1976b), у данию к моменту наступления половой зрелости выжило около 20% первоначально полученных диплоидных потомков (Streisinger et al., 1981). В то же время у гиногенетических сеголетков пеляди зарегистрирована высокая выживаемость — до 90% (Цой, 1972).

Сравнение роста гиногенетических карпов 3-го поколения индуцированного гиногенеза с ростом контрольных рыб — полусибсов, полученных от скрещивания той же гиногенетической самки с обычным самцом карпа, показало, что к 70-м суткам выращивания в садках гиногенетические карпы отстали по весу вдвое (Черфас, 1978).

Средний вес сеголетков, выращенных в прудах, варьировал очень сильно (от 5 до 83 г) в зависимости от выживаемости в индивидуальных потомствах и связанной с этим плотности посадки рыб. Прирост за летний сезон у двухлетков и более старших возрастных групп доходил до 1 кг (Черфас, 1975). У гиногенетических амуров депрессии роста не наблюдалось (Stanley, Sneed, 1974).

Среди внешних дефектов, встречаемых у гиногенетических рыб, часто наблюдаются искривления тела и уродства головы; среди поведенческих признаков — своеобразный вертеж. Эти аномалии сходны с дефектами, известными у инбредных рыб (Purdom, 1969; Chougrout, 1980).

Половой состав гиногенетических потомств определяется хромосомной конституцией женского пола. При женской гомогаметности ( $\text{♀♀ XX}$ ) потомки должны быть только самками  $\text{XX}$ ; при гетерогаметности самок ( $\text{♀♀ ZW}$ ) можно ожидать появления обычных самцов  $\text{ZZ}$  и, по-видимому, нежизнеспособных самок  $\text{WW}$ . Нормальные самки  $\text{ZW}$  могут возникнуть при условии маловероятного перекреста между полоопределяющими факторами в половых хромосомах.

Все гиногенетические карпы (исследовано около 500 рыб), белые амур и кижучи были самками, появление самцов в одной опытной партии можно объяснить засорением (Stanley, 1976a, 1976b; Гомельский и др., 1979; Refstie et al., 1982). Самки и самцы обнаружены в гиногенетических потомствах камбалы *Pleuronectes platessa*; предположение о гетерогаметности самок у этого вида (Purdom, 1972) требует тщательной проверки.

Двуполыми оказались некоторые гиногенетические клоны даanio (Streisinger et al., 1981) и пеляди (Полякова, 1986). Единичные самцы найдены и в гиногенетических потомствах других рыб. Спонтанное превращение отдельных самок с  $\text{XX}$ -хромосомами в самцов при гиногенезе связано с ослаблением гомеостаза развития и повышенной чувствительностью высокогомозиготных гиногенетических особей.

Во многих гиногенетических потомствах карпа обнаружены самки с дефектами в развитии воспроизводительной системы (Головинская и др., 1974a; Гомельский и др., 1979). Наиболее типичными нарушениями являются редукция половой железы, асимметрия правой и левой долей железы, интерсексуальность. Эти нарушения ведут к снижению плодовитости, а иногда и к полной стерильности. Среди гиногенетических рыб имеются и нормально плодовитые самки. Это позволило получить 2—4-е (у карпа) и 2-е (у белого амура и пеляди) гиногенетические поколения (Черфас, 1975; Stanley, 1976b; Vakoš, 1978; Nagy et al., 1978; Черфас, Илясова, 1980a; Полякова, 1986). Повышена выживаемость во 2-м гиногенетическом поколении до 68 % у даanio (Streisinger et al., 1981). Интенсивный отбор на увеличение жизнеспособности и нормальное развитие половых желез в ряду гиногенетических поколений могут, по-видимому, существенно ослабить инбредную депрессию за счет элиминации вредных рецессивных генов.

Спонтанный выход гиногенетических диплоидов во 2-м и 3-м поколениях у карпа был на порядок выше, чем в гиногенетических потомствах от обычных самок карпа, и достигал 2.0 и 3.5 % от числа зародышей, приступивших к развитию (Черфас, Илясова, 1980a). Это является суммарным результатом более высокой час-



тоты диплоидизации женского набора хромосом и повышенной выживаемости потомков на ранних стадиях развития.

### ПРАКТИЧЕСКОЕ ПРИМЕНЕНИЕ ГИНОГЕНЕЗА

Гиногенез может быть широко использован в генетических и селекционных работах с рыбами (Головинская, 1968; Stanley, Sneed, 1974; Черфас, 1978, и др.). Гиногенез позволяет уловить межхроматидный перекрест между двумя гомологами в первом делении мейоза и тем самым дает возможность картировать гены относительно центромеры. Такое картирование осуществлено в работах с несколькими видами рыб, в наиболее полной степени оно проведено в отношении радужной форели и карпа (табл. 52). В величине перекреста и соответственно в расстояниях генов от центромеры наблюдаются большие колебания.

По некоторым генам частота появления кроссоверов достигает 100 % (гены *Sod* у форели и *N* у карпа). Причины этого явления пока не ясны; можно лишь предположить наличие положительной хромосомной интерференции, допускающей единственный обмен между локусом и центромерой (Черфас, 1977; Thorgaard et al., 1983; Guymard, 1984).

С помощью гиногенеза возможно решение таких важных вопросов генетической теории, как определение степени паратипической изменчивости признаков, точная оценка величины инбредной депрессии у рыб, быстрое выявление и анализ наследования рецессивных генов, определение хромосомной конституции пола, и некоторых других.

В селекции индуцированный мейотический гиногенез может быть использован прежде всего для ускоренного создания инбредных линий с целью последующей промышленной гибридизации. Особенно перспективна диплоидизация хромосом при гиногенезе за счет слияния ядер на стадии первого деления дробления.

Успех работы зависит от фертильности самок. Возможны три типа скрещиваний при промышленной гибридизации:

- 1) скрещивание гиногенетических самок с неродственными самцами (своеобразный топкросс);
- 2) скрещивание инбредных производителей разного происхождения (межлинейные скрещивания);
- 3) получение двойных гибридов (помесей между четырьмя инбредными линиями).

Межлинейные скрещивания требуют предварительного получения инбредных самцов. Эта задача может быть решена путем гормональной инверсии пола у части гиногенетических самок либо с помощью индуцированного андрогенеза.

Высокоинбредные самцы могут быть получены также путем многократных возвратных скрещиваний гиногенетических самок с их «обычными» сыновьями (Nagy, Csányi, 1978; см. гл. 8). Этими же авторами предложено получение так называемых полугиногенетических бисексуальных линий. Данная система скре-

Таблица 52

Расстояние генов от центromеры при допущении полного подавления двойного перекреста

Признак	Локус	Расстояние от центromеры, % перекреста	Литературный источник
Радужная форель <i>Salmo gairdneri</i>			
Лактатдегидрогеназа	<i>Ldh-3,4</i>	0—1.1	[7, 8]
Малатдегидрогеназа	<i>Mdh-1</i>	11.9	[7]
	<i>Mdh-3,4</i>	49.1	[7]
Маликэнзим	<i>Me-2</i>	40.6	[8]
Изоцитратдегидрогеназа	<i>Idh-2</i>	34.8—38.6	[7, 8]
	<i>Idh-3</i>	29.0	[7]
α-Глицерофосфатдегидрогеназа	<i>αGpd-1 *</i>	49.4	[8]
	<i>αGpd-3 *</i>	38.1	[8]
Фосфоглюконаткиназа	<i>Pgk</i>	32.9	[8]
Фосфоглюкомутаза	<i>Pgm-2</i>	0—6.8	[7, 8]
Фруктозодифосфатаза	<i>Fdp</i>	48.5	[8]
Глицил-лейцилпептидаза	<i>Glp</i>	24.9	[7]
Супероксиддисмутаза	<i>Sod-1</i>	47.0—50.0	[7, 8]
Эстераза	<i>Est-1</i>	41.8	[7, 8]
Карп <i>Cyprinus carpio</i>			
Чешуйный покров	<i>S</i>	2(6) **	[1, 2]
	<i>N</i>	49	[1]
Рисунок на спине	<i>D</i>	35	[1]
Окраска светлая	<i>L</i>	37	[1]
Окраска оранжевая, дубликатные гены	<i>B1, B2</i>	6.1(6.6) **	[2]
Эстераза	<i>Est-2</i>	5	[1]
Эстераза	<i>Est-1</i>	14	[1]
Трансферрин	<i>Tj</i>	3	[1]
Данио <i>Brachydanio rerio</i>			
Эстераза	<i>Est</i>	7.0	[4]
Камбала ( <i>Pleuronectes platessa</i> )			
α-Глицерофосфатдегидрогеназа	<i>αGpd</i>	19.6	[5]
Малатдегидрогеназа	<i>Mdh-A</i>	19.5, 17.9	[3, 5]
Фосфоглюкомутаза	<i>Pgm</i>	40.9, 34.6 ***	[3, 5, 6]
Глюкозофосфатизомераза	<i>Gpi-A</i>	22.5, 14.6 ***	[3, 5, 6]
	<i>Gpi-B</i>	8.5, 11.6 ***	[3, 5, 6]

Примечание. \* — в обозначении авторов — G3pd; \*\* — расстояния, даваемые нами с соавторами (Nagy et al., 1979), приведены в скобках, они рассчитаны при допущении полного отсутствия интерференции — подавления «двойного» перекреста, т. е. перинтерференции I. \*\*\* — данные по спонтанному гиногенезу.

Литературные источники: [1] — Черфас, Трувеллер, 1978; [2] — Nagy et al., 1979; [3] — Purdom et al., 1976; [4] — Streisinger et al., 1981; [5] — Thompson, 1983; [6] — Thompson et al., 1982; [7] — Thorgaard et al., 1983; [8] — Wright et al., 1983.

шиваний предполагает ускоренную элиминацию вредных генов, но более медленное (по сравнению с гиногенезом) возрастание гомозиготности.

У видов с мужской гетерогаметностью гиногенез может быть использован для получения однополо-женского потомства. Огра-

нижающим фактором в таких работах может явиться пониженная плодовитость гиногенетических самок. Удовлетворительное решение этой задачи требует сочетания гиногенеза с гормональной инверсией пола: обычных самок скрещивают с гиногенетическими самцами-инверсантами. Этот метод намечено применить для регуляции пола у лососевых, тилапий, камбал и карповых рыб (Chevasse et al., 1979; Bye, Jones, 1981, и др.).

Разработан способ воспроизводства «в себе» отдаленных гибридов рыб с мужской стерильностью (Черфас и др., 1981). У гибридов караса с карпом таким путем уже получено 3-е последовательное поколение (Черфас, Емельянова, 1984).

Гиногенез может быть использован также для контроля над размножением рыб в естественных условиях путем интродукции в природу однополо-женского потомства (Stanley, Sneed, 1974).

Индукцированный гиногенез включен в ряд селекционных программ, составленных для карпа. Наиболее продвинуто использование этого метода в работах по селекции казахстанского и венгерского карпов.

В последнее время появились работы, содержащие новые сведения о естественном и индуцированном гиногенезе у различных видов рыб. Приведем здесь наиболее важные результаты этих работ.

Триплоидная форма недавно открытого диплоидно-триплоидного комплекса *Rutilus alburnoides* размножается, по-видимому, посредством гиногенеза. Эта разновидность, как и диплоидная гиногенетическая форма атерины *Menidia clarkhubbsi*, имеет, очевидно, гибридное происхождение (Echelle et al., 1983; Collares-Pereira, 1984, 1985, 1986).

Выживаемость и скорость роста гиногенетической радужной форели на первом году жизни составляют не более 30—50 % от тех же показателей у контрольных рыб (Quillet, Blanc, 1985).

Спонтанный выход диплоидов в ряду гиногенетических поколений существенно возрастает, у пеляди во 2-м поколении он доходит до 30 % (Полякова, 1986). Это связано с увеличением частоты диплоидизации женского набора хромосом и повышением выживаемости потомства на ранних стадиях развития.

Предложен новый способ расчета коэффициента инбридинга при индуцированном гиногенезе, основанный на частоте межхроматидного перекреста (Allendorf, Leary, 1984). Показано, что после трех-четырех поколений гиногенеза прирост коэффициента инбридинга замедляется благодаря относительному увеличению частоты перекреста.

Быстро возрастает число видов, у которых удалось получить гиногенетические потомства. К ним относятся кета, сима и айю из сем. лососевых (Onozato, 1984; Taniguchi et al., 1986), два вида индийских карпов (John et al., 1984), вьюн *Misgurnus anguillicaudatus* (Suzuki et al., 1985), европейский сом (Krasznai, Márián, 1986), медака *Oryzias latipes* (Naruse et al., 1985), макропод (Gervai, Csányi, 1984), и некоторые другие.



## ЗАДАЧИ И МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ РЫБ

## ЦЕЛИ СЕЛЕКЦИИ

Улучшение продуктивных качеств рыб путем селекции возможно благодаря наличию у них, как и у других организмов, изменчивости многих морфологических, физиологических и биохимических признаков. Значительная часть этой изменчивости, как мы видели, является наследственной, этим обеспечивается эффективность селекционной работы. Уровень генетической изменчивости в популяциях рыб, судя по результатам исследований полиморфизма белков, очень высок.

Селекционно-генетические мероприятия в равной степени необходимы как при одомашнивании и создании новых пород прудовых рыб, так и при воспроизводстве и товарном выращивании озерно-речных, проходных и морских рыб. Охрана запасов и улучшение качества промысловых диких видов рыб, не воспроизводимых человеком, также требуют учета и использования данных современной генетики. Большую роль играют генетика и селекция и при работе с аквариумными рыбами.

**Цели селекции прудовых и садковых рыб, полностью одомашненных человеком.** Главной задачей в этом случае является повышение продуктивных качеств существующих и вновь создаваемых пород. Это повышение может быть достигнуто в первую очередь путем ускорения роста и увеличения выживаемости выращиваемых рыб (Schäperclaus, 1961; Кирпичников, 1966а; Kirpichnikov, 1971b, и др.).

Темп роста определяется количеством съеденной пищи и степенью ее усвоения. Соответственно можно говорить о двух направлениях селекции по скорости роста — на более полное выедание кормовых организмов и кормовых смесей (повышение кормовой активности) и на лучшее усвоение пищи (снижение кормового коэффициента) (Кирпичников, 1966а; Steffens, 1975; Merla, 1979; Kinghorn, 1981; Gjedrem, 1983). В обоих случаях успех селекции будет в значительной степени зависеть от устойчивости рыб к отдельным неблагоприятным изменениям внешней среды и к болезням.

Важнейшей целью селекции прудовых и особенно садковых рыб является повышение их устойчивости к воздействиям окружающей среды, в частности к высокой или низкой температуре, к снижению содержанию в воде кислорода, к обитанию в кислых во-

дах с низкими значениями рН, к наличию в воде промышленных и сельскохозяйственных отходов, накоплению продуктов обмена и т. д. (Kirpichnikov, 1971b; Swarts et al., 1978, и др.). Особое значение отбор на устойчивость приобретает при развитии садкового (так называемого стойлового) содержания рыб и при выращивании рыб в бассейнах, аквариумах и в водоемах-охладителях при электростанциях (Steffens, 1975; Зонova, Пономаренко, 1980, 1982; Головинская, 1983).

Немаловажную роль в селекционных программах должна играть и селекция на повышение устойчивости рыб к инвазионным и инфекционным заболеваниям, в особенности к широко распространенным (глобальным) вирусным и бактериальным болезням и к очаговым болезням, характерным для определенного района и трудно поддающимся обычным мерам лечения и профилактики (Wolf, 1954; Snieszko, 1957; Schäperclaus, 1961; Ehlinger, 1964, 1977; Кирпичников, 1966a, 1966b; Kirpichnikov, 1971b; Кирпичников и др., 1972a, 1972b, 1976; Gjedrem, Aulstad, 1974; Илясов, 1983; Gjedrem, 1983).

Большое значение для развития прудового и садкового рыбоводства имеет улучшение показателей, связанных с размножением рыб. Задачи селекции в этом случае могут быть очень различными в зависимости от объекта селекции и условий выращивания рыб. Так, для прудового карпа *Cyprinus carpio*, пеляди *Coregonus peled* и тилапии *Tilapia spp.* выгодно замедленное половое созревание (Кирпичников, 1966a; Чан Май-Тхиен, 1971; Андрияшева и др., 1978, 1983b). При селекции радужной форели *Salmo gairdneri* и сибирской пеляди нередко целесообразно добиваться сдвига срока созревания производителей на более удобное время и создавать породы с разными сроками наступления половой зрелости (Schäperclaus, 1961; Steffens, 1974a, 1974b; Андрияшева, 1981; Kincaid, 1981, 1985; Андрияшева и др., 1983b). Изменение времени созревания, сопровождаемое эффективным ответом на гипофизарную инъекцию, необходимо при проведении селекции белого амура *Ctenopharyngodon idella* и двух видов толстолобиков *Hypophthalmichthys molitrix* и *Aristichthys nobilis* (Конрадт, 1973). При селекции некоторых видов рыб весьма существенное значение может приобрести отбор на увеличение плодовитости и повышение жизнеспособности эмбрионов (Слуцкий, 1978; Мантельман, 1980, 1983; Андрияшева, 1981; Андрияшева и др., 1983b).

Одной из важнейших, но трудно выполнимых задач селекции следует считать улучшение качества рыб как продуктов питания — увеличение удельного веса съедобных частей, снижение жирности мяса, уменьшение костистости и т. д. (Sengbusch, Meske, 1967; Moav et al., 1971, 1979; Steffens, 1975; Bakoš, 1979; Gjedrem, 1983).

В странах с широко развитой системой любительского лова рыб показателем при селекции становится легкость вылова рыб на удочку при сохранении ими способности к сопротивлению (Beukema, 1969; Saunders, 1977). Для быстро созревающих рыб

(например, тилапий) первостепенной задачей является подбор сочетаний, дающих однополое потомство или потомство с полной стерильностью хотя бы одного из полов (Hickling, 1968; Chaudhuri, 1971; Chevassus, 1979; Moav, 1979; Hulata et al., 1981, 1983). Для голецов рода *Salvelinus*, в том числе для гибридов *S. fontinalis* × *S. namaycush*, высаживаемых в глубокие пруды, одной из задач селекции является повышение способности рыб к удержанию газов в плавательном пузыре (Tait, 1970). Могут быть и другие, еще более специальные цели селекции прудовых рыб.

Достижение каждой из перечисленных здесь задач требует проведения большой, хорошо продуманной и часто очень длительной селекционной работы. Особенно трудно достигается изменение признаков, связанных с размножением. Наследуемость таких признаков обычно невелика (см. гл. 4), так как они определяются в значительной мере хорошо сбалансированными устойчивыми полиморфными генетическими системами, созданными в ходе постоянно действующего естественного отбора. Не менее сложна и селекция на устойчивость к заболеваниям, требующая выделения специальных изолированных участков и поисков маркеров устойчивости (Hutt, 1970, 1974). Трудности такой селекции заключаются прежде всего в природе взаимоотношений между «хозяином» (рыба) и «паразитом» (возбудитель болезни). Обычно возбудитель болезни размножается во много раз быстрее и эффективнее хозяина, в ходе размножения он легко (в результате отбора) может изменить свою генетическую природу и вновь стать опасным для отселекционированного на устойчивость хозяина.

Переход на индустриальные методы выращивания рыб (в садках, водохранилищах и т. д.) требует их быстрого приспособления к новой среде обитания, новым видам кормов, новым способам размножения. Это должно быть отражено во всех селекционных программах.

Селекция должна начинаться одновременно с одомашниванием новых видов пресноводных рыб. Опоздание с началом селекционных работ может привести к обеднению генетической структуры разводимого вида (породы) и даже к быстрому его вырождению.

**Цели селекции разводимых человеком озерно-речных, проходных и морских рыб.** При работе с неодомашненными рыбами, являющимися объектами разведения, в особенности с такими ценными видами, как осетровые рыбы, лососи и сиги, задачи селекции оказываются иными. Главная цель заключается в сохранении сложной естественной популяционной структуры каждого вида (Алтухов, 1973; Larkin, 1981; Головинская, 1983; Казаков и др., 1983). Особенно это актуально для проходных лососевых рыб, обладающих сильным инстинктом дома, т. е. возвращающихся после нагула в море именно в ту реку или озеро и даже точно на то нерестилище, в котором они появились на свет. У таких рыб имеется множество локальных, репродуктивно изолированных популяций, генетически и экологически различающихся между собой.



У нерки *Oncorhynchus nerka*, например, число таких популяций превышает 2000 (Allendorf, Utter, 1979), а у атлантического лосося *Salmo salar* доходит до 10 000 (Saunders, Bailey, 1980). Чтобы избежать генетического обеднения вида, необходимо при разведении и при планировании промысла принимать меры к воспроизводству возможно большего числа локальных и сезонных рас, составляющих данный вид или речное стадо. Это требование относится и к воспроизводству многих непроходных пресноводных и морских рыб.

Не менее важно сохранить высокую гетерогенность в каждой разводимой популяции, в особенности при работе с такими плодовитыми рыбами, как осетровые, сиги, сазан, лещ и др.

Можно наметить следующие задачи улучшения (путем селекции) проходных рыб:

1) обеспечение быстрого роста молоди в пресноводный период жизни (на рыбозаводах) и ускорение процесса смолтификации — подготовки молоди к скату в море (Gjedrem, 1975, 1976; Refstie et al., 1977a; Gjedrem, Skjervold, 1978; Allendorf, Utter, 1979; Saunders, Bailey, 1980);

2) повышение плодовитости производителей (Saunders, Bailey, 1980);

3) повышение общей жизнеспособности и устойчивости молоди к заболеваниям в пресноводный период (Gjedrem, 1975; Saunders, Bailey, 1980; Saunders, Schom, 1981);

4) ускорение роста и повышение выживаемости (увеличение коэффициента возврата) в морской период жизни (Donaldson, Menasveta, 1961; Donaldson, 1969; Ryman, 1970; Saunders, 1977; Bardach, 1972; Gjedrem, Skjervold, 1978);

5) сокращение сроков пребывания рыб в море (Donaldson, 1969; Saunders, Bailey, 1980, и др.).

Саундерс (Saunders, 1978b), излагая принятую Северо-Американским лососевым исследовательским центром (North-American Salmon Research Center) программу селекционно-генетических работ с атлантическим лососем, подчеркивает, что она включает улучшение всех важнейших рыбоводно-биологических показателей, характеризующих ту или иную популяцию лосося. Одной из важных задач центра является создание пород лосося для тех речных и озерных водоемов, в которых они были уничтожены в результате хищнического лова, отравления воды или уничтожения нерестилищ.

В последние годы быстро развивается товарное выращивание диких видов рыб (лососей, угрей и многих других) в бассейнах, а также в речных и морских садках. В ряде стран начали появляться морские фермы — отгороженные участки моря на мелководье, иногда плавучие садки, в которых выращивают морских и проходных рыб, применяя интенсивную подкормку и даже удобрения. Можно предположить, что площади морских ферм вскоре достигнут миллионов гектаров. В связи с этим возникла задача приспособления рыб (путем селекции) к такому товарному выра-

щиванию. Применительно к лососевым рыбам это означает замедление полового созревания, ускорение роста и увеличение выживаемости рыб в морских садках (Saunders, 1978b; Møller et al., 1979; Шевцова, Чуксин, 1979). В более общем виде задача селекции будет заключаться в приспособлении рыб к плотным посадкам и жизни в условиях ограниченного передвижения, повышении эффективности использования искусственных кормовых смесей, устойчивости к заболеваниям и т. д.

**Селекционно-генетические мероприятия в промысловом рыбном хозяйстве.** Промысел, в особенности при его интенсификации, почти неизбежно приводит к вырождению диких видов рыб — измелчанию, ускоренному созреванию, ухудшению качества рыб как пищевого продукта. Важнейшей причиной вырождения является вылов лучших, самых крупных представителей популяции (см. с. 374).

При невозможности контроля над размножением рыб селекционно-генетические мероприятия должны быть направлены на предотвращение вырождения всех объектов промысла и сохранение (или восстановление) их запасов. Должны быть разработаны на основе генетических данных строгие, обязательные для всех стран правила проведения промысла и квоты ежегодного вылова рыб.

**Селекция декоративных видов рыб.** Главная задача селекции аквариумных и прудовых декоративных видов заключается в создании новых пород и разновидностей с красивой окраской и формой тела. Целесообразность расширения набора разводимых видов и пород сомнения не вызывает. Большой научный интерес представляет выведение генетически маркированных линий аквариумных рыб, пригодных для изучения некоторых теоретических вопросов современной генетики и селекции (проблема наследственного рака, механизмы регуляции действия генов в развитии, генетический полиморфизм, наследуемость селекционных признаков и эффективность отбора, инбредная депрессия и гетерозис и многие другие).

#### **МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ: МАССОВЫЙ ОТБОР**

Массовым отбором («individual selection» в английской литературе) селекционеры и генетики называют выбор и сохранение на племя отдельных лучших по фенотипу (с точки зрения селекционера) особей. Признаки при отборе могут быть самыми разнообразными, их выбор зависит от целей селекции. Можно назвать вес и размеры тела, экстерьер, окраску, тип чешуйного покрова, отсутствие каких-либо дефектов, устойчивость к неблагоприятным воздействиям окружающей среды и к болезням, некоторые прижизненно легко определяемые физиологические и биохимические показатели и т. д. (Кирпичников, 1966а). Возможен массовый отбор по скорости созревания половых продуктов и скорости наступления

готовности к скату (проходные лососи), по отдельным интерьерным признакам, например по числу межмышечных костей, размеру плавательного пузыря и т. д. (Kirpichnikov, 1971b; Gjedrem, 1983). По аналогии с селекцией некоторых сельскохозяйственных животных можно использовать в качестве показателей при отборе индексы, основанные на оценке по балльной системе нескольких признаков, например скорости роста, формы тела, жирности и т. д. (Бакош и др., 1978; Kinghorn, 1982).

При массовом отборе генотип отобранной особи остается неизвестным. Массовый отбор является отбором только по фенотипу и связан поэтому всегда с большим риском ошибочного выбора. Эффективность массового отбора определяется по формуле (Falconer, 1960)

$$R = i\sigma h^2 = Sh^2, \quad (34)$$

где  $R$  — изменение отбираемого признака за поколение,  $i$  — интенсивность отбора,  $\sigma$  — показатель изменчивости признака,  $h^2$  — его наследуемость и  $S$  — селекционный дифференциал, т. е. разность между средним значением признака у отобранных особей и таковым же значением для всего селекционного стада перед отбором ( $\bar{x}_s - \bar{x}$ ).

Интенсивность отбора  $i$  равняется селекционному дифференциалу, выраженному в средних квадратических отклонениях:

$$i = \frac{S}{\sigma}. \quad (35)$$

Для рыбовода, работающего с медленно созревающими рыбами, важно иметь возможность определить эффективность селекции в расчете на один год. Формула (34) тогда принимает вид

$$R = \frac{Sh^2}{I} = \frac{i\sigma h^2}{I}, \quad (36)$$

где  $I$  — интервал (в годах) между поколениями.

Такого рода расчеты позволяют приблизительно предсказать возможный многолетний результат селекционной работы. Увеличение среднего веса карпов на 10 % за счет отбора положительных генетических вариантов можно добиться примерно за 13 лет селекционной работы. Прогноз такого рода не может быть очень точным, так как все показатели, входящие в формулу (34), меняются из поколения в поколение. Особенно резкие изменения обычно претерпевает наследуемость, часто снижающаяся по мере осуществления отбора, зависящая от степени инбридинга, от величины стада, способа размножения и от других факторов.

Для рыбоводов, имеющих дело с очень плодовитыми рыбами, удобным показателем интенсивности отбора является отношение числа сохраненных на племя особей к их исходному числу, или напряженность отбора  $v$  (Kirpichnikov, 1966a; Kirpichnikov, 1971b):



$$v = \frac{n100}{N} \% \quad (37)$$

где  $N$  и  $n$  — число рыб до и после отбора.

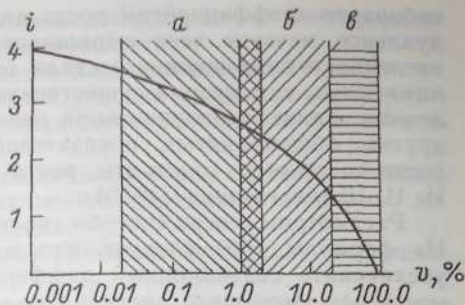
Большая плодовитость многих видов рыб позволяет получать высокие показатели интенсивности и напряженности отбора — величина  $i$  теоретически может быть доведена до 4, а  $v$  понижена до 0.1 и даже до 0.01 (отбор в отношении 1 : 1000 и 1 : 10 000). Напряженность и интенсивность отбора функционально связаны друг с другом. При малых значениях  $v$  (0.01 и меньше) дальнейшее снижение этого показателя почти не влияет на величину  $i$  и не оправдывает затрат, необходимых для выращивания рыб в больших количествах до проведения отбора.

Благодаря возможности проводить отбор повышенной интенсивности рыбоводы обладают существенным преимуществом перед животноводами (рис. 77), однако этим преимуществом следует пользоваться осторожно; чрезмерное увеличение  $S$  и  $i$  в результате жесткой браковки может привести к вредным последствиям. Крайние, сильно отклоняющиеся по какому-либо признаку от среднего его значения рыбы несут нередко так называемые коррелированные изменения (Falcopeg, 1960). Эти изменения часто отрицательно влияют на жизнеспособность. Так, было установлено, что самые высокоспинные карпы имеют дефекты в строении позвоночника (Hofmann, 1927; Moav, Wohlfarth, 1967). Многопозвонковые особи карпа отличаются пониженной устойчивостью к дефициту кислорода (Цой, 1971а). Среди самых быстрорастущих карпов увеличено число рыб с нарушениями в развитии половых желез (Kirichnikov, 1961), у рекордистов снижено содержание гемоглобина в крови (Попов, 1978). У лососевых рыб быстрый рост на первом году жизни сопровождается ускоренным созреванием половых желез и увеличением числа мелких производителей (Thorpe et al., 1983; Gall, 1983). Повышенная устойчивость к фурункулезу американских голец оказалась связанной со слабой устойчивостью к жаберной болезни (Ehlinger, 1977). Примеров коррелированной эффективности отбора можно было бы привести много. Укажем лишь еще на резкое снижение выживаемости личинок радужной форели при многолетней селекции на скорость роста, проводившейся в США группой Дональдсона (Herschberger et al., 1976), и на снижение гетерогенности стада пеляди *Coregonus peled* при жестком отборе ( $v=0.05$ ) по весу (Локшина, Андрияшева, 1981; Андрияшева и др., 1983в).

Наследуемость плюс-вариантов по весу у рыб, как и у других животных, во многих случаях меньше, чем наследуемость минус-вариантов (Moav, Wohlfarth, 1967, 1968, 1973b; Wohlfarth, Moav, 1971; Moav, 1979). Специальный опыт селекции карпа *Cyprinus carpio* в двух направлениях показал, что эффективность отбора асимметрична — она довольно значительна при отборе на малый вес и невелика при положительной селекции (Moav, Wohlfarth, 1976). Асимметрия отбора может иметь разные причины; в отношении карпа установлено, что изменчивость веса в основном неадди-

Рис. 77. Соотношение между интенсивностью ( $i$ ) и напряженностью ( $v$ ) отбора.

$a$  — зона, характерная для селекции промысловых рыб;  $b$  — то же, для селекции птиц;  $в$  — то же, для селекции крупного рогатого скота. Напряженность отбора дана в логарифмическом масштабе.



тивна, большого веса достигают особи с высокой степенью гетерозиготности и это делает массовый отбор в ряде случаев безрезультатным. В стадах с повышенной гетерогенностью (полученных в результате гибридизации) отбор эффективен и в плюс-направлении (Кирпичников, 1972а; Wohlfarth, 1983).

У карпов и, вероятно, у многих других рыб при большой плотности заселения прудов самые крупные в стаде рыбы — «чемпионы» или «выскочки» — занимают ведущее место благодаря стартовым преимуществам в размерах и конкуренции за пищу (см. гл. 4). Их отличие от других особей той же популяции носит в значительной степени ненаследственный характер, хотя они отличаются от остальных и по генетическим особенностям (Wohlfarth, 1977). Наличие в стадах таких «выскочек» также должно снижать эффективность плюс-отбора.

Массовый отбор в рыбоводстве следует поэтому проводить с умеренной интенсивностью и напряженностью. Интенсивность ( $i$ ) не должна превышать 1.5—2.0, в крайнем случае 2.5; наилучшими коэффициентами напряженности отбора ( $v$ ) можно признать 10—20 %. С рекомендациями о сохранении для дальнейшего выращивания на племя рыб, отклоняющихся от средней по весу или какому-либо другому признаку на 2—3 $\sigma$  (Wlodek, 1968), трудно согласиться.

Более точной оценкой преимущества по скорости роста является не вес рыбы, а отношение индивидуального прироста к среднему приросту всех совместно выращенных рыб. Эта величина у польских селекционеров получила название коэффициента роста (Stegman, 1965, 1967, 1969 и др.):

$$W = \frac{v_2 - v_1}{\bar{x}_2 - \bar{x}_1}, \quad (38)$$

где  $v_2$  и  $v_1$  — конечный и начальный вес отдельной рыбы, а  $\bar{x}_2$  и  $\bar{x}_1$  — конечный и начальный средний вес всех рыб. Штегман рекомендует отбирать на племя рыб с коэффициентами роста, превышавшими единицу на протяжении 2—3 лет подряд. Недостатком

отбора по коэффициентам роста является обязательное индивидуальное мечение всех выращиваемых рыб. Это ограничивает численность селекционного стада (до отбора) несколькокими сотнями штук, т. е. весьма существенно уменьшает возможность селекции. Такие же ограничения неизбежны и при использовании других общепринятых показателей индивидуальной скорости роста, например константы роста и удельной скорости роста И. И. Шмальгаузена (1935).

Рассмотрим теперь способы увеличения эффективности отбора. Из формулы (36) следует, что можно идти тремя путями — увеличивать селекционный дифференциал, повышать наследуемость или уменьшать интервал между поколениями.

**Увеличение  $S$ .** Чем напряженнее отбор (меньше  $v$ ), тем больше будет  $S$ ; однако, как мы видели, селекционный дифференциал нельзя увеличивать беспредельно. Поскольку  $S = i\sigma$ , можно попытаться увеличить изменчивость селекционируемого признака. Допустимо увеличение либо одной генетической (аддитивной) компоненты вариации, т. е. увеличение наследуемости, либо пропорциональное возрастание и генетической и паратипической изменчивости.

**Увеличение  $h^2$ .** Наследуемость в узком смысле слова, как мы знаем, определяется долей аддитивной генетической изменчивости в общей изменчивости признака ( $\sigma_A^2/\sigma_{Ph}^2$ ). Увеличения наследуемости, таким образом, можно достигнуть увеличением относительной доли аддитивной генетической вариации.

Важнейший путь такого увеличения — неродственные скрещивания (аутбридинг). Инбридинг быстро приводит к ограничению генетической вариации. Скорость гомозиготизации определена практически для всех способов размножения организмов и пропорциональна степени родства скрещиваемых особей (Falconer, 1960; Li, 1976, и др.). При наличии 50—100 производителей, используемых для воспроизводства, влияние инбридинга может быть сведено до минимума, но полностью оно не исключается. Для увеличения наследуемости селекционируемого признака необходима скрещивания. Хорошо продуманная система скрещиваний позволяет поддерживать генетическую изменчивость на достаточно высоком уровне. Дополнительным источником генетической изменчивости может служить искусственный мутагенез — получение мутаций под воздействием радиации или химических веществ.

Существенную роль в относительном увеличении аддитивной генетической изменчивости играет снижение величины паратипической вариации  $\sigma_E^2$  — показателя изменчивости, обусловленной влиянием среды. Такое снижение будет эффективным в тех случаях, когда средовая вариация не коррелирована с генетической и уменьшение первой не сопровождается заметным уменьшением второй.

В селекционном рыбоводстве для снижения паратипической изменчивости может быть осуществлена целая система мероприятий (Кирпичников, 1966б, 1969б); перечислим важнейшие из них:



- 1) создание одинаковых условий для содержания всех производителей, особенно перед их размножением;
- 2) одновременное проведение всех скрещиваний;
- 3) максимальное уравнивание условий среды на всем протяжении выращивания рыб, начиная с инкубации икры и вплоть до проведения отбора;
- 4) посадка рыб в пруды, бассейны и садки с умеренной плотностью, лишь немного превышающей общепринятые нормы, во избежание излишней конкуренции;
- 5) недопущение (до отбора) смешения материала, выращенного в различных водоемах;
- 6) сжатые сроки посадки рыб в каждый водоем; посадка по возможности должна проводиться одновременно;
- 7) проведение отбора преимущественно в возрасте, соответствующем товарному.

На последнем условии необходимо остановиться несколько подробнее. Взаимодействие «генотип—возраст» у рыб в отличие от некоторых сельскохозяйственных животных и культурных растений невелико, но оно все же существует. Так, у карпа до 20 % рыб, лучших по весу на первом году жизни, на втором не проявляют преимущества. В начальные периоды жизни сильно сказывается «материнский эффект» — влияние условий, в которых находилась самка, на качество половых продуктов и, после оплодотворения, на рост и жизнеспособность молоди (Кирпичников, 1966в; Nagy et al., 1980). Материнский эффект обнаружен и при анализе роста молоди атлантического лосося (Frigas et al., 1979). Паратипическая (средовая) компонента общей вариации веса вначале особенно велика, позднее она снижается и наследуемость веса (и размеров) возрастает в 2—3 раза. Такое возрастание установлено для карпа (Kirpichnikov, 1971b), для радужной форели и атлантического лосося (Gall, 1974; Refstie, Steine, 1978), для тилапии (Чан Май-Тхиен, 1971). Позднее, однако, на росте рыб сильно сказываются различия в скорости созревания. В итоге наилучшим временем для проведения отбора по весу является средний возраст; отбор на личинках и сеголетках, так же как и отбор на половозрелых рыбах, будет менее эффективным. Рекомендации проведения интенсивного отбора на личинках (Зонова, 1978) или отбора равной напряженности на всех возрастах (Бружинскас, 1979) надо признать ошибочными.

**Ускорение смены поколений.** Сокращение интервала между поколениями в два раза означает удвоение эффективности отбора, поэтому ускорению смены поколений при разработке селекционных программ придается большое значение. Добиться ускоренного созревания рыб можно при помощи содержания рыб в течение более или менее длительного времени в подогретой воде. Особенно целесообразным является подогрев воды в зимнее время в районах с умеренным и холодным климатом. В крупных селекционных центрах необходимо планировать сооружение специальных отапливаемых круглый год бассейнов и аквариумов с регулируемой

температурой — комплексов, сходных с фитотронами ботаников. В случаях, когда селекция направлена на повышение устойчивости рыб к низким температурам, можно рекомендовать перевод рыб в подогретые водоемы сразу после проведения отбора.

Для южных районов пригоден другой метод ускорения смены поколений, испробованный нами на карпе (Кирпичников, Шарт, 1976). Рыбы после достижения ими товарного возраста и размера выращиваются при резко сниженной плотности. Таким путем время созревания может быть сокращено на один-два года. Известно, что при наличии достаточно высоких температур воды время наступления половой зрелости в наибольшей степени определяется размерами рыб.

Массовый отбор был до последнего времени главным методом селекции рыб. Селекция карпа в Европе в прошлом (начиная примерно с XV в.) основывалась исключительно на массовом отборе. Успехи селекции были не очень значительными, так как методы отбора были примитивными, многие необходимые условия его проведения нарушались. Немалое значение имела высокая степень гомозиготности стад карпа в небольших прудовых хозяйствах Германии, Австрии, Польши и других европейских государств.

Отбор шел главным образом по двум показателям — скорости роста и высокоспинности. В результате возникли нежелательные коррелированные изменения — ухудшились некоторые физиологические показатели, снизилась жизнеспособность (Steffens, 1964). Еще более примитивной была селекция карпа в Китае и в других азиатских странах. Современные китайские карпы сохранили многие особенности своего предка — дальневосточного сазана *Cyprinus carpio haematopterus* (Hulata et al., 1974; Moav et al., 1975b; Wohlfarth et al., 1975a, 1983).

Селекция радужной форели *Salmo gairdneri*, кумжи *S. trutta*, американских гольцов *Salvelinus fontinalis*, канального сомика *Ictalurus punctatus* и других относительно новых объектов прудового рыбоводства также преимущественно сводилась к проведению в каждом поколении массового отбора по показателям роста, продуктивности и устойчивости (Hayford, Embury, 1930; Schäperclaus, 1961; Huet, 1973; Steffens, 1974b; Савостьянова, 1976; Kincaid et al., 1977; Kato, 1978; Reagan, 1980; Dunham, Smitherman, 1983, и др.).

Массовый отбор сохранит свое значение и в будущем, в особенности при улучшении признаков с достаточно большой наследуемостью (0,3 и выше). Ознакомление с многолетними селекционными работами, проведенными в различных странах, показывает, что даже при малой наследуемости индивидуальных различий в весе и устойчивости рыб к заболеваниям массовый отбор позволяет значительно улучшить эти показатели (Schäperclaus, 1953; Kirpichnikov, 1971b; Илясов и др., 1983; Gall, 1983; Gjedrem, 1983).

## МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ: ИНДИВИДУАЛЬНЫЙ ОТБОР ИЛИ ОТБОР ПО РОДСТВЕННИКАМ

В отличие от массового отбора отбор по родственникам является в основном отбором по генотипам; на племя оставляют особей, высокие продуктивные качества которых определены по качеству их ближайших родственников. В рыбоводстве используются две формы такого отбора.

**Семейная селекция.** Несколько семейств — потомств от разных пар или небольших групп производителей — выращивают при максимально идентичных условиях. Пары производителей иногда скрещивают по диаллельным схемам, используя каждого производителя для получения двух или большего числа семейств (см. с. 351). После оценки качества этих семейств выбирают лучшие из них для дальнейшего выращивания и размножения. Оценка семейств производится по средним величинам, рассчитанным для каждой семьи.

При разведении карпа *Cyprinus carpio* в соответствии с общепринятыми методами проведения нереста, вместо пар производителей часто используют «гнезда» — одну самку и двух самцов; реже семьи являются потомками нескольких (четырёх и более) рыб.

Семейная селекция при правильном ее проведении может быть очень эффективной. Уравнение эффективности отбора (при расчете на год) приобретает следующий вид:

$$R_i = \frac{S_i h_i^2}{I} = \frac{i_i \sigma_i h_i^2}{I}. \quad (39)$$

Все величины в числителе правой части уравнения относятся к средним арифметическим, а не к индивидуальным значениям признака. Интенсивность отбора ( $i_i$ ) будет при семейной селекции меньше, чем при массовом отборе, поскольку обычно можно вырастить одновременно ограниченное число семейств. Уменьшено и среднее квадратическое отклонение ( $\sigma_i$ ), так как изменчивость средних величин всегда меньше изменчивости индивидуальных значений. Наследуемость средних ( $h_i^2$ ), наоборот, повышена. При сходных условиях содержания всех семейств значение  $h_i^2$  приближается к единице, хотя и никогда ее не достигает. Неизбежны различия в состоянии зрелости производителей и соответственно в особенностях продуцируемых ими гамет. Сохраняется, хотя бы в минимальной степени, неоднородность среды при выращивании различных семейств.

Если оценка семьи по селекционному признаку требует вскрытия или повреждения рыбы, то для измерения выделяют 20—30 или более особей и при их положительной оценке оставляют на племя их братьев и сестер (сиссов) из той же семьи. Эту разновидность семейной селекции называют сибселекцией.

Выращивание рыб из разных семейств может производиться раздельно (каждая семья в отдельном водоеме) или совместно,



при условии мечения. И тот и другой способ имеет свои преимущества и недостатки (Кирпичников, 1966б). При раздельном выращивании необходима трех- или четырехкратная повторность; для оценки 10 семейств потребуется, таким образом, 30—40 сходных между собой изолированных прудов, садков или бассейнов. Часто это оказывается трудно преодолимым препятствием для селекционера. При совместном выращивании (в одном водоеме) нелегко провести мечение большого количества рыб из всех семейств. Большие трудности возникают в этом случае в связи с зависимостью темпа роста рыб от их исходного веса. Эта зависимость была детально изучена на карпе (Moav, Wohlfarth, 1968, 1974; Wohlfarth, Moav, 1971, 1972, 1985). Опыты, проведенные в нагульных прудах с карпами, достигающими к концу выращивания веса 500—700 г, показали, что различие в весе в момент посадки рыб в пруд, равное 1 г (у молоди весом 30—50 г), возрастает ко времени отлова до 3—4 г. Это возрастание — следствие конкуренции за пищу, более крупные особи используют свое преимущество в процессе добывания корма (в замкнутом водоеме). При обработке данных по совместному выращиванию рыб из двух или более семейств средний прирост рыб каждого семейства должен быть пересчитан согласно уравнению

$$y' = y - Kd, \quad (40)$$

где  $y$  — наблюдаемый средний прирост всех рыб данного семейства,  $y'$  — исправленный средний прирост,  $K$  — коэффициент линейной регрессии прироста на исходный вес (поправочный коэффициент) и  $d$  — различие между исходным весом рыб данного семейства и средним исходным весом рыб всех семейств (Moav, Wohlfarth, 1974). При сравнении двух групп друг с другом различие в величине прироста между ними пересчитывается по формуле

$$D' = D - Kd', \quad (41)$$

где  $D$  и  $D'$  — наблюдаемое и расчисленное различие в приростах и  $d'$  — различие между двумя группами рыб по исходному весу. Следует отметить, что наличие у рыб компенсаторного роста — тенденции к ускоренному росту особей, находившихся ранее в неблагоприятных условиях содержания, — может несколько снизить достоверность расчетов относительных приростов по формулам (40) и (41) (Замахеев, 1967).

Различий в посадочных весах на старте можно избежать при помощи метода «множественного выращивания» (multiple-nursing method) (Moav, Wohlfarth, 1968, 1973b; Moav et al., 1971). Сущность этого метода заключается в подращивании сравниваемых групп (семейств) перед основным опытом при разных плотностях. Посадка отстающей (по весу) группы с меньшей плотностью позволяет быстро выравнять средние веса (рис. 78), так как рост рыб в замкнутых водоемах обратно пропорционален плотности населения этих водоемов.

Если такое выравнивание невозможно, необходимо в предвари-

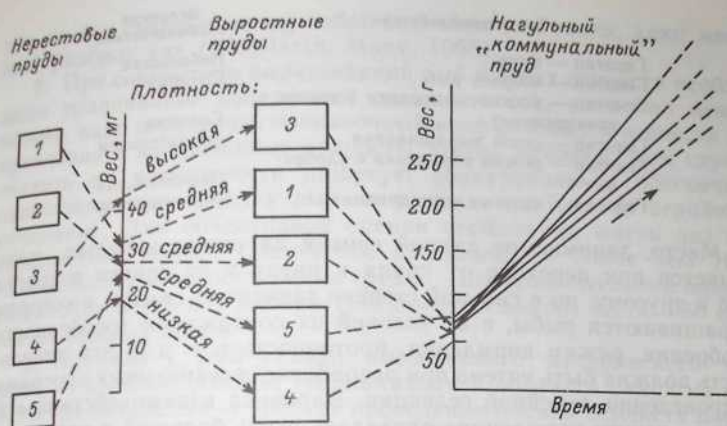


Рис. 78. Применение «метода множественного подращивания» для выравнивания исходного среднего веса сравниваемых потомств (по: Wohlfarth, Moav, 1971, с изменениями).

тельных опытах определить величину поправочного коэффициента  $K$ , так как его значение колеблется (в зависимости от напряженности конкуренции) в больших пределах.

Сопоставление роста одних и тех же рыб при раздельном и совместном выращивании показало, что генетическая компонента роста проявляется в обоих случаях сходно, корреляция между ростом рыб в этих двух вариантах выращивания высока (Wohlfarth, Moav, 1968; Moav, Wohlfarth, 1973b). Ценность рыб при смешанной посадке может быть выражена уравнением (Moav, Wohlfarth, 1974)

$$g_2 = (1 + a)g_1 + A, \quad (42)$$

где  $g_2$  и  $g_1$  — относительная ценность рыб при смешанной и раздельной посадке,  $a$  — показатель умножения генетически обусловленной ценности за счет конкуренции,  $A$  — увеличение ценности, обусловленное агрессивностью рыб. Прямые наблюдения показали, что величина  $A$  мало влияет на конечную ценность данной группы рыб при использовании коммунальных прудов. Отсюда следует очень важный вывод о сохранении и даже более сильном проявлении генетических различий между семьями при их совместном содержании. При соблюдении ряда условий (см. ниже) семьи можно объективно оценивать, используя совместное выращивание.

Для окончательного выбора метода выращивания сравниваемых семейств большое значение имеет анализ взаимодействия между генотипом и средой, проведенный израильскими исследователями (Moav, 1979; Wohlfarth et al., 1983). Они оказались (для карпа) следующими:

Тип взаимодействия	Величина взаимодействия
Генотип — пруд . . . . .	Небольшая
Генотип — возраст рыб . . . . .	Средняя
Генотип — плотность посадки (степень конкуренции) . . . . .	Средняя
Генотип — сезон выращивания . . . . .	Значительная
Генотип — режим кормления и удобрения . . . . .	Значительная
Генотип — система выращивания . . . . .	Значительная

Место, занимаемое данной семьей на шкале качества, мало меняется при переходе от пруда к пруду и от одного возраста рыб к другому, но в сильной степени зависит от сезона, в котором выращиваются рыбы, и от условий их содержания (особенности удобрения, режим кормления, проточность и т. д.). Эта зависимость должна быть учтена при разработке селекционных программ и проведении семейной селекции. Варианта взаимодействия «генотип—режим кормления» оказалась очень большой и при выращивании пеляди *Oncorhynchus peled* (Андряшева, Лященко, 1985).

Перечислим важнейшие условия, которые должны быть учтены при осуществлении семейной селекции в рыбоводстве (Кирпичников, 1966а, 1966б, 1968; Kirpichnikov, 1971b; Moav et al., 1971; и др.).

1. Выращивание и содержание производителей (особенно самок) до постановки скрещиваний в сходных и благоприятствующих созреванию условиях (снижение варианты общей среды).

2. Одновременная постановка скрещиваний, проводимых с целью получения семейств для последующей оценки.

3. Использование при скрещивании преимущественно искусственного осеменения икры.

4. Инкубация икры в идентичных аппаратах и в равных количествах, уравнивание температурного и кислородного режима, освещения и скорости обмена воды.

5. Выращивание личинок, молоди и рыб старших возрастов в водоемах, относительно богатых пищей (в целях ослабления пищевой конкуренции). Условия выращивания не должны при этом сильно отличаться от условий промышленного содержания рыб.

6. Тщательное выравнивание плотности рыбного населения (по всем семьям) на этапах отдельного выращивания; существенные различия в плотности могут сильно помешать последующему сравнению семейств. При выращивании рыб в садках, бассейнах или прудах с использованием живых кормов или кормовых смесей количество корма должно быть одинаковым во всех вариантах опытов (Wohlfarth, 1983).

7. При отдельном выращивании рыб разных семейств необходима не менее чем трехкратная повторность опытов. Варианта прудов обычно превышает генетическую вариацию семейств (Wohlfarth, Moav, 1968), поэтому прудовые опыты требуют особенно много повторов. Отгороженные участки в одном пруду,



так же как сходные между собой бассейны или садки, дают меньший разброс дат (Wohlfarth, Moav, 1968).

8. При совместном выращивании рыб разных семейств необходимо уравнивание посадочных средних весов; если оно невозможно, надо определить поправочный коэффициент  $K$  и внести исправления в наблюденные приросты. Очень важно в этом случае снизить по возможности пищевую конкуренцию и обеспечить одновременную посадку рыб из разных семейств (с серийным мечением). Для объективной оценки необходимо иметь два-три дубликатных пруда. Совместное выращивание более чем 10—12 семейств осуществить очень трудно. Для сравнительной оценки достаточно взять без выбора (рэндомизированно) по 30—50 особей из каждой семьи.

9. Наличие у рыб сильно выраженного материнского эффекта — влияния условий выращивания и возраста самок на качество их потомства — требует проведения оценки семейств после полного исчезновения этого влияния. В наибольшей степени материнское влияние сказывается на размерах икринок и выживаемости эмбрионов (Кирпичников, 1959, 1966а, 1966б). К концу первого года жизни (в умеренном климате) у карпов материнский эффект исчезает. Наличие долго сохраняющегося материнского эффекта затрудняет проведение ускоренной оценки семейств карпа в лабораторных условиях, рекомендуемой венгерскими учеными (Nagy et al., 1980). Сильный материнский эффект обнаружен у радужной форели и атлантического лосося (Gall, 1974; Friars et al., 1979). Отцовский эффект — влияние размеров и возраста самцов на качество потомства — выражен слабее, у карпа он заметен только на протяжении первых двух месяцев жизни.

10. Окончательную оценку и отбор лучших семейств следует проводить, как и в случае массового отбора, преимущественно в том возрасте, в каком рыбы приобретают товарную ценность.

**Оценка производителей по потомству.** Проверка качества производителей по потомству может быть проведена разными способами. Самым простым методом является сравнение потомств, полученных от пар или гнезд производителей (рис. 79, а, б), в этом случае оцениваются не отдельные производители, а только их сочетания — проводится отбор на общую комбинационную ценность. Очень часто рыбоводы используют упрощенные диаллельные скрещивания (рис. 79, в). Самцы (или самки) поодиночке скрещиваются с одним или двумя представителями другого пола (Кирпичников, 1958а, 1966б; Кузема, 1961, 1962; Поликсенев, 1962; Kirpichnikov, 1971b). Скрещивание каждого из испытуемых самцов с одними и теми же двумя самками обеспечивает достаточно надежную оценку племенных качеств этих самцов (табл. 53).

Рекомендовано было и так называемое неполное диаллельное скрещивание (рис. 79, е) (Moav, Wohlfarth, 1960), но на практике оно осуществлено не было.

Полное диаллельное скрещивание ( $2 \times 2$ ,  $3 \times 3$ ,  $5 \times 5$ ,  $10 \times 10$  и т. д.; рис. 79, д, е) также позволяет выбрать лучших представи-

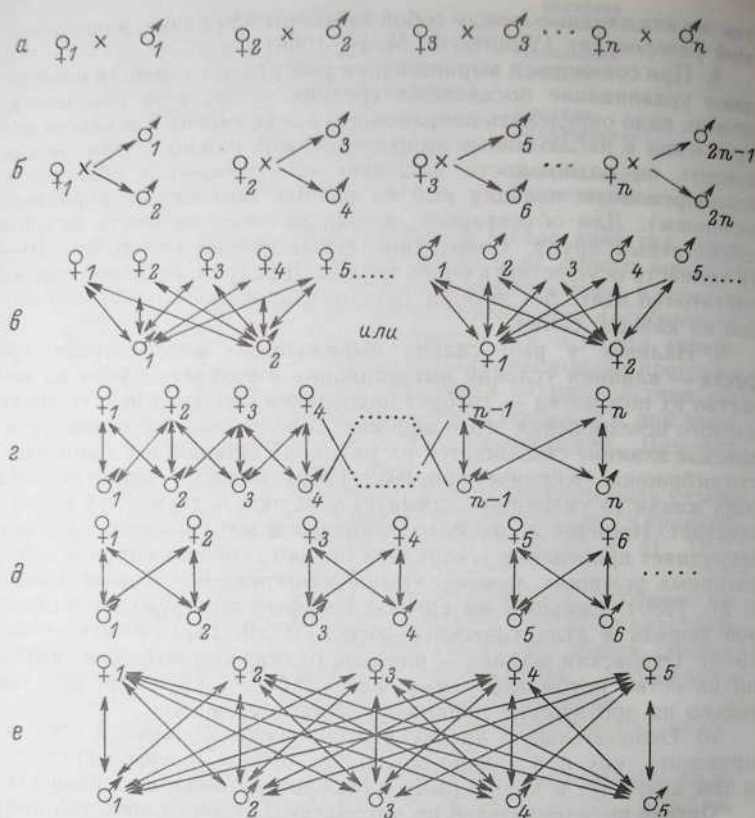


Рис. 79. Различные схемы скрещиваний при оценке производителей по потомству. *a* — испытание пар производителей; *б* — испытание гнезд (1♀ и 2♂♂); *в* — оценка производителей одного пола; *г* — неполное диаллельное скрещивание; *д* — полное диаллельное скрещивание типов 2×2; *е* — то же, 5×5.

телей и того и другого пола. Поскольку число потомств здесь возрастает пропорционально квадрату числа проверяемых производителей одного пола, при большом их числе возникают трудности с выращиванием потомств. В карповодстве селекционеры предпочитают схемы скрещиваний, позволяющие оценить либо самцов, либо самок. В форелеводстве и при разведении атлантического лосося проводились многократные скрещивания типа 2×2, 3×3 и 4×4 (Gjedrem, Skjervold, 1978; Saunders, 1978a, 1978b; Møller et al., 1979; Saunders, Bailey, 1980). При разведении белого амура использована схема 5×5 (Слущкий, 1971a). Оснащение рыбоводных заводов стандартными аппаратами и лотками для инкубации икры и выдерживания личинок, а также садками для подращива-

Таблица 53

Результаты оценки производителей карпа (самцов) по качеству потомства с помощью упрощенного диаллельного скрещивания типа 2 ♀♀ × 5 ♂♂ (по: Kirpichnikov, 1961)

Самец, №	Место, занимаемое самцом по скорости роста потомства (среднее по данным 18 опытов совместного и раздельного выращивания) *			
	скрещивание с ♀ 1		скрещивание с ♀ 2	
	место	оценочный индекс **	место	оценочный индекс**
69	1	1.71	1	1.86
74	2	2.13	3—4	3.21
65	3	3.13	2	2.71
10	4	3.38	3—4	3.25
3 ***	5	4.25	5	3.64

Примечание. \* — в опытах с совместным выращиванием было применено изотопное и механическое мечение; \*\* — оценочный индекс является средней величиной из мест, занятых потомствами по скорости роста во всех 18 опытах; \*\*\* — самец № 3 был гетерозиготным по гену S, как и обе самки; в потомствах, полученных от этого самца, наблюдалось расщепление по чешуйному покрову (75 % чешуйчатых, 25 % разбросанных), это могло несколько снизить показатели роста мальков.

ния молоди позволяет широко применять полные диаллельные скрещивания в селекционной работе с лососевыми рыбами.

Главным затруднением при проверке производителей по потомству является не постановка диаллельных скрещиваний, а трудность одновременного содержания многочисленных потомств в одинаковых условиях. В первых опытах, проведенных с карпом (Кузема, 1961, 1962), не было повторностей при раздельном выращивании, вариант «между прудами» несомненно перекрывала вариансу генетических различий. Метод общего контроля — подсадки во все пруды к подопытному материалу хорошо различимых или меченых рыб одной и той же (контрольной) группы — был использован при селекции белорусского карпа Д. П. Полиksenовым (1962). К сожалению, различия в посадочных весах в этом случае были большими и маскировали наследственные различия по темпу роста и выживаемости. Были и другие неудачи при постановке опытов по оценке производителей по потомству.

Совместное выращивание сравниваемых семейств, наличие многократной повторности опытов и внесение поправок на разницу в исходном весе в полученные цифры приростов позволяют дать объективную оценку производителей и выбрать лучшие пары или группы для воспроизводства. Так, в Израиле оценка 11 потомств карпа была проведена с пятикратной повторностью в прудах, резко различавшихся по кормовой продуктивности (рис. 80). Лучшие семьи сохранили высокое место по приростам в большинстве прудов, в особенности в прудах с наиболее благоприятными условиями. При ухудшении условий взаимное положение семейств (по средним приростам) несколько изменяется, хотя и в этом случае различие между плюс- и минус-вариантами сохраняется.



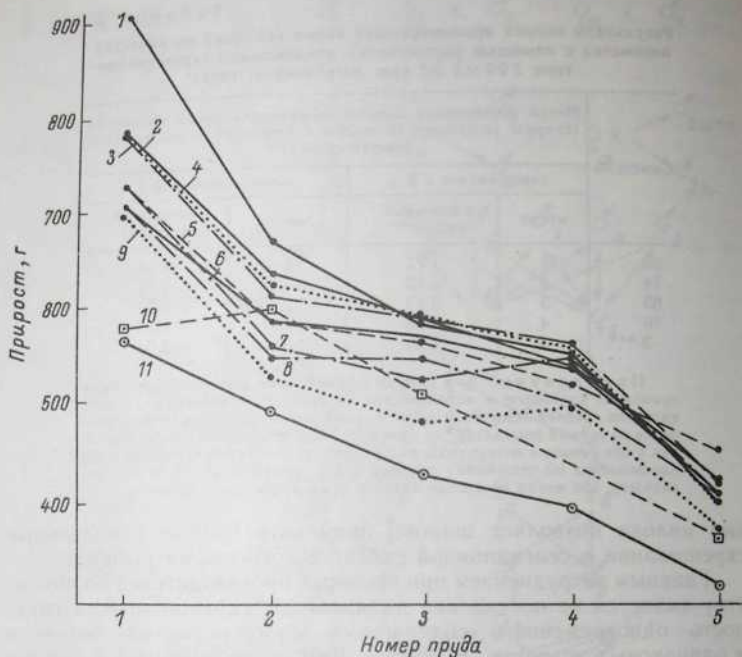


Рис. 80. Соотношение приростов рыб 11 различных семейств при их выращивании в прудах разной кормности (по: Wohlfarth, Moav, 1971).

Дисперсионный анализ показал, что средний квадрат отклонений «между прудами» превышает средний квадрат отклонений «между потомствами». Взаимодействие этих двух факторов не очень велико, но вполне достоверно, в особенности при сравнении крайних прудовых вариантов.

Условия, которые надо соблюдать при организации работ по проверке производителей по качеству потомства, остаются такими же, как и при проведении семейной и sibселекции. Допустимо как совместное, так и раздельное выращивание. Оценка потомств можно проводить отдельно по важнейшим продуктивным признакам или же использовать систему индексов, основанную на оценке нескольких признаков по баллам (Бакош и др., 1978). Необходимо учитывать сильную зависимость темпа роста от плотности рыбного населения: на выравнивание количества рыб в разных вариантах опыта приходится обращать особое внимание. В наших опытах с карпом на ранних стадиях развития (при работе в садках) такое выравнивание производилось каждые 3 сут. Количество корма при этом было одинаковым во всех садках (Илясов и др., 1983).

Сопоставим в заключение эффективность семейной селекции и проверки производителей по потомству. В случае семейной селекции на племя сохраняются рыбы из наиболее продуктивных и устойчивых семейств, при проверке по потомству отбираются производители, давшие лучшее потомство. На проверку производителей уходит один или даже два года, соответственно увеличивается интервал между поколениями. Потеря темпа селекции крайне нежелательна (Kirpichnikov, 1971b; Gjedrem, 1983), поэтому в рыбоводстве следует предпочесть семейную селекцию, легко осуществимую благодаря большой плодовитости рыб.

### КОМБИНИРОВАННЫЙ ОТБОР

Сопоставление уравнений (36) и (39) позволяет определить, какой из методов отбора целесообразнее применять в рыбоводстве. Если  $Sh^2 > S_i h_i^2$ , то массовый отбор следует предпочесть индивидуальному, и наоборот (Kirpichnikov, 1968). Индивидуальный отбор будет эффективнее по признакам с очень низкой наследуемостью, так как только в этом случае снижение селекционного дифференциала в 3—4 раза при сравнении семейств будет компенсировано увеличением наследуемости семейных средних. Так, при отборе по весу молоди, при  $h^2 = 0.2$ , переход к семейной селекции или к проверке производителей по потомству может оказаться выгодным, если наследуемость семейных средних будет лишь немного меньше единицы.

Изменчивость веса у большинства рыб в основном не аддитивна. Это является главным доводом в пользу перехода к семейной селекции, если ускорение роста рыб является одной из важнейших задач селекционной программы. В работах по селекции атлантического лосося массовый отбор нередко рекомендуют ограничить признаками роста, а в отношении таких признаков, как устойчивость рыб к внешним воздействиям и болезням, время полового созревания, экстерьерные особенности, применять семейную селекцию (Gjedrem, 1975, и др.). Нам кажется, что массовый отбор целесообразнее всего использовать в отношении экстерьерных и других морфологических признаков, наследуемость которых превышает 0.3—0.4 (см. гл. 4); улучшение показателей роста настоятельно требует проведения семейной селекции, хотя и массовый отбор может оказаться полезным.

Мы уже отмечали технические трудности выращивания и объективного сравнения большого числа потомств при работе с такими крупными объектами селекции, как карповые и лососевые рыбы. Выходом из положения может быть комбинированный отбор (Kirpichnikov, 1966a, 1966b), который заключается в последовательном проведении (в течение одного поколения) семейной селекции, массового отбора и, если возможно, проверки производителей по потомству.

На первом этапе комбинированной селекции ставятся скрещи-

вания гетерогенных, неродственных производителей с целью получения небольшого числа потомств (до 10 в карповодстве, до нескольких десятков в лососеводстве). В процессе выращивания этих семейств производится бонитировка их продуктивных качеств и выбираются лучшие семьи. На втором этапе осуществляется массовый отбор в нескольких лучших семействах. При наличии в каждом семействе тысячи или более особей отбор может быть проведен с большой интенсивностью и напряженностью. На третьем этапе организуется проверка производителей по потомству. Проверяются производители только одного пола, созревающие раньше (в карповодстве — самцы). Ко времени созревания рыб другого пола эта проверка должна быть завершена.

Эффективность комбинированного отбора теоретически равна сумме эффективностей каждого из использованных методов отбора:

$$R_S = R_f + R_m + R_{pt}, \quad (43)$$

где  $R_f$ ,  $R_m$  и  $R_{pt}$  — эффективность семейного отбора, массового отбора и проверки производителей по потомству.

Комбинированный отбор был применен нами при селекции ропшинского карпа (Кирпичников и др., 1972б) и широко используется при селекции атлантического лосося (Gjedrem, Skjervold, 1978; Gjedrem, 1979, 1983; Gall, 1983) и канального сомика (Bondari, 1983, 1985). При работе с лососевыми рыбами сочетаются массовый отбор и оценка семейств, но не применяется проверка производителей по потомству.

#### ИНБРИДИНГ, СКРЕЩИВАНИЯ И СИСТЕМА РАЗВЕДЕНИЯ

Важную роль в селекционной работе играют родственное разведение (инбридинг) и неродственные скрещивания (аутбридинг).

**Инбридинг.** Степень инбридинга может быть выражена при помощи коэффициента инбридинга  $F$ , введенного Райтом. Этот коэффициент соответствует вероятности увеличения в потомстве за одно поколение числа гомозигот.<sup>9</sup> Величина  $F$  зависит от степени родства скрещиваемых особей: при самоопылении растений коэффициент инбридинга достигает максимального значения (0.50), при скрещивании братьев и сестер, а также родителей с детьми он равен 0.25, при других, более отдаленных скрещиваниях снижается до 0.125 и еще меньших значений. У рыб наибольшую величину инбридинга можно получить при гиногенезе (см.

<sup>9</sup> Имеется в виду относительная гомозиготность, т. е. число локусов, ставших в результате одного поколения инбридинга гомозиготными, отнесенное к исходному числу гомозиготных локусов. Действительная (абсолютная) гомозиготность всегда больше, так как значительное число генов гомозиготно в любой, даже аутбредной по происхождению популяции. Определить истинную гомозиготность можно довольно точно с помощью методов биохимической генетики (см. гл. 5 и 6).



гл. 7). Теоретически при мейотическом гиногенезе все потомки гиногенетической самки должны были бы быть полностью гомозиготными ( $F=1$ ), но благодаря межхроматидному перекресту коэффициент инбридинга несколько снижается: у карпа примерно до 0.60—0.75, у камбалы до 0.78—0.89 (Thompson et al., 1982; Nagy et al., 1983; Thompson, 1983). Удвоение хромосомного набора у гаплоидных гиногенетических зародышей на стадии первого деления дробления позволяет избежать этого снижения и получать полностью гомозиготные особи (Streisinger et al., 1981).

В ограниченной по численности панмиктической популяции (или в селекционном стаде) неизбежна случайная встреча родственных особей. Чем меньше эффективная величина популяции ( $N_e$ ), тем больше характерный для нее коэффициент инбридинга:

$$F = \frac{1}{2N_e} \quad (44)$$

При наличии в популяции (стаде) определенной степени инбридинга частоты генотипов в каждом поколении сдвигаются в сторону увеличения числа гомозигот. Эти сдвиги определяются формулой (Li, 1976)

$$(p^2 + Fpq)_{AA} + (2pq - 2Fpq)_{AB} + (q^2 + Fpq)_{BB} = 1. \quad (45)$$

При небольших значениях  $F$ , например при  $F=0.01$  ( $N_e=50$ ), степень гомозиготизации незначительна, но она становится более ощутимой при очень малой численности популяции или стада. В рыбоводных хозяйствах в связи с высокой плодовитостью рыб число производителей часто невелико, а при оставлении на племя потомства от одной-двух лучших пар, т. е. при  $N_e$  от 2 до 4, коэффициент инбридинга может достигать 0.1—0.25; в результате гомозиготизация происходит довольно быстро (см., напр.: Tappin et al., 1983).

Обычным следствием инбридинга у большинства культурных растений и домашних животных, в том числе у рыб, является снижение жизнеспособности и замедление роста потомства — инбредная депрессия. Причиной депрессии является увеличение гомозиготности и, в частности, переход в гомозиготное состояние некоторых вредных рецессивных генов. Немалую роль, во всяком случае у рыб, играет и общее снижение при инбридинге гетерозиготности. По многим признакам продуктивности, в том числе по скорости роста и жизнеспособности, создаются в ходе отбора сложные полигенные гетерозиготные системы, разрушающиеся при инбридинге.

Одно поколение инбридинга (при скрещивании сибсов) замедляет рост карпов на 10—20 %, значительно снижается жизнеспособность, увеличивается число уродств (Moav, Wohlfarth, 1968; Wohlfarth, Moav, 1971). Даже умеренный инбридинг сопровождается у карпа инбредной депрессией (Кирпичников, 1960, 1966б, 1969б). В инбредных потомствах нередко появляются отклонения от нормы — фенотипы (Kirpichnikov, 1961), отличающиеся пониженной скоростью роста и выживаемостью (Томиленко,

Шпак, 1979). Повышенная частота уродств обнаружена при инбридинге у радужной форели (Kincaid, 1983), у данио (Pigou, 1978) и других видов разводимых рыб. Вредные последствия инбридинга у рыб отмечены многими исследователями (Кузема, 1953; Шаскольский, 1954; Lieder, 1956; Schäperclaus, 1961; Limbach von, 1970; Nagel, 1970; Чан Май-Тхиен, 1971; Ihssen, 1976; Kincaid, 1976, 1980, 1983; Anderson, Woods, 1979; Merla, 1979; Mrakovčić, Haleg, 1979; Winemiller, Taylor, 1982; Gall, 1983; Gjerde et al., 1983). Согласно Кинкэйд, снижение темпа роста у форели при тесном инбридинге составляет 5—10%. Замедлен рост у инбредных ручьевых гольцов *Salvelinus fontinalis* (Cooper, 1961), снижена жизнеспособность инбридированной гуппи *Poecilia reticulata* (Gibson, 1954).

Величина инбредной депрессии может быть рассчитана по формуле (Kincaid, 1983)

$$x = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{x_1}, \quad (46)$$

где  $\bar{x}_1$  и  $\bar{x}_2$  — средние значения признака при аутбридинге и инбридинге.

Следует отметить, что у многих аквариумных рыб родственное разведение не сопровождается сколько-нибудь заметной депрессией. Жесткий и тщательный отбор лучших особей, проводимый аквариумистами, перекрывает, по-видимому, вред инбридинга. В опытах с тутовым шелкопрядом было установлено, что инбредная депрессия довольно быстро ослабляется за счет отбора компенсаторных генов (Струнников, 1974). Этот же процесс должен происходить и при длительном инбридинге у рыб. Возможно также, что слабое выражение инбредной депрессии у аквариумных рыб связано с их сравнительно невысокой плодовитостью и наличием у их предков в природе множества небольших изолированных популяций. В таких популяциях инбридинг неизбежен и отбор постоянно идет на погашение инбредной депрессии.

Хотя в целом инбридинг вреден, он может принести большую пользу в селекционной работе с рыбами. Эта польза заключается, во-первых, в стабилизации селекционных признаков благодаря повышению гомозиготности и в усилении выражения некоторых из них. Но, пожалуй, наиболее важным применением инбридинга в рыбоводстве, как и при селекции многих других животных и растений, является получение гетерозисных промышленных гибридов в результате скрещивания особей из разных инбредных линий (межлинейная промышленная гибридизация). Проблема промышленной гибридизации будет рассмотрена позднее.

**Скрещивание как метод увеличения гетерогенности селекционного материала.** Эффективность отбора в большой степени зависит от наследственной гетерогенности селекционируемого стада. Скрещивание неродственных особей обогащает породную группу, увеличивая генетическую компоненту ее изменчивости, ускоряя селек-

цию и снимая вредные последствия инбридинга (Kirpichnikov, 1971b; Wohlfarth et al., 1980; Илясов и др., 1983; Gjedrem, 1983).

Начиная селекцию любого вида рыб, необходимо выбрать наилучшую систему разведения, способствующую созданию оптимальной «структуры породы» и сохранению достаточно высокой гетерогенности (Kincaid, 1977, 1983; Томиленко, 1981; Gall, 1983).

Одомашивание рыб без хорошо продуманного плана разведения и селекции приводит к быстрому снижению выживаемости молоди, увеличению числа врожденных уродств (Thomas, Donahoo, 1977; Braun, Kincaid, 1982; Kincaid, 1980, 1983) и к уменьшению гетерогенности стада (Щербенок, 1980b; Allendorf, Phelps, 1980; Cross, King, 1983; Ståhl, 1983).

Одной из самых простых систем разведения является разделение породной группы на две, три или большее число отводок или штаммов. В каждой отводке допускается умеренный инбридинг, в каждом поколении проводится отбор (Кирпичников, 1960; Головинская, 1962). Время от времени рыб из разных отводок скрещивают друг с другом. Попутно скрещивания используются и для получения товарной продукции. Этот метод был применен при создании породы «ропшинский карп» (Кирпичников, 1972a), при работе по селекции среднерусского карпа и при выведении породы карпа, устойчивой к краснухе (Кирпичников и др., 1972a, 1976; Головинская и др., 1975; Илясов и др., 1983). Другим способом сохранения гетерогенности селекционного стада является создание резервного генного фонда в виде достаточно большой группы рыб, разведение которых не связано с инбридингом. При обеднении (уменьшении изменчивости) какой-либо из отводок ее представители скрещиваются с рыбами из резервного фонда, в результате утраченная в ходе селекции гетерогенность восстанавливается (Moav, Wohlfarth, 1967). Для форели Кларка *Salmo clarki* рекомендованы периодические скрещивания рыб из одомашненных отводок с особями, взятыми из природных популяций (Allendorf, Phelps, 1980). Такие скрещивания допустимы только на самых ранних этапах селекционной работы.

Для радужной форели была предложена и своеобразная «ротационная» (круговая) система разведения (Kincaid, 1977). Перекрестное скрещивание рыб из разных отводок проводится в каждом поколении (рис. 81). При наличии трех отводок в 1-м поколении мы будем иметь двойные помеси, во 2-м — тройные (ААВС, АВВС и АВСС), в итоге в стаде должно устойчиво сохраняться высокая степень гетерогенности.

**Топкросс** (периодическое скрещивание особей из инбредных линий с особями из аутбредного резерва) и **реципрокная периодическая селекция** с отбором на комбинационную ценность производителей из разных породных групп или отводок (рис. 82) в рыбодной селекции пока еще не были опробованы.

Гетерогенность селекционируемой породной группы может быть увеличена и при помощи однократного («вводного») скрещивания с рыбами другой породы.

Какова бы ни была система разведения, неограниченно долго



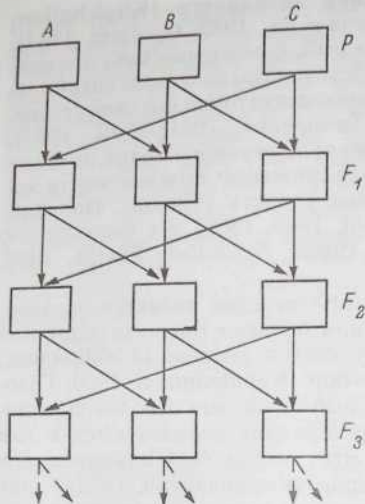


Рис. 81. Круговая (ротационная) система разведения рыб (по: Kincaid, 1977).

A, B, C — линии (отводки); P, F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, F<sub>3</sub> — последовательные поколения рыб.

сохранять большую гетерогенность породы невозможно, если одновременно проводится интенсивная селекция. Время от времени необходимы радикальные мероприятия — новые межпородные скрещивания, отдаленная гибридизация, искусственный мутагенез и др.

**Синтетическая селекция.** Совмещение полезных свойств двух пород, разновидностей, видов и даже иногда родов — задача, встающая очень часто перед селекционерами-рыбоводами. При подобном синтезе можно идти несколькими путями.

Воспроизводительное скрещивание (рис. 83, а) применяется, когда надо сочетать полезные признаки двух скрещиваемых пород или видов. Оно требует очень тщательной селекции во всех гибридных поколениях. С помощью воспроизводительного скрещивания созданы украинская и ропшинская породы карпа (Кузема, 1953; Кирпичников, Головинская, 1966; Кирпичников, 1972а); оно было применено также в работе по выведению среднерусского карпа (Головинская и др., 1975) и при селекции краснухостойчивого карпа (Кирпичников, Факторович, 1972). Предполагается, что венгерские карпы — результат совмещения признаков двух или трех породных групп, а именно местного малопродуктивного карпа, немецкого высокоспинного айшгрундского карпа и, возможно, породы, вывезенной из Японии (Вакош, 1974). Гибридное происхождение имеет и румынский карп (Ројога, 1967). Европейская радужная форель — продукт воспроизводительного скрещивания двух или трех американских форелей (Schäperclaus, 1961). Хорошие перспективы имеют попытки синтеза особенностей двух видов американских гольцов — *Salvelinus fontinalis* и *S. namaycush* (Ihs-

sen, 1973). Воспроизводительное скрещивание целесообразно применить и во многих других случаях синтетической селекции. Можно назвать в качестве примера межродовые скрещивания белуги со стерлядью, *Huso huso* × *Acipenser ruthenus* (Бурцев, 1971, 1983; Бурцев, Серебрякова, 1980) и белого и пестрого толстолобиков, *Hypophthalmichthys molitrix* × *Aristichthys nobilis* (Воропаев, 1969, 1978; Гречковская и др., 1979).

Вводное скрещивание (рис. 83, б) используется в тех случаях, когда в местную высокопродуктивную породу хотят ввести один или немногие ценные признаки другой породы (или вида). После исходного скрещивания двух форм гибриды последующих поколений скрещиваются возвратно с особями местной (улучшаемой) породы с сохранением на племя возвратных гибридов, имеющих искомые признаки породы-улучшателя. Если эти признаки определяются доминантными генами с четким проявлением, проблема сохранения нужных показателей решается сравнительно легко. При рецессивности утери признаков-улучшателей очень велика.

Сходным по характеру с вводным является поглотительное скрещивание (рис. 83, в). После скрещивания двух пород ставится серия возвратных скрещиваний, но гибриды повторно сочетаются с особями породы-улучшателя, а не местной породы.

Альтернативное скрещивание (рис. 83, г) позволяет в наибольшей степени избежать инбридинга при синтезе особенностей

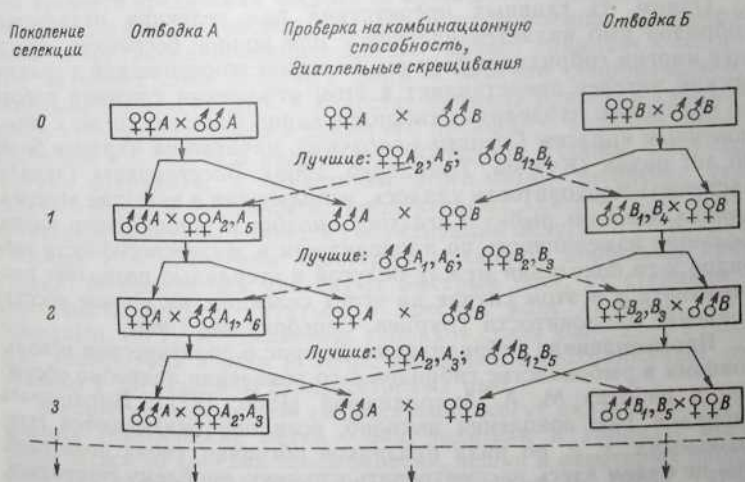


Рис. 82. Схема реципрокной периодической селекции (применительно к рыбоводству). Разведение двух отводок одной породы с отбором на комбинационную способность.

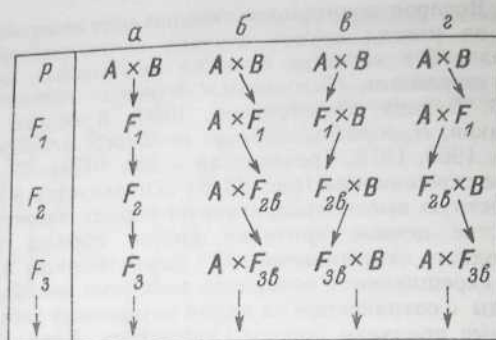


Рис. 83. Основные типы скрещиваний при синтетической селекции.

Скрещивания:  $\alpha$  — воспроизводительное;  $\beta$  — вводное;  $\nu$  — поглотительное;  $z$  — альтернативное.

двух пород. Попеременное скрещивание гибридов с особями двух пород сопровождается отбором нужных комбинаций признаков. Через три-четыре поколения альтернативное скрещивание заменяется воспроизводительным с целью стабилизации признаков новой гибридной породной группы.

Вводное (или поглотительное) и воспроизводительное скрещивания часто сочетаются друг с другом. Так обстояло дело, в частности, при селекции нивчанского карпа (Кузема и др., 1970).

Одним из главных препятствий при селекции отдаленных гибридов рыб является частичное или полное бесплодие, присущее многим гибридным формам. Большой теоретический и практический интерес представляет в этом отношении сложная работа по получению плодовых гибридов карпа *Cyprinus carpio* с обыкновенным карасем *Carassius carassius*, начатая на Украине более 40 лет назад (Кузема, Томиленко, 1965). Восстановить (правда, частично) плодовитость удалось, используя в качестве «посредников» золотую рыбку *Carassius auratus* и ропшинского карпа. Большая изменчивость по плодовитости и жизнеспособности гибридов 2-го поколения между белугой и стерлядью позволяет рассчитывать и в этом случае на успех селекции, на полное восстановление плодовитости (Бурцев, Серебрякова, 1980).

**Промышленная гибридизация.** Вопрос о практическом использовании в рыбоводстве гибридов 1-го поколения подробно обсужден в работах М. А. Андрияшевой (1966, 1971). Выращивать гибридов 1-го поколения выгодно, если они оказываются гетерозисными, т. е. по ряду признаков обгоняют своих родителей. Мы не будем здесь рассматривать сложную проблему гетерозиса, ей посвящено много подробных сводок (см., напр.: Хаджинов, 1935; Crow, 1952; Dobzhansky, 1952; Hayes, 1952; Haldane, 1955; Mather, 1955; Кирпичников, 1967в, 1974а; Гужов, 1969; Струнников, 1974, и др.).



Отметим только, что в основе гетерозиса лежат два основных дополняющих друг друга генетических механизма — совмещение у гибридов полезных доминантных генов, накопленных обеими скрещиваемыми формами (гипотеза доминантности), и увеличение у гибридов общего уровня гетерозиготности (гипотеза сверхдоминантности). И в том и в другом случае происходит биохимическое обогащение гибридных особей — «versatility» (Haldane, 1955; Кирпичников, 1974а). В природных условиях гетерозис выражается обычно в увеличении выживаемости гибридов (повышении их племенной ценности). Такого рода гетерозис характерен для многих внутривидовых и некоторых межвидовых скрещиваний рыб, он соответствует понятию «эугетерозис», введенному Добжанским (Dobzhansky, 1952). Эугетерозис связан в основном с преимуществом по выживаемости гетерозигот. Гибриды между созданными человеком породами и штаммами (отводками) отличаются часто гигантизмом — ускорением роста и увеличением размеров всего организма и (или) отдельных его частей («роскошествование» — по терминологии Добжанского). По всей вероятности, в этих случаях главной причиной гетерозиса является сложение действия доминантных генов и погашение инбредной депрессии, обусловленной гомозиготностью по вредным рецессивам (Андряшева, 1971). Нередко и у этих гибридов жизнеспособность повышена, особенно при скрещивании инбредных линий или сильно инбридированных пород. В рыбоводстве мы встречаемся с гетерозисом и того и другого типа.

Важнейшим условием успеха промышленной гибридизации рыб является предельная чистота ее проведения. Гибриды 1-го поколения должны полностью изыматься из водоемов; оставление их на племя (запланированное или случайное) приводит к засорению маточных стад исходных форм и нередко сопровождается тяжелыми последствиями. В качестве примера приведем гибридизацию культурного карпа с диким его предком — сазаном, проводившуюся в СССР и в ряде стран Восточной Европы. Гибридов нередко сохраняли, и следствием этого было засорение стад сазана и карпа и снижение их продуктивных качеств. Еще одним печальным примером является гибридизация белуги со стерлядью. Гибриды 1-го поколения (бестеры) обладают хорошими качествами: от белуги они наследуют быстрый рост, от стерляди — способность жить и питаться в пресной воде (Бурцев, 1971; Nikoljukin, 1971). К сожалению, гибридов стали выпускать в больших количествах в реки и озера, лиманы и водохранилища, что привело к загрязнению стад осетровых рыб.

Чистоте промышленной гибридизации могут оказать большую помощь генетические метки — оба родителя и гибриды могут различаться по аллелям генов окраски, чешуи и некоторых биохимических локусов (Brody et al., 1976; Moav et al., 1976a, 1976b; Кирпичников, Катасонов, 1978).

Перечислим сначала наиболее перспективные внутривидовые гибридные комбинации.

1. Межпородные помеси карпа *Cyprinus carpio*. Сильный гетерозис наблюдается при скрещивании украинского и ропшинского карпов (Кузема, Томиленко, 1962; Кузема и др., 1968; Кирпичников и др., 1971; Томиленко и др., 1974, 1978; Алексеенко, 1979, 1982; Дешко, 1982; Томиленко, 1982), а также украинского карпа с молдавским (Лобченко, 1982б). Хорошие результаты дает скрещивание карпа породы Дор-70 (Израиль) с югославским карпом (Wohlfarth et al., 1980) и с тайваньским (китайским) карпом (Moav et al., 1975b; Wohlfarth et al., 1975a; Moav, 1979) — эта последняя комбинация особенно рекомендуется для выращивания в относительно бедных прудах (Wohlfarth et al., 1983). У помесей часто наблюдаются ненормальности в развитии гонад (Hulata et al., 1980). Гетерозис по выживаемости и продуктивности отмечен при скрещивании венгерских и польских карпов (Rychlicki, 1973; Włodęk, Matlak, 1978; Wrona et al., 1980), при скрещивании немецких и среднерусских карпов (Пономаренко, 1980; Зонва и др., 1983), при гибридизации японского карпа породы ямато с европейским зеркальным карпом (Suzuki, 1979) и при многих межпородных скрещиваниях японских карпов (Suzuki, Yamaguchi, 1980).

2. Помеси растительноядных рыб семейства карповых (Cyprinidae). При скрещивании белых амуров *Ctenopharyngodon idella* из рек Янцзы (Китай) и Амур (СССР) наблюдается гетерозис по выживаемости и темпу роста; такой же гетерозис установлен и при изучении помесей между белыми толстолобиками *Hypophthalmichthys molitrix* китайского и амурского происхождения (Поляруш, 1983).

3. Внутривидовые скрещивания лососевых рыб (сем. Salmonidae). Гетерозис обнаружен при некоторых межпородных скрещиваниях радужной форели *Salmo gairdneri* (Gall, 1969; Reichle, 1974; Linder et al., 1983; Ayles, Baker, 1983). Повышенная выживаемость характерна для помесей обыкновенной и альбиносической форелей (Subla Rao, Chandrasekaran, 1978). Гетерозисными являются гибриды между двумя подвидами сими *Oncorhynchus masu* (Chevassus, 1979), межрасовые гибриды кижуча *O. kisutch* (Herschberger, 1978) и ручьевого гольца *Salvelinus fontinalis* (Webster, Flick, 1981).

4. Помеси сомиков сем. Ictaluridae. Скрещивание канальных сомиков *Ictalurus punctatus* из разных породных групп или местных штаммов приводит к гетерозису по скорости роста и выживаемости (Giudice, 1966; Sneed, 1971; Green et al., 1979; Smitherman et al., 1983).

5. Гибриды одомашненных (культурных) карпов различных пород с диким амурским сазаном, *Cyprinus carpio carpio* × *C. c. haematopterus*. Карпо-сазаньи гибриды отличаются наличием сильно выраженного гетерозиса на первом году жизни и широко используются на Украине (Кирпичников, 1959, 1962; Андрияшева, 1966; Карпенко, 1966; Томиленко и др., 1977; Дешко, 1982).

Имеются хорошие перспективы практического использования и ряда межвидовых и межродовых гибридов. Перечислим некоторые из них.

1. Гибриды сига-лудогы или чудского сига *Coregonus lavaretus* с ряпушкой *C. albula* (Нестеренко, 1957; Леманова, 1960, 1965; Горбунова, 1962).
2. Гибриды ручьевого (*Salvelinus fontinalis*) и озерного (*S. namaycush*) гольцов — так называемые splake-гибриды (Ayles, 1974; Ihssen, 1976; Chevassus, 1979).
3. Гибриды озерного и ручьевого гольцов с альпийским гольцом *S. alpinus* (Chevassus, 1979).
4. Гибриды кеты и горбуши, *Oncorhynchus keta* × *O. gorbuscha* (Suzuki, 1977).
5. Гибриды буффало, род *Ictiobus*, Catostomidae (Giudice, 1964).
6. Гибриды тиляпий *Sarotherodon* spp. с количественным преобладанием быстро растущих самцов (Hickling, 1960, 1968; Pruginin et al., 1975; Lovshin, Da Silva, 1976; Hulata et al., 1981, 1983; Pinto, 1982).
7. Гибриды шук из рода *Esox* (Armburster, 1966).
8. Гибриды центрарховых (Centrarchidae) из рода *Lepomis* (Childers, 1971).
9. Гибриды сомов, *Ictalurus punctatus* × *I. furcatus* (Giudice, 1966; Yant et al., 1975; Smitherman et al., 1983; Krasznai, 1986).
10. Межродовые гибриды белуги и стерляди — бестеры (*Huso huso* × *Acipenser ruthenus*), а также гибриды белуги и шипа *A. nudiventris* (Бурцев, 1971, 1983; Nikoljukin, 1971; Водовозова, 1979).
11. Межродовые гибриды карпа с карасем, *Cyprinus carpio* × *Carassius auratus* и *Cyprinus carpio* × *Carassius carassius*. Эти стерильные гибриды удачно сочетают в себе некоторые признаки родителей и могут быть использованы для зарыбления водоемов, мало пригодных для выращивания карпов (Matsui, 1931; Николюкин, 1952, 1972).
12. Межродовые гибриды толстолобиков, *Hypophthalmichthys molitrix* × *Aristichthys nobilis* (Виноградов, Ерохина, 1964; Ворopaев, 1969; Гречковская и др., 1979; Bartholomew, Smitherman, 1984).
13. Межродовые гибриды индийских карпов, *Catla catla* × *Labeo rohita* (Chaudhuri, 1971).

Большое число других перспективных гибридных комбинаций можно найти в семействах лососевых и карповых рыб (Suzuki, Fukuda, 1972; Chevassus, 1979; Рябов, 1979), в семействе центрарховых (Hubbs, Hubbs, 1933; Childers, 1971) и в семействе американских сомов — икталурид (Sneed, 1971).

Гетерозисные гибриды могут быть получены и при скрещивании между собой рыб из инбредных линий. Наиболее продвинутой попыткой такого рода, с получением четверных гибридов, надо считать работу, проводимую с карпами в Венгрии (Bakoš, 1974, 1979).



Эта работа не завершена (рис. 84), но некоторые гибридные комбинации оказались высокопродуктивными. В условиях умеренного климата проведение таких исследований требует длительного времени; использование подогретых вод и применение гиногенеза может помочь их ускорению.

Высокая плодовитость и внешнее оплодотворение икры, характерные для многих видов рыб, облегчают получение гибридов 1-го поколения в количествах, достаточных для снабжения крупных промышленных хозяйств. Следует учесть, однако, что многие гибриды плодовиты и это нередко создает угрозу загрязнения маточных стад исходных форм. Одной из важнейших задач генетической селекции является сейчас выведение бесплодных или однополых промышленных гибридов.

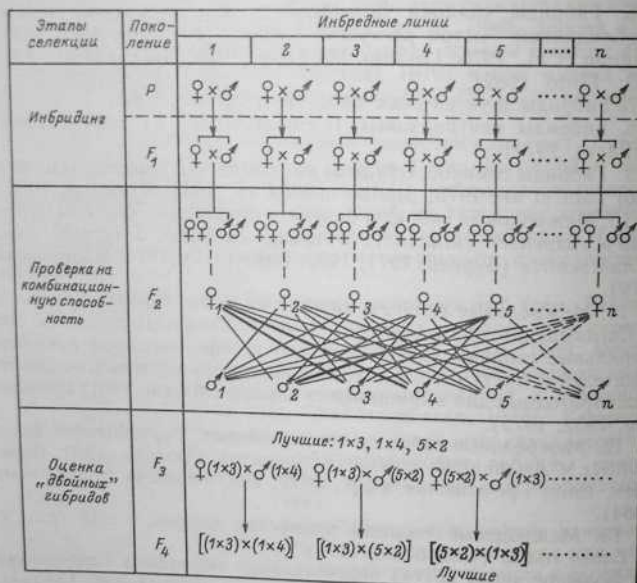


Рис. 84. Схема получения двойных промышленных гибридов карпа (по: Вакос, 1974, с небольшими упрощениями).

## НОВЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ В СЕЛЕКЦИИ РЫБ

В последние годы, в связи с быстрым развитием молекулярной и биохимической генетики и накоплением сведений по частной генетике рыб, все более широкое применение в рыбоводстве получают новые современные генетические методы селекции (Kirpichnikov, 1971a; Kirpichnikov, 1979a, 1983; Smith, 1980; Головинская, 1983; Wohlfarth, 1983). Рассмотрим здесь некоторые из них.

**Селекция и частная генетика рыб.** Сведения о наследовании морфологических (качественных и количественных), физиологических и биохимических признаков у рыб оказывают большую помощь в организации селекционных работ. Некоторые гены могут быть прямо использованы в селекции, при этом отбор направлен в пользу этих генов или против них. Хорошим примером такого применения данных по частной генетике является очистка маточного стада ропшинского карпа от рецессивного гена *s* (зеркальная «разбросанная» чешуя), в ходе селекции более 400 производителей были проверены при помощи возвратных скрещиваний на гомозиготность по гену *S*. В результате такой проверки созданы три гомозиготные по гену *S* отводки ропшинского карпа, расщепление по чешуйному покрову было полностью ликвидировано (Kirpichnikov, 1972a; Kirpichnikov et al., 1979).

Аллели локуса трансферрина (*Tf*) у рыб, как мы уже отмечали (см. гл. 6), функционально неравноценны. Рыбы с разными генотипами по *Tf* отличаются разной устойчивостью к ряду заболеваний, разной зимостойкостью, по-разному реагируют на дефицит кислорода. Дифференциация генотипов *Tf* по устойчивости рядом ученых объясняется бактерицидными свойствами этого белка (Weinberg, 1974). При наличии корреляции между генотипом рыб по *Tf* и их резистентностью к определенному заболеванию или воздействию среды возможен прямой отбор по аллелям трансферринового локуса.

Большие перспективы имеет использование генов для маркирования селекционных отводок (Brody et al., 1976, 1979; Moav et al., 1976a; Moav, 1979). В настоящее время генетические маркеры успешно применяются для мечения различных отводок карпа (Катасонов, 1974b; Жалюнене, 1979; Пак, Цой, 1982, и др.). В план работ по селекции среднерусского карпа включено создание двух линий, отличающихся по локусам *S* (чешуйный покров) и *D* (окраска спины и головы карпа). Линия *ssDD* представляет собой «разбросанных» карпов с рисунком (светлой полосой) на спине, линия *SSdd* — чешуйчатых карпов без рисунка. Промышленных гибридов между ними (генотип *SsDd*) легко можно отличить по фенотипу от карпов обеих родительных форм, они имеют сплошной чешуйный покров и рисунок (Катасонов, 1974b; Kirpichnikov, Катасонов, 1978).

Маркированы рецессивными генами окраски две линии карпов в Израиле (Moav, Wohlfarth, 1968). Одна из этих линий гомозиготна по генам *bl*<sub>1</sub> (голубая окраска) и *gr* (серая окраска).

другая — по гену *g* (золотая окраска). У гибридов все три гена находятся в гетерозиготном состоянии ( $B_l/b_l, Gr/gr, G/g$ ), и рыбы оказываются неокрашенными, нормальными.

В Чехословакии различные линии карпа маркированы аллелями локуса трансферрина (Valenta et al., 1976a, 1978). Генетическое маркирование было успешно применено в опытах с индуцированным гиногенезом, поставленных на карпе (Головинская, Ромашов, 1966; Черфас, Трувеллер, 1978; Nagy et al., 1978), в опытах по идентификации видов, пород и гибридов тилапии (Cruz et al., 1982; McAndrew, Majumdar, 1983) и в других селекционно-генетических экспериментах. Маркерные гены позволяют определить долю наследственности, полученную различными гибридными породами карпа от амурского сазана (Паавер, 1980, 1983б).

Проблема использования изменчивости по аллелям биохимических локусов в популяционных исследованиях диких рыб и при исследовании естественного гиногенеза и гибридогенеза нами была уже рассмотрена (см. гл. 6 и 7).

Следует подчеркнуть, что в тех случаях, когда между генетическими маркерами и селекционно значимыми признаками наблюдается существенная корреляция, маркирование селекционных отводок надо проводить с большой осторожностью, по тщательно разработанному плану.

Важное значение для селекционеров имеет накопление сведений о наследовании у рыб количественных признаков, и особенно признаков продуктивности. Данные о наследуемости различных признаков довольно многочисленны (см. гл. 4), но многие из них малодостоверны (Gall, 1983). Чем больше будет точных данных по наследуемости селекционных признаков у объектов селекции, тем легче будет составить долгосрочные программы селекционных работ и выбрать наиболее эффективные методы селекции и разведения.

**Индукцированный мутагенез.** Генетическая изменчивость у рыб может быть значительно повышена путем обработки гамет ионизирующим облучением (Schröder, 1973) и химическими мутагенами — нитрозометил- и нитрозэтилмочевиной (НММ и НЭМ), этиленмином (ЭИ) и др. (Цой, 1969а, 1969б, 1978, 1980; Цой и др., 1973). Благодаря высокой плодовитости рыб перспективы использования индуцированного мутагенеза в рыбоводстве весьма благоприятны, с его помощью можно увеличить гетерогенность пород и повысить эффективность отбора. Первая попытка такого рода была сделана при селекции краснодарского карпа (Кирпичников, 1972а, 1972б). Особенно успешно идет работа с мутационными отводками казахстанского карпа; в этом случае с помощью НЭМ, ЭИ и других алкилирующих соединений удалось существенно поднять уровень изменчивости признаков продуктивности (Цой, 1978, 1983; Черфас, Цой, 1984).

Поиски отдельных полезных мутаций в рыбоводной селекции менее перспективны, их выявлению и использованию препятствует медленное созревание разводимых человеком рыб.



**Гиногенез в селекции.** Роль гиногенеза в повышении эффективности селекционных работ была нами уже рассмотрена (см. гл. 7). Основное значение гиногенеза заключается в возможности при его помощи быстро создавать высокогомозиготные инбредные линии, которые затем могут быть использованы для получения гетерозисных гибридов и для генетических исследований. Даже при большом межхроматидном перекресте, наблюдаемом, в частности, при мейотическом гиногенезе у радужной форели (Thorgaard et al., 1983; Guyomard, 1984), коэффициент инбридинга после одного поколения гиногенеза превышает 0.44 (наши расчеты), т. е. близок к показателям инбридинга при самоопылении. У карпа этот показатель достигает 0.75, после четырех поколений гиногенеза, судя по полному приживанию тканевых трансплантатов, гомозиготность приближается к полной (Nagy et al., 1983).

Еще более быстрой и надежной гомозиготизации можно добиться путем удвоения гаплоидного набора хромосом у гиногенетических зародышей на стадии первого деления дробления. Удачная попытка такого рода сделана на данио *Brachydanio rerio*. Клоны гомозиготных идентичных диплоидных особей были получены после одного поколения гиногенеза, вызванного инактивацией спермы УФ-облучением с последующим слиянием двух ядер дробящегося зародыша под воздействием повышенного гидростатического давления (Streisinger et al., 1981).

Венгерские исследователи (Nagy, Csányi, 1978) предложили две интересные схемы сочетания в селекции гиногенеза с обычным двуполом размножением (рис. 85, а, б). В обоих случаях самцы, как и самки, быстро становятся сильно инбридированными, хотя в целом коэффициент инбридинга будет нарастать медленнее, чем при непрерывном гиногенезе. Весьма перспективно и сочетание гиногенеза с превращением пола (Nagy et al., 1984).

В последние годы гиногенез успешно применяется для ускорения процесса гомозиготизации стад карпа после мутагенных воздействий (Цой, 1980, 1981, 1983), для получения плодовых гибридов между карпом и карасем (Черфас, Илясова, 1980б), а также для выведения инбредных линий пеляди (Мантельман, 1978, 1980). Необходимо, однако, принимать во внимание, что при диплоидизации ядер у гиногенетических зародышей, достигаемой температурными воздействиями, многие из эмбрионов оказываются анзуплоидными (Gervai et al., 1980a).

**Реверсия пола и получение однополых потомств у разводимых рыб.** Некоторые гибриды рыб оказываются однополыми, в других случаях численность полов сильно отклоняется от обычного отношения 1 : 1. Такие aberrantные отношения были найдены, в частности, среди пецилиид (сем. Poeciliidae) и среди тилляпий (сем. Cichlidae) и объясняются обычно различным типом определения пола у скрещиваемых форм (см. гл. 3). Предполагалось вначале, что многие межвидовые скрещивания тилляпий дают однополое мужское потомство (Hickling, 1960, 1968; Pruginin et al., 1975; Моав, 1979), но в настоящее время это поставлено под

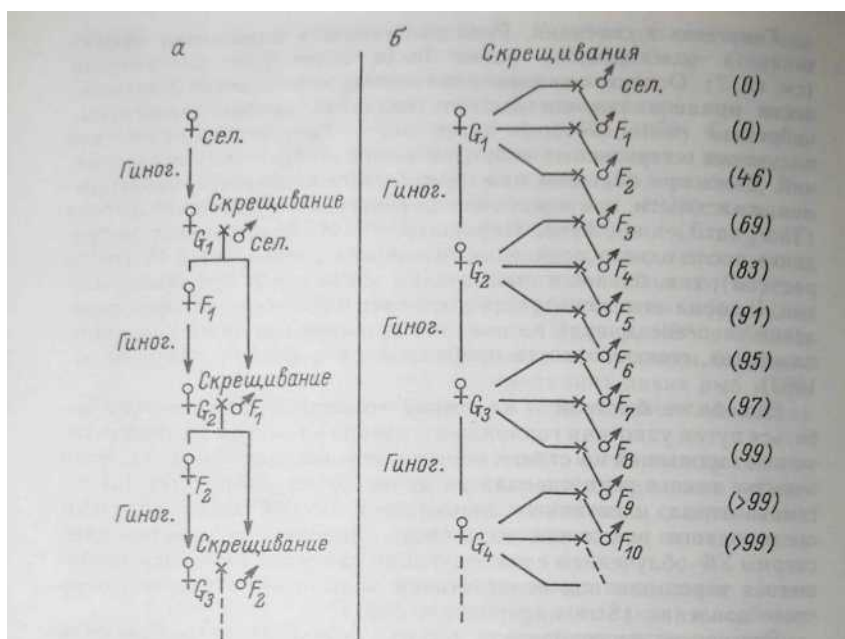


Рис. 85. Две схемы использования гиногенеза в селекции карпа.

*а* — получение семигиногенетической линии; *б* — использование гиногенеза для быстрого увеличения гомозиготности самцов. Гиног. — гиногенез; G<sub>1</sub>, G<sub>2</sub>, G<sub>3</sub>, G<sub>4</sub> — поколения производителей. В скобках — степень соответствия (в %) между бисексуальной популяцией и гиногенетической линией. F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, F<sub>3</sub> и т. д. — годовалые самцы из потомств, используемые в последующих скрещиваниях (по: Nagy, Csanyi, 1978).

сомнение (Mires, 1977). С уверенностью можно говорить о появлении одних самцов в потомстве лишь в двух скрещиваниях теляний (Pinto, 1982):

- 1) *Tilapia (Sarotherodon) hornorum* × *T. (S.) aureus*;
- 2) *T. (S.) hornorum* × *T. (S.) nilotica*.

Во всех других комбинациях, в частности при скрещивании самок *T. (S.) nilotica* с самцами *T. (S.) aureus* и при всех скрещиваниях с участием *T. mossambica*, наряду с самцами часто появляются и самки; гибриды к тому же плодовиты (Hulata et al., 1981, 1983; Pinto, 1982).

Однополые потомства рыб оказалось возможным получать другими способами, а именно при помощи гиногенеза и при скормлинии молоди половых гормонов (тестостерона и эстрадиола). Согласно последним обзорам (Chevassus et al., 1979; Гомельский, 1980; Yamazaki, 1983), полного или почти полного превращения самок в самцов и самцов в самок удалось добиться уже у многих

видов рыб. Оно наблюдалось у нескольких видов тилапий (Guerego, 1979; Hopkins et al., 1979; Jensen, Shelton, 1979; Calhoun, Shelton, 1983), у атлантического лосося, чавычи и кижуча (Johnston et al., 1978, 1979a; Simpson, 1979; Goetz et al., 1979; Donaldson, Hunter, 1982; Hunter et al., 1983), у радужной форели и ручьевого гольца (Simpson, 1976; Johnston et al., 1979b; Okada et al., 1979), у серебряного карася и карпа (Гомельский, Черфас, 1982; Гомельский, 1985) и у других видов. Реверсия пола происходит при гормональном воздействии на начальные стадии дифференциации гонад (Yamamoto, 1962; Гомельский, 1980). Возможны два пути использования превращенных особей — непосредственное их выращивание до товарных размеров или же скрещивание превращенных особей с нормальными. При мужской гетерогаметности такие скрещивания дают следующие результаты:

- 1) ♀ нормальная (XX) × ♂ превращенный (XX) = 100 % ♀♀ (XX);
- 2) ♀ превращенная (XY) × ♂ нормальный (XY) = 25 % ♀♀ XX + 50 % ♂♂ XY + 25 % ♂♂ YY.

При дальнейшем использовании для скрещиваний самцов YY можно получить целиком мужское потомство:

- 3) ♀ нормальная (XX) × ♂ YY = 100 % ♂♂ (XY);
- 4) ♀ превращенная (XY) × ♂ YY = 100 % ♂♂ (XY + YY).

Некоторые из этих скрещиваний были осуществлены на практике, при работе с лососевыми рыбами. У кижуча и атлантического лосося все превращенные самцы оказались стерильными (Simpson, 1976; Goetz et al., 1979).

Превращение (под влиянием гормонов) гиногенетических самок в самцов открывает широкие возможности полового размножения гиногенетических особей, в частности получения гетерозисных гибридов между инбредными гиногенетическими клонами. Могут быть решены и многие другие селекционные проблемы, например производство особей того пола, который отличается лучшими продуктивными качествами.

**Полипloidия.** Триплоидные эмбрионы появляются у рыб при оплодотворении диплоидной яйцеклетки нормальным гаплоидным спермием:  $2n + n = 3n$ .

Триплоиды обнаружены в потомствах гиногенетических самок радужной форели, атлантического лосося, карпа и канального сомика (Ojima, Makino, 1978; Chourrout, 1980; Wolters et al., 1981, 1982; Chourrout, Quillet, 1982; Allen, 1983). Использование после осеменения теплового шока или повышенного гидростатического давления позволило получить 100 % триплоидов и у нормальных самок озерного лосося *Salmo salar* (Benfey, Sutterlin, 1984). У радужной форели кроме триплоидов получены были и тетраплоидные зародыши; в этом случае эмбрионы были подвергнуты высокому давлению через 5 ч 50 мин после оплодотворения (Chourrout, 1984, 1985).



У гиногенетических самок — гибридов караса с карпом (*Carassius auratus gibelio* × *Cyprinus carpio*, F<sub>1</sub>) при оплодотворении яйцеклеток спермиями караса или карпа все потомки оказываются триплоидами (Черфас, 1980; Черфас и др., 1981). Возвратные гибриды карпа с карасем стерильны (Черфас и др., 1981), стерильность установлена или предполагается во всех остальных случаях триплоидии. Стерильные ручьевые гольцы *Salvelinus fontinalis*, как правило, являются полиплоидными мозаиками, 2n—5n (Allen, Stanley, 1978). Попадающиеся в стадах радужной форели взрослые триплоиды также, по-видимому, стерильны (Thorgaard, Gall, 1979).

Морфологически нормальные триплоидные мальки радужной форели и карпа вполне жизнеспособны и хорошо растут в прудах (Gervai et al., 1980b; Chougrout, Quillet, 1982). Для триплоидной молоди канальных сомиков характерна нормальная жизнеспособность и ускоренный (по сравнению с диплоидами) рост (Wolters et al., 1982). Эти качества триплоидов вместе с их стерильностью позволяют использовать триплоидные потомства для выращивания в водоемах, где размножение рыб нежелательно. Отрицательным фактором является при этом наличие дефектных анеуплоидов в потомствах гиногенетических самок (Gervai et al., 1980a).

В последние годы уделяется особенно большое внимание получению триплоидов путем удвоения хромосомного набора в яйцеклетках (с помощью теплового шока) и последующего нормального осеменения. Триплоиды получены и исследованы у атлантического лосося, трех видов тихоокеанских лососей и у их гибридов (Johnston, 1985; Johnson et al., 1985; Seeb, Thorgaard, 1985), у радужной форели и ее гибридов с кумжей и ручьевой палией (Scheerer, Thorgaard, 1983; Chourrout, 1985), у белого амура (Allen, Waterdorf, 1985; Cassani, Caton, 1985), у гибридов амура с пестрым толстолобиком (Krasznai et al., 1984a), у европейского сома (Krasznai et al., 1984) и у других видов. Стерильные триплоиды (в первую очередь белый амур и радужная форель) широко используются в Англии и США для посадки в естественные водоемы. Разработаны методы точной и быстрой идентификации триплоидов и получения для промышленных целей чисто триплоидных потомств (Allen, Waterdorf, 1985; Johnston, 1985, и др.).

Проблема массового получения полноценных триплоидов может быть решена и другим путем, а именно при помощи скрещивания диплоидов с тетраплоидами. Реальный путь получения тетраплоидов — удвоение хромосомного набора зародышей на стадии дробления. Можно надеяться, что и эта проблема вскоре будет успешно разрешена.

**Кариологические исследования.** Изучение хромосом может быть полезным в работах по гибридизации и гиногенезу, при получении для практических целей триплоидов и тетраплоидов, при изучении механизма определения пола у рыб и в опытах по гормональному переопределению пола, а также в других исследованиях.

Популяции и стада радужной форели, атлантического лосося, нерки, серебряного карася и ряда других рыб отличаются друг от друга по структуре хромосомных наборов. Анализ хромосомных комплексов локальных стад этих рыб может помочь установить происхождение этих стад и выбрать правильные методы их воспроизводства и селекции.

Особое значение имеют кариологические исследования при анализе процессов созревания гонад у отдаленных гибридов рыб, в частности при их бесплодии и при изучении мутагенных последствий радиации в районах с повышенным ее уровнем.

**Генная инженерия.** Начаты работы по клонированию генов гормона роста рыб и млекопитающих и их введению в геном развивающегося эмбриона рыб (Sekine et al., 1985; Chourrout et al., 1986; Zhu Zuoyan et al., 1986). Получены обнадеживающие результаты, но эти исследования находятся пока на экспериментальной стадии.

#### СЕЛЕКЦИЯ РЫБ, ОБИТАЮЩИХ В ЕСТЕСТВЕННЫХ ВОДОЕМАХ

Селекция диких видов рыб возможна, если их размножение находится под частичным или полным контролем человека. Следует учитывать, что значительную часть своей жизни эти рыбы проводят на воле, занимая определенные экологические ниши и определенное место в естественных биоценозах. Неосторожная, односторонняя и слишком интенсивная селекция может легко нарушить сложные межвидовые отношения в биоценозах и принести ощутимый вред.

При работе с проходными видами особое значение приобретает отбор на максимальный возврат рыб, полученных и выращенных на рыбозаводах, из моря в родную реку или озеро (Ryman, 1970; Gjedrem, 1983). Коэффициент промыслового возврата должен быть главным показателем и при селекции озерно-речных рыб. Этот коэффициент как бы суммирует в себе все качества заводской молоди, стратегию ее выпуска в естественные водоемы и все стороны приспособления рыб к условиям жизни в этих водоемах после выпуска (Gall, 1983). Отбор на увеличение возврата осуществить, однако, нелегко. Необходима семейная селекция с оценкой десятков семейств (по величине возврата) одновременно и с серийным мечением выпускаемой рыбозаводом молоди.

Во всех рыбодных хозяйствах идет стихийная селекция на повышение выживаемости икры и личинок. В природе на ранних стадиях развития рыб происходит суровый естественный отбор, в ходе которого гибнет большинство отклоняющихся от нормы, неустойчивых, отстающих в росте особей (Saunders, Bailey, 1980). При искусственном воспроизводстве эмбрионы и личинки защищены от врагов и от неблагоприятных изменений окружающей среды. Изменчивость заводской молоди оказывается повышенной (Ильенкова, Казаков, 1981). Благодаря сохранению в живых неполноценных экземпляров снижается средняя жизнеспособность молоди, выпускаемой в естественные водоемы. Это опасное след-

ствие усовершенствования процессов инкубации и подрашивания молоди может быть снято, если личинок подвергнуть воздействию специально спровоцированных неблагоприятных условий существования и выбраковать неустойчивые экземпляры. Шведские селекционеры предлагают размещать икру после осеменения на отгороженных нерестовых площадках прямо в водоеме; это предложение нуждается в тщательной проверке.

При работе с рыбами, обитающими в естественных водоемах, отбор должен играть в основном охраняющую (стабилизирующую) роль и заключаться главным образом в выбраковке отстающих, отклоняющихся от нормы особей. Критерием эффективности отбора может быть только промысловый возврат.

Охраняющий отбор необходимо проводить во всех рыбодных хозяйствах, занимающихся воспроизводством данного вида. Во избежание инбридинга и снижения гетерозиготности производители, используемые для получения икры и молок, не должны быть близкородственными, их численность (на каждом пункте) не должна падать ниже 50—100 особей.

Воспроизводить следует по возможности все основные популяции внутри вида, а у лососевых рыб — и отдельные локальные и временные (сезонные) субпопуляции (Алтухов, 1974, 1983; Allendorf, Utter, 1979). Для получения икры рекомендуется скрещивать друг с другом производителей из разных субпопуляций и из разных размерно-возрастных групп (Kueger et al., 1981). Соблюдение всех этих рекомендаций позволит сохранить в воспроизводимых популяциях достаточно высокий уровень гетерогенности и избежать вырождения.

Лососевые рыбы отличаются удивительной способностью приспосабливаться к изменившимся условиям существования. Радужная форель *Salmo gairdneri*, родиной которой является северо-западная часть Северной Америки, адаптировалась к жизни на всех континентах, в самых различных климатических условиях. Чавыча *Oncorhynchus tshawytscha*, перевезенная в Чили, акклиматизировалась там и входит в реки Южной Америки для нереста. Атлантический лосось *S. salar* и кижуч *O. kisutch* успешно выращиваются в морских плавучих садках до достижения ими товарного веса и даже до созревания (Donaldson, Joyner, 1983). Селекция лососей с целью освоения ими новых мест обитания или заселения водоемов, в которых они были уничтожены человеком, может проводиться с использованием более радикальных селекционных методов.

Одной из самых сложных проблем современного рыбного хозяйства является предотвращение измельчания рыб, подвергающихся интенсивному промыслу. Примеров такого измельчания накоплено много, и необходимость проведения специальных мер защиты генофонда промысловых рыб становится все более и более очевидной (Riggs, Sneed, 1959; Donaldson, Menasveta, 1961; Никольский, 1966; Gwanaba, 1973; Кирпичников, 1973; Моав et al., 1978; Favro et al., 1979, 1980, 1982).



Одно из возможных решений этой проблемы — отмена так называемой промысловой меры (наименьшего размера разрешенной для вылова рыбы). Необходимость защиты молоди от хищнического уничтожения бесспорна, но промысловая мера при интенсивном рыболовстве имеет явно отрицательные последствия. В каждой возрастной группе рыб (кроме самых младших) худшие по темпу роста особи остаются в водоеме, лучшие, самые крупные, вылавливаются целиком или почти целиком. Это означает интенсивный отрицательный отбор в каждом поколении. Мы видели, что отбор в минус-сторону обычно весьма эффективен. Вред от такого отбора, по-видимому, значительно превышает пользу от сохранения молоди, не доросшей до разрешенного лимита. Вероятно, промысловую меру следовало бы заменить введением строжайшего контроля над общим количеством вылавливаемой рыбы. Должны быть выявлены районы сосредоточия молоди, в которых всякий лов рыбы будет запрещен.

Вторым важнейшим селекционно-генетическим мероприятием является установление строго дифференцированных квот вылова для каждой репродуктивно изолированной популяции данного вида. Общие (для вида в целом) нормы вылова недопустимы, они приводят часто к постепенному разгрому всех популяций, одной за другой.

Для обогащения генетического фонда промысловых рыб недавно было предложено проводить в широких масштабах гибридизацию диких видов с их одомашненными высокопродуктивными родичами (Moav et al., 1978). Это предложение осуществимо лишь в отношении немногих видов рыб, представленных и «дикими» популяциями, и хорошими одомашненными породами (сазан, радужная форель, гольцы). Следует отметить, что такая гибридизация может иметь нежелательные последствия, в частности приводить к нарушениям созревания и к снижению эффективности размножения рыб. В каждом конкретном случае необходимо всестороннее и глубокое рассмотрение всех возможных положительных и отрицательных последствий гибридизации.

Усилия генетиков должны быть направлены сейчас на изучение внутривидовой и внутрипопуляционной структуры основных объектов промысла в реках и озерах, морях и океанах и на анализ генетических последствий перелова. Это даст возможность наметить реальные пути восстановления запасов уже пострадавших видов и предотвратить разгром популяций тех видов, которые пока еще не стали жертвой бесконтрольного, чрезмерного и неправильно организованного промысла.

#### ВАЖНЕЙШИЕ ПОРОДЫ РЫБ, СОЗДАННЫЕ ЧЕЛОВЕКОМ

Число пород промысловых рыб, удовлетворяющих строгим требованиям, предъявляемым к породе, пока очень невелико, они ограничены карпом *Cyprinus carpio* и немногими другими объектами

прудового рыбоводства. Описания многих пород, к сожалению, отсутствуют. Перечислим здесь наиболее определившиеся и важные в хозяйственном отношении породы.

#### Карп обыкновенный (*Cyprinus carpio*)

Среди пород карпа, созданных и создаваемых в СССР, можно выделить следующие (Кирпичников, Головинская, 1966; Кирпичников, 1981; Головинская, 1983).

**Украинская порода карпа** (рис. 86). Украинские карпы представлены двумя вариантами чешуйного покрова — чешуйчатыми и рамчатыми. Главными качествами украинских карпов являются быстрый рост, высокоспинность и повышенная плодовитость. Эта порода была выведена в результате многолетней селекции помесей между несколькими штаммами карпов Украины (Кузема, 1953; Томиленко и др., 1978). В настоящее время украинская порода состоит из нескольких различающихся по происхождению и по продуктивным качествам отводок и стад — антонинско-

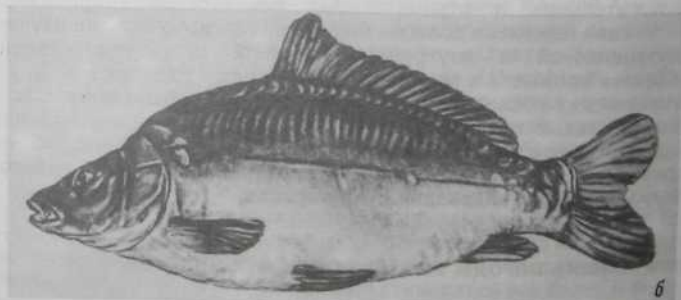
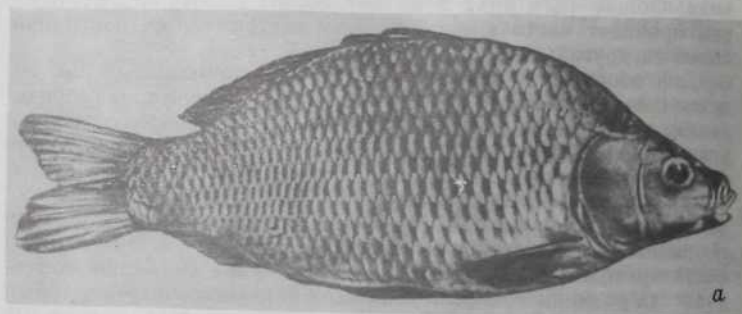


Рис. 86. Украинские карпы (фот. В. Г. Томиленко).  
а — чешуйчатый; б — рамчатый.

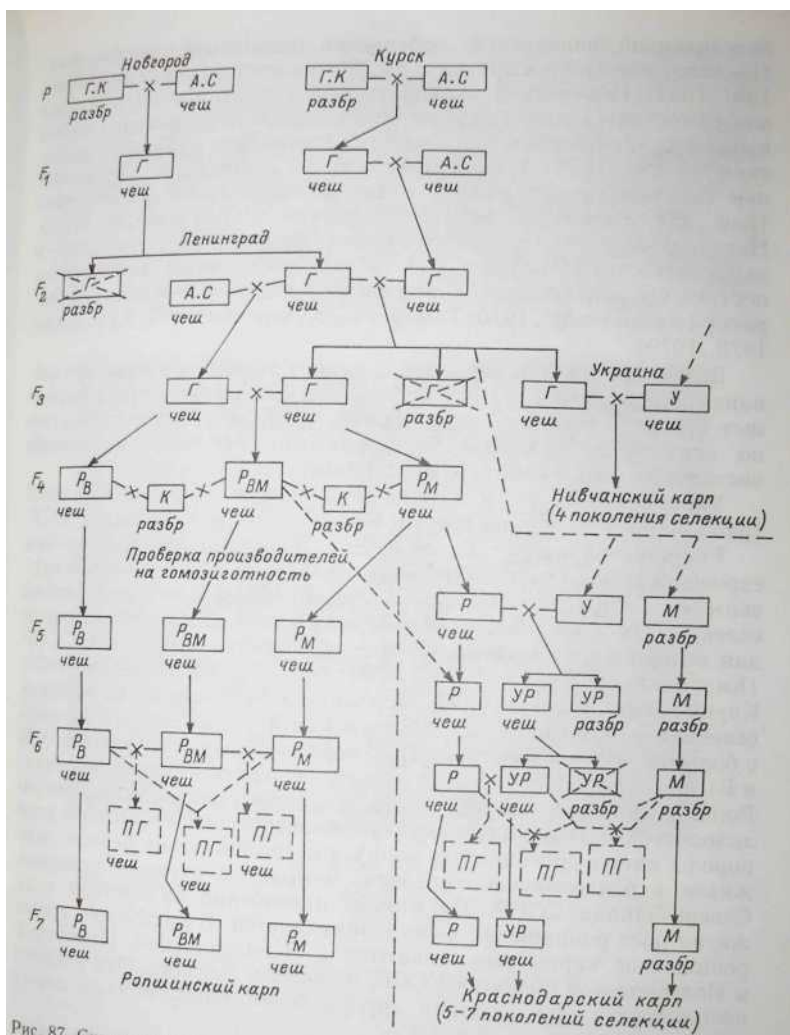


Рис. 87. Схема выведения ропшинской, нивчанской и краснодарской пород карпа. Обозначения: Г.К — галицийский карп; А.С — амурский сазан; Г — гибриды; У — украинский карп; Р, Р<sub>В</sub>, Р<sub>ВМ</sub> и Р<sub>М</sub> — отводки ропшинского карпа; УР — украинско-ропшинские помесные карпы; М — местные краснодарские карпы; ПГ — промышленные гибриды; чеш — чешуйчатые; разбр — разбросанные карпы.



зозулинецкой, нивчанской, любеньской, несвичской отводок, полтавского, донецкого и других стад (Гречковская, 1971; Томиленко, 1981, 1982). Нивчанский чешуйчатый карп может рассматриваться как самостоятельная дочерняя порода. Этот карп выведен путем вводного скрещивания чешуйчатого украинского карпа с ропшинским карпом (1953 г.), двух поколений поглотительного скрещивания (на украинского карпа) и затем воспроизводства «в себе» (рис. 87). Основным методом селекции был массовый отбор. Нивчанский карп отличается повышенной холодостойкостью и зимостойкостью, быстрым ростом и относительной высокоступенностью. От ропшинского карпа он унаследовал зеленоватую окраску (Кузема и др., 1970; Томиленко, Кучеренко, 1975; Кучеренко, 1978, 1979).

Все новые отводки украинских карпов получены путем скрещивания карпов исходных племенных стад с карпами других породных групп, отличающихся более высокой жизнестойкостью по сравнению с высокопродуктивными, но малоустойчивыми чистопородными украинскими карпами.

Украинские карпы и их помеси являются основной породной группой, выращиваемой в прудовых хозяйствах Украинской ССР.

**Ропшинский карп** (рис. 87 и 88). В результате скрещивания европейских карпов галицийского происхождения с диким амурским сазаном *Cyprinus carpio haematopterus* и последующей селекции гибридов выведена порода карпов, приспособленная для выращивания в северных и северо-западных районах СССР (Кирпичников, 1967а, 1972а, 1981; Зонова, Кирпичников, 1971; Кирпичников и др., 1972б; Зонова, 1976). Основным методом селекции и в этом случае был массовый отбор, проводившийся с большой интенсивностью в трех параллельных отводках (М, МВ и В), различавшихся по доле наследственности амурского сазана. Ропшинский карп унаследовал от амурского сазана повышенную холодостойкость и общую высокую жизнеспособность. Карпы этой породы имеют прогонистую форму, быстро растут на первом году жизни и благополучно переносят зимовку в суровых условиях Северо-Запада СССР. На втором и особенно на третьем году жизни рост ропшинских карпов замедляется. В настоящее время ропшинские карпы выращиваются в Ленинградской, Псковской и Новгородской областях СССР, а также в Эстонии. Они широко используются при создании других, более теплолюбивых пород карпа.

**Гибриды 1-го поколения между культурным карпом и амурским сазаном.** Эти промышленные гибриды характеризуются наличием гетерозиса по выживаемости и скорости роста, в особенности на первом году жизни (Кирпичников, 1962; Андрияшева, 1966; Карпенко, 1966). Гибриды в больших количествах выращиваются в настоящее время на Украине.

**Парский карп.** Селекция помесей между беспородным местным карпом, украинским рамчатым карпом и амурским сазаном, проводившаяся с 1949 г. в рыбхозе «Пара», привела к созданию

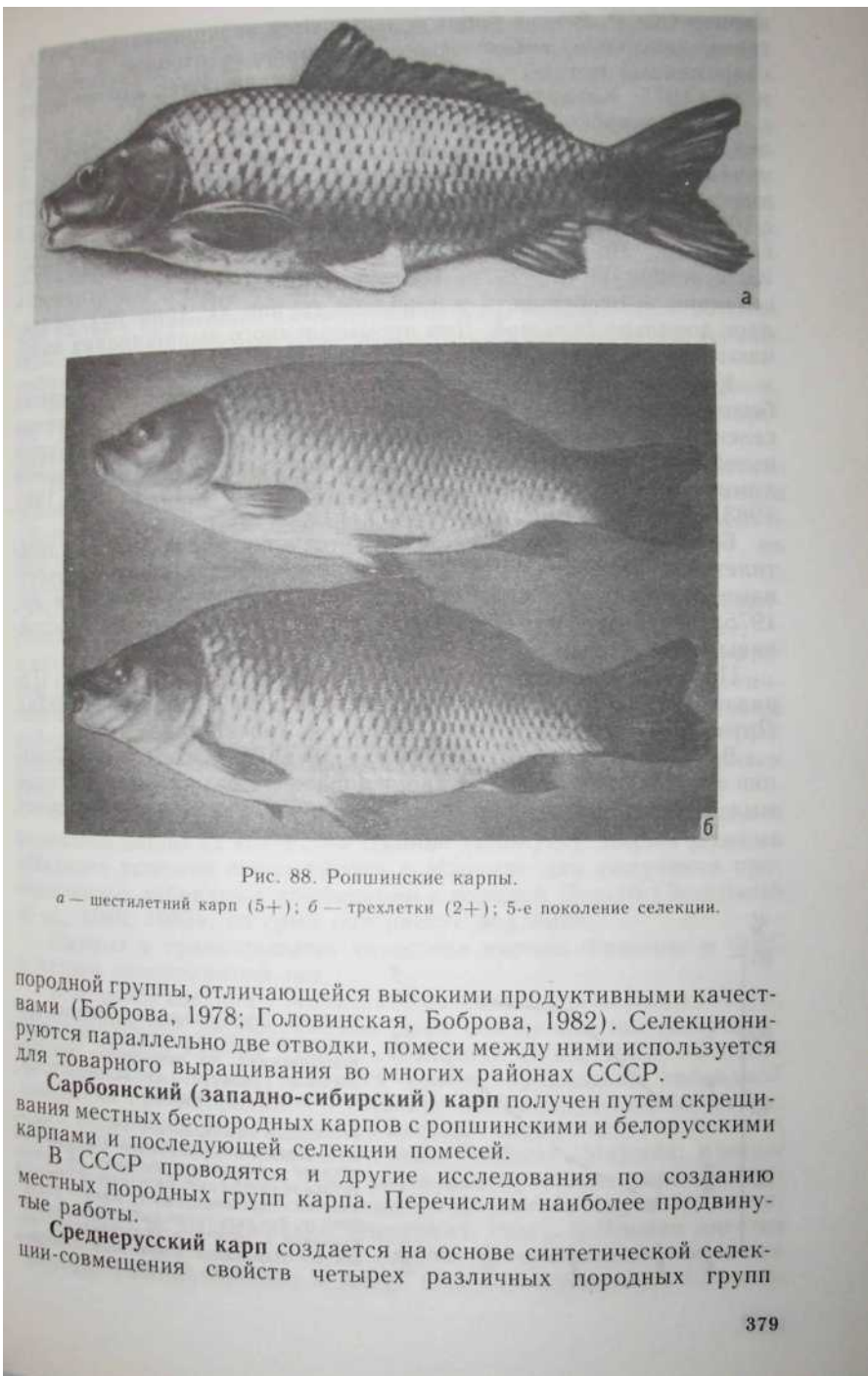


Рис. 88. Ропшинские карпы.

а — шестилетний карп (5+); б — трехлетки (2+); 5-е поколение селекции.

породной группы, отличающейся высокими продуктивными качествами (Боброва, 1978; Головинская, Боброва, 1982). Селекционируются параллельно две отводки, помеси между ними используется для товарного выращивания во многих районах СССР.

**Сарбомянский (западно-сибирский) карп** получен путем скрещивания местных беспородных карпов с ропшинскими и белорусскими карпами и последующей селекции помесей.

В СССР проводятся и другие исследования по созданию местных породных групп карпа. Перечислим наиболее продвинутые работы.

**Среднерусский карп** создается на основе синтетической селекции-совмещения свойств четырех различных породных групп

карпов СССР. В ходе работ используются индуцированный мутагенез, гиногенез, генетическое маркирование отводков и другие современные методы селекции (Головинская, 1969; Головинская и др., 1975; Катасонов, 1981; Катасонов и др., 1982).

**Краснодарский краснухоустойчивый карп.** Параллельная селекция трех породных групп карпа — местных, ропшинских и украинско-ропшинских помесей — на устойчивость к тяжелому инфекционному заболеванию карпов, краснухе, проводится с 1963 г. на протяжении пяти-семи поколений (рис. 87) (Кирпичников и др., 1971, 1972а, 1976; Кирпичников, Факторович, 1972; Kіrpičnikov et al., 1979; Ильясов и др., 1983). Эффективность селекции, в особенности в породной группе УР (рис. 89), оказалась довольно большой. Для промышленного выращивания получают помеси между тремя отводками.

**Казахстанский карп** создается на основе селекции местных беспородных карпов. В селекционной работе в целях ускорения селекции и повышения ее эффективности широко используются новейшие генетические методы селекции — индуцированный химический мутагенез и гиногенез (Цой, 1976, 1978, 1980, 1981, 1983).

**Белорусский карп** селекционируется в течение нескольких десятилетий (Поликсенев, 1962). Хорошими продуктивными качествами отличаются 4-е и 5-е поколения селекции (Чутаева и др., 1975а; Чутаева, Ветохина, 1982), но белорусские карпы неустойчивы к некоторым заболеваниям.

Проводятся также работы по селекции карпа в Грузии (Горадзе, 1982), Молдавии (Лобченко и др., 1979; Лобченко, 1982а), Литве (Бружинкас, 1979), Эстонии и Узбекистане.

В Румынии, Польше, Венгрии, ГДР, ФРГ, Югославии и Франции апробированных пород карпа пока нет. Среди карпов, разводимых в Румынии, можно отметить породную группу Фрасинет,

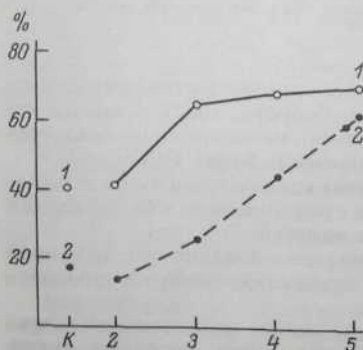


Рис. 89. Эффективность селекции краснодарского карпа (отводка украинско-ропшинская) на повышение устойчивости к краснухе (по: Ильясов и др., 1983).

1 — общая выживаемость (%); 2 — число рыб, оставшихся здоровыми (%). По оси абсцисс — поколения селекции; К — контрольная группа рыб. Ангелинский опытный участок Краснодарского края, 1979—1980 гг. Все пять групп рыб получены одновременно в 1978 г. и выращивались совместно. Заражение контактным способом (подсадка больных рыб).



а также две породные группы, селекционная работа с ними ведется соответственно с 1940 и с 1953 г. (Pojoga, 1967, 1972; Costea et al., 1980). Исходным материалом служили в одном случае галицийские и лаузицкие карпы (порода «Думбрава Сибиу»), в другом — лаузицкие, венгерские и румынские карпы (порода «Подул Илоаиой»). В обоих случаях в начале осуществления селекционных программ культурные карпы были скрещены с целью повышения устойчивости к заболеваниям с местными сазанами, затем среди помесей проводили в каждом поколении массовый отбор (Илясов, 1983).

В Венгрии, в рыбхозе «Сарваш», успешно идет работа по селекции карпа с применением семейного отбора, инбридинга и гиногенеза. Особенно высоки продуктивные качества помесей между инбредными линиями (Vakoš, 1978, 1979; Marian, 1986).

В Польше имеются отдельные селекционные стада карпов, но сравнительная оценка их продуктивных свойств не производилась.

В Германской Демократической Республике лучшими штаммами карпов являются, по-видимому, карпы рыбхозов Кенигсварта (Königswartha), Дейтчбазелитцер (Deutschbaselitzer) и Козелитцер (Koselitzer) (Nagel, 1970; Müller, 1975; Steffens, 1975), но различия между местными стадами невелики.

Старые «расы» карпа — галицийская и айшгрундская высокоспинные, лаузицкая, богемская и франкская широкоспинные, — а также локальные породные группы, существовавшие на территории Германии в конце XIX и начале XX в. (Walter, 1901; Кирпичников, Балкашина, 1935), были практически уничтожены во время войны 1941—1945 гг. Послевоенное карповодство в ГДР и ФРГ развивалось на основе немногих уцелевших и перемешавшихся стад культурного карпа (Schäperclaus, 1961).

В Югославии из трех проверявшихся породных групп лучшими оказались карпы из хозяйства Динние (Dinnyes). Карпы штамма «Назице» успешно используются в Израиле для получения промышленных гибридов в комбинации с породой Дор-70 (Wohlfarth et al., 1980, 1983), но сами они растут медленно.

Данных о сравнительных качествах карпов Франции и ФРГ в нашем распоряжении нет.

В Израиле создана в результате массового и семейного отбора, проводившегося на протяжении пяти поколений, высокопродуктивная порода карпов Дор-70 (Wohlfarth et al., 1980). Особенности этой породы являются слабое проявление инбредной депрессии при инбридинге и хорошие комбинационные качества.

В Индонезии разводят много местных пород карпа, из которых наиболее известны породы Ikap mas, Puntener, Sinjonia, Kumpai и Tjiko (Steffens, 1975). Темп роста индонезийских карпов невысок, но в условиях жаркого климата европейские карпы конкуренции с ними не выдерживают (Buschkiel, 1938). В Японии имеется несколько пород, лучшими из них по продуктивности являются породы Yamato, Shinshu и Asagi (все — чешуйчатые). Созданы

декоративные породы Higoï (золотые карпы) и Irgoi (многоцветные или карпы-хромисты). Среди карпов Irgoi встречаются все известные варианты чешуйного покрова (Steffens, 1975; Suzuki et al., 1976; Suzuki, Yamaguchi, 1980). История выведения этих пород карпа, к сожалению, неизвестна.

Важнейшей из пород карпа в Китае является порода Big-Belly; карпы Big-Belly отличаются сравнительно невысоким темпом роста, скороспелостью и плодовитостью, повышенной жизнеспособностью, умением избегать сетей и других орудий лова (Wohlfarth et al., 1975b).

Карпы европейских, китайских и японских пород легко скрещиваются друг с другом, и гибриды плодовиты.

### Золотая рыбка (*Carassius auratus*)

Много разновидностей (пород) золотой рыбки было выведено в Китае и Японии. В Китае одомашнивание этого вида началось в 1163 г., к 1643 г. было зарегистрировано шесть пород золотой рыбки (Chen, 1956). После ее акклиматизации в Японии в XVI в. там было создано много новых пород; схема выведения этих пород была приведена нами ранее (см. гл. 2).

### Радужная форель (*Salmo gairdneri* = *S. irideus*)

Радужную форель разводят во многих странах, создано большое число местных породных групп, сильно отличающихся друг от друга по продуктивным качествам, устойчивости к болезням и к неблагоприятным средовым воздействиям, времени нереста, способности сопротивляться течению и другим хозяйственно важным признакам (Schäperclaus, 1961; Reinitz et al., 1978, 1979; Klupp, 1979; Kincaid, 1981; Refstie, Austreng, 1981, и др.). Среди породных групп радужной форели в Европе выделяется по скорости роста датская форель (Савостьянова, 1971, 1976). Испытания, проведенные в Финляндии, показали хорошие качества породной группы «Кэмлупс» и ее кроссов с другими линиями (Linder et al., 1983).

Создаются локальные породные группы форели в Норвегии, Швеции, Франции и других странах Европы.

В США и Канаде в настоящее время имеется не менее 100 местных форм (породных групп или отводок) радужной форели (Kincaid, 1981). Многолетняя селекция форели в штате Вашингтон (Сиэтль), начатая в 1932 г., привела к значительному ускорению роста и созревания и увеличению плодовитости форели; была выведена знаменитая форель Дональдсона (Donaldson, 1969; Donaldson, Joynes, 1983). К сожалению, селекция сопровождалась некоторым снижением устойчивости рыб (Kato, 1974; Herschberger et al., 1976). С 1930 г. ведется селекция форели в штате Виргиния

(Cordon, Nicola, 1970), с 1967 г. — в штате Нью-Йорк (Bruhn, Bowen, 1973; Kincaid et al., 1977; Braun, Kincaid, 1982). Из проверенных в лаборатории генетики рыб в Вайоминге штаммов форели можно отметить несколько лучших штаммов — «Манчестер» (штат Иова), «Сэнд-Крик» (штат Дакота), «Рост» (Growth 3F и Growth 6F, штат Вайоминг), «Дэвис» (штат Виргиния) и др. Штаммы «Пастух на холмах» (Shepherd of the Hills), «Пит Ривер», «Манчестер» и ряд других отличаются повышенной устойчивостью к некоторым заболеваниям (Kincaid, 1981). Успешно идет селекция форели в США на получение двух потомств в один год (Kincaid, 1985) и в ФРГ на увеличение продуктивности (Langholz, Horsten-Schwark, 1986).

Между локальными формами радужной форели имеются большие различия по срокам нереста. Селекция на изменение времени созревания оказалась во многих случаях успешной, генетическая изменчивость по этому признаку у форели очень велика (Dresun, 1977; Kato, 1978; Kincaid, 1981; Щербенок и др., 1982).

Эффективность селекции радужной форели является результатом высокого уровня гетерогенности этого вида. По-видимому, большая генетическая и кариологическая изменчивость форели связана с ее гибридным происхождением; исходные стада одомашненной форели создавались путем гибридизации нескольких пресноводных форм *Salmo gairdneri* с анадромным стальноголовым лососем (Schäperclaus, 1961; Kincaid, 1981).

#### Ручьевая и озерная форель (*Salmo trutta*, *S. t. fario*)

В США проводились многолетние и успешные работы по селекции озерной форели на устойчивость к фурункулезу (Ehlinger, 1964, 1977). В настоящее время в США насчитывается более 30 штаммов одомашненной озерной форели, в том числе более 5 штаммов с повышенной устойчивостью к фурункулезу (Kincaid, 1981). Сюда относятся штаммы «Римские» (Rome Strain и Rome Lab), «Беннингтон» (штат Вермонт), «Западная Виргиния», «Дикая Роза» (Wild Rose, штат Висконсин). Некоторые штаммы прошли через отбор на ускорение роста.

#### Форель-«убийца» (*Salmo clarki*)

В США, согласно регистру (Kincaid, 1981), имеется свыше 10 одомашненных штаммов этой форели. Наибольший интерес представляет селекционируемый с 1953 г. штамм «Змеяная река» (Snake River, штат Вайоминг) и три штамма, устойчивых к сильно щелочным водам, — «Уолкер», «Хинен» (штат Невада) и «Лакхонтен» (штат Орегон).



### Ручьевой голец или американская паляя (*Salvelinus fontinalis*)

Многочисленные одомашненные штаммы ручьевого гольца различаются между собой по темпу роста и устойчивости к заболеваниям. Селекционные работы с целью улучшения этих показателей ведутся на протяжении многих лет (Hayford, Embury, 1930; Wolf, 1954; Snieszko, 1957; Flick, Webster, 1976; Kincaid, 1981; Webster, Flick, 1981), в ряде случаев селекция была успешной. Из более чем 30 культурных штаммов ручьевого гольца можно упомянуть устойчивые к фурункулезу штаммы «Римские линии» (Rome Strain, Rome Lab) и «Беннингтон» (Bennington), а также устойчивый к инфекционному панкреатическому некрозу штамм «Беллефонте» (Bellefonte Open, штат Пенсильвания) (Kincaid, 1981).

Хорошие результаты дает выращивание гибридов *S. fontinalis* × *S. namaycush*, так называемых «Splake».

### Атлантический лосось (*Salmo salar*)

Селекционные работы с атлантическим лососем начаты в широких масштабах в 1971 г. в Норвегии и в 1976 г. в Канаде; проводятся они также и в Шотландии (Naevdal et al., 1975; Saunders, 1978a, 1978b; Gjedrem, 1979, 1983; Saunders, Bailey, 1980; Cross, King, 1983). Программы работ включают как селекцию анадромных форм лосося, так и выведение специальных пород, предназначенных для товарного выращивания в прудах и плавучих морских садках. Первые результаты этих работ свидетельствуют о возможности одомашнивания атлантического лосося.

### Канальный сомик (*Ictalurus punctatus*)

Селекционные работы с канальным сомиком были начаты в некоторых рыболовных хозяйствах США около 50 лет назад. Селекция в ряде случаев оказалась эффективной (Reagan et al., 1976; Bondari, 1980, 1983; Reagan, 1980; Dunham, Smitherman, 1983). При селекции на ускорение роста применяли массовый отбор, использование в одном случае семейной селекции также дало положительные результаты (Bondari, 1983).

Сравнительная оценка нескольких одомашненных штаммов канального сомика позволила выявить лучшие, ими оказались штаммы «Мэрион» (штат Алабама) и «Канзас» (штат Канзас) (Green et al., 1979; Smitherman et al., 1983). Были определены также лучшие гетерозисные промышленные гибриды («Мэрион» × «Канзас» и «Обурн» × «Рио Гранде») и произведена оценка триплоидных форм (Wolters et al., 1981, 1982).

Работы по селекции канального сомика начаты и в СССР.

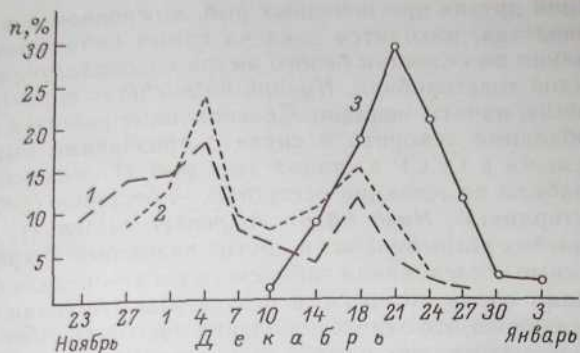


Рис. 90. Эффективность отбора по времени созревания самок в стаде одомашненной пеляди (*Coregonus peled*) (по: Андрияшева и др., 1983).

1, 2 — исходные стада ( $n=385$  и  $436$ ); 3 —  $F_1$  от отобранных поздно созревших самок первого исходного стада ( $n=260$ ). По оси абсцисс — время созревания самок; по оси ординат — количество созревших самок (в %).

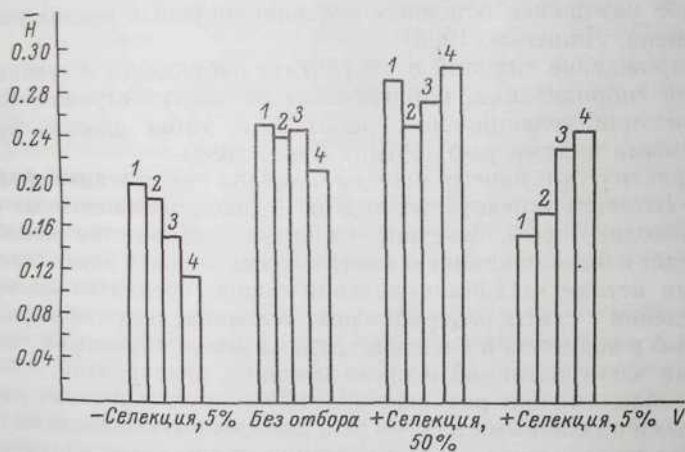


Рис. 91. Уровень средней гетерозиготности по трем локусам эстераз и альбуминов у сеголетков пеляди (*Coregonus peled*) разного веса (по: Локшина, Андрияшева, 1981).

По оси абсцисс — варианты с разной напряженностью отбора сеголетков; по оси ординат — средняя гетерозиготность отобранных рыб по локусам *Est-1*, *Est-2* и *Alb*; 1, 2, 3 и 4 — повторности опытов.

Селекция других пресноводных рыб, в основном новых объектов рыбоводства, находится пока на самых начальных стадиях. Исследования по селекции белого амура *Stenopharyngodon idella* и двух видов толстолобика, *Hypophthalmichthys molitrix* и *Aristichthys nobilis*, начаты недавно. Селекционные работы с этими видами необходимо ускорить в связи с признаками вырождения, наблюдаемыми в СССР в стадах этих рыб (Головинская, 1983). Начаты работы по селекции осетровых — бестеров (гибридов белуги со стерлядью, *Huso huso* × *Acipenser ruthenus*), веслоноса *Scaphirhynchus platorhynchus* и других видов рыб (Бурцев, 1983). Селекционные исследования сибирского сига — пеляди *Coregonus peled* — дали очень интересные результаты (Андрияшева и др., 1983в). Оказалось, что одного поколения массового отбора на позднее половое созревание самок достаточно для резкого сдвига времени созревания в потомстве (рис. 90). При отборе по весу максимальная гетерогенность по нескольким белковым локусам обнаружена в группах рыб, отобранных с умеренной напряженностью ( $v = 50\%$ ). При жестком отборе ( $v = 5\%$ ) как в плюс, так и в минус сторону средняя гетерозиготность сильно снижается (рис. 91).

Во 2-м и 3-м селекционных поколениях пеляди достигнуто значительное улучшение основных селекционируемых признаков (Андрияшева, Лященко, 1985).

Вырождение тилапий в результате инбридинга и неконтролируемой гибридизации, наблюдаемое во многих странах, требует организации селекционных работ и с этими широко культивируемыми видами рыб (Pullin et al., 1985).

Практически ничего еще не сделано по селекции буффало (род *Ictiobus*) и некоторых других недавно одомашненных видов пресноводных рыб. Быстрое развитие рыбоводства неизбежно приведет к одомашниванию многих новых видов, и перед селекционерами встанет задача выведения пород, предназначенных для разведения в самых разнообразных условиях, включая выращивание рыб в водоемах и бассейнах, снабжаемых сбросными теплыми водами электростанций и промышленных предприятий.

Необходимо еще раз подчеркнуть, что в селекционных работах с самыми различными видами рыб должны быть применены современные генетические методы селекции, в том числе индуцированный мутагенез и гиоогенез, полиплоидия (в частности, получение стерильных триплоидов), гормональная и генетическая регуляция пола, использование кариологических и биохимических данных и, в недалеком будущем, генная инженерия.

Селекция рыб, отстававшая до последнего времени от селекции других животных, растений и микроорганизмов, будет развиваться ускоренными темпами; отставание в этой области, как мы надеемся, будет быстро преодолено.



## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Задачей селекции является улучшение существующих и создание новых пород (сортов) и гибридных форм животных, растений и микроорганизмов. По существу селекция — творческий процесс, и, как при всяком творчестве, успех селекции определяется прежде всего личными способностями селекционера и его интуицией — умением «видеть», распознавать хорошее и плохое, выбирать правильные пути селекционной работы, избегать крупных неудач. Однако одних способностей и интуиции недостаточно; быстрая и эффективная селекция возможна теперь лишь при наличии глубоких знаний в области генетики и смежных биологических дисциплин — эмбриологии, физиологии, сравнительной анатомии, биохимии, математической статистики и др. Селекционер должен быть хорошо эрудирован и в теории селекции, разработанной к настоящему времени достаточно подробно.

Проведенный нами обзор важнейших разделов генетики рыб показал, что в последние годы шло быстрое накопление сведений по наследственности и изменчивости рыб. Получено множество новых экспериментальных данных, которые необходимо учитывать при усовершенствовании методов селекции и при непосредственном ее проведении.

По разделу материальных основ наследственности шел интенсивный сбор материалов по кариотипам рыбообразных и рыб, и к началу 1986 г. число видов рыб с известными кариотипами превысило 1700. Исследованиями были охвачены практически все отряды рыб, особенно много видов изучено в отрядах сельдеобразных, карпообразных и карпозубых (*Clupeaformes*, *Cypriniformes*, *Cyprinodontiformes*). Важнейшим результатом всех этих исследований было установление исключительно большой изменчивости чисел хромосом у рыб, диплоидные числа у них варьируют в пределах от 12 до 250. Наметилась общая закономерность некоторого снижения числа хромосом (с 48—80 до 40—46) и количества ДНК в хромосомном наборе по мере перехода к наиболее «продвинутому», относительно более специализированным таксонам рыб.

Одним из интереснейших результатов изучения кариотипов рыб было обнаружение полиплоидных видов и целых семейств полиплоидов. Некоторые осетровые и карповые рыбы, все семей-

ство чукучановых, отдельные виды вьюновых и харацидовых рыб, все лососевые (включая сига) и хариусы имеют удвоенные наборы хромосом и увеличенное количество ДНК. Удвоение хромосомных наборов произошло, по-видимому, 20—50 млн. лет назад, но в некоторых группах (у осетровых и вьюновых) полиплоиды могли возникнуть сравнительно недавно. Все гены у полиплоидных форм были удвоены. Один из двух гомологичных локусов нередко впоследствии становился «молчащим» либо терялся совсем. Дублированными в настоящее время оказались только некоторые гены (от 30 до 60 % всех исследованных локусов у полиплоидных форм).

Наряду с видами, имеющими постоянное число хромосом, были обнаружены и отдельные полиморфные виды с изменчивыми наборами. К ним относятся, в частности, многие лососевые рыбы (радужная форель, атлантический лосось, тихоокеанская горбуша и др.), некоторые карповые (например, серебряный карась) и карпозубые (ряд видов рода *Aphyosemion* и др.). Установлено, что в основе хромосомного полиморфизма у рыб могут лежать по крайней мере три главных механизма: 1) робертсоновские транслокации (слияния и разделения акро- и метацентрических хромосом), 2) нерасхождение, сопровождаемое, по-видимому, элиминацией мелких хромосом и, возможно, инверсиями и транслокациями, и 3) изменение плоидности в результате образования диплоидных гамет.

Надо отметить большие достижения в исследовании механизма определения пола у рыб и управления полом. Половые хромосомы найдены более чем у 45 видов рыб; обнаружена и мужская и женская гетерогаметность (преобладает первая); имеются виды с совмещением и того и другого типа определения пола. С помощью отбора и — в последнее время — при посредстве половых гормонов удается уже на мальковой стадии изменять пол и получать однополое потомство.

В области частной генетики рыб успехи пока что следует признать более скромными. Генетика морфологических (качественных) признаков хорошо разработана только на примере карпа и нескольких аквариумных видов. Гены, изученные у карпа, хорошо менделируют и широко используются селекционерами в качестве генетических маркеров. Генетика аквариумных рыб (в основном пецилии *Xiphophorus maculatus*, гуппи *Poecilia reticulata* и медаки *Oryzias latipes*) помогает решать целый ряд важнейших проблем современной биологии — проблему полиморфизма естественных популяций, проблему наследственно обусловленного рака, проблему генетических механизмов определения и переопределения пола и другие. В частности, изучение генетики опухолей у пецилии (меланом, эритробластом и др.) показало, что появление злокачественных опухолей связано с нарушением баланса генов, управляющих развитием пигментных клеток; баланс этот нарушается при межвидовой гибридизации, но может быть изменен и путем отбора. Анализ механизмов определения

пола дал исключительно важные результаты — он показал, что у рыб имеются все возможные типы определения пола, от чисто среднего (не генетического) у гермафродитов (Serranidae и некоторые другие) до четкого хромосомного определения в большинстве таксонов. Промежуточное место занимают виды с полигенным характером определения пола (*Xiphophorus helleri* и др.). В отличие от птиц и млекопитающих, а также многих беспозвоночных у большинства видов рыб с хромосомным определением пола половые хромосомы (X и Y) отличаются лишь наличием одного полоопределяющего гена (или участка). Это обусловило в прошлом возможность возникновения у рыб полиплоидов и облегчило сейчас разработку методов искусственного переопределения пола.

Имеются достижения и в области исследования количественных признаков рыб. Как правило, они наследуются полигенно и находятся под большим влиянием окружающей среды. Наследуемость многих количественных признаков, в особенности связанных с селективной ценностью особей (а к таким признакам у рыб относятся в первую очередь вес, размеры тела и жизнестойкость на ранних стадиях развития), невелика, часто не превышает 0.1—0.2. Хотя в последнее время методы количественной генетики и, в частности, методы определения наследуемости подвергаются серьезной критике (см., напр.: Никоро, 1976; Гинзбург, Никоро, 1982), расчеты наследуемости признаков рыб по коэффициентам регрессии и корреляции (между родственниками), а также на основе диаллельных и иерархических комплексов дают в общем сходные результаты и позволяют определить с известным приближением истинную долю генетической изменчивости в общей изменчивости признака. Точность определения достаточна для того, чтобы на основе величины  $h^2$  планировать использование тех или иных методов селекции при работе с различными видами рыб.

Одним из самых бурно развивающихся разделов генетики рыб является биохимическая генетика, широко используемая в эмбриологических, популяционных и эволюционных исследованиях. По уровню биохимической изменчивости рыбы оказались сопоставимыми с другими классами позвоночных животных; в частности, они близки к млекопитающим. Большое число белковых локусов — как локусов ферментов, так и неферментативных белков — полиморфно в популяциях рыб, средний уровень гетерозиготности (в основном по локусам ферментов) составляет 4—5 %.

Наряду с полиморфизмом — наличием в популяции двух или нескольких аллелей одного локуса — по многим белкам наблюдается наличие двух и большего числа независимых наследующихся генов. В отдельных случаях число гомологичных локусов доходит до пяти-шести (лактатдегидрогеназа у полиплоидных осетровых, карповых и лососевых рыб). Прослежена эволюция некоторых биохимических локусов, в частности локусов лактатдегидрогеназы и креатинкиназы; умножение числа гомологичных генов, связанное с полиплоидизацией и с тандемными дупликациями, сопровождается расхождением функций дочерних генов — их дивергенцией,



а иногда появлением «молчащих» генов. Число изоформ одного и того же белка может достигать до 15—20, а с учетом генетического полиморфизма — до 25—30 (у гетерозигот по одному-двум локусам).

Исследованиями по биохимической генетике (включая работы по изменчивости групп крови) охватывается все большее и большее число видов. Накопление данных по наследованию генетических различий по десяткам различных биохимических систем позволило уточнить многие вопросы систематики рыб, построить родословные деревья и дендрограммы, помогло проследить генезис видов, а иногда и близкородственных родов рыб. Вклад биохимической генетики в систематику и филогению рыб очень велик (Ferguson, 1980). Большое теоретическое и практическое значение получили генетические (биохимические) исследования при анализе внутривидовой (популяционной) структуры рыб, выделении и характеристике отдельных популяций. Результаты генетических работ используются при выработке рекомендаций по охране запасов, рациональной эксплуатации и воспроизводству важнейших промысловых видов рыб (Allendorf, Utter, 1979; Алтухов, 1983).

Большой раздел биохимической генетики рыб посвящен анализу регуляции действия отдельных локусов в процессах развития и проблеме временной и пространственной дифференциации изоформ. Намечены (по характеру проявления) важнейшие типы гомологичных локусов; выделены «housekeeping» изоформы, работающие, по-видимому, на всех этапах индивидуального развития и во всех тканях, и более специализированные изоформы, синтез которых приурочен к определенным тканям и к строго определенному времени.

Проведены многочисленные наблюдения по географической изменчивости (клинальной и сетчатой) частот аллелей в популяциях. Собраны факты, говорящие о естественном отборе по аллелям биохимических локусов, происходящем в природе. Поставлены успешные опыты искусственного и естественного отбора в экспериментах со стрессовыми воздействиями. Установлено наличие явных функциональных (часто адаптивных) различий между изоформами и между аллельными формами белка (аллозимами): в ряде случаев обнаружен моногенный гетерозис, выражающийся в повышенной выживаемости гетерозигот или лучшем исполнении своих функций белками гетерозиготных особей. Все это вместе взятое говорит в пользу селективной (балансовой) гипотезы происхождения и сохранения биохимического полиморфизма в популяциях рыб и, по всей вероятности, всех других организмов и против нейтралистского объяснения полиморфизма и эволюции белков (Кирпичников, 1981).

Следует отметить также значительные успехи, достигнутые в исследованиях редких способов размножения животных — гиногенеза и гибридогенеза, встречающихся у некоторых рыб и амфибий. Было установлено, что гиногенез у рыб может быть мейотиче-

ским, без выключения делений мейоза, и амейотическим, когда мейоз заменен специальным механизмом, обеспечивающим переход в гамету всего материнского набора хромосом без редукции. При мейотическом гиногенезе женская гамета получает гаплоидный набор хромосом, мужская гамета не участвует в развитии, зародыши оказываются поэтому нежизнеспособными гаплоидами. Использование холодового шока после осеменения позволяет получить в результате слияния материнского пронуклеуса с ядром второго направительного тельца или объединения двух ядер приступившего к дроблению зародыша гиногенетические диплоиды. Такой индуцированный диплоидный гиногенез является очень важным инструментом в руках селекционера, позволяющим резко ускорить создание инбредных линий рыб и осуществить ряд других работ. В случае естественного гибридогенеза в популяции рыб сохраняется постоянная высокая гетерозиготность; в ходе мейоза в гамету самки всегда попадает только материнский геном (отцовский элиминируется вместе с направительным тельцем), и после оплодотворения зародыш получает снова два совмещенных генома — материнский и отцовский, принадлежащие разным подвидам или видам. Гибридогенез у рыб является своеобразным механизмом устойчивого закрепления гетерозиса.

Таковы важнейшие результаты исследований по различным разделам генетики рыб, проведенных в последние десятилетия. Их планомерное использование в селекционной работе позволит резко ускорить селекционный процесс и увеличить его эффективность. Многие еще предстоит сделать — необходимы детальные исследования генетики важнейших объектов рыборазведения, в частности генетики морфологических (маркерных и количественных) и биохимических признаков. Необходимо разработать экспресс-методы изучения хромосом рыб и дифференциации отдельных пар хромосом, включая половые, а также изучения наследования биохимических локусов. Очень важно выявить группы сцепления у разводимых человеком видов рыб. Перечень задач, стоящих перед исследователями, изучающими генетику рыб, очень велик, но уже сейчас генетика рыб стала большим, самостоятельным разделом современной генетики и оказывает большое влияние как на организацию селекционной работы с рыбами, так и на охрану запасов и воспроизводство промысловых видов рыб в реках, озерах, морях и океанах. Генетические исследования рыб позволяют лучше понять и многие теоретические вопросы современной биологии.

## ЛИТЕРАТУРА

- Абдуллаев М. А., Хакбердиев Б.* Карликовый сазан *Cyprinus carpio* L. озер Хорезмской области. — *Вопр. ихтиологии*, 1972, т. 12, № 6 (77), с. 1114—1117.
- Айала Ф. Х.* Естественный отбор, генетический полиморфизм и стабильность среды обитания. — В кн.: *Генетика и размножение морских животных*. Владивосток, 1981, с. 8—9.
- Айяла Ф., Макдональд Дж.* Роль регуляторных генов в адаптивной эволюции. — В кн.: *Вопросы общей генетики*. М., 1981, с. 92—107.
- Акулин В. Н., Светашев В. И., Салменкова Е. А.* Внутривидовая генетическая изменчивость фосфолипидов сыворотки крови красной *Oncorhynchus nerka* и кеты *O. keta*. — *Журн. эволюц. биохимии и физиологии*, 1975, т. 11, № 3, с. 306—308.
- Александров В. Я.* Клетки, молекулы и температура. Л., 1975. 323 с.
- Алексеев Ф. Е., Алексеева Е. И., Титова Н. В.* Полиморфная система мышечных эстераз, экологическая структура поселений и исследование структуры вида у макруруса (*Macrurus rufestris*). — В кн.: *Биохимическая и популяционная генетика рыб*. Л., 1979, с. 58—63.
- Алексеевко А. Л.* Физиологические показатели ропшинско-украинских помесных карпов и их исходных форм. — В кн.: *Селекция прудовых рыб*. М., 1979, с. 61—66.
- Алексеевко А. Л.* Биологические особенности и рыбохозяйственное значение помесей первого поколения между украинским рамчатым и ропшинским карпами: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Киев, 1982. 21 с.
- Алтухов Ю. П.* Исследование теплоустойчивости изолированных мышц и серологический анализ «крупной» и «мелкой» ставриды Черного моря. — В кн.: *Тр. Карадагской биол. станции АН УССР*. Киев, 1962, т. 18, с. 3—16.
- Алтухов Ю. П.* Исследование теплоустойчивости изолированной мышечной ткани двух видов ставриды из Черного и Северного морей. — *ДАН СССР*, 1967, т. 175, № 2, с. 467—469.
- Алтухов Ю. П.* Об иммунологическом подходе к проблеме внутривидовой дифференциации у рыб. — В кн.: *Успехи современной генетики*. М., 1969а, т. 2, с. 161—195.
- Алтухов Ю. П.* О соотношении моно- и полиморфизма гемоглобинов в микровольции рыб. — *ДАН СССР*, 1969б, т. 189, № 15, с. 1115—1117.
- Алтухов Ю. П.* Локальные стада рыб как генетически стабильные популяционные системы. — В кн.: *Биохимическая генетика рыб*. Л., 1973, с. 43—53.
- Алтухов Ю. П.* Популяционная генетика рыб. М., 1974. 247 с.
- Алтухов Ю. П.* Наследственная гетерогенность популяций тихоокеанских лососей и ее значение для теории и практики регулируемого рыбного хозяйства. — В кн.: *Генетика и размножение морских животных*. Владивосток, 1981, с. 20—28.
- Алтухов Ю. П.* Биохимическая генетика популяций и эволюция. — В кн.: *Молекулярные механизмы генетических процессов*. М., 1982, с. 89—112.
- Алтухов Ю. П.* Генетические процессы в популяциях. М., 1983. 280 с.
- Алтухов Ю. П., Алевкин В. С.* Серологический анализ родственных взаимоотношений «крупной» и «мелкой» ставриды Черного моря. — *Вопр. ихтиологии*, 1963, т. 3, № 1 (26), с. 39—50.
- Алтухов Ю. П., Варнавская Н. В.* Адаптивная генетическая структура и ее связь



- с внутривидовой дифференциацией по полу, возрасту и скорости роста у тихоокеанского лосося-нерки *Oncorhynchus nerka*. — Генетика, 1983, т. 19, № 5, с. 796—802.
- Алтухов Ю. П., Дуброва Ю. Е. Биохимический полиморфизм популяций и его биологическое значение. — Успехи соврем. биологии, 1981, т. 91, № 3, с. 467—480.
- Алтухов Ю. П., Рычков Ю. Г. Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность и изменчивость. — Журн. общ. биологии, 1970, т. 31, № 5, с. 507—526.
- Алтухов Ю. П., Рычков Ю. Г. Генетический мономорфизм видов и его возможное биологическое значение. — Журн. общ. биологии, 1972, т. 33, № 3, с. 281—300.
- Алтухов Ю. П., Матвеева А. И., Русанова Б. М. Теплоустойчивость изолированной мышечной ткани и антигенные особенности эритроцитов некоторых культурных разновидностей карпа. — Цитология, 1966, т. 8, № 1, с. 100—104.
- Алтухов Ю. П., Нефедов Г. Н., Паюсова А. Н. Цито-физиологический анализ дивергенции золотистого и клюворылого окуней северо-западной Атлантики. — В кн.: Изменчивость теплоустойчивости клеток животных в онто- и филогенезе. Л., 1967, с. 82—98.
- Алтухов Ю. П., Трувеллер К. А., Зенкин В. С., Гладкова Н. С. А-система групп крови атлантической сельди (*Clupea harengus* L.). — Генетика, 1968, т. 4, № 2, с. 155—167.
- Алтухов Ю. П., Лиманский В. В., Паюсова А. Н., Трувеллер К. А. Иммуногенетический анализ внутривидовой дифференцировки европейского анчоуса *Engraulis encrasicolus*, обитающего в Черном и Азовском морях. — Генетика, 1969, т. 5, № 4, с. 50—64; № 5, с. 81—94.
- Алтухов Ю. П., Салменкова Е. А., Сачко Г. Д. Дупликация и полиморфизм генов лактатдегидрогеназы у тихоокеанских лососей. — ДАН СССР, 1970, т. 195, № 2, с. 711—714.
- Алтухов Ю. П., Салменкова Е. А., Омельченко В. Т., Сачко Г. Д., Слынько В. И. О числе мономорфных и полиморфных локусов в популяции кеты *Oncorhynchus keta* Walb. — одного из тетраплоидных видов лососевых. — Генетика, 1972, т. 8, № 2, с. 67—75.
- Алтухов Ю. П., Салменкова Е. А., Коновалов С. М., Пудовкин А. И. Стационарность распределений частот генов лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутазы в системе субпопуляций локального стада рыб (на примере *Oncorhynchus nerka* Walb.). — Генетика, 1975, т. 11, № 4, с. 44—62.
- Алтухов Ю. П., Салменкова Е. А., Рябова Г. Д., Куликова Н. И. Генетическая дифференциация популяций кеты и эффективность некоторых акклиматизационных мероприятий. — Биология моря, 1980, № 3, с. 23—38.
- Алтухов Ю. П., Салменкова Е. А., Омельченко В. Т., Ефанов Б. Н. Генетическая дифференциация и популяционная структура горбуши Сахалино-Курильского района. — Биология моря, 1983, № 2, с. 46—54.
- Алферова Н. М., Нефедов Г. Н. Электрофоретическое исследование мышечных эстераз некоторых видов рыб восточной Атлантики. — В кн.: Биохимическая генетика рыб. Л., 1973, с. 195—200.
- \* Анбидер Е. М., Глубоковский М. К., Показий Н. В. Картиотип сахалинского тайменя. — Биология моря, 1982, № 4, с. 59—60.
- Андреева А. П. Теплоустойчивость коллагена кожи некоторых видов и подвидов тресковых рыб. — Цитология, 1971, т. 13, № 8, с. 1004—1008.
- Андрюшичева М. А. Гетерозис при внутривидовых скрещиваниях карпа. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1966, т. 61, с. 62—79.
- Андрюшичева М. А. Проявление гетерозиса у рыб и его использование в рыбоводстве. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1971, т. 75, с. 100—113.
- Андрюшичева М. А. Рыбоводно-биологическая характеристика производителей ендырской пеляди. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1976, т. 107, с. 64—75.
- Андрюшичева М. А. Селекционно-генетический анализ ендырской пеляди во времени нереста. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1978а, т. 130, с. 6—14.

- Андрюшова М. А. Селекционно-генетический анализ маточного стада ендырской пеляди по плодовитости. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1978, т. 130, с. 15—24.
- Андрюшова М. А. Селекционно-генетическая характеристика маточных стад пеляди различного происхождения. — В кн.: Проблемы генетики и селекции рыб. Л., 1980, с. 3—14. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Т.153).
- Андрюшова М. А. Методы и результаты отбора при селекции пеляди. 1. Отбор по некоторым рыбоводно-биологическим признакам. — В кн.: Биологическая селекция рыб. Л., 1981, с. 59—70. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 174).
- Андрюшова М. А., Черняева Е. В. Уровень фенотипической и генетической изменчивости диаметра овулировавших икринок ендырской пеляди. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1978, т. 130, с. 25—34.
- Андрюшова М. А., Мانتельман И. И., Кайданова Т. И. Итоги селекционно-генетических исследований пеляди. — В кн.: Генетика и селекция рыб. М., 1978, с. 112—124. (Сб. науч. тр. ВНИИПРХ; Вып. 20).
- Андрюшова М. А., Черняева Е. В., Ефанов Г. В. Использование диаллельных скрещиваний для оценки уровня генотипического разнообразия по выживаемости эмбрионов и длине личинок у пеляди. — В кн.: Биологические основы воспроизводства лососевых рыб. Л., 1983а, с. 127—147. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 200).
- Андрюшова М. А., Локшина А. Б., Ефанов Г. В. Направления, методы и результаты отбора при селекции пеляди. — В кн.: Генетика промысловых рыб и объектов аквакультуры. М., 1983б, с. 86—93.
- Андрюшова М. А., Мانتельман И. И., Кайданова Т. И., Черняева Е. В., Локшина А. Б., Ефанов Г. В., Полякова Л. А. Селекционно-генетические исследования некоторых сиговых рыб. — В кн.: Биологические основы рыбоводства: проблемы генетики и селекции. Л., 1983в, с. 146—166.
- Алс Р. А., Тейнер Р. Х. Полиморфизм мышечных эстераз у балтийского шпрота (*Sprattus sprattus*). — В кн.: Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л., 1979, с. 90—93.
- Арефьев В. А. Поликариогамный анализ типа *Acipenser nudiiventris*. — *Вопр. ихтиологии*, 1983, т. 23, № 2, с. 209—218.
- Аронштам Л. А., Боркин Л. Я., Пудовкин А. И. Изоферменты в популяционной и эволюционной генетике. — В кн.: Генетика изоферментов. М., 1977, с. 199—249.
- Астауров Б. Л. Экспериментальная полиплоидия и гипотеза непрямого (опосредованного партеногенезом) происхождения естественной полиплоидии у бисексуальных животных. — *Генетика*, 1969, т. 5, № 7, с. 129—148.
- Астауров Б. Л. Партеногенез и полиплоидия в эволюции животных. — *Природа*, 1971, № 6, с. 20—28.
- Бакош Я., Краснаи Э., Терез М. Результаты селекционных и генетических исследований рыб в Венгрии. — В кн.: Генетика и селекция рыб. М., 1978, с. 125—139. (Сб. науч. тр. ВНИИПРХ; Вып. 20).
- Балахнин И. А., Галаган И. П. Распределение и выживаемость особей с разными типами трансферрина в потомстве карпов при различных сочетаниях производителей. — *Гидробиол. журн.*, 1972а, т. 8, № 3, с. 56—61.
- Балахнин И. А., Галаган И. П. Типы трансферрина сазана Дуная и других представителей *Surpinus carpio* (L.) из водоемов СССР. — *Гидробиол. журн.*, 1972б, т. 8, № 6, с. 108—110.
- Балахнин И. А., Зражевская И. В. Время становления, характер становления и наследование групп крови у днепровской тарани. — *Цитология и генетика*, 1969, т. 3, № 2, с. 124—127.
- Балахнин И. А., Романов Л. М. Распределение и генная частота типов трансферрина у беспородного карпа и амурского сазана. — *Гидробиол. журн.*, 1971, т. 7, № 3, с. 84—86.
- Балахнин И. А., Галаган И. П., Лукьяненко В. И., Попов А. В. Генетический полиморфизм по некоторым компонентам крови рыб (осетр и карп). — *ДАН СССР*, 1972, т. 204, № 5, с. 1250—1252.
- Балахнин И. А., Богданов Л. В., Лазовский А. А. Типы гемоглобина, трансферрина, преальбумина и содержание калия в крови карпов из рыбхоза «Волма» (БССР). — *Вестн. зоологии*, 1973, т. 7, № 2, с. 26—29.

- Баранов О. К. Генетика иммуноглобулинов: успехи и проблемы. — Успехи соврем. биологии, 1982, т. 94, № 2(5), с. 184—202.
- \* Баршине Я. В. Изменчивость хромосомных наборов в клетках различных органов и тканей атлантического лосося. — Цитология, 1977а, т. 19, № 7, с. 791—797.
- \* Баршине Я. В. Кариотип карликовых самок атлантического лосося. — Цитология, 1977б, т. 19, № 8, с. 906—913.
- \* Баршине Я. В. Кариологический анализ подуста *Chondrostoma nasus*. — Цитология, 1977в, т. 19, № 3, с. 390—392.
- \* Баршине Я. В. Онтогенетическая изменчивость числа хромосом у атлантического лосося (*Salmo salar* L.). — Генетика, 1978, т. 14, № 11, с. 2029—2036.
- Баршине Я. В. Механизм онтогенетической изменчивости хромосомных наборов атлантического лосося (*Salmo salar* L.). — В кн.: Кариологическая изменчивость, мутагенез и гиногенез у рыб. Л., 1980, с. 3—9.
- Баршине Я. В. Индивидуальный хромосомный полиморфизм у атлантического лосося. — Цитология, 1981, т. 23, № 6, с. 692—700.
- Бачевская Л. Т. Генетические различия локальных стад кеты некоторых рек Охотоморского побережья. — В кн.: 10-й Всесоюз. симпозиум «Биол. проблемы Севера». Магадан, 1983, вып. 2, с. 143—144.
- Бирдмор Д. А., Шахи С. А. Гетерозиготность и оптимальный фенотип при стабилизирующем отборе. — В кн.: 14-й Международ. генет. конгр. Секц. заседания. М., 1978, вып. 1, с. 451.
- Бляхер Л. Я. Материалы по генетике *Lebistes reticulatus* Peters. — В кн.: Тр. лаб. эксперим. биологии Москов. зоопарка. М., 1927, т. 3, с. 139—152.
- Бляхер Л. Я. Материалы по генетике *Lebistes reticulatus* Peters. — В кн.: Тр. лаб. эксперим. биологии Москов. зоопарка. М., 1928, т. 4, с. 245—253.
- Боброва Ю. П. Организация и основные итоги племенной работы с карпом в рыбхозе «Пара». — В кн.: Генетика и селекция рыб. М., 1978, с. 99—111. (Сб. науч. тр. ВНИИПРХ; Вып. 20).
- Богданов Л. В., Флусова Г. Д., Билим Л. А., Шелобод Л. М. Популяционно-генетические исследования тихоокеанской сельди (*Clupea harengus pallasi*). — В кн.: Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л., 1979, с. 74—82.
- Боркин Л. Я., Даревский И. С. Сетчатое (гибридное) видообразование у позвоночных. — Журн. общ. биологии, 1980, т. 41, № 4, с. 485—505.
- Бружинская Ю. К методике искусственного отбора в репродукции карпа. — В кн.: Селекционно-племенная работа в прудовом рыбоводстве. Вильнюс, 1979, с. 36—41.
- Бурмакин Е. В. Об изменениях в морфологии сазана, акклиматизированного в бассейне озера Балхаш. — Зоол. журн., 1956, т. 35, № 12, с. 1887—1895.
- Бурцев И. А. Цели и методы разведения и селекции гибридов между белугой и стерлядью. — В кн.: Актуальные вопросы осетрового хозяйства. Астрахань, 1971, с. 11—17.
- Бурцев И. А. Гибридизация и селекция осетровых рыб при полноцикловом разведении и одомашивании. — В кн.: Биологические основы рыбоводства: проблемы генетики и селекции. Л., 1983, с. 102—113.
- Бурцев И. А., Серебрякова Е. В. Оценка производителей бестера (гибридов белуги *Huso huso* со стерлядью *Acipenser ruthenus*) по цитологическим показателям и жизнеспособности потомства. — В кн.: Кариологическая изменчивость, мутагенез и гиногенез у рыб. Л., 1980, с. 63—69.
- Буцкая Н. А. О массовой интерсексуальности у ерша *Acerina cernua* (L.) восточной части Финского залива. — Вопр. ихтиологии, 1976, т. 16, № 5 (100), с. 812—821.
- Бушнев В. П. Двухкомпонентность гемоглобинов лососевых как отражение их аллотетраплоидного происхождения. — В кн.: Биохимическая генетика рыб. Л., 1973, с. 62—66.
- Бушнев В. П., Орельченко В. Т., Салменкова Е. А. Видоспецифичность и внутривидовая постоянность электрофоретических свойств и теплоустойчивости гемоглобинов некоторых рыб отряда Clupeiformes. — Журн. общ. биологии, 1975, т. 36, № 4, с. 569—578.
- Бушнев В. П., Шитикова О. Ю., Богданов Л. В. Биохимическая дифференциация



- дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Gyrinidae) из реки Киевки. — *Вопр. ихтиологии*, 1980, т. 20, № 3(122), с. 445—451.
- Василов Н. И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. — В кн.: *Тр. 3-го Всерос. съезда селекционеров*. Саратов, 1920, с. 41—57.
- Варнавская Н. В.* Распределение частот генов лактатдегидрогеназы и фосфофруктозазы в популяциях камчатской нерки (*Oncorhynchus nerka*), предпочитающих различные типы нерестилищ. — *Генетика*, 1983, т. 20, № 1, с. 100—106.
- Васецкий С. Г.* О химической инактивации ядер спермиев осетра. — *ДАН СССР*, 1966, т. 170, № 4, с. 989—992.
- Васецкий С. Г.* Изменение плоидности личинок осетра под влиянием термической обработки яиц на различных стадиях развития. — *ДАН СССР*, 1967, т. 172, № 5, с. 1234—1237.
- \**Васильев В. П.* Карiotипы некоторых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) водоемов Камчатки. — *Вопр. ихтиологии*, 1975а, т. 15, № 3, с. 417—430.
- \**Васильев В. П.* Карiotипы различных форм камчатской микижи *Salmo mykiss* Walb. и стальноголового лосося *S. gairdneri* Rich. — *Вопр. ихтиологии*, 1975б, т. 15, № 6, с. 998—1010.
- \**Васильев В. П.* О полиплоидии у рыб и некоторые вопросы эволюции карiotипов лососевых (*Salmonidae*). — *Журн. общ. биологии*, 1977, т. 38, № 3, с. 380—392.
- \**Васильев В. П.* Карiotипы пяти видов рыб Черного моря. — *Цитология*, 1978а, т. 20, № 9, с. 1092—1093.
- \**Васильев В. П.* Хромосомный полиморфизм у смариды *Spicara smarid* (Pisces, Centracanthidae). — *Зоол. журн.*, 1978б, т. 57, № 8, с. 1276—1278.
- \**Васильев В. П.* Хромосомные числа рыбообразных и рыб. — *Вопр. ихтиологии*, 1980, т. 20, № 3(122), с. 387—422.
- Васильев В. П.* Эволюционные аспекты карiotипического разнообразия и проблема стабильности видообразования у рыб. — *Журн. общ. биологии*, 1982, т. 43, № 4, с. 455—469.
- Васильев В. П.* Некоторые аспекты хромосомной дифференциации рыб. — В кн.: *Биологические основы рыбоводства: проблемы генетики и селекции*. Л., 1983, с. 166—180.
- \**Васильев В. П., Васильева Е. Д.* Новый диплоидно-полиплоидный комплекс у рыб. — *ДАН СССР*, 1982, т. 266, № 1, с. 250—252.
- \**Васильев В. П., Поликарпова Л. К.* Карiotипы черноморских представителей родов *Crenilabrus* и *Symphodus* (Perciformes, Labridae) и доказательство естественной гибридизации *C. ocellatus* × *C. quinguetmaculatus*. — *Зоол. журн.*, 1980, т. 59, № 9, с. 1334—1342.
- Васильев В. П., Макеева А. П., Рябов И. Н.* О триплоидии отдаленных гибридов карпа с представителями других подсемейств сем. Cyprinidae. — *Генетика*, 1975, т. 11, № 8, с. 49—56.
- \**Васильев В. П., Макеева А. П., Рябов И. Н.* Изучение хромосомных комплексов карповых рыб и их гибридов. — *Генетика*, 1978, т. 14, № 8, с. 1453—1460.
- Васильев В. П., Иванов В. Н., Поликарпова Л. К.* Частоты хромосомных морф в различных размерных группах черноморской смариды *Spicara leuhoza* (Centracanthidae). — В кн.: *Карiotипическая изменчивость, мутагенез и гиногенез у рыб*. Л., 1980а, с. 35—40.
- \**Васильев В. П., Соколов Л. Н., Серебрякова Е. В.* Карiotип сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt р. Лены и некоторые вопросы эволюции карiotипов осетрообразных. — *Вопр. ихтиологии*, 1980б, т. 20, № 6 (125), с. 814—822.
- Ведрей Л. А., Ведрей И. Р.* О некоторых биохимических показателях крови балтийской кильки. — В кн.: *Биохимическая и популяционная генетика рыб*. Л., 1979, с. 71—74.
- Викторовский Р. М.* О возможности полиплоидии в эволюции рыб. — В кн.: *Генетика, селекция и гибридизация рыб*. М., 1969, с. 98—104.
- \**Викторовский Р. М.* Хромосомные наборы кунджи (*Salvelinus leucomaenis*) и мальмы (*S. malma*) (*Salmoniformes, Salmonidae*). — *Зоол. журн.*, 1975а, т. 54, № 5, с. 787—789.

- \*Викторовский Р. М. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Владивосток, 1975. 19 с.
- \*Викторовский Р. М. Хромосомные наборы эндемичных гольцов озера Кроноцкого. — Цитология, 1975в, т. 17, № 4, с. 464—466.
- \*Викторовский Р. М. Эволюция карิโอטיפов гольцов рода *Salvelinus*. — Цитология, 1978а, т. 20, № 7, с. 833—838.
- \*Викторовский Р. М. Механизмы видообразования у гольцов. М., 1978. 110 с.
- \*Викторовский Р. М. Карิโอטיפы восточно-азиатских гольцов. — В кн.: Биологические исследования восточно-азиатских морей. Владивосток, 1978в, вып. 3, с. 21—23.
- \*Викторовский Р. М. Хромосомный набор ленка и сибирского тайменя и дивергенция родов лососевых. — Цитология, 1985, т. 27, № 6, с. 703—709.
- Викторовский Р. М., Глубоковский М. К. Механизмы и темпы видообразования у гольцов рода *Salvelinus*. — ДАН СССР, 1977, т. 235, № 4, с. 946—949.
- \*Викторовский Р. М., Ермоленко Л. Н. Хромосомный набор чира и пыжьяна и вопросы дивергенции карิโอטיפов сига. — Цитология, 1982, т. 24, № 7, с. 797—801.
- \*Викторовский Р. М., Максимова Р. А. Хромосомный набор амурского сига и некоторые вопросы эволюции карิโอטיפов сига. — Цитология, 1978, т. 20, № 8, с. 967—970.
- \*Викторовский Р. М., Ермоленко Л. Н., Микоедов А. Н., Фролов С. В., Шевчишин А. А. Дивергенция карิโอטיפов сига. — Цитология, 1983, т. 25, № 11, с. 1309—1315.
- Виксерадов В. К., Ерохина Л. В. Гибриды между белым и пестрым толстолобиками. — Рыбоводство и рыболовство, 1964, № 5, с. 11—13.
- Водовазова М. А. Некоторые данные по товарному выращиванию гибридов белуги и шипа в низовьях Куры. — В кн.: Осетровые хозяйства внутренних вод СССР: Тез. и реф. 2-го Всесоюз. совещ. Астрахань, 1979, с. 42—43.
- Волохонская Л. Г., Викторовский Р. М. О возможности определения доли наследственной компоненты в изменчивости икры у рыб. — В кн.: Науч. сообщ. Ин-та биологии моря. Владивосток, 1971, вып. 2, с. 42—44.
- Воронцов Н. Н. Эволюция кариотипа. — В кн.: Руководство по цитологии. М.; Л., 1966, т. 2, с. 359—389.
- Воропаев Н. В. Опыт гибридизации белого и пестрого толстолобиков и выращивание гибридных сеголетков 2-го поколения. — В кн.: Прудовое рыбководство. М., 1969, вып. 2, с. 98—102.
- Воропаев Н. В. Биология и рыбохозяйственное значение гибридов толстолобиков [*Hypophthalmichthys molitrix* (Val.), *Aristichthys nobilis* (Rich)]. — В кн.: Повышение продуктивности прудовых рыб с помощью селекции и гибридизации. Сарваш (ВНР), 1978, с. 98—104.
- Галаган Н. П. Трансферрины дунайского сазана. — Гидробиол. журн., 1973, т. 9, № 2, с. 94—99.
- Гераскин Т. П., Лукьяненко В. И. Видоспецифичность фракционного состава гемоглобина крови осетровых рыб. — Журн. общ. биологии, 1972, т. 33, № 4, с. 478—483.
- Гершензон С. М. Основы современной генетики. 2-е изд. Киев, 1983. 502 с.
- Гинатулин А. А. Структура, организация и эволюция генома позвоночных. М., 1984. 290 с.
- Гинзбург Э. Х., Никоро З. С. Разложение дисперсии и проблемы селекции. Новосибирск, 1982. 168 с.
- Глушанкова М. А., Коробцова Н. С., Кусакина А. А. Использование теплоустойчивости белка при исследовании проявления генов альдолазы у гибридных зародышей рыб. — В кн.: Биохимическая генетика рыб. Л., 1973, с. 76—84.
- Головинская К. А. Плейотропия генов чешуи у карпа. — ДАН СССР, 1940, т. 28, № 6, с. 533—536.
- Головинская К. А. О линейной форме культурного карпа. — ДАН СССР, 1946, т. 54, № 7, с. 637—640.
- Головинская К. А. Размножение и наследственность у серебряного карася. — В кн.: Тр. Всесоюз. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. М., 1954, т. 6, с. 34—57.
- Головинская К. А. О самцах серебряного карася и их скрещивании с карпом. — Рыбоводство и рыболовство, 1960, № 6, с. 16—17.

- Головинская К. А. Племенное дело в прудовом рыбоводстве. — Рыбоводство и рыболовство, 1962, № 3, с. 7—10.
- Головинская К. А. О селекционном значении изменчивости плавательного пузыря у карпа. — В кн.: Тр. Всесоюз. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. М., 1965, т. 13, с. 97—103.
- Головинская К. А. Искусственный гиногенез у рыб и перспективы его использования для создания гетерозисных комбинаций. — В кн.: Гетерозис и животноводство. М., 1968, с. 248—254.
- Головинская К. А. Первые этапы создания среднерусской породы карпа. — В кн.: Прудовое рыбководство. М., 1969, с. 139—148.
- Головинская К. А. Состояние и перспективы развития селекционно-генетических исследований и племенного дела в рыбководстве СССР. — В кн.: Биологические основы рыбководства: проблемы генетики и селекции. Л., 1983, с. 22—34.
- Головинская К. А., Боброва Ю. П. Основные итоги и задачи дальнейшей селекции парского карпа. — В кн.: Генетика и селекция прудовых рыб. М., 1982, с. 3—31. (Сб. науч. тр. ВНИИПРХ; Вып. 33).
- Головинская К. А., Ромашов Д. Д. Расщепление по признакам чешуйчатого покрова при диплоидном гиногенезе у карпа. — В кн.: Тр. Всесоюз. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. М., 1966, т. 14, с. 227—235.
- Головинская К. А., Ромашов Д. Д. (при участии В. А. Мусселиус). Исследование по гиногенезу у серебряного карася. — В кн.: Тр. Всерос. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. М., 1947, т. 4, с. 73—113.
- Головинская К. А., Ромашов Д. Д., Черфас Н. Б. О радиационном гиногенезе у карпа. — В кн.: Тр. Всесоюз. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. М., 1963, т. 12, с. 149—167.
- Головинская К. А., Ромашов Д. Д., Черфас Н. Б. Однополюе и диплолюе формы серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bl.). — Вopr. ихтиологии, 1965, т. 5, № 4, с. 614—629.
- Головинская К. А., Черфас Н. Б., Цветкова Л. И. Результаты оценки воспроизводительной функции самок карпа гиногенетического происхождения. — В кн.: Тр. Всесоюз. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. М., 1974, т. 23, с. 20—26.
- Головинская К. А., Щербина М. А., Соловьева Л. М., Боброва А. С. Взаимосвязь между происхождением сеголетков карпа, процессами накопления и использования в зимний период питательных веществ. — В кн.: Тр. Всесоюз. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. М., 1974, т. 23, с. 48—54.
- Головинская К. А., Катасонов В. Я., Боброва Ю. П., Попова А. А. Работы по созданию породы среднерусского карпа. — В кн.: Материалы Всесоюз. совещ. по организации селекционно-племенной работы и улучшению маточных стад в рыбхозах страны. М., 1975, с. 14—30.
- Гомельский Б. И. Гормональное переопределение пола у рыб и возможности его применения в рыбководстве (литературный обзор). — В кн.: Генетика и селекция рыб. М., 1980, с. 117—136. (Сб. науч. тр. ВНИИПРХ; Вып. 28).
- Гомельский Б. И., Черфас Н. Б. Гормональная инверсия пола как метод изучения генетической регуляции естественного гиногенеза у рыб. — ДАН СССР, 1982, т. 263, № 2, с. 467—470.
- Гомельский Б. И., Илясова В. А., Черфас Н. Б. Исследования по диплоидному радиационному гиногенезу у карпа. 4. Состояние гонад и оценка воспроизводительной способности карпов гиногенетического происхождения. — Генетика, 1979, т. 15, № 9, с. 1643—1650.
- Горайзе Р. Х. Селекция карпа в Грузии. — В кн.: Генетика и селекция прудовых рыб. М., 1982, с. 43—54. (Сб. науч. тр. ВНИИПРХ; Вып. 33).
- Горбунова Л. А. Гибридизация сиговых рыб как один из путей увеличения продуктивности карельских озер. — В кн.: Биология внутренних вод Прибалтики. М., 1962, с. 77—79.
- \*Горшков С. А., Горшкова Г. В. Хромосомный полиморфизм горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*. — Цитология, 1981, т. 23, № 8, с. 954—959.
- \*Горшкова Г. В. Некоторые особенности кариотипов тихоокеанских лососей. — Цитология, 1978, т. 20, № 12, с. 1431—1435.
- Горшкова Г. В. Кариология и хромосомный полиморфизм тихоокеанских лососей. — В кн.: Кариологическая изменчивость, мутагенез и гиногенез у рыб. Л., 1980, с. 29—33.



- Горшкова Г. В., Горшков С. А. Хромосомные наборы сезонных рас нерки (*Oncorhynchus nerka*) озера Азабачьего (Камчатка). — Зоол. журн., 1978, т. 57, № 9, с. 1382—1388.
- Грековская А. П. Рыбоводно-биологическая характеристика карпов нового племенного стада (Уки-52) и их помесей в рыбхозах западных областей Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Черновцы, 1971. 27 с.
- Грековская А. П., Туранов В. Ф., Пуляева В. И. Возвратные скрещивания гибридов толстолобика. — В кн.: Материалы Всесоюз. науч. конф. по развитию и интенсификации рыбоводства во внутренних водоемах Северного Кавказа. М., 1979, с. 58—61.
- Гужов Ю. Л. Гетерозис и урожай. М., 1969. 223 с.
- Дементьева Т. Ф., Плечкова Е. К., Розанова М. И., Танасийчук В. С. Расовый состав трески Баренцева моря. — В кн.: Докл. 1-й сессии Гос. океанограф. ин-та. М., 1932, № 2, с. 49—68.
- Дешко В. И. Селекционно-племенная работа в прудовом рыбоводстве объединения «Полтава-рыбхоз». — В кн.: Внедрение интенсивных форм ведения рыбного хозяйства внутренних водоемов УССР. Киев, 1982, с. 134—135.
- Дорофеева Е. А. Кариологическое обоснование систематического положения каспийского и черноморского лососей (*Salmo trutta caspius* Kessl., *S. trutta labrax* Pal.). — Вопр. ихтиологии, 1965, т. 5, № 1, с. 38—45.
- \*Дорофеева Е. А. Хромосомные комплексы севанских форелей (*Salmo ischchan* Kessl.) в связи с карносистематикой лососевых. — Зоол. журн., 1967, т. 46, № 2, с. 248—253.
- Дорофеева Е. А. Использование данных кариологии для решения вопросов систематики и филогении лососевых рыб. — В кн.: Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л., 1977, с. 86—95.
- Дорофеева Е. А., Рухьян Р. Г. Дивергенция шихана *Salmo ischchan* Kessler в свете кариологических и морфологических данных. — Вопр. ихтиологии, 1982, т. 22, № 1, с. 36—48.
- Дубинин Н. П., Ромашов Д. Д. Генетические основы строения вида и его эволюция. — Биол. журн., 1932, т. 1, № 5—6, с. 52—95.
- Дубинин Н. П., Ромашов Д. Д., Гептнер М. А., Демидова З. П. Аберративный полиморфизм у *Drosophila fasciata* Meig. — Биол. журн., 1937, т. 6, № 2, с. 311—354.
- Дубинин Н. П., Алатухов Ю. П., Салменкова Е. А., Милашников А. Н., Новикова Т. А. Анализ мономорфных маркеров-генов в популяциях как метод оценки мутагенности среды. — ДАН СССР, 1975, т. 225, № 3, с. 693—696.
- Дущенко В. В. Частоты фенотипов быстрых эстераз тупорылого макрurusа *Macrurus gipestris* плато Хаттон. — В кн.: Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л., 1979, с. 54—57.
- Дьяков Ю. П., Коваль Е. З., Богданов Л. В. Внутривидовой биохимический полиморфизм и популяционная структура черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Walb.) (*Pleuronectidae*) в Беринговом и Охотском морях. — Вопр. ихтиологии, 1981, т. 21, № 5, с. 809—815.
- \*Еловенко В. Н. Исследование кариотипа ротана в связи с акклиматизацией. — В кн.: Генетика, селекция, гибридизация рыб: Тез. 2-го Всесоюз. совещ. Ростов н/Д, 1981, с. 161—162.
- Емельянова О. В., Черфас Н. Б. Результаты цитологического анализа неоплодотворенной икры самок карасекарпов, полученных от скрещивания ♀ серебряный карась × ♂ карп. — В кн.: Генетика и селекция рыб. М., 1980, с. 106—116. (Сб. науч. тр. ВНИИПРХ; Вып. 28).
- Ермолаев С. В., Нейфах А. А. Сравнение предсуществующих и синтезирующихся на разных стадиях развития белков зародышей выюна. — ДАН СССР, 1984, т. 278, № 4, с. 986—989.
- Ермоленко Л. Н., Викторский Р. М. Дивергенция изоферментов рыб из подсемейства Coregoninae. — В кн.: Биология пресноводных животных Дальнего Востока. Владивосток, 1982, с. 54—63.
- Жалюкене А. Ю. Применение генетических исследований в селекции рыб. — В кн.: Селекционно-племенная работа в прудовом рыбоводстве. Вильнюс, 1979, с. 47—52.

- Животовский Л. А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам. — Журн. общ. биол., 1979, т. 11, № 4, с. 587—602.
- Животовский Л. А. Статистические методы анализа частот генов в природных популяциях. — В кн.: Итоги науки и техники: Общая генетика. М., 1983, вып. 8, с. 76—104.
- Животовский Л. А. Интеграция полигенных систем в популяциях. М., 1984, 182 с.
- Жуков В. В. Антигенные связи некоторых видов рода *Coregonus* L. — Вопр. ихтиологии, 1974, т. 14, № 4, с. 558—565.
- Жуков В. В., Балахнин И. А. Антигенная дифференциация тугуна (*Coregonus tugun* Pall.) на нерестилищах бассейна р. Северная Сосьва. — Гидробиол. журн., 1982, т. 18, № 4, с. 51—58.
- Закс М. Г., Соколова М. М. Иммуно-серологические различия между отдельными стадами нерки. — Вопр. ихтиологии, 1961, № 4(21), с. 707—715.
- Замахаев Д. Ф. О компенсационном росте. — Вопр. ихтиологии, 1967, т. 7, № 2, с. 303—325.
- Зеленин А. М. Особенности роста чешуйчатых и зеркальных карпов при различных условиях выращивания. — В кн.: Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев, 1974, вып. 12, с. 182—189.
- Зелинский Ю. П., Полина А. В., Медведева И. М. Кариотип и формирование адаптаций пресноводного гольца *Salvelinus alpinus lepehini* Ладожского озера. — Зоол. журн., 1983, т. 62, № 5, с. 732—736.
- Зенкин В. С. Иммуногенетические исследования популяций весенней и осенней сельди Балтийского моря. — В кн.: Тез. докл. конф. молодых ученых ПИНРО. Мурманск, 1969, с. 87.
- Зенкин В. С. Об идентичности «С» и «А» эритроцитарных антигенов у атлантической сельди и анализ распределения групп крови у сельди банки Джордес. — В кн.: Тр. Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. М., 1972, т. 85, с. 95—102.
- Зенкин В. С. Анализ популяций атлантической сельди *Clupea harengus harengus* по частоте встречаемости групп крови. — Вопр. ихтиологии, 1973, т. 13, № 5(82), с. 798—804.
- Зенкин В. С. Биохимические исследования полиморфизма миогенов и эстераз у атлантической (*Clupea harengus harengus*) и балтийской (*C. h. membras*) сельди. — В кн.: Тр. АтлантНИРО, Калининград, 1976, т. 60, с. 111—116.
- Зенкин В. С. Внутривидовая структура сельди Северной Атлантики (*Clupea harengus harengus*) на основе данных по группам крови и по аллозимам мышечных эстераз: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1978. 21 с.
- Зенкин В. С. Биохимический полиморфизм и популяционно-генетический анализ атлантической сельди, *Clupea harengus* L. — В кн.: Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л., 1979, с. 64—69.
- Зенкин В. С., Рязанцева Е. И., Лосев О. Д. Полиморфизм мышечных эстераз и анализ популяционной структуры обыкновенной и капской атлантиды *Trachurus trachurus trachurus* и *T. t. capensis* шельфа Западной Африки. — В кн.: Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л., 1979, с. 94—98.
- Зиуганов В. В. Факторы, определяющие морфологическую дифференциацию у трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Pisces, Gasterosteidae). — Зоол. журн., 1978, т. 57, № 11, с. 1686—1694.
- Зиуганов В. В., Хлебович В. В. Анализ механизмов, определяющих различие отношения спермиев морской и пресноводной форм трехиглой колюшки к солёности среды. — Онтогенез, 1979, т. 10, № 5, с. 506—509.
- Зонова А. С. Некоторые итоги и задачи дальнейшей селекции ропшинского карпа. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер, и реч. рыб. хоз-ва, Л., 1976, т. 107, с. 18—24.
- Зонова А. С. Опыт массового отбора мальков ропшинского карпа по темпу роста. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер, и реч. рыб. хоз-ва, Л., 1978, т. 130, с. 70—83.
- Зонова А. С., Пономаренко К. В. Изменчивость показателей роста и экстерьера производителей карпа при выращивании в садках на теплых водах. — В кн.: Разведение и селекция рыб в тепловодных хозяйствах. Л., 1980, с. 82—101. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 150).

- Зюкова А. С., Пономаренко К. В. Предпосылки и первые результаты селекции карпа при садковом содержании на теплых водах. — В кн.: Совершенствование методов разведения и селекции рыб на теплых водах. Л., 1982, с. 132—154. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 187).
- Иваненков В. В. Проявление отцовских генов лактатдегидрогеназы, глутаматдегидрогеназы и ацетилхолинэстеразы в развитии гибридов рыб между видами из семейств Cobitidae и Cyprinidae. — Онтогенез, 1976, т. 7, № 6, с. 579—589.
- Иваненков В. В. Эстераза-2 в развитии вьюна (*Misgurnus fossilis*). Гетерогенность яиц вьюна по экспрессии аллельных генов эстеразы-2. — В кн.: Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л., 1979, с. 29—35.
- \*Иванов В. Н. Хромосомы черноморской камбалы *Rhombus maoticus* Pall. — ДАН СССР, 1969, т. 187, № 6, с. 1397—1399.
- \*Иванов В. Н. Хромосомы черноморских Gobiidae — *Gobius melanostomus* и *G. batrachosephalus*. — Цитология и генетика, 1975, т. 9, № 6, с. 551—552.
- Иванова И. М., Кирпичников В. С., Родде Н. Н. Изменчивость лактатдегидрогеназы (ЛДГ) у карпа и сазана *Cyprinus carpio* L. — В кн.: Биохимическая генетика рыб. Л., 1973, с. 91—96.
- Изымов Ю. Г. Определение коэффициента наследуемости размера сперматозоидов у карпа. — В кн.: Качество производителей и половых продуктов рыб. Л., 1979, с. 127—129. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 139).
- Ильенкова С. А., Казаков Р. В. Морфологическая характеристика заводской молоди проходных лососевых рыб рода *Salmo*. 1. Оценка фенотипической изменчивости сеголеток атлантического лосося *Salmo salar* L. — В кн.: Биология и селекция рыб. Л., 1981, с. 15—28. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 174).
- Ильин В. К., Коновалов С. М., Шевляков А. Г. Коэффициент миграции и пространственная структура тихоокеанских лососей. — В кн.: Биохимические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. М., 1983, с. 9—18.
- Ильин И. И. Изучение биохимического полиморфизма в природных популяциях ротана *Perccottus glehni* Dub. 2. Возрастная изменчивость и половые различия генотипических и аллельных частот локусов октаодегидрогеназы, малатдегидрогеназы и маликоксидазы у ротана из трех популяций Московской области. — Генетика, 1982, т. 18, № 10, с. 1645—1652.
- Ильясов Ю. И. Генетические основы селекции рыб на устойчивость к заболеваниям. — В кн.: Биологические основы рыбоводства: проблемы генетики и селекции. Л., 1983, с. 121—129.
- Ильясов Ю. И., Шарт Л. А. Полиморфные генетические системы сыворотки крови и их связь с селекционными признаками у карпа (*Cyprinus carpio* L.). — В кн.: Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л., 1979, с. 152—156.
- Ильясов Ю. И., Кирпичников В. С., Шарт Л. А. Методы и эффективность селекции карпа на повышенную устойчивость к краснухе. — В кн.: Биологические основы рыбоводства: проблемы генетики и селекции. Л., 1983, с. 130—146.
- Казаков Р. В., Мельникова М. Н. Уровень наследуемости массы икринок у атлантического лосося *Salmo salar* L. — В кн.: Биология и селекция рыб. Л., 1981, с. 23—27. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 174).
- Казаков Р. В., Зелинский Ю. П., Смирнов Ю. А. Селекционно-генетические исследования атлантического лосося *Salmo salar* L. в связи с популяционной структурой и кариологическими особенностями вида. — В кн.: Генетика промысловых рыб и объектов аквакультуры. М., 1983, с. 83—86.
- Кайданова Т. И. Исследование хромосомного полиморфизма в популяциях радужной (*Salmo irideus* G.) и ручьевой (*Salmo trutta m. fario* L.) форели. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1974, т. 97, с. 155—158.
- Кайданова Т. И. Сравнительный анализ хромосомного полиморфизма в «датской» и «гостилицкой» популяциях радужной форели. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1976, т. 113, с. 51—76.
- \*Кайданова Т. И. Изучение кариотипов двух видов сиговых рыб. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1978, т. 130, с. 50—55.
- \*Кайданова Т. И. Сравнительный кариологический анализ некоторых видов лососевых и сиговых рыб. — В кн.: Кариологическая изменчивость, мутагенез и гиногенез у рыб. Л., 1980, с. 16—23.
- Кайданова Т. И., Ефанов Г. В. Кариотип чудского сига. — В кн.: Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1976, т. 107, с. 94—97.



- Камшилин И. Н.* О полиморфизме сывороточных альбуминов и трансферринов каспийских осетровых. — В кн.: Генетика промысловых рыб и объектов аквакультуры. М., 1983, с. 25—28.
- Карпенко И. М.* Сазано-коропові гібриди. Львів, 1966. 83 с.
- Карпов А. К., Осанов А. П., Новиков Г. Г.* Треска *Gadus morhua* (L.) (*Gadidae*) Белого моря. Изменчивость по белковым структурам. — Вопр. ихтиологии, 1984, т. 24, с. 552—561.
- Картацев Ю. Ф.* Сравнительно-электрофоретический анализ гемоглобинов, водорастворимых белков мышц и хрусталиков глаз пяти видов бычков сем. Cottidae. — Биология моря, 1975, № 2, с. 31—38.
- Картацев Ю. Ф., Карпенко А. И.* Изменчивость и наследуемость массы и размера икры кеты двух рек Сахалина. — В кн.: Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб. Л., 1983, с. 96—97.
- Картацев Ю. Ф., Глубоковский М. К., Черешнев И. А.* Генетическая дифференциация и изменчивость двух симпатрических видов голийов (*Salvelinus*, *Salmonidae*) Чукотки. — Генетика, 1983, т. 19, № 4, с. 584—593.
- Катасонов В. Я.* Результаты исследования японских декоративных карпов и их гибридов. — В кн.: Развитие прудового рыбоводства и рациональное освоение водоемов и водохранилищ. М., 1971, с. 223—225.
- Катасонов В. Я.* Исследование окраски у гибридов обычного и декоративного (японского) карпа. 1. Исследование доминантных типов окраски. — Генетика, 1973, т. 9, № 8, с. 59—69.
- Катасонов В. Я.* Исследование окраски у гибридов обычного и декоративного (японского) карпа. 2. Плейотропное действие доминантных генов окраски. — Генетика, 1974а, т. 10, № 12, с. 56—66.
- Катасонов В. Я.* Использование японских карпов-хромистов для создания генетически маркированных линий карпа. — В кн.: Тр. Всесоюз. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. М., 1974б, т. 23, с. 10—19.
- Катасонов В. Я.* О летальном действии гена светлой окраски у карпа (*Cyprinus carpio* L.). — Генетика, 1976, т. 12, № 4, с. 152—161.
- Катасонов В. Я.* Исследование окраски у гибридов обычного и декоративного (японского) карпа. 3. Исследование голубого и оранжевого типов окраски. — Генетика, 1978, т. 14, № 12, с. 2184—2192.
- Катасонов В. Я.* Селекция среднерусского карпа. — В кн.: Генетика, селекция, гибридизация рыб: Тез. 2-го Всесоюз. совещ. Ростов и/Д, 1981, с. 92—94.
- Катасонов В. Я., Черфас Н. Б.* Селекция и племенное дело в рыбоводстве. М., 1986.
- Катасонов В. Я., Боброва Ю. П., Стояновский И. И., Шеглова В. Н.* Состояние работ по селекции среднерусского карпа. — В кн.: Генетика и селекция рыб. М., 1980, с. 3—24. (Сб. науч. тр. ВНИИПРХ; Вып. 28).
- Катасонов В. Я., Стояновский И. И., Уваров К. В.* Формирование и использование племенного стада в рыбопитомнике «Осенка». — В кн.: Генетика и селекция прудовых рыб. М., 1982, с. 55—63. (Сб. науч. тр. ВНИИПРХ; Вып. 33).
- Кедрова О. С., Владыченская Н. С., Антонов А. С.* Дивергенция уникальных и повторяющихся последовательностей в геномах рыб. — Молекуляр. биология, 1980, т. 14, № 5, с. 1001—1012.
- Кикнадзе И. И.* Функциональная организация хромосом. Л., 1972. 211 с.
- Кирпичников В. С.* Биолого-систематический очерк корюшки Белого моря, Чешской губы и р. Печоры. — В кн.: Тр. Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. М., 1935а, т. 2, с. 103—194.
- Кирпичников В. С.* Аутосомные гены у *Lebistes reticulatus* и проблема возникновения генетического определения пола. — Биол. журн., 1935б, т. 4, № 2, с. 342—354.
- Кирпичников В. С.* Основные гены чешуи у карпа. — Биол. журн., 1937, т. 6, № 3, с. 601—632.
- Кирпичников В. С.* Экспериментальная систематика сазана (*Cyprinus carpio* L.). 1. Рост и морфологическая характеристика тапараванского, волго-каспийского и амурского сазанов в условиях прудового выращивания. — Изв. АН СССР. Сер. мат. и естеств. наук, 1943, № 4, с. 189—220.
- Кирпичников В. С.* Влияние условий выращивания на жизнеспособность, скорость

- роста и морфологии карпов различного генотипа. — ДАН СССР, 1945, т. 47, № 7, с. 521—524.
- Кирпичников В. С. Сравнительная характеристика четырех основных форм культурного карпа при их выращивании на Севере СССР. — В кн.: Изв. Всесоюз. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1948, т. 26, с. 145—170.
- Кирпичников В. С. Амурский сазан на Севере СССР. — Рыб. хоз-во, 1949, № 8, с. 39—44.
- Кирпичников В. С. Генетические методы индивидуального отбора в карповодстве. — ДАН СССР, 1958а, т. 121, № 4, с. 682—685.
- Кирпичников В. С. Степень гетерогенности популяций сазана и гибридов сазана с карпом. — ДАН СССР, 1958б, т. 122, № 4, с. 716—719.
- Кирпичников В. С. Генетические методы селекции рыб. — Бюл. Москов. о-ва испытат. природы, 1959, т. 64, № 1, с. 121—137.
- Кирпичников В. С. Организация племенного дела в карповодстве. — Науч.-техн. бюл. Всесоюз. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1960, № 11, с. 38—40.
- Кирпичников В. С. Гибридизация карпа с сазаном. — В кн.: Тр. 2-го пленума Комиссии по рыбохозяйственному исследованию западной части Тихого океана. М., 1962, с. 162—169.
- Кирпичников В. С. Цели и методы селекции карпа. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1966а, т. 61, с. 7—28.
- Кирпичников В. С. Методы проверки производителей по потомству в карповых хозяйствах. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1966б, т. 61, с. 40—61.
- Кирпичников В. С. Гибридизация европейского карпа с амурским сазаном и селекция гибридов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1967а, 68 с.
- Кирпичников В. С. Гомологическая наследственная изменчивость и эволюция сазана (*Surpinus asotus* L.). — Генетика, 1967б, т. 3, № 2, с. 34—47.
- Кирпичников В. С. Общая теория гетерозиса. 1. Генетические механизмы гетерозиса. — Генетика, 1967в, т. 3, № 10, с. 167—180.
- Кирпичников В. С. Современное состояние генетики рыб. — В кн.: Генетика, селекция и гибридизация рыб. М., 1969а, с. 9—29.
- Кирпичников В. С. Теория селекции рыб. — В кн.: Генетика, селекция и гибридизация рыб. М., 1969б, с. 44—58.
- Кирпичников В. С. Методы и эффективность селекции ропшинского карпа. 1. Цели селекции, исходные формы и система скрещиваний. — Генетика, 1972а, т. 8, № 8, с. 65—72.
- Кирпичников В. С. Биохимический полиморфизм и проблема так называемой недарвиновской эволюции. — Успехи соврем. биологии, 1972б, т. 74, № 2(5), с. 231—246.
- Кирпичников В. С. К вопросу о эволюции кариотипа рыбообразных и рыб. — Успехи соврем. биологии, 1973а, т. 78, № 3(6), с. 404—422.
- Кирпичников В. С. Использование генетической селекции в промышленном рыбоводстве СССР и стран Восточной Европы (состояние и перспективы). — В кн.: Тр. Всесоюз. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. М., 1973б, вып. 21, с. 94—108.
- Кирпичников В. С. Генетические механизмы и эволюция гетерозиса. — Генетика, 1974а, т. 10, № 4, с. 165—179.
- Кирпичников В. С. Приспособительный характер биохимического полиморфизма у рыб. — В кн.: Функциональная морфология, генетика и биохимия клетки. Л., 1974б, с. 320—322.
- Кирпичников В. С. Селективный характер биохимического полиморфизма у камчатской нерки [*Oncorhynchus nerka* (Walb.)]. — В кн.: Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л., 1977, с. 53—60.
- Кирпичников В. С. Генетические основы селекции рыб. Л., 1979а, 391 с.
- Кирпичников В. С. Функциональные различия между изоформами (изоформами) и между аллельными формами белков у рыб. — В кн.: Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л., 1979б, с. 5—9.
- Кирпичников В. С. Возникновение и поддержание биохимического полиморфизма в популяциях животных и растений. — В кн.: Вопросы общей генетики: Тр. 14-го Междунар. генет. конгр. М., 1981, с. 18—27.
- Кирпичников В. С. Генетические исследования рыб в СССР и за рубежом. —

- В кн.: Биологические основы рыбоводства: проблемы генетики и селекции. Л., 1983, с. 7—22.
- Кирпичников В. С., Балкашина Е. И. Материалы по генетике и селекции карпа. 1-е сообщ. — Зоол. журн., 1935, т. 14, № 1, с. 45—78.
- Кирпичников В. С., Балкашина Е. И. Материалы по генетике и селекции карпа. 2-е сообщ. — Биол. журн., 1936, т. 5, № 2, с. 327—376.
- Кирпичников В. С., Головинская К. А. Характеристика производителей основных породных групп карпа, разводимых в СССР. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1966, т. 61, с. 28—39.
- Кирпичников В. С., Иванова И. М. Изменчивость частот аллелей локусов лактатдегидрогеназы и фосфофруктомутазы в локальных популяциях, различных возрастных группах и последовательных поколениях нерки (*Oncorhynchus nerka* W.). — Генетика, 1977, т. 13, № 7, с. 1183—1193.
- Кирпичников В. С., Катасонов В. Я. Селекционно-генетические исследования и состояние племенного дела в прудовом рыбоводстве СССР. — В кн.: Генетика и селекция рыб. М., 1978, с. 3—51. (Тр. ВНИИПРХ; Вып. 20).
- Кирпичников В. С., Муске Г. А. Функциональные различия между аллозимами у тихоокеанской нерки (*Oncorhynchus nerka* Walb.). — В кн.: Материалы XVI Междунар. конф. по группам крови и биохимическому полиморфизму животных. Л., 1979, с. 228—234.
- Кирпичников В. С., Муске Г. А. Популяционная генетика камчатской нерки *Oncorhynchus nerka* Walb. — В кн.: Генетика и размножение морских животных. Владивосток, 1981, с. 59—71.
- Кирпичников В. С., Факторович К. А. Повышение устойчивости карпа к краснухе путем селекции. 2. Ход селекции и оценка селекционируемых породных групп. — Генетика, 1972, т. 8, № 5, с. 44—54.
- Кирпичников В. С., Шарт Л. А. Ускорение смены поколений карпа при проведении селекции в южных районах СССР. — В кн.: Тр. Всесоюз. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. М., 1976, вып. 23, с. 55—63.
- Кирпичников В. С., Головинская К. А., Михайлов Ф. Н. Важнейшие типы чешуйчатого покрова у карпа и их связь с хозяйственно ценными признаками. — Рыб. хоз-во, 1937, № 10—11, с. 51—59.
- Кирпичников В. С., Факторович К. А., Бабушкин Ю. П., Нинбург Е. А. Селекция карпа на устойчивость к краснухе. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1971, т. 74, с. 140—153.
- Кирпичников В. С., Факторович К. А., Сулейманян В. С. Повышение устойчивости карпа к краснухе путем селекции. 1. Методы проведения отбора на устойчивость. — Генетика, 1972а, т. 8, № 3, с. 34—41.
- Кирпичников В. С., Пономаренко К. В., Толмачева Н. В., Цой Р. М. Методы и эффективность селекции ропшинского карпа. 2. Методы проведения отбора. — Генетика, 1972б, т. 8, № 9, с. 42—53.
- Кирпичников В. С., Факторович К. А., Шарт Л. А. Селекция карпа на устойчивость к краснухе. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1976, т. 106, с. 16—28.
- Коваль Е. З., Богданов Л. В. Биохимический полиморфизм девяти видов камбал подсем. Pleuronectinae в заливе Петра Великого. — В кн.: Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л., 1979, с. 99—105.
- Коваль Е. З., Богданов Л. В. Сравнение электрофоретических спектров белков у разных видов дальневосточных камбал (Pleuronectiformes, Pleuronectidae). — Вопр. ихтиологии, 1982, т. 22, № 4, с. 679—685.
- Коваль Л. И. О внутривидовой гетерогенности шпрота Северного моря. — В кн.: Экологическая физиология рыб. Киев, 1976, вып. 2, с. 51—52.
- Коновалов С. М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. М., 1980а. 237 с.
- Коновалов С. М. Особенности возрастной структуры субизолятов нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в первом поколении. — В кн.: Популяционная биология и систематика лососевых. Владивосток, 1980б, с. 3—10. (Сб. работ Ин-та биологии моря; Вып. 18).
- Конрадт А. Г. Задачи селекционно-племенной работы с растительноядными рыбами. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1973, т. 85, с. 2—9.



- Коровайн В., Зыбин А. Перспективная порода. — Рыбоводство и рыболовство, 1983, № 8, с. 3.
- Короочкин Л. И. Взаимодействие генов в развитии. М., 1976а: 276 с.
- Короочкин Л. И. Генетика изоферментов и развитие. — Онтогенез, 1976б, т. 7, № 1, с. 3—17.
- Короочкин Л. И. Активность генов, контролирующих синтез изоферментов, в онтогенезе животных. — В кн.: Генетика изоферментов. М., 1977, с. 149—167.
- Короочкин Л. И., Серов О. Л., Манченко Г. П. Понятие об изоферментах. — В кн.: Генетика изоферментов. М., 1977, с. 5—17.
- Костенко С. Г. Полиморфизм белков украинского карпа и амурского сазана. — В кн.: Генетика, селекция, гибридизация рыб: Тез. 2-го Всесоюз. совещ., М., 1981, с. 148—149.
- Косюк Г. Н., Борхсенцус С. Н. Внутрипопуляционные различия в структурах геномов у двух лососевых рыб. — Молекуляр. биология, 1981, т. 15, № 3, с. 547—553.
- Котомин А. В. Использование физических и химических методов инактивации ядер для исследования их морфологической функции в развитии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1968, 28 с.
- Кроциус Ф. В. Динамика популяции и рост молоди нерки *Oncorhynchus nerka* Walb. озера Дальнего (Камчатка). — Вопр. ихтиологии, 1975, т. 15, № 4 (93), с. 612—629.
- Кроциус Ф. В. О значении генетических и экологических факторов в динамике популяции красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) оз. Дальнего. — Вопр. ихтиологии, 1978, т. 18, № 2 (109), с. 211—221.
- Крыжановский С. Г. Система семейства карповых (Cyprinidae). — Зоол. журн., 1947, т. 26, № 1, с. 53—64.
- Крысанов О. Ю. Изменчивость числа хромосом у сельди. — В кн.: Экология рыб Белого моря. М., 1978, с. 94—97.
- Кряжева К. В. Влияние плотности посадки на рост, изменчивость и выживаемость молоди гибридных карпов. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1966, т. 61, с. 80—101.
- Кузема А. И. Украинские породы карпа. — В кн.: Тр. совещ. по вопр. прудового рыбоводства. М., 1953, с. 65—70.
- Кузема А. И. Проверка производителей карпа по качеству их потомства в карповодстве (на укр. яз.). — В кн.: Наук. праці Укр. н.-д. ін-ту рыб. госп. (Науч. тр. УкрНИИРХ). Киев, 1961, т. 13, с. 72—84.
- Кузема А. И. Проверка производителей карпа по качеству их потомства (на укр. яз.). — В кн.: Наук. праці Укр. н.-д. ін-ту рыб. госп. (Науч. тр. УкрНИИРХ). Киев, 1962, т. 14, с. 71—84.
- Кузема А. И., Томиленко В. Г. Резервы увеличения рыбопродуктивности прудов (на укр. яз.). — В кн.: Наук. праці Укр. н.-д. ін-ту рыб. госп. (Науч. тр. УкрНИИРХ). Киев, 1962, т. 14, с. 85—88.
- Кузема А. И., Томиленко В. Г. Выведение новых пород карповых рыб методом отдаленной гибридизации. — В кн.: Рыбное хозяйство. Киев, 1965, вып. 2, с. 3—17.
- Кузема А. И., Кучеренко А. П., Томиленко В. Г. Экономическая эффективность выращивания ропшинско-украинских помесных карпов. — В кн.: Рыбное хозяйство. Киев, 1968, вып. 6, с. 68—74.
- Кузема А. И., Кучеренко А. П., Томиленко В. Г. Формирование нового племенного стада украинского чешуйчатого карпа (УНК-59). — В кн.: Рыбное хозяйство. Киев, 1970, вып. 10, с. 3—11.
- Куликова И. И., Салменкова Е. А. Электрофоретическое исследование мышечных белков амурской летней кеты (*Oncorhynchus keta*) и горбуши (*O. gorbuscha*). — В кн.: Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л., 1979, с. 125—128.
- Кусакина А. А. Цитологическое исследование мышечной ткани при гетерозисе у некоторых межвидовых гибридов рыб. — Цитология, 1959, т. 1, № 1, с. 111—119.
- Кусакина А. А. О повышенной устойчивости мышечных белков у гетерозисных гибридов рипуса и лудог. — Цитология, 1964, т. 5, № 4, с. 493—495.
- Кусакина А. А. Теплоустойчивость альдолазы и холинэстеразы у близких видов

- пойклотермных животных. — В кн.: Изменчивость теплоустойчивости клеток в онто- и филогенезе. Л., 1967, с. 242—249.
- Кучеренко А. П.* Селекция 2-го и 3-го поколений украинского (нивчанского) чешуйчатого карпа и его рыбоводно-биологическая характеристика: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1978, 18 с.
- Кучеренко А. П.* Оценка плодовитости и спермы украинского чешуйчатого нивчанского карпа. — В кн.: Материалы Всесоюз. науч. конф. по направлению и интенсификации рыбоводства во внутренних водоемах Северного Кавказа. М., 1979, с. 126—128.
- Леманова Н. А.* Сравнительный и экспериментальный анализ межвидовых гибридов в роде *Coregonus*. — В кн.: Отдаленная гибридизация растений и животных. М., 1960, с. 511—519.
- Леманова Н. А.* Изучение диагностических признаков, биологии и гаметогенеза реципрокных гибридов *Coregonus albula* × *C. lavaretus ludoga*: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1965, 18 с.
- Лиманский В. В.* Анализ внутривидовой дифференциации некоторых рыб Черного и Азовского морей при помощи реакции преципитации. — В кн.: Тр. Азовско-Черноморского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Ростов н/Д, 1964, т. 22, с. 31—37.
- Лиманский В. В.* Обнаружение различий в эритроцитарных антигенах «крупной» и «мелкой» форм черноморской ставриды при помощи реакций гетероагглютинации с нормальной человеческой сывороткой. — Вопр. ихтиологии, 1965, т. 5, № 4, с. 695—697.
- Лиманский В. В.* Изучение сывороточных агглютининов ставрид Черного моря и западного побережья Африки. — В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М., 1967, с. 308—310.
- Лиманский В. В.* Изучение эритроцитарных антигенов атлантических анчоусов западного побережья Африки. — Вопр. ихтиологии, 1969, т. 9 № 2, с. 366—369.
- Лиманский В. В., Губанов Е. П.* Морфологический анализ различных групп азово-черноморских и атлантических анчоусов (*Engraulis encrasicolus*), различающихся антигенным составом крови. — Вопр. ихтиологии, 1968, т. 8, № 5 (52), с. 799—806.
- Лиманский В. В., Паюсова А. Н.* Об иммуно-генетических отличиях элементарных популяций анчоуса. — Генетика, 1969, т. 5, № 6, с. 109—118.
- Лобченко В. В.* О целевом программировании селекционно-племенной работы с карпом в Молдавии. — В кн.: Эффективное использование водоемов Молдавии: Тез. докл. Респ. конф. Кишинев, 1982а, с. 6—7.
- Лобченко В. В.* Породные группы карпов в рыбоводстве Молдавии и перспективы их внедрения. — В кн.: Внедрение иттенсивных форм ведения рыбного хозяйства во внутренних водоемах УССР. Киев, 1982б, с. 142—143.
- Лобченко В. В., Клуз В. В., Рыгуцкий В. В.* Некоторые итоги селекционно-племенной работы с карпом Молдавии. — В кн.: Материалы Всесоюз. науч. конф. по направлению и интенсификации рыбоводства во внутренних водоемах Северного Кавказа. М., 1979, с. 135—136.
- Логвиненко Б. М., Полянская И. Б.* Генетический полиморфизм α-глицерофосфат-дегидрогеназы и фосфофлюкомутаза мышц *Macrurus rupestris*. — Биол. науки, 1981, № 7, с. 15—18.
- Локишина А. Б.* Сравнительный электрофоретический анализ некоторых белков сиговых рыб. — В кн.: Проблемы генетики и селекции рыб. Л., 1980, с. 46—57. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 153).
- Локишина А. Б.* Генетический анализ некоторых биохимических признаков у пеляди. — В кн.: Биология и селекция рыб. Л., 1981, с. 54—59. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 174).
- Локишина А. Б.* Генетические исследования белкового полиморфизма пеляди (*Coregonus peled* Gmelin) и некоторых сигов рода *Coregonus*: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1983, 16 с.
- Локишина А. Б., Андришова М. А.* Методы и результаты отбора при селекции пеляди. 2. Изменение генетической структуры стада при отборе. — В кн.: Биология и селекция рыб. Л., 1981, с. 71—80. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 174).

- Лукияненко В. В., Лукьяненко В. И. О полиморфизме и мономорфизме гемоглобина двух популяций сибирского осетра. — ДАН СССР, 1984, т. 278, № 5, с. 1254—1257.
- Лукияненко В. И. Иммунобиология рыб. М., 1971. 360 с.
- Лукияненко В. И., Гераскин П. П. Динамика формирования фракционного состава гемоглобина в раннем онтогенезе русского осетра (*Acipenser guldénstädti* Brandt). — ДАН СССР, 1971, т. 198, № 5, с. 1242—1244.
- Лукияненко В. И., Попов А. В. Белковый состав сыворотки крови двух аллопатрических популяций сибирского осетра *Acipenser baeri* Br. — ДАН СССР, 1969, т. 186, № 1, с. 233—235.
- Лукияненко В. И., Сркачева Г. А. Особенности иммунологической реактивности четырех генотипов карпа. — В кн.: Материалы 6-го Всесоюз. совещ. по болезням рыб. М., 1975, с. 62—76.
- Лукияненко В. И., Попов А. В., Мишин Е. А. Гетерогенность и полиморфизм альбуминов сыворотки у рыб. — ДАН СССР, 1971, т. 201, № 3, с. 737—740.
- Лукияненко В. И., Карагаева Б. Б., Терентьев А. А. Иммуногенетическая специфичность сезонных рас русского осетра. — ДАН СССР, 1973, т. 213, № 2, с. 458—461.
- Лукияненко В. И., Попов А. В., Мишин Е. А., Суриаль А. И. Внутривидовая изменчивость фракционного состава сывороточных белков северного *Acipenser stellatus*. — Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1975, т. 11, № 2, с. 191—193.
- Лукияненко В. И., Гераскин П. П., Баль Н. В. Экологические особенности гемоглобинограмм трех видов осетровых. — Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1978, т. 14, № 4, с. 347—350.
- Лучник А. Н. Спонтанный мутационный процесс и скорость эволюции. — В кн.: Итоги науки и техники: Общая генетика. М., 1978, т. 3, с. 38—73.
- Майорова А. А., Чугунова Н. И. Биология, распределение и оценка запасов черноморской хамсы. — В кн.: Тр. Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. М., 1964, т. 28, с. 5—33.
- Макеева А. П., Корешкова Н. П. Анализ гиногенетического потомства белого толстолобика *Hurophthalmichthys molitrix* по морфологии и биохимическим маркерам. — В кн.: Генетика и селекция прудовых рыб. М., 1982, с. 185—210. (Сб. науч. тр. ВНИИПРХ; Вып. 33).
- \*Макоедов А. Н. Каротины сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas) из водоемов северо-восточной Азии. — В кн.: Биология пресноводных животных Дальнего Востока. Владивосток, 1982, с. 84—86.
- Мантельман И. И. Цитологическое исследование некоторых растительноядных рыб и их гибридов. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1973, т. 85, с. 87—92.
- Мантельман И. И. Использование температурных «шоков» при проведении селекционной работы с пелядью. — Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1978, т. 130, с. 50—55.
- Мантельман И. И. Оценка различных стад пеляди по выживаемости эмбрионов. — В кн.: Проблемы генетики и селекции рыб. Л., 1980, с. 20—26. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 153).
- Мантельман И. И. Оценка производителей пеляди по жизнеспособности потомства. — В кн.: Генетика промысловых рыб и объектов аквакультуры. М., 1983, с. 93—98.
- Мантельман И. И., Кайданова Т. И. Применение химического способа инактивации спермиев при получении гиногенетических личинок пеляди. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1978, т. 130, с. 35—44.
- Манченко Г. П., Никифоров С. М. Низкий уровень генетической изменчивости незиматических белков у морских звезд. — Биология моря, 1979, № 4, с. 86—88.
- Маурер Г. Диск-электрофорез. М., 1971. 242 с.
- Мацак Е. А. Генетическая неоднородность нерки (*Oncorhynchus nerka*) оз. Курильского во время нерестового хода. — В кн.: Биологические проблемы Севера: Тез. 10-го Всесоюз. симпозиума. Магадан, 1983а, ч. 2, с. 194—195.
- Мацак Е. А. Генетическое строение популяций нерки озера Курильского (Кам-



- чатка). — В кн.: Морфология, структура популяций и проблема рационального использования лососевидных рыб: Тез. координац. совещ. Л., 1983б, с. 129.
- Медников Б. М. Применение методов геносистематики в построении системы хордовых. — В кн.: Молекулярные основы геносистематики. М., 1980, с. 203—215.
- Медников Б. М., Ахундов А. Систематика рода *Salmo* в свете данных по молекулярной гибридизации ДНК. — ДАН СССР, 1975, т. 222, № 3, с. 744—746.
- Медников Б. М., Максимов В. А. Генетическая дивергенция гольцов (*Salvelinus*) Чукотского полуострова и проблемы видообразования в этой группе. — В кн.: Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л., 1979, с. 45—48.
- Медников Б. М., Антонов А. С., Попов Л. С. Геносистематика и эволюция геномов рыб. — В кн.: Биохимическая генетика рыб. Л., 1973а, с. 37—42.
- Медников Б. М., Попов Л. С., Антонов А. С. Характеристика первичной структуры ДНК как критерий для конструирования естественной системы рыб. — Журн. общ. биологии, 1973б, т. 34, № 4, с. 516—529.
- Медников Б. М., Решетников Ю. С., Шубина Е. А. Изучение родственных связей сиговых рыб методом молекулярной гибридизации. — Зоол. журн., 1977, т. 56, № 3, с. 333—341.
- Мейен В. А. О причинах колебания размеров икринок костистых рыб. — ДАН СССР, 1940, т. 28, № 7, с. 654—656.
- Мильман Л. С., Юровицкий Ю. Г. Механизмы эзиматической регуляции углеводного обмена в раннем эмбриогенезе. М., 1973. 235 с.
- Мина М. В. О популяционной структуре рыб. Оценка некоторых гипотез. — Журн. общ. биологии, 1978, т. 39, № 3, с. 453—460.
- Митрофанов Ю. А. Особенности вюривидовой изменчивости хромосом у костных рыб. — Журн. общ. биологии, 1983, т. 44, № 5, с. 679—693.
- Московкин Л. И., Трувеллер К. А., Масленникова Н. А., Романова Н. И. Распределение типов трансферринов и картина эстераз у карпа (*Cyprinus carpio* L.). — В кн.: Биохимическая генетика рыб. Л., 1973, с. 120—128.
- Муске Г. А. Исследование генетической структуры популяций нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.). — В кн.: Биологические основы рыбоводства: проблемы генетики и селекции. Л., 1983, с. 186—194.
- Муске Г. А., Сколь-Энбертс А. Д. Кинетика лактатдегидрогеназной реакции у тихоокеанского лосося-нерки (*Oncorhynchus nerka*), гомо- и гетерозиготной по локусу ЛДГ-В1. — В кн.: Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб: Тез. координац. совещ. Л., 1983, с. 140—141.
- Натали В. Ф., Натали А. И. К вопросу о локализации генов в X- и Y-хромосомах у *Lebistes reticulatus*. — Журн. эксперим. биологии, 1931, т. 7, № 1, с. 41—70.
- Ней М. Генетические расстояния и молекулярная таксономия. — В кн.: Вопросы общей генетики. М., 1981, с. 7—18.
- Нейфах А. А. Действие ионизирующей радиации на половые клетки вьюна (*Misgurnus fossilis* L.). — ДАН СССР, 1956, т. 111, № 3, с. 585—588.
- Нейфах А. А., Абрамова Н. Б. Регуляция активности ферментов в развитии животных. — В кн.: Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л., 1979, с. 18—23.
- Нейфах А. А., Тимофеева М. Я. Молекулярная биология процессов развития. М., 1977. 312 с.
- Ненашев Г. А. Наследуемость некоторых морфологических (диагностических) признаков ропшинских карпов. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1966, т. 61, с. 125—135.
- Ненашев Г. А. Наследуемость некоторых селекционных признаков у карпа. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1969, т. 65, с. 185—195.
- Ненашев Г. А., Рыбаков Ф. Ю. Генетическое разнообразие трансферрина и его связь с хозяйственно ценными признаками белого и пестрого толстолобиков. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1978, т. 130, с. 112—118.
- Нестеренко Н. В. Опыт гибридизации уральского рипуса с чудским сигом в прудовых условиях. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1957, т. 39, с. 41—59.

- Нефедов Г. Н. Сывороточные гаптоглобины морских окуней рода *Sebastes*. — Вестн. МГУ, 1969, № 1, с. 104—107.
- Нефедов Г. Н., Алферова Н. М., Герман С. М. Электрофоретическое исследование мышечных белков некоторых видов рыб семейств Merlucciidae и Carangidae. — В кн.: Биохимическая генетика рыб. Л., 1973, с. 201—207.
- Нефедов Г. Н., Трувеллер К. А., Алферова Н. М., Чуксин Ю. В. Изменчивость электрофоретического спектра мышечных эстераз у макрurusа. — Биология моря, 1976, № 4, с. 62—65.
- Нефедов Г. Н., Алферова Н. М., Чуксин Ю. В. Полиморфизм мышечных эстераз у ставриды северо-восточной Атлантики. — Биология моря, 1978, № 2, с. 64—74.
- Никольский Г. В. Частная ихтиология. М., 1950. 436 с.
- Никольский Г. В. Об участии генетиков в разработке рыбохозяйственных проблем. — Вестн. МГУ, 1966, № 6, с. 3—17.
- Никольский Г. В. О взаимосвязи изменчивости признаков, энергетики и кариотипа у рыб. — Журн. общ. биологии, 1973, т. 34, № 4, с. 503—515.
- Никольский Г. В., Васильев В. П. О некоторых закономерностях в распределении числа хромосом у рыб. — Вопр. ихтиологии, 1973, т. 13, № 1(78), с. 3—22.
- Николюкин Н. И. Межвидовая гибридизация рыб. Саратов, 1952. 310 с.
- Николюкин Н. И. Отдаленная гибридизация осетровых и костистых рыб. М., 1972. 335 с.
- Никоро З. С. Статистические методы в теории селекции. — В кн.: Моделирование биологических систем. Новосибирск, 1976, вып. 1, с. 1—78.
- Никоро З. С., Васильева Л. А. Об ошибках при использовании селекционно-генетических параметров в неравновесных популяциях. — В кн.: Математические модели генетических систем. Новосибирск, 1976, с. 69—111.
- Никоро З. С., Рокцицкий П. Ф. Применение и способы определения коэффициента наследуемости. — Генетика, 1972, т. 8, № 2, с. 170—178.
- Новосельская А. Ю. Генетическая дифференциация локального стада нерки *Oncorhynchus nerka* Walb. озера Азабачьего (Камчатка): Автореф. дис. ... канд. биол. наук, М., 1983. 19 с.
- Новосельская А. Ю., Новосельский Ю. И., Алтухов Ю. П. Физико-химические характеристики нерестилищ и наследственная гетерогенность стада нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) оз. Азабачьего. — Генетика, 1982, т. 18, № 6, с. 1004—1012.
- Омельченко В. Т. Видоспецифичность и внутривидовая константность электрофоретических гемоглобинов у некоторых рыб Дальнего Востока. — В кн.: Биохимическая генетика рыб. Л., 1973, с. 67—71.
- Омельченко В. Т. Применение электрофоретических белков в систематике видов рода *Salvelinus*. — Биология моря, 1975а, № 4, с. 76—79.
- Омельченко В. Т. Электрофоретическое исследование белков рыб в связи с проблемой идентификации видов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1975б. 18 с.
- Омельченко В. Т. О полиморфизме гемоглобинов минтая. — Биология моря, 1975в, № 5, с. 72—73.
- Омельченко В. Т., Волоховская Л. Т., Викторовский Р. М. О сходстве электрофоретических гемоглобинов некоторых лососевых. — В кн.: Науч. сообщ. Ин-та биологии моря. Владивосток, 1971, вып. 2, с. 176—177.
- Осинов А. Г. О генетическом сходстве севанской форели *Salmo ischchan* Kessler и беломорской кумжи *Salmo trutta* L. — В кн.: Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб. Л., 1983, с. 150—152.
- Осинов А. Г., Васильева Е. Д., Васильев В. П. Гибридное происхождение однополной триплоидной формы рода *Cobitis* (Cobitidae, Pisces). — ДАН СССР, 1983, т. 272, № 3, с. 716—718.
- Остерман Л. А. Методы исследования белков и нуклеиновых кислот: Электрофорез и ультрацентрифугирование. М., 1981. 286 с.
- Паавер Т. К. О полиморфизме миогенов и некоторых ферментов у карпа (*Cyprinus carpio* L.). — В кн.: Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л., 1979, с. 162—166.
- Паавер Т. К. Генетический полиморфизм белков ропшинского карпа. — В кн.:

- Проблемы генетики и селекции рыб. Л., 1980, с. 81—93. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 153).
- Паавер Т. Биохимическая генетика карпа *Cyprinus carpio* L. Таллин, 1983а. 122 с.
- Паавер Т. К. Генетический полиморфизм белков амурского сазана. — В кн.: Биологические основы рыбоводства: проблемы генетики и селекции. Л., 1983б, с. 180—186.
- Паавер Т., Таммерт М. Об электрофоретическом исследовании тканевых белков некоторых пресноводных рыб Эстонии. — В кн.: Сб. студ. науч. тр. Тарту, 1975, с. 17—22.
- Пак И. В., Цой Р. М. Предварительная оценка генетической структуры восточно-казахстанского стада карпов (*Cyprinus carpio*) по некоторым белковым системам сыворотки крови и белых скелетных мышц. — В кн.: Генетика и селекция прудовых рыб. М., 1982, с. 91—103. (Сб. науч. тр. ВНИИПРХ; Вып. 33).
- Пашкова И. М., Амосова И. С., Схолль Е. Д., Чернокожева И. С. Изменение реакции популяции выюнов на термальный отбор при краткосрочной акклимации животных. — Журн. общ. биологии, 1983, т. 42, № 4, с. 557—561.
- Паусова А. Н. Сравнение электрофоретических спектров гемоглобина и сывороточной эстеразы двух видов иссык-кульских ельцов (*Leuciscus schmidti* и *L. bergii*). — В кн.: Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л., 1979, с. 120—124.
- Паусова А. Н., Корешкова Н. Д. Цитофизиологический и электрофоретический анализ дифференциации рыбаца *Vimba vimba* (L.) из бассейна реки Нямунас (Неман). — В кн.: Биохимическая генетика рыб. Л., 1973, с. 178—182.
- Паусова А. Н., Корешкова Н. Д., Андреева А. П. Цитофизиологический и биохимический анализ рыбаца из разных районов ареала. — В кн.: Рыбец. Вильнюс, 1976, с. 109—146.
- Паусова А. Н., Целикова Т. Н., Акоев Н. Н. О дивергенции двух линий растительноядных рыб китайского и амурского происхождения по моно- и полиморфным белкам. — В кн.: Генетика, селекция, гибридизация рыб: Тез. 2-го Всесоюз. совещ. Ростов н/Д, 1981, с. 47—48.
- Плахинский Н. А. Наследуемость. Новосибирск, 1964. 312 с.
- Поликсенов Д. П. Создание высокопродуктивного и жизнеспособного племенного стада карпа в целях выведения новой породы его в Белоруссии. — В кн.: Вопросы рыбного хозяйства Белоруссии. Минск, 1962, с. 5—62.
- Поляковский В. И., Панковская А. А., Богданов Л. В. Биохимический полиморфизм серебряного караса, *Carassius auratus gibelio* Bl., обитающего в оз. Судобле (БССР). — В кн.: Биохимическая генетика рыб. Л., 1973, с. 161—166.
- Поляруш В. П. Гетерозис при внутривидовом скрещивании растительноядных рыб. — В кн.: Материалы Всесоюз. науч. конф. по направлению и интенсификации рыбоводства во внутренних водоемах Северного Кавказа. М., 1979, с. 176—177.
- Поляруш В. П. Внутривидовое скрещивание растительноядных рыб. — В кн.: Генетика промысловых рыб и объектов аквакультуры. М., 1983, с. 103—107.
- Поляруш В. П., Овечко В. Ю. Наследуемость и изменчивость некоторых селекционных признаков личинок карпа. — В кн.: Селекция прудовых рыб. М., 1979, с. 111—116.
- Пономаренко К. В. Рыбохозяйственная оценка различных групп карпа, выращенных в садках и на теплых водах. — В кн.: Разведение и селекция рыб в тепловодных хозяйствах. Л., 1980, с. 67—81. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 150).
- Попов Л. С., Антонов А. С., Медников Б. М., Белозерский А. Н. Естественная система рыб: результаты использования метода гибридизации ДНК. — ДАН СССР, 1973, т. 211, № 3, с. 737—739.
- Попов О. В. Применение гематологического анализа для характеристики племенных групп карпа. — В кн.: Генетика и селекция рыб. М., 1978, с. 188—198. (Сб. науч. тр. ВНИИПРХ; Вып. 20).
- Попова А. А. Изменчивость кишечника и плавательного пузыря у чешуйчатых, разбросанных, линейных и голых карпов. — В кн.: Сборник научно-исследовательских работ по прудовому рыбоводству. М., 1969, с. 149—152.
- Похиль Л. И. Эритроцитарные антигены карпа (*Cyprinus carpio* L.), белого амура (*Stenopharyngodon idella* Vall) и серебряного караса (*Carassius auratus*



- gibelio Bloch). — В кн.: Тр. Всесоюз. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. М., 1967, вып. 15, с. 278—283.
- Похиль Л. И. Межвидовые и внутривидовые различия по эритроцитарным антигенам у прудовых рыб. — В кн.: Генетика, селекция и гибридизация рыб. М., 1969, с. 114—117.
- \*Природина В. П. Кариотип новозеландской колючей акулы рода *Squalus* L. — В кн.: Морфология и систематика рыб. Л., 1978, с. 53—56.
- \*Природина В. П. Кариотипы трех видов нототениевых рыб. — Биология моря, 1984, № 3, с. 74—76.
- \*Природина В. П., Неелов А. В. Хромосомные наборы двух видов рыб рода *Notothenia* (Notothenidae) из Западной Антарктики. — В кн.: Морфологические основы систематики костистых рыб и их биология. Л., 1984, с. 32—37.
- Прокофьева А. А. Морфология хромосом некоторых рыб и амфибий. — Тр. Ин-та генетики, 1935, т. 10, с. 153—178.
- Пудовкин А. И. Использование аллозимных данных для оценки генетического сходства. — В кн.: Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л., 1979, с. 10—17.
- Рокицкий П. Ф. Введение в статистическую генетику. Минск, 1974. 447 с.
- Ролле Н. Н. Сравнительное исследование физиологического и биохимического полиморфизма у рыб в связи с рациональным использованием термальных вод: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1981. 21 с.
- Ролле Н. Н. К оценке тепловой выносливости рыб при использовании теплых вод энергетических объектов в рыбном хозяйстве. — В кн.: Рациональное использование природных ресурсов и охрана окружающей среды. Л., 1982, с. 58—62.
- Ромашов Д. Д., Белыева В. Н. К вопросу о цитологии радиационного гиногенеза и андрогенеза у вьюна (*Misgurnus fossilis* L.). — ДАН СССР, 1964, т. 157, № 4, с. 964—967.
- Ромашов Д. Д., Белыева В. Н. Анализ возникновения диплоидности под действием охлаждения при радиационном гиногенезе у вьюна. — Цитология, 1965а, т. 7, № 5, с. 607—615.
- Ромашов Д. Д., Белыева В. Н. Повышение выхода диплоидных гиногенетических личинок у вьюна (*Misgurnus fossilis* L.) применением температурных шоков. — Бюл. Москов. о-ва испытателей природы. Отд. биологии, 1965б, т. 60, № 5, с. 93—109.
- Ромашов Д. Д., Головинская К. А., Белыева В. Н., Бакулина Э. Д., Покровская Г. Л., Черкас Н. Б. О радиационном диплоидном гиногенезе у рыб. — Биофизика, 1960, т. 5, № 4, с. 461—468.
- Ромашов Д. Д., Белыева В. Н., Головинская К. А., Прокофьева-Бельговская А. А. Радиационное поражение рыб. — В кн.: Радиационная генетика. М., 1961, с. 247—266.
- Ромашов Д. Д., Николокин Н. И., Белыева В. Н., Тимофеева Н. А. О возможности получения диплоидного радиационного гиногенеза у осетровых рыб. — Радиобиология, 1963, т. 3, № 1, с. 104—110.
- \*Рухляк Р. Г. Сравнительный анализ кариотипов севанских форелей. — Цитология, 1982, т. 24, № 1, с. 66—77.
- Рухляк Р. Г., Аракелян Г. Л. Кариологическое обоснование гибридного происхождения севанских сегов (*Coregonus lavaretus*). — В кн.: Кариологическая изменчивость, мутагенез и гиногенез у рыб. Л., 1980, с. 34—42.
- Рябов И. Н. Гибридизация представителей различных подсемейств семейства Сургинае. — Вопр. ихтиологии, 1979, т. 19, № 6(119), с. 1025—1042.
- Рябова-Сачко Г. Д. Изозимы лактатдегидрогеназы и некоторые вопросы экологии и эволюции лососей родов *Oncorhynchus* и *Salvelinus*. — В кн.: Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л., 1977а, с. 61—65.
- Рябова-Сачко Г. Д. Генетика изоферментов лактатдегидрогеназы у тихоокеанских лососей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1977б. 18 с.
- Савостьянова Г. Г. Сравнение нескольких племенных групп радужной форели по их рыбохозяйственной ценности. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1971, т. 74, с. 87—103.
- Савостьянова Г. Г. Происхождение, разведение и селекция радужной форели

- в СССР и за рубежом. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1976, т. 117, с. 3—13.
- Салменкова Е. А.* Генетика изоферментов рыб. — Успехи соврем. биология, 1973, т. 75, № 2, с. 217—235.
- Салменкова Е. А., Волохонская Л. Г.* Биохимический полиморфизм в популяциях диплоидных и тетраплоидных видов рыб. — В кн.: Биохимическая генетика рыб. Л., 1973, с. 54—61.
- Салменкова Е. А., Омельченко В. Т.* Полиморфизм белков в популяциях диплоидных и тетраплоидных рыб. — Биология моря, 1978, № 4, с. 67—71.
- Салменкова Е. А., Омельченко В. Т.* Генетический полиморфизм 6-фосфоглюконат-дегидрогеназы у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*. — Биология моря, 1982, № 4, с. 55—58.
- Салменкова Е. А., Омельченко В. Т.* Генетический анализ некоторых полиморфных ферментных систем у горбуши. — В кн.: Генетика промысловых рыб и объектов аквакультуры. М., 1983, с. 8—15.
- Салменкова Е. А., Омельченко В. Т., Малинина Т. В., Афанасьев К. И., Алухов Ю. П.* Популяционно-генетические различия между смежными поколениями горбуши, размножающейся в реках азиатского побережья Северной Пацифики. — В кн.: Генетика и размножение морских животных. Владивосток, 1981, с. 95—104.
- Самохвалова Г. В.* Влияние рентгеновских лучей на рыб (лебестоцев, меченосцев и карасей). — Биол. журн., 1938, т. 7, № 5, с. 1023—1034.
- Сапрыкин В. Г.* К вопросу об использовании генетических маркеров в селекции уральского карпа. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1976, т. 107, с. 54—59.
- Сапрыкин В. Г.* Влияние отбора по темпу роста на распределение фенотипов и генных частот трансферринов у сеголетков уральского карпа. — В кн.: Проблемы генетики и селекции на Урале. Свердловск, 1977а, с. 173—174.
- Сапрыкин В. Г.* Трансферрины сыворотки крови карпов из озера Урефты Челябинской области. — В кн.: Основные рыбохозяйственные проблемы Урала. Л., 1977б, с. 119—123. (Тр. Перм. лаб. ГосНИОРХ; Вып. 1).
- Сапрыкин В. Г.* Жизнестойкость сеголетков карпа с разными типами трансферрина при зимовке в термальных водах Верхнетагильской ГРЭС. — В кн.: Основные рыбохозяйственные проблемы Урала. Л., 1977в, с. 130—135. (Тр. Перм. лаб. ГосНИОРХ; Вып. 1).
- Сапрыкин В. Г.* О наследственной природе полиморфизма карпов Урала по системе трансферрина. — В кн.: Рыбохозяйственные исследования водоемов Урала. Л., 1979, с. 79—84. (Сб. науч. тр. Перм. отд-ния ГосНИОРХ; Вып. 2).
- Сапрыкин В. Г.* Корреляция трансферринов с ростом карпов в различных условиях среды. — В кн.: Проблемы генетики и селекции рыб. Л., 1980, с. 100—104. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 153).
- Сапрыкин В. Г., Кашковский В. В.* Связь трансферринов сыворотки крови с зараженностью карпов *Dactylogyrus extensus* и *Ichthyophthirius multifiliis*. — В кн.: Рыбохозяйственные исследования водоемов Урала. Л., 1979, с. 85—87. (Сб. науч. тр. Перм. отд-ния ГосНИОРХ; Вып. 2).
- Сачко Г. Д.* О степени полиморфизма в локусах лактатдегидрогеназы у рыб. — В кн.: Науч. сообщ. Ин-та биологии моря. Владивосток, 1971, вып. 2, с. 190—195.
- Сачко Г. Д.* Генетика изоаллов лактатдегидрогеназы у тихоокеанских лососей. — В кн.: Биохимическая генетика рыб. Л., 1973, с. 155—160.
- Свинарчук Ф. П.* Полиморфизм по высокоподвижной группе белков (НМГ) у трех видов камбаловых. — Генетика, 1983, т. 19, № 7, с. 1186—1192.
- \* *Северин С. О.* Хромосомный набор европейского хариуса *Thymallus thymallus* (L.) — Вопр. ихтиологии, 1979, т. 19, № 2, с. 246—250.
- \* *Северин С. О., Зиновьев Е. А.* Карiotипы изолированных популяций *Thymallus arcticus* Pallas бассейна реки Оби. — Вопр. ихтиологии, 1982, т. 22, № 1, с. 27—35.
- Седов С. И., Кривасова С. Б.* Сравнительный анализ внутривидовой гетерогенности рыб Каспия по полиморфизму белков крови. — В кн.: Биохимическая генетика рыб. Л., 1973, с. 183—187.

- Седов С. И., Кривасова С. Б., Комарова Г. В.* Генетическая и эколого-физиологическая характеристика воблы Каспийского бассейна. — В кн.: Экологическая физиология рыб. Киев, 1976, ч. 2, с. 57—58.
- Серебрякова Е. В.* Некоторые данные о хромосомных комплексах осетровых рыб. — В кн.: Генетика, селекция и гибридизация рыб. М., 1969, с. 105—113.
- Серебрякова Е. В.* Хромосомные комплексы гибридов от скрещивания осетровых рыб с различными кариотипами. — В кн.: Отдаленная гибридизация растений и животных. М., 1970, с. 185—192.
- \**Серебрякова Е. В., Арефьев В. А., Васильев В. П., Соколов Л. И.* Изучение кариотипа белуги *Huso huso* (Acipenseridae, Chondrostei) в связи с ее систематическим положением. — В кн.: Генетика промысловых рыб и объектов аквакультуры. М., 1983, с. 63—69.
- Серов О. Л., Корочкин Л. И., Манченко Г. П.* Электрофоретические методы исследования изоферментов. — В кн.: Генетика изоферментов. М., 1977, с. 18—64.
- Слуцкий Е. С.* Изменчивость размеров овулировавшей икры белого амура. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1971а, т. 74, с. 128—139.
- Слуцкий Е. С.* Изменчивость икры и личинок сазана Цимлянского водохранилища. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1971б, т. 74, с. 62—86.
- Слуцкий Е. С.* Изменчивость белого амура *Stenopharyngodon idella* (Val.) в условиях искусственного воспроизведения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1971в. 18 с.
- Слуцкий Е. С.* Изменчивость ропшинского карпа по форме и количеству межмышечных костей. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1976, т. 107, с. 41—47.
- Слуцкий Е. С.* Фенотипическая изменчивость рыб (селекционный аспект). — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1978, т. 134, с. 3—132.
- Слянько В. И.* Полиморфизм изоферментов малатдегидрогеназы у тихоокеанских лососей. — В кн.: Научн. сообщ. Ин-та биологии моря. Владивосток, 1971а, вып. 2, с. 207—211.
- Слянько В. И.* Анализ частот генов изоферментов малатдегидрогеназы в популяциях кеты и горбуши рек Сахалина. — В кн.: Науч. сообщ. Ин-та биологии моря. Владивосток, 1971б, вып. 2, с. 212—214.
- Слянько В. И.* Множественные молекулярные формы малат- и лактатдегидрогеназы русского осетра (*Acipenser güldenstädti* Br.) и белуги (*Huso huso* L.). — ДАН СССР, 1976а, т. 228, № 2, с. 470—472.
- Слянько В. И.* Электрофоретический анализ изоферментов малатдегидрогеназы рыб сем. Salmonidae. — ДАН СССР, 1976б, т. 226, № 2, с. 448—451.
- Слянько В. И.* Биохимический полиморфизм в популяциях лососевых рыб и его связь с экологией двух видов рода *Oncorhynchus* — кеты (*O.keta*) и горбуши (*O.gorbuscha*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1978. 19 с.
- Слянько В. И., Казаков Р. В., Семенова С. К.* Изучение популяционно-генетической структуры атлантического лосося (*Salmo salar*) в связи с задачами его разведения. 1. Анализ частот генов изонитратдегидрогеназы, малькэнзима и малатдегидрогеназы у производителей невского лосося. — В кн.: Проблемы генетики и селекции рыб. Л., 1980, с. 71—81. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 153).
- Смишек Я.* Генетические исследования карпа в ЧССР. — В кн.: Генетика и селекция рыб. М., 1978, с. 140—147. (Сб. науч. тр. ВНИИПРХ; Вып. 20).
- Стойка Р. С.* Полиморфизм лактатдегидрогеназы и его проявление в онтогенезе вьюна *Misgurnus fossilis*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Львов, 1979. 22 с.
- Стойка Р. С.* Некоторые особенности изоферментных спектров глюкозофосфатизомеразы, лактатдегидрогеназы и фосфоглюкоматазы в онтогенезе вьюна *Misgurnus fossilis*. — Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1982, т. 18, № 2, с. 119—125.
- Струнников В. А.* Возникновение компенсационного комплекса генов — одна из причин гетерозиса. — Журн. общ. биологии, 1974, т. 35, № 5, с. 666—677.
- Талиев Д. Н.* Серологический анализ рас байкальского омуля [*Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi)]. — В кн.: Тр. Зоол. ин-та. Л., 1941, т. 6, № 4, с. 68—92.



- Талиев Д. Н. Серологический анализ некоторых диких и одомашненных форм сазана (*Cyprinus carpio* L.). — В кн.: Тр. Зоол. ин-та. Л., 1946, т. 8, № 1, с. 43—88.
- Таммерт М., Паавер Т. О полиморфизме сывороточных и мышечных белков у леща и сазана при электрофорезе на полиакриламидном геле. — В кн.: Продукционно-биологические особенности и условия обитания рыб в оз. Ясхан Туркменской ССР. Таллин, 1981, с. 141—150.
- Татарко К. И. Аномалии в строении жаберной крышки и плавников карпа. — Вopr. ихтиологии, 1961, т. 1, № 3(20), с. 412—420.
- Татарко К. И. Морфологические исследования аномальных брюшных плавников карпа. — Зоол. журн., 1963, т. 42, № 11, с. 1666—1678.
- Татарко К. И. Аномалии у карпа и их причинная зависимость. — Зоол. журн., 1966, т. 45, № 12, с. 1826—1834.
- Тимофеев А. В. Время проявления генов глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы у вьюна (*Misgurnus fossilis*). — В кн.: Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л., 1979, с. 24—29.
- Тимофеев А. В., Нейфах А. А. Распределение активности глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы в зародках вьюна в процессе развития. — Онтогенез, 1982, т. 13, № 5, с. 530—533.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Свирижев Ю. М. Адаптивный полиморфизм в популяциях *Adalia bipunctata*. — В кн.: Проблемы кибернетики. М., 1966, вып. 16, с. 137—146.
- Тихомирова Г. И. Тканевая специфичность и наследование глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы у карпа (*Cyprinus carpio*). — Генетика, 1983, т. 19, № 10, с. 1654—1659.
- Тихомирова Г. И. Изозимные спектры и наследование электрофоретических вариантов фосфоглюкомутазы у карпа (*Cyprinus carpio* L.). — Генетика, 1984а, т. 20, № 5, с. 821—825.
- Тихомирова Г. И. Множественные формы s-малатдегидрогеназы и их наследование у карпа (*Cyprinus carpio* L.). — Генетика, 1984б, т. 20, № 5, с. 817—820.
- Тихонов В. Н. Использование групп крови при селекции животных. М., 1967, 389 с.
- Томиленко В. Г. Создание структуры украинских пород карпа. — В кн.: Генетика, селекция, гибридизация рыб: Тез. докл. 2-го Всесоюз. совещ. Ростов н/Д, 1981, с. 20—22.
- Томиленко В. Г. Селекционно-племенная работа с карпами украинских пород. — В кн.: Внедрение интенсивных форм ведения рыбного хозяйства внутренних водоемов УССР. Киев, 1982, с. 4—5.
- Томиленко В. Г., Кучеренко А. П. Селекция третьего поколения украинского чешуйчатого нивчанского карпа. — В кн.: Рыбное хозяйство. Киев, 1975, вып. 20, с. 27—35.
- Томиленко В. Г., Шпак П. Н. Особенности роста карпа, связанные с отклонениями в развитии некоторых признаков. — В кн.: Рыбное хозяйство. Киев, 1979, вып. 28, с. 25—28.
- Томиленко В. Г., Алексеенко А. А., Кучеренко А. П. Явление гетерозиса при скрещивании самок ропшинского карпа с самцами украинских пород. — В кн.: Интенсификация рыбоводства на Украине: Материалы конф. Херсон, 1974, с. 76—79.
- Томиленко В. Г., Алексеенко А. А., Панченко С. М., Оленец Н. И., Дрок В. М. Зимостойкость различных гибридов карпа. — Рыб. хоз-во, 1977, № 2, с. 17—19.
- Томиленко В. Г., Панченко С. М., Желтов Ю. О. Разведение карпа. Київ, 1978, 104 с.
- Труссалер К. А. Дифференциация популяций сельди (*Clupea harengus*) Северного моря при помощи эритроцитарных антигенов и электрофоретических белковых спектров: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1978, 21 с.
- Труссалер К. А., Зенкин В. С. Распределение эритроцитарных антигенов у сельди *Clupea harengus harengus* в водах Северной Атлантики. 1. Выявление эритроцитарных антигенов. — Генетика, 1977а, т. 13, № 2, с. 238—248.
- Труссалер К. А., Зенкин В. С. Распределение эритроцитарных антигенов у сельди *Clupea harengus harengus* в водах Северной Атлантики. 2. Дифференциация

- по встречаемости эритроцитарных антигенов. — Генетика, 19776, т. 13, № 2, с. 249—263.
- Трувеллер К. А., Нефедов Г. Н. Многоцелевой прибор для вертикального электрофореза в параллельных пластинах полиакриламидного геля. — В кн.: Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. М., 1974, № 9, с. 137—140.
- Трувеллер К. А., Алферова Н. М., Масленникова Н. А. Электрофоретические исследования белков сельдей *Clupea harengus* L. — В кн.: Биохимическая генетика рыб. Л., 1973а, с. 188—194.
- Трувеллер К. А., Масленникова Н. А., Московкин Л. И., Романова Н. И. Изменчивость электрофоретической картины миогенов у карпа и сазана (*Cyprinus carpio* L.). — В кн.: Биохимическая генетика рыб. Л., 1973б, с. 113—119.
- Трувеллер К. А., Московкин Л. И., Масленникова Н. А. Гибридологический анализ электрофоретических спектров эстераз карпа (*Cyprinus carpio* L.). — В кн.: Генетика и селекция карпа и других объектов рыбоводства. М., 1974, с. 3—9. (Тр. ВНИИПРХ; Т. 23).
- Тугуров Ю. А., Тугурова К. Ф., Омельченко В. Т., Герасименко Т. П. Применение методов реассоциации и молекулярной гибридизации для изучения структуры генома и степени гомологии нуклеиновых кислот у рыб. — В кн.: Популяционная биология и систематика лососевых. Владивосток, 1980, с. 96—103.
- Уотсон Дж. Молекулярная биология гена. М., 1978. 720 с.
- Ушakov Б. П., Виноградова А. И., Кусакина А. А. Цитофизиологический анализ внутривидовой дифференцировки омулей и харьусов озера Байкал. — Журн. общ. биологии, 1962, т. 23, № 1, с. 56—63.
- Хаджинов М. И. Гетерозис. — В кн.: Теоретические основы селекции растений. М.; Л., 1935, т. 1, с. 435—490.
- Цветкова Л. И. О некоторых особенностях жирового обмена у карпов четырех генотипов. — В кн.: Прудовое рыбоводство. М., 1969, с. 190—202. (Сб. и.и. работ ВНИИПРХ; Вып. 2).
- Цветкова Л. И. Сравнительные исследования сеголетков карпа четырех основных генотипов. I. Характеристика роста сеголетков различных генотипов карпа в условиях раздельного и совместного выращивания. — В кн.: Генетика и селекция карпа и других объектов рыбоводства. М., 1974, с. 36—41. (Тр. ВНИИПРХ; Т. 23).
- Цветненко Ю. Б. Характеристика белков крови осетровых рыб Азовского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1980. 24 с.
- \* Цицугина В. Г. О кариотипе морского ерша. — Цитология, 1969, т. 11, № 5, с. 626—631.
- \* Цицугина В. Г. Хромосомные наборы некоторых черноморских рыб. — В кн.: Вопросы рыбохозяйственного освоения и санитарно-биологического режима водоемов Украины. Киев, 1970, с. 75—76.
- Цой Р. М. Действие диметилсульфата и нитрозометилмочевины на развивающуюся икру радужной форели и пеляди. — Цитология, 1969а, т. 11, № 11, с. 1440—1448.
- Цой Р. М. Действие нитрозометилмочевины и диметилсульфата на сперми радужной форели и пеляди. — ДАН СССР, 1969б, т. 189, № 1, с. 411—414.
- Цой Р. М. Корреляция между некоторыми морфологическими и физиологическими признаками у ропшинского карпа. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1971а, т. 74, с. 39—44.
- Цой Р. М. Влияние диметилсульфата на частоту мутаций генов S и N у карпа (*Cyprinus carpio* L.). — ДАН СССР, 1971б, т. 197, № 3, с. 701—704.
- Цой Р. М. Химический гиногенез у радужной форели и пеляди. — Генетика, 1972, т. 8, № 2, с. 185—188.
- Цой Р. М. Проблемы искусственного мутагенеза в рыбоводстве. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1976, т. 107, с. 109—118.
- Цой Р. М. Искусственный мутагенез в практической селекции прудовых рыб. — В кн.: Повышение продуктивности прудовых рыб с помощью селекции и гибридизации. Сарваш (ВНР), 1978, с. 121—141.
- Цой Р. М. Химический мутагенез в селекции восточно-казахстанского карпа. — В кн.: Кариологическая изменчивость, мутагенез и гиногенез у рыб. Л., 1980, с. 55—62.

- Цой Р. М. Искусственный мутагенез и гиногенез в практической селекции карпа. — Генетика, 1981, т. 17, № 6, с. 1095—1102.
- Цой Р. М. Результаты практического использования в селекции карпа методов индуцированного мутагенеза и гиногенеза. — В кн.: Биологические основы рыбоводства: проблемы генетики и селекции. Л., 1983, с. 83—91.
- Цой Р. М., Голодов Ю. Ф., Меньшова А. И. Влияние химических мутагенов на изменчивость морфологических и физиологических признаков у карпа. — В кн.: Биохимическая генетика рыб. Л., 1973, с. 97—103.
- Цой Р. М., Меньшова А. И., Голодов Ю. Ф. Специфичность химических мутагенов при воздействии на спермии (*Cyprinus carpio* L.). — Генетика, 1974а, т. 10, № 2, с. 68—72.
- Цой Р. М., Меньшова А. И., Голодов Ю. Ф. Частота спонтанных и индуцированных мутаций генов чешуи у карпа. — Генетика, 1974б, т. 10, № 11, с. 60—62.
- Чан Май-Тхуен. Изменчивость некоторых физиологических признаков у карпа различного генотипа. — В кн.: Генетика, селекция и гибридизация рыб. М., 1969, с. 117—123.
- Чан Май-Тхуен. Опыт определения реализованной наследуемости веса у тилапии (*Tilapia mossambica* Peters). — Генетика, 1971, т. 7, № 12, с. 53—59.
- Черненко Е. В. Кариотипы карликовой и проходной красной [*Oncorhynchus nerka* (Walb.)] из Дальнего озера (Камчатка). — Вопр. ихтиологии, 1968, т. 8, № 5 (52), с. 834—846.
- \*Черненко Е. В. О хромосомном наборе нерки. — В кн.: Науч. сообщ. Ин-та биологии моря. Владивосток, 1971, вып. 2, с. 228—231.
- Черненко Е. В. Дифференциация стада жилой нерки (*Oncorhynchus nerka* Kennerly) оз. Кроноцкого. — В кн.: Лососевидные рыбы. Л., 1976а, с. 119.
- Черненко Е. В. Геномные мутации у эмбрионов проходной и пресноводной карликовой нерки оз. Дальнее (Камчатка). — Вопр. ихтиологии, 1976б, т. 16, № 3 (98), с. 416—423.
- Черненко Е. В. Изменчивость кариотипа красной (*Oncorhynchus nerka*) оз. Дальнего: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1977, 22 с.
- Черненко Е. В. Хромосомный полиморфизм у нерки *Oncorhynchus nerka*. — В кн.: Кариологическая изменчивость, мутагенез и гиногенез у рыб. Л., 1980, с. 24—28.
- Черненко Е. В. Индукция триплоидии у тихоокеанских лососей. — В кн.: Генетика, селекция, гибридизация рыб: Тез. докл. 2-го Всесоюз. совещ. Ростов н/Д, 1981, с. 74—75.
- \*Черненко Е. В., Викторский Р. М. Хромосомные наборы сими, кунджи и южной мальмы. — В кн.: Науч. сообщ. Ин-та биологии моря. Владивосток, 1971, вып. 2, с. 232—235.
- Черненко Е. В., Куренков С. И., Рябова Г. Д. Дифференциация стада жилой нерки *Oncorhynchus nerka* озера Кроноцкого. — В кн.: Популяционная биология и систематика лососевых. Владивосток, 1980, с. 11—15.
- Чернышев В. А. О результатах молекулярной гибридизации ДНК у байкальских бычков из семейств Cottidae и Comephoridae. — ДАН СССР, 1980, т. 252, № 4, с. 1012—1014.
- Черфас Н. Б. Естественная триплоидия у самок однополых формы серебряного караса (*Sarassius auratus gibelio* V.). — Генетика, 1966а, т. 2, № 5, с. 16—24.
- Черфас Н. Б. Анализ мейоза у однополых и двуполых форм серебряного караса. — В кн.: Тр. Всесоюз. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. М., 1966б, т. 14, с. 63—82.
- Черфас Н. Б. Исследования по диплоидному радиационному гиногенезу у карпа. 1. Опыты массового получения диплоидного гиногенетического потомства. — Генетика, 1975, т. 11, № 7, с. 78—86.
- Черфас Н. Б. Исследования по диплоидному радиационному гиногенезу у карпа. 2. Расщепление по некоторым морфологическим признакам в гиногенетических потомствах. — Генетика, 1977, т. 13, № 5, с. 811—820.
- Черфас Н. Б. Индуцированный гиногенез у карпа и основные направления его использования в селекционных и генетических работах. — В кн.: Генетика и селекция рыб. М., 1978, с. 149—173. (Сб. науч. тр. ВНИИПРХ; Вып. 20).
- Черфас Н. Б. О состоянии половых желез у гиногенетических и возвратных гибридов серебряного караса с карпом. — В кн.: Генетика и селекция рыб. М., 1980, с. 84—96. (Сб. науч. тр. ВНИИПРХ; Вып. 28).



- Черфас Н. Б., Емельянова О. В. О рыбохозяйственных качествах гибридов серебряного караса с карпом. — Рыб. хоз-во, 1984, № 12, с. 36—39.
- Черфас Н. Б., Илясова В. А. Некоторые итоги исследований по диплоидному радиационному гиногенезу у карпа (*Cyprinus carpio*). — В кн.: Кариологическая изменчивость, мутагенез и гиногенез у рыб. Л., 1980а, с. 74—81.
- Черфас Н. Б., Илясова В. А. Индуцированный гиногенез у гибридов серебряного караса и карпа. — Генетика, 1980б, т. 16, № 7, с. 1260—1269.
- Черфас Н. Б., Трувеллер К. А. Исследование по диплоидному радиационному гиногенезу у карпа. 3. Анализ гиногенетических потомств по биохимическим маркерам. — Генетика, 1978, т. 14, № 4, с. 599—604.
- Черфас Н. Б., Цой Р. М. Новые генетические методы в селекции рыб. М., 1984, 110 с.
- Черфас Н. Б., Шарт Л. А. О триплоидии в молдавских популяциях серебряного караса. — В кн.: Прудовое рыбоводство. М., 1970, с. 276—283. (Сб. н.-и. работ ВНИИПРХ; Вып. 5).
- Черфас Н. Б., Гомельский Б. И., Емельянова О. В., Рекубретский А. В. Триплоидия у возвратных гибридов серебряного караса с карпом. — Генетика, 1981, т. 17, № 6, с. 1136—1139.
- Чжан Динь-Чжонг. Материалы по внутривидовой изменчивости, биологии и распространению карпов Северного Вьетнама (ДРВ). — Генетика, 1967, т. 3, № 2, с. 48—60.
- Чихачев А. С. Контроль за генетической структурой популяций и гибридизацией ценных пород рыб при искусственном разведении. — В кн.: Биологические основы рыбоводства; проблемы генетики и селекции. Л., 1983, с. 91—102.
- Чихачев А. С., Цветненко Ю. Б. Исследование белков крови азовских осетровых при их искусственном воспроизводстве. — В кн.: Тр. Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. М., 1979а, т. 52, № 1, с. 87—182.
- Чихачев А. С., Цветненко Ю. Б. Полиморфизм альбумина и трансферрина в азовской популяции севрюги (*Acipenser stellatus* L.). — В кн.: Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л., 1979б, с. 111—115.
- Чугаева А. И., Ветохина М. В. Результаты рыбохозяйственной оценки племенных отводок 4-го и 5-го селекционных поколений белорусского карпа. — В кн.: Генетика и селекция прудовых рыб. М., 1982, с. 33—42. (Сб. науч. тр. ВНИИПРХ; Вып. 33).
- Чугаева А. И., Домбровский В. К., Филинович Е. И. Рыбоводно-биологическая характеристика белорусского карпа. — В кн.: Материалы Всесоюз. совещ. по организации селекционно-племенной работы и улучшению содержания маточных стад в рыбхозах страны. М., 1975а, с. 44—56.
- Чугаева А. И., Домбровский В. К., Гузюк С. Н., Лазовский А. А. Полиморфизм изобелинского карпа по некоторым белковым системам. — В кн.: Основы биопродуктивности внутренних вод Прибалтики. Вильнюс, 1975б, с. 311—313.
- Шарт Л. А., Илясов Ю. И. О типах трансферринов и эстераз у производителей карпа (*Cyprinus carpio* L.), селекционируемых на устойчивость к краснухе. — В кн.: Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л., 1979, с. 147—151.
- Шаскольский Д. В. О родственном разведении карпа в промышленных прудовых рыбхозах. — В кн.: Тр. Всесоюз. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. М., 1954, т. 7, с. 22—33.
- Шевцова Е. Е., Чуксин В. С. Промышленное выращивание лосося на морских фермах за рубежом. — В кн.: Морское рыбоводство. М., 1979, с. 36—41.
- Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методы изучения роста. — В кн.: Рост животных. М.; Л., 1935, с. 8—60.
- Шmidt П. Ю. Наследственность и происхождение пород золотой рыбки. — Природа, 1935, т. 24, № 5, с. 29—34.
- Шуляк Т. С. Випадки атипичної будови кишечника у коропа. — Допов. (Докл.) АН УССР, 1961, № 3, с. 384—386.
- Шегалова Н. В., Илясов Ю. И. К вопросу об эстеразах у карпа. — В кн.: Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л., 1979, с. 151—154.
- Шербеник Ю. И. Связь полиморфных систем эстераз и трансферринов с хозяйственно важными признаками карпа. — В кн.: Биохимическая генетика рыб. Л., 1973, с. 129—137.

- Щербенок Ю. И.* Гибридологический анализ наследования эстераз и трансферринов сыворотки крови ропшинского карпа. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1976, т. 107, с. 48—53.
- Щербенок Ю. И.* Отбор на устойчивость к дефициту кислорода личинок карпа с разными генотипами трансферринов и эстераз. — В кн.: Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1978, т. 130, с. 107—111.
- Щербенок Ю. И.* Естественный отбор по трансферриновому и эстеразному локусам ропшинского карпа в период зимовки. — В кн.: Проблемы генетики и селекции рыб. Л., 1980а, с. 94—99. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 153).
- Щербенок Ю. И.* Анализ биохимического полиморфизма отводок местного и немецкого карпа в Черепетском тепловодном хозяйстве. — В кн.: Разведение и селекция рыб в тепловодных хозяйствах. Л., 1980б, с. 58—65. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 150).
- Щербенок Ю. И., Михель А. Е., Криштофович Е. Н., Верхоланцева А. Г.* Рыбоводно-биологическая характеристика радужной форели в связи с разными сроками созревания самок в нерестовом сезоне. — В кн.: Генетика и селекция прудовых рыб. М., 1982, с. 147—157. (Сб. науч. тр. ВНИИПРХ; Вып. 33).
- Щербина М. А., Цветкова Л. И.* Сравнительные исследования сеголетков карпа четырех генотипов. 3. Эффективность использования питательных веществ и энергии кормовой смеси. — В кн.: Тр. Всесоюз. НИИ пруд. рыб. хоз-ва. М., 1974, вып. 23, с. 42—47.
- Эфроимсон В. П.* Введение в медицинскую генетику. М., 1968. 391 с.
- Эфроимсон В. П.* Иммуногенетика. М., 1971. 333 с.
- Яковлева В. И.* Изоферменты. — В кн.: Успехи биологической химии. М., 1968, с. 55—94.

- \**Abe S.* Notes on the chromosomes of two species of fresh water cottoid fishes. — Cytol. Inform. Serv., 1972, vol. 13, p. 25—27.
- \**Abe S.* Karyotypes of 6 species of anabantoid fishes. — Cytol. Inform. Serv., 1975, vol. 19, p. 5—7.
- \**Abe S.* A cyto-taxonomical study in some freshwater cottoid fishes (Cottidae, Pisces). — Cytologia, 1976, vol. 41, N 2, p. 323—329.
- Abe S., Muramoto J.-I.* Differential staining of chromosomes of two salmonid species, *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) and *Salvelinus malma* (Walbaum). — Proc. Jap. Acad., 1974, vol. 50, N 7, p. 507—511.
- Abe T.* A partially albinistic specimen of *Limanda yokohamae* (Gunther). — Uo (Japan), 1972, vol. 14, p. 1—2.
- Abramoff P., Darnell R. M., Balsano J. S.* Electrophoretic demonstration of the hybrid of the gynogenetic teleost *Poecilia formosa*. — Amer. Natur., 1968, vol. 102, N 928, p. 555—558.
- Adhasadeh H., Ritter H.* Polyploidisierung in der Fischfamilie Cyprinidae Ordnung Cypriniformes. Duplikation der Loci für Nad-abhängige Malatdehydrogenasen. — Humangenetik, 1971, Bd 11, N 2, S. 91—94.
- \**Ahmed M.* A chromosome study of two species of *Gobiosoma* from Venezuela (Gobiidae: Teleostei). — Bol. Inst. oceanogr. Univ. Oriente, 1974, vol. 13, N 1—2, p. 11—16.
- Ahuja M. R., Anders F.* A genetic concept of the origin of cancer, based in part upon studies of neoplasms in fishes. — In: Progress in experimental tumor research. Basel, 1976, vol. 20, p. 380—397.
- Ahuja M. R., Schwab M., Anders F.* Tissue-specific esterases in the xiphophorine fish *Platypoecilus maculatus*, *Xiphophorus helleri* and their hybrid. — Biochem. Genet., 1977, vol. 15, N 7—8, p. 601—610.
- Ahuja M. R., Lepper K., Anders F.* Sex chromosome aberrations involving loss and translocation of tumor-inducing loci in *Xiphophorus*. — Experientia, 1979, vol. 35, N 1, p. 28—30.
- Ahuja M. R., Schwab M., Anders F.* Linkage between a regulatory locus for melanoma cell differentiation and an esterase locus in *Xiphophorus*. — J. Hered., 1980, vol. 71, N 6, p. 403—407.
- Aida T.* On the inheritance of color in a fresh-water fish *Aplocheilichthys latipes* with special reference to the sex-linked inheritance. — Genetics (USA), 1921, vol. 6, N 3, p. 554—573.

- Aida T.* Further genetical studies of *Aplocheilichthys latipes*. — *Genetics (USA)*, 1930, vol. 15, N 1, p. 1—16.
- Aida T.* Sex reversal in *Aplocheilichthys latipes* and a new explanation of sex differentiation. — *Genetics (USA)*, 1936, vol. 21, N 1, p. 136—153.
- Aitken W. W.* Albinism in *Ictalurus punctatus*. — *Copeia*, 1937, N 1, p. 64.
- Ali M. Y., Lindsey C. C.* Heritable and temperature-induced meristic variation in the medaka *Oryzias latipes*. — *Can. J. Zool.*, 1974, vol. 52, N 8, p. 959—976.
- Allen S. K.* Flow cytometry: assaying experimental polyploid fish and shellfish. — *Aquaculture*, 1983, vol. 33, N 1—4, p. 317—328.
- Allen S. K., Stanley J. G.* Reproductive sterility in polyploid brook trout, *Salvelinus fontinalis*. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1978, vol. 107, N 3, p. 473—478.
- Allendorf F. W.* Rapid loss of duplicate gene expression by natural selection. — *Heredity*, 1979, vol. 43, N 2, p. 247—258.
- Allendorf F. W., Phelps S. R.* Loss of genetic variation in a hatchery stock of cutthroat trout. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1980, vol. 109, N 6, p. 537—546.
- Allendorf F. W., Thorgaard G. H.* Tetraploidy and the evolution of salmonid fishes. — In: *Evolutionary genetics of fishes*. New York; London, 1984, p. 1—53.
- Allendorf F., Utter F. M.* Gene duplication within the family Salmonidae: disomic inheritance of two loci reported to be tetrasomic in rainbow trout. — *Genetics (USA)*, 1973, vol. 74, N 4, p. 647—654.
- Allendorf F., Utter F. M.* Genetic variation of steelhead. — In: *Annual reports of the college of fisheries*. Seattle, 1975, p. 415—444.
- Allendorf F., Utter F. M.* Gene duplication in the family Salmonidae. Linkage between two duplicated loci coding for aspartate amino transferase in the cutthroat trout (*Salmo clarki*). — *Heredity*, 1976, vol. 82, N 1, p. 19—24.
- Allendorf F. W., Utter F. M.* Population genetics of fish. — In: *Fish physiology*. London; New York, 1979, vol. 8, p. 136—187.
- Allendorf F., Utter F. M., May B. P.* Gene duplication within the family Salmonidae. 2. Detection and determination of the genetic control of duplicate loci through inheritance studies and the examination of populations. — In: *Isozymes*. London; New York, 1975, vol. 4, p. 415—431.
- Allendorf F., Ryman N., Stennek A., Stahl G.* Genetic variation in Scandinavian brown trout (*Salmo trutta L.*): evidence of distinct sympatric populations. — *Heredity*, 1976, vol. 83, N 1, p. 73—82.
- Allendorf F. M., Mitchell N., Ryman N., Stahl G.* Isozyme loci in brown trout (*Salmo trutta L.*): detection and interpretation from population data. — *Heredity*, 1977, vol. 86, N 2, p. 179—190.
- \**Al-Sabti K.* Chromosomal studies by blood leukocyte culture technique on three salmonids from Yugoslavian waters. — *J. Fish Biol.*, 1985, vol. 26, N 1, p. 5—12.
- \**Alvarez M. C., Cano J., Thode G.* DNA content and chromosome complement of Chromis chromis (Pomacentridae, Perciformes). — *Caryologia*, 1980, vol. 33, N 2, p. 267—274.
- \**Alvarez M. C., Thode G., Cano J.* Somatic karyotypes of two Mediterranean teleost species: *Phycis phycis* (Gadidae) and *Epinephelus alexandrinus* (Serranidae). — *Cytobios*, 1983, vol. 38, N 150, p. 91—95.
- Amend D.* Prevention and control of viral diseases of salmonids. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1976, vol. 33, N 4, pt 2, p. 1056—1066.
- Anders A., Anders F.* Genetisch bedingte XX- und XY-♀♀ und YY-♂♂ beim wilden *Platyocellus maculatus* aus Mexiko. — *Ztschr. Vererbungslehre*, 1963, Bd 94, H. 1, S. 1—18.
- Anders A., Anders F.* Etiology of cancer as studied in the platyfish-swordtail system. — *Biochim. biophys. acta*, 1978, vol. 516, N 1, p. 61—95.
- Anders A., Anders F., Förster W., Klinke K., Rase S.* XX-, XY-, YY-Weibchen und XX-, XY-, YY-Männchen bei *Platyocellus maculatus* (Poeciliidae). — *Zool. Anz. (Suppl.)*, 1970, Bd 33, S. 333—339.
- Anders A., Anders F., Pursglove D. L.* X-ray induced mutations of the genetically determined melanoma system of xiphophorin fish. — *Experientia*, 1971, vol. 27, p. 931—932.
- Anders A., Anders F., Klinke K.* Regulation on gene expression in the Gordon-



- \*Arai R., Koike A. Chromosomes of labroid fishes from Japan. — Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo. Ser. A, 1980a, vol. 6, N 2, p. 119—135.
- \*Arai R., Koike A. A karyotype study on two species of freshwater fishes transplanted into Japan. — Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo. Ser. A, 1980b, vol. 6, N 4, p. 275—278.
- \*Arai R., Sawada Y. Chromosomes of Japanese gobioid fish. 1. 2. — Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 1974, vol. 17, N 2, p. 97—102; N 4, p. 269—274.
- \*Arai R., Sawada Y. Chromosomes of Japanese gobioid fish. 3. — Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo. Ser. A, 1975, vol. 1, N 4, p. 225—232.
- \*Arai R., Shiotsuki K. A. A chromosome study of three species of the tribe Salarini from Japan (Pisces, Blenniidae). — Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 1973, vol. 16, N 4, p. 581—584.
- \*Arai R., Shiotsuki K. Chromosomes of six species of Japanese blennioid fishes. — Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 1974, vol. 17, N 4, p. 261—268.
- \*Arai R., Katsuyama I., Sawada Y. Chromosomes of Japanese gobioid fishes. — Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 1974, vol. 17, N 4, p. 269—274.
- \*Arai R., Nagaiwa K., Sawada Y. Chromosomes of *Chanos chanos* (Gonorynchiformes, Chanidae). — Jap. J. Ichthyol., 1976, vol. 22, N 4, p. 241—242.
- Armbruster D. Hybridization of the chain pickerel and northern pike. — Progr. Fish-Cult., 1966, vol. 28, N 2, p. 76—78.
- Aspinwall N. Inheritance of alpha-glycerophosphate dehydrogenase in the pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.). — Genetics (USA), 1973, vol. 73, N 4, p. 639—643.
- Aspinwall N. Genetic analysis of duplicate malate dehydrogenase loci in the pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.). — Genetics (USA), 1974a, vol. 76, N 1, p. 65—72.
- Aspinwall N. Genetic analysis of North American populations of the pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*), possible evidence for the neutral mutation-random drift hypothesis. — Evolution, 1974b, vol. 28, N 2, p. 295—305.
- Atz J. W. Intersexuality in fishes. — In: Intersexuality in vertebrates including man. London; New York, 1964, p. 145—232.
- Aulstad D., Gjedrem T., Skjerve H. Genetic and environmental sources of variation in length and weight of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — J. Fish. Res. Board Can., 1972, vol. 29, N 3, p. 237—241.
- Austreng E., Rejstie T. Effect of varying dietary protein level in different families of rainbow trout. — Aquaculture, 1979, vol. 18, N 2, p. 145—156.
- Austreng E., Risa S., Edwards D. J., Hvidsten H. Carbohydrate in rainbow trout diets. 2. Influence of carbohydrate levels on chemical composition and feed utilization of fish from different families. — Aquaculture, 1977, vol. 11, N 1, p. 39—50.
- Awise J. Genetic differentiation during speciation. — In: Molecular evolution. Sunderland, 1976a, p. 106—122.
- Awise J. C. Genetics of plate morphology in an unusual population of threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). — Genet. Res., 1976b, vol. 27, N 1, p. 33—46.
- Awise J. C., Ayala F. J. Genetic differentiation in speciose versus depauperate phylads: evidence from the California minnows. — Evolution, 1976, vol. 30, N 1, p. 46—58.
- Awise J. C., Felley J. Populations structure of freshwater fishes. 1. Genetic variation of bluegill (*Lepomis macrochirus*) populations in man-made reservoirs. — Evolution, 1979, vol. 33, N 1, pt 1, p. 15—26.
- \*Awise J. C., Gold J. R. Chromosomal divergence and speciation in two families of North American fishes. — Evolution, 1977, vol. 31, N 1, p. 1—13.
- Awise J. C., Kitto G. B. Phosphoglucose isomerase gene duplication in the bony fishes: an evolutionary history. — Biochem. Genet., 1973, vol. 8, N 2, p. 113—132.
- Awise J. C., Selander R. K. Evolutionary genetics of cavedwelling fishes of the genus *Astyanax*. — Evolution, 1972, vol. 26, N 1, p. 1—19.
- Awise J. C., Smith M. H. Biochemical genetics of sunfish. 2. Genetic similarity between hybridizing species. — Amer. Natur., 1974, vol. 108, N 962, p. 458—472.
- Awise J. C., Smith J., Ayala F. Adaptive differentiation with little genic change

- between two native California minnows. — *Evolution*, 1975, vol. 29, N 3, p. 411—426.
- Avise J. C., Straney D. O., Smith M. H.* Biochemical genetics of sunfish. 4. Relationships of centrarchid genera. — *Copeia*, 1977, N 2, p. 250—258.
- Avitalion R. R., Hammerman J. S.* Sex determination in *Sarotherodon* (Tilapia). 1. Introduction to a theory of autosomal influence. — *Bamidgeh*, 1978, vol. 30, N 4, p. 110—115.
- Avitalion R. R., Duczyminer M., Wojdani A., Pruginin Y.* Determination of allogenic and xenogenic markers in the genus of *Tilapia*. 2. Identification of *Tilapia aurea*, *T. vulcani* and *T. nilotica* by electrophoretic analysis of their serum proteins. — *Aquaculture*, 1976, vol. 7, N 5, p. 255—265.
- Ayala F. J.* Genetic differentiation during the speciation process. — In: *Evolutionary biology*. New York; London, 1975, vol. 8, p. 1—78.
- Ayala F. J.* Molecular genetics and evolution. — In: *Molecular evolution*. Sunderland, 1976, p. 1—20.
- Ayala F. J., McDomald J. F.* Continuous variation: possible role of regulatory genes. — In: *Animal genetics and evolution*. The Hague, 1980, p. 1—15.
- Ayles G. B.* Relative importance of additive genetic and maternal sources of variation in early survival of young splake hybrids (*Salvelinus fontinalis* × *S. namaycush*). — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1974, vol. 31, N 9, p. 1499—1502.
- Ayles G. B.* Influence of the genotype and the environment on growth and survival of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in central Canadian aquaculture lakes. — *Aquaculture*, 1975, vol. 6, N 2, p. 181—188.
- Ayles G. B., Baker R. F.* Genetic differences in growth and survival between strains and hybrids of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) stocked in aquaculture lakes in the Canadian prairies. — *Aquaculture*, 1983, vol. 33, N 1—4, p. 269—280.
- Ayles G. B., Barnard D., Hendzei M.* Genetic differences in lipid and dry matter content between strains of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and their hybrids. — *Aquaculture*, 1979, vol. 18, N 3, p. 253—262.
- Åksiray F.* Genetical contribution to the systematical relationship of Anatolian cyprinodont fishes. — *Hydrobiology. Ser. B (Istanbul)*, 1952, vol. 1, p. 33—81.
- Bachmann K.* The nuclear DNA of *Polypterus palmas*. — *Copeia*, 1972, N 2, p. 363—365.
- Bachmann K., Goin C. B., Goin C. J.* Nuclear DNA amounts in vertebrates. — In: *Evolution of genetic systems*. Brookhaven, 1974, p. 419—450 (Brookhaven Symp. Biol.; Vol. 23).
- Bailey G. S., Lim S. T.* Gene duplication in salmonid fish: evolution of a lactate dehydrogenase with an altered functions. — In: *Isozymes*. New York; London, 1975, vol. 4, p. 401—414.
- Bailey G. S., Wilson A. C.* Homologies between isoenzymes of fishes and those of higher vertebrates. Evidence for multiple H<sub>4</sub> lactate dehydrogenases in trout. — *J. Biol. Chem.*, 1968, vol. 243, N 22, p. 5843—5853.
- Bailey G. S., Cocks G. T., Wilson A. C.* Gene duplication in fishes: malate dehydrogenases of salmon and trout. — *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 1969, vol. 34, N 5, p. 605—612.
- Bailey G. S., Wilson A. C., Halver J., Johnson C.* Multiple forms of supernatant malate dehydrogenase in salmonid fishes: Biochemical, immunological and genetic studies. — *J. Biol. Chem.*, 1970, vol. 245, N 22, p. 5927—5940.
- Bailey G. S., Poulter R. T. M., Stockwell P. A.* Gene duplication in tetraploid fish: model for gene silencing at unlinked duplicated loci. — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1978, vol. 75, N 11, p. 5575—5579.
- Baker-Cohen K. F.* Visceral and vascular transposition in fishes and a comparison with similar anomalies in man. — *Amer. J. Anat.*, 1961, vol. 109, N 1, p. 37—55.
- Bakoš J.* Production of carps, having a better productive capacity, by means of cross-breeding different regional breeds. — *Külön. Kiserl. Közlem.*, 1974, vol. 67B, p. 113—125.
- Bakoš J.* The present state and prospective results on carp selection. — In: *Increasing productivity of fishes by selection and hybridization*. Szarvas, 1978, p. 1—7.

- Bakoš J.* Crossbreeding Hungarian races of common carp to develop more productive hybrids. — In: *Advances in aquaculture*. Farnham, 1979, p. 635—642.
- Bakoš J.* Ergebnisse der Züchtungsforschung bei Karpfen in der Ungarischen Volksrepublik. — *Fortschr. Fischereiwiss.*, 1982, N 1, S. 99—102.
- Balsano J. S.* Systematic relations of fishes of the genus *Poecilia* in eastern Mexico based upon plasma protein electrophoresis. Ph. D. Thesis. — *Marq. Univ. Diss. Abst.*, 1969, vol. 29, N 9, p. 3533-B.
- Balsano J. S., Darnell R. M., Abramoff P.* Electrophoretic evidence of triploidy associated with populations of the gynogenetic teleost *Poecilia formosa*. — *Copeia*, 1972, N 2, p. 292—297.
- Bams R. A.* Survival and propensity for homing as affected by presence or absence of locally adapted paternal genes in two transplanted populations of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1976, vol. 33, N 12, p. 2716—2725.
- Barash D. P.* Behavioral individuality in the cichlid fish *Tilapia mossambica*. — *Behav. Biol.*, 1975, vol. 13, N 2, p. 197—202.
- Bardach J. E., Ryther J. H., McLarney W. O.* *Aquaculture; the farming and husbandry of fresh-water and marine organisms*. New York, 1972. 868 p.
- Barker C. J.* A method for the display of chromosomes of plaice, *Pleuronectes platessa*, and other marine fishes. — *Copeia*, 1972, N 2, p. 365—372.
- Barlow G. W.* Causes and significance of morphological variation in fishes. — *Syst. Zool.*, 1961, vol. 10, N 3, p. 105—117.
- Barlow G. W.* Competition between color morphs of the polychromatic Midas cichlid, *Cichlasoma citrinellum*. — *Science*, 1973, vol. 179, N 4075, p. 806—807.
- Baron J. C.* Preliminary studies on the blood of *Sardinella* from the West African coast. — In: *Proc. 12th Eur. Conf. Anim. Blood Groups Biochem. Polymorphism Budapest*, 1972, p. 593—595.
- Baron J. C.* Les esterase du serum de *Sardinella aurita* Val. Application a l'étude des populations. — *Oceanogr. Fr.*, 1973, vol. 11, N 4, p. 389—418.
- Barrett I., Tsujuki H.* Serum transferrin polymorphism in some scombroid fishes. — *Copeia*, 1967, N 3, p. 551—557.
- Barrett I., Williams A.* Soluble lens proteins of some scombroid fishes. — *Copeia*, 1967, N 2, p. 468—471.
- Basaglia F., Callegarini C.* Controllo delle frequenze alleliche a genotipiche nelle popolazioni Italiane di *Trachurus trachurus* (Suro) polimorfe per gli isoenzimi della lattico deidrogenasi (LDH). — *Rendiconti*, 1977, vol. 111B, p. 12—16.
- \**Bass R. A.* Chromosomal polymorphism in cardinals, *Cardinalis cardinalis*. — *Can. J. Genet. Cytol.*, 1979, vol. 21, N 4, p. 549—553.
- Beall H.* The West Virginia centennial golden trout. — *West. Vancouver Conserv. Mag.*, 1963, N 27, p. 20—22.
- \**Beamish R. J., Miller R. R.* Cytotaxonomic study of gila trout, *Salmo gilae*. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1977, vol. 34, N 7, p. 1041—1045.
- Beamish R. J., Tsuyuki H.* A biochemical and cytological study of the longnose sucker (*Catostomus catostomus*) and large and dwarf forms of the white sucker (*C. commersoni*). — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1971, vol. 28, N 11, p. 1745—1748.
- \**Beamish R. J., Uyeno T.* Karyotype of *Hiodon tergisus* and DNA values of *Hiodon tergisus* and *H. alosoides*. — *Cytol. Inform. Serv.*, 1978, vol. 24, p. 5—8.
- Beamish R. J., Merrilees M. J., Grossman E. J.* Karyotypes and DNA values for members of the suborder Exocoidei (Osteichthyes: Salmoniformes). — *Chromosoma*, 1971, vol. 34, N 3, p. 436—447.
- Beardmore J. A., Shami S. A.* Parental age, genetic variation and selection. — In: *Population genetics and ecology*. London; New York, 1976, p. 3—22.
- Beardmore J. A., Shami S. A.* Heterozygosity and the optimum phenotype under stabilizing selection. — *Aquilo. Ser. Zool.*, 1979, vol. 20, p. 100—110.
- Beardmore J. A., Ward R. D.* Polymorphism, selection, and multilocus heterozygosity in the plaice, *Pleuronectes platessa* L. — In: *Measuring selection in natural populations*. Berlin etc., 1977, p. 207—222.
- Beçak W., Beçak M. L., Ohno S.* Intraindividual chromosomal polymorphism in



- green sunfish (*Lepomis cyanellus*) as evidence of somatic segregation. — *Cytogenetics*, 1966, vol. 5, N 5, p. 313—320.
- Bergot P., Chevassus B., Blanc J.-M.* Determinisme genetique du nombre de caeca pyloriques chez la truite fario (*Salmo trutta* L.) et la truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri* Rich.). — *Ann. hydrobiol.*, 1976, vol. 7, N 2, p. 105—114.
- Bell M. A.* Evolution of phenotypic diversity in *Gasterosteus aculeatus* superspecies on the Pacific coast of North America. — *Syst. Zool.*, 1976, vol. 25, N 2, p. 211—226.
- Bell M. A.* Differentiation of adjacent stream populations of threespine sticklebacks. — *Evolution*, 1982a, vol. 36, N 1, p. 189—199.
- Bell M. A.* Melanism in a high elevation population of *Gasterosteus aculeatus*. — *Copeia*, 1982b, N 4, p. 829—835.
- Bell M. A.* Evolutionary phenetics and genetics. The threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* and related species. — In: *Evolutionary genetics of fishes*. New York, 1984, p. 431—528.
- Bell A., Richkind K. E.* Clinal variation of lateral plates in threespine stickleback fish. — *Amer. Natur.*, 1981, vol. 117, N 2, p. 113—132.
- Bellamy A. W.* Sex-linked inheritance in the teleost *Platyepocilus maculatus*. — *Anat. Rec.*, 1923, vol. 24, p. 419—420.
- Bellamy A. W.* Bionomic studies on certain teleosts (Poeciliinae). 2. Color pattern inheritance and sex in *Platyepocilus maculatus*. — *Genetics (USA)*, 1928, vol. 13, N 3, p. 226—232.
- Bellamy A. W.* Bionomic studies on certain teleosts (Poeciliinae). 3. Hereditary behavior of the color character gold. — *Genetics (USA)*, 1933a, vol. 18, N 6, p. 522—530.
- Bellamy A. W.* Bionomic studies on certain teleosts (Poeciliinae). 4. Crossing-over and non-disjunction in *Platyepocilus maculatus* Günth. — *Genetics (USA)*, 1933b, vol. 18, N 6, p. 531—534.
- Bellamy A. W.* Interspecific hybrids in *Platyepocilus*: one species ZZ—WZ, the other XY—XX. — *Proc. Nat. Sci. USA*, 1936, vol. 22, N 9, p. 531—536.
- Bender K., Ohno S.* Duplication of the autosomally inherited 6-phosphogluconate dehydrogenase gene locus in tetraploid species of cyprinid fish. — *Biochem. Genet.*, 1968, vol. 2, N 1, p. 101—107.
- Beneden R. J. van, Cashon R. E., Powers D. A.* Biochemical genetics of *Fundulus heteroclitus* (L.). 3. Inheritance of isocitrate dehydrogenase (IDH-A and IDH-B), 6-phosphogluconate dehydrogenase (6PGDH-A) and serum esterase (Est 5) polymorphisms. — *Biochem. Genet.*, 1981, vol. 19, N 7—8, p. 701—714.
- Benšej T. J., Sutterlin A. M.* Triploidy induced by heat shock and hydrostatic pressure in landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar*). — *Aquaculture*, 1984, vol. 36, N 4, p. 359—367.
- \**Berberović Lj., Sofradžija A.* Pregled podataka o hromosomskim garniturama slatkovodnih riba Jugoslavije. — *Ichthyologia (Beograd)*, 1972, vol. 4, N 1, p. 1—21.
- \**Berberović Lj., Curić M., Hadžiselimović R., Sofradžija A.* Hromosomska garnitura neretvanske mekausne *Salmothymus obtusirostris oxyrhynchus* (Steindachner). — *Acta biol. jugosl.*, 1970a, vol. F2, N 1, p. 55—63.
- Berberović Lj., Hadžiselimović R., Sofradžija A.* U poredni pregled osnovnih podataka hromosomskim garniturama vrsta *Chondrostoma phoxinus* Heckel i *Ch. kneri* Heckel. — *Ichthyologia*, 1970b, vol. 2, N 1, p. 25—30.
- \**Berberović Lj., Hadžiselimović R., Pavlović B.* Chromosome set of the species *Aulopige hügelii* Heckel. — *Bull. sci., Cons. Acad. sci. arts RSFY A*, 1973, vol. 18, N 1—3, p. 10—11.
- Berberović Lj., Sofradžija A., Obradović S.* Chromosome complement of *Ictalurus nebulosus* (Le Sueur), *Ictaluridae*, *Pisces*. — *Bull. sci. Cons. Acad. sci. arts RSFY A*, 1975, vol. 20, N 5—6, p. 149—150.
- Berg O., Gordon M.* Relationship of atypical pigment cell growth to gonadal development in hybrid fishes. — In: *Pigment cell growth*. London; New York, 1953, p. 43—72.
- Berndt W.* Vererbungsstudien an Goldfischrasen. — *Ztschr. Indukt. Abstammungs-Vererbungs.*, 1924, Bd 36, H. 3—4, S. 161—349.

- Bernstein F. Zusammenfassende Betrachtungen über die erblichen Blutstrukturen des Menschen. — Ztschr. Intukt. Abstammungs-Vererbungsl., 1925, Bd 37, H. 1, S. 237—270.
- Bernstein S. C., Throckmorton L. H., Hubby J. L. Still more genetic variability in natural populations. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1973, vol. 70, N 12, p. 3928—3931.
- \*Bertollo L. A. C., Takahashi C. S., Filho O. M. Cytotaxonomic considerations on *Hoplias lacerdae* (Pisces, Erythrinidae). — Rev. brasil. genet., 1978, vol. 1, N 2, p. 103—120.
- \*Bertollo L. A. C., Takahashi C. S., Filho O. M. Karyotypic studies of two allopatric populations of the genus *Hoplias* (Pisces, Erythrinidae). — Rev. brasil. genet., 1979, vol. 2, N 1, p. 17—37.
- \*Bertollo L. A. C., Takahashi C. S., Filho O. M. Multiple sex chromosomes in the genus *Hoplias* (Pisces: Erythrinidae). — Cytologia, 1983, vol. 48, N 1, p. 1—12.
- Beukema J. J. Angling experiments with carp (*Cyprinus carpio* L.) 1. Differences between wild, domesticated and hybrid strains. — Neth. J. Zool., 1969, vol. 19, N 4, p. 596—609.
- \*Black A., Howell W. M. A distinctive chromosomal race of the cyprinodontid fish, *Fundulus notatus*, from the upper Tombigbee River system of Alabama and Mississippi. — Copeia, 1978, N 2, p. 280—288.
- Black D. A., Howell W. M. The North American mosquitofish, *Cambusia affinis*, a unique case in sex chromosome evolution. — Copeia, 1979, N 3, p. 509—513.
- Blake B. Polymorphic forms of eye lens protein in the ray, *Raja clavata* (L.). — Comp. Biochem. Physiol., 1976, vol. 54B, N 4, p. 441—442.
- Blanc J. M., Toulorge J. F. Variabilité génétique de la performance de nage chez d'alevin de truite Fario (*Salmo trutta*). — Ann. génét. sélec. anim., 1981, vol. 13, N 2, p. 165—176.
- Blanc J. M., Chevassus B., Bergot P. Déterminisme génétique du nombre de caeca pyloriques chez la truite Fario (*Salmo trutta* L.) et la truite arc-en-ciel (*S. gairdneri* Rich.). 3. Effect du génotype et de la taille des oeufs sur la réalisation du caractère chez la truite Fario. — Ann. génét. sélec. anim., 1979, vol. 11, N 1, p. 93—103.
- Blanc J. M., Poisson H., Vibert R. Variabilité génétique de la ponctuation noire sur la truite Fario (*Salmo trutta* L.). — Ann. génét. sélec. anim., 1982, vol. 14, N 2, p. 225—236.
- Blouw D. M., Hagen D. W. Ecology of the fourspine stickleback *Apeltes quadracus*, with respect to a polymorphism for dorsal spine number. — Can. J. Zool., 1981, vol. 59, N 9, p. 1677—1692.
- Boffa G. A., Fine J. M., Drilhon A., Amouch T. Immunoglobulins and transferrin in marine lamprey sera. — Nature, 1967, vol. 214, N 5089, p. 700—702.
- Bogyo T. P., Becker W. A. Estimates of heritability from transformed percentage sib data with unequal subclass numbers. — Biometrics, 1965, vol. 21, p. 1001—1007.
- Bolaffi J. L., Booke H. E. Temperature effects on lactate dehydrogenase isozyme distribution in skeletal muscle of *Fundulus heteroclitus*. — Comp. Biochem. Physiol., 1974, vol. 48B, N 4, p. 557—564.
- Bondari K. Cage performance and quality comparisons of tilapia and divergently selected channel catfish. — Proc. Annu. Conf. South-east Assoc. Fish Wildl. Ag., 1980, vol. 34, p. 88—98.
- Bondari K. Response to bidirectional selection for body weight in channel catfish. — Aquaculture, 1983, vol. 33, N 1—4, p. 73—81.
- \*Booke H. E. Cytotaxonomic studies of the coregonine fishes of the Great Lakes, USA: DNA and karyotype analysis. — J. Fish. Res. Board Can., 1968, vol. 25, N 8, p. 1667—1687.
- \*Booke H. E. A cytotaxonomic study of the round white fishes, genus *Prosopium*. — Copeia, 1974, N 1, p. 115—119.
- \*Booke H. E. Cytotaxonomy of the salmonid fish *Stenodus leucichthys*. — J. Fish. Res. Board Can., 1975, vol. 32, N 2, p. 291—296.
- \*Boothroyd E. R. Chromosome studies on three Canadian populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. — Can. J. Genet. Cytol., 1959, vol. 1, N 2, p. 161—172.

- Borowsky R.* Melanomas in *Xiphophorus variatus* (Pisces: Poeciliidae) in the absence of hybridization. — *Experientia*, 1973, vol. 29, N 11, p. 1431—1433.
- Borowsky R.* Tailspots of *Xiphophorus* and the evolution of conspicuous polymorphism. — *Evolution*, 1981, vol. 35, N 2, p. 345—358.
- Borowsky R., Kallman K. D.* Patterns of mating in natural populations of *Xiphophorus* (Pisces, Poeciliidae). 1. *Xiphophorus maculatus* from Belize and Mexico. — *Evolution*, 1976, vol. 30, N 4, p. 693—706.
- Borowsky R., Khouri J.* Patterns of mating in natural populations of *Xiphophorus*. 2. *X. variatus* from Tamanlipas, Mexico. — *Copeia*, 1976, N 4, p. 727—734.
- Bouchard R. A.* Moderately repetitive DNA in evolution. — *Intern. Rev. Cytol.*, 1982, vol. 76, p. 113—193.
- Bouck G. R., Ball R. C.* Comparative electrophoretic patterns of lactate dehydrogenase in three species of trout. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1968, vol. 25, N 7, p. 1323—1331.
- Bowler B.* Factors influencing genetic control in lakeward migrations of cut-throat trout fry. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1975, vol. 104, N 3, p. 474—482.
- Braman J. C., Stalnaker C. B., Klar G. T., Farley T. M.* Hemoglobin polymorphism in adult cutthroat trout, *Salmo clarki*. — *J. Exp. Zool.*, 1980, vol. 211, N 2, p. 411—413.
- Brander K.* The relationship between vertebral number and water temperature in cod. — *J. Cons. intern. explor. mer.*, 1979, vol. 38, N 3, p. 286—292.
- Brannon F. L.* Genetic control of migrating behavior of salmon. — *Progr. Rep. Intern. Pacific Salmon Fish. Commis.*, 1967, N 16, p. 1—31.
- Braun J. L., Kincaid H.* Survival growth and catchability of rainbow trout of four strains. — *North Amer. J. Fish. Manag.*, 1982, vol. 2, N 1, p. 1—10.
- Braunitzer G.* Phylogenetic variation in the primary structure of hemoglobin. — *J. Cell. Physiol.*, 1966, vol. 67, suppl. 1, p. 1—19.
- Breider H.* Geschlechtsbestimmung und Differenzierung bei *Limia nigrofasciata*, *caudofasciata*, *vittata* und deren Artbastarden. — *Ztschr. Indukt. Abstammungs-Vererbungsl.*, 1935, Bd 68, N 2, S. 265—299.
- Breider H.* Eine Allelenserie von Genen verschiedener Arten. — *Ztschr. Indukt. Abstammungs-Vererbungsl.*, 1936, Bd 72, N 1, S. 80—87.
- Breider H.* Die genetischen, histologischen und zytologischen Grundlagen der Geschwülstbildung nach Kreuzung verschiedener Rassen und Arten lebendgebärenden Zahnkarpfen. — *Ztschr. Zellforsch. Microsk. Anat.*, 1938, Bd 28, H. 5, S. 784—828.
- Breider H.* ZW-Männchen und WW-Weibchen bei *Platyopocilus maculatus*. — *Biol. Zbl.*, 1942, Bd 62, H. 1, S. 187—195.
- Breider H.* Farbgene und Melanosarkomhäufigkeit (Ein Beitrag zur Physiologie der Color-Serie der Poeciliinae). — *Zool. Anz.*, 1956, Bd 156, H. 5—6, S. 129—140.
- Brett B. L. H., Turner B. J., Miller R. R.* Allozymic divergences among the shortfin mollies of the *Poecilia sphenops* species complex. — *Isoz. Bull.*, 1980, vol. 13, p. 104.
- Brewer C. J., Sing C. P.* An introduction to isozyme techniques. London; New York, 1970. 186 p.
- Bridges R. A., Freier E. F.* Genetic and conformational heterogeneity of lactate dehydrogenase enzymes. — *Tex. Repts Biol. Med.*, 1966, N 24 (Suppl.), p. 375—385.
- Bridges W. R., Limbach B. von.* Inheritance of albinism in rainbow trout. — *J. Hered.*, 1972, vol. 63, N 3, p. 152—153.
- Britten R.* DNA sequence organization and repeat sequences. — In: *Chromosomes today*. London, 1981, vol. 7, p. 9—23.
- Brody T., Moav R., Abramson Z. V., Hulata G., Wohlfarth G.* Application of electrophoretic genetic markers to fish breeding. 2. Genetic variation within maternal halfsibs in carp. — *Aquaculture*, 1976, vol. 9, N 4, p. 351—366.
- Brody T., Kirsh D., Patag G., Wohlfarth G., Hulata G., Moav R.* Biochemical genetic comparison of the Chinese and European races of the common carp. — *Anim. Blood Groups Biochem. Genet.*, 1979, vol. 10, N 3, p. 141—149.
- Bruhn F. S., Bowen J. T.* Selection of rainbow trout broodstock, 1968. — *Progr. Fish-Cult.*, 1973, vol. 35, N 2, p. 119.



- Buhler D. R., Shanks W. E. Multiple hemoglobins in fishes. — *Science*, 1959, vol. 129, N 3353, p. 899—900.
- Bulger A. J., Schultz R. J. Heterosis and interclonal variation in thermal tolerance in unisexual fishes. — *Evolution*, 1979, vol. 33, N 3, p. 848—859.
- Bulger G. J., Schultz R. J. Origin of thermal adaptation in northern vs southern populations of a unisexual fish. — *Evolution*, 1982, vol. 36, N 5, p. 1041—1050.
- \*Busack C. A., Thorgaard G. H. Karyotype of the Sacramento perch, *Archoplites interruptus*. — *Calif. Fish Game*, 1980, vol. 66, N 3, p. 189.
- Busak C. A., Halliburton R., Gall G. A. E. Electrophoretic variation and differentiation in four strains of domesticated rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — *Can. J. Genet. Cytol.*, 1979, vol. 21, N 1, p. 81—94.
- Busack C. A., Thorgaard G. H., Brannon M. P., Gall G. A. E. An electrophoretic, karyotypic and meristic characterization of the Eagle Lake trout, *Salmo gairdneri aquilarum*. — *Copeia*, 1980, N 3, p. 418—424.
- Buschkiel A. L. Teichwirtschaftliche Erfahrungen mit Karpfen in den Tropen. — *Ztschr. Fisch. Hilfswiss.*, 1933, Bd 31, H. 4, S. 619—644.
- Buschkiel A. L. Grenzen der Vererblichkeit von Karpfeneigenschaften. — *Ztschr. Fisch. Hilfswiss.*, 1938, Bd 36, H. 1, S. 1—22.
- Buth D. G. Alcohol dehydrogenase variability in *Hypentelium nigricans*. — *Biochem. Syst. Ecol.*, 1977a, vol. 5, N 1, p. 61—63.
- Buth D. G. Biochemical identification of *Moxostoma rhothoecum* and *M. hamiltoni*. — *Biochem. Syst. Ecol.*, 1977b, vol. 5, N 1, p. 57—60.
- Buth D. G. Creatine kinase variability in *Moxostoma macrolepidotum* (Cypriniformes, Catostomidae). — *Copeia*, 1979a, N 1, p. 152—154.
- Buth D. G. Genetic relationships among the torrent suckers, genus *Thoburnia*. — *Biochem. Syst. Ecol.*, 1979b, vol. 7, N 4, p. 311—316.
- Buth D. G. Biochemical systematics of the cyprinid genus *Notropis*. 1. The subgenus *Luxilus*. — *Biochem. Syst. Ecol.*, 1979c, vol. 7, N 1, p. 69—79.
- Buth D. G. Duplicate gene expression in tetraploid fishes of the tribe Moxoctomatini (Cypriniformes, Catostomidae). — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1979d, vol. 63B, N 1, p. 7—12.
- Buth D. G. Evolutionary genetics and systematic relationships in the catostomid genus *Hypentelium*. — *Copeia*, 1980, N 2, p. 280—290.
- Buth D. G., Burr B. M. Isozyme variability in the cyprinid genus *Campostoma*. — *Copeia*, 1978, N 2, p. 298—311.
- Buth D. G., Crabtree C. B. Genetic variability and population structure of *Catostomus santaanae* in the Santa Clara drainage. — *Copeia*, 1982, N 2, p. 439—444.
- Buth D. G., Mayden R. L. Taxonomic status and relationships among populations of *Notropis pilsbryi* and *N. zonatus* (Cypriniformes, Cyprinidae) as shown by the glucosephosphate isomerase, lactate dehydrogenase and phosphoglucotase enzyme systems. — *Copeia*, 1981, N 3, p. 583—589.
- Buth D. G., Rainboth W. J., Joswian G. R. Restriction of interlocus heteropolymer assembly in *Gyrinocheilus aymonieri* (Cypriniformes: Gyrinocheilidae). — *Isot. Bull.*, 1983, vol. 16, p. 55.
- Butler L. The potential use of selective breeding in the face of changing environment. — In: A symposium on introduction of exotic species. Montreal, 1968, p. 54—72.
- Bye V., Jones A. Sex control — a method for improving productivity in turbot farming. — *Fish Farm. Intern.*, 1981, vol. 8, N 3, p. 31—32.
- Cataprice J. R., Cushing J. E. A serological analysis of three populations of golden trout, *Salmo aguabonita* Jordan. — *Calif. Fish Game*, 1967, vol. 53, N 4, p. 273—281.
- Calhoun W. E., Shelton W. L. Sex ratios of progeny from mass spawnings of sex-reversed broodstock of *Tilapia nilotica*. — *Aquaculture*, 1983, vol. 33, N 1—4, p. 365—371.
- Callegarini C. Le emoglobine di alcune popolazioni di Ictaluridae (Teleostei) dell'Italia settentrionale. — *Rendiconti*, 1966, vol. 100, N 1, p. 31—35.
- Callegarini C., Cucchi C. Intraspecific polymorphism of hemoglobin in *Tinca tinca*. — *Biochem. biophys. acta*, 1968, vol. 160, N 2, p. 264—266.
- Callegarini C., Cucchi C. Polimorfismo intraspecifico delle emoglobine di *Cottus gobio* (Teleostei, Cottidae). — *Rendiconti*, 1969, vol. 103, N 11, p. 269—275.

- \**Calton M. S., Denton T. E.* Chromosomes of the chocolate gourami: a cytogenetic anomaly. — *Science*, 1974, vol. 185, N 4151, p. 618—619.
- \**Campos H. H.* Karyology of three galaxiid fishes, *Galaxias maculatus*, *G. platei* and *Brachigalaxias vullocki*. — *Copeia*, 1972, N 2, p. 368—370.
- \**Campos H. H., Hubbs Cl.* Cytomorphology of six species of gambusine fishes. — *Copeia*, 1971, N 3, p. 566—569.
- \**Campos H. H., Hubbs Cl.* Taxonomic implications of the karyotype of *Opsopoedus emiliae*. — *Copeia*, 1973, N 1, p. 161—163.
- Champion D. E.* Genetic structure of sea-run cutthroat trout (*Salmo clarki clarki*) populations in the Puget Sound region: Mag. Sci. Thesis. Seattle, 1980.
- \**Cano J., Thode G., Alvarez M. C.* Analisis cariológico de seis especies de esparidos del Mediterraneo. — *Genét. ibér.*, 1981, vol. 33, N 3—4, p. 181—188.
- \**Capanna E., Cataudella S.* The chromosomes of *Calamoichthys calabarius* (Pisces, Polypteriformes). — *Experientia*, 1973, vol. 29, N 4, p. 491—492.
- Carlin B.* Salmon tagging experiments. — In: *Laxforskinsinstitutet meddelande*. Stockholm, 1969, p. 2—4, 8—13.
- Carlson D. M., Ketter M. K., Fisher S. E., Whitt G. S.* Low genetic variability in paddlefish population. — *Copeia*, 1982, N 3, p. 721—725.
- Cashon R. E., Beneden R. J. van, Powers D. A.* Biochemical genetics of *Fundulus heteroclitus* (L.). 4. Spatial variation in gene frequencies of IDH-A, IDH-B, 6Pgdh-A, Est-S. — *Biochem. Genet.*, 1981, vol. 19, N 7—8, p. 715—728.
- Casselman J. M., Collins J. J., Grossman E. J., Ihssen P. E., Spanger G. R.* Lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) stocks of the Ontario waters of lake Huron. — *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1981, vol. 38, N 12, p. 1772—1789.
- \**Cataudella S., Capanna E.* Chromosome complement of three species of Mugilidae (Pisces, Perciformes). — *Experientia*, 1973, vol. 29, N 4, p. 489—490.
- \**Cataudella S., Civitelli M. V.* Cytotaxonomical consideration of the genus *Blenniis* (Pisces, Perciformes). — *Experientia*, 1975, vol. 31, N 2, p. 167—169.
- \**Cataudella S., Civitelli M. V., Capanna E.* The chromosomes of some Mediterranean teleosts: Scorpaenidae, Serranidae, Labridae, Blenniidae, Gobiidae (Pisces, Scorpaeniformes, Perciformes). — *Boll. zool.*, 1973, vol. 40, N 3—4, p. 385—389.
- \**Cataudella S., Civitelli M. V., Capanna E.* Chromosome complements of the mediterranean mullets (Pisces, Perciformes). — *Caryologia*, 1974, vol. 27, N 1, p. 93—105.
- \**Cataudella S., Sola L., Accame Muratori R., Capanna E.* The chromosomes of 11 species of Cyprinidae and one Cobitidae from Italy, with some remarks on the problem of polyploidy in the Cypriniformes. — *Genetica* (Ned.), 1977, vol. 43, N 3, p. 161—171.
- \**Cataudella S., Sola L., Capanna E.* Remarks on the karyotype of the Polypteriformes. The chromosomes of *Polyptera delhezii*, *P. endlicheri conigicus* and *P. palmas*. — *Experientia*, 1978, vol. 34, N 8, p. 999—1000.
- \**Cataudella S., Perin Riz P., Sola L.* A chromosome study of eight mediterranean species of Sparidae (Pisces, Perciformes). — *Genetica* (Ned.), 1980, vol. 54, N 2, p. 155—159.
- Cederbaum S. D., Yoshida A.* Tetrasolium oxidase polymorphism in rainbow trout. — *Genetics* (USA), 1972, vol. 72, N 2, p. 363—367.
- Cederbaum S. D., Yoshida A.* Glucose-6-phosphate dehydrogenase in rainbow trout. — *Biochem. Genet.*, 1976, vol. 14, N 3—4, p. 245—258.
- Chakraborty R., Haag M., Ryman N., Stahl G.* Hierarchical gene diversity analysis and its application to brown trout population data. — *Hereditas*, 1982, vol. 97, N 1, p. 17—21.
- Chambon P.* Split genes. — *Sci. Amer.*, 1981, vol. 244, N 5, p. 48—59.
- Champion M. J., Whitt G. S.* Differential gene expression in multilocus isozyme system of the developing green sunfish. — *J. Exp. Zool.*, 1976a, vol. 196, N 3, p. 263—282.
- Champion M. J., Whitt G. S.* Synchronous allelic expression at the glucosephosphate isomerase A and B loci in interspecific sunfish hybrids. — *Biochem. Genet.*, 1976b, vol. 14, N 9—10, p. 723—738.
- Champion M. J., Shaktlee J. B., Whitt G. S.* Developmental genetics of teleost isozymes. — In: *Isozymes*. London; New York, 1975, vol. 3, p. 417—437.

- \*Chatterjee K., Majhi A. Chromosomes of two species of Indian fishes. — In: Proc. 6st Indian Sci. Congr. Calcutta, 1974, vol. 7, p. 132—133.
- Chaudhuri H. Fish hybridization in Asia with special reference to India. — In: Rep. FAO/UNDP (TA). Rome, 1971, N 2926, p. 151—159.
- Chavia W., Gordon M. Sex determination in *Platypoecilus maculatus*. I. Differentiation of the gonads in members of all male broods. — *Zoologica (USA)*, 1951, vol. 36, N 2, p. 135—146.
- Chen F. Y. Preliminary studies on the sex-determining mechanism of *Tilapia mossambica* Peters and *T. hornorum* Trewavas. — *Verh. Intern. Vereins. Limnol.*, 1969, Bd 17, S. 719—724.
- Chen S. C. Transparency and mottling, a case of mendelian inheritance in the goldfish, *Carassius auratus*. — *Genetics (USA)*, 1928, vol. 13, N 2, p. 434—452.
- Chen S. C. The inheritance of the blue and brown colours in the goldfish, *Carassius auratus*. — *J. Genet.*, 1934, vol. 29, N 1, p. 61—74.
- Chen S. C. A history of the domestication and the factors of the varietal formation of the common goldfish, *Carassius auratus*. — *Sci. sinica*, 1956, vol. 5, N 2, p. 287—321.
- \*Chen T. R. Comparative karyology of selected deep-sea and shallow-water teleost fishes: Ph. D. Thesis. New Haven, 1967.
- Chen T. R. Karyological heterogamety of deep-sea fishes. — *Postilla*, 1969, vol. 130, N 1, p. 1—29.
- \*Chen T. R. A comparative chromosome study of twenty killifish species of the genus *Fundulus* (Teleostei: Cyprinodontidae). — *Chromosoma*, 1971, vol. 32, N 4, p. 436—453.
- Chen T. R., Ebeling A. W. Karyological evidence of female heterogamety in the mosquito-fish, *Cambusia affinis*. — *Copeia*, 1968, N 1, p. 70—75.
- \*Chen T. R., Ebeling A. W. Chromosomes of the goby fishes on the genus *Gillichthys*. — *Copeia*, 1971, N 1, p. 171—174.
- \*Chen T. R., Ebeling A. W. Cytotaxonomy of Californian myctophoid fishes. — *Copeia*, 1974, N 4, p. 839—848.
- \*Chen T. R., Reisman H. M. A comparative study of the North American species of stickleback (Teleostei: Gasterosteidae). — *Cytogenetics*, 1970, vol. 9, N 5, p. 321—332.
- \*Chen T. R., Ruddie F. H. A chromosome study of four species and a hybrid of the killifish genus *Fundulus* (Cyprinodontidae). — *Chromosoma*, 1970, vol. 29, N 3, p. 255—267.
- Chervinski J. Polymorphic characters of *Tilapia zillii* (Gerv.). — *Hydrobiologia*, 1967, vol. 30, N 1, p. 138—144.
- Chevassus B. Variabilité et héritabilité des performances de croissance chez la truite arc-en ciel (*Salmo gairdneri* Rich.). — *Ann. génét. sélec. anim.*, 1976, vol. 8, N 2, p. 273—283.
- Chevassus B. Hybridization in salmonids: results and perspectives. — *Aquaculture*, 1979, vol. 17, N 2, p. 113—128.
- Chevassus B., Blanc J. M., Bergot P. Genetic analysis of the number of pyloric caeca in brown trout (*Salmo trutta* L.) and rainbow trout (*Salmo gairdneri* Rich.). 2. Effect du genotype du milieu l'élevage et de l'alimentation sur la réalisation du caractère chez la truite arc-en-ciel. — *Ann. génét. sélec. anim.*, 1979, vol. 11, N 1, p. 79—92.
- \*Chiarelly A. B., Capanna E. Checklist of fish chromosomes. — In: *Cytotaxonomy and vertebrate evolution*. London; New York, 1973, p. 205—252.
- \*Chiarelly B., Ferrantelli O., Cucchi C. The karyotype of some teleostean fish obtained by tissue culture in vitro. — *Experientia*, 1969, vol. 25, N 4, p. 426—427.
- Child A. R., Solomon D. J. Observations on morphological and biochemical features of some cyprinid hybrids. — *J. Fish Biol.*, 1977, vol. 11, N 2, p. 125—131.
- Child A. R., Burnell A. M., Wilkins N. P. The existence of two races of Atlantic salmon in the British Isles. — *J. Fish Biol.*, 1976, vol. 8, N 1, p. 35—43.
- Childers W. F. Hybridization of fishes in North America (family Centrarchidae). — In: Rep. FAO/UNDP (TA). Rome, 1971, N 2826, p. 133—142.



- Childers W. F., Whitt G. S.* The clinal distribution and environmental selection of two MDH «B» alleles in *Micropterus salmoides*. — *Isoz. Bull.*, 1976, vol. 9, p. 54.
- Chingjang Wu., Schröder J. H.* Monomorphic and polymorphic isozymes in laboratory strains of guppies (*Poecilia reticulata* Peters). — *Biol. Zbl.*, 1984, Bd 103, H. 1, S. 61—67.
- \**Choudhuri R. C., Prasad R., Das C. C.* Chromosomes of six species of marine fishes. — *Caryologia*, 1979, vol. 32, N 1, p. 15—21.
- \**Choudhuri R. C., Prasad R., Das C. C.* Karyological studies in five tetraodontiform fishes from the Indian Ocean. — *Copeia*, 1982, N 3, p. 728—732.
- Chourrout D.* Thermal induction of diploid gynogenesis and triploidy in the eggs of the rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson). — *Reprod. Nutr. Develop.*, 1980, vol. 20, N 3A, p. 727—733.
- Chourrout D.* La gynogenèse chez les vertébrés: revue bibliographique. — *Reprod. Nutr. Develop.*, 1982, vol. 22, N 3A, p. 713—734.
- Chourrout D.* Pressure induced retention of second polar body and suppression of first cleavage in rainbow trout: production of all-triploids, all-tetraploids and heterozygous and homozygous diploid gynogenetics. — *Aquaculture*, 1984, vol. 30, N 1—2, p. 111—126.
- Chourrout D., Quillet E.* Induced gynogenesis in the rainbow trout: sex and survival of progenies production of all-triploid populations. — *Theor. Appl. Genet.*, 1982, vol. 63, N 3, p. 201—205.
- Christiansen F. B.* Population genetics of *Zoarces viviparus* (L.), a review. — In: *Measuring selection in natural populations*. Berlin etc., 1977, p. 21—47.
- Christiansen F. B.* Studies on selection components in natural populations using population samples of mother-offspring combinations. — *Hereditas*, 1980, vol. 92, N 2, p. 199—203.
- Christiansen F. B., Frydenberg O.* Geographical patterns of four polymorphisms in *Zoarces viviparus* as evidence of selection. — *Genetics* (USA), 1974, vol. 77, N 3, p. 765—770.
- Christiansen F. B., Frydenberg O.* Selection component analysis of natural polymorphisms using mother-offspring samples of successive cohorts. — In: *Population genetics and ecology*. London; New York, 1976, p. 277—301.
- Christiansen F. B., Simonsen V.* Geographic variation in protein polymorphism in the eelpout, *Zoarces viviparus* (L.). — In: *Marine organisms*. New York, 1978, p. 171—194.
- Christiansen F. B., Frydenberg O., Simonsen V.* Genetics of *Zoarces* populations. 4. Selection component analysis of an esterase polymorphism using population samples, including mother-offspring combinations. — *Hereditas*, 1973, vol. 73, N 2, p. 291—304.
- Christiansen F. B., Frydenberg O., Gyldenholm A. O., Simonsen V.* Genetics of *Zoarces* populations. 6. Further evidence based on age group samples, of a heterozygote deficit in the Est III polymorphism. — *Hereditas*, 1974, vol. 77, N 2, p. 225—236.
- Christiansen F. B., Frydenberg O., Hjorth J. P., Simonsen V.* Genetics of *Zoarces* populations. 9. Geographical variation at the three phosphoglucomutase loci. — *Hereditas*, 1976, vol. 83, N 2, p. 245—256.
- Christiansen F. B., Frydenberg O., Simonsen V.* Genetics of *Zoarces* populations. 10. Selection component analysis of Est III polymorphism using samples of successive cohort. — *Hereditas*, 1977, vol. 87, N 2, p. 129—150.
- Christiansen F. B., Nielsen B. V., Simonsen V.* Genetical and morphological variation in the eelpout *Zoarces viviparus*. — *Can. J. Genet. Cytol.*, 1981, vol. 23, N 2, p. 163—172.
- Ciechomski de J., Weiss de Vigo G.* The influence of the temperature on the number of vertebrae in the Argentine anchovy, *Engraulis anchoita*. — *J. Cons. intern. explor. mer.*, 1971, vol. 34, N 1, p. 37—42.
- Cimino M. C.* Egg-production, polyploidization and evolution in a diploid all-female fish of the genus *Poeciliopsis*. — *Evolution*, 1972a, vol. 26, N 2, p. 294—306.
- Cimino M. C.* Meiosis in triploid all-female fish (*Poeciliopsis*, *Poeciliidae*). — *Science*, 1972b, vol. 175, N 4029, p. 1484—1485.
- Cimino M. C.* Karyotypes and erythrocyte sizes of some diploid and triploid

- fishes of the genus *Poeciliopsis*. — J. Fish. Res. Board Can., 1973, vol. 30, N 11, p. 1736—1737.
- Cimino M. C.* The nuclear DNA content of diploid and triploid *Poeciliopsis* and other poeciliid fishes with reference to the evolution of unisexual forms. — *Chromosoma*, 1974, vol. 47, N 3, p. 297—307.
- Cimino M. C., Schultz R. J.* Production of a diploid male offspring by a gynogenetic triploid fish of the genus *Poeciliopsis*. — *Copeia*, 1970, N 4, p. 760—763.
- \**Clark B., Mathis P.* Karyotypes of middle Tennessee bullheads: *Ictalurus melas* and *Ictalurus natalis* (Cypriniformes: Ictaluridae). — *Copeia*, 1982, N 2, p. 457—460.
- Clark E.* Functional hermaphroditism and self-fertilization in a serranid fish. — *Science*, 1959, vol. 129, N 3343, p. 215—216.
- Clark E., Aronson L. R., Gordon M.* Mating behavior patterns in two sympatric species of xiphophorin fishes; their inheritance and significance in sexual isolation. — *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.*, 1954, vol. 103, N 2, p. 139—225.
- Clark F. H.* Pleiotropic effects of the gene for golden color in rainbow trout. — *J. Hered.*, 1970, vol. 61, N 1, p. 8—10.
- Clayton J. W., Franzin W. G.* Genetics of multiple lactate dehydrogenase isozymes in muscle tissue of lake whitefish. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1970, vol. 27, N 6, p. 1115—1121.
- Clayton J. W., Gee J. H.* Lactate dehydrogenase isozymes in longnose and blacknose dace (*Rhinichthys cataractae* and *Rh. atratulus*) and their hybrid. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1969, vol. 26, N 11, p. 3049—3053.
- Clayton J. W., Tretiak D. N., Kooyman A. H.* Genetics of multiple malate dehydrogenase isozymes in skeletal muscle of walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1971, vol. 28, N 4, p. 1005—1008.
- Clayton J. W., Franzin W. G., Tretiak D. N.* Genetics of glycerol-3-phosphate dehydrogenase isozymes in white muscle of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*). — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1973a, vol. 30, N 2, p. 187—193.
- Clayton J. W., Harris R. E. K., Tretiak D. N.* Identification of supernatant and mitochondrial isozymes of malate dehydrogenase on electrophoregrams applied to the taxonomic discrimination of walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*), sauger (*S. canadense*), and suspected interspecific hybrid fishes. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1973b, vol. 30, N 7, p. 927—938.
- Clayton J. M., Tretiak D. N., Billeck B. N., Ihssen P.* Genetics of multiple supernatant and mitochondrial malate dehydrogenase isozymes in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — In: *Isozymes*. London; New York, 1975, p. 433—448.
- Coad B. W., Power G.* Meristic variation in the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, in the Matamek river system, Quebec. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1974, vol. 31, N 6, p. 1155—1157.
- \**Collares-Pereira M. J.* Cytotaxonomic studies in Iberian cyprinids. 1. Karyology of *Chondrostoma lusitanicum* Collares-Pereira, 1980. — *Cytologia*, 1983, vol. 48, N 4, p. 753—760.
- \**Colombera D., Rasotto M.* Chromosome studies in males of *Gobius niger* jozo (Padoa) and *G. paganellus* (L.) (Gobiidae, Osteichthyes). — *Caryologia*, 1982, vol. 35, N 2, p. 257—260.
- Comparini A., Schoth M.* Comparison of electrophoretic and meristic characters of O-group eel larvae from the Sargasse Sea. — *Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch.*, 1982, Bd 35, N 3, S. 289—299.
- Comparini A., Rizzotti M., Nardella M., Rodino E.* Ricerche elettroforetiche sulla variabilità genetica di *Anguilla anguilla*. — *Boll. zool.*, 1975, vol. 42, N 2—3, p. 283—288.
- Comparini A., Rizzotti M., Rodino E.* Genetic control and variability of phosphoglucose isomerase (PGI) in eels from the Atlantic ocean and Mediterranean sea. — *Mar. Biol.*, 1977, vol. 43, N 2, p. 109—116.
- Constantinescu G. K.* Kreuzungsversuche mit *Rivulus urophthalmus*. — *Ztschr. Indukt. Abstammungs-Vererbungs.*, 1928, Bd 47, H. 2, S. 341.
- \**Cook P. C.* Karyotypic analysis of the gobiid fish genus *Quietula* Jordan and Evermann. — *J. Fish Biol.*, 1978, vol. 12, N 2, p. 173—179.
- Cooper E. L.* Growth of wild and hatchery strains of brook trout (*Salvelinus fontinalis*). — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1961, vol. 90, N 4, p. 424—438.

- Corbel M. J. The immune response in fish, a review. — *J. Fish Biol.*, 1975, vol. 7, N 5, p. 539—563.
- Cordon A. J., Nicola S. J. Harvest of four strains of rainbow trout, *Salmo gairdneri*, from Beardsley reservoir, California. — *Calif. Fish Game*, 1970, vol. 56, N 4, p. 271—287.
- Costea E., Cristian A., Matei D. Cercetari si experimentari de selective prin incrucisari intre crapal salbatie, autohton si form de crap de culture (autohton si din import). — *Hidrobiologia (RSR)*, 1980, vol. 16, p. 275—281.
- Coyne J. A., Felton A. A., Lewontin R. C. Extent of genetic variation at a highly polymorphic esterase locus in *Drosophila pseudoobscura*. — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1978, vol. 75, N 10, p. 5090—5093.
- Crabtree C. B. Subspecific genetic differentiation in the topsmelt (*Atherinops affinis*). — *Isoz. Bull.*, 1981, vol. 14, p. 86—87.
- Crabtree C. B. Assessment of genetic differentiation within the atherinid genus *Leuresthes*. — *Isoz. Bull.*, 1983, vol. 16, p. 77.
- Cramer S. P., McIntyre J. D. Heritable resistance to gas bubble disease in fall chinook salmon. — *U. S. Nat. Mar. Fish. Serv., Fish. Bull.*, 1975, vol. 73, N 4, p. 934—938.
- Creysse R., Richard G. B., Silberzahn P. Transferin variants in carp serum. — *Nature*, 1966, vol. 212, N 5068, p. 1362.
- Crick F. Split genes and RNA splicing. — *Science*, 1979, vol. 204, N 4390, p. 264—271.
- Cross T. F. Isozymes of interspecific hybrids of the fish family Cyprinidae. — *Proc. Roy. Irish Acad.*, 1979, vol. 78B, N 22, p. 323—330.
- Cross T. F., King J. Genetic effects of hatchery rearing in Atlantic salmon. — *Aquaculture*, 1983, vol. 33, N 1—4, p. 33—40.
- Cross T. F., O'Rourke F. J. An electrophoretic study of the haemoglobins of some hybrid fishes. — *Proc. Roy. Irish Acad.*, 1978, vol. 78B, N 11, p. 171—178.
- Cross T. F., Payne R. H. NADP-isocitrate dehydrogenase polymorphism in the Atlantic salmon, *Salmo salar*. — *Fish Biol.*, 1971, vol. 11, N 5, p. 493—496.
- Cross T. F., Payne R. H. Geographic variation in Atlantic cod *Gadus morhua*, of Eastern-North America: a biochemical systematics approach. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1978, vol. 35, N 1, p. 117—123.
- Cross T. F., Ward R. D. Protein variation and duplicate loci in the Atlantic salmon, *Salmo salar* L. — *Genet. Res.*, 1980, vol. 36, N 2, p. 147—165.
- Cross T. F., Ward R. D., Abreu-Grobois A. Duplicate loci and allelic variation for mitochondrial malic enzyme in the Atlantic salmon, *Salmo salar* L. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1979, vol. 62B, N 4, p. 403—406.
- Crow J. F. Dominance and overdominance. — In: *Heterosis*. Ames, 1952, p. 282—297.
- Cruz T. A., Thorpe J. P., Pullin R. S. V. Enzyme electrophoresis in *Tilapia zillii*: a pattern for determining biochemical genetic markers for use in *Tilapia* stock identification. — *Aquaculture*, 1982, vol. 29, N 2, p. 311—329.
- \*Cucchi C. Il cariotipo di *Tinca tinca* (probabile eterogametia femminile). — *Rendiconti*, 1977, vol. 117B, p. 101—106.
- Cucchi C., Callegarini C. Analisi elettroforetica delle emoglobine e delle globine di due distinte popolazioni di *Gobius fluviatilis* (Teleostei, Gobiidae). — *Rendiconti*, 1969, vol. 103, N 11, p. 276.
- \*Cucchi C., Mariotti A. Il cariotipo dei centrarchidi (Teleostei). — *Ferrara Ann. Univ. Ser.*, 1976, vol. 13, N 21, p. 233—238.
- Cuellar O., Uyeno T. Triploidy in rainbow trout. — *Cytogenetics*, 1972, vol. 11, N 6, p. 508—515.
- Cushing J. E. Observations on the serology of tuna. — *Spec. Sci. Rept. U. S. Fish. Wildlife Serv.*, 1956, N 183, p. 1—14.
- Dando P. R. Megrim (*Lepidorhombus whiffiagonis*) populations in the English Channel and approaches — lactate dehydrogenase and glycerol-3-phosphate dehydrogenase polymorphisms. — *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1970, vol. 50, p. 801—818.
- Dando P. R. Lactate dehydrogenase polymorphism in the flatfish (*Heterosomata*). — *Rapp. proc.-verb. réun.*, 1971, vol. 161, p. 133.
- Dando P. R. Distribution of multiple glucosephosphate isomerases in teleostean fishes. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1974, vol. 47B, N 3, p. 663—679.
- Dannevig A. Is the number of vertebrae in the cod influenced by light or high



- temperature during early stages? — J. Cons. intern. explor. mer, 1932, vol. 7, p. 60—62.
- Dannevig A.* The influence of the environment on number of vertebrae in plaice. — Rept. Norw. Fish. Invest., 1950, vol. 9, p. 1—6.
- \**Danzmann R. G.* The karyology of eight species of fish belonging to the family Percidae. — Can. J. Zool., 1979, vol. 57, N 10, p. 2055—2060.
- Darnell R. M., Abramoff P.* Distribution of the gynogenetic fish, *Poecilia formosa*, with remarks on the evolution of the species. — Copeia, 1968, N 2, p. 354—361.
- Darnell R. M., Lamb E., Abramoff P.* Matroclinal inheritance and clonal structure of a Mexican population of gynogenetic fish, *Poecilia formosa*. — Evolution, 1967, vol. 21, N 1, p. 168—173.
- \**Das R. K., Kar R. N.* Somatic chromosome analysis of a siluroid fish, *Rita chrysea* Day. — Caryologia, 1977, vol. 30, N 2, p. 247—253.
- Davis B. J.* Disc electrophoresis. 2. Method and application to human serum proteins. — Ann. N. Y. Acad. Sci., 1964, vol. 121, p. 404—427.
- Davis H. S.* The influence of heredity on the spawning season of trout. — Trans. Amer. Fish. Soc., 1931, vol. 61, N 1, p. 43.
- \**Davissou M. T.* Karyotypes of the teleost family Esocidae. — J. Fish. Res. Board Can., 1972, vol. 29, N 5, p. 579—582.
- Davissou M. T., Wright J. E., Atherton L. M.* Centric fusion and trisomy for the LDH-B locus in brook trout, *Salvelinus fontinalis*. — Science, 1972, vol. 178, N 4064, p. 992—993.
- Davissou M. T., Wright J. E., Atherton L. M.* Cytogenetic analysis of pseudolinkage of LDH loci in the teleost genus *Salvelinus*. — Genetics (USA), 1973, vol. 73, N 4, p. 645—658.
- Dawson D. E.* A bibliography of anomalies of fishes. — Gulf Res. Repts, 1964, vol. 1, N 6, p. 308—399.
- Dehring T. R., Brown A. F., Daugherty C. H., Phelps S. A.* Survey of the genetic variation among eastern lake Superior lake trout (*Salvelinus namaycush*). — Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1981, vol. 38, N 12, p. 1738—1746.
- Dell'Agata M., Giovannini E., di Cola D., Pierdomenico S.* Studi preliminari sulla lattatodeidrogenasi in *Lampetra planeri* (Bloch.). — Riv. biol., 1979, vol. 72, N 1—2, p. 109—129.
- Denoncourt R. F.* A description of xanthic tessellated darters, *Etheostoma olmstedii* (Teleostei: Percidae). — Copeia, 1976, N 4, p. 813—815.
- \**Denton T. E.* Fish chromosome methodology. Springfield, 1973. 166 p.
- \**Denton T. E., Howell W. M.* Chromosomes of the African polypterid fishes, *Polypterus palmas* and *Calamoichthys calabaricus*. — Experientia, 1973, vol. 29, N 1, p. 122—124.
- Diebig E., Meyer J.-N., Glodek P.* Biochemical polymorphisms in muscle and liver extracts and in the serum of the rainbow trout *Salmo gairdneri*. — Anim. Blood Groups Biochem. Genet., 1979, vol. 10, N 3, p. 165—174.
- \**Dimovska A.* Chromosome set of fishes from the population of ochrid salmon (*Salmo leithnica* Kar.). — God. Zb. Priv. Math. Fak. Univ. Skopje, 1959, vol. 12, N 1, p. 117—135.
- \**Dingerkus G., Howell W. M.* Karyotypic analysis and evidence of tetraploidy in the North America paddlefish, *Polyodon spathula*. — Science, 1976, vol. 194, N 4267, p. 842—843.
- Dobrovolev I.* The electrophoretic analysis of barbel (genera *Barbus* Cuvier) haemoglobins from Danube and Kamchia. — In: Proc. Peopl. Mus. Varna, 1972, vol. 8, p. 294—297.
- Dobrovolev I.* Multiple forms of lactate dehydrogenase in anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) from the Black Sea, the Sea of Asov and the Atlantic Ocean. — Dokl. Bolg. Akad. Nauk (Sofia), 1976, vol. 29, N 6, p. 877—880.
- Dobrovolev I., Tschajn Kh.* Electrophoretic investigation of the muscle myogens in sprat (*Sprattus sprattus* L.) from the Black Sea, Baltic Sea and Atlantic Ocean. — In: Proc. Inst. Fish. Resour. Varna, 1978, vol. 16, p. 123—128.
- Dobrovolev I., Yannopoulos C., Dobrovoleva S.* Biochemical genetic variation in

- anchovy *Engraulis encrasicolus* L. — *Compt. Rend. Acad. Bulg. Sci.*, 1980, vol. 33, N 6, p. 869—872.
- Dobrovoolov I., Tsekov A., Dobrovoolova S. Biochemical polymorphism of the muscle myogens in the carp *Cyprinus carpio* L. — *Compt. Rend. Acad. Bulg. Sci.*, 1981, vol. 34, N 2, p. 245—248.
- Dobrovoolova Sv. Polymorphism of the muscle proteins of *Clupeonella delicatula* (Nordmann). — In: *Proc. Inst. Fish. Resour. Varna*, 1978, vol. 16, p. 129—133.
- Dobzhansky Th. Nature and origin of heterosis. — In: *Heterosis*. Ames, 1952, p. 218—223.
- Dollar A. M., Katz M. Rainbow trout brood stocks and strains in American hatcheries as a factors in the occurrence of hepatoma. — *Progr. Fish-Cult.*, 1964, vol. 26, N 4, p. 167—174.
- \*Donahue W. H. A karyotypic study of three species of Rajiformes (Chondrichthyes, Pisces). — *Can. J. Genet. Cytol.*, 1974, vol. 16, N 1, p. 203—211.
- Donaldson E. M., Hunter G. A. Sex control in fish with particular reference to salmonids. — *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1982, vol. 39, N 1, p. 99—110.
- Donaldson L. R. Selective breeding of salmonoid fishes. — In: *Marine aquaculture*. Newport, 1969, p. 65—74.
- Donaldson L. R., Joyner T. The salmonid fishes as a natural livestock. — *Sci. Amer.*, 1983, vol. 249, N 1, p. 50—55.
- Donaldson L. R., Menasveta D. Selective breeding of chinook salmon. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1961, vol. 90, N 2, p. 160—164.
- \*Doucelte A. J., Fitzsimons M. Karyology of the ladyfish *Elops saurus*. — *Jap. J. Ichthyol.*, 1982, vol. 29, N 2, p. 223—226.
- Dowling T., Joswiak G. R., Moore W. S. Allozyme differences in *Notropis* hybrids. — *Isot. Bull.*, 1982, vol. 15, p. 123.
- Drecun D. Urgoi selekcija i ispitivanje prodnosti maticnog materijala na pastrmskom ribnjaku «Moraca». — *Rubarstvo Jugoslavije*, 1977, vol. 28, N 4, p. 83—87.
- Drilhon A., Fine I. M. Les groupes de transferrines dans le genre *Anguilla* L. — *Rapp. proc.-verb. réun.*, 1971, vol. 161, p. 122—125.
- Dufour D., Barrette D. Polymorphisme des lipoprotéines et des glycoprotéines sérriques chez la truite. — *Experientia*, 1967, vol. 23, N 5, p. 955—966.
- Duchac B., Huber F., Mueller Hj., Senn D. Mating behaviour and cytogenetical aspects of sex inversion in the fish *Coris julis* L. (Labridae: Teleostei). — *Experientia*, 1982, vol. 38, N 7, p. 809—810.
- Dunham R. A., Childers W.-F. Genetics and implications of the golden color morph in green sunfish (*Lepomis cyanellus*). — *Progr. Fish-Cult.*, 1980, vol. 42, N 3, p. 160—163.
- Dunham R. A., Smitherman R. O. Response to selection and realized heritability for body weight in three strains of channel catfish, *Ictalurus punctatus*, grown in earthen ponds. — *Aquaculture*, 1983, vol. 33, N 1—4, p. 89—96.
- Dunham R. A., Philipp D. P., Whitt G. S. Levels of duplicate gene expression in armoured catfishes. — *J. Hered.*, 1980, vol. 71, N 2, p. 248—252.
- Dzwillo M. Genetische Untersuchungen an domestizierten Stämmen von *Lebistes reticulatus* (Peters). — *Mitt. Hamburg. zool. Mus. Inst.*, 1959, Bd 57, S. 143—186.
- Dzwillo M. Über künstliche Erzeugung funktioneller Männchen weiblichen Genotyps bei *Lebistes reticulatus*. — *Biol. Zbl.*, 1962, Bd 81, H. 2, S. 575—584.
- Dzwillo M. Über den Einfluss von Methyltestosteron auf primäre und sekundäre Geschlechtsmerkmale während verschiedener Phasen der Embryonalentwicklung von *Lebistes reticulatus*. — *Verh. Dtsch. zool. Ges. Jena*, 1966, Bd 29, S. 471—476.
- Dzwillo M., Zander C. D. Geschlechtsbestimmung bei Zahnkarpfen (Pisces). — *Mitt. Hamburg. zool. Mus. Inst.*, 1967, Bd 64, S. 147—162.
- Eastman J. T., Underhill J. C. Intraspecific variation in the pharyngeal tooth formulae of some cyprinid fishes. — *Copeia*, 1973, N 1, p. 45—53.
- Ebeling A. W., Chen T. R. Heterogamy in teleostean fishes. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1970, vol. 99, N 1, p. 131—138.
- Ebeling A. W., Setzer P. Y. Cytological confirmation of female homogamy in the deepsea fish, *Bathylagus milleri*. — *Copeia*, 1971, N 3, p. 560—562.
- Ebeling A. W., Atkin N. B., Setzer P. Y. Genome size of teleostean fishes:

- increase in some deep-sea species. — Amer. Natur., 1971, vol. 105, N 946, p. 549—562.
- Eberhardt K. Die Vererbung der Farben bei *Betta splendens* Regan. — Ztschr. Indukt. Abstammungs-Vererbungs., 1941, Bd 79, H. 3, S. 548—560.
- Eberhardt K. Ein Fall von geschlechtskontrollierter Vererbung bei *Betta splendens* Regan. — Ztschr. Indukt. Abstammungs-Vererbungs., 1943, Bd 81, H. 1, S. 72—83.
- Echelle A. A., Mosier D. T. All female fish: a cryptic species of *Menidia*. — Science, 1981, vol. 212, N 4501, p. 1411—1413.
- Echelle A. A., Mosier D. T. *Menidia clarkhubbsi* n. sp. (Pisces: Atherinidae), an all-female species. — Copeia, 1982, N 3, p. 533—540.
- Echelle A. A., Echelle A.-F., Taber B. A. Biochemical evidence for congeneric competition as a factor restricting gene flow between populations of a darter (Percidae: *Etheostoma*). — Syst. Zool., 1976, vol. 25, N 3, p. 228—235.
- Eckroat L. R. Lens protein polymorphisms in hatchery and natural populations of brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitch.). — Trans. Amer. Fish. Soc., 1971, vol. 100, N 3, p. 527—536.
- Eckroat L. R. Allele frequency analysis of five soluble protein loci in brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitch.). — Trans. Amer. Fish. Soc., 1973, vol. 102, N 2, p. 335—340.
- Eckroat L. R. Interspecific comparisons of lens proteins of Esocidae. — Copeia, 1974, N 4, p. 977—978.
- Eckroat L. R. Heterozygosity at the lactate dehydrogenase A locus in grass pickerel, *Esox americanus vermiculatus*. — Copeia, 1975, N 3, p. 466—470.
- Eckroat L. R., Wright J. E. Genetic analysis of soluble lens protein polymorphism in brook trout, *Salvelinus fontinalis*. — Copeia, 1969, N 3, p. 466—473.
- Edmunds P. H., Sammons J. I. Similarity of genic polymorphism of tetrazolium oxidase in blue tuna (*Thunnus thynnus*) from the Atlantic coast of France and the western North Atlantic. — J. Fish. Res. Board Can., 1973, vol. 30, N 7, p. 1031—1032.
- Edwards D., Gjerdem T. Genetic variation in survival of brown trout eggs, fry and fingerlings in acidic water. — In: SNSF-Project, Norway. Oslo, 1979, Fr 16/79, p. 1—28.
- Edwards D. J., Austreng E., Risa S., Gjerdem T. Carbohydrate in rainbow trout diets. 1. Growth of fish of different families fed diets containing different proportions of carbohydrate. — Aquaculture, 1977, vol. 11, N 1, p. 31—38.
- Egami N. Geographical variation in the male characters of the fish, *Oryzias latipes*. — Annot. zool. jap., 1954, vol. 27, N 1, p. 7—12.
- Egami N., Hyodo-Taguchi Y. Dominant lethal mutation rates in the fish, *Oryzias latipes*, irradiated at various stages of gametogenesis. — In: Genetics and mutagenesis of fish. Berlin etc., 1973, p. 75—81.
- Ege V. A transplantation experiment with *Zoarces viviparus*. — C. r. trav. Lab. Carlsberg. Sér.-Physiol., 1942, vol. 23, N 17, p. 65—75.
- Ehlinger N. F. Selective breeding of trout for resistance to furunculosis. — N. Y. Fish Game J., 1964, vol. 11, N 2, p. 78—90.
- Ehlinger N. F. Selective breeding of trout for resistance to furunculosis. — N. Y. Fish Game J., 1977, vol. 24, N 1, p. 25—36.
- El-Ibiary H. M., Joyce J. A. Heritability of body size traits, dressing weight and lipid content in channel catfish. — J. Anim. Sci., 1978, vol. 47, N 1, p. 82—88.
- El-Ibiary H. M., Andrews J. W., Joyce J. A., Page J. W. Source of variations in body size traits, dress out weight, and lipid content and their correlations in channel catfish, *Ictalurus punctatus*. — Trans. Amer. Fish. Soc., 1976, vol. 102, N 2, p. 267—272.
- Endler J. A. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. — Evolution, 1980, vol. 34, N 1, p. 76—91.
- \*Endo A., Ingalls T. H. Chromosomes of the zebra fish. — J. Hered., 1968, vol. 59, N 4, p. 382—384.
- Engel W., Op't Hof J., Wolf U. Genduplikation durch polyploide Evolution: die Isoenzyme der Sorbitdehydrogenase bei herings- und lachsartigen Fischen (Isoisopndyli). — Humangenetik, 1970, Bd 9, H. 2, S. 157—163.



- Engel W., Faust J., Wolf U. Isoenzyme polymorphism of the sorbitol dehydrogenases in the fish family Cyprinidae. — *Anim. Blood Groups Biochem. Genet.*, 1971a, vol. 2, N 1, p. 127—133.
- Engel W., Schmidtke J., Wolf U. Genetic variation of a-glycerophosphate dehydrogenase isoenzymes in clupeoid and salmonoid fish. — *Experientia*, 1971b, vol. 27, N 12, p. 1489—1491.
- Engel W., Schmidtke J., Vogel W., Wolf U. Genetic polymorphism of lactate dehydrogenase isoenzymes in the carp (*Cyprinus carpio* L.) apparently due to a «nullallele». — *Biochem. Genet.*, 1973, vol. 8, N 3, p. 281—289.
- Engel W., Schmidtke J., Wolf U. Diploid-tetraploid relationship in teleostean fishes. — In: *Isozymes*. London; New York, 1975, p. 449—465.
- Engel W., Kuhl P., Schmidtke J. Expression of the paternally derived phosphoglucose isomerase genes during hybrid trout development. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1977, vol. 56B, N 2, p. 103—108.
- Eppenberger H. M., School A., Ursprung H. Tissue-specific isoenzyme patterns of creatine kinase (2.7.3.2) in trout. — *FEBS Letters*, 1971, vol. 15, N 5, p. 317—319.
- Eppelen J. T., Engel W. Zur Evolution des Eukaryotengenoms. — *Verh. Naturwiss. Vereins Hamburg*, 1980, Bd 24, (N. F.), N 1, S. 35—78.
- Ermin R. On the ocular tumor with exophthalmia in an interspecific hybrid of *Anatolichthys*. — *Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul. Ser. B*, 1954, vol. 19, N 3, p. 203—212.
- Fahy W. E. Influence of temperature change on number of vertebrae and caudal fin rays in *Fundulus majalis* (Wallbaum). — *J. Cons. intern. explor. mer.*, 1972, vol. 34, N 2, p. 217—231.
- Fahy W. E. The influence of temperature change on number of anal fin rays developing in *Fundulus majalis* (Walbaum). — *J. Cons. intern. explor. mer.*, 1979, vol. 38, N 3, p. 280—285.
- Falconer D. S. Introduction to quantitative genetics. Edinburgh; London, 1960. 365 p.
- Farr J. A. Social facilitation of male sexual behaviour, intrasexual competition and sexual selection in the guppy, *Poecilia reticulata*. — *Evolution*, 1976, vol. 30, N 4, p. 707—717.
- Farr J. A. Biased sex ratios in laboratory strains of guppies, *Poecilia reticulata*. — *Heredity*, 1981, vol. 47, N 2, p. 237—248.
- Farr J. A. The inheritance of quantitative fitness traits in guppies *Poecilia reticulata* (Pisces: Poeciliidae). — *Evolution*, 1983, vol. 37, N 6, p. 1193—1209.
- Farris J. S. Estimating phylogenetic trees from distance matrices. — *Amer. Natur.*, 1972, vol. 106, N 951, p. 645—668.
- Favro L. D., Kuo P. K., McDonald J. F. Population-genetic study of the effects of selective fishing on the growth rate of trout. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1979, vol. 36, N 5, p. 552—561.
- Favro L. D., Kuo P. K., McDonald J. F. Effects of unconventional size limits on the growth rate of trout. — *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1980, vol. 37, N 5, p. 873—876.
- Favro L. D., Kuo P. K., McDonald J. F., Favro D. D., Kuo A. D. A multilocus genetic model applied to the effects of selective fishing on the growth rate of trout. — *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1982, vol. 39, N 11, p. 1540—1543.
- Feder J. L., Smith M. H., Chesser R. K., Godt M. Ja. W., Asbury K. Biochemical genetics of mosquitofish. 2. Demographic differentiation of populations in the thermally altered reservoir. — *Copeia*, 1984, N 1, p. 108—119.
- Felley J. D., Avise J. C. Genetic and morphological variation of bluegill populations in Florida lakes. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1980, vol. 109, N 1, p. 108—115.
- Felley J. D., Smith M. H. Phenotypic and genetic trends in bluegill of a single drainage. — *Copeia*, 1978, N 1, p. 175—177.
- Ferguson A. The genetic relationships of the coregonid fishes of Britain and Ireland indicated by electrophoretic analysis of tissue proteins. — *J. Fish Biol.*, 1974, vol. 6, N 3, p. 311—315.
- Ferguson A. Myoglobin polymorphism in the pollan (*Osteichthyes; Coregoninae*). — *Anim. Blood Groups Biochem. Genet.*, 1975, vol. 6, N 1, p. 25—29.
- Ferguson A. Biochemical systematics and evolution. Glasgow; London, 1980. 194 p.

- Ferguson A., Himberg K.-J. M., Svårdson G. Systematics of the Irish pollan (*Coregonus pollan* Thompson): an electrophoretic comparison with other holarctic Coregoninae. — *J. Fish Biol.*, 1978, vol. 12, N 3, p. 221—233.
- Ferguson D. E., Ludke J. L., Murphy C. C. Dynamics of endrin uptake and release by resistant and susceptible strains of mosquitofish. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1966, vol. 95, N 4, p. 335—344.
- Ferno A., Sjölander S. Some imprinting experiments on sexual preferences for colour variants in the platyfish (*Xiphophorus maculatus*). — *Ztschr. Tierpsychol.*, 1973, Bd 33, N 3—4, S. 417—423.
- Ferris S. D., Whitt G. S. Loss of duplicate gene expression after polyploidization. — *Nature*, 1977a, vol. 265, N 5591, p. 258—260.
- Ferris S. D., Whitt G. S. Duplicate gene expression in diploid and tetraploid loaches (Cypriniformes, Cobitidae). — *Biochem. Genet.*, 1977b, vol. 15, N 11—12, p. 1097—1112.
- Ferris S. D., Whitt G. S. The evolution of duplicate gene expression in the carp (*Cyprinus carpio*). — *Experientia*, 1977c, vol. 33, N 10, p. 1299—1301.
- Ferris S. D., Whitt G. S. Genetic and molecular analysis of nonrandom dimer assembly of the creatine kinase isozymes of fishes. — *Biochem. Genet.*, 1978a, vol. 16, N 7—8, p. 811—829.
- Ferris S. D., Whitt G. S. Phylogeny of tetraploid catostomid fishes based on the loss of duplicate gene expression. — *Syst. Zool.*, 1978b, N 2, p. 189—206.
- Ferris S. D., Whitt G. S. Evolution of the differential regulation of duplicate genes after polyploidization. — *J. Mol. Evol.*, 1979, vol. 12, N 3, p. 267—317.
- Ferris S. D., Whitt G. S. Genetic variability in species with extensive gene duplication: the tetraploid catostomid fishes. — *Amer. Natur.*, 1980, vol. 115, N 5, p. 650—666.
- Ferris S. D., Portnoy S. L., Whitt G. S. The roles of speciation and divergence time in the loss of duplicate gene expression. — *Theor. Pop. Biol.*, 1979, vol. 15, N 1, p. 114—139.
- Ferris S. D., Butth D. G., Whitt G. S. Substantial genetic differentiation among populations of *Catostomus plebeius*. — *Copeia*, 1982, N 2, p. 444—449.
- Flick W. A., Webster D. A. Production of wild, domestic and interstrain hybrids of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in natural ponds. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1976, vol. 33, N 7, p. 1525—1539.
- Fineman R., Hamilton J., Chase G., Bolling D. Length, weight and secondary sex character development in male and female phenotypes in three sex chromosomal genotypes (XX, XY, YY) in the killifish, *Oryzias latipes*. — *J. Exp. Zool.*, 1974, vol. 189, N 2, p. 227—233.
- Fineman R., Hamilton J., Chase G. Reproductive performance of male and female phenotypes in three sex chromosomal genotypes (XX, XY, YY) in the killifish *Oryzias latipes*. — *J. Exp. Zool.*, 1975, vol. 192, N 3, p. 349—354.
- Fishelson L. Protogynous sex reversal in the fish *Anthias squamipinnis* (Teleostei, Anthiidae) regulated by the presence fish. — *Nature*, 1970, vol. 277, N 5253, p. 90—91.
- Fisher R. A. Statistical methods for research workers. 14th ed. Edinburgh, 1970. 260 p.
- Fisher S. E., Whitt G. S. Evolution of isozyme loci and their differential tissue expression. — *J. Mol. Evol.*, 1978a, vol. 12, N 1, p. 25—55.
- Fisher S. E., Whitt G. S. Tests specific creatine kinase isozymes. — *Isocz. Bull.*, 1978b, vol. 11, p. 31.
- Fisher S. E., Shaklee J. B., Ferris S. D., Whitt G. S. Evolution of five multilocus isozyme systems in the chordates. — *Genetica (Ned.)*, 1980, vol. 52/53, N 1, p. 73—85.
- Fisher P. W., Browne D., Cameron D. G., Vyse E. R. Genetics of rainbow trout in a geothermally heated stream. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1982, vol. 111, N 3, p. 312—316.
- Fitch W. M. Molecular evolutionary clocks. — In: *Molecular evolution*. Sunderland, 1976, p. 160—178.
- Fitch W. M., Langley C. H. Protein evolution and the molecular clock. — *Fed. Proc.*, 1976, vol. 35, N 10, p. 2092—2097.

- Fitzsimons J. M.* A revision of two genera of goodeid fishes (Cyprinodontiformes, Osteichthyes) from the Mexican plateau. — *Copeia*, 1972, N 4, p. 728—756.
- Fitzsimons J. M., Doucette A. J.* Karyology of the shads *Dorosoma cepedianum* and *D. petenense* (Osteichthyes: Clupeiformes). — *Copeia*, 1981, N 4, p. 908—911.
- \**Foerster W., Anders F.* Zytogenetische Vergleich der Karyotypen verschiedener Rassen und Arten lebendgebärender Zahnkarpfen der Gattung *Xiphophorus*. — *Zool. Anz.*, 1977, Bd 198, H. 3—4, S. 167—177.
- \**Fontana F.* Nuclear DNA content and cytometry of erythrocytes of *Huso huso* L., *Acipenser sturio* L. and *Acipenser naccarii* Bonaparte. — *Caryologia*, 1976, vol. 29, N 1, p. 127—138.
- \**Fontana F., Colombo G.* The chromosomes of Italian sturgeons. — *Experientia*, 1974, vol. 30, N 6, p. 739—742.
- \**Fontana F., Chiarelli B., Rossi A. C.* Il cariotipo di alcune specie di Cyprinidae, Centrarchidae, Characinidae studiate mediante colture «in vitro». — *Caryologia*, 1970, vol. 23, N 4, p. 549—564.
- Ford E. B.* Genetic polymorphism. — *Proc. Roy. Soc. London B*, 1966, vol. 164, N 995, p. 350—361.
- Forresti F.* Heteromorfismo cromosomico em peixes: evidencias de um novo mecanismo. — *Ciênc. e cult.*, 1974, vol. 26, p. 248.
- Fowler J. A.* Control of vertebrae number in teleosts — an embryological problem. — *Quart. Rev. Biol.*, 1970, vol. 45, N 2, p. 148—167.
- Frankel J. S.* Gene activation of alcohol dehydrogenase in *Danio* hybrids. — *J. Hered.*, 1978, vol. 69, N 1, p. 57—58.
- Frankel J. S.* Inheritance of spotting in the leopard danio. — *J. Hered.*, 1979, vol. 70, N 4, p. 287—288.
- Frankel J. S.* Lactate dehydrogenase isozymes of the leopard danio *Brachydanio nigrofasciatus*: their characterization and ontogeny. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1980, vol. 67B, N 1, p. 133—137.
- Frankel J. S.* Inheritance of shoulder spotting in the jewel tetra, *Hyphessobrycon callistus*. — *J. Hered.*, 1982, vol. 73, N 4, p. 310.
- Frankel J. S.* A synchronous isozyme expression during hybrid development in the teleost genus *Danio*. — *Isoz. Bull.*, 1983a, vol. 16, p. 64.
- Frankel J. S.* Allelic asynchrony during *Barbus* hybrid development. — *J. Hered.*, 1983b, vol. 74, N 4, p. 311—312.
- Frankel J. S., Hart N. H.* Lactate dehydrogenase ontogeny in the genus *Brachydanio* (Cyprinidae). — *J. Hered.*, 1977, vol. 68, N 2, p. 81—86.
- Franz R., Villwock W.* Beitrag zur Kenntnis der Zahnentwicklung bei oviparen Zahnkarpfen der Tribus Aphanini (Pisces, Cyprinodontidae). — *Mitt. Hamburg. zool. Mus. Inst.*, 1972, Bd 68, S. 135—176.
- Franzin W. G., Clayton J. W.* A biochemical genetic study of zoogeography of lake white fish (*Coregonus clupeaformis*) in western Canada. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1977, vol. 34, N 5, p. 617—625.
- Fraser A. C., Gordon M.* Crossing-over between the W and Z chromosomes of the killifish *Platyopocilus*. — *Science*, 1928, vol. 67, N 1740, p. 470.
- Friars G., Bailey J. K., Saunders R. L.* Considerations of a method of analyzing diallel crosses of Atlantic salmon. — *Can. J. Genet. Cytol.*, 1979, vol. 21, N 1, p. 121—128.
- Frydenberg O., Simonsen V.* Genetics of *Zoarcis* populations. 5. Amount of protein polymorphism and degree of genic heterozygosity. — *Hereditas*, 1973, vol. 75, N 2, p. 221—232.
- Frydenberg O., Møller D., Nævdal G., Sick K.* Haemoglobin polymorphism in Norwegian cod populations. — *Hereditas*, 1965, vol. 53, N 2, p. 255—271.
- Frydenberg O., Nielsen J. T., Simonsen V.* The maintenance of the hemoglobin polymorphism of the cod. — *Jap. J. Genet.*, 1969, vol. 44, suppl. 1, p. 160—165.
- Frydenberg O., Gyldeholm A. O., Hjorth J. P., Simonsen V.* Genetics of *Zoarcis viviparus*. 3. Geographic variation in the esterase polymorphism Est III. — *Hereditas*, 1973, vol. 73, N 2, p. 233—238.
- Fryer G.* Evolution of species flocks of cichlid fishes in African lakes. — *Ztschr. zool. syst. Evolutionsforsch.*, 1977, Bd 15, H. 1, S. 141—165.
- Fryer G., Iles T. D.* The cichlid fishes of the Great Lakes of Africa: their biology and evolution. Edinburg, 1972. 641 p.



- Fujino K.* Atlantic skipjack tuna genetically distinct from Pacific specimens. — *Copeia*, 1969, N 3, p. 626—628.
- Fujino K.* Immunological and biochemical genetics of tunas. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1970, vol. 99, N 1, p. 152—178.
- Fujino K.* Subpopulation identification of skipjack tuna specimens from the southwestern Pacific Ocean. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1976, vol. 42, N 11, p. 1229—1235.
- Fujino K.* Blood group and biochemical genetic research in fisheries biology. — *ABPI (Japan)*, 1978, N 6, p. 1—11.
- Fujino K., Kang T.* Transferrin groups of tunas. — *Genetics (USA)*, 1968, vol. 59, N 1, p. 79—91.
- Fujio Y.* Natural hybridization between *Platichthys stellatus* and *Kareius bicoloratus*. — *Jap. J. Genet.*, 1977, vol. 52, N 2, p. 117—124.
- Fujio Y., Kato Y.* Genetic variation in fish populations. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1979, vol. 45, N 9, p. 1169—1178.
- \**Fujioka Y.* A comparative study of the chromosomes in Japanese freshwater fishes. 1. A study of the somatic chromosomes of the common catfish *Parasilurus asotus* (L.). — *Bull. Fac. Educ. Yamaguchi Nat. Univ.*, 1973, vol. 23, p. 191—195.
- \**Fukuoka H.* Chromosomes of the sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). — *Jap. J. Genet.*, 1972a, vol. 47, N 6, p. 459—464.
- \**Fukuoka H.* Chromosome number variation in the rainbow trout *Salmo gairdneri* irideus (Gibbons). — *Jap. J. Genet.*, 1972b, vol. 47, N 6, p. 455—458.
- \**Fukuoka H., Niigama H.* Notes on the somatic chromosomes of ten species of pleuronectid fishes. — *Cytogenet. Inform. Serv.*, 1970, vol. 11, p. 18—19.
- Fyhn E. H., Sullivan B.* Elasmobranch hemoglobins: dimerization and polymerization in various species. — *Comp. Biochem. Phys.*, 1974a, vol. 50B, N 1, p. 119—129.
- Fyhn E. H., Sullivan B.* Hemoglobin polymorphism in fishes. 1. Complex phenotypic pattern in the toadfish, *Opsanus tau*. — *Biochem. Genet.*, 1974b, vol. 11, N 5, p. 373—385.
- Gaal O., Medgyesi G. A., Vereczkey L.* Electrophoresis in the separation of biological macromolecules. Chichester etc., 1981.
- Gabriel M. L.* Factors affecting the number and form of vertebrae in *Fundulus heteroclitus*. — *J. Exp. Zool.*, 1944, vol. 95, N 1, p. 105—143.
- Galetti P. M., Foresti F., Bertollo L. A. C., Moreira F. O.* Heteromorphic sex chromosomes in three species of the genus *Leporinus* (Pisces, Anostomidae). — *Cytogenet. Cell Genet.*, 1981, vol. 29, N 3, p. 138—142.
- Gall G. A. E.* Quantitative inheritance and environmental response of rainbow trout. — In: *Fish in research*. New York, 1969, p. 177—185.
- Gall G. A. E.* Influence of size of eggs and age of female on hatchability and growth in rainbow trout. — *Calif. Fish Game*, 1974, vol. 60, N 1, p. 26—36.
- Gall G. A. E.* Genetics of reproduction in domesticated rainbow trout. — *J. Anim. Sci.*, 1975, vol. 40, N 1, p. 19—28.
- Gall G. A. E.* Genetic control of reproductive function in domesticated rainbow trout. — In: *Abstr. 14th Intern. Genet. Congr., Sect. Sessions. Moscow*, 1978, vol. 1, p. 505.
- Gall G. A. E.* Genetics of fish: a summary of discussion. — *Aquaculture*, 1983, vol. 33, N 1—4, p. 383—394.
- Gall G. A., Bentley B.* Paraalbumin polymorphism: an unlinked two locus system in rainbow trout. — *J. Hered.*, 1981, vol. 72, N 1, p. 22—26.
- Gall G. A. E., Gross S. J.* A genetic analysis of the performance of three rainbow trout broodstocks. — *Aquaculture*, 1978, vol. 15, N 2, p. 113—127.
- Gardner M. L.* A review of factors which may influence the sea-age and maturation of Atlantic salmon *Salmo salar* L. — *J. Fish Biol.*, 1976, vol. 9, N 3, p. 289—327.
- Gauldie R. W.* A reciprocal relationship between heterozygosities of the phosphoglucotase and glucosephosphate isomerase loci. — *Genetica (Ned.)*, 1984, vol. 63, N 2, p. 93—103.

- Gauldie R. W., Smith P. J. The adaptation of cellulose acetate electrophoresis to fish enzymes. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1978, vol. 61B, N 2, p. 421—425.
- Gelosi E. Xantocroismo in *Scardinius erythrophthalmus* (L.). — *Boll. Pesca Piscicolt. Idrobiol.*, 1971, vol. 26, N 1—2, p. 243—244.
- Gervai J., Márián T., Krasznai Z., Nagy A., Csanyi V. Occurrence of aneuploidy in radiation gynogenesis of carp. — *J. Fish Biol.*, 1980a, vol. 16, N 4, p. 435—439.
- Gervai J., Peter S., Nagy A., Horvát L., Csanyi V. Induced triploidy in carp, *Cyprinus carpio*. — *J. Fish Biol.*, 1980b, vol. 17, N 6, p. 667—671.
- Geyer F. Abnorme Seitenlinien bei Fischen. — *Ztschr. Fisch. Hilfswiss.*, 1940, Bd 38, H. 2, S. 221—253.
- Gibson M. B. Upper lethal temperature relations of the guppy, *Lebistes reticulatus*. — *Can. Zool.*, 1954, vol. 32, p. 393.
- Giles M. A., Vanstone W. E. Ontogenetic variation in the multiple hemoglobins of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and effect of environmental factors on their expression. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1976, vol. 33, N 5, p. 1144—1149.
- Gill C. D., Fisk D. M. Vertebral abnormalities in sockeye, pink, and chum salmon. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1966, vol. 95, N 2, p. 177—182.
- Gillespie J., Kojima K. The degree of polymorphism in enzymes involved in energy production compared to that in nonspecific enzymes in two *D. ananassae* populations. — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1968, vol. 61, p. 582—585.
- Gillespie J. H., Langley C. H. A general model to account for enzyme variation in natural populations. — *Genetics (USA)*, 1974, vol. 76, N 4, p. 837—848.
- Giorgi A. E., Milner G., Teel D. Polymorphic isozymes in ling-cod, *Ophiodon elongatus*. — *Isoz. Bull.*, 1982, vol. 15, p. 120—121.
- Giudice J. J. Production and comparative growth of three buffalo hybrids. — *Proc. South-East Assoc. Game Commiss.*, 1964, vol. 18, p. 1—13.
- Giudice J. J. Growth of a blue-channel catfish hybrid as compared to its parental species. — *Progr. Fish-Cult.*, 1966, vol. 28, N 3, p. 142—145.
- Gjedrem T. Possibilities for genetic gain in salmonids. — *Aquaculture*, 1975, vol. 6, N 1, p. 23—29.
- Gjedrem T. Genetic variation in tolerance of brown trout to acid water. — In: SNSF-Project, Norway, Oslo, 1976, FR 5/76, p. 1—11.
- Gjedrem T. Selection for growth rate, and domestication in Atlantic salmon. — *Ztschr. Tierzücht. Züchtungsbiol.*, 1979, Bd 96, H. 1, S. 56—59.
- Gjedrem T. Genetic variation in quantitative traits and selective breeding in fish and shellfish. — *Aquaculture*, 1983, vol. 33, N 1—4, p. 51—72.
- Gjedrem T., Aulstad D. Selective experiments with salmon. I. Differences in resistance to vibrio disease of salmon parr (*Salmo salar*). — *Aquaculture*, 1974, vol. 3, N 1, p. 51—59.
- Gjedrem T., Skjerveold H. Improving salmon and trout farm yields through genetics. — *World Rev. Anim. Prod.*, 1978, vol. 14, N 3, p. 29—38.
- \*Gjedrem T., Eggum A., Refstie T. Chromosomes of some salmonids and salmonid hybrids. — *Aquaculture*, 1977, vol. 11, N 4, p. 335—348.
- Gjerde B., Gjedrem T. Estimates of phenotypic and genetic parameters for some carcass traits in Atlantic salmon and rainbow trout. — *Aquaculture*, 1983, vol. 36, N 1—2, p. 97—110.
- Gjerde B., Gunnes K., Gjedrem T. Effect of inbreeding on survival and growth in rainbow trout. — *Aquaculture*, 1983, vol. 34, N 3—4, p. 327—332.
- Glebe B. D., Saunders R. L., Sreedharan A. Genetic and environmental influence in expression of precocious sexual maturity of hatchery reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. — *Can. J. Genet. Cytol.*, 1978, vol. 20, N 3, p. 444.
- Glebe B. D., Eddy W., Saunders R. L. The influence of parental age at maturity and rearing practice on precocious maturation of hatchery-reared Atlantic salmon parr. — In: *Rep. North Amer. Salmon Res. Centre. St. Andrews*, 1980, N 4, p. 1—8.
- Goetz F. W., Donaldson E. M., Hunter G. A., Dye H. M. Effects of estradiol 17 and K7-methyltestosterone on gonadal differentiation in the coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). — *Aquaculture*, 1979, vol. 17, N 2, p. 267—278.
- Goodard C. I., Tail J. S. Preferred temperature of  $F_3$  to  $F_8$  hybrids of *Salvelinus fontinalis* × *S. namaycush*. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1976, vol. 33, N 2, p. 197—202.

- Gold J. R.* Systematics of western North American trout (*Salmo*), with notes on the redband trout of Sheep Heaven Creek, California. — *Can. J. Zool.*, 1977, vol. 55, N 11, p. 1858—1873.
- \**Gold J. R.* Cytogenetics. — In: *Fish physiology*. London; New York, 1979, vol. 8, p. 353—405.
- \**Gold J. R.* Chromosomal change and rectangular evolution in North American cyprinid fishes. — *Genet. Res.*, 1980, vol. 35, N 2, p. 157—164.
- Gold J. R., Avise J. C.* Spontaneous triploidy in the California roach *Hesperoleucus symmetricus* (Pisces: Cyprinidae). — *Cytogenet. Cell Genet.*, 1976, vol. 17, N 3, p. 144—149.
- \**Gold J. R., Avise J. C.* Cytogenetic studies in North American minnows (Cyprinidae). 1. Karyology of nine California genera. — *Copeia*, 1977, N 3, p. 541—549.
- \**Gold J. R., Gall G. A. E.* Chromosome cytology and polymorphism in the California High Sierra golden trout (*Salmo aguabonita*). — *Can. J. Genet. Cytol.*, 1975, vol. 17, N 1, p. 41—53.
- \**Gold J. R., Avise J. C., Gall G. A. E.* Chromosome cytology in the cutthroat trout series *Salmo clarki* (Salmonidae). — *Cytologia*, 1977, vol. 42, N 2, p. 377—382.
- \**Gold J. R., Womac W. D., Deal F. H., Barlow J. A.* Gross karyotype change and evolution in North American cyprinid fishes. — *Genet. Res.*, 1978, vol. 32, N 1, p. 37—46.
- \**Gold J. R., Janak B. J., Barlow J. A.* Karyology of four North American percids (Perciformes: Percidae). — *Can. J. Genet. Cytol.*, 1979a, vol. 21, N 2, p. 187—191.
- \**Gold J. R., Whitlock C. W., Karel W. J., Barlow J. A.* Cytogenetic studies in North American minnows (Cyprinidae). 6. Karyotypes of thirteen species in the genus *Notropis*. — *Cytologia*, 1979b, vol. 44, N 2, p. 457—466.
- \**Gold J. R., Karel W. J., Strand M. R.* Chromosome formulae of North American fishes. — *Prog. Fish-Cult.*, 1980, vol. 42, N 1, p. 10—23.
- \**Gold J. R., Womac W. D., Deal F. H., Barlow J. A.* Cytogenetic studies in North American minnows (Cyprinidae). 7. Karyotypes of 13 species from the southern United States. — *Cytologia*, 1981, vol. 46, N 1—2, p. 105—115.
- Goldberg E.* Lactate dehydrogenase of trout: hybridization in vivo and in vitro. — *Science*, 1966, vol. 151, N 3714, p. 1091—1093.
- Goldberg E., Cuerrier J. P., Ward J. C.* Lactate dehydrogenase ontogeny, paternal gene activation and tetramer assembly in embryos of brook trout, lake trout and their hybrids. — *Biochem. Genet.*, 1969, vol. 2, N 3, p. 335—350.
- Goldberg E., Kerekes J., Guerrier J. P.* Lactate dehydrogenase polymorphism in wild populations of brook trout from Newfoundland. — *Rapp. proc.-verb. réun.*, 1971, vol. 161, p. 97—99.
- Gonzalez D. R., Padron M., Subero L. E.* Analisis electroforetico de hemoglobina, lactato deshidrogenasa, esterasa y proteinas no enzimaticas de dos especies del genero Anchoa (Pisces: Engraulidae). — *Biol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*, 1974, vol. 13, N 1—2, p. 47—52.
- Goodman M.* Protein sequences in phylogeny. — In: *Molecular evolution*. Sunderland, 1976, p. 141—159.
- Goodman M.* Globin evolution was apparently very rapid in early vertebrates: a reasonable case against the rateconstancy hypothesis. — *J. Mol. Evol.*, 1981, vol. 17, N 2, p. 114—120.
- Goodman M., Moore H. W., Matsuda G.* Darwinian evolution in the genealogy of haemoglobin. — *Nature*, 1975, vol. 253, N 5493, p. 603—608.
- Goodrich H. B.* Mendelian inheritance in fish. — *Quart. Rev. Biol.*, 1929, vol. 4, N 1, p. 83—99.
- Goodrich H. B., Smith M. A.* Genetics and histology of the color pattern in the normal and albino paradise fish. *Macropodus opercularis* L. — *Biol. Bull.*, 1937, vol. 73, N 3, p. 527—534.
- Goodrich H. B., Josephson N. D., Trinkaus J. P., State J. M.* The cellular expression and genetics of two new genes in *Lebistes reticulatus*. — *Genetics (USA)*, 1944, vol. 29, N 6, p. 584—592.



- Goodrich H. B., Hine R. L., Lesner H. M.* Interaction of genes in *Lebistes reticulatus*. — *Genetics (USA)*, 1947, vol. 32, N 3, p. 535—540.
- Gordon A. H.* Electrophoresis of proteins in polyacrylamide and starch gels. Amsterdam, 1975. 144 p.
- Gordon H., Gordon M.* Maintenance of polymorphism by potentially injurious genes in eight natural populations of the platy fish, *Xiphophorus maculatus*. — *J. Genet.*, 1957, vol. 55, N 1, p. 1—44.
- Gordon M.* The genetics of a viviparous top-minnow *Platypoecilus*: the inheritance of two kinds of melanophores. — *Genetics (USA)*, 1927, vol. 12, N 2, p. 253—283.
- Gordon M.* Hereditary basis of melanosis in hybrid fishes. — *Amer. J. Cancer*, 1931, vol. 15, N 3, p. 1495—1523.
- Gordon M.* Genetics of *Platypoecilus*. 3. Inheritance of sex and crossing-over of the sex chromosomes in the platyfish. — *Genetics (USA)*, 1937, vol. 22, N 2, p. 376—392.
- Gordon M.* Back to their ancestors. — *J. Hered.*, 1941, vol. 32, N 11, p. 385—390.
- Gordon M.* Mortality of albino embryos and aberrant Mendelian ratios in certain broods of *Xiphophorus helleri*. — *Zoologica (USA)*, 1942, vol. 27, N 1, p. 73—74.
- Gordon M.* Introgressive hybridization in domesticated fishes. 1. The behavior of comet, a *Platypoecilus maculatus* gene in *Xiphophorus helleri*. — *Zoologica (USA)*, 1946, vol. 31, N 1, p. 77—88.
- Gordon M.* Genetics of *Platypoecilus maculatus*. 4. The sex determining mechanism in two wild populations of the mexican platyfish. — *Genetics (USA)*, 1947a, vol. 32, N 1, p. 8—17.
- Gordon M.* Speciation in fishes. — In: *Advances in genetics*. New York, 1947b, vol. 1, p. 95—132.
- Gordon M.* Effects of five primary genes on the site of melanomas in fishes and the influence of two color genes on their pigmentation. — In: *The biology of melanomas*. New York, 1948, p. 216—268.
- Gordon M.* The origin of modifying genes that influence the normal and atypical growth of pigment cells in fishes. — *Zoologica (USA)*, 1950, vol. 35, N 1, p. 19—20.
- Gordon M.* Genetic and correlated studies of normal and atypical pigment cell growth. — *Growth Symp.*, 1951a, vol. 10, p. 153—219.
- Gordon M.* Genetics of *Platypoecilus maculatus*. 5. Heterogametic sex-determining mechanism in females of a domesticated stock originally from British Honduras. — *Zoologica (USA)*, 1951b, vol. 36, p. 127—134.
- Gordon M.* Inheritance in aquarium fishes. 3. The genetics of the wagtail platy. — *Aquarist*, 1952, N 17, p. 186—190.
- Gordon M.* Hereditary differences in seven natural populations of the platyfish, *Xiphophorus maculatus*. — In: *Proc. 14th Intern. Congr. Zool. Copenhagen*, 1953, p. 172—176.
- Gordon M.* An intricate genetic system that controls nine pigment cell patterns in the platyfish. — *Zoologica (USA)*, 1956, vol. 41, N 1, p. 153—162.
- Gordon M.* Physiological genetics of fishes. — In: *The physiology of fishes*. London; New York, 1957, vol. 2, p. 431—501.
- Gordon M.* A genetic concept for the origin of melanomas. — *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1958, vol. 71, N 6, p. 1213—1222.
- Gordon M.* The melanoma cell as an incompletely differentiated pigment cell. — In: *Pigment cell biology*. London; New York, 1959, p. 215—236.
- Gordon M., Baker K. F.* Post-natal lethal gene in the platyfish, *Xiphophorus maculatus*. — *Anat. Rec.*, 1955, vol. 122, N 2, p. 436—437.
- Gordon M., Rosen D. E.* Genetics of species differences in the morphology of the male genitalia of xiphophorin fishes. — *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.*, 1951, vol. 95, N 7, p. 409—464.
- Gordon M., Smith G. M.* The production of a melanotic neoplastic disease in fishes by selective matings. 4. Genetics of geographical species hybrids. — *Amer. J. Cancer*, 1938, vol. 34, N 3, p. 543—565.
- Gorman G. C., Kim Y. J.* Genotypic evolution in the face of phenotypic conservative-

- ness: *Abudefduf* (Pomacentridae) from the Atlantic and Pacific sides of Panama. — *Copeia*, 1977, N 4, p. 694—697.
- Gorman G. C., Kim Y. J., Rubino R. Genetic relationships of three species of *Bathygobius* from the Atlantic and Pacific sides of Panama. — *Copeia*, 1976, N 2, p. 361—364.
- Grag R. W., McKenzie J. A. Muscle protein electrophoresis in the genus *Salmo* of Eastern Canada. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1970, vol. 27, N 11, p. 2109—2112.
- \*Grammeltoed A. F. Chromosomes of salmon (*Salmo salar*) by leukocyte culture. — *Aquaculture*, 1975, vol. 5, N 2, p. 205—209.
- Grant W. S., Utter F. M. Biochemical genetic variation in walleye pollock. *Theragra chalcogramma* population structure in the southeastern Bering Sea and the Gulf of Alaska. — *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1980, vol. 37, N 7, p. 1093—1100.
- Grant W. S., Milner G. B., Krasnowski P., Utter F. M. Use of biochemical genetic variants for identification of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* stocks in Cook Inlet, Alaska. — *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1980, vol. 37, N 8, p. 1236—1247.
- Graves J., Rosenblatt R. H., Somero G. N. Kinetic and electrophoretic differentiation of lactate dehydrogenase of teleost species pairs from the Atlantic and Pacific coasts of Panama. — *Evolution*, 1983, vol. 37, N 1, p. 30—37.
- Gray R. H., Page T. L., Saroglia M. G., Bronzi P. Comparative tolerance to gas supersaturated water of carp, *Cyprinus carpio* and black bullhead, *Ictalurus melas*, from the USA and Italy. — *J. Fish Biol.*, 1982, vol. 20, N 2, p. 223—227.
- Greaney G. S., Hobish M. K., Powers D. A. The effects of temperature and pH on the binding of ATP to carp (*Cyprinus carpio*) deoxyhemoglobin. — *J. Biol. Chem.*, 1980, vol. 255, N 2, p. 445—453.
- Green O. L., Smitherman R. O., Pardue G. B. Comparisons of growth and survival of channel catfish, *Ictalurus punctatus*, from distinct populations. — In: *Advances in aquaculture*. Farnham, 1979, p. 626—628.
- Greenberg S. S., Kopac M. J. Electrophoretic analysis of species relationships in the genus *Xiphophorus*. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1968, vol. 28, N 1, p. 37—54.
- Gregory P. E., Howard-Peebles P. N., Ellender R. D., Martin B. J. G-banding of chromosomes from three established marine fish cell lines. — *Copeia*, 1980, N 3, p. 545—547.
- Grimm H. Veränderungen in der Variabilität von Populationen des Zahnkarpfens *Aphanius anatoliae* während 30 Jahren 1943—1974. — *Ztschr. zool. Syst. Evolutionsforsch.*, 1979, Bd 17, H. 4, S. 272—280.
- Grimm H. Investigations on the problem of scale reduction and sulphate tolerance of West Anatolian cyprinodonts (Pisces). — *Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol.*, 1980, vol. 65, N 4, p. 517—533.
- Gross H. P. Adaptive trends of environmentally sensitive traits in the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. — *Ztschr. zool. Syst. Evolutionsforsch.*, 1977, Bd 15, H. 4, S. 252—278.
- Grossman G. D. Polymorphism of plasma esterases in rainbow trout. — *Progr. Fish-Cult.*, 1977, vol. 39, N 1, p. 35—36.
- Grudzien T. A., Turner B. J. Allozymic variation in the trophic types of *Ilyodon*, a genus of goodeid fishes. — *Isot. Bull.*, 1982, vol. 15, p. 134.
- Grudzien T. A., Trost J. C., Turner B. J. Genetic differentiation in *Allodontichthys*, a genus of darter-like goodeid fishes. — *Isot. Bull.*, 1982, vol. 15, p. 132.
- Guerrero R. D. Culture of male *Tilapia mossambica* produced through artificial sex reversal. — In: *Advances in aquaculture*. Farnham, 1979, p. 166—168.
- Gunnes K., Gjedrem T. Selection experiments with salmon. 4. Growth of Atlantic salmon during two years in the sea. — *Aquaculture*, 1978, vol. 15, N 1, p. 19—33.
- Guse C. J., Ney J. J., Turner B. J. Allozymic evidence of reproductive isolation between two components of a landlocked population of striped bass. — *Isot. Bull.*, 1980, vol. 13, p. 101.
- Gutierrez M. Estudio electroforético de las proteínas solubles de tres zonas del cristallino de atun *Thunnus thynnus* L. — *Invest. Pesq.*, 1969, vol. 33, N 1, p. 149—169.

- Guyomard R.* Identification par électrophorèse d'hybrides de salmonides. — *Ann. génét. sélec. anim.*, 1978, vol. 10, N 1, p. 17—27.
- Guyomard R.* Electrophoretic variation in four French populations of domesticated rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — *Can. J. Genet. Cytol.*, 1981, vol. 23, N 1, p. 33—47.
- Guyomard R.* High level of residual heterozygosity in gynogenetic rainbow trout, *Salmo gairdneri* Rich. — *Theor. Appl. Genet.*, 1984, vol. 67, N 4, p. 307—316.
- Gwanaba J. J.* Effects of fishing on the *Tilapia nilotica* population in Lake George, Uganda, over the past 20 years. — *East Afric. Wildl. J.*, 1973, vol. 11, p. 317—328.
- \**Gyldenholm A. O., Scheel J. J.* Chromosome numbers of fishes. — *J. Fish Biol.*, 1971, vol. 3, N 3, p. 479—486.
- Haaker P. L., Lane E. D.* Frequencies of anomalies in a bothid, *Paralichthys californicus* and a pleuronectid, *Hypsopsetta guttulata* flatfish. — *Copeia*, 1973, N 1, p. 22—25.
- Haas R.* Sexual selection in *Nothobranchius guentheri* (Pisces: Cyprinodontidae). — *Evolution*, 1976, vol. 30, N 3, p. 614—622.
- Haberman H., Tammert M.* On connections of the individual productivity of the bream with the genotype in some Estonian lakes. — In: *Eston contribution in international biological programme*. Tallinn, 1976, N 10, p. 100—113.
- \**Hafez K., Labat R., Quillier R.* Etude cytogenétique chez quelques espèces de cyprinides de la région midi pyrénéenne. — *Bull. Soc. hist. natur. Toulouse*, 1978, vol. 144, N 1—2, p. 122—159.
- Hagen D. W.* Isolating mechanisms in threespine stickleback (*Gasterosteus*). — *J. Fish Res. Board Can.*, 1967, vol. 24, N 8, p. 1637—1692.
- Hagen D. W.* Inheritance of number of lateral plates and gill rakers in *Gasterosteus aculeatus*. — *Heredity*, 1973, vol. 30, N 3, p. 303—312.
- Hagen D. W., Gilbertson L.* Geographic variation and environmental selection in *Gasterosteus aculeatus* L. in the Pacific Northwest, America. — *Evolution*, 1972, vol. 26, N 1, p. 32—51.
- Hagen D. W., Gilbertson L. G.* Selective predation and the intensity of selection acting upon the lateral plates of three-spine sticklebacks. — *Heredity*, 1973a, vol. 30, N 3, p. 273—287.
- Hagen D. W., Gilbertson L. G.* The genetics of plate morphs in fresh water three-spine sticklebacks. — *Heredity*, 1973b, vol. 31, N 1, p. 75—84.
- Hagen D. W., Moodie G. E. E.* Polymorphism for breeding colors in *Gasterosteus aculeatus*. 1. Their genetics and geographic distribution. — *Evolution*, 1979, vol. 33, N 2, p. 641—648.
- Haimovici S., Ciuca L.* Observations concernant les chromosomes chez *Eudoontomyson maria* (Cyclostomata, Petromyzonidae). — *Ann. Sci. Univ. Jasi, Sect. 2*, 1973, vol. 19, N 2a, p. 345—348.
- Haldane J. B. S.* On the biochemistry of heterosis and the stabilization of polymorphism. — *Proc. Roy. Soc. London B*, 1955, vol. 144, N 915, p. 217—220.
- Hammerman I. S., Avallion R. R.* Sex determination in *Sarotherodon* (*Tilapia*), part 2. — *Theor. Appl. Genet.*, 1979, vol. 55, N 3—4, p. 177—187.
- Handford R. T.* An esterase polymorphism in the bleak *Alburnus alburnus* (Pisces). — In: *Ecological genetics and evolution*. Oxford; Edinburgh, 1971, p. 289—297.
- Harrington R. W.* Environmentally controlled induction of primary male gonochorists from eggs of the self-fertilizing hermaphroditic fish, *Rivulus marmoratus*. — *Biol. Bull.*, 1963, vol. 132, N 1, p. 174—199.
- Harrington R. W.* How ecological and genetic factors interact to determine when self-fertilizing hermaphrodites of *Rivulus marmoratus* change into functional fishes. — *Copeia*, 1971, N 3, p. 389—432.
- Harrington R. W., Crossman R. A.* Temperature induced meristic variation among three homozygous genotypes (clones) of the self-fertilizing fish *Rivulus marmoratus*. — *Can. J. Zool.*, 1976, vol. 54, N 7, p. 1143—1155.
- Harris H.* The principles of human biochemical genetics. Amsterdam; London, 1970. 328 p.
- Harris H., Hopkinson D. A.* Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. Amsterdam, 1976. 257 p.



- Harris H., Hopkinson D. A., Edwards Y. H. Polymorphism and the subunit structure of enzymes: controversy. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1976, vol. 74, N 2, p. 698—701.
- Harris J. E. Electrophoretic patterns of blood serum proteins of the cyprinid fish, *Leuciscus leuciscus* (L.). — Comp. Biochem. Physiol., 1974, vol. 48B, N 3, p. 389—399.
- Hart N. H., Cook M. Esterase isozyme patterns in developing embryos of *Brachydanio rerio* (zebra danio), *B. albolineatus* (pearl danio) and their hybrids. — J. Exp. Zool., 1977, vol. 199, N 1, p. 109—118.
- Hartley S. E., Horne M. T. Chromosome polymorphism in the rainbow trout. — Chromosoma, 1982, vol. 87, N 4, p. 461—468.
- Hartman W. L., Raleigh R. V. Tributary homing of sockeye salmon at brooks and Karluk Lakes, Alaska. — J. Fish. Res. Board Can., 1964, vol. 21, N 3, p. 485—504.
- Haskins C. P., Druzba J. P. Note on anomalous inheritance of sexlinked color factors in the guppy. — Amer. Natur., 1938, vol. 72, N 743, p. 571—574.
- Haskins C. P., Haskins E. F. Albinism, a semilethal autosomal mutation in *Lebistes reticulatus*. — Heredity, 1948, vol. 2, N 2, p. 251—262.
- Haskins C. P., Haskins E. F. The inheritance of certain color patterns in wild populations of *Lebistes reticulatus* in Trinidad. — Evolution, 1951, vol. 5, N 3, p. 216—225.
- Haskins C. P., Haskins E. F. Note on a «permanent» experimental alteration of genetic constitution in a natural population. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1954, vol. 40, N 7, p. 627—635.
- Haskins C. P., Haskins E. F., Hewitt R. E. Pseudogamy as an evolutionary factor in the poeciliid fish *Mollinnesia formosa*. — Evolution, 1960, vol. 14, N 4, p. 473—483.
- Haskins C. P., Haskins E. F., McLaughlin J. J., Hewitt R. E. Polymorphism and population structure in *Lebistes reticulatus*; an ecological study. — In: Vertebrate speciation. New York, 1961, p. 320—395.
- Haskins C. P., Young P., Hewitt R. E., Haskins E. F. Stabilized heterozygosis of supergenes mediating certain Y-linked colour patterns in populations of *Lebistes reticulatus*. — Heredity, 1970, vol. 25, N 4, p. 575—589.
- Hasnain A. U., Siddiqui A. Q., Ali S. A. Hemoglobin polymorphism in the air-breathing climbing perch, *Anabas testudineus* (B.). — Curr. Sci., 1973, vol. 42, N 19, p. 691—692.
- Haussler G. Über die Melanombildung bei Bastarden von *Xiphophorus helleri* und *Platyplecillus maculatus* var. *rubra*. — Klin. Wochenschr., 1928, Bd 7, H. 33, S. 1561—1562.
- Hayes H. K. Development of the heterosis concept. — In: Heterosis. Ames, 1952, p. 49—68.
- Hayford C. O., Embury C. E. Further progress in the selective breeding of brook trout at the New Jersey state hatchery. — Trans. Amer. Fish. Soc., 1930, vol. 60, N 1, p. 109—113.
- Healy J. A., Mulcahy M. F. Polymorphic tetrameric superoxide dismutase in the pike *Esox lucius* L. (Pisces: Esocidae). — Comp. Biochem. Physiol., 1979, vol. 62B, N 4, p. 563—565.
- Hedrick P. W. A new approach to measuring genetic similarity. — Evolution, 1971, vol. 25, N 2, p. 276—280.
- Hegenauer J., Saltman P. Iron and susceptibility to infection disease. — Science, 1975, vol. 188, N 4192, p. 1038—1039.
- Heincke G. Naturgeschichte des Herings. I. Die Lokalformen und die Wanderungen des Herings in den europäischen Meeres. — Abh. Dtsch. Seefisch. Ver., 1898, Bd 2, S. 1—136.
- Hempel G., Blaxter J. H. S. The experimental modification of meristic characters in herring (*Clupea harengus* L.). — Rapp. proc.-verb. réun., 1961, vol. 26, N 3, p. 336—346.
- Henricson J., Nyman L. The ecological and genetical segregation of two sympatric species of dwarfed char (*Salvelinus alpinus* L. species complex). — Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1976, N 55, p. 15—37.

- Henry T., Ferguson A. Kinetic differences in phosphoglucose isomerase isozymes of *Salmo trutta*. — *Isoz. Bull.*, 1982, vol. 15, p. 88.
- Henze M., Anders F. Über einen Makropterinophoren-komplexlocus und dessen Expressionskontrolle im Genom von *Platycoecilus maculatus*, *Xiphophorus helleri* und *X. montezumae cortezi* (Poeciliidae). — *Verh. Dtsch. zool. Ges.*, 1975, Bd 69, S. 159—162.
- Herrera R. J. Preferential gene expression of an amylase allele in interspecific hybrids of *Xiphophorus* (Pisces: Poeciliidae). — *Biochem. Genet.*, 1979, vol. 17, N 3—4, p. 223—227.
- Herschberger W. K. Some physicochemical properties of transferrins in brook trout. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1970, vol. 99, N 1, p. 207—218.
- Herschberger W. K. The use of interpopulation hybridization in development of coho salmon stocks for aquaculture. — *Proc. Annu. Meet. World Maricult. Soc.*, 1978, vol. 9, p. 147—156.
- Herschberger W. K., Brannon E. L., Donaldson L. R., Yokoyama G. A., Roley S. E. Salmonid aquaculture studies: selective breeding. — *Annu. Rept. Coll. Fish. Univ. Washington*, 1976, N 444, p. 61.
- Heuts M. J. Racial divergence in fin ray variation patterns in *Gasterosteus aculeatus*. — *Genetics (USA)*, 1949, vol. 49, N 1, p. 185—192.
- Hickling C. F. The Malacca *Tilapia* hybrids. — *J. Genet.*, 1960, vol. 57, N 1, p. 1—10.
- Hickling C. F. Fish hybridization. — In: *FAO Fish. Repts (44)*, Rome, 1968, vol. 4, p. 1—11.
- Hicks D. C. A population of albino black bullheads, *Ictalurus melas*. — *Copeia*, 1978, N 1, p. 184—185.
- Hilse K., Sorger U., Braunitzer G. Zur Phylogenie des Hämoglobinmoleküls. Über den Polymorphismus und die N-terminalen Aminosäuren des Karpfenhämoglobins. — *Hoppe-Seyler's Ztschr. physiol. Chem.*, 1966, Bd 344, H. 1—3, S. 166—168.
- Hinegardner R. Evolution of cellular DNA content in teleost fishes. — *Amer. Natur.*, 1968, vol. 102, N 928, p. 517—523.
- Hinegardner R. Evolution of genome size. — In: *Molecular evolution*. Sunderland, 1976a, p. 179—199.
- Hinegardner R. The cellular DNA content of sharks, rays and some other fishes. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1976b, vol. 55B, N 3, p. 367—370.
- Hinegardner R., Rosen D. E. Cellular DNA content and the evolution of teleostean fishes. — *Amer. Natur.*, 1972, vol. 106, N 951, p. 621—644.
- Hines R. S., Wohlfarth G. W., Moav R., Hulata G. Genetic differences in susceptibility to two diseases among strains of the common carp. — *Aquaculture*, 1974, vol. 3, N 2, p. 187—197.
- Hines S. A., Philipp D. P., Childers W. F., Whitt G. S. Thermal kinetic differences between allelic isozymes of malate dehydrogenase (*Mdh-B* locus) of largemouth bass *Micropterus salmoides*. — *Biochem. Genet.*, 1983, vol. 21, N 11—12, p. 1143—1153.
- \*Hitotsumachi S., Sasaki M., Ojima Y. A comparative karyotype study in several species of Japanese loaches (Pisces, Cobitidae). — *Jap. J. Genet.*, 1969, vol. 44, N 3, p. 157—161.
- Hitzeroth H., Klöse J., Ohno S., Wolf U. Asynchronous activation of parental alleles at the tissue-specific gene loci observed on hybrid trout during early development. — *Biochem. Genet.*, 1968, vol. 1, N 3, p. 287—300.
- Hjorth J. P. Genetics of *Zoarces* populations. 1. Three loci determining the phosphoglucomutase isoenzymes in brain tissue. — *Hereditas*, 1971, vol. 69, N 2, p. 233—241.
- Hjorth J. P. Genetics of *Zoarces* populations. 7. Fetal and adult hemoglobins and a polymorphism common to both. — *Hereditas*, 1974, vol. 178, N 1, p. 69—72.
- Hjorth J. P. Molecular and genetic structure of multiple hemoglobins in the eelpout, *Zoarces viviparus*. — *Biochem. Genet.*, 1975, vol. 13, N 5—6, p. 379—391.
- Hjorth J. P., Simonsen V. Genetics of *Zoarces* populations. 8. Geographical variation common to the polymorphic loci Hb-I and Est III. — *Hereditas*, 1974, vol. 81, N 2, p. 173—184.
- Hochachka P. W. Organization of metabolism during temperature compensation.

- In: Molecular mechanisms of temperature adaptation. Washington, 1967, p. 177—203.
- Hochachka P. W. Lactate dehydrogenase function in *Electrophorus* swimbladder and in the lungfish lung. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1968, vol. 27, N 4, p. 613—617.
- Hochachka P. W., Somero G. N. Strategies of biochemical adaptation. Philadelphia etc., 1973. 358 p.
- Hochachka P. W., Guppy M., Gurerley H. E., Storey K. B., Hulbert W. C. Metabolic biochemistry of water- vs airbreathing osteoglossids fishes. — *Can. J. Zool.*, 1978, vol. 56, N 4, p. 736—750, 751—768.
- Hodges D. H., Whitmore D. H. Muscle esterases of the mosquitofish, *Gambusia affinis*. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1977, vol. 58B, N 4, p. 401—407.
- Hodgins H. Serological and biochemical studies in racial identification of fishes. — In: The stock concept in pacific salmon. Vancouver, 1972, p. 199—208.
- Hodgins H., Utter F. M. Lactate dehydrogenase polymorphism of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). — *Rapp. proc. verb. réün.*, 1971, vol. 161, p. 100—101.
- Hodgins H., Ames W. E., Utter F. M. Variants of lactate dehydrogenase isozymes in sera of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1969, vol. 26, N 1, p. 15—19.
- Hofmann J. Die Aischgründer Karpfenrasse. — *Ztschr. Fisch. Hilfswiss.*, 1927, Bd 25, H. 2, S. 291—365.
- Holm M., Naevdal G. Quantitative genetic variation in fish — its significance for salmonid culture. — In: Marine organisms. New York, 1978, p. 679—698.
- Holmes R. S. Evolution of lactate dehydrogenase genes. — *FEBS Letters*, 1973, vol. 28, p. 51—55.
- Holmes R. S., Masters C. J. The developmental multiplicity and isoenzyme status of cavian esterases. — *Biochem. biophys. acta*, 1967, vol. 132, N 2, p. 379—399.
- Holmes R. S., Whitt G. Developmental genetics of the esterase isoenzymes of *Fundulus heteroclitus*. — *Biochem. Genet.*, 1970, vol. 4, N 4, p. 471—480.
- Holzberg S. A field and laboratory study of the behaviour and ecology of *Pseudotropheus zebra* (Boul.), an endemic cichlid of Lake Malawi (Pisces; Cichlidae). — *Ztschr. zool. Syst. Evolutionsforsch.*, 1978, Bd 16, H. 2, S. 171—187.
- Holzberg S., Schröder J. H. Behavioural mutagenesis of the convict cichlid fish, *Cichlasoma nigrofasciatum* Guenther. 1. The reduction of male aggressiveness in the first generation. — *Mutat. Res.*, 1972, vol. 16, N 2, p. 289—296.
- Hoornbeek F. K., Burke P. M. Induced chromosome number variation in the winter flounder. — *J. Hered.*, 1981, vol. 72, N 3, p. 189—192.
- Hopkins K. D., Shelton W. L., Engle C. R. Estrogen sex-reversal of *Tilapia aurea*. — *Aquaculture*, 1979, vol. 18, N 3, p. 263—268.
- Horn P. A minkdet ivaru guppium (*Poecilia reticulata* Pet.) matatkozo uj autoszomalis dominanc mutacio. — *Allattani Kozl.*, 1972, vol. 59, N 1—4, p. 53—59.
- Horowitz J. J., Whitt G. S. Evolution of a nervous system specific lactate dehydrogenase isozyme in fish. — *J. Exp. Zool.*, 1972, vol. 180, N 1, p. 13—32.
- \*Howell W. M. Somatic chromosomes of the black ghost knifefish, *Apteronotus albifrons* (Pisces: Apterontidae). — *Copeia*, 1972, N 1, p. 191—193.
- \*Howell W. M., Denton T. E. Chromosomes of ammocoetes of the Ohio brook lamprey, *Lampetra aepyptera*. — *Copeia*, 1969, N 2, p. 393—395.
- \*Howell W. M., Duckett C. R. Somatic chromosomes of the lamprey, *Ichthyomyzon gagei* (Agnatha; Petromysomidae). — *Experientia*, 1971, vol. 27, N 2, p. 222—223.
- \*Howell W. M., Villa I. Chromosomal homogeneity in two sympatric cyprinid fishes of the genus *Rhinichthys*. — *Copeia*, 1976, N 1, p. 112—116.
- Howlett G., Jamieson A. A system of muscle esterase variants in the sprat (*Sprattus sprattus*). — *Rapp. proc. verb. réün.*, 1971, vol. 161, p. 45—47.
- Hubbs C. L., Hubbs L. C. Apparent parthenogenesis in nature in a form of fish of hybrid origin. — *Science*, 1932, vol. 76, N 1983, p. 628—630.
- Hubbs C. L., Hubbs L. C. The increased growth, predominant maleness and apparent infertility of hybrids sunfishes. — *Pap. Mich. Acad. Sci.*, 1933, vol. 17, p. 613—641.
- Hubbs C. L., Hubbs L. C. Breeding experiments with the invariably female strictly matroclinous fish, *Mollienesia formosa*. — *Genetics (USA)*, 1946a, vol. 31, N 2, p. 218.



- Hubbs C. L., Hubbs L. C.* Experimental breeding of the Amazon molly. — Aquarium J., 1946b, vol. 17, N 8, p. 4—6.
- Hubbs C. L., Drenry G. E., Warburton B.* Occurrence and morphology of a phenotypic male of a gynogenetic fish. — Science, 1959, vol. 129, N 3357, p. 1227—1229.
- Hubby J. L., Lewontin R. C.* A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. 1. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura*. — Genetics (USA), 1966, vol. 54, N 2, p. 577—594.
- \**Hudson R. G.* A comparison of karyotypes and erythrocyte DNA quantities of several species of catfish (Siluriformes) with phylogenetic implications: Ph. D. Thesis. Raleigh, 1976. 209 p.
- Huet M.* Textbook of fish culture: breeding and cultivation of fish. Farnham, 1973.
- \**Huiyi Yang.* Studies of the karyotype of *Siniperca chuatsi*. — Acta genet. sinica, 1982, vol. 9, N 2, p. 143—146.
- Hulata G., Moav R., Wohlfarth G.* The relationship of gonad and egg size to weight and age in the European and Chinese races of the common carp *Cyprinus carpio* L. — J. Fish Biol., 1974, vol. 6, N 4, p. 745—758.
- Hulata G., Moav R., Wohlfarth G.* Genetic differences between the Chinese and the European races of the common carp. 3. Gonad abnormalities in hybrids. — J. Fish Biol., 1980, vol. 16, N 4, p. 369—370.
- Hulata G., Rothbard S., Wohlfarth G.* Genetic approach to the production of all-male progeny of tilapia. — In: Intensive aquaculture. London, 1981, p. 181—190. (Eur. Maricult. Soc., Spec. Publ.; N 6).
- Hulata G., Wohlfarth G., Rothbard S.* Progeny-testing selection of Tilapia broodstocks producing all-male hybrid progenies — preliminary results. — Aquaculture, 1983, vol. 33, N 1—4, p. 263—268.
- Humm D. G., Clark E. E., Humm J. H.* Transplantation of melanomas from platyfish — swordtail hybrids into embryos of swordtails, platyfish and their hybrids. — J. Exp. Biol., 1957, vol. 34, N 4, p. 518—528.
- Hunter G. A., Donaldson E. M., Goetz F. W., Edgell P. R.* Production of all-female and sterile groups of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and experimental evidence for male heterogamety. — Trans. Amer. Fish. Soc., 1982, vol. 111, N 3, p. 367—372.
- Hunter G. A., Donaldson E. M., Stoss J., Baker J.* Production of monosex female groups of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) by the fertilization of normal ova with sperm from sex-reversed females. — Aquaculture, 1983, vol. 33, N 1—4, p. 355—364.
- Hunter R. L., Markert G. L.* Histochemical demonstration of enzymes separated by zone electrophoresis in starch gels. — Science, 1957, vol. 125, N 3261, p. 1294—1295.
- Huntsman G. R.* Disc gel electrophoresis of blood sera and muscle extracts from some catostomid fishes. — Copeia, 1970, N 3, p. 457—467.
- Hutt F. B.* Genetic resistance to infection. — In: Resistance to infectious disease. Saskatoon, 1970, p. 1—11.
- Hutt F. B.* Genetic indicators of resistance to disease in domestic animals. — In: Proc. 1st World Congress of genetics applied to livestock production. Madrid, 1974, p. 179—185.
- Huzyk L., Tsuyuki H.* Distribution of «LDH-B» gene in resident and anadromous rainbow trout (*Salmo gairdneri*) from streams in British Columbia. — J. Fish. Res. Board Can., 1974, vol. 31, N 1, p. 106—108.
- Ibrahim K. H., Gupta S. D., Sen P. R.* Malformation of the vertebral column in single spawn progeny of *Labeo rohita* (Hamilton). — Bamidgch, 1982, vol. 34, N 2, p. 59—62.
- \**Ida H., Iwasawa T., Kamitori M.* Karyotypes of eight species of *Sebastes* from Japan. — Jap. J. Ichthyol., 1982, vol. 29, N 2, p. 162—168.
- Ihsen P.* Inheritance of thermal resistance in hybrids of *Salvelinus fontinalis* and *S. namaycush*. — J. Fish. Res. Board Can., 1973, vol. 30, N 3, p. 401—408.
- Ihsen P.* Selective breeding and hybridization in fisheries management. — J. Fish. Res. Board Can., 1976, vol. 33, N 2, p. 316—321.

- Ihssen P.* Inheritance of bluesac disease for hatchery char of the genus *Salvelinus*. — *Environ. Biol. Fish.*, 1978, vol. 3, N 3, p. 317—320.
- Ihssen P., Tait J. S.* Genetic differences in retention of swimming bladder gas between two populations of lake trout (*Salvelinus namaycush*). — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1974, vol. 31, N 5, p. 1351—1354.
- Ihssen P. E., Booke H. E., Casselman J. M., MacGlade J. M., Payne N. R., Utter F. M.* Stock identification: materials and methods. — *Can. J. Fish. Aqu. Sci.*, 1981, vol. 38, N 12, p. 1838—1855.
- Imai H. T.* On the origin of telocentric chromosomes in mammals. — *J. Theor. Biol.*, 1978, vol. 71, N 4, p. 619—638.
- Imhof M., Leary R., Booke H. E.* Population or stock structure of lake whitefish, *Coregonus clupeaformis*, in northern lake Michigan as assessed by isozyme electrophoresis. — *Can. J. Fish. Aqu. Sci.*, 1980, vol. 37, N 5, p. 783—793.
- Inchi I., Suzuki R., Yamagumi K.* Ontogenetic expression of larval and adult hemoglobin phenotypes in the intergeneric salmonid hybrids. — *J. Exp. Zool.*, 1975, vol. 192, N 1, p. 57—64.
- Ingram G. A.* Substances involved in the natural resistance of fish to infection, a review. — *J. Fish Biol.*, 1980, vol. 16, N 1, p. 123—160.
- Ingram V. M.* The hemoglobins in genetics and evolution. New York, 1963. 165 p.
- \*Itoh Y., Nijama H.* Comparative chromosome studies of two cyprinid fish. Ugui, *Trilodon hakonensis* and Ezo-ugi, *T. ezoe*. — *Bull. Fak. Fish. Hokkaido Univ.*, 1972, vol. 23, N 2, p. 73—76.
- Ivanenkov V. V.* Carboxylesterase-2 in the development of the loach (*Misgurnus fossilis* L.). — *Biochem. Genet.*, 1980a, vol. 18, N 3—4, p. 353—364.
- Ivanenkov V. V.* Differential expression of allelic carboxylesterase-2 genes in oocytes of loach (*Misgurnus fossilis* L.) and heterogeneity of loach oocytes and eggs for the expression of allelic carboxylesterase-2 genes. — *Biochem. Genet.*, 1980b, vol. 18, N 3—4, p. 365—375.
- Iwamoto R. N., Saxton A. M., Herschberger W. K.* Genetic estimates for length and weight of coho salmon during freshwater rearing. — *J. Hered.*, 1982, vol. 73, N 3, p. 187—191.
- Iwata M.* Genetic polymorphism of tetrazolium oxidase in walleye pollock. — *Jap. J. Genet.*, 1973, vol. 48, N 2, p. 147—149.
- Iwata M.* Genetic identification of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) populations on the basis of tetrazolium oxidase polymorphism. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1975, vol. 50B, N 1, p. 197—201.
- Iwata M., Numachi K.* Pollock populations in north part of Pacific Ocean. — In: *Abstr. 14th Pacific Sci. Congr., Sect. F-IIa. Moscow, 1979*, p. 161—162.
- Jalabert B., Kammacher P., Lessent P.* Determinisme du sexe chez les hybrides entre *Tilapia macrochir* et *T. nilotica*. — *Ann. Biol. Anim. Biochem. Biophys.*, 1971, vol. 11, N 1, p. 155—165.
- James G. D.* Revision of the New Zealand flatfish genus *Peltorhamphus* with description of two new species. — *Copeia*, 1972, N 2, p. 345—355.
- Jamieson A.* Enzyme types of Atlantic cod stocks on the North American banks. — In: *Isozymes. London; New York, 1975*, vol. 4, p. 491—515.
- Jamieson A., Jonsson J.* The Greenland component of spawning cod at Iceland. — *Rapp. proc.-verb. réun.*, 1971, vol. 161, p. 65—72.
- Jamieson A., Otterlind G.* The use of cod blood protein polymorphism in the Belt Sea, the Sound and the Baltic Sea. — *Rapp. proc.-verb. réun.*, 1971, vol. 161, p. 55—59.
- Jamieson A., Thompson D.* Blood proteins in North-Sea cod (*Gadus morhua* L.). — *Proc. 12th Eur. Conf. Anim. Blood Group Biochem. Polymorphism. Budapest, 1972*, p. 585—591.
- Jamieson A., Turner R. J.* The extended series of Tf alleles in Atlantic cod *Gadus morhua* L. In: *Marine organisms. New York, 1978*, p. 699—729.
- Jamieson A., Turner R. J.* Muscle protein differences in two eels *Anguilla anguilla* (L.) and *A. rostrata* (Le Seuer). — *Biol. J. Linnean Soc.*, 1980, vol. 13, p. 41—45.
- Jeffrey J. E.* Distribution of serum transferrin in spot *Leiostomus xanthurus*. — *Anim. Blood Groups Biochem. Genet.*, 1981, vol. 12, N 2, p. 139—143.

- Jensen G. L., Shelton W. L. Effect of estrogens on *Tilapia aurea*; implications for production of monosex genetic male tilapia. — *Aquaculture*, 1979, vol. 16, N 3, p. 233—242.
- \*Jin Sonia M., Toledi V. Citogenetica de *Astianax fasciatus* e *A. bimaculatus* (Characidae, Tetragonopterinae). — *Cienc. cult.*, 1975, vol. 27, N 10, p. 1122—1124.
- Johnson A. G. A survey of biochemical variants found in ground fish stocks from the North Pacific and Bering Sea. — *Anim. Blood Groups Biochem. Genet.*, 1977, vol. 8, N 1, p. 13—19.
- Johnson A. G., Beardsley A. J. Biochemical polymorphism of starry flounder *Platichthys stellatus* from the north-western and north-eastern Pacific Ocean. — *Anim. Blood Groups Biochem. Genet.*, 1975, vol. 6, N 1, p. 9—18.
- Johnson A. G., Utter F. M., Hodgins H. O. Electrophoretic variants of L-alpha-glycerophosphate dehydrogenase in Pacific Ocean perch (*Sebastes alutus*). — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1970a, vol. 27, N 5, p. 943—945.
- Johnson A. G., Utter F. M., Hodgins H. O. Interspecific variation of tetrazolium oxidase in *Sebastes* (rockfish). — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1970b, vol. 37, N 2, p. 281—285.
- Johnson A. G., Utter F. M., Hodgins H. O. Phosphoglucosylase polymorphism in Pacific Ocean perch, *Sebastes alutus*. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1971, vol. 39, N 2, p. 285—290.
- Johnson A. G., Utter F. M., Hodgins H. O. An electrophoretic investigation of the family Scorpaenidae. — *Fish. Bull.*, 1972, vol. 70, p. 403—413.
- Johnson A. G., Utter F. M., Hodgins H. O. Estimate of genetic polymorphism and heterozygosity in three species of rockfish (genus *Sebastes*). — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1973, vol. 44B, N 2, p. 397—406.
- Johnson G. B. Genetic polymorphism and enzyme function. In: *Molecular evolution*. Sunderland, 1976, p. 46—59.
- Johnson J. E. Albinistic carp, *Cyprinus carpio*, from Roosevelt Lake, Arizona. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1968, vol. 97, N 2, p. 209—210.
- Johnson M. S. Adaptive lactate dehydrogenase variation in the crested blenny, *Anoplarchus*. — *Heredity*, 1971, vol. 27, N 2, p. 205—226.
- Johnson M. S. Comparative geographic variation in *Menidia*. — *Evolution*, 1974, vol. 28, N 3, p. 607—618.
- Johnson M. S. Biochemical systematics of the atherinid genus *Menidia*. — *Copeia*, 1976, N 4, p. 662—691.
- Johnson M. S. Association of allozymes and temperature in the crested blenny *Anoplarchus purpureus*. — *Mar. Biol.*, 1977, vol. 41, N 2, p. 147—152.
- Johnson M. S., Micklewich M. F. Variability and evolutionary rates of characters. — *Evolution*, 1977, vol. 31, N 3, p. 642—648.
- Johnston R., Simpson T. H., Youngson A. F. Sex reversal in salmonid culture. — *Aquaculture*, 1978, vol. 13, N 2, p. 115—134.
- Johnston R., Simpson T. H., Youngson A. F., Whitehead C. Sex reversal in salmonid culture. 2. The progeny of sex-reversal rainbow trout. — *Aquaculture*, 1979a, vol. 18, N 1, p. 13—19.
- Johnston R., Simpson T. H., Walker A. F. Sex reversal in salmonid culture. 3. The production and performance of all-female populations of brook trout. — *Aquaculture*, 1979b, vol. 18, N 3, p. 241—252.
- \*Joswiak G. R., Starnes W. C., Moore W. S. Karyotypes of three species of the genus *Phoxinus* (Pisces: Cyprinidae). — *Copeia*, 1980, N 4, p. 913—916.
- Jurca V. Electroforeza hemoglobinei unor specii si linii de ciprinide in gel de poliacrilamida. — *Stud. cerc. biochim.*, 1974, vol. 17, N 3, p. 259—264.
- Jurca V., Matei G. Proteinele din muschii scheletici la unele specii si linii de ciprinide. — *Stud. cerc. biochim.*, 1975, vol. 18, N 2, p. 115—118.
- Kabai P., Csanyi V. Genetical analysis of tonic immobility in two subspecies of *Macropodus opercularis*. — *Acta biol.*, 1979, vol. 29, N 3, p. 295—298.
- Kajishima T. Heredities of de-coloration in the goldfish. — *Jap. J. Genet.*, 1965, vol. 40, p. 397—398.
- Kajishima T. In vitro analysis of gene depression in goldfish choroidal melanophores. — *J. Exp. Zool.*, 1975, vol. 191, N 1, p. 121—126.
- Kajishima T. Genetic and developmental analysis of some new color mutants in



- the goldfish, *Carassius auratus*. — *Genetics (USA)*, 1977, vol. 86, N 1, p. 161—174.
- Kajishima T., Takeuchi I. K.* Ultrastructural analysis of gene interaction and melanosome differentiation in the retinal pigment cells of the albino goldfish. — *J. Exp. Zool.*, 1977, vol. 200, N 3, p. 349—376.
- Kallman K. D.* Gynogenesis in the teleost *Mollienesia formosa* (Girard) with a discussion of the detection of parthenogenesis in vertebrates by tissue transplantation. — *J. Genet.*, 1962a, vol. 58, N 1, p. 7—21.
- Kallman K. D.* Population genetics of the gynogenetic teleost, *Mollienesia formosa*. — *Evolution*, 1962b, vol. 16, N 4, p. 497—504.
- Kallman K. D.* Genetics of tissue transplantation in isolated platyfish populations. — *Copeia*, 1964a, N 3, p. 513—522.
- Kallman K. D.* An estimate of the number of histocompatibility loci in the teleost *Xiphophorus maculatus*. — *Genetics (USA)*, 1964b, vol. 50, N 4, p. 583—595.
- Kallman K. D.* Sex determination in the teleost *Xiphophorus milleri*. — *Amer. Zool.*, 1965a, vol. 5, N 2, p. 246—247.
- Kallman K. D.* Genetics and geography of sex determination in the poeciliid fish, *Xiphophorus maculatus*. — *Zoologica (USA)*, 1965b, vol. 50, N 1, p. 151—190.
- Kallman K. D.* Evidence for the existence of transformer genes for sex in the teleost *Xiphophorus maculatus*. — *Genetics (USA)*, 1968, vol. 60, N 4, p. 811—828.
- Kallman K. D.* Different genetic basis of identical pigment patterns in two populations of platyfish, *Xiphophorus maculatus*. — *Copeia*, 1970a, N 3, p. 472—475.
- Kallman K. D.* Sex determination and the restriction of sex-linked pigment patterns to the X- and Y-chromosomes in populations of a poeciliid fish, *Xiphophorus maculatus*, from the Belize and Sibun rivers of British Honduras. — *Zoologica (USA)*, 1970b, vol. 55, N 1, p. 1—16.
- Kallman K. D.* Stable changes in pigment patterns after crossing-over in the teleost *Xiphophorus maculatus* (Abstr.). — *Genetics (USA)*, 1970c, vol. 64, N 2, pt 2, p. 32.
- Kallman K. D.* Inheritance of melanophore patterns and sex determination in the Montezuma swordtail, *X. montezumae cortezi* Rosen. — *Zoologica (USA)*, 1971, vol. 56, N 3, p. 77—94.
- Kallman K. D.* The sex-determining mechanism of the platyfish, *Xiphophorus maculatus*. — In: *Genetics and mutagenesis of fish*. Berlin etc., 1973, p. 19—28.
- Kallman K. D.* The platyfish, *Xiphophorus maculatus*. — In: *Handbook of genetics*. New York, 1975, vol. 4, p. 81—132.
- Kallman K. D., Atz J. W.* Gene and chromosome homology in fishes of the genus *Xiphophorus*. — *Zoologica (USA)*, 1966, vol. 51, N 4, p. 107—135.
- Kallman K. D., Borkoski V.* A sex-linked gene controlling the onset of sexual maturity in female and male platyfish (*Xiphophorus maculatus*), fecundity in females and adult size in males. — *Genetics (USA)*, 1978, vol. 89, N 1, p. 79—119.
- Kallman K. D., Borowsky R.* The genetics of gonadal polymorphism in two species of poeciliid fish. — *Heredity*, 1972, vol. 28, N 2, p. 297—310.
- Kallman K. D., Harrington R. W.* Evidence for the existence of homozygous clones in the self-fertilizing hermaphroditic teleost *Rivulus marmoratus* (Poey). — *Biol. Bull.*, 1964, vol. 26, N 1, p. 101—114.
- Kallman K. D., Schreibman M. P.* The origin and possible genetic control of new stable pigment patterns in the poeciliid fish *Xiphophorus maculatus*. — *J. Exp. Zool.*, 1971, vol. 176, N 2, p. 147—168.
- Kallman K. D., Schreibman M. P.* A sex-linked gene controlling gonadotrop differentiation and its significance in determining the age of sex maturation and size of the platyfish *Xiphophorus maculatus*. — *Genet. Comp. Endocrinol.*, 1973, vol. 21, N 2, p. 287—304.
- \**Kang Y. S., Park E. H.* Studies on the karyotypes and comparative DNA values in several Korean cyprinid fishes. — *Korean J. Zool.*, 1973a, vol. 16, N 1, p. 97—108.
- \**Kang Y. S., Park E. H.* Somatic chromosomes of the Manchurian trout, *Brachymystax lenok* (Salmonidae). — *Cytol. Inform. Serv.*, 1973b, vol. 15, p. 10—11.
- Kanis E., Refstie T., Gjerdem T.* A genetic analysis of egg, alevin and fry mortality

- in salmon (*Salmo salar*), sea trout (*S. trutta*) and rainbow trout (*S. gairdneri*). — *Aquaculture*, 1976, vol. 8, N 3, p. 259—268.
- Kao Y.-H. J., Farley T. M. Thermal modulation of pyruvate substrate inhibition in the B<sub>3</sub><sup>+</sup> and B<sub>3</sub><sup>-</sup> liver lactate dehydrogenases of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1978a, vol. 60B, N 2, p. 153—155.
- Kao Y.-H. J., Farley T. M. Purification and properties of allelic lactate dehydrogenase isozymes at the B<sup>2</sup> locus in rainbow trout, *Salmo gairdneri*. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1978b, vol. 61B, N 4, p. 507—512.
- Kato T. On domestication of salmonid fishes. — *Fish. Cult.*, 1974, vol. 11, N 10, p. 56—59.
- Kato T. Selective breeding of rainbow trout with regard to reproduction characteristic. — In: *Proc. 7th Japan—Soviet Joint Symp. on Aquaculture*, Sept. 1978, Tokyo, 1978, p. 137—144.
- Kaushik N. K. On the absence of pelvic fins in *Cirrhina mrigala* (Ham.) and anal fin in *Catla catla* (Ham.). — *Curr. Sci. (India)*, 1960, vol. 29, N 8, p. 316—317.
- Keese A., Langholz H. J. Electrophoretische Studien zur Populationsanalyse bei der Regenbogenforelle. — *Ztschr. Tierzücht. Zuchtungsbiol.*, 1974, Bd 91, N 1—2, S. 109—124.
- Kempf C. T., Underhill D. K. A serum esterase polymorphism in *Fundulus heteroclitus*. — *Copeia*, 1974, N 3, p. 792—794.
- Kenney W. C. Molecular nature of isozymes. — *Horizonts Biochem. Biophys.*, 1974, vol. 1, p. 38—61.
- Kepes K. L., Whitt G. S. Specific lactate dehydrogenase gene function in the differentiated liver of cyprinid fish. — *Genetics (USA)*, 1972, vol. 71 (Suppl.), p. 29.
- Kerrigan A. M. The inheritance of the crescent and twin spot marking in *Xiphophorus helleri*. — *Genetics (USA)*, 1934, vol. 19, N 6, p. 581—599.
- Keyvanfar A. Serologie et immunologie de deux especes de thonides (*Germo alalunga* Gm. et *Th. thynnus* L.) de l'Atlantique et de la Mediterranee. — *Rev. Trav. Inst. pêches mar.*, 1962, vol. 26, N 4, p. 407—450.
- Khanna N. D., Juneja R. K., Larsson B. Electrophoretic studies on esterases in the Atlantic salmon, *Salmo salar* L. — *Swed. J. Agr. Res.*, 1975a, vol. 5, N 4, p. 193—197.
- Khanna N. D., Juneja R. K., Larsson B. Electrophoretic studies on proteines and enzymes in the Atlantic salmon, *Salmo salar* L. — *Swed. J. Agric. Res.*, 1975b, vol. 5, N 4, p. 185—192.
- \*Khuda-Bukhsh A. R. Somatic chromosomes of an exotic fish, *Puntius japonicus*. — *J. Cytol. Genet. (India)*, 1975, Suppl. Bd, p. 1118.
- \*Khuda-Bukhsh A. R. Chromosomes in three species of fishes, *Aplocheilus panchax* (Cyprinodontidae), *Later calceifer* (Percidae) and *Gadusia charpa* (Clupeidae). — *Caryologia*, 1979a, vol. 32, N 2, p. 161—169.
- \*Khuda-Bukhsh A. R. Karyology of 2 species of hillstream fishes, *Barilius bendelisis* and *Rasbora daniconius* (Cyprinidae). — *Curr. Sci. (India)*, 1979b, vol. 48, N 17, p. 793—795.
- \*Khuda-Bukhsh A. R. A high number of chromosomes in the hillstream cyprinid, *Tor putitora* (Pisces). — *Experientia*, 1980, vol. 36, p. 173—174.
- \*Khuda-Bukhsh A. R., Manna G. K. Somatic chromosomes in seven species of teleostean fishes. — *Cytol. Inform. Serv.*, 1974, vol. 17, p. 5—6.
- Khuda-Bukhsh A. R., Nayak K. Karyomorphological studies in two species of hillstream fishes from Kashmir, India: occurrence of a high number of chromosomes. — *Cytol. Inform. Serv.*, 1982, vol. 33, p. 12—14.
- Kijima A., Fujio Y. Geographic distribution of IDH and LDH isozymes in chum salmon populations. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1978, vol. 45, N 3, p. 287—296.
- \*Kimizuka Y., Kobayashi H. Geographical distributions of karyological races of *Cobitis biwae*. — *Jap. J. Ichthyol.*, 1983, vol. 30, N 3, p. 308—312.
- \*Kimizuka Y., Kobayashi H., Mizuno N. Geographical distributions and karyotypes of *Cobitis takatsuensis* and *Niwaella delicata* (Cobitidae). — *Jap. J. Ichthyol.*, 1982, vol. 29, N 3, p. 305—310.
- Kimura Masao. Hemoglobin electrophoretic patterns of the loach, *Misgurnus anguillicaudatus*. — *Jap. J. Genet.*, 1976, vol. 51, N 2, p. 143—145.
- Kimura Masao. Protein polymorphism and geographic variation in the loach *Misgurnus*

- nus anguillicaudatus. — *Anim. Blood Groups Biochem. Genet.*, 1978a, vol. 9, N 1, p. 13—20.
- Kimura Masao*. Protein polymorphism and genic variation in a population of the loach *Cobitis delicata*. — *Anim. Blood Groups Biochem. Genet.*, 1978b, vol. 9, N 3, p. 183—186.
- Kimura Masao*. Phosphoglucumutase electrophoretic patterns of the loach *Cobitis biwa*. — *Anim. Blood Groups Biochem. Genet.*, 1978c, vol. 9, N 3, p. 187—190.
- Kimura Masao*. Geographical variation of lactate dehydrogenase and phosphoglucumutase in the loach, *Misgurnus anguillicaudatus*. — *Anim. Blood Groups Biochem. Genet.*, 1979, vol. 10, N 4, p. 253—256.
- Kimura Motoo*. Evolutionary rate at the molecular level. — *Nature*, 1968a, vol. 217, N 5129, p. 624—626.
- Kimura Motoo*. Genetic variability maintained in a finite population due to mutational production of neutral and nearly neutral isoalleles. — *Genet. Res.*, 1968b, vol. 11, N 3, p. 247—269.
- Kimura Motoo*. The neutral theory of molecular evolution and polymorphism. — *Scientia*, 1977, vol. 112, N 9—12, p. 687—707.
- Kimura Motoo*. The neutral theory of molecular evolution. Cambridge, 1983. 398 p.
- Kimura Motoo, Ohta T.* The average number of generation until fixation of a mutant gene in a finite population. — *Genetics (USA)*, 1969, vol. 61, N 3, p. 763—771.
- Kimura Motoo, Ohta T.* On some principles governing molecular evolution. — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1974, vol. 71, N 7, p. 2848—2852.
- Kincaid H. L.* A preliminary report of the genetic aspects of 150-day family weight in hatchery rainbow trout. — In: *Proc. 52nd Annu. Conf. West. Assoc. State Game Fish. Commiss. Portland*, 1972, p. 562—565.
- Kincaid H. L.* Iridescent metallic blue color variant in rainbow trout. — *J. Hered.*, 1975, vol. 66, N 2, p. 100—101.
- Kincaid H. L.* Inbreeding in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1976, vol. 33, N 11, p. 2420—2426.
- Kincaid H. L.* Rotational line crossing: an approach to the reduction of inbreeding accumulation in trout brood stocks. — *Progr. Fish-Cult.*, 1977, vol. 39, N 4, p. 179—181.
- Kincaid H. L.* Inbreeding in salmonids. — In: *Fish salmonid genetics: status in aquaculture*. Seattle, 1980, p. 1—42.
- Kincaid H. L.* Trout strain registry. Kearneysville, 1981. 118 p.
- Kincaid H. L.* Inbreeding in fish populations, used for aquaculture. *Aquaculture*, 1983, vol. 33, N 1—4, p. 215—227.
- Kincaid H. L., Bridges W. R., Limbach B. von.* Three generations of selection for growth rate in fall-spawning rainbow trout. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1977, vol. 106, N 6, p. 621—628.
- Kinghorn B. P.* Quantitative genetics in fish breeding: Ph. D. Thesis. Edinburg, 1981. 142 p.
- Kinghorn B. P.* Genetic effects in crossbreeding. 2. Multibreed selection indices. — *Ztschr. Tierzücht. Züchtungsbiol.*, 1982, Bd 99, S. 315—320.
- Kinghorn B. P.* Genetic variation in food conversion efficiency and growth in rainbow trout. — *Aquaculture*, 1983, vol. 32, N 1—2, p. 141—155.
- Kingsburg N., Masters G. I.* Heterogeneity, molecular weight interrelationships and developmental genetics of the esterase isoenzymes of the rainbow trout. — *Biochem. biophys. acta*, 1972, vol. 258, N 2, p. 455—465.
- Kirby R. F., Thompson U. W., Hubbs Cl.* Karyotypic similarities between the mexican and blind tetras. — *Copeia*, 1977, N 3, p. 578—580.
- Kirkpatrick M., Selander R. K.* Genetics of speciation in lake whitefishes in the al-legash basin. — *Evolution*, 1979, vol. 33, N 1, pt 2, p. 478—485.
- Kirpichnikov V. S.* Die genetischen Methoden der Selektion in der Karpfenzucht. — *Ztschr. Fisch.*, 1961, Bd 10, N 1—3, S. 137—163.
- Kirpichnikov V. S.* Efficiency of mass selection and selection for relatives in fish culture. — In: *FAO Fish. Repts (44)* Rome, 1968, vol. 4, p. 179—194.
- Kirpichnikov V. S.* Genetics of the common carp (*Cyprinus carpio L.*) and other edible fishes. — In: *Rep. FAO/UNDP (TA)*. Rome, 1971a, N 2926, p. 186—201.
- Kirpichnikov V. S.* Methods of fish selection. — In: *Rep. FAO/UNDP (TA)*. Rome, 1971b, N 2926, p. 202—227.



- Kirpichnikov V. S.* Biochemical polymorphism and microevolution processes in fish. — In: Genetics and mutagenesis of fish. Berlin etc., 1973a, p. 223—241.
- \**Kirpichnikov V. S.* On karyotype evolution in Cyclostomata and Pisces. — *Ikhthiologia* (Jugoslavia), 1973b, vol. 5, N 1, p. 55—77.
- Kirpichnikov V. S.* Genetic bases of fish selection. Berlin etc., 1981, 410 p.
- Kirpichnikov V. S., Faktorovitsch K. A.* Genetische Methoden der Fischkrankheitsbekämpfung. — *Ztschr. Fisch.*, 1969, Bd 17, H. 1—4, S. 227—236.
- Kirpichnikov V. S., Muske G. A.* Functional differences between allozymes in Pacific sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walb.). — In: Materials XVI Intern. Conf. Anim. Blood Groups Biochem. Polymorphism. Leningrad, 1979, vol. 4, p. 228—234.
- Kirpichnikov V. S., Muske G. A.* The adaptive value of biochemical polymorphisms in animal and plant populations. — In: Animal genetics and evolution. Hague, 1980, p. 183—193.
- Kirpichnikov V. S., Ilijasov Ju. I., Shart L. A., Faktorovich K. A.* Selection of common carp (*Cyprinus carpio*) for resistance to dropsy. — In: Advances in aquaculture, Farnham, 1979, p. 628—633.
- Kirschbaum F.* Zur Genetik einiger Farbmusternmutanten der Zebrabarbe *Brachydanio rerio* (Cyprinidae, Teleostei) und zum Phänotyp von Artbastarden der Gattung *Brachydanio*. — *Biol. Zbl.*, 1977, vol. 96, N 2, p. 211—222.
- \**Kitada J.-I., Tagawa M.* On the chromosomes of the rafeield eel (*Fluta alba* = *Monopterus albus*). — *Kromosomo* (Japan), 1972, N 88—89, p. 2804—2807.
- \**Kitada J.-I., Tagawa M.* Somatic chromosomes of three species of Cyclostomata. — *Cytol. Inform. Serv.*, 1975, vol. 18, p. 10—12.
- Klar G. T., Stalnaker G. B.* Electrophoretic variation in muscle lactate dehydrogenase in Snake Valley cutthroat trout, *Salmo clarki* subsp. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1979, vol. 64B, N 2, p. 291—394.
- Klar G. T., Stalnaker G. B., Farley T. M.* Comparative blood lactate response to low oxygen concentrations in rainbow trout, *Salmo gairdneri*, LDH-B2 phenotypes. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1979, vol. 63A, N 2, p. 237—240.
- Klose J., Wolf U.* Transitional hemizyosity of the maternally derived allele at the 6 PGD locus during early development of the cyprinid fish *Rutilus rutilus*. — *Biochem. Genet.*, 1970, vol. 4, N 1, p. 87—92.
- Klose J., Wolf U., Hitzeroth H., Ritter H., Atkin N. B., Ohno S.* Duplication of LDH gene loci by polyploidization in the fish order Clupeiformes. — *Humangenetics*, 1968, vol. 5, N 3, p. 190—196.
- Klose J., Hitzeroth H., Ritter H., Schmidt E., Wolf U.* Persistence of maternal isoenzyme patterns of the lactate dehydrogenase and phosphoglucumutase system during early development of the hybrid trout. — *Biochem. Genet.*, 1969a, vol. 3, N 1, p. 91—97.
- Klose J., Wolf U., Hitzeroth H., Ritter H., Ohno S.* Polyploidization in the fish family Cyprinidae, order Cypriniformes. 2. Duplication of the gene loci coding for LDH and 6-PGDH in various species of Cyprinidae. — *Humangenetics*, 1969b, vol. 7, N 3, p. 245—250.
- Klupp R.* Genetic variance of growth in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — *Aquaculture*, 1979, vol. 18, N 2, p. 115—122.
- Klupp R., Heil G., Pircher F.* Effects of interaction between strains and environment on growth traits in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — *Aquaculture*, 1978, vol. 14, N 3, p. 271—275.
- \**Knezevic B., Kavarić M., Fontana F.* Chromosome morphology of *Pachychilon pictum* (Cyprinidae, Pisces) from Shadar Lake. — *Poljoprivreda i Sumarstvo*, 1976, N 22, p. 3.
- Kobayashi H.* A cytological study on gynogenesis of the triploid ginbuna (*Carassius auratus langsdorfi*). — *Zool. Mag.*, 1971, vol. 80, N 9, p. 316—322.
- \**Kobayashi H.* Comparative study of karyotypes in the small and large races of spinous loaches (*Cobitis biwae*). — *Zool. Mag.*, 1976, vol. 85, N 1, p. 81—87.
- Kobayashi H., Ochi H.* Chromosome studies of the hybrids, ginbuna (*Carassius auratus langsdorfi*) × kinbuna (*C. auratus* subsp.) and ginbuna × loach (*Misgurnus anguillicaudatus*). — *Zool. Mag.*, 1972, vol. 81, N 2, p. 67—71.
- \**Kobayashi H., Kawashima J., Takeuchi N.* Comparative chromosome studies in the

- genus *Carassius* especially with a finding of polyploidy in the ginbuna (*C. auratus langsdorffi*). — *Jap. J. Ichthyol.*, 1970, vol. 17, N 4, p. 153—160.
- Kobayashi H., Ochi H., Takeuchi N.* Chromosome studies in the genus *Carassius*: comparison of *C. auratus grandoculis*, *C. a. buergeri* and *C. a. langsdorffi*. — *Jap. J. Ichthyol.*, 1973, vol. 20, N 1, p. 7—12.
- Kobayashi H., Nakano K., Nakamura M.* On the hybrids, 4n ginbuna (*Carassius auratus langsdorffi*) × kinbuna (*C. auratus* subsp.) and their chromosomes. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1977, vol. 43, N 1, p. 31—37.
- Kobayashi K., Hara A., Takano K., Hirai H.* Studies on subunit components of immunoglobulin M from a bony fish, the chum salmon, *Oncorhynchus keta*. — *Mol. Immun.*, 1982, vol. 19, N 1, p. 95—103.
- Koch H. J. A., Wilkins N. P., Bergström E., Evans J. C.* Further studies of the multiple components of the haemoglobins of *Salmo salar* L. — *Meded. Koninklijke Vlaamse Acad.*, 1967, vol. 29, N 7, p. 1—16.
- Koehn R. K.* The component of selection in the maintenance of a serum esterase polymorphism. — In: *Proc. 12th Intern. Congr. Genet. Tokyo*, 1968, vol. 1, p. 1227.
- Koehn R. K.* Esterase heterogeneity: dynamic of a polymorphism. — *Science*, 1969a, vol. 163, N 3870, p. 943—944.
- Koehn R. K.* Hemoglobins of fishes of the genus *Catostomus* in western North America. — *Copeia*, 1969b, N 1, p. 21—30.
- Koehn R. K.* Functional and evolutionary dynamics of polymorphic esterases in catostomid fishes. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1970, vol. 99, N 1, p. 219—228.
- Koehn R. K.* Biochemical polymorphism: a population strategy. — *Rapp. proc. verb. réun.*, 1971, vol. 161, p. 147—153.
- Koehn R. K., Johnson D. W.* Serum transferrin and serum esterase polymorphisms in an introduced population of the bigmouth buffalo fish, *Ictiobus cyprinellus*. — *Copeia*, 1967, N 4, p. 805—809.
- Koehn R. K., Rasmussen D. I.* Polymorphic and monomorphic serum esterase heterogeneity in catostomid fish populations. — *Biochem. Genet.*, 1967, vol. 1, N 2, p. 131—144.
- Koehn R. K., Williams G. G.* Genetic differentiation without isolation in the American eel, *Anguilla rostrata*. 2. Temporal stability of geographic pattern. — *Evolution*, 1978, vol. 32, N 3, p. 624—637.
- Koehn R. K., Peretz J. E., Merritt R. B.* Esterase enzyme function and genetical structure of population of the freshwater fish, *Notropis stramineus*. — *Amer. Natur.*, 1971, vol. 105, N 941, p. 51—68.
- Kok Leng Tay, Garside E. T.* Meristic comparisons of populations of mummichog *Fundulus heteroclitus* (L.) from Sable Island and mainland Nova Scotia. — *Can. J. Zool.*, 1972, vol. 50, N 1, p. 13—17.
- Komada N.* Influence of temperature on the vertebral number of the ayu. — *Copeia*, 1977, N 3, p. 572—573.
- Konishi Y., Taniguchi N.* Polymorphism in the liver esterase pattern of the spard fish *Dentex tunifrons*. — *Jap. J. Ichthyol.*, 1975, vol. 21, N 4, p. 220—222.
- Kornberg R. D., Klug A.* Nucleosome. — *Sci. Amer.*, 1981, vol. 244, N 2, p. 52—64.
- Kornfield I. L.* Evidence for rapid speciation in African cichlid fishes. — *Experientia*, 1978, vol. 34, N 3, p. 335—336.
- Kornfield I. L.* Distribution of constitutive heterochromatin and the evolution of sex chromosomes in *Fundulus*. — *Copeia*, 1981, N 4, p. 916—918.
- Kornfield I. L., Koehn R. K.* Genetic variation and speciation in New World cichlids. — *Evolution*, 1975, vol. 29, N 3, p. 427—437.
- Kornfield I. L., Nevo E.* Likely pre-Suez occurrence of a Red Sea fish *Aphanius dispar* in the Mediterranean. — *Nature*, 1976, vol. 264, N 5583, p. 289—291.
- Kornfield I. L., Rittle U., Richler C., Wahrman J.* Biochemical and cytological differentiation among cichlid fishes of the sea of Galilee. — *Evolution*, 1979, vol. 33, N 1, pt 1, p. 1—14.
- Kornfield I., Gagnon P. S., Sidell B. D.* Inheritance of allozymes in Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*). — *Can. J. Genet. Cytol.*, 1981, vol. 23, N 4, p. 715—720.
- Kornfield I., Sidell B. D., Gagnon P. S.* Stock definition in Atlantic herring (*Clupea*

- dehydrogenase in the loach (*Misgurnus fossilis*). — *Isoz. Bull.*, 1980, vol. 12, p. 82.
- Kührt P., Spielmann W. Investigation on the polymorphism of phosphoglucumutase (PGM) by isoelectric focusing on polyacrylamide gels. — In: XIV Congr. Genet., Contrib. Pap. Session, Abstr. Moscow, 1978, vol. 1, p. 134.
- Kwain W. Embryonic development, early growth and meristic variation in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) exposed to combinations of light intensity and temperature. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1975, vol. 32, N 3, p. 397—402.
- Kynard B. E. Population decline and change in frequencies of lateral plates in threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). — *Copeia*, 1979, N 4, p. 635.
- Kynard B., Curry K. Meristic variation in the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, from Auke Lake, Alaska. — *Copeia*, 1976, N 4, p. 811—816.
- Lagler K. F., Bailey R. M. The genetic fixity of differential characters in subspecies of the percid fish, *Boleosoma nigrum*. — *Copeia*, 1947, N 1, p. 50—59.
- \*Laliberte M. F., Lafaurie M., Lambert J. C., Ayraud N. Etude préliminaire du caryotype de *Mullus barbatus* Linne. — *Rapp. proc.-verb. réun.*, 1979, vol. 25—26, N 10, p. 125—130.
- Larkin P. A. A perspective on population genetics and salmon management. — *Can. J. Fish. Aqu. Sci.*, 1981, vol. 38, N 12, p. 1469—1475.
- Law W. M., Ellender R. D., Wharton J. H., Middlebrooks B. L. Fish cell culture: properties of a cell line from the sheepshead, *Archosargus probatocephalus*. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1978, vol. 23, N 4, p. 767—768.
- Leary R. F., Allendorf F. W., Knudsen K. L. Development stability and enzyme heterozygosity in rainbow trout. — *Nature*, 1983a, vol. 301, N 5895, p. 71—72.
- Leary R. F., Booke H. E., Moffitt C. M. Electrophoretic variation in American shad, *Alosa sapidissima*. — *Isoz. Bull.*, 1983b, vol. 16, p. 73.
- Leary R. F., Knudsen K. L., Allendorf F. W. Developmental instability of heterozygotes for a null allele at an LDH locus in rainbow trout. — *Isoz. Bull.*, 1983c, vol. 16, p. 76.
- Lee G. M., Wright J. E. Mitotic and meiotic analysis of brook trout, *Salvelinus fontinalis*. — *J. Hered.*, 1981, vol. 72, N 5, p. 321—327.
- Lee J. V. Observations sur la serologie et l'immunologie des trons rouges (*Thunnus thynnus* L.) de Mediterranee. — *Rapp. proc.-verb. réun.*, 1965, vol. 18, p. 225—228.
- \*Legendre P., Steven D. M. Denombrement des chromosomes chez quelques cypriins. — *Natur. can.*, 1969, vol. 96, p. 913—918.
- \*Le Grande W. H. Karyology of six species of Louisiana flatfishes (Pleuronectiformes: Osteichthyes). — *Copeia*, 1975, N 3, p. 516—522.
- \*Le Grande W. H. Cytotaxonomy and chromosomal evolution in North American catfishes (Siluriformes, Ictaluridae) with emphasis on *Noturus*: Ph. D. Thesis. Columbia, Ohio Univ., 1978.
- \*Le Grande W. H. The chromosome complement of *Arius felis* (Siluriformes, Ariidae). — *Jap. J. Ichthyol.*, 1980, vol. 27, N 1, p. 82—84.
- \*Le Grande W. H. Chromosomal evolution in North American catfishes (Siluriformes; Ictaluridae) with particular emphasis on the madtoms, *Noturus*. — *Copeia*, 1981, N 1, p. 33—52.
- \*Le Grande W. H., Cavender T. M. The chromosome complement of the stonecat madtom, *Noturus flavus* (Siluriformes, Ictaluridae) with evidence for the existence of a possible chromosomal race. — *Copeia*, 1980, N 2, p. 341—344.
- \*Le Grande W. H., Fitzsimons I. M. Karyology of the mulets *Mugil curema* and *M. cephalus* (Perciformes; Mugilidae) from Louisiana. — *Copeia*, 1976, N 2, p. 388—391.
- Leibel W. S., Markert C. L. Preliminary notes on the evolution of fish esterases. I. An electrophoretic survey of Caribbean reef fishes. — *Isoz. Bull.*, 1978, vol. 11, p. 58.
- Leopoldt M., Schmidtke J. Expression of genes in phylogenetically polyploid organisms. — In: *Genome evolution*. London etc., 1982, p. 217—233.
- Lerner I. M. Genetic homeostasis. Edinburgh, 1954. 134 p.
- Lestie J. F. A four point linkage group in *Poeciliopsis monacha* (Pisces: Poeciliidae). — *Isoz. Bull.*, 1979, vol. 12, p. 33.



- Leslie J. F. Linkage analysis of seventeen loci in poeciliid fish (genus *Poeciliopsis*). — *J. Hered.*, 1982, vol. 73, N 1, p. 19—23.
- Leslie J. F., Pontier P. J. Linkage conservation of homologous esterase loci in fish (Cyprinodontidae; Poeciliidae). — *Biochem. Genet.*, 1980, vol. 18, N 1—2, p. 103—115.
- Leslie J. F., Vrijenhoek R. C. Genetic analysis of natural populations of *Poeciliopsis monacha*: allozyme inheritance and pattern of mating. — *J. Hered.*, 1977, vol. 68, N 5, p. 301—306.
- Leslie J. F., Vrijenhoek R. C. Genetic dissection of clonally inherited genomes of *Poeciliopsis*. 1. Linkage analysis and preliminary assessment of deleterious gene loads. — *Genetics (USA)*, 1978, vol. 90, N 4, p. 801—811.
- Leuken W., Kaiser V. The role of melanoblasts in melanophore pattern polymorphism of *Xiphophorus* (Pisces, Poeciliidae). — *Experientia*, 1972, vol. 28, N 11, p. 1340—1341.
- Levan A., Fredga K., Sandberg A. A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. — *Hereditas*, 1964, vol. 52, N 2, p. 201—220.
- \*Levin B., Foster N. R. Cytotaxonomic studies in Cyprinodontidae: multiple sex chromosomes in *Germanella pulchra*. — *Notulae natur.*, 1972, N 446, p. 1—5.
- Lewis R. C. Selective breeding of rainbow trout at Hot Creek hatchery. — *Calif. Fish Game*, 1944, N 30, p. 95—97.
- Lewontin R. C. The genetic basis of evolutionary change. New York; London, 1974. 346 p.
- Lewontin R. C. Genetic heterogeneity of electrophoretic alleles. — In: XIV Intern. Congr. Genet., Contrib. Pap. Session, Abstr. Moscow, 1978, vol. 1, p. 467.
- Lewontin R. C., Hubby J. L. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. 2. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. — *Genetics (USA)*, 1966, vol. 54, N 2, p. 595—609.
- Li Ch. Ch. First course in population genetics. Pacific Grove (Calif.), 1976.
- \*Li K., Li Y.-C., Zhou M., Zhou D. Studies on the karyotypes of Chinese cyprinid fishes. 2. Karyotypes of four species of Xenocyprininae. — *Acta zool. sinica*, 1983, vol. 29, N 3, p. 207—213.
- Li Sh.-L., Tomita S., Riggs A. The hemoglobins of the pacific hagfish, *Eptatretus stoutii*. 1. Isolation, characterization and oxygen equilibria. — *Biochem. biophys. acta*, 1972, vol. 278, N 2, p. 344—354.
- \*Li Y.-C., Li K., Zhou D. Studies on karyotypes of Chinese cyprinid fishes. 1. Karyotypes of ten species of Abramidinae. — *Acta genet. sinica*, 1983, vol. 10, N 3, p. 216—222.
- Lieder U. Über einige genetische Probleme in der Fischzucht. *Ztschr. Fisch.*, 1956, Bd 5, H. 1—2, S. 133—142.
- Lieder U. Die Bewertung der Beschuppung des Karpfen bei der Zuchtauslese. — *Dtsch. Fisch.-Ztg.*, 1957, N 4, S. 206—213.
- Lieder U. Untersuchungsergebnisse über die Grätenzahlen bei 17 Süßwasserfischarten. — *Ztschr. Fisch.*, 1961, Bd 10, H. 2, S. 329—350.
- \*Lieppman M., Hubbs C. A karyological analysis of two cyprinid fishes, *Notemigonus crysoleucas* and *Notropis lutrensis*. — *Tex. Repts Biol. Med.*, 1969, vol. 27, p. 427—435.
- Ligny W. de. Polymorphism of serum transferrins in plaice. — In: Proc. 10th Eur. Conf. Anim. Blood Groups Biochem. Polymorphism. Paris, 1966, p. 373—378.
- Ligny W. de. Polymorphism of plasma esterases in flounder and plaice. — *Genet. Res.*, 1968, vol. 11, N 2, p. 179—182.
- Ligny W. de. Serological and biochemical studies on fish populations. — *Oceanogr. Mar. Biol., Annu. Rev.*, 1969, vol. 7, p. 411—513.
- Ligny W. de, Pantelouris E. M. Origin of the European eel. — *Nature*, 1973, vol. 246, N 5434, p. 518—519.
- Lim S. T., Bailey G. S. Gene duplication in salmonid fishes: evidence for duplicated but catalytically equivalent  $A_4$  lactate dehydrogenases. — *Biochem. Genet.*, 1977, vol. 15, N 7—8, p. 707—721.
- Lim S. T., Kay R. M., Bailey G. S. Lactate dehydrogenase isozymes of salmonid fish: evidence for unique and rapid functional divergence of duplicated  $H_4$  lactate dehydrogenases. — *J. Biol. Chem.*, 1975, vol. 250, N 5, p. 1790—1800.

- Limbach B. von.* Fish genetic laboratory. — In: Progress in sport fishery research, 1969. Washington, 1970, p. 110—117. (Res. Publ.; N 88).
- Lin C. C., Schipmann G., Kittrell W. A., Ohno S.* The predominance of heterozygotes found in wild goldfish of lake Erie at the gene locus for sorbitol dehydrogenase. — *Biochem. Genet.*, 1969, vol. 3, N 6, p. 603—607.
- Lin S. M., Sezaki K., Kobayasi H., Nakamura M.* Simplified techniques for determination of polyploidy in ginbuna *Carassius auratus langsdorfii*. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1978, vol. 44, N 6, p. 601—606.
- Lin S. M., Sezaki K., Hashimoto K., Nakamura M.* Distribution of polyploids of «ginbuna» *Carassius auratus langsdorfii* in Japan. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1980, vol. 46, N 4, p. 413—418.
- Lincoln R. F.* Sexual maturation in female triploid plaice, *Pleuronectes platessa*, and plaice-flounder, *Platichthys flesus*, hybrids. — *J. Fish Biol.*, 1981, vol. 19, N 5, p. 499—503.
- Linder D., Sumari O., Nyholm K., Sirkkomaa S.* Genetic and phenotypic variation in production traits in rainbow trout strains and strain crosses in Finland. — *Aquaculture*, 1983, vol. 33, N 1—4, p. 129—134.
- Lindroth A.* Heritability estimates of growth in fish. — *Aquilo. Ser. Zool.*, 1972, vol. 13, p. 77—80.
- Lindsey C. C.* Pleomerism, the widespread tendency among related fish species for vertebral number to be correlated with maximum body length. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1975, vol. 32, N 12, p. 2453—2469.
- Lindsey C. C.* Stocks are chameleons: plasticity in gill rakers of coregonid fishes. — *Can. J. Fish. Aqu. Sci.*, 1981, vol. 38, N 12, p. 1497—1506.
- Lindsey C. C., Arnason A. N.* A model for responses of vertebral numbers in fish to environmental influences during development. — *Can. J. Fish. Aqu. Sci.*, 1981, vol. 38, N 3, p. 334—347.
- Lindsey C. C., Clayton J. W., Franzin W. G.* Zoogeographic problems and protein variation in the *Coregonus clupeaformis* white fish species complex. — In: Biology of coregonid fishes. Winnipeg, 1970, p. 127—146.
- Locascio N. J., Wright J. E.* A study of achromatic regions in species of Salmonidae and Esocidae. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1973, vol. 45B, N 1, p. 13—16.
- Loch I. C.* Phenotypic variation in the lake whitefish, *Coregonus clupeaformis*, induced by introduction into a new environment. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1974, vol. 31, N 1, p. 55—62.
- Lodi E.* Un nuovo mutante di *Lebistes reticulatus* Peters. — *Boll. zool.*, 1967, vol. 34, p. 131—132.
- Lodi E.* Palla: a hereditary vertebral deformity in the guppy *Poecilia reticulata* Peters (Pisces, Osteichthyes). — *Genetica (Ned.)*, 1978a, vol. 48, N 3, p. 197—200.
- \**Lodi E.* Chromosome complement of the guppy, *Poecilia reticulata* Peters (Pisces, Osteichthyes). — *Caryologia*, 1978b, vol. 31, N 4, p. 475—477.
- Lodi E.* Induction of atypical gonapophyses within the gonapodial suspensorium of the palla mutant male of *Poecilia reticulata* Peters (Poeciliidae, Osteichthyes). — *Monit. zool. ital.*, 1979, vol. 13, N 2—3, p. 95—104.
- Lodi E.* Competition between Palla and normal bearing spermatozoa of *Poecilia reticulata* (Pisces; Poeciliidae). — *Copeia*, 1981, N 3, p. 624—629.
- \**Lodi E., Marchionni V.* Chromosome complement of the masked loach *Sabanejewia larvata* (De Fil.) (Pisces, Osteichthyes). — *Caryologia*, 1980a, vol. 33, N 4, p. 435—440.
- \**Lodi E., Marchionni V.* The karyotypes of *Gambusia affinis holbrooki* Gir. from Viveron lake (Italy) and from an artificial lake of Nicosia (Cyprus) (Pisces, Poeciliidae). — *Atti Soc. ital. sci. natur.*, 1980b, vol. 121, N 3, p. 211—220.
- Lou Y. D., Purdom C. E.* Diploid gynogenesis induced by hydrostatic pressure in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Rich. — *J. Fish Biol.*, 1984, vol. 24, N 6, p. 665—670.
- Loudenslager E. J., Gall G. A. E.* Geographic patterns of protein variation and subspeciation in cutthroat trout, *Salmo clarki*. — *Syst. Zool.*, 1980, vol. 29, N 1, p. 27—42.
- Loudenslager E. J., Kitchin R. M.* Genetic similarity of two forms of cutthroat trout, *Salmo clarki*, in Wyoming. — *Copeia*, 1979, N 4, p. 673.

- \*Loudenslager E. J., Thorgaard G. H. Karyotypic and evolutionary relationships of the Yellowston (*Salmo clarki bouvieri*) and West-Slope (*S. c. lewisi*) cutthroat trout. — J. Fish. Res. Board Can., 1979, vol. 36, N 6, p. 630—635.
- Lovshin L. D., Da Silva A. B. Culture of monosex and hybrid tilapias. — In: FAO/CIFA Symp. Aquacult. Africa. Rome, 1976, p. 548—564. (CIFA Tech. Pap. 4, Suppl. 1).
- Lowe T. P., Larkin J. R. Sex reversal in *Betta splendens* Regan with emphases on the problem of sex determination. — J. Exp. Zool., 1975, vol. 191, N 1, p. 25—30.
- Lucas G. A. Factors, affecting sex determination in *Betta splendens*. — Genetics (USA), 1968, vol. 60, N 1, pt 2, p. 199—200.
- Lucas G. A. A mutation limiting the development of red pigment in *Betta splendens*, the Siamese fighting fish. — Proc. Iowa Acad. Sci., 1972, vol. 79, N 1, p. 31—33.
- Ludke J. L., Ferguson D. E., Burke W. D. Some endrin relationships in resistant and susceptible populations of golden shiners, *Notemigonus chrysoleucas*. — Trans. Amer. Fish. Soc., 1968, vol. 97, N 3, p. 260—263.
- \*Lueken W. Chromosomenzahlen bei *Orestias* (Pisces, Cyprinodontidae). — Mitt. Hamburg. zool. Mus. Inst., 1962, Bd 60, S. 195—198.
- Luey J. E., Krueger C. C., Schreiner D. R. Genetic relationships among smelt, genus *Osmerus*. — Copeia, 1982, N 3, p. 725—728.
- Lush I. E. Polymorphism of a phosphoglucomutase isoenzymes in the herring (*Clupea harengus*). — Comp. Biochem. Physiol., 1969, vol. 30, N 2, p. 391—397.
- Lush I. E. Lactate dehydrogenase isoenzymes and their genetic variation in coalfish (*Gadus virens*) and cod (*Gadus morhua*). — Comp. Biochem. Physiol., 1970, vol. 32, N 1, p. 23—32.
- Lush I. E., Cowey C. B., Knox D. The lactate dehydrogenase isozymes of twelve species of flatfish (Heterosomata). — J. Exp. Zool., 1969, vol. 171, N 1, p. 105—118.
- Lush J. L. Methods of measuring the heritability of individual differences among farm animals. — In: Proc. 7th Intern. Congr. Genetics. Cambridge, 1941, p. 199.
- Macek K. J., Sanders H. O. Biological variation in the susceptibility of fish and aquatic invertebrates to DDT. — Trans. Amer. Fish. Soc., 1970, vol. 99, N 1, p. 89—90.
- Mackie M., Jones B. W. The use of electrophoresis of the watersoluble (sarcoplasmic) proteins of fish muscle to differentiate the closely related species of hake (*Merluccius* sp.). — Comp. Biochem. Physiol., 1978, vol. 59B, N 2, p. 95—98.
- \*Makino S. The chromosomes of two elasmobranch fishes. — Cytologia, 1937, N 2, p. 867—876.
- \*Makino S. The chromosomes of the carp, *Cyprinus carpio*, including those of some related species of Cyprinidae for comparison. — Cytologia, 1939, vol. 9, N 4, p. 430—437.
- Makino S., Ozima Y. Formation of the diploid eggs nucleus due to suppression of the second maturation division, induced by refrigeration of eggs of the carp, *Cyprinus carpio*. — Cytologia, 1943, vol. 13, N 1, p. 55—60.
- Malecha S., Ashton G. C. Inbreeding in *Tilapia* ssp. in Hawaii. — In: Proc. 12th Intern. Congr. Genet. Tokyo, 1968, vol. 1, p. 224.
- Mangaly G., Jamieson A. Genetic tags applied to the European hake, *Merluccius merluccius*. — Anim. Blood Groups Biochem. Genet., 1979, vol. 10, N 1, p. 39—48.
- Mann G. J., McCart J. P. Comparison of sympatric dwarf and normal populations of least cisco (*Coregonus sardinella*) inhabiting Trout Lake, Yukon territory. — Can. J. Fish. Aqu. Sci., 1981, vol. 38, N 2, p. 240—244.
- \*Manna G. K., Khuda-Bukhsh A. R. Somatic chromosomes of two hybrid carps. — Cytol. Inform. Serv., 1974, vol. 16, p. 26—28.
- \*Manna G. K., Khuda-Bukhsh A. R. Karyomorphology of cyprinid fishes and cytological evaluation of the family. — Nucleus (India), 1977, vol. 20, N 1—2, p. 119—127.



- \*Manna G. K., Khuda-Bukhs A. R. Karyomorphological studies in three species of teleostean fishes. — *Cytologia*, 1978, vol. 43, N 1, p. 69—73.
- \*Manna G. K., Prasad R. Chromosomes in three species of fish. — *Nucleus (India)*, 1973, vol. 16, N 3, p. 150—157.
- \*Manna G. K., Prasad R. Cytological evidence for two forms of *Mystus vittatus* as two species. — *Nucleus (India)*, 1974a, vol. 17, N 1, p. 4—8.
- \*Manna G. K., Prasad R. Chromosome analysis in three species of fishes belonging to family Gobiidae. — *Cytologia*, 1974b, vol. 39, N 3, p. 609—618.
- Manwell C. The blood proteins of cyclostomes: a study in phylogenetic and ontogenetic biochemistry. — In: *The biology of myxine*. Oslo, 1963, p. 372—455.
- Manwell C., Baker C. M. A. Molecular biology and the origin of species. Heterosis, protein polymorphism and animal breeding. London, 1970. 394 p.
- Manwell C., Baker C. M. A., Childers W. The genetics of hemoglobin in hybrids. I. A molecular basis for hybrid vigour. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1963, vol. 10, N 1, p. 103—120.
- Marchalonis J. J. Conservatism in the evolution of immunoglobulin. — *Nature, New Biol.*, 1972, vol. 236, N 64, p. 84—86.
- Marchalonis J. J. Immunity in evolution. Cambridge (USA), 1977. 316 p.
- Marckmann K. Is there any correlation between metabolism, and number of vertebrae (and other meristic characters) in the sea trout (*Salmo trutta trutta* L.). — *Medd. Dan. fisk.-og havUnders.*, 1954, vol. 1, N 3, p. 1—9.
- Marcus T. R., Gordon M. Transplantation of the Sc melanoma in fishes. — *Zoologica*, 1954, vol. 39, N 3, p. 123—131.
- Margoliash E., Ferguson-Miller S., Chae Hee-Kang, Brautigan D. L. Do evolutionary changes in cytochrome C structure reflect functional adaptations. — *Fed. Proc.*, 1976, vol. 35, N 10, p. 2124—2130.
- \*Márián T., Krasznai Z. Comparative karyological investigations on chinese carps. — In: *Increasing productivity of fishes by selection and hybridization*. Szarvas, 1978a, p. 79—97.
- \*Márián T., Krasznai Z. Zytologische Untersuchungen bei der Familie Cyprinidae (Pisces). — *Biol. Zbl.* 1978b, Bd 97, H. 2, S. 205—214.
- Markert C. L. Isozymes. — In: *Isozymes*. London; New York, 1975, vol. 1, p. 1—9.
- Markert C. L. Isozymes: conceptual history and biological significance. — In: *Isozymes: current topics in biological and medical research*. Vol. 7. Molecular structure and regulation. New York, 1983, p. 1—17.
- Markert C. L., Faulhaber I. Lactate dehydrogenase isozyme pattern of fish. — *J. Exp. Zool.*, 1965, vol. 159, N 2, p. 319—332.
- Markert C. L., Möller F. Multiple forms of enzymes; tissue, ontogenetic and specific patterns. — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1959, vol. 45, N 5, p. 753—763.
- Markert C. L., Ursprung H. Developmental genetics. Prentice-Hall, 1971. 214 p.
- Markert C. L., Shaklee J. B., Whitt G. S. Evolution of a gene. — *Science*, 1975, vol. 189, N 4197, p. 102—114.
- Marneux M. Étude de l'isotypie et de l'allotypie de la transferrine chez *Ictalurus melas*. — *Ann. embryol. morphogen.*, 1972, vol. 5, N 3, p. 227—245.
- Martin F. D., Richmond R. C. An analysis of five enzyme gene loci in four etheostomid species (Percidae: Pisces) in an area of possible introgression. — *J. Fish Biol.*, 1973, vol. 5, N 3, p. 511—517.
- Maskell M., Parkin D. T., Vespoor E. Apostatic selection by sticklebacks upon a dimorphic prey. — *Heredity*, 1978, vol. 39, N 1, p. 83—90.
- Massaro E. J. Isozyme patterns of coregonine fishes: evidence for multiple cistrons for lactate and malate dehydrogenases and achromatic bands in the tissues of *Prosopium cylindraceum* (Pallas) and *P. coulteri* (Eig. and Eig.). — *J. Exp. Zool.*, 1972, vol. 179, N 2, p. 247—262.
- Massaro E. J., Booke H. E. Photoregulation of the expression of lactate dehydrogenase isozymes in *Fundulus heteroclitus* (L.). — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1971, vol. 38B, N 2, p. 327—332.
- Massaro E. J., Booke H. E. A mutant A-type lactate dehydrogenase subunit in *Fundulus heteroclitus*. — *Copeia*, 1972, N 2, p. 298—302.
- Massaro E. J., Markert C. L. Isozyme patterns of salmonid fishes: evidence for multiple cistrons for lactate dehydrogenase polypeptides. — *J. Exp. Zool.*, 1968, vol. 168, N 2, p. 223—238.

- Massejff R., Godet R., Gombert J.* Les proteines seriques de *Protopterus annectens*. Etude electrophoretique. — C. r. seances Soc. biol., 1963, vol. 157, N 1, p. 167—173.
- Mather K.* The genetical basis of heterosis. — Proc. Roy. Soc. London B, 1955, vol. 144, N 915, p. 143—162.
- Matsui Y.* Genetical studies of fresh-water fish. 2. On the hybrid of *Cyprinus carpio* L. and *Carassius carassius* (L.) (*auratus* L.). — J. Imper. Fish. Exp. St., 1931, vol. 2, p. 129—137.
- Matsui Y.* Genetical studies of gold-fish of Japan. 1. On the varieties of gold-fish and the variations in their external characteristics. 2. On the Mendelian inheritance of the telescope eyes of gold-fish. 3. On the inheritance of caudal and anal fins of gold-fish. — J. Imper. Fish. Inst., 1934, vol. 30, N 1, p. 1—96.
- Matsui Y.* Gold-fish. — In: Exhibits intern. Genet. Symp. Tokyo; Kyoto, 1956, p. 97—105.
- Matsumoto J., Kajishima T., Hama T.* Relation between the pigmentation and pterin derivatives of chromatophores during development in the normal black and transparent scaled types of goldfish (*Carassius auratus*). — Genetics (USA), 1960, vol. 45, N 9, p. 1178—1192.
- Matsuzawa T., Hamilton J. B.* Polymorphism in lactate dehydrogenases of skeletal muscle associated with YY sex chromosomes in medaka (*Oryzias latipes*). — Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 1973, vol. 142, N 1, p. 232—236.
- Matthey R.* Les chromosomes des vertebres. Lausanne, 1949. 365 p.
- Mauro M. L., Micheli G.* DNA reassociation kinetics in diploid and phylogenetically tetraploid Cyprinidae. — J. Exp. Zool., 1979, vol. 208, N 3, p. 407—416.
- May B., Utter F. M., Allendorf F. W.* Biochemical genetic variation in pink and chum salmon. Inheritance of intraspecific variation and apparent absence of interspecific introgression following massive hybridization of hatchery stocks. — J. Hered., 1975, vol. 66, N 4, p. 227—232.
- May B., Stoneking M., Wright J. E.* Joint segregation of malate dehydrogenase and diaphorase loci in brown trout (*Salmo trutta*). — Trans. Amer. Fish. Soc., 1979a, vol. 108, N 4, p. 373—377.
- May B., Wright J. E., Stoneking M.* Joint segregation of biochemical loci in Salmonidae: results from experiments with *Salvelinus* and review of the literature on other species. — J. Fish. Res. Board Can., 1979b, vol. 36, N 6, p. 1114—1128.
- May B., Wright J. E., Stoneking M.* Joint segregation of biochemical loci in Salmonidae. 2. Linkage associations from a hybridized *Salvelinus* genome (*S. namaycush* × *S. fontinalis*). — Genetics (USA), 1980, vol. 95, N 3, p. 707—726.
- McAndrew B. J., Majumdar K. C.* Tilapia stock identification using electrophoretic markers. — Aquaculture, 1983, vol. 30, N 2, p. 249—261.
- McAndrew B. J., Ward R. D., Beardmore J. A.* Lack of relationship between morphological variance and enzyme heterozygosity in the plaice, *Pleuronectes platessa*. — Heredity, 1982, vol. 48, N 1, p. 117—125.
- McCart P., Andersen B.* Plasticity of gillraker number and length in *Oncorhynchus nerka*. — J. Fish. Res. Board Can., 1967, vol. 24, N 9, p. 1999—2002.
- McConkey E. H., Taylor B. J., Dug Phan.* Human heterozygosity: a new estimate. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1979, vol. 78, N 12, p. 6500—6504.
- McDonald J. F., Ayala F. J.* Gene regulation in adaptive evolution. — Can. J. Genet. Cytol., 1978, vol. 20, N 2, p. 159—175.
- McGabe M. M., Dean D. M.* Esterase polymorphisms in the scipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*. — Comp. Biochem. Physiol., 1970, vol. 34, N 3, p. 671—681.
- McIntyre P.* Crossing-over within the macromelanophore gene in the platyfish, *Xiphophorus maculatus*. — Amer. Natur., 1961, vol. 95, N 884, p. 323—324.
- McIntyre J.* Selection to increase yield of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. — In: Salmonid Ecosystems of the North Pacific. Corvallis, 1980.
- McIntyre J. D., Amend D. F.* Heritability of tolerance for infectious hematopoietic

- neerosis in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1978, vol. 107, N 2, p. 305—308.
- McIntyre J. D., Blanc J. M. A genetic analysis of hatching time in steelhead trout (*Salmo gairdneri*). — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1973, vol. 30, N 1, p. 137—139.
- McIntyre J. D., Johnson A. K. Relative yield of two transferrin phenotypes in coho salmon. — *Progr. Fish-Cult.*, 1977, vol. 39, N 2, p. 175—177.
- McKay F. E. Behavioral aspects of population dynamics in unisexual-bisexual *Poeciliopsis* (Pisces: Poeciliidae). — *Ecology*, 1971, vol. 52, N 5, p. 770—790.
- McKenzie J. A. Comparative electrophoresis of tissue from blueback herring *Alosa aestivalis* (Mitchill) and caspneau, *Alosa pseudoharengus* (Wilson). — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1973, vol. 44B, N 1, p. 65—68.
- McKenzie J. A., Martin Ch. Transferrin polymorphism in blueback herring, *Alosa aestivalis* (Mitchill). — *Can. J. Zool.*, 1975, vol. 53, N 11, p. 1479—1482.
- McKenzie J. A., Pain H. Variation in the plasma proteins of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). — *Can. J. Zool.*, 1969, vol. 47, N 5, p. 759—761.
- McPhail J. D., Jones R. L. A simple technique for obtaining chromosomes from teleost fishes. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1966, vol. 23, N 4, p. 767—768.
- Mendel G. Versuche über Pflanzenhybriden. Brünn, 1865, N 4, p. 47 p.
- Menzel B. W. Biochemical systematics and evolutionary genetics of the common shiner species group. — *Biochem. Syst. Ecol.*, 1976, vol. 4, N 4, p. 281—293.
- Menzel B. W., Darnell R. M. Morphology of naturally occurring triploid fish related to *Poecilia formosa*. — *Copeia*, 1973, N 2, p. 350—352.
- Menzel R. W. Further notes on the albino catfish. — *J. Hered.*, 1959, vol. 49, N 6, p. 284—293.
- Merla G. Ein Beitrag zur Kenntnis der Anfälligkeit von Spiegel und Nacktkarpfen gegenüber der infektiösen Bauchwassersucht. — *Dtsch. Fisch.-Ztg.*, 1959, N 6, S. 58—62.
- Merla G. Grundlagen der Fischzucht. — In: *Industriemässige Fischproduktion*. — Berlin, 1979, p. 219—234.
- Merla G. Farbvarianten und ihre Vererbung bei Wirtschaftsfischen. — *Ztschr. Binnenfisch. DDR*, 1982, Bd 29, N 5, S. 155—158.
- Merla G., Seeland G. Tendenzen und Probleme in der Karpfenzucht. Notizen über eine Reise in die Ungarische Volksrepublik. — *Ztschr. Binnenfisch. DDR*, 1984, Bd 31, H. 1, S. 5—8.
- \*Merlo S. Osservazioni cariologiche su *Salmo carpio*. — *Boll. zool.*, 1957, vol. 24, N 2, p. 253—258.
- \*Merrilees M. J. Karyotype of *Galaxias maculatus* from New-Zealand. — *Copeia*, 1975, N 1, p. 176—178.
- Merritt R. B. Geographical distribution and enzymatic properties of lactate dehydrogenase allozymes in the fat head minnow, *Pimephales promelas*. — *Amer. Natur.*, 1972, vol. 106, N 949, p. 173—184.
- Merritt R. B., Rogers J. F., Kurz B. J. Genic variability in the longnose dace, *Rhinichthys cataractae*. — *Evolution*, 1978, vol. 32, N 1, p. 116—124.
- Mester L., Tesio C. Recherches systematiques basées sur l'électrophorese chez certain Blennidae (Pisces) de la mer Noire. — *Rev. noun. biol.*, 1975, vol. 20, N 2, p. 113—116.
- Metcalf R. A., Whitt G. S., Childers W. T. Inheritance of esterases in the white crappie (*Pomoxis annularis*), black crappie (*P. nigromaculatus*) and their F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> interspecific hybrids. — *Anim. Blood Groups Biochem. Genet.*, 1972, vol. 3, N 1, p. 19—33.
- Miaskowski M. Variabilitätsstudien an den Flossen der Cypriniden. — *Arch. Fischereiwiss.*, 1957, Bd 8, H. 1—2, S. 32—53.
- \*Michele J. L., Takahashi C. S. Comparative cytology of *Tilapia rendalli* and *Geophagus brasiliensis* (Cichlidae, Pisces). — *Cytologia*, 1977, vol. 42, N 3—4, p. 535—537.
- \*Michele J. L., Takahashi C., Ferrari I. Karyotype study of some species of the family Loricaridae (Pisces). — *Cytologia*, 1977, vol. 42, N 3—4, p. 539—546.
- Milkman R. How much room is left for non-Darwinian evolution? — In: *Evolution of Genetic System*. Brookhaven, 1972, p. 217—229. (Symp. Biol. Vol. 2).
- Millenbach C. Genetic selection of steelhead trout for management purposes. — In: *Intern. Salmon Found. Spec. Publ. Ser.* 1973, vol. 4, N 1, p. 253—257.



- Miller E. T., Whitt G. S. Lactate dehydrogenase isozyme synthesis and cellular differentiation in the teleost retina. — In: *Isozymes*. London; New York, 1975, vol. 2, p. 359—374.
- Miller R. R. Classification of the native trouts of Arizona with the description of a new species, *Salmo apache*. — *Copeia*, 1972, N 3, p. 401—422.
- Miller R. R., Echelle A. A. *Cyprinodon tularosa*, a new cyprinodontid fish from the Tularosa basin, New Mexico. — *South-west. Natur.*, 1975, vol. 19, N 4, p. 365—377.
- Miller R. R., Fitzsimons J. M. *Ameca splendens*, a new genus and species of goodeid fish from Western Mexico, with remarks on the classification of the Goodeidae. — *Copeia*, 1971, N 1, p. 1—13.
- Miller R. R., Hubbs C. L. Systematics of *Gasterosteus aculeatus*, with particular reference to intergradation and introgression along the Pacific Coast of North America: a commentary on a recent contribution. — *Copeia*, 1969, N 1, p. 62—69.
- Miller R. R., Schultz R. J. All-female strains of the teleost fishes of the genus *Poeciliopsis*. — *Science*, 1959, vol. 130, N 3389, p. 1956—1957.
- Miller R. R., Walters V. A new genus of cyprinodontid fish from Nuevo Leon, Mexico. — *Cont. Sci. Nat. Hist. Mus. Los Angeles C.*, 1972, vol. 233, p. 1—13.
- Mires D. Theoretical and practical aspects of the production of all-male *Tilapia* hybrids. — *Bamidgeh*, 1977, vol. 29, N 2, p. 94—101.
- Mirsky A. E., Rees H. The desoxiribonucleic acid content of animal cells and its evolutionary significance. — *J. Gen. Physiol.*, 1951, vol. 34, N 3, p. 451—462.
- Mitton J. B., Koehn R. K. Genetic organization and adaptive response of allozymes to ecological variables in *Fundulus heteroclitus*. — *Genetics (USA)*, 1975, vol. 79, N 1, p. 97—111.
- Moav R. Genetic improvement in aquaculture industry. — In: *Advances in aquaculture*. Farnham, 1979, p. 610—622.
- Moav R., Wohlfarth G. Genetic improvement of carp. I. Theoretical background. — *Bamidgeh*, 1960, vol. 12, N 1, p. 5—12.
- Moav R., Wohlfarth G. Breeding schemes for the genetic improvement of edible fish. — In: *Progress report, 1962*. Jerusalem, 1963, p. 1—40.
- Moav R., Wohlfarth G. Breeding schemes for the genetic improvement of edible fish. — In: *Progress report, 1964—1965*. Jerusalem, 1967, p. 1—56.
- Moav R., Wohlfarth G. Genetic improvement of yield in carp. — In: *FAO Fish. Repts (44)*. Rome, 1968, vol. 4, p. 12—29.
- Moav R., Wohlfarth G. Genetic correlation between seine escapability and growth capacity in carp. — *J. Hered.*, 1973a, vol. 61, N 4, p. 153—157.
- Moav R., Wohlfarth G. Carp breeding in Israel. — In: *Agricultural genetics*. New York; Toronto, 1973b, p. 295—318.
- Moav R., Wohlfarth G. Magnification through competition of genetic differences in yield capacity in carp. — *Heredity*, 1974, vol. 33, N 2, p. 181—202.
- Moav R., Wohlfarth G. Two-way selection for growth rate in the common carp (*Cyprinus carpio* L.). — *Genetics (USA)*, 1976, vol. 82, N 1, p. 83—101.
- Moav R., Wohlfarth G., Soller M. Breeding schemes for the genetic improvement of edible fish. — In: *Progress report, 1963*. Jerusalem, 1964, p. 1—46.
- Moav R., Ankorion J., Wohlfarth W. G. Genetic investigation and breeding methods of carp in Israel. — In: *Rep. FAO/UNDP (TA)*. Rome, 1971, N 2926, p. 160—185.
- Moav R., Finkel A., Wohlfarth G. Variability of intermuscular bones, vertebrae, ribs, dorsal fine rays and skeletal disorders in the common carp. — *Theor. Appl. Genet.*, 1975a, vol. 46, N 1, p. 33—43.
- Moav R., Hulata G., Wohlfarth G. Genetic differences between the Chinese and European races of the common carp. I. Analysis of genotype — environment interactions for growth rate. — *Heredity*, 1975b, vol. 34, N 3, p. 323—330.
- Moav R., Brody T., Wohlfarth G., Hulata G. Applications of electrophoretic markers to fish breeding. I. Advantages and methods. — *Aquaculture*, 1976a, vol. 9, N 3, p. 217—218.
- Moav R., Soller M., Hulata G. Genetic aspects of the transition from traditional to modern fish farming. — *Theor. Appl. Genet.*, 1976b, vol. 47, N 2, p. 285—290.

- Moav R., Brody T., Hulata G. Genetic improvement of wild fish populations. — Science, 1978, vol. 201, N 4361, p. 1090—1094.
- Moav R., Brody T., Wohlfarth G., Hulata G. A proposal for the continuous production of F<sub>1</sub> hybrids between the European and Chinese races of the common carp in traditional fish farms of Southeast Asia. — In: Advances in aquaculture. Farnham, 1979, p. 635—638.
- Monaco P. J., Rasch E. M., Balsano J. S., Turner B. J. Muscle protein phenotypes and the probable evolutionary origin of an unisexual fish, *Poecilia formosa*, and its triploid derivatives. — J. Exp. Zool., 1982, vol. 221, N 2, p. 265—274.
- Monaco P. J., Rasch E. M., Balsano J. S. Apomictic reproduction in the Amazon molly, *Poecilia formosa*, and its triploid hybrids. — In: Evolutionary genetics of fishes. New York; London, 1984, p. 311—328.
- Moodie G. E. E. Predation, natural selection and adaptation in an unusual threespine stickleback. — Heredity, 1972, vol. 28, N 2, p. 155—168.
- Moon T. W., Hochachka P. W. Temperature and the kinetic analysis of trout isocitrate dehydrogenases. — Comp. Biochem. Physiol., 1972, vol. 42B, N 4, p. 724—730.
- Moore W. S. A mutant affecting chromatophore proliferation in a poeciliid fish. — J. Hered., 1974, vol. 65, p. 326—330.
- Moore W. S. Components of fitness in the unisexual fish *Poeciliopsis monacha-occidentalis*. — Evolution, 1976, vol. 30, N 3, p. 564—578.
- Moore W. S. A histocompatibility analysis of inheritance in the unisexual fish *Poeciliopsis 2 monacha-lucida*. — Copeia, 1977, N 2, p. 213—223.
- Moore W. S., Bradley E. A. The population structure of an asexual vertebrate  $P_{2m-1}$  (Pisces: Poeciliidae). — Evolution, 1979, vol. 33, N 2, p. 563—578.
- Moore W. S., McKay F. E. Coexistence in unisexual-bisexual species complexes of *Poeciliopsis* (Pisces: Poeciliidae). — Ecology, 1971, vol. 52, N 5, p. 791—799.
- Moore W. S., Miller R., Schultz R. Distribution, adaptation and probable origin of an all-female form of *Poeciliopsis* (Pisces: Poeciliidae) in northwestern Mexico. — Evolution, 1970, vol. 24, N 4, p. 789—795.
- \*Moreira F. O., Bertollo A. C., Galetti P. M. Evidence for a multiple sex chromosome system with female heterogamety in *Apareiodon affinis* (Pisces, Parodontidae). — Caryologia, 1980, vol. 33, N 1, p. 83—91.
- \*Morelli S., Bertollo L. A. C., Foresti F., Moreira F., Almeida-Toledo F. S. Cytogenetic considerations on the genus *Astyanax* (Pisces, Characidae). 1. Karyotypic variability. — Caryologia, 1983a, vol. 36, N 3, p. 235—244.
- Morelli S., Bertollo L. A. C., Moreira F. Cytogenetic considerations on the genus *Astyanax* (Pisces, Characidae). 2. Occurrence of natural triploidy. — Caryologia, 1983b, vol. 36, N 3, p. 245—250.
- Morgan R. P., Ulanowicz N. I. The frequency of muscle protein polymorphism in *Menidia menidia* (Atherinidae) along the Atlantic coast. — Copeia, 1976, N 2, p. 356—360.
- Morgan R. P., Koo T. S. Y., Krantz G. E. Electrophoretic determination of populations of the striped bass *Morone saxatilis* in the Upper Chesapeake Bay. — Trans. Amer. Fish. Soc., 1973, vol. 102, N 1, p. 21—32.
- Morizot D. C. Multipoint linkage groups of protein-coding loci in bony fishes. — Isoz. Bull., 1983, vol. 16, p. 7.
- Morizot D. C., Aravinda C. Linkage relationships of protein coding loci in fishes of the genus *Xiphophorus*. — Genetics (USA), 1977, vol. 86, N 2, pt 2, p. 46.
- Morizot D. C., Siciliano M. J. Polymorphisms, linkage and mapping of four enzyme loci in the fish genus *Xiphophorus* (Poeciliidae). — Genetics (USA), 1979, vol. 93, N 4, p. 947—960.
- Morizot D. C., Siciliano M. J. Linkage of two enzyme loci in fishes of the genus *Xiphophorus* (Poeciliidae): guanylate kinase 2 (GUK 2) and glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase-1 (GARD-1), designated as linkage group III. — J. Hered., 1982a, vol. 73, N 3, p. 163—167.
- Morizot D. C., Siciliano M. J. Protein polymorphisms, segregation in genetic crosses and genetic distances among fishes of the genus *Xiphophorus* (Poeciliidae). — Genetics (USA), 1982b, vol. 102, N 3, p. 539—556.
- Morizot D. C., Siciliano M. J. Gene mapping in fishes and other vertebrates. — In: Evolutionary genetics of fishes. New York; London, 1984, p. 173—234.

- Morizot D. C., Wright D. A., Siciliano M. J. Three linked enzyme loci in fishes implications in the evolution of vertebrate chromosomes. — *Genetics (USA)*, 1977, vol. 86, N 3, p. 645—656.
- Morizot D. C., Wright D. A., Siciliano M. J. Regulation of glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase inheritance and biochemistry of a low activity genetic variant in the platyfish, *Xiphophorus maculatus*. — *J. Exp. Zool.*, 1982, vol. 223, N 1, p. 1—9.
- Morizot D. C., Greenspan J. A., Siciliano M. J. Linkage group VI of fish of the genus *Xiphophorus* (Poeciliidae): assignment of genes coding for glutamine synthetase, uridine monophosphate kinase and transferrin. — *Biochem. Genet.*, 1983, vol. 21, N 9—10, p. 1041—1049.
- Mork J., Haug T. Genetic variation in halibut *Hippoglossus hippoglossus* from Norwegian waters. — *Hereditas*, 1983, vol. 98, N 2, p. 167—173.
- Mork J., Sundnes G. Population genetic studies in fish may start at the egg stage: examples from gadoid species in Norwegian waters. — *Sarsia*, 1983, bd 68, N 3, s. 171—175.
- Mork J. A., Giskeødegård R., Sundnes G. LDH gene frequencies in cod samples from two locations on the Norwegian coast. — *J. Cons. intern. explor. mer.*, 1980, vol. 39, N 1, p. 110—113.
- Mork J., Reutenwall C., Ryman N., Ståhl G. Genetic variation in Atlantic cod (*Gadus morhua* L.): a quantitative estimate from a Norwegian coastal population. — *Hereditas*, 1982, vol. 96, N 1, p. 55—61.
- Mork J., Giskeødegård R., Sundnes G. Haemoglobin polymorphism in *Gadus morhua*: genotypic differences in maturing age and withinseason gonad maturation. — *Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch.*, 1983, Bd 36, H. 3, S. 313—322.
- Morrison W. J. Nonrandom segregation of the lactate dehydrogenase subunit loci in trout. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1970, vol. 99, N 1, p. 193—206.
- Morrison W. J., Wright J. E. Genetic analysis of three lactate dehydrogenase isozyme systems in trout: evidence for linkage of genes coding subunits A and B. — *J. Exp. Zool.*, 1966, vol. 163, N 3, p. 259—270.
- Morrissy N. M. Comparison of strains of *Salmo gairdneri* Rich. from New South Wales, Victoria and Western Australia. — *Bull. Austral. Soc. Limnol.*, 1973, vol. 5, N 1, p. 11—20.
- Møller D. Polymorphism of serum transferrin in cod. — *Fiskeridir. skr. Ser. HavUnders.*, 1966, bd 14, N 1, s. 51—60.
- Møller D. Red blood cell antigens in cod. — *Sarsia*, 1967, bd 29, s. 413—430.
- Møller D. Genetic diversity in spawning cod along the Norwegian coast. — *Hereditas*, 1968, vol. 60, N 1, p. 1—32.
- Møller D. The relationship between arctic and coastal cod in their immature stages illustrated by frequencies of genetic characters. — *Fiskeridir. skr. Ser. HavUnders.*, 1969, bd 15, N 4, s. 220—233.
- Møller D. Transferrin polymorphism in Atlantic salmon (*Salmo salar*). — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1970, vol. 27, N 6, p. 1617—1625.
- Møller D. Concepts used in the biochemical and serological identification of fish stocks. — *Rapp. proc. verb. réun.*, 1971, vol. 161, p. 7—9.
- Møller D., Naevdal G. Transferrin polymorphism in fishes. — In: *Proc. 10th Eur. Conf. Anim. Blood. Groups Biochem. Polymorphism. Paris, 1966*, p. 367—372.
- Møller D., Naevdal G. Studies on hemoglobins of some gadoid fishes. — *Fiskeridir. skr. Ser. HavUnders.*, 1969, bd 15, N 2, s. 91—97.
- Møller D., Naevdal G. Comparison of blood proteins of coalfish from Norwegian and Icelandic waters. — *Fiskeridir. skr. Ser. Havunders.*, 1974, vol. 16, N 5, p. 177—181.
- Møller D., Naevdal G., Valen A. Serologiske undersøkelser for identifisering av fiskepopulasjoner i 1966. — *Fisken havet*, 1967, N 2, p. 15—20.
- Møller D., Naevdal G., Holm M., Lerøy R. Variation in growth rate and age of sexual maturity in rainbow trout. — In: *Advances in aquaculture. Farnham, 1979*, p. 622—626.
- Mrakovčić M., Haleg L. E. Inbreeding depression in the zebra fish *Brachydanio rerio*. — *J. Fish Biol.*, 1979, vol. 15, N 3, p. 323—327.



- Muramoto J. A note on triploidy of the funa (Cyprinidae, Pisces). — Proc. Jap. Acad., 1975, vol. 51, N 7, p. 583—587.
- Muramoto J.-I., Ohno S., Atkin N. B. On the diploid state of the fish order Ostariophysii. — Chromosoma, 1968, vol. 24, N 1, p. 59—66.
- \*Muramoto J.-I., Igarashi K., Itoh M., Makino S. A study of the chromosomes and enzymatic patterns of sticklebacks of Japan. — Proc. Jap. Acad., 1969, vol. 45, N 9, p. 803—807.
- \*Muramoto J.-I., Atumi J.-L., Fukuoka H. Karyotypes of 9 species of the Salmonidae. — Cytol. Inform. Serv., 1974, vol. 17, p. 20—22.
- \*Murofushi M., Yosida T. H. Cytogenetical studies of fishes. 1. Karyotypes of four filefishes. — Jap. J. Genet., 1979a, vol. 54, N 3, p. 191—196.
- \*Murofushi M., Yosida T. H. Cytogenetical studies on fishes. 2. Karyotypes of four carangid fishes. — Jap. J. Genet., 1979b, vol. 54, N 5, p. 367—370.
- Murofushi M., Oikawa S., Nishikawa S., Yosida T. H. Cytogenetical studies on fishes. 3. Multiple sex chromosome mechanism in the filefish, *Stephanolepis cirrhifer*. — Jap. J. Genet., 1980, vol. 55, N 2, p. 127—131.
- \*Murofushi M., Nishikawa S., Yosida T. H. Cytogenetical studies on fishes. 4. Karyotypes of six species in the sparoid fishes. — Jap. J. Genet., 1983, vol. 58, N 4, p. 361—367.
- \*Murofushi M., Nishikawa S., Yosida T. H. Cytogenetical studies on fishes. 9. Karyological comparison of two species in snipefishes. — Jap. J. Genet., 1984, vol. 59, N 2, p. 155—158.
- Müller W. Der gegenwärtige Stand der Karpfenzüchtung in der DDR. — Ztschr. Binnenfisch DDR, 1975, Bd 22, H. 5, S. 136—141.
- Münzing J. Biologie, Variabilität und Genetik von *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces). Untersuchungen im Elbgebiet. — Intern. Rev. Hydrobiol., 1959, vol. 44, N 3, p. 317—382.
- Münzing J. Ein neuer semiarmatus Typ von *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces) aus dem Izniksee. — Mitt. Hamburg. zool. Mus. Inst., 1962, Bd 60, S. 181—194.
- Münzing J. The evolution of variation and distributional patterns in European populations of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. — Evolution, 1963, vol. 17, N 3, p. 320—332.
- Münzing J. Variabilität, Verbreitung und Systematik der Arten und Unterarten in der Gattung *Pungitius* Coste, 1848. (Pisces, Gasterosteidae). — Ztschr. zool. Syst. Evolutionsforsch., 1969, Bd 7, H. 3, S. 208—233.
- Münzing J. Polymorphe Populationen von *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces, Gasterosteidae) in sekundären Intergradationszonen der Deutschen Bucht und benachbarter Gebiete. Die geographische Variation der Lateralbildung. — Faun.-ökol. Mitt., 1972, Bd 4, H. 3, S. 69—84.
- Nace G. W., Richards C. M., Asher J. R. Parthenogenesis and genetic variability. I. Linkage and inbreeding estimation in the frog, *Rana pipiens*. — Genetics (USA), 1970, vol. 66, N 2, p. 340—368.
- Nævdal G. Studies on hemoglobins and serum proteins in sprat from Norwegian waters. — Fiskeridir. skr. Ser. HavUnders., 1968, bd 14, N 3, s. 160—182.
- Nævdal G. Studies on blood proteins in herring. — Fiskeridir. skr. Ser. HavUnders., 1969, bd 15, N 3, s. 128—135.
- Nævdal G. Distribution of multiple forms of lactate dehydrogenase, aspartate aminotransferase and serum esterase in herring from Norwegian waters. — Fiskeridir. skr. Ser. HavUnders., 1970, bd 15, N 6, s. 565—572.
- Nævdal G. Difference between marinus and mentella types of redfish by electrophoresis of haemoglobin. — Fiskeridir. skr. Ser. HavUnders., 1978, bd 16, N 10, s. 731—736.
- Nævdal G., Bakken E. Comparison of blood proteins from East and West Atlantic populations of *Hippoglossoides platessoides*. — Fiskeridir. skr. Ser. HavUnders., 1974, bd 16, N 4, s. 183—188.
- Nævdal G., Holm M., Møller D., Østhus O. D. Experiments with selective breeding of salmon. — In: Intern. Counc. Explor. Sea, Commiss. Meet. 1975, ser. M, N 22, p. 1—9.
- Nævdal G., Bjerk Ø., Holm M., Lerøy R., Møller D. Growth rate and age of sexual maturity of Atlantic salmon smoltifying aged one and two years. — Fiskeridir. skr. Ser. HavUnders., 1979a, bd 17, N 1, s. 11—17.

- Naevdal G., Holm M., Lerøy R., Møller D.* Individual growth rate and age at sexual maturity in rainbow trout. — Fiskeridir. skr. Ser. HavUnders., 1979b, bd 17, N 1, s. 1—10.
- Nagel L.* Prüfung sächsischer Zuchtkarpfenstämme auf Leistung und Resistenz. — Ztschr. Fisch., 1970, Bd 18, H. 3—4, S. 217—226.
- Nagy A., Csányi V.* Utilization of gynogenesis in genetic analysis and practical animal breeding. — In: Increasing productivity of fishes by selection and hybridization. Szarvas, 1978, p. 16—30.
- Nagy A., Rajki K., Horvath L., Csányi V.* Investigation on carp, *Cyprinus carpio* L. gynogenesis. — J. Fish Biol., 1978, vol. 13, N 2, p. 215—224.
- Nagy A., Rajki K., Bakos J., Csányi V.* Genetic analysis in carp (*Cyprinus carpio*) using gynogenesis. — Heredity, 1979, vol. 43, N 1, p. 35—40.
- Nagy A., Csányi V., Bakos J., Horvath L.* Development of a short-term laboratory system for the evaluation of carp growth in ponds. — Bamidgeh, 1980, vol. 32, N 1, p. 6—15.
- Nagy A., Bercesenyi M., Csányi V.* Sex reversal in carp (*Cyprinus carpio*) by oral administration of methyltestosterone. — Can. J. Fish. Aqu. Sci., 1981, vol. 38, N 6, p. 725—728.
- Nagy A., Monostory Z., Csányi V.* Rapid development of the clonal state in successive gynogenetic generations of carp (*Cyprinus carpio*). — Copeia, 1983, N 3, p. 745—749.
- Nakamura N., Kasahara S.* A study of the phenomenon of the tobi koi or shoot carp. 1. On the earliest stage at which the shoot carp appears. — Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1955, vol. 21, N 2, p. 73—76.
- Nakamura N., Kasahara S.* A study of the phenomenon of the tobi koi or shoot carp. 3. On the results of culturing the modal group and the growth of carp fry reared individually. — Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1957, vol. 22, N 11, p. 674—678.
- Nakano E., Whiteley A. H.* Differentiation of multiple molecular forms of four dehydrogenases in the teleost, *Oryzias latipes*, studied by disc electrophoresis. — J. Exp. Zool., 1965, vol. 159, N 1, p. 167—180.
- Nakaya K.* An albino zebra shark *Stegostoma fasciatum* from the Indian ocean with comments on albinism in elasmobranchs. — Jap. J. Ichtyol., 1973, vol. 20, N 2, p. 120—122.
- \**Nanda A.* The chromosomes of *Mystus vittatus* and *Ompok pabda* (fam. Siluridae). — Nucleus (India), 1973, vol. 16, N 1, p. 29—32.
- \**Natarajan R., Subrahmanyam K.* A karyotype study of some teleost from Postomovo waters. — Proc. Indian Acad. Sci. B, 1974, vol. 79, N 5, p. 173—196.
- Nayudu P. L.* Contributions to the genetics of *Poecilia reticulata*: Ph. D. Thesis. Clayton (Australia), Monash. Univ., 1975.
- Nayudu P. L.* Genetic studies of melanic colour patterns, and a typical sex determination in the guppy, *Poecilia reticulata*. — Copeia, 1979, N 2, p. 225—231.
- Nayudu P. L., Hunter C. R.* Cytological aspects and differential response to melatonin of melanophore based color mutants in the guppy, *Poecilia reticulata*. — Copeia, 1979, N 2, p. 232—242.
- \**Nayyar R. P.* Karyotype studies in two cyprinids. — Cytologia, 1962, vol. 27, N 2, p. 229—231.
- \**Nayyar R. P.* Karyotype studies in seven species of Cyprinidae. — Genetica (Ned.), 1964, vol. 35, N 1, p. 93—104.
- \**Nayyar R. P.* Karyotype studies in the genus *Notopterus* (Lac.). The occurrence and fate of univalent chromosomes in spermatocytes of *N. chitala*. — Genetica (Ned.), 1965, vol. 36, N 3, p. 398—405.
- \**Nayyar R. P.* Karyotype studies in thirteen species of fishes. — Genetica (Ned.), 1966, vol. 37, N 1, p. 78—92.
- Nejgodov G. N.* Serum haptoglobins in the marinus and mentella types of North Atlantic redfish. — Rapp. proc. verb. réun., 1971, vol. 161, p. 126—129.
- Nei M.* Genetic distance between populations. — Amer. Natur., 1972, vol. 106, N 949, p. 283—292.
- Nei M., Fuerst P. A., Chakraborty R.* Subunit molecular weight and genetic variability of proteins in natural populations. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1978, vol. 75, N 7, p. 3359—3362.

- Nelson B. Progress report on golden channel catfish. — Proc. South-East Assoc., Fish. Game Commiss., 1958, vol. 12, p. 75—77.
- Nelson J. S. Absence of the pelvic complex in ninespine sticklebacks, *Pungitius pungitius*, collected in Ireland and Wood Buffalo National Park Region, Canada, with notes on meristic variation. — Copeia, 1971, N 3, p. 707—717.
- Nelson J. S. Evidence of a genetic basis for absence of the pelvic skeleton in brook stickleback *Culaea inconstans* and notes on the geographical distribution and origin of the loss. — J. Fish. Res. Board Can., 1977, vol. 37, N 9, p. 1314—1320.
- Nevo E. Genetic variation in natural populations: patterns and theory. — Theor. Pop. Biol., 1978, vol. 13, N 1, p. 121—177.
- Nevo E., Bailes A., Ben-Shlomo R. The evolutionary significance of genetic diversity: ecological, demographic and life history correlates. — In: Evolutionary dynamics of genetic diversity. Haifa, 1984, p. 13—213. (Lect. Not. Biomath., N 53, Chap. 2).
- Neyfakh A. A., Glushankova M. A., Korobtzova N. S., Kusakina A. A. Expression of genes controlling FDP-aldolase in fish embryos. Thermostability as a genetic marker. — Develop. Biol., 1973, vol. 34, N 2, p. 309—320.
- Neyfakh A. A., Glushankova M. A., Kusakina A. A. Time of function of genes controlling aldolase activity in loach embryo development. — Develop. Biol., 1976, vol. 50, N 2, p. 502—510.
- Nikoljukin N. I. Hybridization of Acipenseridae and its practical significance. — In: Rep. FAO/UNDP (TA). Rome, 1971, N 2926, p. 328—334.
- \*Nishikawa S., Sakamoto K. Comparative studies on the chromosomes in Japanese fishes. 3. Somatic chromosomes of three anguilliform fishes. — J. Shimonos. Univ. Fish., 1977, vol. 25, N 3, p. 193—196.
- \*Nishikawa S., Sakamoto K. Comparative studies on the chromosomes in Japanese fishes. 4. Somatic chromosomes of two lizardfishes. — J. Shimonos. Univ. Fish., 1978, vol. 27, N 1, p. 113—117.
- \*Nishikawa S., Amaoka K., Karasawa T. On the chromosomes of two species of eels (*Anguilla*). — Cytol. Inform. Serv., 1971, vol. 12, p. 27—28.
- \*Nishikawa S., Amaoka K., Nakanishi K. A comparative study of chromosomes of twelve species of gobioid fish in Japan. — Jap. J. Ichthyol., 1974, vol. 21, N 2, p. 61—71.
- \*Nishikawa S., Honda M., Wakatsuki A. Comparative studies on the chromosomes in Japanese fishes. 2. Chromosomes of eight species in scorpionfishes. — J. Shimonos. Univ. Fish., 1977, vol. 25, N 3, p. 187—191.
- \*Nogusa S. Chromosome studies in Pisces. 4. The chromosomes of *Mogrunna obscura* (Gobiidae) with evidence of male heterogamety. — Cytologia, 1955a, vol. 20, N 1, p. 11—18.
- \*Nogusa S. Chromosome studies in Pisces. 5. Variation of the chromosome number in *Acheilognathus rhombea* due to multiple-chromosome formation. — Annot. zool. jap., 1955b, vol. 28, N 4, p. 249—255.
- \*Nogusa S. Chromosome studies in Pisces. 6. The X-Y chromosomes found in *Cottus pollux* Günther (Gottidae). — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool., 1957, vol. 13, N 2, p. 289—292.
- \*Nogusa S. A comparative study of the chromosomes in fishes with particular consideration on taxonomy and evolution. — Mem. Hyogo Univ. Agr., 1960, vol. 3, N 1, p. 1—62.
- Northcote T. G., Kelso B. W. Differential response to water current by two homozygous LDH phenotypes of young rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — Can. J. Fish. Aqu. Sci., 1981, vol. 38, N 3, p. 348—352.
- Northcote T. G., Willisroft S. N., Tsuyuki H. Meristic and lactate dehydrogenase genotype differences in stream populations of rainbow trout below and above a waterfall. — J. Fish. Res. Board Can., 1970, vol. 27, N 11, p. 1987—1995.
- Numachi K. Polymorphism of malate dehydrogenase and genetic structure of juvenile population in saury *Cololabis saira*. — Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1970, vol. 36, N 12, p. 1235—1241.



- Numachi K.* Genetic polymorphism of  $\alpha$ -glycerophosphate dehydrogenase in saury, *Cololabis saira*. Seven variant forms and genetic control. — Bull. Jap. Soc. Sci. Fisher., 1971a, vol. 37, N 6, p. 755—760.
- Numachi K.* Electrophoretic variants of catalase in the black rockfish, *Sebastes inermis*. — Bull. Jap. Soc. Sci. Fisher., 1971b, vol. 37, N 12, p. 1177—1181.
- Numachi K.* Genetic control and subunit composition of lactate dehydrogenase in *Pseudorasbora parva*. — Jap. J. Genet., 1972a, vol. 47, N 3, p. 193—202.
- Numachi K.* Genetic polymorphism of tetrasolium oxidase in black rockfish. — Bull. Jap. Soc. Sci. Fisher., 1972b, vol. 38, N 7, p. 789.
- Numachi K., Matsumiya Y., Sato R.* Duplicate genetic loci and variant forms of malate dehydrogenase in chum salmon and rainbow trout. — Bull. Jap. Soc. Sci. Fisher., 1972, vol. 38, N 6, p. 699—706.
- Nybelin O.* Ett fall av X-bunden nedärvning hos *Lebistes reticulatus* (Peters). — Zool. bijdr., 1947, vol. 25, p. 448—454.
- \**Nygren A., Jahnke M.* Cytological studies in *Myxine glutinosa* (Cyclostomata) from the Gullmaren fjord in Sweden. — Swed. J. Agr. Res., 1972a, vol. 2, p. 83—88.
- \**Nygren A., Jahnke M.* Microchromosomes in primitive fishes. — Swed. J. Agr. Res., 1972b, vol. 2, p. 229—238.
- \**Nygren A., Edlund P., Hirsh H., Ashgren L.* Cytological studies in perch (*Perca fluviatilis* L.), pike (*Esox lucius* L.), pike perch (*Lucioperca lucioperca* L.) and ruff (*Acerina cernua* L.). — Hereditas, 1968a, vol. 59, N 2—3, p. 518—524.
- \**Nygren A., Nilsson B., Jahnke M.* Cytological studies in Atlantic salmon. — Ann. Acad. regiae sci. upsal., 1968b, vol. 12, p. 21—52.
- \**Nygren A., Nilsson B., Jahnke M.* Cytological studies in *Salmo trutta* and *S. alpinus*. — Hereditas, 1971a, vol. 67, N 2, p. 259—268.
- \**Nygren A., Nilsson B., Jahnke M.* Cytological studies in *Thymallus thymallus* and *Coregonus albula*. — Hereditas, 1971b, vol. 67, N 2, p. 269—274.
- \**Nygren A., Nilsson B., Jahnke M.* Cytological studies in the smelt (*Osmerus eperlanus* L.). — Hereditas, 1971c, vol. 67, N 2, p. 283—286.
- \**Nygren A., Nilsson B., Jahnke M.* Cytological studies in *Hypotremata* and *Pleurotremata* (Pisces). — Hereditas, 1971d, vol. 67, N 2, p. 275—282.
- \**Nygren A., Leijon U., Nilsson B., Jahnke M.* Cytological studies in *Coregonus* from Sweden. — Ann. Acad. regiae sci. upsal., 1971e, vol. 15, p. 5—20.
- \**Nygren A., Nilsson B., Jahnke M.* Cytological studies in Atlantic salmon from Canada, and in hybrids between Atlantic salmon and sea trout. — Hereditas, 1972, vol. 70, N 2, p. 295—306.
- \**Nygren A., Bergkvist C., Windahl T., Jahnke G.* Cytological studies in Gadidae. — Hereditas, 1974, vol. 76, N 2, p. 173—178.
- \**Nygren A., Andreasson J., Jonsson L., Jahnke G.* Cytological studies in Cyprinidae (Pisces). — Hereditas, 1975a, vol. 81, N 2, p. 165—172.
- \**Nygren A., Nyman L., Svensson K., Jahnke G.* Cytological and biochemical studies in back-crosses between the hybrid Atlantic salmon  $\times$  sea trout and its parental species. — Hereditas, 1975b, vol. 81, N 1, p. 55—62.
- Nyman L.* Inter- and intraspecific variations of proteins in fishes. — Ann. Acad. regiae sci. upsal., 1965, vol. 9, p. 1—18.
- Nyman L.* Protein variations in Salmonidae. — Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1967, vol. 47, p. 5—38.
- Nyman L.* Polymorphic serum esterase in two species of fresh-water fishes. — J. Fish. Res. Board Can., 1969, vol. 26, N 9, p. 2532—2534.
- Nyman L.* Electrophoretic analysis of hybrids between salmon (*S. salar* L.) and trout (*S. trutta* L.). — Trans. Amer. Fish. Soc., 1970, vol. 99, N 1, p. 229—236.
- Nyman L.* Plasma esterases of some marine and anadromous teleosts and their application in biochemical systematics. — Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1971, vol. 51, p. 109—123.
- Nyman L.* A new approach to the taxonomy of the „*Salvelinus alpinus*“ species complex. — Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1972, vol. 52, p. 103—131.
- Nyman L.* Allelic selection in a fish (*Gymnocephalus cernua* L.) subjected to hot-

- water effluents. — Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1975, vol. 54, p. 75—82.
- Nyman O. L., Pippy J. H. C. Differences in Atlantic salmon, *Salmo salar*, from North America and Europe. — J. Fish. Res. Board Can., 1972, vol. 29, N 2, p. 179—185.
- Nyman L., Show D. H. Molecular weight heterogeneity of serum esterases in four species of salmonid fish. — Comp. Biochem. Physiol., 1971, vol. 40B, N 2, p. 563—566.
- Nyman L., Westin L. On the problem of sibling species and possible intraspecific variation in fourholm sculpin, *Myoxocephalus quadricornis* (L.). — Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1968, vol. 48, p. 57—66.
- Nyman L., Westin L. Blood protein systematics of Cottidae in the Baltic drainage area. — Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1969, vol. 49, p. 264—274.
- Odense P. H., Allen T. M. A biochemical comparison of some Atlantic herring populations. — Rapp. proc. verb. réun., 1971, vol. 161, p. 26.
- Odense P. H., Leung T. C. Isoelectric focusing on polyacrylamide gel and starch gel electrophoresis of some gadiform fish lactate dehydrogenase isozymes. — In: Isozymes. London; New York, 1975, p. 485—501.
- Odense P. H., Allen T. M., Leung T. C. Multiple forms of lactate dehydrogenase and aspartate aminotransferase in herring (*Clupea harengus* L.). — Can. J. Biochem., 1966a, vol. 44, N 4, p. 1319—1324.
- Odense P. H., Leung T. C., Allen T. M. An electrophoretic study of tissue proteins and enzymes in four Canadian cod populations. — In: Intern. Counc. Explor. Sea, Commiss. Meet., Ser. G-14, 1966b, p. 1—6.
- Odense P. H., Leung T. C., Allen T. M., Parker E. Multiple forms of LDH in the cod, *Gadus morhua* L. — Biochem. Genet., 1969, vol. 3, N 4, p. 317—334.
- Odense P. H., Leung T. C., Mac Dougall Y. M. Polymorphism of lactate dehydrogenase (LDH) in some gadoid species. — Rapp. proc. verb. réun., 1971, vol. 161, p. 75—79.
- Ohno S. Sex chromosomes and sex-linked genes. Berlin etc., 1967. 192 p.
- Ohno S. The role of gene duplication in vertebrate evolution. — In: The biological basis of medicine. London; New York, 1969a, vol. IV, p. 109—132.
- Ohno S. The preferential activation of maternally derived alleles in development of interspecific hybrids. — In: Heterospecific genome interaction. Philadelphia, 1969b, p. 137—150.
- \*Ohno S. Evolution by gene duplication. Berlin etc., 1970a. 160 p.
- Ohno S. The enormous diversity in genome size of fish as a reflection of nature's extensive experiments with gene duplication. — Trans. Amer. Fish. Soc., 1970b, vol. 99, N 1, p. 120—130.
- \*Ohno S. Protochordata, Cyclostomata and Pisces. — In: Animal cytogenetics. Berlin, 1974, vol. 4, p. 1—91.
- \*Ohno S., Atkin N. B. Comparative DNA values and chromosome complements of eight species of fishes. — Chromosoma, 1966, vol. 18, N 3, p. 455—466.
- \*Ohno S., Stenius C., Faissst E., Zenzer M. T. Postzygotic chromosomal rearrangements in rainbow trout (*Salmo irideus* Gibbons). — Cytogenetics, 1965, vol. 4, N 2, p. 117—129.
- \*Ohno S., Muramoto J., Christian L., Atkin N. B. Diploid-tetraploid relationship among old-world members of the fish family Cyprinidae. — Chromosoma, 1967a, vol. 23, N 1, p. 1—9.
- Ohno S., Klein I., Poole J., Harris C., Destree A., Morrison M. Genetic control of lactate dehydrogenase in the hagfish (*Eptatretus stouti*). — Science, 1967b, vol. 156, N 3771, p. 96—98.
- Ohno S., Wolf H., Atkin N. B. Evolution from fish to mammals by gene duplication. — Hereditas, 1968, vol. 59, N 1, p. 169—187.
- \*Ohno S., Muramoto J., Klein J., Atkin B. Diploid-tetraploid relationship in clupeoid and salmonid fish. — In: Chromosome today. Jerusalem, 1969a, p. 139—147.
- \*Ohno S., Muramoto J., Stenius C., Christian L., Kittrell W. A., Atkin N. B. Microchromosomes in holocephalian, chondrosteian and holostean fishes. — Chromosoma, 1969b, vol. 26, N 1, p. 35—40.
- Ohno S., Christian L., Romero M., Dofucu R., Ivey C. On the question of American

- eels, *Anguilla rostrata* versus European eels, *Anguilla anguilla*. — *Experientia*, 1973, vol. 29, N 7, p. 891.
- Ojima Y., Asano N.* A cytological evidence for gynogenetic development of the ginbuna (*Carassius auratus langsdorfi*). — *Proc. Jap. Acad.*, 1977, vol. 53B, N 4, p. 138—142.
- \**Ojima Y., Hitotsumachi S.* Cytogenetic studies in lower vertebrates. 4. A note on the chromosomes of the carp (*Cyprinus carpio*) in comparison with those of the funa and the goldfish (*Carassius auratus*). — *Jap. J. Genet.*, 1967, vol. 42, N 3, p. 163—167.
- \**Ojima Y., Kashiwagi E.* A karyotype study of eleven species of labrid fishes from Japan. — *Proc. Jap. Acad.*, 1979, vol. 55B, N 6, p. 280—285.
- Ojima Y., Makino S.* Triploidy induced by cold shock in fertilized eggs of the carp. A preliminary study. — *Proc. Jap. Acad.*, 1978, vol. 54B, N 7, p. 359—362.
- Ojima Y., Takai A.* Further cytogenetical studies on the origin of the goldfish. — *Proc. Jap. Acad.*, 1979a, vol. 55B, N 7, p. 346—350.
- \**Ojima Y., Takai A.* The occurrence of polyploid in the Japanese common loach, *Misgurnus anguillicaudatus*. — *Proc. Jap. Acad.*, 1979b, vol. 55B, N 10, p. 487—491.
- Ojima Y., Ueda T.* New C-banded marker chromosomes found in carp-funa hybrids. — *Proc. Jap. Acad.*, 1978, vol. 54B, N 1, p. 15—20.
- \**Ojima Y., Hitotsumachi S., Makino S.* Cytogenetic studies in lower vertebrates. 1. A preliminary report on the chromosomes of the funa (*Carassius auratus*) and goldfish (a revised study). — *Proc. Jap. Acad.*, 1966, vol. 42, N 1, p. 62—66.
- \**Ojima Y., Hayashi M., Ueno K.* Cytogenetic studies in lower vertebrates. 2. Karyotype and DNA studies in 15 species of Japanese Cyprinidae. — *Jap. J. Genet.*, 1972, vol. 47, N 6, p. 631—640.
- \**Ojima Y., Ueno K., Hayashi M.* Karyotypes of the Acheilognathinae fishes (Cyprinidae) of Japan with a discussion of phylogenetic problems. — *Zool. Mag.*, 1973, vol. 82, N 3, p. 171—177.
- Ojima Y., Hayashi M., Ueno K.* Triploidy appeared in the backcross offspring from funa-carp crossing. — *Proc. Jap. Acad.*, 1975, vol. 51, N 8, p. 702—711.
- \**Ojima Y., Ueno K., Hayashi M.* A review of the chromosome number in fishes. — *Kromosomo (Tokyo)*, 1976, vol. 2, N 1, p. 19—47.
- Ojima Y., Ueda T., Narikawa T.* A cytogenetic assessment on the origin of the goldfish. — *Proc. Jap. Acad.*, 1979, vol. 55B, N 1, p. 58—63.
- Okada H. H., Matsumoto H., Yamazaki F.* Functional masculinization of genetic females in rainbow trout. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1979, vol. 45, p. 413—419.
- Olmo E., Stingo V., Odierna G., Capriglione T.* Cryptic polyploidy in sharks and rays as revealed by DNA renaturation kinetics. — *Atti Acad. naz. Lincei*, 1980, vol. 68, N 6, p. 555—560.
- Olmo E., Stingo V., Corbor O., Capriglione T., Odierna G.* Repetitive DNA and polyploidy in selachians. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1982, vol. 73B, N 4, p. 739—746.
- Oniwa K., Kimura M.* Geographical variation of muscle adenylate kinase in the loach *Misgurnus anguillicaudatus*. — *Anim. Blood Groups Biochem. Genet.*, 1981, vol. 12, N 4, p. 309—312.
- Opperman K.* Die Entwicklung von Vorelleneiern nach Befruchtung mit radiumbestrahlten Samenfäden. — *Arch. mikrosk. Anat.*, 1913, Bd 83, Abt. 2, H. 1, S. 141—189; H. 4, S. 307—323.
- Op't Hof J., Schoeman S. M., le Grange L., Osternoff D. P.* Biochemical polymorphisms in South African freshwater fish. Isoenzyme pattern in fish of the families Cyprinidae and Salmonidae. — *Anim. Blood Groups Biochem. Genet.*, 1982, vol. 13, N 1, p. 1—9.
- Ord W. W.* Viral hemorrhagic septicemia: comparative susceptibility of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and hybrids (*S. gairdneri* × *O. kisutch*) to experimental infection. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1976, vol. 33, N 5, p. 1205—1208.
- Orgel L. E., Crick F. H. C.* Selfish DNA: the ultimate parasite. — *Nature*, 1980, vol. 284, p. 604—607.



- Orska I.* The influence of temperature on the development of meristic characters of the skeleton in Salmonidae. 1. Temperature-controlled variations of the number of vertebrae in *Salmo irideus* Gibb. — Zool. pol., 1963, vol. 12, N 3, p. 309—339.
- Orsack S. H., Sohn J. J., Kallman K. D., Simon A. L., Johnston R.* Maintenance of the three sex chromosome polymorphism in the platyfish, *Xiphophorus maculatus*. — Evolution, 1980, vol. 34, N 4, p. 663—672.
- Oktay M.* Über Besonderheiten der Vererbung des Gens «fuliginosus» bei *Platypoecilus maculatus*. — Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul. Ser. B, 1954, vol. 19, N 4, p. 303—327.
- Oktay M.* Weitere Untersuchungen über eine Ausnahme XX-Sippe des *Platypoecilus maculatus* mit polygener Geschlechtsbestimmung. — Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul. Ser. B, 1959, vol. 24, N 3—4, p. 225—233.
- Oktay M.* Über genbedingte rote Farbmuster bei *Xiphophorus maculatus*. — In: Mitt. Hamburg. zool. Mus. Inst., Kosswig-Festschrift. Hamburg, 1964, S. 133—157.
- Oztan N.* Cytological investigation of the sexual differentiation in the hybrids of Anatolian cyprinodontids. — Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul. Ser. B, 1954, vol. 19, N 4, p. 245—280.
- Paaver T.* The investigations on the fish biochemical genetics in the lake Võrtsjärv limnology-station. — In: Genetics in Soviet Estonia. Tallinn, 1978, p. 68—75.
- Paepke H.-J.* Phänogeographische Strukturen in den Süßwasserpopulationen von *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces, Gasterosteidae) in der DDR und ihre evolutionsbiologischen Aspekte. — Mitt. zool. Mus. Berlin, 1982, Bd 58, H. 2, S. 269—328.
- Page L. M., Whitt G. S.* Lactate dehydrogenase isozymes, malate dehydrogenase isozymes and tetrazolium oxidase mobilities of darters (Etheostomatini). — Comp. Biochem. Physiol., 1973a, vol. 44B, N 2, p. 611—623.
- Page L. M., Whitt G. S.* Lactate dehydrogenase isozymes of darters and the inclusiveness of the genus Percina. — In: Illinois Natural History Service, Urbana, 1973b, p. 1—7. (Biol. Notes; N 62).
- Pantelouris E. M.* Aspartate aminotransferase variation in the Atlantic eel. — J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1976, vol. 22, N 2, p. 123—130.
- Pantelouris E. M., Payne R. H.* Genetic variation in the eel. 1. The detection of haemoglobin and esterase polymorphism. — Genet. Res., 1968, vol. 11, N 3, p. 319—325.
- Pantelouris E. M., Arnason A., Tesch F. W.* Genetic variation in the eel. 2. Transferins, haemoglobins and esterases in the eastern North Atlantic. Possible interrelations of phenotypic frequency differences. — Genet. Res., 1970, vol. 16, N 2, p. 277—284.
- Pantelouris E. M., Arnason A., Bumpus R.* New observations on esterase variation in the Atlantic eel. — J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1976, vol. 22, N 2, p. 113—121.
- \*Park E. H., Kang Y. S.* Karyotype conservation and difference in DNA amount in anguilloid fishes. — Science, 1976, vol. 193, N 4247, p. 64—66.
- Park E. H., Kang Y. S.* Karyological confirmation of conspicuous ZW sex chromosomes in two species of Pacific anguilloid fishes (Anguilliformes: Teleostomi). — Cytogenet. Cell Genet., 1979, vol. 23, N 1—2, p. 33—38.
- Parker H. R., Philipp D. P., Whitt G. S.* Developmental patterns of gene expression in genetically different strains of largemouth bass (*Micropterus salmoides*). — Isoz. Bull., 1982, vol. 15, p. 115—116.
- Pasdar M., Philipp D. P., Whitt G. S.* Enzyme activities and growth rates in two sunfish species and their hybrids. — J. Hered., 1984, vol. 75, N 6, p. 453—456.
- \*Passakas T.* C-banding pattern in chromosomes of the European eel (*Anguilla anguilla*). — Folia biol., 1979, vol. 26, N 4, p. 301—304.
- \*Passakas T.* Comparative studies on the chromosomes of the European eel (*Anguilla anguilla*) and the American eel (*A. rostrata*). — Folia biol., 1981, vol. 29, N 1, p. 41—57.
- \*Passakas T., Klekowski R. Z.* Chromosomes of European eel (*Anguilla anguilla*) as related to in vivo sex determination. — Pol. arch. hydrobiol., 1972, vol. 20, N 3, p. 517—519.

- Patro R., Prasad R. P., G.* Chromosomal studies in five Indian flatfishes. — *Copeia*, 1981, N 2, p. 498—503.
- Pavlu V., Kalal L., Valenta M., Cepica S.* Polymorfismus transferrinu krevního séra siha severního moře (Coregonus lavaretus maraena) a sivena amerického (Salvelinus fontinalis). — *Živočišná Výroba*, 1971, cv. 16, s. 403—407.
- Payne R. H.* Transferrin variation in North American populations of the Atlantic salmon (*Salmo salar*). — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1974, vol. 31, N 6, p. 1037—1041.
- Payne R. H., Child A. R., Forrest A.* Geographical variation in the Atlantic salmon. — *Nature*, 1971, vol. 231, N 5301, p. 240—242.
- Payne R. H., Child A. R., Forrest A.* The existence of natural hybrids between the European trout and the Atlantic salmon. — *J. Fish Biol.*, 1972, vol. 4, N 2, p. 233—236.
- Pedersen R. A.* DNA content, ribosomal gene multiplicity and cell size in fish. — *J. Exp. Zool.*, 1971, vol. 177, N 1, p. 65—78.
- Pehár M., Ráb P., Prokès M.* Cytological analysis gynogenesis and early development of *Carassius auratus gibelio*. — *Acta Sci. Nat. Acad. Brno*, 1979, vol. 13, N 7, p. 13—36.
- Pejič K., Marič C., Hadžiselimovič R.* Malate dehydrogenase polymorphism in some species of the genera *Alburnus* and *Salmo* (Pisces). — In: XIV Intern. Congr. Genet. Contrib. Pap. Session Abstr. Moscow, 1978, vol. 1, p. 147.
- Penners R.* Durch Röntgenstrahlen verursachte biologische Schäden. Untersuchungen mit und an dem Schwertträger. — *Ztschr. Natur. Technol.*, 1959, N 5, S. 403—407.
- Perriard J. C., Scholl A., Eppenberger H. M.* Comparative studies on creatine kinase isozymes from skeletal muscle and stomach of trout. — *J. Exp. Zool.*, 1972, vol. 182, N 1, p. 119—126.
- Peters N., Peters G.* Zur genetischen Interpretation morphologischer Gesetzmäßigkeiten der degenerativen Evolution. Untersuchungen am Auge einer Höhlenform von *Poecilia sphenops*. — *Ztschr. Morphol. Tiere*, 1968, Bd 62, H. 3, S. 211—244.
- Peters N., Peters G.* Genetic problems in the regressive evolution of cavernicolous fish. — In: *Genetics and mutagenesis of fish*. Berlin etc., 1973, p. 187—201.
- Peters N., Scholl A., Wilkens H.* Der Micos-Fisch, Höhlenfisch in statu nascendi oder Bastard? Ein Beitrag zur Evolution der Höhlentiere. *Ztschr. zool. Syst. Evolutionsforsch.*, 1975, Bd. 13, H. 2, S. 110—124.
- Pezold F.* Evidence for multiple sex chromosomes in the freshwater goby, *Gobionellus shufeldti* (Gobiidae). — *Copeia*, 1984, N 1, p. 235—238.
- Pfeiffer W.* Über die Vererbung der Schreckreaktion bei *Astyanax* (Characidae, Pisces). — *Ztschr. Vererbungslehre*, 1966, Bd 98, H. 2, S. 98—105.
- Pfeiffer W.* Die Korrelation von Augengröße und Mittelhirngröße bei Hybriden aus *Astyanax* × *Anoptichthys* (Characidae, Pisces). — *Roux'Arch. Entw.-Mech.*, 1967, vol. 159, H. 3, S. 365—378.
- Phelps S. R., Allendorf F. W.* Genetic identity of pallid and shovense sturgeon (*Scaphirhynchus albus* and *S. platorhynchus*). — *Copeia*, 1983, N 3, p. 696—700.
- Philipp D. P., Whitt G. S.* Patterns of gene expression during teleost embryogenesis: lactate dehydrogenase isozyme ontogeny in the medaka (*Oryzias latipes*). — *Develop. Biol.*, 1977, vol. 59, N 2, p. 183—197.
- Philipp D. P., Parker H. R., Beaty P. R., Childers W. F., Whitt G. S.* The effect of genetic distance on differential gene expression during embryogenesis of sunfish hybrids. — *Isoz. Bull.*, 1980, vol. 13, p. 87.
- Philipp D. P., Childers W. F., Whitt G. S.* Management implications for different genetic stocks of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) in the United States. — *Can. J. Fish. Aqu. Sci.*, 1981, vol. 38, N 12, p. 1715—1723.
- Philipp D. P., Hines S. A., Childers W. F., Whitt G. S.* Thermal kinetic studies of allelic isozymes at the MDH-B locus in largemouth bass, *Micropterus salmoides*. — *Isoz. Bull.*, 1982, vol. 15, p. 122.
- Philipp D. P., Kaminski Ch., Parker H. R., Pasdar M., Whitt G. S.* Differential thermal regulation of isozyme expression in four genetic stocks of largemouth bass (*Micropterus salmoides*). — *Isoz. Bull.*, 1983, vol. 16, p. 86—87.

- Piechocki R.* Der Goldfisch (*Carassius auratus auratus*) und seine Varietäten. Wittenberg: Lutherstadt, 1973. 84 S.
- Pinto L. G.* Hybridization between species of Tilapia. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1982, vol. 111, N 4, p. 481—484.
- Piron R. D.* Spontaneous skeletal deformities in the zebra danio (*Brachydanio rerio*) bred for fish toxicity tests. — *J. Fish Biol.*, 1978, vol. 13, N 1, p. 79—83.
- Piront A., Gosselin-Rey C.* Immunological cross-reactions among Gadidae parvalbumins. — *Biochem. Syst. Ecol.*, 1975, vol. 3, N 4, p. 251—255.
- Place A. R., Powers D. A.* Genetic bases for protein polymorphism in *Fundulus heteroclitus* (L.). I. Lactate dehydrogenase (Ldh-B), malate dehydrogenase (Mdh-A), glucosephosphate isomerase (Gpi-B), and phosphoglucomutase (Pgm-A). — *Biochem. Genet.*, 1978, vol. 16, N 5—6, p. 577—591.
- Place A. R., Powers D. A.* Genetic variation and relative catalytic efficiencies: lactate dehydrogenase B allozymes of *Fundulus heteroclitus*. — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1979, vol. 76, N 5, p. 2354—2358.
- Plumb H. A., Green O. L., Smitherman R. O., Pardue G. B.* Channel catfish virus experiments with different strains of channel catfish. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1975, vol. 104, N 1, p. 140—143.
- Pojoga J.* Contributii la obtinerea unui tip metisi si hibridi de crap si comportarea chez la hidropizia infectioasa. — In: *Instit. Agron. «N. Balcescu», Atelierele didactice*. Bucurest, 1967, p. 1—37.
- Pojoga J.* Observations sur l'herédité de la carpe. — *Bull. franç. piscicult.*, 1969, vol. 42, N 235, p. 67—73.
- Pojoga J.* Race metis et hybrides chez la carpe. — *Bull. franç. piscicult.*, 1972, vol. 44, N 244, p. 134—142.
- Poluhowich J. J.* Adaptive significance of eel multiple hemoglobin. — *Physiol. Zool.*, 1972, vol. 45, N 3, p. 215—222.
- Pontier P. J., Hart N. H.* Isozyme expression in interspecific hybrids between two teleosts, *Brachydanio albolineatus* and *Brachydanio rerio*. — *Isoz. Bull.*, 1978, vol. 11, p. 55.
- Pontier P. J., Hart N. H.* Creatine kinase gene expression during the development of *Brachydanio*. — *J. Exp. Zool.*, 1979, vol. 209, N 2, p. 283—296.
- Porter T. R., Corey S.* A hermaphroditic lake whitefish, *Coregonus clupeaformis*, from lake Huron. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1974, vol. 31, N 12, p. 1944—1945.
- \**Post A.* Vergleichende Untersuchungen der Chromosomenzahlen bei süßwasser Teleosteen. — *Ztschr. zool. Syst. Evolutionsforsch.*, 1965, Bd 3, H. 1—2, S. 47—93.
- \**Post A.* Ergebnisse der Forschungsreisen des FFS «Walter Hertwig» nach Südamerika. 24. Die Chromosomenzahlen einiger Atlantischer Myctophidenarten (Osteichthyes, Myctophoidei, Myctophidae). — *Arch. Fischereiwiss.*, 1972, Bd 23, H. 2, S. 89—93.
- \**Post A.* Chromosomes of two fish species of the genus *Diretmus* (Osteichthyes, Bericiformes: Diretmidae). — In: *Genetics and mutagenesis of fish*. Berlin etc., 1973, p. 103—111.
- \**Post A.* Die Chromosomen von drei Arten aus der Familie Gonostomatidae (Osteichthyes, Stomiatoidei). — *Arch. Fischereiwiss.*, 1974, Bd 25, H 1, S. 51—55.
- Potter I. C., Nicol P. L.* Electrophoretic studies on the haemoglobins of Australian lampreys. — *Austral. J. Exp. Biol. Med. Sci.*, 1968, vol. 46, N 5, p. 639—641.
- \**Potter I. C., Robinson E. S.* The chromosomes. — In: *The biology of lampreys*. New York; London, 1971, vol. 1, p. 279—294.
- \**Potter I. C., Rothwell B.* The mitotic chromosomes of the lamprey, *Petromyzon marinus* L. — *Experientia*, 1970, vol. 26, N 3, p. 429—430.
- Powell J. R.* Protein variation in natural populations of animals. — In: *Evolutionary Biology*. New York, 1975, vol. 8, p. 79—119.
- Powers D. A.* Hemoglobin adaptation for fast and slow habitats in sympatric catostomid fishes. — *Science*, 1972, vol. 177, N 4046, p. 360—362.
- Powers D. A.* Molecular ecology of teleost fish hemoglobins: strategies for adapting to changing environments. — *Amer. Zool.*, 1980, vol. 20, N 1, p. 139—162.



- Powers D. A., Place A. R.* Biochemical genetics of *Fundulus heteroclitus* (L.). I. Temporal and spatial variation in gene frequencies of Ldh-B, Mdh-A, Gpi-B and Pgm-A. — *Biochem. Genet.*, 1978, vol. 16, N 5—6, p. 593—607.
- Powers D. A., Greaney G. S., Place A. R.* Physiological correlation between lactate dehydrogenase genotype and haemoglobin function in killifish. — *Nature*, 1979, vol. 277, N 5693, p. 240—241.
- \* *Prasad R., Manna G. K.* Somatic and germinal chromosomes of a livefish, *Heteropneustes fossilis* (Bloch). — *Cytologia*, 1974, vol. 27, N 2, p. 217—223.
- Prather E. E.* A comparison of production of albino and normal channel catfish. — In: *Proc. Auburn Univ. Agr. Exp. Stn. Auburn*, 1961.
- \* *Prehn L. M., Rasch E. M.* Cytogenetic studies of *Poecilia* (Pisces). I. Chromosome numbers of naturally occurring poeciliid fishes and their hybrids from eastern Mexico. — *Can. J. Genet. Cytol.*, 1969, vol. 11, N 4, p. 880—895.
- Prevostii A., Ocana J., Alonso G.* Distances between populations of *Drosophila subobscura*, based on chromosome arrangement frequencies. — *Theor. Appl. Genet.*, 1975, vol. 45, N 6, p. 231—241.
- Probst E.* Der Bläuling-Karpfen. — *Allg. Fisch.-Ztg.*, 1949a, Bd 74, H. 13, S. 232—238.
- Probst E.* Vererbungsuntersuchungen beim Karpfen. — *Allg. Fisch.-Ztg.*, 1949b, Bd 74, H. 21, S. 436—443.
- Probst E.* Der Todesfaktor bei der Vererbung des Schuppenkleides des Karpfens. — *Allg. Fisch.-Ztg.*, 1950, Bd 75, H. 15, S. 369—370.
- Probst E.* Die Beschuppung des Karpfens. — In: *Münchener Beiträge der Fluss- und Abwasserbiol. München*, 1953, Bd 1, S. 150—227.
- Pruginin Y., Rothbard S., Wohlfahrt G., Helevy A., Moav R., Hulata G.* All-male broods of *Tilapia nilotica* × *T. aurea* hybrids. — *Aquaculture*, 1975, vol. 6, N 1, p. 11—21.
- Purdum C. E.* Radiation—induced gynogenesis and androgenesis in fish. — *Heredity*, 1969, vol. 24, N 3, p. 431—444.
- Purdum C. E.* Gynogenesis — a rapid method for producing inbred lines of fish. — *Fish. News Intern.*, 1970, vol. 9, N 8, p. 29—30.
- Purdum C. E.* Induced polyploidy in plaice (*Pleuronectes platessa*) and its hybrid with flounder (*Platichthys flesus*). — *Heredity*, 1972, vol. 29, N 1, p. 11—24.
- Purdum C. E.* Genetic techniques in flatfish culture. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1976, vol. 33, N 4, pt. 2, p. 1088—1093.
- Purdum C. E.* Genetics of growth and reproduction in teleosts. — In: *Fish phenology: anabolic adaptiveness in teleosts*. London; New York, 1979, p. 207—217.
- Purdum C. E., Lincoln R. F.* Gynogenesis in hybrids within the *Pleuronectidae*. — In: *Early life history of fish*. Berlin etc., 1974, p. 537—544.
- Purdum C. E., Woodhead D. S.* Radiation damage in fish. — In: *Genetics and mutagenesis of fish*. Berlin etc., 1973, p. 67—73.
- Purdum C. E., Thompson D., Dando P. R.* Genetic analysis of enzyme polymorphisms in plaice (*Pleuronectes platessa*). — *Heredity*, 1976, vol. 37, N 2, p. 193—206.
- Quiroz-Gutierrez M., Ohno S.* The evidence of gene duplication for S-form NADP-linked isocitrate dehydrogenase in carp and goldfish. — *Biochem. Genet.*, 1970, vol. 4, N 1, p. 93—99.
- \* *Rab P.* Karyotype of European catfish *Silurus glanis* (Siluridae, Pisces); with remarks on cytogenetics of siluroid fishes. — *Folia zool.*, 1981a, vol. 30, N 3, p. 271—286.
- \* *Rab P.* Karyotype of European mudminnow *Umbra krameri*. — *Copeia*, 1981b, N 4, p. 911—913.
- \* *Rachlin J. W., Beck A. P., O'Connor J. M.* Karyotypic analysis of the Hudson River striped bass, *Morone saxatilis*. — *Copeia*, 1978, N 2, p. 343—345.
- \* *Raicu P., Taisescu E.* *Misgurnus fossilis*, a tetraploid fish species. — *J. Hered.*, 1972, vol. 63, N 2, p. 92—94.
- Raicu P., Taisescu E., Banarescu P.* *Carassius carassius* and *C. auratus*, a pair of diploid and tetraploid representative species (Pisces, Cyprinidae). — *Cytologia*, 1981, vol. 46, N 1—2, p. 233—240.
- Rainboth W. J., Whitt G. S.* Analysis of evolutionary relationships among shiners of the subgenus *Luxilus* (Teleostei, Cypriniformes, Notropis) with the lactate

- dehydrogenase and malate dehydrogenase isozyme systems. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1974, vol. 49B, N 2, p. 241—252.
- Raleigh R. F., Chapman D. W. Genetic control in lakeward migrations of cutthroat trout fry. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1971, vol. 100, N 1, p. 33—40.
- Rapacz J., Słota E., Hasler J. Preliminary studies on serum antigens and their development in carp. — *Rapp. proc. verb. réun.*, 1971, vol. 161, p. 170—174.
- Rasch E. M., Balsano J. S. Biochemical and cytogenetic studies of *Poecilia* from eastern Mexico. 2. Frequency perpetuation and probable origin of triploid genomes in females associated with *Poecilia formosa*. — *Rev. biol. trop. Univ. Costa Rica*, 1973a, vol. 21, N 2, p. 351—381.
- Rasch E. M., Balsano J. S. Cytogenetic studies of *Poecilia* (Pisces). 3. Persistence of triploid genomes in the unisexual progeny of triploid females associated with *Poecilia formosa*. — *Copeia*, 1973b, N 4, p. 810—813.
- Rasch E. M., Darnell R. M., Kallman K. D., Abramoff P. Cytophotometric evidence for triploidy in hybrids of the gynogenetic fish, *Poecilia formosa*. — *J. Exp. Zool.*, 1965, vol. 160, N 2, p. 155—159.
- Rasch E. M., Prehn L. M., Rasch R. W. Cytogenetic studies of *Poecilia* (Pisces). 2. Triploidy and DNA levels in naturally occurring populations associated with the gynogenetic teleost, *Poecilia formosa* (Girard). — *Chromosoma*, 1970, vol. 31, N 1, p. 18—40.
- Rasch E. M., Monaco P. J., Balsano J. S. Cytophotometric and autoradiographic evidence for functional apomixis in a gynogenetic fish *Poecilia formosa* and its related triploid unisexualis. — *Histochemistry*, 1982, vol. 73, N 4, p. 515—533.
- Rattazzi M. C., Pék C. Haemoglobin polymorphism in cod (*Gadus morhua*): a single peptide difference. — *Nature*, 1965, vol. 208, N 5009, p. 489—491.
- Raunich L., Callegarini C., Cavicchioli G. Polimorfismo emoglobinico e caratteri sistematici del genere *Ictalurus* dell' Italia settentrionale. — *Arch. zool. ital.*, 1966, vol. 51, p. 497—510.
- Raunich L., Battaglia B., Callegarini C., Mozzi C. Il polimorfismo emoglobinico del genere *Gobius* del la Laguna di Venezia. — *Atti Ist. Veneto Sci. Lett. Arti.*, 1967, vol. 125, p. 87—105.
- Raunich L., Callegarini C., Cucchi C. Ecological aspects of hemoglobin polymorphism in *Gasterosteus aculeatus* (Teleostei). — In: *Proc. 5th Eur. Mar. Biol. Symp. Padova*, 1972, p. 153—162.
- Reagan R. E. Heritabilities and genetic correlations of desirable commercial traits in channel catfish. — In: *Compl. Rep. Miss. Agric. For. Exp. St., Stoneville*, 1980, p. 4—5.
- Reagan R. E., Pardue G. B., Eisen E. J. Predicting selection response for growth of channel catfish. — *J. Hered.*, 1976, vol. 67, N 1, p. 49—53.
- Redding J. M., Schreck C. B. Possible adaptive significance of certain enzyme polymorphisms in steelhead trout (*Salmo gairdneri*). — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1979, vol. 36, N 5, p. 544—551.
- \*Rees H. The chromosomes of *Salmo salar*. — *Chromosoma*, 1967, vol. 21, N 4, p. 472—474.
- Refstie T. Tetraploid rainbow trout produced by cytochalasin B. — *Aquaculture*, 1981, vol. 25, N 1, p. 51—58.
- Refstie T. Induction of diploid gynogenesis in Atlantic salmon and rainbow trout using irradiated sperm and heat shock. — *Can. J. Zool.*, 1983, vol. 61, N 11, p. 2411—2416.
- Refstie T., Austreng E. Carbohydrate in rainbow trout diets. 3. Growth and chemical composition of fish from different families fed four levels of carbohydrate in the diet. — *Aquaculture*, 1981, vol. 25, N 1, p. 35—49.
- Refstie T., Steine T. A. Selection experiments with salmon. 3. Genetic and environmental sources of variation in length and weight of Atlantic salmon in the freshwater phase. — *Aquaculture*, 1978, vol. 14, N 3, p. 221—234.
- Refstie T., Steine T. A., Gjedrem T. Selection experiments with salmon. 2. Proportion of Atlantic salmon smoltifying at one year of age. — *Aquaculture*, 1977a, vol. 10, N 3, p. 231—242.
- Refstie T., Vassvik V., Gjedrem T. Induction of polyploidy in salmonids by cytochalasin B. — *Aquaculture*, 1977b, vol. 10, N 1, p. 65—74.
- Refstie T., Stoss J., Donaldson E. M. Production of all female coho salmon (*Oncor-*

- hynchus kisutch) by diploid gynogenesis using irradiated sperm and cold shock. — *Aquaculture*, 1982, vol. 29, N 1, p. 67—82.
- Reichle W. Kann man die Regenbogenforelle züchterisch noch verbessern. — *Fischer. Teichwirt*, 1974, Bd 25, H. 8, S. 75—76.
- Reinitz G. L. Inheritance of muscle and liver types of supernatant NADP-dependent isocitrate dehydrogenase in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — *Biochem. Genet.*, 1977a, vol. 15, N 5—6, p. 445—454.
- Reinitz G. L. Tests for association of transferrin and lactate dehydrogenase phenotypes with weight gain in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1977b, vol. 34, N 12, p. 2333—2337.
- Reinitz G. L., Orme L. O., Lemm C. A., Hitzel F. N. Differential performance of four strains of rainbow trout reared under standardized conditions. — *Progr. Fish-Cult.*, 1978, vol. 40, N 1, p. 21—23.
- Reinitz G. L., Orme L. O., Hitzel F. N. Variation of body composition and growth among strains of rainbow trout. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1979, vol. 108, N 2, p. 204—207.
- Reisenbichler R. R., McIntyre J. D. Genetic differences in growth and survival of juvenile hatchery and wild steelhead trout, *Salmo gairdneri*. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1977, vol. 34, N 1, p. 123—128.
- Reznick D. Genetic determination of offspring size in the guppy (*Poecilia reticulata*). — *Amer. Natur.*, 1982, vol. 120, N 2, p. 181—188.
- Richmond R. C., Zimmerman E. G. Effect of temperature on activity of allozymic forms of supernatant malate dehydrogenase in the red shiner, *Notropis lutensis*. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1978, vol. 61B, N 3, p. 415—422.
- Richmond M. C. Non-Darwinian evolution: a critique. — *Nature*, 1970, vol. 225, N 5237, p. 1025—1028.
- Ricker W. E. Hereditary and environmental factors affecting certain salmonid populations. — In: *Symp. on the stock concept in pacific salmon*. New York, 1972, p. 27—160.
- Riddell B. E., Leggett W. C., Saunders R. L. Evidence of adaptive polygenic variation between two populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) native to tributaries of the S. W. Miramichi River. — *Can. J. Fish. Aqu. Sci.*, 1981, vol. 38, N 3, p. 321—333.
- Ridgway G. J. Studies on the serology. — In: *Marine fishery investigations*. New York, 1958, p. 1—13.
- Ridgway G. J. Demonstration of blood groups in trout and salmon by isoimmunization. — *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1962, vol. 97, N 1, p. 111—115.
- Ridgway G. J. A complex blood group system in salmon and trout. — In: *Proc. 10th Eur. Conf. Anim. Blood Groups Biochem. Polymorphism*. Paris, 1966, p. 361—365.
- Ridgway G. J. Problems in the application of serological methods to population studies on fish. — *Rapp. proc. verb. réun.*, 1971, vol. 161, p. 10—14.
- Ridgway G. J., Klontz G. W. Blood types in Pacific salmon. — In: *Bull. Intern. North-Pacific Fish. Commis. Vancouver*, 1961, N 5, p. 49—55.
- Ridgway G. J., Utter F. M. Salmon serology. — In: *Annu. Rep. Intern. North-Pacific Fish. Commis.* 1961. Vancouver, 1963, p. 106—108.
- Ridgway G. J., Utter F. M. Salmon serology. — In: *Annu. Rep. Intern. North-Pacific Fish. Commis.* 1963. Vancouver, 1964, p. 149—154.
- Ridgway G. J., Cushing J. E., Durall G. L. Serological differentiation of populations of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. — In: *Bull. Intern. North-Pacific Fish. Commis. Vancouver*, 1958, N 3, p. 5—10.
- Ridgway G. J., Sherburne S. W., Lewis R. D. Polymorphism in the esterase of Atlantic herring. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1970, vol. 99, N 1, p. 147—151.
- Riggs A. Factors in the evolution of hemoglobin function. — *Fed. Proc.*, 1976, vol. 35, N 10, p. 2115—2118.
- Riggs C. D., Sneed K. E. The effects of controlled spawning and genetic selection on the fish culture of the future. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1959, vol. 88, N 1, p. 53—60.
- \* Rishi K. K. Somatic karyotypes of three teleosts. — *Genen phaenen*, 1973, vol. 16, N 3, p. 101—107.



- \* Rishi K. K. Somatic and meiotic chromosomes of *Trichogaster fasciatus* (Teleostei, Perciformes; Osphronemidae). — Genen Phaenen, 1975, vol. 18, N 2—3, p. 49—53.
- \* Rishi K. K. Karyotypic studies on four species of fishes. — Nucleus (India), 1976a, vol. 19, N 2, p. 95—98.
- \* Rishi K. K. Mitotic and meiotic chromosomes of a teleost *Callichromis bimaculatus* (Bloch.) with indications of male heterogamety. — Sci. Cult., 1976b, vol. 28, N 10, p. 1171—1173.
- \* Rishi K. K. Somatic G-banded chromosomes of *Colisa fasciatus* (Perciformes; Belontiidae) and confirmation of female heterogamety. — Copeia, 1979, N 1, p. 146—149.
- \* Rishi K. K. Karyological study on a marine catfish *Arius dussumieri* (Ariidae; Siluriformes). — Cytol. Inform. Serv., 1983, vol. 34, p. 7—9.
- Rishi K. K., Gaur P. Cytological female heterogamety in jet-black molly, *Mollienesia sphenops*. — Curr. Sci. (India), 1976, vol. 45, N 18, p. 669—670.
- \* Rishi K. K., Singh J. Chromosomal analysis of the Indian silurid *Wallago attu* (Schn.) (Fam. Siluridae). — Cytol. Inform. Serv., 1983a, vol. 34, p. 10—11.
- \* Rishi K. K., Singh J. Karyological studies on two Indian estuarine catfishes, *Plotosus canius* Ham. and *Pseudotropius atherinoides* (Bloch.). — Caryologia, 1983b, vol. 36, N 2, p. 139—144.
- \* Roberts F. L. A chromosome study of twenty species of Centrarchidae. — J. Morphol., 1964, vol. 115, N 3, p. 401—417.
- \* Roberts F. L. Chromosome cytology of the Osteichthyes. — Progr. Fish-Cult., 1967, vol. 29, N 2, p. 75—83.
- \* Roberts F. L. Atlantic salmon (*S. salar*) chromosomes and speciation. — Trans. Amer. Fish. Soc., 1970, vol. 99, N 1, p. 105—111.
- Roberts F. L., Wohnus J. F., Ohno S. Phosphoglucosylase polymorphism in the rainbow trout, *Salmo gairdneri*. — Experientia, 1969, vol. 25, N 10, p. 1109—1110.
- \* Robinson E. S., Potter I. C. Meiotic chromosomes of *Mordacia praecox* and a discussion of chromosome numbers in lampreys. — Copeia, 1969, N 4, p. 824—828.
- \* Robinson E. S., Potter I. C. The chromosomes of the southern hemispheric lamprey, *Geotria australis* Gray. — Experientia, 1981, vol. 37, N 3, p. 239—240.
- Robinson E. S., Potter I. C., Webb C. J. Homogeneity of holarctic lamprey karyotypes. — Caryologia, 1974, vol. 27, N 4, p. 443—454.
- Robinson E. S., Potter I. C., Atkin N. B. The nuclear DNA content of lampreys. — Experientia, 1975, vol. 31, N 8, p. 912—913.
- Robinson G. D., Dunson W. A., Wright J. E., Mamolito G. E. Differences in low pH tolerance among strains of brook trout (*Salvelinus fontinalis*). — J. Fish Biol., 1976, vol. 8, N 1, p. 5—17.
- Rodino E., Comparini A. Genetic variability in the European eel *Anguilla anguilla* L. — In: Marine organisms. New York, 1978, p. 389—425.
- Rogers J. S. Measures of genetic similarity and genetic distance. — In: Univ. Texas Publications, Dallas, 1972, N 7213, p. 145—153.
- Romero-Herrera A. E., Lieska N., Friday A. E., Joysey K. A. The primary structure of carp myoglobin in the context of molecular evolution. — Phil. Trans. Roy. Soc. London B, 1982, vol. 297, N 1084, p. 1—25.
- Ropers H. H., Engel W., Wolf U. Inheritance of the S-form of NADP-dependent isocitrate dehydrogenase polymorphism in rainbow trout. — In: Genetics and mutagenesis of fish. Berlin etc., 1973, p. 319—327.
- Rosenthal H. L., Rosenthal R. S. Lordosis, a mutation in the cyprinodont, *Lebistes reticulatus*. — J. Hered., 1950, vol. 41, N 8, p. 217—218.
- Rosenthal H. L., Myers P. L., Bruning M. K. Spinal curvature, a mutation in the swordtail, *Xiphophorus*. — J. Hered., 1958, vol. 49, N 5, p. 238—240.
- \* Ross M. R. A chromosome study of five species of Etheostominae fishes (Percidae). — Copeia, 1973, N 1, p. 163—165.
- Rothbard S., Hulata G., Itzkovich J. Occurrence of spontaneous hermaphroditism in a *Sarotherodon* hybrid. — Aquaculture, 1982, vol. 26, N 3—4, p. 391—393.
- Royal B. K., Lucas G. A. Analysis of red and yellow pigments in two mutants of the

- Siamese fighting fish, *Betta splendens*. — Proc. Iowa Acad. Sci., 1972, vol. 79, N 1, p. 34—37.
- Rudek Z. Karyological investigations of two forms of *Vimba vimba* occurring in Poland. — Folia biol., 1974, vol. 22, N 2, p. 211—216.
- Rudloff V., Zelenik M., Braunitzer G. Zur Phylogenie der Hämoglobinmoleculs. Untersuchungen am Hämoglobin des Flussneunauges (*Lampetra fluviatilis*). — Ztschr. Physiol. Chem., 1966, Bd 344, H. 4—6, S. 284—288.
- Rudzinski E. Über Kreuzungsversuche bei Karpfen. — Fisch. Ztg., 1928, N 30, S. 593—597; N 31, S. 613—618; N 32, S. 636—640.
- Rudzinski E., Miaczynski T. Zwerg-Karpfen von Piszarzowice. — Acta hydrobiol., 1961, Bd 3, H. 2—3, S. 175—198.
- \* Ruiguang Z. Studies of sex chromosomes and C-banding karyotypes of two forms of *Carassius auratus* in Kunming Lake. — Acta genet. sinica, 1982, vol. 9, N 1, p. 32—39.
- \* Ruiguang Z., Zheng S. Analysis and comparison of *Ctenopharyngodon idella* and *Megalobrama amblycephala* karyotypes. — Acta genet. sinica, 1979, vol. 6, N 2, p. 205—210.
- Ruiguang Z., Zheng S. Comparison of karyotypes of *Cyprinus carpio*, *Carassius auratus*, and also of *Aristichthys nobilis* and *Hypophthalmichthys molitrix*. — Acta genet. sinica, 1980, vol. 7, N 1, p. 72—76 (Engl. summ.).
- Russel H. A., Jeffrey J. E. Serum transferrin polymorphism in grey trout, *Cynoscion regalis*, from the lower Rappa Hannock River. — Estuaries, 1979, vol. 2, p. 269—270.
- Rust W. Männliche oder weibliche heterogamety bei *Platyocilus variatus*. — Ztschr. Indukt. Abstammungs-Vererbungs., 1939, Bd 77, H. 2, S. 172—176.
- Rust W. Genetische Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmungstypen bei Zahnkarpfen unter besonderer Berücksichtigung von Artkreuzungen mit *Platyocilus variatus*. — Ztschr. Indukt. Abstammungs-Vererbungs., 1941, Bd 79, H. 3, S. 336—395.
- Rünger F. Spiegelartige Beschuppungen bei Rotfedern und die Ursache ihrer Entstehung. — Ztschr. Fisch. Hilfswiss., 1934, Bd 32, H. 4, S. 639—644.
- Rychlicki Z. Ocena użytkowa krzyżowki karpia węgierskiego z zatorskim. — Gospod. Rýbna, 1973, N 3, s. 3—4.
- Ryman N. A genetic analysis of recapture frequencies of released young of salmon (*S. salar* L.). — Hereditas, 1970, vol. 65, N 1, p. 159—160.
- Ryman N. An analysis of growth capability in full sib families of salmon (*Salmo salar* L.). — Hereditas, 1972a, vol. 70, N 1, p. 119—127.
- Ryman N. Mortality frequencies in hatchery-reared salmon (*Salmo salar* L.). — Hereditas, 1972b, vol. 72, N 2, p. 237—242.
- Ryman N. Two-way selection for body weight in the guppy fish, *Lebistes reticulatus*. — Hereditas, 1973, vol. 74, N 2, p. 239—245.
- Ryman N. Patterns of distribution of biochemical genetic variation in salmonids: differences between species. — Aquaculture, 1983, vol. 33, N 1—4, p. 1—21.
- Ryman N., Ståhl G. Genetic changes in hatchery stocks of brown trout (*Salmo trutta*). — Can. J. Fish. Aqu. Sci., 1980, vol. 37, N 1, p. 82—87.
- Ryman N., Ståhl G. Genetic perspectives of the identification and conservation of Scandinavian stocks of fish. — Can. J. Fish. Aqu. Sci., 1981, vol. 38, N 12, p. 1562—1575.
- Ryman N., Allendorf F. W., Ståhl G. Reproductive isolation with little genetic divergence in sympatric populations of brown trout (*Salmo trutta*). — Genetics (USA), 1979, vol. 92, N 2, p. 247—262.
- Sadoglu P. A mendelian gene for albinism in natural cave fish. — Experientia, 1955, vol. 13, N 2, p. 394.
- Sadoglu P. Mendelian inheritance in the hybrid between the Mexican blind cave fishes and their overground ancestors. — In: Verh. Dtsch. Zool. Ges. Graz, Graz, 1957, p. 432—439.
- Sadoglu P., McKee A. A second gene that affects eye and color in Mexican blind cave fish. — J. Hered., 1969, vol. 60, N 1, p. 10—14.
- Sage R. D., Selander R. H. Trophic radiation through polymorphism in cichlid fishes. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1975, vol. 72, N 11, p. 4669—4673.

- Sakaizumi M., Egami N., Moriwaki K.* Allozymic variation in wild populations of the fish *Oryzias latipes*. — Proc. Jap. Acad., 1980, vol. 56 B, N 7, p. 448—451.
- Sakaizumi M., Moriwaki K., Egami N.* Allozymic variation and regional differentiation in wild populations of the fish *Oryzias latipes*. — Copeia, 1983, N 2, p. 311—318.
- \**Sakamoto K., Nishikawa S.* Chromosomes of three flatfishes (Pleuronectidae). — Jap. J. Ichthyol., 1980, vol. 27, N 3, p. 268—272.
- Sanders B. G., Wright J. E.* Immunogenetic studies in two trout species of the genus *Salmo*. — Ann. N. Y. Acad. Sci., 1962, vol. 97, p. 116—130.
- \**Sasaki M., Hitotsumachi S., Makino S., Terao T.* A comparative study of the chromosomes in the chum salmon, the kokanee salmon and their hybrids. — Caryologia, 1968, vol. 21, N 3, p. 389—394.
- \**Sasaki T., Sakamoto K.* Karyotype of the rockfish, *Sebastes taczanowskii* St. — Cytol. Inform. Serv., 1977, vol. 22, p. 7—8.
- Sassaman C., Yoshiyama R. M.* Lactate dehydrogenase — a polymorphism of *Anoplarchus purpurascens*: geographic variation in central California. — J. Hered., 1979, vol. 70, N 5, p. 329—334.
- Sassaman C., Yoshiyama R. M., Darling J. D. S.* Temporal stability of lactate dehydrogenase A clines of the high cockscomb *Anoplarchus purpurascens*. — Evolution, 1983, vol. 37, N 3, p. 472—483.
- Sato R., Ishida R.* Genetic variation in malate dehydrogenase and some isozymes in white muscle of ayu (*Plecoglossus altivelis*). — Bull. Freshwater Fish. Res. Lab. Tokyo, 1977, vol. 27, N 2, p. 75—83.
- Saunders L. H., McKenzie J. A.* Comparative electrophoresis of arctic char. — Comp. Biochem. Physiol., 1971, vol. 38B, N 3, p. 487—491.
- Saunders R. L.* Sea ranching — a promising way to enhance populations of Atlantic salmon for angling and commercial fisheries. — In: Intern. Atlantic Salmon Fed. Spec. Publ. Ser. Seattle, 1977, N 7, p. 17—24.
- Saunders R. L.* Annual report to the advisory council of the North American Salmon Research Center. — In: NASRC Repts. St. Andrews, 1978a, N 3, p. 1—7.
- Saunders R. L.* Annual report to the advisory council of the North American Salmon Research Center. — In: NASRC Repts. St. Andrews, 1978b, N 4, p. 1—8.
- Saunders R. L., Bailey J. K.* The role of genetics in Atlantic salmon management. — In: Atlantic salmon: its future. Farnham, 1980, p. 182—200.
- Saunders R. L., Sreedharan A.* The incidence and genetic implications of sexual maturity in male Atlantic salmon parr. — In: Intern. Coun. Explor. Sea, Commis. Meet., 1977/M. St. Andrews, 1977, p. 1—21.
- Saunders R. L., Schom C. B.* Effects of life history on the genetic structure of Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations. — Genetics (USA), 1981, vol. 97, suppl. 1, p. 1—93.
- \**Sawada Y., Sakamoto K.* Chromosomes of a rare callionymid, *Draculo mirabilis*. — Jap. J. Ichthyol., 1980, vol. 26, N 4, p. 367.
- \**Scharma G. P., Prasad R., Nayyar R. P.* Chromosome number and meiosis in three species of fishes. — Res. Bull. Punjab Univ., 1960, N 11, p. 99—103.
- Schäperclaus W.* Bekämpfung der infektiösen Bauchwassersucht des Karpfens durch Züchtung erblich widerstandsfähiger Karpfenstämme. — Ztschr. Fisch., 1953, Bd 1, H. 5—6, S. 321—353.
- Schäperclaus W.* Fischkrankheiten. Dritte Aufl. Berlin, 1954. 708 S.
- Schäperclaus W.* Lehrbuch der Teichwirtschaft. Zweite Aufl. Berlin; Hamburg, 1961. 582 S.
- \**Scheel J. J.* Taxonomic studies of African and Asian toothcarps (Rivulinae) based on chromosome numbers, haemoglobin patterns, some morphological traits and crossing experiments. — Vidensk. Med. Dan. Naturhist. Foren. Kbhohag., 1966, vol. 129, p. 123—148.
- \**Scheel J. J.* Rivuline karyotypes and their evolution (Rivulinae, Cyprinodontidae, Pisces). — Ztschr. zool. Syst. Evolutionsforsch., 1972, Bd 10, H 3, S. 180—209.
- \**Scheel J. J.* Die Chromosomen der drei Neon-Tetras. — Aquarien-Terrarien, 1972b, H. 9, S. 307—309.
- \**Scheel J. J.* Eine Übersicht zu *Aphyosemion cameronense*. — Aquarien-Terrarien, 1974, H. 9, S. 306—307.



- \* Scheel J. J., Simonsen V., Gyldenholm A. O. The karyotypes and some electrophoretic patterns of fourteen species of the genus *Corydorus*. — Ztschr. zool. Syst. Evolutionsforsch., 1972, Bd 10, H. 2, S. 144—152.
- Schemmel C. Genetische Untersuchungen zur Evolution des Geschmacks Apparates bei cavernicolen Fischen. — Ztschr. zool. Syst. Evolutionsforsch., 1974, Bd 12, H. 3, S. 196—215.
- Schlotfeldt H. J. Electrophoretische Eigenschaften des Hämoglobins von zwei in Chile wirtschaftlich wichtigen Gadiden, *Merluccius gayi gayi* und *M. polylepis*, als Versuch zu einer Populationsstruktur-Analyse. — Arch. Fischereiwiss., 1968, Bd 19, H. 2—3, S. 236—245.
- Schmidt J. Racial investigations. 1. *Zoarces viviparus* L. and local races of the same. — In: Compte rendu traveau lab. Carlsberg. Copenhagen, 1917, vol. 13, N 3, p. 279—396.
- Schmidt J. Racial investigations. 3. Experiments with *Lebistes reticulatus* (Peters). — In: Compte rendu traveau Lab. Carlsberg. Copenhagen, 1919a, vol. 14, N 5, p. 1—8.
- Schmidt J. La valeur de l'individu à titre de générateur appréciés suivant la méthode du croisement diallele. — In: Compte rendu traveau Lab. Carlsberg. Copenhagen, 1919b, vol. 14, N 6, p. 1—34.
- Schmidt J. Racial investigations. 5. Experimental investigations with *Zoarces viviparus* L. — In: Compte rendu traveau Lab. Carlsberg. Copenhagen, 1920, vol. 14, N 9, p. 1—14.
- Schmidt J. Racial investigations. 7. Annual fluctuations of racial characters in *Zoarces viviparus* L. — In: Compte rendu traveau Lab. Carlsberg. Copenhagen, 1921, vol. 14, N 15, p. 1—24.
- Schmidt J. Racial investigations. 10. The Atlantic cod (*Gadus callarias* L.) and local races of the same. — In: Compte Rendue traveau Lab. Carlsberg. Copenhagen, 1930, vol. 18, N 6, p. 1—71.
- Schmidt K. Stand und Entwicklungsmöglichkeiten der Forellenzüchtung in der DDR. — Fortschr. Fischereiwiss., 1982, Bd 1, S. 103—108.
- Schmidtke J., Engel W. Duplication of the gene loci coding for the supernatant aspartate aminotransferase by polyploidization in the fish family Cyprinidae. — Experientia, 1972, vol. 28, N 8, p. 976—978.
- Schmidtke J., Engel W. On the problem of regional gene duplication in diploid fish of the orders Ostariophysi and Isospondyli. — Humangenetik, 1974, Bd 21, H. 1, S. 39—45.
- Schmidtke J., Engel W. Gene action in fish of tetraploid origin. 1. Cellular and biochemical parameters in cyprinid fish. — Biochem. Genet., 1975, vol. 13, N 1—2, p. 45—51.
- Schmidtke J., Engel W. Ribosomal DNA amount in cyprinid fish. — Biochem. Genet., 1976, vol. 14, N 1—2, p. 19—26.
- Schmidtke J., Kandi I. Single-copy DNA relationships between diploid and tetraploid teleostean fish species. — Chromosoma, 1981, vol. 83, N 2, p. 191—197.
- Schmidtke J., Atkin N. B., Engel W. Gene action in fish of tetraploid origin. 2. Cellular and biochemical parameters in clupeoid and salmonid fish. — Biochem. Genet., 1975a, vol. 13, N 5—6, p. 301—309.
- Schmidtke J., Dunkhase G., Engel W. Genetic variation of phosphoglucose isomerase isoenzymes in fish of the orders Ostariophysi and Isospondyli. — Comp. Biochem. Physiol., 1975b, vol. 50B, N 3, p. 395—398.
- Schmidtke J., Kuhl P., Engel W. Transitory hemizygoty of paternally derived alleles in hybrid trout embryos. — Nature, 1976a, vol. 260, N 5549, p. 319—320.
- Schmidtke J., Schultze R., Kuhl P., Engel W. Gene action in fish of tetraploid origin. 5. Cellular RNA and protein content and enzyme activities in cyprinid, clupeoid and salmonid species. — Biochem. Genet., 1976b, vol. 14, N 11—12, p. 975—980.
- Schmidtke J., Budiman R., Engel W. GPDH allele activation in brown trout × brook trout hybrids. — Isoz. Bull., 1977, vol. 10, p. 50—51.
- Schmidtke J., Schmidt E., Matzke E., Engel W. Nonrepetitive DNA sequence divergence in phylogenetically diploid and tetraploid teleostean species of the family Cyprinidae and the order Isospondyli. — Chromosoma, 1979, vol. 75, N 2, p. 185—198.

- Schnakenbeck W.* Rassenuntersuchungen am Hering. — In: Ber. Dtsch. Wiss. Kommiss. Meeresforsch. Berlin, 1927, Bd 3, H. 2, pt 2, S. 1—205.
- Schnakenbeck W.* Zum Rassenproblem bei den Fischen. — Ztschr. Morphol. Oekol. Tiere, 1931, Bd 21, H. 2, S. 409—556.
- Scholl A.* Biochemical evolution in the genus *Xiphophorus*. — In: Genetics and mutagenesis of fish. Berlin etc., 1973, p. 277—299.
- Scholl A., Anders F.* Tissue specific preferential expression of the *Xiphophorus* xiphidium allele for 6-phosphogluconate dehydrogenase in interspecific hybrids of platyfish (Poeciliidae, Teleostei). — In: Genetics and mutagenesis of fish. Berlin etc., 1973a, p. 301—313.
- Scholl A., Anders F.* Electrophoretic variation of enzyme proteins in platyfish and swordtails (Poeciliidae, Teleostei). — Arch. Genet., 1973b, vol. 46, N 2, p. 121—129.
- Scholl A., Holzberg S.* Zone electrophoretic studies on lactate dehydrogenase isoenzymes in South American cichlids (Teleostei, Percomorphi). — Experientia, 1972, vol. 28, N 4, p. 489—491.
- Scholl A., Schröder J. H.* Biochemische Untersuchungen über die genetische Differenzierung mittelamerikanischer Zahnkarpfenarten (Cyprinodontiformes, Poeciliidae). — Rev. suisse zool., 1974, vol. 81, N 3, p. 690—696.
- Scholl A., Corzilius B., Villwock W.* Contribution to the genetic relationship of Old World Aphanini (Pisces, Cyprinodontidae) with special reference to electrophoretic techniques. — Ztschr. zool. Syst. Evolutionsforsch., 1978, Bd 16, H. 2, S. 116—132.
- Schreibman M. P., Kallman K. D.* The genetic control of the pituitary gonadal axis in the platyfish, *Xiphophorus maculatus*. — J. Exp. Zool., 1977, vol. 200, N 2, p. 277—293.
- Schröder J. H.* Genetische Untersuchungen an domestizierten Stämmen der Gattung *Mollinesia* (Poeciliidae). — Zool. Beitr., 1964, Bd 10, S. 369—463.
- Schröder J. H.* Zur Vererbung der Dorsalflossenstrahlenzahl bei *Mollinesia*-Bastarden. — Ztschr. zool. Syst. Evolutionsforsch., 1965, Bd 3, H. 2, S. 330—348.
- Schröder J. H.* Über Besonderheiten der Vererbung des Simpsonfactors bei *Xiphophorus helleri* Heckel (Poeciliidae, Pisces). — Zool. Beitr., 1966, Bd 12, H. 1, S. 27—42.
- Schröder J. H.* Die Variabilität quantitativer Merkmale bei *Lebistes reticulatus* Peters nach ancestraler Röntgenbestrahlung. — Zool. Beitr., 1969a, Bd 15, H. 2—3, S. 237—265.
- Schröder J. H.* Erblicher Pigment-verlust bei Fischen. — Aquarien-Terrarien, 1969b, Bd 16, H. 8, S. 272—274.
- Schröder J. H.* Die Vererbung von Beflossungsmerkmalen beim Berliner Guppy (*Lebistes reticulatus* Peters). — Theor. Appl. Genet., 1969c, vol. 39, N 1, p. 73—78.
- Schröder J. H.* Inheritance of radiation-induced spinal curvatures in the guppy, *L. reticulatus*. — Can. J. Genet. Cytol., 1969d, vol. 11, N 4, p. 937—947.
- Schröder J. H.* X-ray induced mutations in the poeciliid fish, *Lebistes reticulatus* Peters. — Mutat. Res., 1969e, vol. 7, N 1, p. 75—90.
- Schröder J. H.* Das Züchten von Aquarienfischen — einmal wissenschaftlich betrachtet. 3. Zusammenwirken mehrerer Gene — Crossing-over, drittes Mendelsches Gesetz. — Aquat. Mag., 1970, H. 1, S. 8—17.
- Schröder J. H.* Teleosts as a tool in mutation research. — In: Genetics and mutagenesis of fish. Berlin etc., 1973, p. 91—99.
- Schröder J. H.* Vererbungslehre für Aquarianer. Stuttgart, 1974. 84 S.
- Schröder J. H.* Genetics for aquarists. Neptune (New Jersey), 1976. 128 p.
- Schröder J. H.* Methods of screening radiation induced mutations in fish. — In: Methodology for assessing impacts of radioactivity on aquatic ecosystems. Vienna, 1979, p. 381—402. (IAEA Tech. Rep. Ser., 1979; N 190).
- Schröder J. H.* Morphological and behavioural differences between the BB/OB and B/W colour morphs of *Pseudotropheus zebra* Boul. (Pisces: Cichlidae). — Ztschr. zool. Syst. Evolutionsforsch., 1980, Bd 18, H. 1, S. 69—76.
- Schröder J. H.* The guppy (*Poecilia reticulata* Peters) as a model for evolutionary

- studies in genetics, behavior, and ecology. — *Ber. Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck*, 1983, Bd 70, S. 249—279.
- Schröder J. H., Yegin M. M.* Qualitative und quantitative Bestimmung der freien Aminosäuren bei *Mollinnesia sphenops* (Poeciliidae: Pisces). — *Biol. Zbl.*, 1968, Bd 87, H. 1, S. 163—172.
- Schultz R. J.* Reproductive mechanism of unisexual and bisexual strains of the viviparous fish *Poeciliopsis*. — *Evolution*, 1961, vol. 15, N 2, p. 302—325.
- Schultz R. J.* Stubby, a hereditary vertebral deformity in the viviparous fish *Poeciliopsis prolifica*. — *Copeia*, 1963, N 2, p. 325—330.
- Schultz R. J.* Hybridization experiments with an all-female fish of the genus *Poeciliopsis*. — *Biol. Bull.*, 1966, vol. 130, N 3, p. 415—429.
- Schultz R. J.* Gynogenesis and triploidy in the viviparous fish *Poeciliopsis*. — *Science*, 1967, vol. 157, N 3796, p. 1564—1567.
- Schultz R. J.* Hybridization, unisexuality and polyploidy in the teleost *Poeciliopsis* (Poeciliidae) and other vertebrates. — *Amer. Natur.*, 1969, vol. 103, N 934, p. 605—619.
- Schultz R. J.* Special adaptive problems associated with unisexual fishes. — *Amer. Zool.*, 1971, vol. 11, N 2, p. 351—360.
- Schultz R. J.* Unisexual fish: laboratory synthesis of a «species». — *Science*, 1973, vol. 179, N 4069, p. 180—181.
- Schultz R. J.* Evolution and ecology of unisexual fishes. — In: *Evolutionary biology*. New York etc., 1977, vol. 10, p. 277—331.
- Schultz R. J., Kallman K. D.* Triploid hybrids between the all-female teleost *Poecilia formosa* and *Poecilia sphenops*. — *Nature*, 1968, vol. 219, N 5150, p. 280—282.
- Schwab M., Scholl E.* Neoplastic pigment induced by N-methyl-N-nitrosourea on *Xiphophorus* and genetic contribution of their terminal differentiation. — *Differentiation*, 1981, vol. 19, N 2, p. 77—83.
- Schwab M., Haas J., Abdo S., Ahuja M. R., Kollinger G., Anders A., Anders F.* Genetic basis of susceptibility for development of neoplasms following treatment with N-methyl-N-nitrosourea (MNL) or X-rays in the platyfish-swordtail system. — *Experientia*, 1978, vol. 34, N 6, p. 780—782.
- Schweigert J. F., Ward F. J., Clayton J. W.* Effects of fry and fingerling introductions on walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*) production in West Blue Lake, Manitoba. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1977, vol. 34, N 11, p. 2142—2150.
- Schwier H.* Geschlechtsbestimmung und -differenzierung bei *Macropodus opercularis*, concolor, chinensis und deren Artbastarden. — *Ztschr. Indukt. Abstammungs-Vererbungslehre*, 1939, Bd 77, H. 2, S. 291—335.
- Scopes R. H., Gosselin-Rey C.* Polymorphism in carp muscle creatin kinase. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1968, vol. 25, N 12, p. 2715—2716.
- Selander R. K.* Genic variation in natural populations. — In: *Molecular evolution*. Sunderland, 1976, p. 21—45.
- Sengbusch R. von.* Eine Schnellbestimmungsmethode der Zwischenmuskelgeräten bei Karpfen zur Auslese von «grätenfreien» Mutanten (mit Röntgen-Fernsehkamera und Bildschirmgerät). — *Züchter*, 1967, Bd 37, H. 6, S. 275—276.
- Sengbusch R. von, Meske Ch.* Auf dem Wege zum grätenlosen Karpfen. — *Züchter*, 1967, Bd 37, H. 2, S. 271—274.
- Sengün A.* Beiträge zur Kenntnis der erblichen Bedingtheit von Formunterschieden der Gonopodien lebendgebärender Zahnkarpfen. — *Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul*, Ser. B, 1950, vol. 15, p. 110—133.
- Sensabaugh G. F., Kaplane N. O.* A lactate dehydrogenase specific to the liver of gaidoid fish. — *J. Biol. Chem.*, 1972, vol. 247, N 2, p. 585—593.
- Sepovaara O.* Zur Systematik und Ökologie des Lachses und der Forellen in den Binnengewässern Finlands. — In: *Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn.* «Vaname». Helsinki, 1962, vol. 24, p. 1—86.
- Serene P.* Esterase of the North-East Atlantic albacor stock. — *Rapp. proc.-verb. réun.*, 1971, vol. 161, p. 119—121.
- Sezaki K., Kobayashi H.* Comparison of erythrocytic size between diploid and tetraploid in spinous loach, *Cobitis biwae*. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1978, vol. 44, N 8, p. 851—854.
- Sezaki K., Kobayashi H., Nakamura M.* Size of erythrocytes in the diploid and triploid



- specimens of *Carassius auratus langsdorfii*. — *Jap. J. Ichthyol.*, 1977, vol. 24, N 2, p. 135—140.
- Sgano T., Abe T.* Xanthochronous examples of one or two species of sea chubs of the genus *Kyphosus* from the Bonin Island. — *Uo (Japan)*, 1973, vol. 16, p. 1—2.
- Shaklee J. B., Tamary C. S.* Biochemical and morphological evolution of Hawaiian bonefishes (*Albula*). — *Syst. Zool.*, 1981, vol. 30, N 1, p. 125—146.
- Shaklee J. B., Whitt G. S.* Patterns of enzyme ontogeny in developing sunfish. — *Differentiation*, 1977, vol. 9, N 1, p. 85—95.
- Shaklee J. B., Whitt G. S.* Lactate dehydrogenase isozymes of gadiform fishes: divergent pattern of gene expression indicate a heterogeneous taxon. — *Copeia*, 1981, N 3, p. 563—578.
- Shaklee J. B., Kepes K. L., Whitt G. S.* Specialized lactate dehydrogenase isozymes: the molecular and genetic basis for the unique eye liver LDH-s of teleost fishes. — *J. Exp. Zool.*, 1973, vol. 185, N 2, p. 217—240.
- Shaklee J. B., Champion M. J., Whitt G. S.* Developmental genetics of teleosts: a biochemical analysis of lake chubsucker ontogeny. — *Develop. Biol.*, 1974, vol. 38, N 2, p. 356—382.
- Shaklee J. B., Christiansen J. H., Sidell B. D., Prosser C. L., Whitt G. S.* Molecular aspects of temperature changes in enzyme activities and isozyme patterns to metabolic reorganization in the green sunfish. — *J. Exp. Zool.*, 1977, vol. 200, N 1, p. 1—20.
- Shami S. A., Beardmore J. A.* Genetic studies of enzyme variation in the guppy, *Poecilia reticulata*. — *Genetica (Ned.)*, 1978a, vol. 48, N 1, p. 67—73.
- Shami S. A., Beardmore J. A.* Stabilizing selection and parental age effects on lateral line scale number in the guppy *Poecilia reticulata* (Peters). — *Pak. J. Zool.*, 1978b, vol. 10, N 1, p. 1—15.
- \*Sharma O. P., Agarwal A.* The somatic and meiotic chromosomes of *Puntius conchionius* from the Jammu and Kashmir state, India. — *Genetica (Ned.)*, 1981, vol. 56, N 3, p. 235—237.
- Sharp G. D.* Electrophoretic study of tuna hemoglobins. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1969, vol. 31 B, N 5, p. 749—755.
- Sharp G. D.* An electrophoretic study of hemoglobins of some scombroid fishes and related forms. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1973, vol. 44B, N 2, p. 381—388.
- Shaw C. R.* The use of genetic variation in the analysis of isozyme structure. — In: *Subunit structure of proteins: biochemical and genetic aspects*. Brookhaven, 1964, p. 117—130. (Brookhaven Symp. in Biol.)
- Shaw C. R.* Electrophoretic variation in enzymes. — *Science*, 1965, vol. 149, N 3687, p. 936—943.
- Shaw C. R.* How many genes evolve? — *Biochem. Genet.*, 1970, vol. 4, N 2, p. 275—283.
- Shaw C. R., Prasad R.* Starch gel electrophoresis of enzymes — a compilation of recipes. — *Biochem. Genet.*, 1970, vol. 4, N 2, p. 297—320.
- Shearer K. D., Mulley J. C.* The introduction and distribution of the carp, *Cyprinus carpio* L., in Australia. — *Austral. J. Mar. Freshwater Res.*, 1978, vol. 29, N 5, p. 551—563.
- Shoemaker H. H.* Pigment deficiency in the carp and the carp-sucker. — *Copeia*, 1943, N 1, p. 54.
- Siciliano M. J., Wright D. A.* Evidence for multiple unlinked genetic loci for isocitrate dehydrogenase in fish of the genus *Xiphophorus*. — *Copeia*, 1973, N 1, p. 158—161.
- Siciliano M. J., Wright D. A.* Biochemical genetics of the platyfish-swordtail hybrid melanoma system. — In: *Progress in experimental tumor researches*. New York, 1976, vol. 20, p. 398—411.
- Siciliano M. J., Wright D. A., George S. L., Shaw C. R.* Inter- and intraspecific genetic distances among teleosts. — In: *Abstr. 17th Intern. Congr. Zool.*, Theme 5. Paris, 1973.
- Siciliano M. J., Morizot D. C., Wright D. A.* Factors responsible for platyfish-swordtail hybrid melanoma — many or few. — *Pigment Cell*, 1976, vol. 2, N 1, p. 47—58.
- Sick K.* Haemoglobin polymorphism in fishes. — *Nature*, 1961, vol. 192, N 4805, p. 894—896.

- Sick K.* Haemoglobin polymorphism of cod in the Baltic and the Danish Belt Sea. — *Hereditas*, 1965a, vol. 54, N 1, p. 19—48.
- Sick K.* Hemoglobin polymorphism of cod in the North Atlantic Ocean. — *Hereditas*, 1965b, vol. 54, N 1, p. 49—73.
- Sick K., Bahn E., Frydenberg O., Nielsen J. T., Wettstein D. von.* Haemoglobin polymorphism of the American freshwater *Anguilla*. — *Nature*, 1967, vol. 214, N 5093, p. 1141—1142.
- Sick K., Frydenberg O., Nielsen J. T.* Haemoglobin patterns of second-generation hybrids between plaice and flounder. — *Heredity*, 1973, vol. 30, N 2, p. 244—245.
- Sidell B. D., Otto R. G., Powers D. A.* A biochemical method for distinction of striped bass and white perch larvae. — *Copeia*, 1978, N 2, p. 340—343.
- Siebenaller J. F.* Genetic variability in deep sea fishes of the genus *Sebastolobus* (Scorpaenidae). — In: *Marine organisms*. New York, 1978, p. 95—122.
- Siebenaller J., Somero G. N.* Pressure-adaptive differences in lactate dehydrogenase of congeneric fishes living at different depths. — *Science*, 1978, vol. 201, N 4352, p. 255—259.
- \* *Simon R. C.* Chromosome morphology and species evolution in the five North American species of Pacific salmon (*Oncorhynchus*). — *J. Morphol.*, 1963, vol. 112, N 1, p. 77—94.
- \* *Simon R. C., Dollar A. M.* Cytological aspects of speciation in two North American teleosts *Salmo gairdneri* and *S. clarkii lewisi*. — *Can. J. Genet. Cytol.*, 1963, vol. 5, N 1, p. 43—49.
- Simonarson B., Waits D. C.* Muscle esterase and protein variation in stocks of herring from Blackwater, Dunmore and Ballantrae. — *Rapp. proc.-verb. réun.*, 1971, vol. 161, p. 27—31.
- Simonsen V., Christiansen F. B.* Genetics of *Zoarces* populations. 11. Inheritance of electrophoretic variants of the enzyme adenosine deaminase. — *Hereditas*, 1981, vol. 95, N 2, p. 269—294.
- Simonsen V., Frydenberg O.* Genetics of *Zoarces* populations. 2. Three loci determining isozymes in eye and brain tissue. — *Hereditas*, 1972, vol. 70, N 2, p. 235—242.
- Simpson J. C., Schlottfeldt S.* Algunas observaciones sobre las características electroforéticas de la hemoglobina de anchoveta *Engraulis ringens* J. en Chile. — *Invest. Zool. Chile*, 1966, vol. 13, p. 21—45.
- Simpson T. H.* Endocrine aspects of salmonid culture. — *Proc. Roy. Soc. Edinburg*, 1976, vol. 75B, N 17, p. 241—252.
- Simpson T. H.* Female stocks less vulnerable. — *Fish Farmer*, 1979, vol. 2, N 3, p. 20—21.
- Sindermann C. J.* Serology of Atlantic clupeoid fishes. — *Amer. Natur.*, 1962, vol. 96, N 889, p. 225—231.
- Sindermann C. J.* Use of plant hemagglutinins in serological studies of clupeoid fishes. — *U. S. Nat. Fish. Wild. Serv., Fish. Bull.*, 1963, vol. 63, N 1, p. 137—141.
- Sindermann C. J., Mairs D. F.* A major blood group system in Atlantic sea herring. — *Copeia*, 1955, N 3, p. 228—232.
- Singh R. C., Hubby J. L., Throckmorton L. H.* The study of genic variation by electrophoretic and heat denaturation techniques at the octanol dehydrogenase locus in members of the *Drosophila virilis* group. — *Genetics (USA)*, 1975, vol. 80, N 3, p. 637—650.
- Skow L. C.* Serum esterase variation on channel catfish: genetics and population analysis. — *Proc. Annu. Conf. South-West Assoc. Fish. Game Commis.*, 1976, vol. 29, p. 57—62.
- Slechtova V., Rivalta V., Camacho A.* Las isozimas de la dehidrogenasa láctica (LDH) en peces de la familia Lutjanidae. — *Cienc. biol.*, 1982, N 8, p. 25—30.
- Slota E.* Studies on serum antigens in carp. — *Anim. Blood Groups Biochem. Genet.*, 1973, vol. 4, N 3, p. 175—179.
- Slota E., Papaez J., Stefan L.* Wstepne badania nad grupanti krwi u karpia (*Cyprinus carpio*). — In: *Zesz. Probl. Postepow. Nauk. Rol.*, Warszawa, 1970, N 4, s. 71—78.
- Smíšek J., Vavruska A.* Vysledky korelaci transferinovyh fenotypu k exterioru

- a k biochemickým hodnotám u kapra lyseho (ssnn). — Bull. VURH, 1975, vol. 11, p. 3—10.
- Smith A. C. Intraspecific eye lens protein differences in yellow fin tuna, *Thunnus albacares*. — Calif. Fish Game, 1965, vol. 51, N 3, p. 163—167.
- Smith A. C. Electrophoretic studies of eye lens protein from marine fishes. — Diss. Abstrs, 1968, vol. 28, N 12, p. 68.
- Smith A. C. Protein variation in the eye lens nucleus of the macherel scad (*Decapterus pinnulatus*). — Comp. Biochem. Physiol., 1969, vol. 28, N 3, p. 161—168.
- Smith A. C. Genetic and evolutionary analysis of protein variation in eye lens nuclei of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — Intern. J. Biochem., 1971a, vol. 2, N 2, p. 384—388.
- Smith A. C. Protein differences in the eye lens cortex and nucleus of individual channel rockfish, *Sebastes alascanus*. — Calif. Fish Game., 1971b, vol. 75, N 3, p. 177—181.
- Smith A. C. Pathology and biochemical genetic variation in the milkfish, *Chanos chanos*. — J. Fish Biol., 1978, vol. 13, N 2, p. 173—177.
- Smith A. C., Clemens H. B. A population study by proteins from the nucleus of bluefin tuna eye lens. — Trans. Amer. Fish. Soc., 1973, vol. 102, N 3, p. 578—583.
- Smith A. C., Goldstein R. A. Variation in protein composition of the eye lens nucleus in ocean whitefish, *Caulolatilus princeps*. — Comp. Biochem. Physiol., 1967, vol. 23, N 2, p. 533—539.
- Smith C. L. The evolution of hermaphroditism in fishes. — In: Intersexuality in animal kingdom. Berlin etc., 1975, p. 295—310.
- Smith K. Racial investigations. 6. Statistical investigations on inheritance in *Zoarcetes viviparus* L. — In: Compté rendue traveau lab. Carlsberg. Copenhagen, 1921, vol. 14, N 11, p. 1—60.
- Smith K. Racial investigations. 9. Continued statistical investigations with *Zoarcetes viviparus* L. — In: Compté rendue traveau lab. Carlsberg. Copenhagen, 1922, vol. 14, N 19, p. 1—42.
- Smith M. L., Miller R. R. *Allotoca maculata*, a new species of goodeid fish from Western Mexico, with comments on *Allotoca dugesi*. — Copeia, 1980, N 3, p. 408—417.
- Smith M. W., Smith M. H., Chesser R. K. Biochemical genetics of mosquitofish. — Copeia, 1983, N 1, p. 182—193.
- Smith M. H., Smith M. W., Scott S. L., Liu E. H., Jones J. C. Rapid evolution in a post-thermal environment. — Copeia, 1983, N 1, p. 193—197.
- Smith P. J. Esterase gene frequencies and temperature relationships in the New Zealand snapper *Chrysophrys auratus*. — Mar. Biol., 1979a, vol. 53, N 4, p. 305—310.
- Smith P. J. Glucosephosphate isomerase and phosphoglucumutase polymorphisms in the New Zealand ling *Genypterus blacodes*. — Comp. Biochem. Physiol., 1979b, vol. 62B, N 3, p. 573—577.
- Smith P. J. Application of genetics in aquaculture. — In: Proc. Aquacult. Conf., Occas. Publ. Wellington, 1980, vol. 27, p. 51—56.
- Smith P. J., Jamieson A. Enzyme polymorphisms in the Atlantic mackerel, *Scomber scombrus* L. — Comp. Biochem. Physiol., 1978, vol. 60B, N 3, p. 487—489.
- Smith P. J., Jamieson A. Protein variation in the Atlantic mackerel *Scomber scombrus*. — Anim. Blood Groups Biochem. Genet., 1980, vol. 11, N 4, p. 207—214.
- Smith P. J., Francis R. I. C. C., Paul L. J. Genetic variation and population structure in the New Zealand snapper. — N. Z. J. Mar. Freshwater Res., 1978, vol. 12, N 4, p. 343—350.
- Smith P. J., Francis R. I. C. C., Jamieson A. An excess of homozygotes at a serum esterase locus in the Atlantic mackerel *Scomber scombrus*. — Anim. Blood Groups Biochem. Genet., 1981a, vol. 12, N 3, p. 171—180.
- Smith P. J., Patchell G. J., Benson P. G. Genetic tags in the New Zealand hoki *Macruronus novaezelandiae*. — Anim. Blood Groups Biochem. Genet., 1981b, vol. 12, N 1, p. 37—45.
- Smitherman R. O., Dunham R. A., Tave D. Review of catfish breeding research 1969—1981 at Auburn University. — Aquaculture, 1983, vol. 33, N 1—4, p. 197—205.



- Smithies O.* Zone electrophoresis in starch gel: group variations in the serum proteins of normal human adults. — *Biochem. J.*, 1955, vol. 61, N 4, p. 629—641.
- Sneed K. E.* Some current North American work in hybridization and selection of cultured fishes. — In: Rep. FAO/UNDP(TA), Rome, 1971, N 2926, p. 143—150.
- Snieszko S. F.* Disease resistant and susceptible populations of brook trout (*Salvelinus fontinalis*). — In: Spec. Sci. Rep. Fisheries. 1957, N 208, p. 126—128.
- Snieszko S. F., Dunbar C., Bullock G.* Resistance to ulcer disease and furunculosis in eastern brook trout, *Salvelinus fontinalis*. — *Progr. Fish-Cult.*, 1959, vol. 21, N 3, p. 110—116.
- \**Sofradžija A., Berberović Lj.* Comparative karyological investigation of *Paraphoxinus alepidotus*, *P. adspersus*, *P. pstrossi*, *P. metohiensis* and *P. croaticus*. — *God. Biol. Inst. Univ. Sarajevu*, 1972, vol. 25, p. 135—173.
- \**Sofradžija A., Berberović Lj.* The chromosome number of *Barbus meridionalis* petenyi Heeckel (Cyprinidae, Pisces). — *Bull. Sci. (Beograd)*, 1973, vol. 18, N 4—6, p. 77—78.
- Sofradžija A., Berberović Lj.* Diploid—triploid sexual dimorphism in *Cobitis taenia taenia* L. (Cobitidae, Pisces). — *Genetica (Ned.)*, 1978, vol. 10, N 3, p. 389—397.
- Sohn J. J.* Socially induced inhibition of genetically determined maturation in the platyfish, *Xiphophorus maculatus*. — *Science*, 1977, vol. 195, N 4274, p. 199—201.
- \**Sola L., Cataudella S., Stefanelli S.* I cromosomi di quattro specie di Scorpaenidae mediterranei (Pisces, Scorpaeniformes). — *Atti Acad. naz. Lincei*, 1978, vol. 64, N 4, p. 393—396.
- \**Sola L., Gentili G., Cataudella S.* Eel chromosomes: cyto-taxonomical interrelationships and sex chromosomes. — *Copeia*, 1980, N 4, p. 911—913.
- Solomon D. J., Child A. R.* Identification of juvenile natural hybrids between Atlantic salmon (*S. salar*) and trout (*S. trutta*). — *J. Fish Biol.*, 1978, vol. 12, N 5, p. 499—501.
- Somero G. N., Hochachka P. W.* Isoenzymes and short term temperature compensation in poikilotherms: activation of lactate dehydrogenase isoenzymes by temperature decreases. — *Nature*, 1969, vol. 223, N 5202, p. 194—195.
- Somero G. N., Soule M.* Genetic variation in marine fishes as a test of the niche-variation hypothesis. — *Nature*, 1974, vol. 249, N 545, p. 670—672.
- Sorensen E. P.* Malate dehydrogenase polymorphism in *Notropis venustus* (Cyprinidae). — *Isoz. Bull.*, 1980, vol. 13, p. 98.
- Spinella D. G., Vrijenhoek R. C.* Immunochemical identification of a silent allele gene product in heterozygous fish of the genus *Poeciliopsis* (Poeciliidae). — *Isoz. Bull.*, 1980, vol. 13, p. 50.
- Sprague L. M.* Multiple molecular forms of serum esterase in three tuna species from the Pacific Ocean. — *Hereditas*, 1967, vol. 57, N 1—2, p. 198—204.
- Sprague L. M.* The electrophoretic patterns of skipjack tuna tissue esterases. — *Hereditas*, 1970, vol. 65, N 2, p. 187—190.
- Sprague L. M., Holloway J. R.* Studies of the erythrocyte antigens of the skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*). — *Amer. Natur.*, 1962, vol. 96, N 889, p. 233—238.
- Sprague L. M., Vrooman A. M.* A racial analysis of the Pacific sardine (*Sardinops caerulea*) based on studies of erythrocyte antigens. — *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1962, vol. 97, p. 131—138.
- Sprague L. M., Holloway J. R., Nakashima L. I.* Studies of the erythrocyte antigens of albacore, bigeye, skipjack, and yellow fin tunas and their use in subpopulation identification. — In: Proc. World Sci. Meet. Biol. Tunas and Relative Species, Exp. Papers, 1963, N 22, p. 1—15.
- Spurway H.* Hermaphroditism with self-fertilization, and the monthly extrusion of unfertilized eggs, in the viviparous fish *Lebistes reticulatus*. — *Nature*, 1957, vol. 180, N 4597, p. 1248—1251.
- \**Srivastava M. D. L., Das B.* Somatic chromosomes of *Clarias batrachus* (Clariidae: Teleostomi). — *Caryologia*, 1968, vol. 21, N 4, p. 349—352.
- \**Srivastava M. D. L., Das B.* Somatic chromosomes of teleostean fish. — *J. Hered.*, 1969, vol. 60, N 1, p. 57—58.

- \* *Srivastava M. D. L., Kaur D.* The structure and behaviour of chromosomes in six fresh-water teleosts. — *Cellule*, 1964, vol. 65, N 1, p. 93—107.
- Stallknecht H.* Albinotische Rautenflecksalmle. — *Aquarien-Terrarien*, 1975, N 3, S. 79—81.
- Stanley J. G.* Production of hybrid androgenetic and gynogenetic grass carp and common carp. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1976a, vol. 105, N 1, p. 10—16.
- Stanley J. G.* Female homogamety in grass carp (*Ctenopharyngodon idella*) determined by gynogenesis. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1976b, vol. 33, N 6, p. 1373—1374.
- Stanley J. G.* Gene expression in haploid embryos of Atlantic salmon. — *J. Hered.*, 1983, vol. 74, N 1, p. 19—22.
- Stanley J. G., Jones J. B.* Morphology of androgenetic and gynogenetic grass carp, *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes). — *J. Fish Biol.*, 1976, vol. 9, N 4, p. 523—528.
- Stanley J. G., Sneed K. E.* Artificial gynogenesis and its application in genetics and selective breeding of fishes. — In: *Early life history of fish*. Berlin etc., 1974, p. 527—536.
- Ståhl G.* Genetic differentiation among natural populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in North Sweden. — *Ecol. Bull.*, 1981, vol. 34, N 1, p. 95—105.
- Ståhl G.* Differences in the amount and distribution of genetic variation between natural populations and hatchery stocks of Atlantic salmon. — *Aquaculture*, 1983, vol. 33, N 1—4, p. 23—32.
- Steffens W.* Vergleichende anatomisch-physiologische Untersuchungen an Wild- und Teichkarpfen (*Cyprinus carpio* L.). — *Ztschr. Fisch.*, 1964, Bd 12, S. 725—800.
- Steffens W.* Die Beziehungen zwischen der Beschuppung und dem Wachstum sowie einigen meristischen Merkmalen beim Karpfen. — *Biol. Zbl.*, 1966, Bd 85, H 3, S. 273—287.
- Steffens W.* Das Domestikationsproblem beim Karpfen (*Cyprinus carpio* L.). — *Verh. Intern. Vereins. Limnol.*, 1967, Bd 16, H. 8, S. 1441—1448.
- Steffens W.* Aufgaben und Ziele der Forellenzüchtung. — *Ztschr. Binnenfisch. DDR*, 1974a, Bd 21, H. 8, S. 218—223.
- Steffens W.* Methoden und Ergebnisse der Forellenzüchtung. — *Ztschr. Binnenfisch. DDR*, 1974b, Bd 21, H. 8, S. 224—232.
- Steffens W.* Der Karpfen *Cyprinus carpio*. Vierte Aufl. Wittenberg; Lutherstadt, 1975. 215 S.
- Steffens W.* 100 Jahre Zucht der Regenbogenforelle (*Salmo gairdneri*) in Europa. — *Ztschr. Binnenfisch. DDR*, 1981, Bd 28, H. 5, S. 323—329.
- Stegman J. J., Goldberg E.* Distribution and characterization of hexose-6-phosphate dehydrogenase in trout. — *Biochem. Genet.*, 1971, vol. 5, N 6, p. 579—589.
- Stegman J. J., Goldberg E.* Inheritance of hexose-6-PDH polymorphism in brook trout. — *Biochem. Genet.*, 1972, vol. 7, N 3—4, p. 279—288.
- Stegman K.* Variability of weight-gains in carp in the first two years of life. — In: *Zootechnika* (Rybactwo, 2). Warszawa, 1965, s. 67—92.
- Stegman K.* Pedigry of Osieku carp-line. — *Gospod. Rybn.*, 1967, 19, N 9, s. 3—5.
- Stegman K.* Analyse der Karpfengeschlechtsregister. — *Ztschr. Fisch.*, 1969, Bd 17, H. 5—7, S. 409—421.
- Sterba G.* Über eine Mutation bei *Pterophyllum eimekei*. 1. Anamnese und Beschreibung. — *Biol. Zbl.*, 1959, Bd 78, H. 2, S. 323—333.
- \* *Stevenson M. M.* A comparative chromosome study in the pupfish genus *Cyprinodon* (Teleostei: Cyprinodontidae): Ph. D. Thesis. Norman, Univ. Oklahoma, 1975.
- \* *Stevenson M. M.* Karyomorphology of several species of Cyprinodon. — *Copeia*, 1981, N 2, p. 494—498.
- \* *Stingo V.* The chromosomes of cartilaginous fishes. — *Genetica* (Ned.), 1979, vol. 50, N 3, p. 227—239.
- Stingo V., de Buit M.-H., Odierna G.* The genome size of some selachian fishes. — *Boll. zool.*, 1980, vol. 47, N 1—2, p. 129—138.
- \* *Stingo V., Olm E., Capriglione T.* Cytotaxonomy and genome organization in selachians. — In: *Abstr. 4th Congr. Eur. Ichthyology*. Hamburg, 1982, p. 292.
- Stoneking M., May B., Wright J. E.* Genetic variation and inheritance of quaternary

- structured malic enzyme in brook trout *Salvelinus fontinalis*. — *Biochem. Genet.*, 1979, vol. 17, N 7—8, p. 599—619.
- Stoneking M., Wagner D. J., Hildebrand A. C.* Genetic evidence suggesting subspecies differences between northern and southern populations of brook trout *Salvelinus fontinalis*. — *Copeia*, 1981a, N 4, p. 810—819.
- Stoneking M., May B., Wright J. E.* Loss of duplicate gene expression in salmonids: evidence for a null allele polymorphism at the duplicate aspartate aminotransferase loci in brook trout (*Salvelinus fontinalis*). — *Biochem. Genet.*, 1981b, vol. 19, N 11—12, p. 1063—1078.
- Streisinger G., Walker Ch., Dower N., Knauber D., Singer F.* Production of clones of homozygous diploid zebra fish (*Brachydanio rerio*). — *Nature*, 1981, vol. 291, N 5813, p. 293—296.
- Strommen C. A., Rasch E. M., Balsano J. S.* Cytogenetic studies of *Poecilia* (Pisces). 5. Cytophotometric evidence for the production of fertile offspring by triploids related to *Poecilia formosa*. — *J. Fish Biol.*, 1975, vol. 7, N 5, p. 667—676.
- Subla Rao B., Chandrasekaran G.* Preliminary report on hybridization experiments in trout — growth and survival of F<sub>1</sub> hybrids. — *Aquaculture*, 1978, vol. 15, N 3, p. 297—300.
- \**Subrahmanyam K.* A karyotypic study of the estuarine fish *Boleophthalmus boddarti* (Pallas) with calcium treatment. — *Curr. Sci. (India)*, 1969, vol. 38, N 18, p. 437—439.
- \**Subrahmanyam K., Natarajan R.* A study of the somatic chromosomes of *Therapon Cuvier* (Teleostei: Perciformes). — *Proc. Indian Acad. Sci. B*, 1970, vol. 72, N 6, p. 288—294.
- \**Subrahmanyam K., Ramamoorthi K.* A karyotype study in the estuarine worm eel, *Moringua linearis* (Gray). — *Sci. Cult.*, 1971, vol. 37, N 4, p. 201—202.
- Suzuki A.* On the blood types of yellow fin and bigeye tuna. — *Amer. Natur.*, 1962, vol. 96, N 889, p. 239—246.
- Suzuki A.* Blood type of fish. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1967, vol. 33, N 4, p. 372—381.
- Suzuki A., Morio T.* Serological studies of the races of tuna. 4. The blood groups of the bigeye tuna. — *Rep. Nankai Reg. Fish. Res. Lab.*, 1960, vol. 12, p. 1—13.
- \**Suzuki A., Taki Y.* Karyotype of tetraploid origin in a tropical Asian cyprinid *Acrossocheilus sumatranus*. — *Jap. J. Ichthyol.*, 1981, vol. 28, N 2, p. 173—176.
- \**Suzuki A., Yasuhiko Z.* Karyotype of a noemacheiline loach, *Lefua echigonia*. — *Jap. J. Ichthyol.*, 1982, vol. 29, N 3, p. 303—304.
- Suzuki A., Schimizu J., Morio T.* Serological studies of the races of tuna. 1. The fundamental investigations and the blood groups of albacore. — *Rep. Nankai Reg. Fish. Res. Lab.*, 1958, vol. 8, p. 104—116.
- Suzuki A., Morio T., Mimoto K.* Serological studies of the races of tuna. 2. Blood groups frequencies of the albacore in Tg system. — *Rep. Nankai Reg. Fish. Res. Lab.*, 1959, vol. 11, p. 17—23.
- \**Suzuki A., Taki Y., Urushido T.* Karyotypes of two species of arowana *Osteoglossum bicirrhosum* and *O. ferreirai*. — *Jap. J. Ichthyol.*, 1982, vol. 29, N 2, p. 220—222.
- Suzuki R.* Cross-breeding experiments on the salmonid fish in Japan. — In: *Proc. 5th Japan—Soviet Joint Symp. Aquaculture*. Tokyo; Sapporo, 1977, p. 175—188.
- Suzuki R.* The culture of common carp in Japan. — In: *Advances in Aquaculture*. Farnham, 1979, p. 161—166.
- Suzuki R., Fukuda Y.* Growth and survival of F<sub>1</sub> hybrids among salmonid fishes. — *Bull. Freshwater Fish. Res. Lab.*, 1972, vol. 21, N 3, p. 117—138.
- Suzuki R., Yamaguchi M.* Improvement of quality in the common carp by crossbreeding. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1980, vol. 46, N 12, p. 1427—1434.
- Suzuki R., Yamaguchi M., Ito T., Toi J.* Differences in growth and survival in various races of common carp. — *Bull. Freshwater Fish. Res. Lab.*, 1976, vol. 26, N 2, p. 59—69.
- Suzuki R., Yamaguchi M., Ito T., Toi J.* Catchability and pulling strength of various races of the common carp caught by angling. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1978, vol. 44, N 7, p. 715—718.
- Suzumoto B. K., Schreck C. B., McIntyre J. D.* Relative resistances of three transferrin



- genotypes of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and their hemotological responses to bacterial kidney disease. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1977, vol. 34, N 1, p. 1—8.
- Svårdson G.* Chromosome studies on Salmonidae. — *Rep. Swed. St. Inst. Freshwater Res. Drottningholm*, 1945a, vol. 23, p. 1—151.
- Svårdson G.* Polygenic inheritance in *Lebistes*. — *Ark. zool.*, 1945b, vol. 36A, N 6, p. 1—9.
- Svårdson G.* The coregonid problem. 2. Morphology of two coregonid species in different environments. — *Annu. Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm*, 1950, vol. 31, p. 151—162.
- Svårdson G.* The coregonid problem. 4. The significance of scales and gillrakers. — *Annu. Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm*, 1952, vol. 33, p. 204—332.
- Svårdson G.* The coregonid problem. 6. The palearctic species and their intergrades. — *Annu. Rep. Inst. Freshwater Res., Drottningholm*, 1957, vol. 38, p. 267—356.
- Svårdson G.* Interspecific hybrid populations in *Coregonus*. — In: *Systematics of today*. Uppsala, 1958, N 6, p. 231—239.
- Svårdson G.* Significance of introgression in coregonid evolution. — In: *Biology of coregonid fishes*. Winnipeg, 1970, p. 33—59.
- Svetovidov A. N.* Über den europäischen und ostasiatischen Karpfen (*Cyprinus carpio* L.). — *Zool. Anz.*, 1933, Bd 104, H. 9—10, S. 257—268.
- Swarts F. A., Dunson W. A., Wright J. E.* Genetic and environmental factors involved in increased resistance of brook trout to sulfuric acid solutions and mine acid polluted waters. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1978, vol. 107, N 3, p. 651—677.
- Swarup H.* Production of triploidy in *Gasterosteus aculeatus* (L.). — *J. Genet.*, 1959a, vol. 56, N 2, p. 129—141.
- Swarup H.* Effect of triploidy on the body size. General organization and cellular structure in *Gasterosteus aculeatus* (L.). — *J. Genet.*, 1959b, vol. 56, N 2, p. 141—155.
- Swofford D. L., Branson B. A., Sievert G. A.* Genetic differentiation of cavefish populations (*Amblyopsidae*). — *Isoz. Bull.*, 1980, vol. 13, p. 109.
- Szarshi H.* Changes in the amount of DNA in cell nuclei during vertebrate evolution. — *Nature*, 1970, vol. 226, N 5246, p. 651—652.
- Taggart J., Ferguson A., Mason F. M.* Genetic variation in Irish populations of brown trout (*Salmo trutta* L.): electrophoretic analysis of allozymes. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1982, vol. 69B, N 3, p. 393—412.
- Tait J. S.* A method of selecting trout hybrids (*Salvelinus fontinalis* × *S. namaycush*) for ability to retain swimbladder gas. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1970, vol. 27, N 1, p. 39—45.
- Takeuchi I., Kajishima T.* Fine structure of gold-fish melanophages appearing in the depigmentation process. — *Annot. zool. jap.*, 1973, vol. 46, p. 77—84.
- \**Taki Y., Urishido T., Suzuki A., Serizawa C.* A comparative chromosome study of *Puntius* (*Cyprinidae*, *Pisces*). 1. Southeast Asian species. — *Proc. Jap. Acad. Sci., Ser. B.*, 1977, vol. 53, N 6, p. 232—235.
- Tammert M.* Investigation of bream blood proteins by starch gel electrophoresis. — In: *Hydrobiological Investigations*. Tallinn, 1974, N 6, p. 207—214.
- Tanaka S.* Variations in ninespine sticklebacks, *Pungitius pungitius* and *P. sinensis* in Honshu, Japan. — *Jap. J. Ichthyol.*, 1982, vol. 29, N 2, p. 203—212.
- Taniguchi N., Ichiwatari T.* Inter- and intraspecific variation of muscle proteins in the Japanese crucian carp. 1. Cellulose-acetate electrophoretic pattern. — *Jap. J. Ichthyol.*, 1972, vol. 19, N 4, p. 217—222.
- Taniguchi N., Morita T.* Identification of European, American and Japanese eels by lactate dehydrogenase and malate dehydrogenase isozyme patterns. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1979, vol. 45, N 1, p. 37—41.
- Taniguchi N., Nakamura J.* Comparative electrophoregrams of two species of frigate mackerel. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1970, vol. 36, N 2, p. 173—176.
- Taniguchi N., Sakata K.* Interspecific and intraspecific variations of muscle protein in the Japanese crucian carp. 2. Starch gel electrophoretic pattern. — *Jap. J. Ichthyol.*, 1977, vol. 24, N 1, p. 1—11.
- Taniguchi N., Tachima K.* Genetic variation of liver esterase in red sea bream. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1978, vol. 44, N 6, p. 619—622.
- Taniguchi N., Ochiai A., Miyazaki T.* Comparative studies of the Japanese platycephala-

- id fishes by electropherograms of muscle protein, LDH and MDH. — Jap. J. Ichthyol., 1972, vol. 19, N 2, p. 89—96.
- Taniguchi N., Sumatadinata K., Iyama S.* Genetic change in the first and second generations of hatchery stock of black seabream. — *Aquaculture*, 1983, vol. 35, N 4, p. 309—320.
- Tave D., Smitherman W. D.* Predicted response to selection for early growth in *Tilapia nilotica*. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1980, vol. 109, N 4, p. 439—445.
- \**Taylor K. M.* The chromosomes of some lower chordates. — *Chromosoma*, 1967, vol. 21, N 2, p. 181—188.
- Tåning A. V.* Experimental study of meristic characters in fishes. — *Biol. Revs.*, 1952, vol. 27, N 2, p. 169—193.
- Tcherfas (Cherfas) N. B.* Natural and artificial gynogenesis of fish. — In: *Rep. FAO/UNDP(TA)*. Rome, 1971, N 2926, p. 274—291.
- Tegelström H.* Interspecific hybridization in vitro of superoxide dismutase from various species. — *Hereditas*, 1975, vol. 81, N 2, p. 185—198.
- Thibault R. E.* Genetics of cannibalism in a viviparous fish and its relationship to population density. — *Nature*, 1974, vol. 251, N 5471, p. 138—140.
- Thibault R. E.* Ecological and evolutionary relationships among diploid and triploid unisexual fishes, associated with the bisexual species, *Poeciliopsis lucida* (Cyprinodontiformes, Poeciliidae). — *Evolution*, 1978, vol. 32, N 3, p. 613—623.
- \**Thode G., Alvarez M. C.* The chromosome complements of two species of *Gobius* (Teleostei, Perciformes). — *Experientia*, 1983, vol. 39, N 11, p. 1312—1314.
- \**Thode G., Cano J., Alvarez M. C.* Karyological study of four species of Mediterranean gobiid fishes. — *Cytologia*, 1983, vol. 48, N 1, p. 131—138.
- Thomas A. E., Donahoo M. J.* Differences in swimming performance among strains of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1977, vol. 34, N 2, p. 304—306.
- Thompson D. H.* Variation in fishes as a function of distance. — *Trans. Ill. State Acad. Sci.*, 1930, vol. 23, N 1, p. 276.
- Thompson D. H., Adams L. A.* A rare wild carp lacking pelvic fins. — *Copeia*, 1936, N 1, p. 210.
- Thompson D.* The efficiency of induced diploid gynogenesis in inbreeding. — *Aquaculture*, 1983, vol. 33, N 1—4, p. 237—244.
- Thompson D., Mastert S.* Muscle esterase genotypes in the pilchard, *Sardinops ocellata*. — *J. Cons. intern. explor. mer.*, 1974, vol. 36, N 1, p. 50—53.
- Thompson D., Purdom C. E., Jones B. W.* Genetic analysis of spontaneous gynogenetic diploids in the plaice *Pleuronectes platessa*. — *Heredity*, 1982, vol. 47, N 2, p. 269—274.
- \**Thompson K. W.* Some aspects of chromosomal evolution of the Cichlidae (Teleostei: Perciformes) with emphasis on neotropical forms: Ph. D. Thesis. Austin: Univ. Texas, 1976.
- \**Thompson K. W.* Cytotaxonomy of 41 species of neotropical Cichlidae. — *Copeia*, 1979, N 4, p. 679—691.
- \**Thompson K. W., Hubbs C. L., Edwards R. J.* Comparative chromosome morphology of the blackbasses. — *Copeia*, 1978, N 1, p. 172—175.
- Thomson K. S.* An attempt to reconstruct evolutionary changes in the cellular DNA content of lungfish. — *J. Exp. Zool.*, 1972, vol. 180, N 3, p. 363—372.
- Thorgaard G. H.* Robertsonian polymorphism and constitutive heterochromatin distribution in chromosomes of the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — *Cytogenet. Cell Genet.*, 1976, vol. 17, N 4, p. 174—184.
- Thorgaard G. H.* Heteromorphic sex chromosomes in male rainbow trout. — *Science*, 1977, vol. 196, N 4292, p. 900—902.
- Thorgaard G. H.* Sex chromosomes in the sockeye salmon: a Y-autosome fusion. — *Can. J. Genet. Cytol.*, 1978, vol. 20, N 2, p. 349—354.
- \**Thorgaard C. H.* Chromosomal differences among rainbow trout populations. — *Copeia*, 1983, N 3, p. 650—662.
- Thorgaard G. H., Gall G. A. E.* Adult triploids in a rainbow trout family. — *Genetics* (USA), 1979, vol. 93, N 4, p. 961—973.
- Thorgaard G. H., Jazwin M. E., Stier A. R.* Polyploidy induced by heat shock in rainbow trout. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1981, vol. 110, N 4, p. 546—550.

- Thorgaard G. H., Rabinovitch P. S., Shen M. W., Gall G. A. E., Propp J., Utter F. M.* Triploid rainbow trout identified by flow cytometry. — *Aquaculture*, 1982, vol. 29, N 3, p. 305—309.
- Thorgaard G. H., Allendorf F. W., Knudsen K. L.* Gene-centromere mapping in rainbow trout: high interference over long map distances. — *Genetics (USA)*, 1983, vol. 103, N 4, p. 771—783.
- Thorpe J. E., Morgan R. I. G., Talbot C., Miles M. S.* Inheritance of developmental rates in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. — *Aquaculture*, 1983, vol. 33, N 1—4, p. 119—128.
- Tills D., Mourant A. E., Jamieson A.* Red-cell enzyme variant of Icelandic and North Sea cod (*Gadus morhua*). — *Rapp. proc.-verb. réun.*, 1971, vol. 161, p. 73—74.
- Todd T. N.* Allelic variability in species and stocks of Lake Superior ciscoes (*Coregoninae*). — *Can. J. Fish. Aqu. Sci.*, 1981, vol. 38, N 12, p. 1808—1813.
- Todd T. N., Smith G. R., Cable L. E.* Environmental and genetic contributions to morphological differentiation in ciscoes (*Coregoninae*) of the Great Lakes. — *Can. J. Fish. Aqu. Sci.*, 1981, vol. 38, N 1, p. 59—67.
- \**Toledo V., Ferrari I.* Estudio citogenético de *Pimelodella* sp. e *Rhamdia hilarii* (*Pimelodidae*, *Pisces*): cromossomo marcador. — *Científica*, 1976a, N 4, p. 120—123.
- Toledo V., Ferrari I.* Variaca da tecnica de esmagamento para estudo cromossomico dem peizes. — *Científica*, 1976b, N 4, p. 152—155.
- \**Tripathy N. K., Das C. C.* Chromosomes in three species of Asian catfish. — *Copeia*, 1980, N 4, p. 916—918.
- Tsuyuki H., Roberts E.* Interspecies relationships within the genus *Oncorhynchus* based on biochemical systematics. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1966, vol. 23, N 1, p. 101—107.
- Tsuyuki H., Roberts E.* Muscle protein polymorphism of sablefish from the eastern Pacific Ocean. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1969, vol. 26, N 10, p. 2633—2641.
- Tsuyuki H., Ronald A. P.* Existence in salmonid hemoglobins of molecular species with three and four different polypeptides. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1970, vol. 27, N 6, p. 1325—1328.
- Tsuyuki H., Ronald A. P.* Molecular basis for multiplicity of Pacific salmon hemoglobins: evidence for in vivo existence of molecular species with up to four different polypeptides. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1971, vol. 39B, N 3, p. 503—522.
- Tsuyuki H., Willisroft S. N.* The pH activity relations of two LDH homotetramers from trout liver and their physiological significance. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1973, vol. 30, N 5, p. 1023—1026.
- Tsuyuki H., Willisroft S. N.* Swimming stamina differences between genotypically distinct forms of rainbow (*Salmo gairdneri*) and steelhead trout. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1977, vol. 34, N 7, p. 996—1003.
- Tsuyuki H., Roberts E., Vanstone W. E.* Comparative zone electropherograms of muscle myogens and blood hemoglobins of marine and freshwater vertebrates and their application to biochemical systematics. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1965, vol. 22, N 1, p. 203—213.
- Tsuyuki H., Roberts E., Kerr R. H.* Comparative electropherograms of the family *Catostomidae*. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1967, vol. 24, N 2, p. 299—304.
- Tsuyuki H., Roberts E., Best E. A.* Serum transferrin systems of the Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*). — *Rapp. proc.-verb. réun.*, 1971, vol. 161, p. 134.
- Turner B. J.* Genetic divergence of Death Valley pupfish populations: species-specific esterases. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1973a, vol. 46B, N 1, p. 57—70.
- Turner B. J.* Genetic variation of mitochondrial aspartate aminotransferase in the teleost *Cyprinodon nevadensis*. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1973b, vol. 44B, N 1, p. 89—92.
- Turner B. J.* Genetic divergence of Death Valley pupfish species: biochemical versus morphological evidence. — *Evolution*, 1974, vol. 28, N 2, p. 281—294.
- Turner B. J.* Genic variation and differentiation of remnant natural populations of the desert pupfish, *Cyprinodon macularius*. — *Evolution*, 1983, vol. 37, N 4, p. 690—700.
- Turner B. J., Grosse D. L.* Trophic diversity in a genus of Mexican stream fishes: ecological polymorphism or speciation? — *Isoz. Bull.*, 1980, vol. 13, p. 105.



- Turner B. J., Liu R. K. Extensive interspecific genetic compatibility in the New World killifish genus *Cyprinodon*. — *Copeia*, 1977, N 2, p. 259—269.
- Turner B. J., Brett L. H., Rasch E. M., Balsano J. S. Evolutionary genetics of a gynogenetic fish *Poecilia formosa*, the Amazon molly. — *Evolution*, 1980a, vol. 34, N 2, p. 246—258.
- Turner B. J., Miller R. R., Rasch E. M. Significant differential gene duplication without ancestral tetraploidy in a genus of mexican fish. — *Experientia*, 1980b, vol. 36, N 8, p. 927—930.
- Turner B. J., Brett B. H., Miller R. R. Interspecific hybridization and the evolutionary origin of a gynogenetic fish, *Poecilia formosa*. — *Evolution*, 1980c, vol. 34, N 5, p. 917—922.
- Turner B. J., Monaco P. J., Rasch E. M., Balsano J. S. Clonal heterogeneity and evolutionary dynamics in triploid unisexual fishes (*Poecilia*) from the Rio Soto la Marina (Mexico). — *Isocz. Bull.*, 1982, vol. 15, p. 133.
- Turner B. J., Grudzien T. A., Adkisson K. P., White M. M. Evolutionary genetics of trophic differentiation in goodeid fishes of the genus *Ilyodon*. — *Environ. Biol. Fish.*, 1983, vol. 9, N 2, p. 159—172.
- \*Ueda T. Chromosomal polymorphism in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — *Proc. Jap. Acad. Sci.*, 1983, vol. 59B, N 6, p. 168—171.
- Ueda T., Ojima Y. Differential chromosomal characteristics in the funa subspecies (*Carassius*). — *Proc. Jap. Acad. Sci.*, 1978, vol. 54B, N 6, p. 283—288.
- \*Ueda T., Ojima Y. Geographic and chromosomal polymorphisms in the iwana (*Salvelinus leucomaenis*). — *Proc. Jap. Acad. Sci.*, 1983, vol. 59B, N 8, p. 259—262.
- Ueda T., Ojima Y. Karyological characteristics of the brown trout, the Japanese char and their hybrids. — *Proc. Jap. Acad. Sci.*, 1984, vol. 60B, N 7, p. 249—252.
- Ueno K. Chromosomal polymorphism and variations of isozymes in geographical populations of *Pseudobagrus aurantiacus*, Bagridae. — *Jap. J. Ichthyol.*, 1974, vol. 21, N 2, p. 158—164.
- \*Ueno K., Ojima Y. Diploid-tetraploid complexes in the genus *Cobitis* (Cobitidae, Cypriniformes). — *Proc. Jap. Acad. Sci.*, 1976, vol. 52B, N 11, p. 446—447.
- \*Ueno K., Ojima Y. Chromosome studies of two species of the genus *Coreoperca* (Pisces, Perciformes), with reference to the karyotypic differentiation and evolution. — *Proc. Jap. Acad. Sci.*, 1977, vol. 53B, N 6, p. 221—225.
- \*Ueno K., Iwai S., Ojima Y. Karyotypes and geographical distribution in the genus *Cobitis* (Cobitidae). — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1980, vol. 46, N 1, p. 9—18.
- Umrath K. Über die Vererbung der Farben und des Geschlechts beim Schleierkämpfisch, *Betta splendens*. — *Ztschr. Indukt. Abstammungs-Vererbungs.*, 1939, Bd 77, H. 2, p. 450—454.
- \*Urushido T., Takahashi E., Taki Y. Karyotypes of three species of fishes in the order Osteoglossiformes. — *Cytol. Inform. Serv.*, 1975, vol. 18, p. 20—22.
- \*Urushido T., Takahashi E., Taki Y., Kondo N. A karyotype study of polypterid fishes, with notes on their phyletic relationship. — *Proc. Jap. Acad. Sci.*, 1977, vol. 53B, N 3, p. 95—98.
- Utter F. M., Roberts E., Clarke L. W., Tsuyuki H. Comparative electrophoregrams of representatives of the families Petromyzonidae, Esocidae, Centrarchidae and Percidae. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1966, vol. 23, N 11, p. 1663—1671.
- Utter F. M. Tetrazolium oxidase phenotypes of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.). — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1971, vol. 39B, N 4, p. 891—895.
- Utter F. M., Allendorf F. W. Determination of the breeding structure of steelhead populations through gene frequency analysis. — In: *Calif. Coop. Fish. Res. Unit, Spec. Rep. Los Angeles*, 1978, vol. 77, N 1, p. 44—54.
- Utter F. M., Hodgins H. O. Lactate dehydrogenase isozymes of Pacific hake (*Merluccius productus*). — *J. Exp. Zool.*, 1969, vol. 172, N 1, p. 59—67.
- Utter F. M., Hodgins H. O. Phosphoglucomutase polymorphism in sockeye salmon. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1970, vol. 36, N 1, p. 195—199.
- Utter F. M., Holdings H. O. Biochemical polymorphism in the Pacific hake (*Merluccius productus*). — *Rapp. proc. verb. réun.*, 1971, vol. 166, p. 87—89.

- Utter F. M., Hodgins H. O. Biochemical genetic variation at six loci in four stocks of rainbow trout. — Trans. Amer. Fish. Soc., 1972, vol. 101, N 3, p. 494—502.
- Utter F. M., Ames W. E., Hodgins H. O. Transferrin polymorphism in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). — J. Fish. Res. Board Can., 1970a, vol. 27, N 12, p. 2371—2373.
- Utter F. M., Stormont C. J., Hodgins H. O. Esterase polymorphism in vitreous fluid of Pacific hake, *Merluccius productus*. — Anim. Blood Groups Biochem. Genet., 1970b, vol. 1, N 2, p. 69—82.
- Utter F. M., Hodgins H. O., Allendorf F. W., Johnson A. G., Mighell J. L. Biochemical variants in Pacific salmon and rainbow trout: their inheritance and application in population studies. — In: Genetics and mutagenesis of fish. Berlin etc., 1973a, p. 329—339.
- Utter F. M., Allendorf F. W., Hodgins H. O. Genetic variability and relationships in Pacific salmon and related trout based on protein variations. — Syst. Zool., 1973b, vol. 22, N 3, p. 257—270.
- Utter F. M., Mighell J. L., Hodgins H. O. Inheritance of biochemical variants in three species of Pacific salmon and rainbow trout. — In: Annu. Rep. Intern. North Pacific Fish. Commis., 1971. Vancouver, 1973c, p. 97—100.
- Utter F. M., Hodgins H. O., Allendorf F. W. Biochemical genetic studies of fishes: potentialities and limitations. — In: Biochemical and biophysical perspectives in marine biology. London; New York, 1975, vol. 1, p. 213—234.
- Utter F. M., Allendorf F. W., May B. Genetic bases of creatine kinase isozymes in skeletal muscle of salmonid fishes. — Biochem. Genet., 1980a, vol. 17, N 11—12, p. 1068—1092.
- Utter F. M., Campton D., Grant S., Milner G., Seeb J., Wishard L. Population structures of indigenous salmonid species of the Pacific Northwest. — In: Salmonid ecosystems of the North Pacific. Corvallis, 1980b, p. 285—304.
- \*Uwa H., Iwanatsu T., Ojima Y. Karyotype and banding analyses of *Oryzias celebensis* (Oryziatidae, Pisces) in cultured cells. — Proc. Jap. Acad. Sci., 1981, vol. 57B, N 3, p. 95—99.
- \*Uyeno T. A comparative study of chromosomes in the teleostean fish order Osteoglossiformes. — Jap. J. Ichthyol., 1973, vol. 20, N 4, p. 211—217.
- \*Uyeno T., Miller R. R. Multiple sex chromosomes in a mexican cyprinodontid fish. — Nature, 1971, vol. 231, N 5303, p. 452—453.
- \*Uyeno T., Miller R. R. Second discovery of multiple sex chromosomes among fishes. — Experientia, 1972, vol. 28, N 2, p. 223—225.
- \*Uyeno T., Miller R. R. Chromosomes and the evolution of the plagopterin fishes (Cyprinidae) of the Colorado river system. — Copeia, 1973, N 4, p. 776—782.
- \*Uyeno T., Smith G. R. Tetraploid origin of the karyotype of catostomid fishes. — Science, 1972, vol. 175, N 4022, p. 644—646.
- \*Uyeno T., Miller R. R., Fitzsimons J. M. Karyology of the cyprinodontid fishes of the Mexican family Goodeidae. — Copeia, 1983, N 2, p. 497—510.
- Uzzell T., Leszek B., Rainer G. Diploid and triploid progeny from a diploid female of *Rana esculenta* (Amphibia salientia). — Proc. Acad. Natur. Sci. Philad., 1975, vol. 127, N 11, p. 81—91.
- Vadasz C., Kiss B., Czányi V. Defensive behaviour and its inheritance in the anabantoid fish *Macropodus opercularis* and *M. o. concolor*. — Behav. Process., 1978, vol. 3, N 2, p. 107—124.
- Valenta M. Polymorfismus a izoenzymave vzory malatdehydrogenazy u nekterych ryb celedi Cyprinidae. — Zivočišná Výroba, 1977, cv. 22, N 50, s. 810—812.
- Valenta M. Polymorphism of A, B and C loci of lactate dehydrogenase in European fish species of the Cyprinidae family. — Anim. Blood Groups Biochem. Genet., 1978a, vol. 9, N 3, p. 139—149.
- Valenta M. Protein polymorphism in European fish species of the Cyprinidae family and utilization of polymorphic proteins for breeding in fish. — In: Increasing productivity of fishes by selection and hybridization. Szarvas, 1978b, p. 37—78.
- Valenta M., Kalal L. Polymorfismus serovych transferinu u kapra (*Cyprinus carpio* L.) a lina (*Tinca tinca* L.). — In: Sb. VZZ Fak. Agron. Rada, Ser. B. Praha, 1968, p. 93—103.
- Valenta M., Stratil A., Stechtova V., Kalal L. Polymorphism of transferrin in carp



- (*Cyprinus carpio* L.): genetic determination, isolation and partial characterization. — *Biochem. Genet.*, 1976a, vol. 14, N 1—2, p. 27—45.
- Valenta M., Slechtova V., Slechta V., Kalal L.* Isoenzymy laktatdehydrogenazy v tkanich nekterych ryb celedi Cyprinidae. — *Zivočišná Výroba*, 1976b, cv. 21, N 12, s. 901—916.
- Valenta M., Slechta V., Slechtova V., Kalal L.* Genetic polymorphism and isoenzyme patterns of lactate dehydrogenase in tench (*Tinca tinca*), crucian carp (*Carassius carassius*) and carp (*Cyprinus carpio*). — *Anim. Blood Groups Biochem. Genet.*, 1977a, vol. 8, N 3, p. 217—230.
- Valenta M., Stratil A., Kalal L.* Polymorphism and heterogeneity of transferrins in some species of the fish family Cyprinidae. — *Anim. Blood Groups Biochem. Genet.*, 1977b, vol. 8, N 1, p. 93—109.
- Valenta M., Slechtova V., Kalal L., Stratil A., Janatkova J., Slechta V., Rab P., Pokorny J.* Polymorfni bilkoviny kapra obecného (*Cyprinus carpio* L.), a lina obecného (*Tinca tinca* L.) a možnosti jejich využití v plemenarske práci. — *Zivočišná Výroba*, 1978, cv. 23, N 11, s. 797—809.
- Valenti R. J.* A qualitative and quantitative study of red and yellow pigmentary polymorphism in *Xiphophorus*: Ph. D. Thesis. New York, 1972.
- Valenti R. J.* Induced polyploidy in *Tilapia aurea* (Steindachner) by means of temperature shock treatment. — *J. Fish Biol.*, 1975, vol. 7, N 4, p. 519—528.
- Valenti R. J., Kallman K. D.* Effects of gene dosage and hormones on the expression in Dr in the platyfish, *Xiphophorus maculatus* (Poeciliidae). — *Genet. Res.*, 1973, vol. 22, N 1, p. 79—89.
- \* *Vasudevon P., Rao S. G. A., Rao S. R. V.* Somatic and meiotic chromosomes of *Heteropneustes fossilis*. — *Curr. Sci. (India)*, 1973, vol. 42, N 12, p. 427—428.
- Vawter A. T., Rosenblatt R., Gorman G. C.* Genetic divergence among fishes of the Eastern Pacific and the Caribbean: support for the molecular clock. — *Evolution*, 1980, vol. 34, N 4, p. 705—711.
- \* *Verma G. K.* Studies on the structure and behaviour of chromosomes of certain freshwater and marine gobiid fishes. — *Proc. Nat. Acad. Sci. India*, 1968, vol. 38, p. 178.
- \* *Vervoort A.* Karyotype and DNA contents of *Phractolaemus ansorgei* Bigr. (Teleostei: Gonorynchiformes). — *Experientia*, 1979, vol. 35, N 4, p. 479—480.
- \* *Vervoort A.* Karyotypes and nuclear DNA contents of Polypteridae (Osteichthyes). — *Experientia*, 1980a, vol. 36, N 6, p. 646—647.
- \* *Vervoort A.* The karyotypes of seven species of *Tilapia* (Teleostei: Cichlidae). — *Cytologia*, 1980b, vol. 45, N 4, p. 651—656.
- \* *Vervoort A.* Tetraploidy in *Protopterus* (Dipnoi). — *Experientia*, 1980c, vol. 36, N 3, p. 294—295.
- Vialli M.* Volume et contenu en ADN par noyau. — In: *Cytochemical methods with quantitative aims*. London; New York, 1957, p. 284—293.
- Vielkind J., Vielkind U.* Melanoma formation in fish of the genus *Xiphophorus*: a genetically based disorder in the determination and differentiation of a specific pigment cells. — *Can. J. Genet. Cytol.*, 1982, vol. 24, N 2, p. 133—149.
- Vielkind J., Vielkind U., Götting K. J., Anders F.* Über melanotische und albinotisch-amelanotische Melanome bei lebendgebärenden Zahnkarpfen. — *Zool. Anz.*, 1970, Bd 33 (Suppl.), S. 339—341.
- Vielkind J., Vielkind U., Anders F.* Melanotic and amelanotic melanomas in *Xiphophorus* fish. — *Cancer Res.*, 1971, vol. 31, N 6, p. 868—875.
- Vielkind U.* Genetic control of cell differentiation in platyfish-swordtail melanomas. — *J. Exp. Zool.*, 1976, vol. 196, N 2, p. 197—204.
- Vielkind U., Schlage W., Anders F.* Melanogenesis in genetically determined pigment cell tumors of platyfish and platyfish-swordtail hybrids; correlation between tyrosinase activity and degree of malignancy. — *Ztschr. Krebsforsch.*, 1977, Bd 90, H. 2, S. 285—299.
- Villwock W.* Genetische Analyse des Merkmals «Beschuppung» bei anatolischen Zahnkarpfen (Pisces: Cyprinodontidae) im Auflöserversuch. — *Zool. Anz.*, 1963, Bd 170, H. 1—2, S. 23—45.
- Volf F.* Vady dedicneho zalozeni u kapra. — *Social Zemed.*, 1956, cv. 6, N 19, s. 1129—1132.



- Vrijenhoek R. C. Genetic relationships of unisexual hybrid fishes to their progenitors using lactate dehydrogenase isozymes as gene markers (Poeciliopsis, Poeciliidae). — *Amer. Natur.*, 1972, vol. 106, N 952, p. 754—766.
- Vrijenhoek R. C. An allele affecting display coloration in the fish, *Poeciliopsis viriosa*. — *J. Hered.*, 1976, vol. 67, N 5, p. 324—325.
- Vrijenhoek R. C. Genetics of a sexually reproducing fish in a highly fluctuating environment. — *Amer. Natur.*, 1979a, vol. 113, N 1, p. 17—29.
- Vrijenhoek R. C. Factors affecting clonal diversity and coexistence. — *Amer. Zool.*, 1979b, vol. 19, N 3, p. 787—797.
- Vrijenhoek R. C. The evolution of clonal diversity in *Poeciliopsis*. — In: *Evolutionary Genetics of Fishes*. New York; London, 1984, p. 399—429.
- Vrijenhoek R. C., Allendorf F. W. Protein polymorphism and inheritance in the fish *Poecilia mexicana* (Poeciliidae). — *Isoz. Bull.*, 1980, vol. 13, p. 92.
- Vrijenhoek R. C., Schultz R. J. Evolution of a trihybrid unisexual fish (Poeciliopsis, Poeciliidae). — *Evolution*, 1974, vol. 28, N 2, p. 306—319.
- Vrijenhoek R. C., Lerman S. Heterozygosity and developmental stability under sexual and asexual breeding systems. — *Evolution*, 1982, vol. 36, N 4, p. 768—776.
- Vrijenhoek R. C., Angus R. A., Schultz R. J. Variation and heterozygosity in sexually vs. clonally reproducing populations of *Poeciliopsis*. — *Evolution*, 1977, vol. 31, N 4, p. 767—781.
- Vrijenhoek R. C., Angus R. A., Schultz R. J. Variation and clonal structure in a unisexual fish. — *Amer. Natur.*, 1978, vol. 112, N 983, p. 41—55.
- Vrooman A. M. Serologically differentiated subpopulations of the Pacific sardine, *Sardinops caerulea*. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1964, vol. 21, N 4, p. 691—701.
- Vuorinen J. Little genetic variation in the Finnish lake salmon *Salmo salar* sebago (Gir.). — *Hereditas*, 1982, vol. 97, N 2, p. 189—192.
- Vuorinen J., Himberg M. K.-J., Lankinen P. Genetic differentiation in *Coregonus albula* (L.) (Salmonidae) populations in Finland. — *Hereditas*, 1981, vol. 94, N 1, p. 113—121.
- \*Wahl R. W. Chromosome morphology in lake trout *Salvelinus namaycush*. — *Copeia*, 1960, N 1, p. 16—19.
- Wahlund S. Zusammensetzung von Populationen und Korrelationserscheinungen vom Standpunkt der Vererbungslehre aus betrachtet. — *Hereditas*, 1928, vol. 11, N 1, p. 65—106.
- Wallbränn H. M. Genetics of the Siamese fighting fish, *Betta splendens*. — *Genetics (USA)*, 1958, vol. 43, N 2, p. 289—298.
- Walker C., Streisinger G. Induction of mutations by Y-rays in pregonial germ cells of zebrafish embryos. — *Genetics (USA)*, 1983, vol. 103, N 1, p. 125—136.
- Walter E. Über Karpfenrassen. — In: Knauthe K. *Die Karpfenzucht*. Neudamm, 1901, S. 41—85.
- Walter R. O., Hamilton J. B. Supermales (YY sex chromosomes) and androgen-treated XY males: competition for mating with female killifish *Oryzias latipes*. — *Anim. Behav.*, 1970, vol. 18, N 1, p. 128—131.
- Wanstein M. P., Yerger R. W. Protein taxonomy of the Gulf of Mexico and Atlantic Ocean sea trouts genus *Cynoscion*. — *Fish. Bull.*, 1976, vol. 74, N 3, p. 599—607.
- Ward R. D. Relationship between enzyme heterozygosity and quaternary structure. — *Biochem. Genet.*, 1977, vol. 15, N 1—2, p. 123—135.
- Ward R. D. Subunit size of enzymes and genetic heterozygosity in vertebrates. — *Biochem. Genet.*, 1978, vol. 16, N 7—8, p. 799—810.
- Ward R. D., Beardmore J. A. Protein variation in the plaice, *Pleuronectes platessa* L. — *Genet. Res.*, 1977, vol. 30, N 1, p. 45—62.
- Ward R. D., Galleguillos R. A. Protein variation in the plaice, dab and flounder, and their genetic relationships. — In: *Marine organisms: genetics, ecology and evolution*. New York, 1978, p. 71—93.
- Ward R. D., McAndrew B. J., Wallis G. P. Purine nucleoside phosphorylase variation in the brook lamprey *Lampetra planeri* Bloch (Petromizonae, Agnatha): evidence for a trimeric enzyme structure. — *Biochem. Genet.*, 1979, vol. 17, N 3—4, p. 251—256.
- Ward R. D., McAndrew B. J., Wallis G. P. Enzyme variation in the brook lamprey.

- Lampetra planeri* (Bloch), a member of vertebrate group Agnatha. — *Genetica* (Ned), 1981, vol. 55, N 1, p. 67—73.
- Watson J. D. Molecular biology of the gene. 3rd ed. London etc., 1976. 494 p.
- Watson J. D., Crick F. A. C. Genetical implications of the structure of deoxyribonucleic acid. — *Nature*, 1953, vol. 171, N 4361, p. 964—967.
- Webb C. J. Systematics of the *Pomatoschistus minutus* complex (Teleostei, Gobioidaei). — *Phil. Trans. Roy. Soc. London B*, 1980, vol. 291, N 1049, p. 201—241.
- Webster D. A., Flick W. A. Performance of indigenous exotic and hybrid strains of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in waters of the Adirondack Mountains, New York. — *Can. J. Fish. Aqu. Sci.*, 1981, vol. 38, N 12, p. 1701—1707.
- Weinberg E. D. Iron and susceptibility to infectious disease. — *Science*, 1974, vol. 184, N 4140, p. 952—956.
- Westrheim S. J., Tsuyuki H. *Sebastodes reedi*, a new scorpaenid fish in the Northeast Pacific Ocean. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1967, vol. 24, N 9, p. 1945—1954.
- Wheat T. E., Childers W. F., Miller E. T., Whitt G. S. Genetic and in vitro molecular hybridization of malate dehydrogenase isozymes in interspecific bass (*Micropterus*) hybrids. — *Anim. Blood Groups Biochem. Genet.*, 1971, vol. 2, N 1, p. 3—14.
- Wheat T. E., Whitt G. S., Childers W. F. Linkage relationships between the homologous malate dehydrogenase loci in teleosts. — *Genetics* (USA), 1972, vol. 70, N 2, p. 337—340.
- Wheat T. E., Whitt G. S., Childers W. F. Linkage relationships of six enzyme loci in interspecific sunfish hybrids (genus *Lepomis*). — *Genetics* (USA), 1973, vol. 74, N 2, p. 343—350.
- Wheat T. E., Childers W. F., Whitt G. S. Biochemical genetics of hybrid sunfish: differential survival of heterozygotes. — *Biochem. Genet.*, 1974, vol. 11, N 3, p. 205—219.
- Whipple J., Eldridge M., Benville T., Bowers M., Jarvis B., Stapp N. The effect of inherent parental factors on gamete condition and viability in striped bass (*Morone saxatilis*). — *Rapp. proc. verb. réun.*, 1981, vol. 178, p. 93—94.
- Whitmore D. H. Introgressive hybridization of smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*) and Guadalupe bass (*M. trecali*). — *Copeia*, 1983, N 3, p. 672—679.
- Whitt G. S. Homology of lactate dehydrogenase genes: A gene function in the teleost nervous system. — *Science*, 1969, vol. 166, N 3909, p. 1156—1158.
- Whitt G. S. Genetic variation of supernatant and mitochondrial malate dehydrogenase isoenzymes in the teleost *Fundulus heteroclitus*. — *Experientia*, 1970a, vol. 26, N 3, p. 734—736.
- Whitt G. S. Developmental genetics of the lactate dehydrogenase isozymes of fish. — *J. Exp. Zool.*, 1970b, vol. 175, N 1, p. 1—35.
- Whitt G. S. A unique lactate dehydrogenase isozyme in the teleost retina. — In: *Vision in fishes*. New York, 1975a, p. 459—470.
- Whitt G. S. Isozymes and developmental biology. — In: *Isozymes*. London; New York, 1975b, vol. 3, p. 1—8.
- Whitt G. S. Evolution of isozyme loci and their differential regulation. — In: *Evolution today: Proc. 2nd Intern. Congr. Syst. Evol. Biol.* 1981, p. 271—289.
- Whitt G. S., Maeda F. S. Lactate dehydrogenase gene function in the blind cave fish, *Anoptichthys jordani*, and other characnid. — *Biochem. Genet.*, 1970, vol. 4, N 6, p. 727—741.
- Whitt G. S., Childers W. F., Wheat T. E. The inheritance of tissue-specific LDH isozymes in interspecific bass (*Micropterus*) hybrids. — *Biochem. Genet.*, 1971, vol. 5, N 3, p. 257—273.
- Whitt G. S., Cho P. L., Childers W. F. Preferential inhibition of allelic isozyme synthesis in an interspecific sunfish hybrid. — *J. Exp. Zool.*, 1972, vol. 179, N 2, p. 271—282.
- Whitt G. S., Childers W. F., Cho P. L. Allelic expression at enzyme loci in an intertribal hybrid sunfish. — *J. Hered.*, 1973a, vol. 64, N 2, p. 55—61.
- Whitt G. S., Childers W. F., Tranquilli J., Champion M. Extensive heterozygosity in three enzyme loci in hybrid sunfish populations. — *Biochem. Genet.*, 1973b, vol. 8, N 1, p. 55—72.
- Whitt G. S., Miller E. T., Shaklee J. B. Developmental and biochemical genetics

- of lactate dehydrogenase isozymes in fishes. — In: Genetics and mutagenesis of fish. Berlin etc., 1973c, p. 243—276.
- Whitt G. S., Shaklee J. B., Markert C. L. Evolution of the lactate dehydrogenase isozymes of fishes. — In: Isozymes. London; New York, 1975, vol. 4, p. 381—400.
- Whitt G. S., Childers W. F., Shaklee J. B., Matsumoto J. Linkage analysis of the multilocus glucosephosphate isomerase isozyme system in sunfish (Centrarchidae, Teleostei). — Genetics (USA), 1976, vol. 82, N 1, p. 35—42.
- Whitt G. S., Philipp D. P., Childers W. F. Aberrant gene expression during the development of hybrid sunfishes (Perciformes, Teleostei). — Differentiation, 1977, vol. 9, N 1, p. 97—109.
- Whitt G. S., Fisher S. E., Ferris S. D. Evolution of multilocus isozyme systems. — In: Problems in general genetics: Proc. 14th Intern. Congr. Gen. Moscow, 1980, vol. 2, p. 261—272.
- \* Wickbom T. Cytological studies on the family Cyprinodontidae. — Hereditas, 1943, vol. 29, N 1, p. 1—24.
- Wilkens H. Beiträge zur Degeneration des Auges bei Cavernicolen. Genzahl und Manifestationsart. — Ztschr. zool. Syst. Evolutionsforsch., 1970, Bd 8, H. 1, S. 1—47.
- Wilkens H. Genetic interpretation of regressive evolutionary processes; studies on hybrid eyes of the *Astyanax* cave population (Characidae, Pisces). — Evolution, 1971, vol. 25, N 3, 530—544.
- Wilkins N. P. Immunology, serology and blood group research in fishes. — In: Proc. 10th Eur. Conf. Anim. Blood Groups Biochem. Polymorphism. Paris, 1966, p. 355—359.
- Wilkins N. P. Haemoglobin polymorphism in cod, whiting and pollock in Scottish waters. — Rapp. proc.-verb. réun., 1971a, vol. 161, p. 60—63.
- Wilkins N. P. Biochemical and serological studies on Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). — Rapp. proc.-verb. réun., 1971b, vol. 161, p. 91—95.
- Wilkins N. P. Biochemical genetics of Atlantic salmon *Salmo salar* L. 2. The significance of recent studies and their application in population identification. — J. Fish Biol., 1972, vol. 4, N 4, p. 505—517.
- Wilkins N. P., Iles T. D. Haemoglobin polymorphism and its ontogeny in herring (*Clupea harengus*) and sprat (*Sprattus sprattus*). — Comp. Biochem. Physiol., 1966, vol. 17, N 4, p. 1141—1158.
- Williams G. C., Koehn R. K. Population genetics of North Atlantic catadromous eels (*Anguilla*). — In: Evolutionary genetics of fishes. New York; London, 1984, p. 529—560.
- Williams G. C., Koehn R. K., Mitton J. B. Genetic differentiation without isolation in the American eel, *Anguilla rostrata*. — Evolution, 1973, vol. 27, N 2, p. 192—201.
- Williams G. C., Thorsteinsson V., Koehn R. K. Icelandic eels: evidence of a single species of *Anguilla* in the North Atlantic. — Copeia, 1984, N 1, p. 221—223.
- Williscroft S. N., Tsuyuki H. LDH systems of rainbow trout: evidence for polymorphism in liver and additional subunits in gills. — J. Fish. Res. Board Can., 1970, vol. 27, N 9, p. 1563—1567.
- Wilmot R. L. A genetic study of the red-band trout: Ph. D. Thesis. Portland, Oregon Univ., 1974.
- Winaus G. A. Geographical variation in the milkfish *Chanos chanos*. 1. Biochemical evidence. — Evolution, 1980, vol. 34, N 3, p. 558—574.
- Winemiller K. O., Taylor D. H. Inbreeding depression in the convict cichlid *Cichlasoma nigrofasciatum*. — J. Fish Biol., 1982, vol. 21, N 4, p. 399—402.
- Winge O. One-sided masculine and sex-linked inheritance in *Lebistes reticulatus*. — In: Compte rendue traveau lab. Carlsberg. Copenhagen, 1922, vol. 14, N 18, p. 1—20.
- Winge O. Crossing-over between the X- and Y-chromosomes in *Lebistes*. — In: Compte rendue traveau lab. Carlsberg. Copenhagen, 1923, vol. 14, N 20, p. 1—19.
- Winge O. The location of eighteen genes in *Lebistes reticulatus*. — J. Genet., 1927, vol. 18, N 1, p. 1—43.
- Winge O. The experimental alteration of sex chromosomes into autosomes and vice



- versa, as illustrated by *Lebistes*. — In: *Compte rendu traveau lab. Carlsberg*, Copenhagen, 1934, vol. 21, N 1, p. 1—49.
- Winge O., Ditlevsen E. A lethal gene in the Y-chromosome of *Lebistes*. — In: *Compte rendu traveau lab. Carlsberg*, Copenhagen, 1938, vol. 22, N 11, p. 203—210.
- Winge O., Ditlevsen E. Colour inheritance and sex determination in *Lebistes*. — In: *Compte rendu traveau lab. Carlsberg*, Copenhagen, 1948, vol. 24, N 20, p. 227—248.
- Winter G. W., Schreck C. B., McIntyre J. D. Resistance of different stocks and transferrin genotypes of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* and steelhead trout *Salmo gairdneri* to bacterial kidney disease and vibriosis. — *Fish. Bull.*, 1980, vol. 77, N 4, p. 795—802.
- Wiseman E. D., Echelle A. A., Echelle A. F. Electrophoretic evidence for subspecific differentiation and intergradation in *Etheostoma spectabile* (Teleostei: Percidae). — *Copeia*, 1978, N 2, p. 320—327.
- Wishard L. N., Utter F. M., Gunderson D. R. Stock separation of five rockfish species using naturally occurring biochemical genetic markers. — *Mar. Fish. Rev.*, 1980, vol. 42, N 3—4, p. 64—73.
- Wlodek J. M. Der blaue Karpfen aus der Teichwirtschaft Landek. — *Acta hydrobiol.*, 1963, vol. 5, N 4, p. 383—401.
- Wlodek J. M. Studies on the breeding of carp (*Cyprinus carpio* L.) at the experimental pond farms of the Polish Acad. of Science in South Silesia, Poland. — In: *FAO Fish. Rep.* (44). Rome, 1968, vol. 4, p. 93—116.
- Wlodek J. M., Matlak O. Comparative investigations of the growth of Polish and Hungarian carp in southern Poland. — In: *Increasing productivity of fishes by selection and hybridization*. Szarvas, 1978, p. 154—194.
- Wohlfarth G. Shoot carp. — *Bamidgeh*, 1977, vol. 29, N 2, p. 35—40.
- Wohlfarth G. W. Genetics of fish: applications to warm-water fishes. — *Aquaculture*, 1983, vol. 33, N 1—4, p. 373—381.
- Wohlfarth G. W., Hulata G. C. Applied genetics of *Tilapia*s. — In: *Intern. centre for living aquatic res. management*. Manila, 1981, 26 p.
- Wohlfarth G., Moav R. The relative efficiency of experiments conducted in individual ponds and in ponds divided by nets. — In: *FAO Fish. Rep.* (44). Rome, 1968, vol. 4, p. 487—492.
- Wohlfarth G., Moav R. Genetic investigation and breeding methods of carp in Israel. — In: *Rep. FAO/UNDP(TA)*. Rome, 1971, N 2926, p. 160—185.
- Wohlfarth G., Moav R. The regression of weight gain on initial weight in carp. 1. Methods and results. — *Aquaculture*, 1972, vol. 1, N 1, p. 7—28.
- Wohlfarth G., Lahman M., Moav R. Genetic improvement of carp. 4. Leather and line carp in fish ponds of Israel. — *Bamidgeh*, 1963, vol. 15, N 1, p. 3—8.
- Wohlfarth G., Moav R., Hulata G. Genetic differences between the Chinese and European races of the common carp. 2. Multicharacter variation — a response to the diverse methods of fish cultivation in Europe and China. — *Heredity*, 1975a, vol. 34, p. 341—350.
- Wohlfarth G., Moav R., Hulata G., Beiles A. Genetic variation in seine escapability of the common carp. — *Aquaculture*, 1975b, vol. 5, N 3, p. 375—387.
- Wohlfarth G. W., Lahman M., Hulata G., Moav R. The story of «Dor-70», a selected strain of the Israeli common carp. — *Bamidgeh*, 1980, vol. 32, N 1, p. 3—5.
- Wohlfarth G. W., Moav R., Hulata G. A genotype-environment interaction for growth rate in the common carp, growing in intensively manured ponds. — *Aquaculture*, 1983, vol. 33, N 1—4, p. 187—195.
- Wolf B., Anders F. *Xiphophorus*. 1. Farbmuster. Giessen, 1975.
- Wolf L. E. Development of disease-resistant strains of fish. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1954, vol. 83, N 2, p. 342—349.
- \* Wolf U., Ritter H., Atkin N. B., Ohno S. Polyploidization in the fish family Cyprinidae order Cypriniformes. 1. DNA content and chromosome sets in various species of Cyprinidae. — *Humangenetik*, 1969, Bd 7, H. 2, S. 240—244.
- Wolf U., Engel W., Faust J. Zum Mechanismus der Diploidisierung in der Wirbeltierevolution: Koexistenz von tetrasomen und disomen Genloci der Isocitrat-Dehydrogenasen bei der Regenbogenforelle (*Salmo irideus*). — *Humangenetik*, 1970, Bd 9, H. 1, S. 150—156.
- Wolfe G. W., Branson B. A., Jones S. L. An electrophoretic investigation of six

- species of darters in the subgenus *Catonotus*. — *Biochem. Syst. Ecol.*, 1979, vol. 7, N 1, p. 81—85.
- Wollers W. R., Libey G. S., Chrisman C. L. Induction of triploidy in channel catfish. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1981, vol. 110, N 2, p. 310—312.
- Wollers W. R., Libey G. S., Chrisman C. L. Effect of triploidy on growth and gonad development of channel catfish. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1982, vol. 111, N 1, p. 102—105.
- Wright J. E. The palamino rainbow trout. — *Pens. Angler Mag.*, 1972, N 41, p. 8—9.
- Wright J. E., Atherton L. M. Polymorphism for LDH and transferrin loci in brook trout populations. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1970, vol. 99, N 1, p. 179—192.
- Wright J. E., Sklenaric R., James S. M. Immunogenetic relationships of trout. — In: *Proc. 11th Intern. Congr. Genet. Oxford*, 1963, vol. 11, p. 4.
- Wright J. E., Atherton L., de Buhr A., Eckroat L. R., Herschberger W. K., Morrison W. J. Polymorphism of soluble protein types in Salmonidae. — In: *Proc. 11th Pacific Sci. Congr. Tokyo*, 1966, N 7, p. 11.
- Wright J. E., Siciliano M. J., Baptist J. N. Genetic evidence for the tetramer structure of glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase. — *Experientia*, 1972, vol. 28, N 8, p. 888—889.
- Wright J. E., Heckman J. R., Atherton L. M. Genetic and developmental analysis of LDH isozymes in trout. — In: *Isozymes*. London; New York, 1975, vol. 3, p. 375—401.
- Wright J. E., May B., Stoneking M., Lee G. M. Pseudolinkage of the duplicate loci for supernatant aspartate aminotransferase in brook trout, *Salvelinus fontinalis*. — *J. Hered.*, 1980, vol. 71, N 4, p. 223—228.
- Wright J. E., Johnson K. R., May B. Determining gene-centromere distances for isozyme loci in triploid salmonids. — *Isoz. Bull.*, 1983, vol. 16, p. 58.
- Wright S. The genetical structure of populations. — *Ann. Eugenics*, 1951, vol. 15, p. 323—354.
- Wright T. D., Hasler A. D. An electrophoretic analysis of the effects of isolation and homing behavior upon the serum proteins of the white bass (*Roccus chrysops*) in Wisconsin. — *Amer. Natur.*, 1967, vol. 101, N 921, p. 401—413.
- Wrona I., Gaćek K., Rychlicki Z. Wpływ ciezary samca karpia Zatorskiego na krzyżowce z wegierskim na produktywnosc mieszanow oraz sklad chemiczny ich skala. — *Rocz. nauk. zootechn.*, 1980, t. 7 (2), s. 175—181.
- Wunder W. Über erbliche Fehler beim Karpfen. — *Ztschr. Fisch. Hilfswiss.*, 1931, Bd 29, H. 1, S. 97—112.
- Wunder W. Beschädigungen bei Karpfen, ihre Ursache und Vermeidung. — *Ztschr. Fisch. Hilfswiss.*, 1932, Bd 30, H. 1, S. 127—140.
- Wunder W. Beobachtungen über Knochenerweichung und nachfolgende Wirbelsäulenverkrümmung beim Karpfen (*Cyprinus carpio* L.). — *Ztschr. Fisch. Hilfswiss.*, 1934, Bd 32, H. 1, S. 37—67.
- Wunder W. Shortened spine, an hereditary character of the Aischgrund carp (*Cyprinus carpio* L.). — *Roux'Arch. Entw.-Mech.*, 1949a, Bd 144, H. 1, S. 1—24.
- Wunder W. Fortschrittliche Karpfenteichwirtschaft. Stuttgart, 1949b. 385 S.
- Wunder W. Erbliche Flossenfehler beim Karpfen und ihr Einfluß auf die Wachstumsleistung. — *Arch. Fischereiwiss.*, 1960, Bd 11, H. 2, S. 106—119.
- Wuntch T., Goldberg E. A comparative physico-chemical characterization of lactate dehydrogenase isozymes in brook trout, lake trout and their hybrid splake trout. — *J. Exp. Zool.*, 1970, vol. 174, N 3, p. 233—252.
- Wurm F., Paul G., Vielkind J. Suppression of melanoma development and regression of melanoma in xiphophorin fish after treatment with immune RNA. — *Cancer Res.*, 1981, vol. 41, N 9, p. 3377—3383.
- Wyban J. A. Soluble peptidase isozymes of the Japanese medaka (*Oryzias latipes*); tissue distributions and substrate specificities. — *Biochem. Genet.*, 1982, vol. 20, N 9—10, p. 849—858.
- \* Yabu H., Ishi K. Chromosomes in pacific saury, *Cololabis saira*. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1981, vol. 47, N 4, p. 559.
- Yamagishi H. Comparative study on the growth of the fry of three races of Japanese crucian carp, *Carassius carassius* L., with special reference to behaviour and competition. — *Jap. J. Ecol.*, 1965, vol. 15, N 1, p. 100—113.

- Yamagishi H.* Postembryonal growth and its variability of the three marine fishes with special reference to the mechanism of growth variation in fishes. — *Res. Popul. Ecol. (Kyoto)*, 1969, vol. 11, N 1, p. 14—33.
- Yamaguchi K., Miki W.* Comparison of pigments in the integument of cobalt, albino and normal rainbow trout, *Salmo gairdneri irideus*. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1981, vol. 68B, N 4, p. 517—520.
- Yamamoto T.-O.* Progeny of artificially induced sex reversal of male genotype (XY) in the medaka (*Oryzias latipes*) with special reference to YY male. — *Genetics (USA)*, 1955, vol. 40, N 3, p. 406—419.
- Yamamoto T.-O.* Artificial induction of functional sex reversal in genotypic females of the medaka (*Oryzias latipes*). — *J. Exp. Zool.*, 1958, vol. 137, N 2, p. 227—264.
- Yamamoto T.-O.* A further study on induction of functional sex reversal in genotypic males of the medaka (*Oryzias latipes*) and progenies of sex reversals. — *Genetics (USA)*, 1959a, vol. 44, N 4, pt 2, p. 739—757.
- Yamamoto T.-O.* The effect of estrone dosage level upon the percentage of sex reversals in genetic male (XY) on the medaka (*Oryzias latipes*). — *J. Exp. Zool.*, 1959b, vol. 141, N 1, p. 133—153.
- Yamamoto T.-O.* Progenies of sex reversal females mated with sex reversal males in the medaka, *Oryzias latipes*. — *J. Exp. Zool.*, 1961, vol. 146, N 2, p. 163—179.
- Yamamoto T.-O.* Hormonic factors affecting gonadal sex differentiation in fish. — *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1962, vol. 2, suppl. 1, p. 341—345.
- Yamamoto T.-O.* Induction of reversal in sex differentiation of YY zygotes in the medaka, *Oryzias latipes*. — *Genetics (USA)*, 1963, vol. 48, N 2, p. 293—306.
- Yamamoto T.-O.* The problem of viability of YY zygotes in the medaka, *Oryzias latipes*. — *Genetics (USA)*, 1964, vol. 50, N 1, p. 48—58.
- Yamamoto T.-O.* Estrone-induced white YY females and mass production of white YY males in the medaka, *Oryzias latipes*. — *Genetics (USA)*, 1967, vol. 55, N 2, p. 329—336.
- Yamamoto T.-O.* Matings of YY males with estron-induced YY females in the medaka *Oryzias latipes*. — In: *Proc. 12th Intern. Congr. Genetics. Tokyo, 1968*, vol. 1, p. 153.
- Yamamoto T.-O.* Inheritance of albinism in the medaka, *Oryzias latipes*, with special reference to gene interaction. — *Genetics (USA)*, 1969, vol. 62, N 4, p. 797—809.
- Yamamoto T.-O.* Inheritance of albinism in the goldfish, *Carassius auratus*. — *Jap. J. Genet.*, 1973, vol. 48, N 1, p. 53—64.
- Yamamoto T.-O.* YY male goldfish from mating estrogene-induced XY female and normal male. — *J. Hered.*, 1975a, vol. 66, N 1, p. 2—4.
- Yamamoto T.-O.* The medaka, *Oryzias latipes* and the guppy, *Lebistes reticulatus*. — In: *Handbook of genetics*. New York, 1975b, vol. 4, p. 133—149.
- Yamamoto T.-O.* Inheritance of nacreous-like scaleness in the ginbuna, *Carassius auratus langsdorfi*. — *Jap. J. Genet.*, 1977, vol. 52, N 5, p. 373—378.
- Yamamoto T.-O., Kajishima T.* Sex hormone induction of sex reversal in the goldfish and evidence for male heterogamety. — *J. Exp. Zool.*, 1968, vol. 168, N 2, p. 215—222.
- Yamamoto T.-O., Oikawa T.* Linkage between albino gene (i) and colour interferer (ci) in the medaka, *Oryzias latipes*. — *Jap. J. Genet.*, 1963, vol. 38, N 5, p. 361—375.
- Yamamoto T.-O., Tomita H., Matsuda N.* Hereditary and nonheritable vertebral ankylosis in the medaka (*Oryzias latipes*). — *Jap. J. Genet.*, 1963, vol. 38, N 1, p. 36—47.
- Yamanaka H., Yamaguchi K., Hashimoto K., Matsuura H.* Starch gel electrophoresis of fish hemoglobins. 3. Salmonid fishes. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1967, vol. 33, N 2, p. 195—207.
- Yamauchi T., Goldberg E.* Glucose-6-phosphate dehydrogenase from brook, lake and splake trout: an isozymic and immunological study. — *Biochem. Genet.*, 1973, vol. 10, N 2, p. 121—134.
- Yamauchi T., Goldberg E.* Asynchronous expression of glucose-6-phosphate dehydrogenase in splake trout embryos. — *Develop. Biol.*, 1974, vol. 39, N 1, p. 63—68.



- \*Yamazaki F. A chromosome study of the ayu, a salmonid fish. — Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1971, vol. 37, p. 707—710.
- Yamazaki F. On the so-called «cobalt» variant of rainbow trout. — Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1974, vol. 40, N 1, p. 17—25.
- Yamazaki F. Sex control and manipulation in fish. — Aquaculture, 1983, vol. 33, N 1—4, p. 329—354.
- Yang Yongquan, Zhang Zhongying, Lin Kehong, Wei Gucheng, Xu Zhen, Huang Erchun, Gao Zhihui. Preliminary investigation of physiological and genetical control of sex in *Tilapia mossambica*. — Acta genet. sinica, 1979, vol. 6, N 3, p. 305—310.
- Yant D. R., Smitherman R. O., Green O. L. Production of hybrid (blue × channel) catfish in catfish ponds. — In: Proc. Annu. Conf. South-East Assoc., Game Fish. Commiss., 1975, vol. 29, p. 83—86.
- Yardley D., Hubbs C. An electrophoretic study of two species of mosquitofish with notes on genetic subdivision. — Copeia, 1976, N 1, p. 117—120.
- Yardley D., Avise J. S., Gibbons J. W., Smith M. H. Biochemical genetics of sunfish. Genetic subdivision of fish populations inhabiting heated waters. — In: Thermal ecology: AEC Symp. Ser., New York, 1974, p. 255—263.
- Yndgaard C. F. Genetically determined electrophoretic variants of phosphoglucose isomerase and 6-phosphogluconate dehydrogenase in *Zoarcas viviparus*. — Hereditas, 1972, vol. 71, N 1, p. 151—154.
- Young P. C., Martin R. B. Evidence for protogynous hermaphroditism in some lethrinid fishes. — J. Fish Biol., 1982, vol. 21, N 4, p. 475—484.
- \*Zanandrea G., Capanna E. Contributo alla cariologia del genere *Lampetra*. — Boll. zool., 1964, vol. 31, N 2, pt 1, p. 699—670.
- Zander C. D. Die Geschlechtsbestimmung bei *Xiphophorus montezumae cortezi* Rosen (Pisces). — Ztschr. Vererbungsl., 1965, Bd 96, H. 1, S. 128—141.
- Zander C. D. Über die Vererbung von Y-gebundenen Farbgenen des *Xiphophorus pygmaeus nigrens* Rosen (Pisces). — Mol. Gen. Genet., 1968, vol. 101, N 1, p. 29—42.
- Zander C. D. Über die Entstehung und Veränderung von Farbmustern in der Gattung *Xiphophorus*. — Mitt. Hamburg. zool. Mus. Inst., 1969, Bd 66, S. 241—271.
- Zander C. D. Genetische Merkmalsanalyse als Hilfsmittel bei der Taxonomie der Zahnkarpfen-Gattung *Xiphophorus*. — Ztschr. zool. Syst. Evolutionsforsch., 1974, Bd 13, H 1, S. 63—78.
- Zenkin V. S. Immunogenetical studies of Baltic populations of herring. — Rapp. proc.-verb. réun., 1971, vol. 161, p. 40—44.
- Zenkin V. S. Analysis of Baltic herring (*Clupea harengus membras* L.) populations by frequency of occurrence of blood groups. — Rapp. proc.-verb. réun., 1974, vol. 166, p. 124—125.
- Zenzes M. T., Voiculescu I. C-banding patterns in *Salmo trutta*, a species of tetraploid origin. — Genetica (Ned.), 1975, vol. 45, N 4, p. 531—536.
- Zimmerman E. G., Merritt R. L., Wooten M. C. Genetic variation and ecology of stoneroller minnows. — Biochem. Syst. Ecol., 1980, vol. 8, N 4, p. 447—453.
- Zimmerman E. G., Richmond M. C. Increased heterozygosity at the *Mdh-B* locus in fish inhabiting a rapidly fluctuating thermal environment. — Trans. Amer. Fish. Soc., 1981, vol. 110, N 3, p. 410—416.
- Ziuganov V. V. Genetics of osteal plate polymorphism and microevolution of three-spine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.). — Theor. Appl. Genet., 1983, vol. 65, N 3, p. 239—246.
- Zonova A. S., Kirpichnikov V. S. The selection of Ropsha carp. — In: Rep. FAO/UNDP(TA). Rome, 1971, N 2926, p. 233—247.
- Zonova A. S., Ponomarenko K. V. Elaboration of the biological bases of common carp selection in warm waters. — In: Increasing productivity of fishes by selection and hybridization. Szarvas, 1978, p. 142—153.

## ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Андряшева М. А., Лященко А. Н. — В кн.: Генетические и экологические проблемы разведения лососевых рыб. Л., 1985, с. 3—22. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 228).
- Варнавская Н. В. — Генетика, 1984, т. 20, № 1, с. 100—106.
- \*Васильев В. П. Эволюционная кариология рыб. М., 1985. 300 с.
- \*Васильев В. П. — В кн.: Тез. докл. 3-го Всесоюз. совещ. по генетике, селекции и гибридизации рыб. М., 1986, с. 32—34.
- Васильев В. П., Осиков А. Г., Васильева Е. Д. — В кн.: Тез. докл. 3-го Всесоюз. совещ. по генетике, селекции и гибридизации рыб. М., 1986, с. 34—35.
- Гагальчий Н. Г. — Генетика, 1985, т. 21, № 5, с. 854—860.
- Глубоковский М. К., Животовский Л. А. — Биология моря, 1986, № 2, с. 39—44.
- Гомельский Б. И. — Онтогенез, 1985, т. 16, № 4, с. 398—406.
- Зонина А. С., Некрасова О. Л., Рязанцева М. В. — В кн.: Выращивание рыбы в бассейнах и лотках на теплых водах. Л., 1983, с. 138—155. (Сб. науч. тр. ГосНИОРХ; Вып. 206).
- Лукияненко В. В., Гераскин П. П., Гремячих В. А., Баль Н. В. — В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1983, № 60, с. 55—58.
- Паюсова А. Н., Целикова Т. Н. — Биол. науки, 1986, № 1, с. 88—91.
- Полякова Е. В. — Успехи соврем. биологии, 1985, т. 99, № 2, с. 180—193.
- Полякова Л. А. — В кн.: Тез. докл. 3-го Всесоюз. совещ. по генетике, селекции и гибридизации рыб. М., 1986, с. 169—171.
- Скурихина Л. А., Медников Б. М., Тугарина П. Я. — Зоол. журн., 1985, т. 64, № 2, с. 245—251.
- Скурихина Л. А., Тугарина П. Я., Медников Б. М. — Вопр. ихтиологии, 1986, т. 26, № 1, с. 56—60.
- \*Фролов С. В. — Цитология, 1986, т. 28, № 7, с. 740—744.
- Царев Ю. И. — ДАН СССР, 1985, т. 279, № 6, с. 1515—1516.
- \*Шеленкова Н. Ю. — Цитология, 1986, т. 28, № 7, с. 735—739.
- Allen S. K., Watterdorf R. J. — In: Genetics in aquaculture: Abstr. of the second Intern. symp. Davis, 1985, p. 36.
- Allendorf F. W., Leary R. F. — Aquaculture, 1984, vol. 43, N 4, p. 413—420.
- Allendorf F. W., Knudsen K. L., Leary R. F. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1983, vol. 80, N 4, p. 1397—1400.
- Allendorf F. W., Aronson M. E., Knudsen K. L. — In: Genetics in aquaculture: Abstr. of the second Intern. symp. Davis, 1985, p. 59.
- Anders F., Scharif M., Barnekow A. — In: Use of small fish species in carcinogenicity testing. Bethesda, 1984, p. 97—110. (Monogr. Ser. Nat. Cancer Inst.; N 65).
- Avise J. C., Saunders N. C. — Genetics, 1984, vol. 108, N 1, p. 237—255.
- Bai Chunli, Fu Heng, Zhang Mingqian, Tang Youqi. — Sci. sinica B, 1986, vol. 29, N 6, p. 618—625.
- Bartholomew W. G., Smitherman R. O. — Aquaculture, 1984, vol. 37, N 1, p. 87—95.
- Basiao Z. U., Taniguchi N. — Aquaculture, 1984, vol. 38, N 4, p. 335—345.
- Baumgartner J. V., Bell M. A. — Evolution, 1984, vol. 38, N 3, p. 665—674.
- Behrends L. L., Kingsley J. B., Price A. H. — In: Genetics in aquaculture: Abstr. of the second Intern. symp. Davis, 1985, p. 79.
- Bondari K. — Aquaculture, 1984, vol. 37, N 2, p. 293—301.

- Bondari K. — In: Genetics in aquaculture: Abstr. of the second Intern. symp. Davis, 1985, p. 25.
- Boney E. E., Shelton W. L., Yang S. L., Wilken L. O. — Trans. Amer. Fish. Soc., 1984, vol. 113, N 3, p. 348—353.
- Borowsky R. — In: Evolutionary genetics of fishes. New York; London, 1984, p. 235—310.
- Busack C. A., Gall C. A. E. — Aquaculture, 1983, vol. 32, N 1—2, p. 123—140.
- Bye V. J., Lincoln R. F. — In: Genetics in aquaculture: Abstr. of the second Intern. symp. Davis, 1985, p. 46.
- Camacho A., Rivalta V., Torres A. — Ciencias. Ser. 4. 1985, N 14, p. 73—80.
- Carl L. M., Healey M. C. — Can. J. Fish. Aqu. Sci., 1984, vol. 41, N 7, p. 1070—1077.
- Cassani J.R., Caton W. E. — Aquaculture, 1985, vol. 46, N 1, p. 37—44.
- Chandlee J. M., Scandalios J. G. — Isozyme Bull., 1984, N 17, p. 12—20.
- Chevassus B., Guyomard R., Chourrout D., Quillet E. — Genet. Selec. Evol., 1983, vol. 15, N 4, p. 519—532.
- Chourrout D. — In: Genetics in aquaculture: Abstr. of the second Intern. symp. Davis, 1985, p. 9.
- Chourrout D., Chevassus B., Happle A. — In: Genetics in aquaculture: Abstr. of the second Intern. symp. Davis, 1985, p. 8.
- Chourrout D., Guyomard R., Houdebine L.-M. — Aquaculture, 1986, vol. 51, N 2, p. 143—150.
- Christiansen F. B., Frydenberg O., Simonsen V. — Hereditas, 1984, vol. 101, N 1, p. 37—48.
- Collares-Pereira M. J. — Arq. Mus. Boc. Ser. A, 1984, vol. 2, N 8, p. 111—143.
- Collares-Pereira M. J. — Arq. Mus. Boc. Ser. A, 1985, vol. 3, N 5, p. 69—90.
- Collares-Pereira M. J. — In: EIFAC/FAO simp. on selection, hybridization and genetic engineering in aquaculture. Bordeaux, 1984, p. 1—16 (Preprint).
- Danzmann R. G., Ferguson M. M., Allendorf F. W. — Develop. Genet., 1985, vol. 5, N 1, p. 117—127.
- Dhar N. J., Chatterjee K. — Caryologia, 1984, vol. 37, N 4, p. 359—371.
- DiMichele L., Powers D. A., DiMichele J. A. — Amer. Zool., 1986, vol. 26, N 1, p. 201—208.
- Endler J. A. — Environ. Biol. Fish., 1983, vol. 9, N 2, p. 173—190.
- Eshelle A. A., Eshelle A. F., Crozier C. D. — Evolution, 1983, vol. 37, N 4, p. 772—784.
- Ewulonu U. K., Haas R. R., Turner B. J. — Copeia, 1985, N 2, p. 503—508.
- Falcão J. N., Bertollo L. A. C. — J. Fish. Biol., 1985, vol. 27, N 5, p. 603—610.
- Ferguson A., Fleming C. C. — In: Protein polymorphism: adaptive and taxonomic significance. London; New York, 1983, p. 85—99.
- Ferguson M. M., Danzmann R. G., Allendorf F. W. — Can. J. Genet. Cytol., 1985, vol. 27, p. 289—297.
- Ferris S. D. — In: Evolutionary genetics of fishes. — New York; London, 1984, p. 55—93.
- Foresti F., Almeida Toledo L., Almeida Toledo F. S. — Caryologia, 1984, vol. 37, N 1—2, p. 141—146.
- Frankel J. S. — Isozyme Bull., 1984, vol. 17, p. 43.
- Frankel J. S., Wilson R. V. — Comp. Biochem. Physiol. B, 1985, vol. 80, N 3, p. 463—466.
- Galman O., Avtalion R. R. — In: Intern. symp. on tilapias in aquaculture: Conf. Proc. Tel-Aviv, 1983, p. 291—301.
- Gervai J., Csanyi V. — Theor. Appl. Genet., 1984, vol. 68, N 3, p. 481—485.
- Giles N. — J. Zool. (London), 1983, vol. 199, p. 535—544.
- Giles N., Thode G., Alvarez M. C. — Heredity, 1985, vol. 55, N 2, p. 255—260.
- Gjerde B. — Aquaculture, 1984a, vol. 38, N 3, p. 229—240.
- Gjerde B. — Aquaculture, 1984b, vol. 40, N 1, p. 109—114.
- Grant W. S. — S. Afr. J. Mar. Sci., 1985, N 3, p. 23—31.
- Grant W. S. — Copeia, 1986, N 3, p. 714—719.
- Grudzien T. A., Turner B. J. — Copeia, 1984, N 1, p. 102—107.
- Guyomard R., Grevisse C. — Can. J. Fish. Aqu. Sci., 1984, vol. 41, N 7, p. 1024—1029.
- Gyllensten U., Leary R. F., Allendorf F. W., Wilson A. C. — Genetics (USA), 1985, vol. 11, N 4, p. 905—915.



- Haaf T., Schmid M. — *Chromosoma*, 1984, vol. 89, N 1, p. 37—41.
- Hagen D. W., Blouw D. M. — *Can. J. Zool.*, 1984, vol. 62, N 7, p. 1329—1350.
- Hartley S. E., Horne M. T. — *Chromosoma*, 1984, vol. 90, N 3, p. 229—237.
- Haschemeyer A. E. V. — *Comp. Biochem. Physiol. B*, 1985, vol. 81, N 2, p. 523—529.
- Herschberger W. K., Iwamoto R. N. — *Aquaculture*, 1985, vol. 50, N 2, p. 136—145.
- Hurley S. M., Schom C. B. — *Can. J. Genet. Cytol.*, 1984, vol. 26, N 1, p. 57—61.
- Ihsen P. E. — In: *Genetics in aquaculture: Abstr. of the second Intern. symp. Davis*, 1985, p. 55.
- John G., Reddy P. V. G. K., Gupta S. D. — *Aquaculture*, 1984, vol. 42, N 2, p. 161—168.
- Johnson K. R., Wright I. E. — In: *Genetics in aquaculture: Abstr. of the second Intern. symp. Davis*, 1985, p. 25.
- Johnson O. M., Thorgaard G., Dickhoff W., Utter F. M. — In: *Genetics in aquaculture: Abstr. of the second Intern. symp. Davis*, 1985, p. 51.
- Johnston R. — *Aquaculture*, 1985, vol. 49, N 2, p. 133—139.
- Jorstad K. E. — In: *Genetics in aquaculture: Abstr. of the second Intern. symp. Davis*, 1985, p. 28.
- Kallman K. D. — *Copeia*, 1983, N 3, p. 755—769.
- Kallman K. D. — In: *Evolutionary genetics of fishes*. New York; London, 1984, p. 95—171.
- Kincaid H. — In: *Genetics in aquaculture: Abstr. of the second Intern. symp. Davis*, 1985, p. 67.
- King D. P. F. — *Heredity*, 1984, vol. 52, N 1, p. 121—131.
- King D. P. F. — *Heredity*, 1985, vol. 54, N 3, p. 289—296.
- Kobayashi T., Milner G. B., Teel D. J., Utter F. M. — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1984, vol. 113, N 1, p. 86—89.
- Kohno S., Nakai Y., Satoh S., Yoshida M., Kobayashi H. — *Cytogenet. Cell Genet.*, 1986, vol. 41, N 4, p. 209—214.
- Koljonen M. L. — In: *Genetics in aquaculture: Abstr. of the second Intern. symp. Davis*, 1985, p. 31.
- Krasznai Z. L. — In: *EIFAC/FAO symp. on selection, hybridization and genetic engineering in aquaculture*. Bordeaux, 1986, p. 1—14 (Preprint).
- Krasznai Z. L., Márián T. — In: *EIFAC/FAO symp. on selection, hybridization and genetic engineering in aquaculture*. Bordeaux, 1986, p. 1—7 (Preprint).
- Krasznai Z., Márián T., Buris L., Ditroi F. — *Aquacultura hung.*, 1984a, vol. 4, p. 33—38.
- Krasznai Z., Márián T., Kovacs G. — *Aquacultura hung.*, 1984b, vol. 4, p. 25—32.
- Kvasnička T., Linhart O. — In: *EIFAC/FAO symp. on selection, hybridization and genetic engineering in aquaculture*. Bordeaux, 1986, p. 1—14 (Preprint).
- Langholz H.-J., Horstgen-Schwark G. — In: *EIFAC/FAO symp. on selection, hybridization and genetic engineering in aquaculture*. Bordeaux, 1986, p. 1—15 (Preprint).
- Leary R. F., Allendorf F. W., Knudsen K. L. — *Evolution*, 1985, vol. 39, N 2, p. 308—314.
- Lincoln R. F., Scott A. P. — *Aquaculture*, 1983, vol. 30, N 1—4, p. 375—380.
- Linhart O., Kvasnička P., Slechtová V., Pokorný J. — *Aquaculture*, 1986, vol. 54, N 1—2, p. 63—67.
- Liu L. — *Acta genet. sinica*, 1983, vol. 10, N 3, p. 230—234.
- Márián T. — In: *EIFAC/FAO symp. on selection, hybridization and genetic engineering in aquaculture*. Bordeaux, 1986, p. 1—10 (Preprint).
- Mayr B., Rab P., Kalat M. — *Genetica (Ned.)*, 1986, vol. 69, N 2, p. 111—118.
- McClenaghan L. R., Smith M. H., Smith M. W. — *Evolution*, 1985, vol. 39, N 2, p. 451—460.
- McKay L. B., Gjerde B. — *Aquaculture*, 1986, vol. 52, N 3, p. 263—272.
- Milton J. B., Grant M. C. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1984, vol. 15, p. 479—500.
- Monostory Z., Nagy A., Gervai J., Csányi V. — *Anim. Blood Groups Biochem. Genet.*, 1984, vol. 15, N 1, p. 1—11.
- Moreira O., Bertollo L. A. C., Galetti P. M. — *Caryologia*, 1985, vol. 38, N 1, p. 67—75.
- Murojushi M. — *Jap. J. Genet.*, 1984, vol. 59, N 8, p. 1079—1084.
- Murojushi M., Yoshida T. H. — *Proc. Jap. Acad.*, 1984, vol. 60B, N 2, p. 21—23.

- Nagy Á., Csányi V. — *Theor. Appl. Genet.*, 1984, vol. 67, N 6, p. 485—490.
- Nagy Á., Csányi V., Bakos J., Bercsenyi M. — *Aquacultura Hung.*, 1984, vol. 4, p. 7—16.
- Naruse K., Ijiri K., Shimo A., Egami N. — *J. Exp. Zool.*, 1985, vol. 236, N 3, p. 335—341.
- Okazaki T. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1983, vol. 49, N 2, p. 189—196.
- Onozato H. — *Aquaculture*, 1984, vol. 43, N 1—3, p. 91—97.
- Phillipp D. P., Childers W. F., Whitt G. S. — *J. Fish Biol.*, 1985, vol. 27, N 4, p. 347—365.
- Phillips R. B., Ihssen P. E. — *Cytogenet. Cell Genet.*, 1985, vol. 39, N 1, p. 14—18.
- Phillips R. B., Ihssen P. E. — *J. Hered.*, 1986, vol. 77, N 2, p. 93—99.
- Phillips R. B., Zajiah K. D., Utter F. M. — *Copeia*, 1985, N 2, p. 273—278.
- Powers D. A., Ropson I., Brown D. C., Van Beneden R., Cashon R., Gonsales-Villasenor L. I., DiMichele J. A. — *Amer. Zool.*, 1986, vol. 26, N 1, p. 131—144.
- Pullin R. S. V., Macaranas J. M., Taniguchi N. — In: *Genetics in aquaculture: Abstr. of the second Intern. symp.* Davis, 1985, p. 35.
- Quillet E., Blanc J. M., Chevassus B. — In: *Genetics in aquaculture: Abstr. of the second Intern. symp.* Davis, 1985, p. 12.
- Richardson B. J. — *Austral. J. Mar. Freshwater. Res.* 1983, vol. 34, N 2, p. 231—251.
- Robinson O. W., Luempert L. G. — *Aquaculture*, 1984, vol. 38, N 2, p. 155—170.
- Sakaizumi M. — *Genetica (Ned.)*, 1986, vol. 69, N 2, p. 119—125.
- Scheerer P. D., Thorgaard G. H. — *Can. J. Fish. Aqu. Sci.*, 1983, vol. 40, N 11, p. 2040—2044.
- Seeb J., Thorgaard G. — In: *Genetics in aquaculture: Abstr. of the second Intern. symp.* Davis, 1985, p. 53.
- Sekine S., Mizukami T., Nishi T., Kuwana Y., Saito A., Sato M., Itoh S., Kawachi H. — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1985, vol. 82, N 13, p. 4306—4310.
- Shaklee J. B. — *Copeia*, 1984, N 3, p. 629.
- Shelton W. L. — In: *Genetics in aquaculture: Abstr. of the second Intern. symp.* Davis, 1985, p. 47.
- Shen Junbao, Fan Zhaoting, Wang Goutui. — *Acta genet. sinica*. 1983, vol. 10, N 2, p. 133—136.
- Simonsen V., Christiansen F. B. — *Hereditas*, 1985, vol. 103, N 2, p. 177—186.
- Stallknecht H. — *Aquarien-Terrarien*, 1986, Jg. 33, H. 2, S. 53—54.
- Stearns S. C. — *Evolution*, 1984, vol. 38, N 2, p. 368—375.
- Stratil A., Bobák P., Kouril J., Hamackova J. — *Anim. Blood Groups Biochem. Genet.*, 1984, vol. 15, N 1, p. 23—28.
- Sutterlin A. M., MacLean D. — *Can. J. Fish. Aqu. Sci.*, 1984, vol. 41, N 8, p. 1139—1149.
- Suzuki R., Oshiro T., Nakanishi T. — *Aquaculture*, 1985, vol. 48, N 1, p. 45—55.
- Takai A., Ojima Y. — *Proc. Jap. Acad.*, 1983, vol. 59, N 10, p. 347—350.
- Taniguchi N., Kijima A., Fukui G., Inada Y. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1986, vol. 52, N 1, p. 49—53.
- Tave D. — *Copeia*, 1984, N 3, p. 794—797.
- Tave D., Bartels J. E., Smitherman R. O. — *J. Fish Disease*, 1983, vol. 6, N 1, p. 59—73.
- Thode G., Cano J., Alvarez M. C. — *Cytologia*, 1983, vol. 48, N 1, p. 131—138.
- Thode G., Alvarez M. C., Giles V., Garsia E. — *Cytobios*, 1985, vol. 42, p. 73—77.
- Thode G., Giles V., Alvarez M. C. — *Heredity*, 1985, vol. 54, N 1, p. 3—7.
- Tomita H. — *Zool. Sci.*, 1985, vol. 2, N 6, p. 900.
- Turner B. J. — *Copeia*, 1984, N 2, p. 364—369.
- Verspoor E. — *Can. J. Fish. Aqu. Sci.*, 1986, vol. 45, N 5, p. 1074—1078.
- Vrijenhoek R. C. — *J. Fish Biol.*, 1984a, vol. 24, N 2, p. 339—348.
- Vuorinen J. — *Hereditas*, 1984b, vol. 101, N 1, p. 85—96.
- Vuorinen J., Piironen J. — *Hereditas*, 1984, vol. 101, N 1, p. 97—102.
- Walawski K., Rudza-Woźniczko J., Zyczko K. — *Genet. pol.*, 1985, vol. 25, N 3, p. 283—289.
- Ward R. D., Galleguillos R. A. — In: *Protein polymorphism: adaptive and taxonomic significance*. London, 1983, p. 165—178.
- Webb C. J. — *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1986, vol. 66, N 1, p. 259.
- Wilkens H. — In: *Regressive Evolution und Phylogenese*. Hamburg; Berlin, 1984, p. 55—71.

- Williamson J. H., Holt J., Morizot D. C., Carmichael G. J. — In: Genetics in aquaculture: Abstr. of the second Intern. symp. Davis, 1985, p. 20.
- Withler R. E. — In: EIFAC/FAO symp. on selection, hybridization and genetic engineering in aquaculture. Bordeaux, 1986, p. 1—22 (Preprint).
- Wohlfarth G. W., Moav R. — Aquaculture, 1985, vol. 48, N 2, p. 143—157.
- Wright J. E., Johnson K., Hollister A., May B. — In: Isozymes: current topics in biological and medical researches. Vol. 10. Genetics and evolution. New York, 1983, p. 239—260.
- Zander C. D. — Ztschr. Zool. Syst. Evolutionsforsch., 1986, Bd 24, H 2, S. 129—137.
- Zhu Zuoyan, Xu Kesheng, Li Guohua, Xie Yuefeng, He Ling. — Sci. Bull., 1986, vol. 31, N 14, p. 988—991.



## УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ РЫБ

- Айю 220, 335  
 Акула бархатная 159  
 Альбакор 185, 204  
 Амур белый 6, 55, 89, 170, 234, 299, 325, 332, 337, 352, 355, 364, 372, 386  
 Анчоус 160, 183, 184, 212, 219  
 А. азовский 183, 184  
 А. черноморский 180, 183, 184, 208  
 А. чилийский 203  
 Атеринка 208  
  
 Белуга 276, 361—363, 365, 386  
 Бельдюга 136, 137, 158—160, 163—165, 193, 203, 227, 230, 235, 256, 257, 266, 291, 298, 306  
 Бестер 6, 363, 365, 386  
 Буффало 6, 89, 365, 386  
  
 Веслонос 193, 386  
 Вобла 291  
 Вьюн 53, 155, 211, 217, 247, 262, 315, 325, 326, 335  
  
 Гамбузия 56, 151, 152, 168, 231, 262, 268  
 Голец альпийский 209, 365  
 Г. арктический 212, 234, 258, 277  
 Г. камчатский 277  
 Г. озерный (палля озерная) 5, 60, 206, 212, 220, 249, 277, 365  
 Г. ручьевого (палля американская) 5, 151, 208, 212, 220, 224, 249, 265, 277, 358, 364, 365, 371, 372, 384  
 Горбуша 37, 38, 52, 154, 174, 212, 214, 220, 222, 231, 232, 277, 300, 328, 365  
 Гуппи 5, 54, 98—105, 111, 112, 119, 151, 160, 164—166, 171, 193, 267, 358, 388  
 Гурами 5  
 Г. шоколадная 22  
  
 Данио 125, 248, 325—327, 332, 334, 358, 369  
  
 Елец 278  
 Ерш 20, 54, 235, 267  
  
 Зеленушка 51  
 Золотая рыбка 5, 42, 55, 85—88, 226, 263, 315, 362, 385  
  
 Камбала 19, 206, 208, 226, 230, 266, 267, 280, 296, 304, 330, 332, 334, 357  
 Камбала-ершоватка 281  
 Камбала речная 55, 280  
 Карась обыкновенный (золотой) 5, 42, 43, 59, 78, 162, 205, 210, 217, 315, 362, 365  
 К. морской 267  
 К. серебряный 5, 6, 29, 30, 42, 54, 87, 134, 206, 235, 263, 309, 314—320, 322, 325, 365, 371, 372, 388  
 Карп европейский 5, 7, 19, 24, 30, 42, 43, 54, 59, 66—84, 97, 137, 138, 140, 149—153, 155—162, 164—168, 170, 174, 175, 179, 193, 198—200, 202, 203, 205—208, 210, 215, 221, 225, 232, 235, 238, 242, 253, 255, 264, 267, 268, 282, 298, 315, 320, 325—335, 337, 341—343, 345—347, 349, 351—354, 356, 357, 359, 360, 362—365, 367—369, 371, 372, 375—382, 388  
 Кета 37, 151, 154, 174, 203, 205—207, 212, 214, 220, 222, 231, 232, 239, 267, 277, 298, 300, 328, 335, 365  
 Кижуч 49, 55, 151, 152, 168, 203, 214, 222, 236, 246, 255, 268, 277, 325, 326, 332, 335, 371, 373, 374  
 Килька 208  
 Колюшка девятиглая 94  
 К. ручьевая 169  
 К. трехглая 89, 90—93, 162, 165, 167, 193, 221, 262, 328  
 К. четырехглая 94  
 Конь 315  
 Корюшка 158  
 Красноперка 96, 97, 278  
 Кумжа 372  
 Кунджа 277  
  
 Лещ 206, 235, 255, 339  
 Линь 5, 78, 203, 232, 315

- Лосось атлантический 23, 52, 150—152, 154, 155, 168—170, 198, 202, 220, 234, 258, 277, 295, 300, 327, 339, 345, 351, 371, 372, 374, 384  
 Л. Кларка (см. Форель Кларка)  
 Л. озерный 371  
 Л. стальноголовый 252, 296, 300, 383
- Макрель** 209  
 Макропод 5, 168, 171, 236, 335  
 Макрурус 236  
 Мальма 277  
 Мегрим 218  
 Медака 54, 117—119, 129, 159, 163, 164, 296, 299, 335, 388  
 Мерланг 262  
 Меченосец 5, 30, 112—116, 121—123, 128, 174  
 М. карликовый 122  
 М. Монтезумы 122, 129  
 Микижа 277, 328  
 Минога 231  
 М. ручьевая 231, 233  
 Минтай 203, 221, 226  
 Мойва 203, 234  
 Молли 124, 125, 165  
 Молочная рыба 233
- Нерка** 26, 49, 155, 161, 174, 190, 205, 207, 216, 220, 226, 234—236, 250, 252—254, 259—265, 268, 269, 277, 294, 296, 297, 301, 305—307, 339
- Окунь** 208  
 О. морской 205, 206, 209  
 О. черный большеротый 217, 246, 259, 298  
 О. черный малоротый 217  
 Омуть 307  
 Осетр 276  
 О. русский 210, 211, 219
- Палтус** 193  
 Пелядь 6, 89, 142, 148, 152, 154, 170, 234, 264, 325, 335, 337, 342, 369, 385  
 Петушки 5, 119, 120, 121  
 Пещиля 5, 30, 54, 105—117, 121—123, 128, 129, 208, 388  
 П. изменчивая 123  
 П. Миллера 122  
 Пикша 203  
 Пелагида 263  
 Плотва 232, 235, 315  
 Пыжьян 193
- Рыбец** 208  
 Ряпушка 193, 234, 365  
 Р. сибирская 60
- Сазан** 5, 69, 70, 74, 78, 82, 96, 158, 162, 163, 165, 171—173, 175, 204, 208, 213, 291, 298, 339, 346, 352, 363, 381  
 С. амурский 59, 83, 160—162, 166, 207, 208, 213, 299, 364, 368, 376, 378  
 Сайра 221, 224, 302  
 Сарда 209  
 Сардина 186, 206, 234  
 Севрюга 211, 276  
 Сельдь 158, 160, 182, 193, 204, 208, 219, 221, 226, 227, 230, 233, 234, 242, 276, 291, 302  
 С. атлантическая 182, 211, 231, 234, 256, 257, 302  
 С. балтийская 182  
 С. беломорская 52, 182  
 С. тихоокеанская 182, 206  
 Сиг 39, 40, 205, 208, 277  
 С. ладожский 53  
 С. лудога 365  
 С. озерный 162  
 С. реликтовый 262  
 С. чудской 53, 365  
 Сима 220, 277, 335, 364  
 Скаляр 5, 125  
 Скипджек 186, 208, 223, 266, 296  
 Скорпена 253  
 Скумбрия 209, 236, 250  
 Смарида черноморская 52  
 Снеток 158  
 Собачка гребенчатая (пурпурный гребешок) 268, 298  
 Сом европейский 206, 335, 372  
 Сомик канальный 89, 96, 142, 151, 152, 168, 171, 235, 289, 328, 364, 371, 384  
 С. черный 89  
 Спариды 236  
 Ставрида 208, 236, 280  
 Стерлядь 211, 268, 276, 361—363, 365, 386  
 Судак 6
- Тарань** 187  
 Тетра блестящая 125  
 Тиляпия обыкновенная 6, 54, 55, 151, 337  
 Т. нильская 151, 152  
 Толстолобик белый 6, 170, 299, 361, 364, 386  
 Т. пестрый 6, 361, 372, 386  
 Треска 158, 160, 184, 185, 193, 202—204, 206—209, 221, 230, 239, 258, 259, 263, 266, 282, 291, 302  
 Тунец желтоплавниковый 186  
 Т. крупноглазый 185, 186  
 Т. обыкновенный 186, 204
- Угольная рыба** 208  
 Угорь 235, 251, 339  
 У. американский 258, 259, 278  
 У. европейский 278  
 У. электрический 56, 251  
 Укля 235, 266  
 Усач 5, 203, 217, 232

Фореель Кларка 170, 239, 359, 383  
 Ф. золотая 186  
 Ф. озерная 39, 160, 220, 267, 296, 383  
 Ф. радужная 5, 48—52, 55, 84, 85, 148,  
 150, 151, 153—159, 164, 166—170, 174,  
 179, 186, 205, 206, 214, 215, 219,  
 220, 222, 234, 242, 249, 252, 254, 255,  
 264, 268, 277, 289, 299, 315, 326—330,  
 333—335, 337, 342, 345, 351, 358—  
 360, 364, 369, 371, 372, 374, 375,  
 382, 383  
 Ф. ручьевая 5, 60, 155, 158, 160, 167,  
 168, 179, 222, 249, 267, 383  
 Ф. севанская 53  
 Фундулюс 251  
 Харнус 40, 307  
 Хек 208, 236, 302

Чавыча 60, 155, 168, 211, 214, 220, 231,  
 250, 277, 335, 371, 374  
 Чебак 278  
 Чебачок 278  
 Чир 6, 40  
 Чукучан 282  
 Ч. малый 253, 255, 265, 298  
 Шип 276, 365  
 Шпрот 203, 206, 208, 219, 302  
 Шэд 302  
 Щиповка 59, 96  
 Щука американская 215  
 Щ. панцирная 283  
 Язь золотой (орфа) 89

#### УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РЫБ

*Abramis brama* 200, 255  
*Abudefduf* 290  
*Acanthopagrus schlegeli* 208—221, 223  
*Acerina cernua* 20, 54  
*Acheilognathus rhombea* 50  
*Acipenser baeri* 36  
*A. güldenstädti* 36, 200, 210, 211, 218, 329  
*A. naccarii* 27, 36  
*A. nudiventris* 36, 365  
*A. ruthenus* 36, 200, 268, 361, 365, 386  
*A. schrencki* 36  
*A. stellatus* 36, 200  
*A. sturio* 36  
*Albula* 193  
*A. nemoptera* 194, 276  
*A. vulpes* 194, 276  
*Alburnus alburnus* 235, 266  
*Allodontichthys hubbsi* 58  
*Alosa aestivalis* 200, 276  
*A. pseudoharengus* 276  
*A. sapidissima* 228, 276, 302  
*Amblyopsis rosae* 195  
*A. spelaea* 195  
*Anguilla anguilla* 57, 195, 200, 220, 228,  
 230, 237, 278  
*A. japonica* 57, 251  
*A. rostrata* 57, 200, 220, 258, 259, 278  
*Anoplarchus insignis* 257  
*A. purpurescens* 257, 268, 298  
*Anoplopoma fimbria* 208  
*Anoptichthys* 95, 96, 169  
*A. antrobius* 94, 95  
*A. hubbsi* 94  
*A. jordani* 94  
*A. purpurescens* 217  
*Apareiodon affinis* 57  
*Apeltes quadracus* 58, 94, 169  
*Aphanius* 167, 274, 275  
*A. anatoliae* 96

*A. chantrei* 52  
*A. dispar* 195  
*Aphyosemion* 44, 52, 388  
*A. bivittatum* 44, 52  
*A. calliurum* 44, 45, 52  
*A. cameronense* 44, 52  
*A. cognatum* 52  
*Aplocheilus* 44, 52  
*Argentina fish* 200, 233  
*Aristichthys* 89  
*A. nobilis* 6, 200, 323, 337, 361, 365, 386  
*Aspius aspius* 200  
*Astroconger myriaster* 57  
*Astyanax* 95, 169, 193, 195, 221, 226, 228,  
 230, 237, 278  
*A. mexicanus* 94, 95, 217, 223  
*Atherina presbyter* 229

*Barbus* 42  
*B. barbus* 42, 198, 200, 228, 248  
*B. brachicephalus* 42  
*B. meridionalis* 42, 217  
*B. m. petenyi* 200  
*B. tauricus* 42  
*Bathygobius andrei* 290  
*B. ramosus* 196  
*B. soporator* 290  
*Bathylagus milleri* 57  
*B. ochotensis* 57  
*B. wesethi* 57  
*Belone belone* 229  
*Benthophilus stellatus* 52  
*Betta splendens* 119, 120  
*Blicca bjorkna* 200  
*Boleophthalmus boddarti* 58  
*Botia* 288  
*B. macracantus* 42, 228  
*B. modesta* 42, 233



- Brachydanio* 246, 248, 249  
*B. frankel* 125  
*B. rerio* 125, 248, 323, 326, 334, 369  
*Brachymystax lenok* 38  
*Brevoortia tyrannus* 276
- Callichromis bimaculatus* 57  
*Callionymus* 60  
*Callorhynchus milii* 228  
*Campostoma* 195, 228, 237, 275  
*Caranx rhonchus* 280  
*Carassius auratus* 5, 37, 42, 55, 85, 86, 149, 226, 278, 315, 329, 362, 365, 382  
*C. auratus auratus* 54, 88  
*C. a. gibelio* 6, 29, 30, 42, 200, 206, 228, 309, 314—320, 329, 372  
*C. a. langsdorfi* 42, 87  
*C. carassius* 5, 78, 200, 213, 278, 315, 329, 362, 365  
*Carcharinus springeri* 233  
*Catla* 6, 89, 203  
*C. catla* 365  
*Catostomus* 256  
*C. clarki* 251, 253, 255, 256, 257, 265, 298  
*C. commersoni* 200, 228  
*C. insignis* 251  
*C. santaanae* 195, 228, 256  
*C. plebeius* 228  
*Caulolatilus princeps* 209  
*Chaenobryttus* 264  
*C. gulosus* 265  
*Chalogaster agassizi* 195  
*Ch. cornuta* 195  
*Chanos chanos* 194, 228, 233  
*Chondrostoma nasus* 200  
*Chrysophrys auratus* 196, 221, 267  
*Cichlasoma* 196  
*C. citrinellum* 96  
*C. cyanoguttatum* 196  
*C. nigrofasciata* 171  
*Cirrhina* 6, 89  
*Clupea harengus* 52, 182, 193, 194, 200, 204, 219, 223, 226—228, 234, 236, 237, 242, 257, 276, 291, 302  
*C. h. harengus* 234  
*Cobitis* 317  
*C. bivaie* 42, 228  
*C. delicata* 195, 228  
*C. taenia* 29, 42, 53, 59, 96  
*Colisa fasciatus* 58  
*C. lalius* 58  
*Cololabis saira* 223, 302  
*Conger conger* 195, 228  
*Coregonus* 39, 40, 167, 193, 277  
*C. albula* 194, 200, 213, 220, 223, 228, 233, 237, 365  
*C. artedi* 222, 223, 225  
*C. autumnalis* 277  
*C. clupeiformis* 194, 213, 220, 223, 225, 237, 296, 298
- C. hoyi* 194  
*C. kiji* 194  
*C. lavaretus* 162, 195, 200, 213, 228, 365  
*C. l. ludoga* 53  
*C. l. maraenoides* 53  
*C. nasus* 6, 40, 195, 200  
*C. peled* 6, 89, 142, 148, 152, 154, 170, 195, 222, 223, 264, 323, 326, 337, 342, 385, 386  
*C. pidschian* 195  
*C. pollan* 277  
*C. tugun* 186  
*C. zinithicus* 194  
*Coridorus* 43  
*C. aeneus* 43, 289  
*C. arcuatus* 43  
*C. axelrodi* 43  
*C. julii* 43  
*C. melanistus* 43  
*C. metae* 43  
*C. myersi* 43  
*Coris julis* 58  
*Coryphaenoides acrolepis* 195  
*Cottus pollyx* 58  
*Ctenopharhyngodon* 89  
*C. idella* 6, 55, 170, 323, 326, 329, 337, 364, 386  
*Culaea inconstans* 94, 169  
*Cynoglossus puncticeps* 58  
*Cynoscion regalis* 201, 209  
*Cyprinodon* 235, 275  
*C. novadensis* 229  
*Cyprinus carpio* 5, 42, 66—84, 150, 151, 155, 157, 159, 165, 168, 171—173, 193, 195, 199, 200, 203, 204, 213, 215, 225, 228, 233, 238, 242, 248, 253, 255, 264, 291, 298, 315, 323, 326, 328—330, 334, 337, 342, 347, 362, 364, 365, 372, 375—382  
*C. c. carpio* 70, 163, 208, 364  
*C. c. haematopterus* 70, 163, 208, 215, 346, 364, 377, 378  
*C. c. viridiviolaceus* 70  
*Cyttus australis* 229
- Danio* (см. *Brachydanio*)  
*Dasyatis* 35  
*D. sabina* 57  
*Decapterus punctatus* 209, 280  
*Dentex tumifrons* 236
- Eigenmannia* 57  
*Electrophorus* 251  
*Engraulis anchoita* 160  
*E. capensis* 212, 219, 221, 223, 237  
*E. encrasiholus* 180, 183, 184, 212, 234  
*E. mordax* 211  
*Enophrys* 280  
*Eptatretus burgeri* 60  
*E. stoutii* 211  
*Erymyzon* 246

- E. succetta* 223, 247  
*Esox* 365  
*E. americanus* 215  
*Etheostoma* 46, 217, 229, 279  
*E. nigrus* 163  
*E. olmstedii* 96, 97  
*Etmopterus spinax* 159  
  
*Fundulus* 44, 160, 235, 268  
*F. diaphanus* 57  
*F. heteroclitus* 160, 161, 166, 193, 195, 229, 239, 251, 253, 257, 266  
*Fundulus notatus* 52  
*F. parvipinnis* 57  
  
*Gadus aeglefinus* 201  
*G. merlangus* 201, 262  
*G. morhua* 160, 184, 185, 193, 195, 201, 204, 229, 258, 259, 266, 291, 302  
*G. polachius* 201  
*G. virens* 201  
*Galaxias platei* 57  
*Gambusia affinis* 56, 58, 151, 152, 168, 229, 237, 254  
*G. a. affinis* 56  
*G. a. holbrooki* 56  
*G. gaigei* 58  
*G. heteroshir* 229, 237  
*G. hurtadoi* 58  
*G. nobilis* 58  
*Gasterosteus aculeatus* 89, 90, 93, 162, 165, 193, 196, 229, 262, 328  
*G. wheatlandi* 58  
*Genypterus blacoides* 296  
*Geophagus brasiliensis* 58  
*Geotria* 276  
*Germanella pulchra* 58  
*Gibbonisia metzi* 196  
*Gila bicolor* 272  
*Gobiodon citrinus* 58  
*Gobionellus shufeldti* 56, 58  
*Gobius melanostomus* 26  
*G. ophiocephalus* 52  
*G. paganellus* 60  
*Gonostoma bathyphilum* 37  
*G. elongatum* 37  
*Gymnocephalus (Acerina) cernua* 267  
*Gymnotus carapo* 60  
*Gyrinocheilus aymanieri* 284  
  
*Haemibarbus labea* 315  
*Halichoeres* 196  
*Hemitripterus* 280  
*Hemmigrammus caudovittatus* 125  
*Hesperoleucus* 217, 275  
*H. symmetricus* 29, 195, 237, 271, 272, 273  
*Hippoglossoides platessoides* 203, 296  
*Hippoglossus hippoglossus* 193, 196, 329  
*H. stenolepis* 201  
  
*Hoplias* 56  
*H. lacerdae* 57  
*H. malabaricus* 57  
*Hucho hucho* 200  
*H. perryi* 38  
*H. taimen* 38  
*Huso* 36  
*H. huso* 6, 329, 361, 365, 386  
*Hypentelium etowanum* 278  
*H. nigricans* 262, 277  
*H. roanokense* 278  
*Hypheobrycon callistus callistus* 125  
*H. c. minor* 125  
*Hypomesus* 193  
*H. olidus* 195, 220, 223, 228  
*Hypophthalmichthys* 89  
*H. molitrix* 6, 170, 200, 323, 329, 337, 361, 364, 365, 386  
  
*Ictalurus* 43  
*I. furcatus* 365  
*I. melas* 89, 157, 200, 233  
*I. nebulosus* 263  
*I. punctatus* 89, 96, 142, 151, 152, 168, 235, 328, 346, 364, 365, 384  
*Ictiobus* 197, 365, 386  
*I. cyprinellus* 6, 200  
*Ilyodon* 223, 233, 278  
  
*Kareius bicoloratus* 196  
*Kosswigichthys asquamatus* 167  
*Katsuwonus pelamis* 185, 186, 201, 208, 223, 237, 266, 296  
*Kyphosus* 96  
  
*Lubeo* 6, 203  
*L. rohita* 174, 365  
*Lampetra planeri* 194, 228, 233, 236, 237, 282  
*Lampanyctus ingens* 57  
*L. ritteri* 57  
*Lavinia* 217, 275  
*L. exilicauda* 271, 272, 273  
*Leiostomus xanthurus* 201  
*Lepidorhombus whiffiagonis* 218, 224  
*Lepomis* 196, 238, 251, 264, 365  
*L. cyanellus* 49, 51, 52, 246—249, 252, 265  
*L. (Eupomotis) gibbosus* 6, 249  
*L. gulosus* 248  
*L. macrohirus* 89, 218, 299  
*L. microlophus* 218  
*Leporinus lacustris* 57  
*L. obtusidens* 57  
*L. silvestri* 57  
*Leucichthys* 277  
*Leuciscus bergi* 278  
*L. cephalus* 200  
*L. idus* 89, 200  
*L. leuciscus* 200  
*L. schmidti* 278  
*Leuresthes sarsina* 195

- L. tenuis* 195  
*Leuroglossus stibbius* 57  
*Limanda* 275  
*L. limanda* 221  
*L. yokohamae* 97  
*Limia caudofasciata* 54  
*L. nigrofasciata* 123  
*L. vittata* 54  
*Lota vulgaris* 206  
*Lucioperca lucioperca* 6  
*Luxilus* 278
- Macropodus concolor* 121  
*M. opercularis* 120, 168, 236  
*Macruronus novaehollandiae* 195, 223  
*Macrurus rupestris* 223, 229, 236  
*Mallotus villosus* 234  
*Megupsilon aporus* 10, 56, 58  
*Melamphaeus parvus* 58  
*Menidia* 195, 262  
*M. clarkhubbsi* 335  
*Merluccius* 275  
*M. australis* 229  
*M. capensis* 208  
*M. merluccius* 201, 302  
*M. productus* 200, 208, 236  
*Micropterus* 196, 264  
*M. dolomieu* 6, 217, 279  
*M. salmoides* 6, 217, 229, 233, 237, 247, 249, 254, 259, 260, 279, 298  
*M. s. floridanus* 254  
*M. s. salmoides* 254  
*Misgurnus anguillicaudatus* 42, 53, 217, 228, 237, 262, 335  
*M. fossilis* 42, 155, 157, 213, 217, 246, 248, 315, 323, 326, 329  
*Mogruna obscura* 58  
*Monopterus albus* 60  
*Mordax* 276  
*Morone americana* 223  
*M. saxatilis* 157, 201, 223, 233, 237  
*Moxostoma* 223, 275  
*M. macrolepidotum* 262  
*Mugil cephalus* 196  
*Mylopharodon conocephalus* 272  
*Myoxocephalus* 208, 209, 280  
*M. bubelis* 206  
*M. quadricornis* 206  
*M. scorpius* 52  
*Mystus tengara* 57  
*Myxine glutinosa* 200
- Narcine brasiliensis* 35  
*Navodon scaber* 221, 229  
*Nemachilus barbatulus toni* 96  
*Notemigonus crysoleucus* 272  
*Notobranchius* 44, 52  
*N. guentheri* 60, 112  
*Notropis* 42, 200, 206, 207, 217, 233, 234, 237, 278  
*N. lutrensis* 253, 268  
*N. stramineus* 253, 255  
*Noturus* 43  
*N. flavus* 53  
*N. taylora* 57
- Oncorhynchus* 37, 220, 231, 275, 276, 299  
*O. gorbusha* 38, 194, 213, 221, 223, 228, 232, 273, 277, 300, 328, 365  
*O. keta* 38, 151, 194, 223, 228, 232, 237, 267, 273, 277, 298, 300, 328, 365  
*O. kisutch* 38, 49, 55, 151, 152, 168, 194, 200, 213, 223, 236, 247, 255, 268, 273, 277, 323, 326, 329, 365, 374  
*O. masu* 38, 194, 273, 277, 365  
*O. nerka* 26, 38, 49, 57, 155, 190, 194, 213, 214, 216, 226, 228, 235, 236, 250, 252, 253, 254, 259—261, 263, 264, 265, 268, 269, 273, 277, 294, 301, 305, 306, 339  
*O. rhodurus* 277  
*O. tshawytscha* 38, 155, 168, 194, 211, 221, 228, 237, 250, 273, 277, 329, 374  
*Ophiodon elongatus* 196  
*Opsanus tau* 201  
*Oreochromis (Tilapia) mossambica* 55, 89, 135, 136, 151, 370  
*O. (T.) nilotica* 151, 152, 221  
*Orthodon microlepidotus* 272  
*Oryzias latipes* 54, 117—119, 127, 129, 159, 164, 229, 237, 246, 296, 299, 335, 388  
*Osmerus eperlanus* 220, 223  
*Osphronemus gourami* 5
- Pagellus bogaraveo* 236  
*Pantodon buchholzi* 228  
*Pantosteus* 256  
*Percottus glehni* 221  
*Percina* 217, 279  
*Petromyzon marinus* 194, 200, 218, 223, 228, 259, 282  
*Petrotilapia* 196  
*Pimephales promelas* 253  
*Platyichthys flesus* 55, 229, 280, 328, 329  
*P. stellatus* 196  
*Plecoglossus altivelis* 160, 220, 223  
*Plectostomus anastroides* 57  
*P. macrops* 57  
*Pleuronectes* 275  
*P. flesus* 229, 280, 328  
*P. platessa* 165, 196, 201, 224, 226, 229, 230, 237, 266, 280, 328—330, 332, 334  
*Poecilia* 29, 46, 309, 310, 321  
*Poecilia (Mollienesia) formosa* 134, 229, 310, 311, 317, 319, 320  
*P. (M.) latipinna* 125, 310, 311  
*P. (M.) mexicana* 310, 311  
*P. m. limantouri* 310  
*P. reticulata* 54, 98—105, 127, 151, 165, 171, 193, 195, 229, 267, 358, 388  
*P. (Mollienesia) sphenops* 58, 60, 124, 125, 169, 279



- Poecilopsis* 29, 46, 134, 195, 238, 309, 310, 312, 313, 314, 319, 321, 322  
*P. latidens* 312  
*P. lucida* 125, 171, 217, 312, 313, 322  
*P. monacha* 170, 171, 208, 217, 229, 237, 312, 313, 321  
*M. monacha-latidens* 312  
*P. monacha-lucida* 312  
*P. monacha-occidentalis* 312  
*P. monacha (virtiosa)-lucida* 312  
*P. occidentalis* 312  
*P. viriosa* 96, 125, 312  
*Pogonichthys macrolepidotus* 272  
*Polyodon spathula* 37, 193, 194, 228, 233  
*Pomoxis* 196, 264  
*Prionotus tribulus* 233  
*Prosopium* 40, 220, 277  
*Protopterus* 36  
*P. dolloi* 36  
*Pseudobagrus auranthiacus* 53  
*P. marmoratus* 52  
*Pseudotropheus* 196  
*P. zebra* 96  
*Pterophyllum eimekei* 125  
*Ptychocheilus grandis* 272  
*Pungitius platygaster* 94  
*P. pungitius* 94  
*P. sinensis* 94  
*Puntius* 42  
  
*Raja* 35  
*R. clavata* 209  
*Reinhardtius hippoglossoides* 201  
*Rhinichthys* 217, 237  
*R. cataractae* 195, 221, 260  
*Rhinobates schlegelii* 211  
*Richardsonius egregius* 272  
*Rivulus* 44  
*R. marmoratus* 53, 127, 134, 163, 166, 193  
*R. urophthalmus* 125  
*Roccus chrysops* 301  
*Rutilus alburnoides* 59, 60, 335  
*R. cabeda* 59  
*R. pyrenaicus* 59  
*R. rutilus* 200, 291, 315  
  
*Salmo* 39, 277  
*S. aguabonita* 38, 53  
*S. apache* 38, 194, 221, 228  
*S. carpio* 38  
*S. clarki* 38, 39, 53, 170, 193, 194, 200, 213, 220, 228, 231, 236, 239, 273, 359, 383  
*S. c. clarki* 38  
*S. c. henshawi* 38  
*S. c. levisi* 38  
*S. gairdneri* 5, 38, 50—52, 55, 57, 84, 150, 151, 159, 165, 168, 179, 193, 194, 200, 213, 214, 221, 223, 228, 231, 233, 237, 242, 249, 255, 268, 273, 277, 296, 299, 300, 315, 323, 326, 328—330, 337, 346, 364, 374, 382, 383  
*S. gilae* 38  
*S. ischchan* 38, 39, 53  
*S. letnica* 38  
*S. mykiss* 38, 277, 328  
*S. salar* 23, 38, 39, 49, 150, 151, 168, 194, 198, 200, 202, 204, 213, 220, 221, 228, 237, 250, 277, 295, 299, 300, 323, 339, 374, 384  
*S. s. sebago* 194  
*S. trutta* 38, 39, 194, 213, 220, 221, 223, 228, 233, 237, 249—251, 267, 277, 296, 323, 346, 383  
*S. trutta m. fario* 159, 168, 179, 194, 323, 383  
*Salvelinus* 39, 52, 205, 338  
*S. alpinus* 38, 39, 194, 213, 220, 228, 258, 277, 365  
*S. a. taranetzi* 228, 277  
*S. cronocius* 38  
*S. fontinalis* 5, 38, 151, 193, 194, 200, 204, 208, 212, 213, 216, 220, 221, 223, 224, 228, 231, 233, 238, 249, 252, 265, 346, 358, 360, 364, 365, 384  
*S. fontinalis* × *S. namaycush* 155, 156, 157, 168, 170, 213, 216, 277, 338, 365, 384  
*S. leucomaenis* 22, 38, 52, 53, 194, 220, 277  
*S. malma* 22, 38, 39, 52, 53, 194, 213, 277  
*S. m. curilus* 38  
*S. m. krascheninnikovi* 38  
*S. m. malma* 38  
*S. namaycush* 5, 38, 194, 212, 216, 220, 221, 228, 238, 360, 365, 384  
*Salmothymus obtusirostris* 38  
*Sarda chilensis* 201, 209  
*Sardine pilchardus* 234  
*Sardinella* 234  
*Sardinops ocellata* 234  
*Sarotherodon* 236, 237, 365  
*S. aureus* 89, 223, 328, 370  
*S. galilaeus* 229  
*S. hornorum* 370  
*S. jipe* 223, 229  
*S. spilurus* 229  
*Saurida elongata* 57  
*S. undosquamis* 57  
*Scaphirhynchus albus* 276  
*S. platorhynchus* 36, 276, 386  
*Scardinius erythrophthalmus* 96, 97, 200  
*Scatophagus argus* 58  
*Schaerichthys osphromonoides* 22  
*Sciliorhinus* 200  
*Scomber scombrus* 196, 223, 229, 236  
*Scopelegadus mizolepis* 58  
*Scopelogygus tristis* 57  
*Scopeloberyx robustus* 58  
*Sebastes* 196, 208, 229, 237  
*S. alutus* 223, 263  
*S. caurinus* 223

- S. inermis* 217  
*S. marinus* 205  
*S. mentella* 205  
*Sebastolobus* 196, 253  
*S. alascans* 209  
*S. altivelis* 253  
*Silurus glanis* 206  
*Spicara flexuosa* 52  
*Sprattus* 228  
*S. sprattus* 200, 219, 234, 302  
*Stegastes fasciolatus* 223, 237  
*Stegostoma* 96  
*Stenodus* 277  
*S. leucichthys* 38  
*Stephanolepis cirrhifer* 58  
*Sternoptix diaphana* 57  
*Stizostedion citreus* 208  
*Symbotophorus californiensis* 57  
*Symphurus plagiusa* 58  
  
*Theragra chalcogramma* 195, 221, 223, 226  
*Thoburnia* 228, 275, 278  
*Th. atripinnae* 195  
*Th. hamiltoni* 195  
*Th. rhothoeca* 195, 223  
*Thunnus alalunga* 185, 186, 201, 204, 209  
*Th. albacares* 185, 186, 201, 209  
*Th. obesus* 185, 186  
*Th. oxilunga* 201  
*Th. thynnus* 185, 186, 204, 209  
*Th. th. maccoyii* 200  
*Tilapia zillii* 89, 221, 237  
*Tinca tinca* 5, 78, 200, 315  
*Tor puitora* 42  
*Torpedo* 35  
  
*Trachurus* 280  
*T. mediterraneus* 208  
*T. picturatus* 280  
*T. trachurus* 236, 280  
*T. trecae* 280  
*Tribolodon brandtii* 278  
*T. hakonensis* 278  
*Trichogaster fasciatus* 58  
*Trigla kumu* 229  
*Tristramella* 280  
*Typhlichthys subterraneus* 195  
  
*Vimba vimba* 57, 208  
*Vomer sitipinnis* 280  
  
*Xiphophorus* 264, 279  
*X. clemenciae* 279  
*X. helleri* 54, 112, 116, 117, 121, 122, 128, 174, 189, 233, 238, 279, 389  
*X. maculatus* 58, 95—117, 122, 123, 127, 129, 189, 208, 229, 230, 237, 238, 249, 279, 388  
*X. milleri* 122, 123, 127, 128  
*X. montezumae* 116, 117, 122, 123, 129, 237, 249, 279  
*X. m. cortezy* 122  
*X. pigmaeus* 122, 123, 279  
*X. variatus* 113, 117, 122, 123, 127, 128, 249, 279  
*X. v. xiphidium* 58, 123, 249  
  
*Zebrias zebra* 149  
*Zoarces viviparus* 136, 137, 158, 159, 165, 193, 196, 217, 227, 229, 230, 236, 237, 256, 257, 291, 298, 306

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Стр.

Предисловие . . . . .	5
<b>Глава 1. Материальные основы наследственности у рыб</b>	
Структура хромосом и их функции в наследственности и жизне- деятельности организмов . . . . .	9
Основные законы поведения хромосом . . . . .	18
Мутационная изменчивость . . . . .	24
Эволюция кариотипов рыбообразных и рыб . . . . .	31
Хромосомный полиморфизм у рыб . . . . .	48
Половые хромосомы . . . . .	53
Нехромосомная наследственность у рыб . . . . .	59
<b>Глава 2. Генетика рыб, разводимых в прудах и обитающих в есте- ственных водоемах</b>	
Основные закономерности менделевского наследования . . . . .	61
Наследование качественных признаков у обыкновенного карпа ( <i>Cyprinus carpio L.</i> ) . . . . .	66
Наследование качественных признаков у других рыб, разводи- мых в прудах . . . . .	84
Генетика диких рыб . . . . .	89
<b>Глава 3. Генетика аквариумных рыб</b>	
Гуппи . . . . .	98
Пецилия . . . . .	105
Медака . . . . .	117
Петушки и макроподы — <i>Anabantidae</i> . . . . .	119
Прочие аквариумные рыбы . . . . .	121
<b>Глава 4. Наследование количественных признаков. «Фенодевианты» у рыб</b>	
Общие закономерности количественной изменчивости . . . . .	130
Методы определения наследуемости у рыб . . . . .	134
Задачи генетического исследования количественных признаков рыб . . . . .	147
Изменчивость и наследуемость веса и длины тела, времени полового созревания и плодовитости рыб . . . . .	148
Изменчивость и наследуемость жизнеспособности, устойчивости к заболеваниям и устойчивости к воздействию факторов внешней среды . . . . .	156
Изменчивость и наследуемость морфологических признаков рыб . . . . .	158
Изменчивость и наследуемость физиологических и биохими- ческих признаков . . . . .	169
Фенодевианты . . . . .	171
	517



<b>Глава 5. Биохимическая генетика рыб</b>	
Общие принципы иммуногенетики рыб . . . . .	176
Примеры изменчивости групп крови у промысловых рыб . . . . .	182
Белковый полиморфизм у рыб. Основные предпосылки . . . . .	187
Общий уровень полиморфизма у рыб . . . . .	192
Генетика неферментативных белков у рыб . . . . .	198
Генетика ферментов . . . . .	209
Оксидоредуктазы . . . . .	225
Трансферазы, гидролазы и другие ферменты . . . . .	238
Сцепление генов у рыб . . . . .	239
Общее заключение . . . . .	239
<b>Глава 6. Использование биохимической изменчивости в эмбриологических, популяционных и эволюционных исследованиях рыб</b>	
Особенности проявления генов в эмбриогенезе . . . . .	244
Функциональные различия между изозимами (изоформами) и между аллельными формами белков . . . . .	250
Клиальная изменчивость по белковым локусам . . . . .	256
Моногенный гетерозис по белковым локусам . . . . .	262
Естественный отбор по отдельным аллелям генов . . . . .	266
Биохимическая генетика и систематика . . . . .	270
Эволюция белков рыб . . . . .	281
Биохимическая генетика и популяционная структура вида у рыб . . . . .	291
Приспособительный характер биохимического полиморфизма . . . . .	303
<b>Глава 7. Гиногенез у рыб (Н. Б. Черфас)</b>	
Естественный гиногенез и гибридогенез . . . . .	309
Индукцированный гиногенез . . . . .	323
Практическое применение гиногенеза . . . . .	333
<b>Глава 8. Задачи и методы селекции рыб</b>	
Цели селекции . . . . .	336
Методы селекции: массовый отбор . . . . .	340
Методы селекции: индивидуальный отбор или отбор по родственникам . . . . .	347
Комбинированный отбор . . . . .	355
Инбридинг, скрещивания и система разведения . . . . .	356
Новые направления в селекции рыб . . . . .	367
Селекция рыб, обитающих в естественных водоемах . . . . .	373
Важнейшие породы рыб, созданные человеком . . . . .	375
<b>Заключение</b> . . . . .	387
<b>Литература</b> . . . . .	392
<b>Дополнительная литература</b> . . . . .	504
<b>Указатель русских названий рыб</b> . . . . .	509
<b>Указатель латинских названий рыб</b> . . . . .	511

## CONTENTS

Preface	
<b>Chapter 1. The Material Bases of Heredity in Fishes</b>	
The structure of chromosomes and their functions in heredity and in development of organisms . . . . .	9
The main patterns of chromosome behavior . . . . .	18
Mutations in fishes . . . . .	24
The evolution of karyotypes among cyclostomes and fishes . . . . .	31
Chromosomal polymorphism . . . . .	48
Sex chromosomes . . . . .	53
Nonchromosomal heredity . . . . .	59
<b>Chapter 2. The Genetics of Fish Grown in Ponds and Living in Natural Water Bodies</b>	
The main principles of Mendelian inheritance . . . . .	61
The inheritance of qualitative traits in the common carp ( <i>Cyprinus carpio</i> L.) . . . . .	66
The inheritance of qualitative traits in other pond fishes . . . . .	84
The genetics of the wild fish species . . . . .	89
<b>Chapter 3. The Genetics of Aquarium Fish Species</b>	
The guppy, <i>Poecilia</i> ( <i>Lebistes</i> ) <i>reticulata</i> . . . . .	98
The platy, <i>Xiphophorus</i> ( <i>Platyopocilus</i> ) <i>maculatus</i> . . . . .	105
The medaka, <i>Oryzias</i> ( <i>Aplocheilus</i> ) <i>latipes</i> . . . . .	117
The fighting and paradise fish ( <i>Anabantidae</i> ) . . . . .	119
Other aquarium fishes . . . . .	121
<b>Chapter 4. The Inheritance of Quantitative Traits in Fishes. Phenodeviants</b>	
General features of quantitative variation . . . . .	130
Methods of heritability determination in fishes . . . . .	134
Problems in genetic studies of the quantitative traits in fishes . . . . .	147
Variation and heritability of body weight and length, the age of sexual maturity and fertility among fishes . . . . .	148
Variation and heritability of the common viability and resistance of fishes to various diseases and to changes in environment . . . . .	156
Variation and heritability of morphological characters among fishes . . . . .	158
Variation and heritability of physiological and biochemical traits . . . . .	169
Phenodeviants . . . . .	171
<b>Chapter 5. The Biochemical Genetics of Fishes</b>	
The general principles of fish immunogenetics . . . . .	176
Examples of blood group variability in commercially important fish species . . . . .	182
Protein polymorphism among fishes: the background . . . . .	187
The general level of polymorphism among fishes . . . . .	192
The genetics of nonenzymatic proteins in fishes . . . . .	198
The genetics of enzymes: oxydoreductases . . . . .	209
The genetics of enzymes: transferases, hydrolases and other enzymes . . . . .	225
The gene linkage in fishes . . . . .	238
General conclusion . . . . .	239

<b>Chapter 6. The Use of Biochemical Variation in Embryological, Popu- lational and Evolutionary Studies of Fishes</b>	
The peculiarities of gene expression during embryogenesis	
Functional differences between isozymes and between allelic forms of proteins . . . . .	244
The clinal variation in protein loci . . . . .	250
Monogenic heterosis in protein loci . . . . .	256
Natural selection with respect to individual alleles . . . . .	262
Biochemical genetics and systematics . . . . .	266
The evolution of fish proteins . . . . .	270
Biochemical genetics and the population structure in fish species . . . . .	281
The adaptive nature of biochemical polymorphism . . . . .	291
<b>Chapter 7. Gynogenesis in Fishes (N. B. Cherfas)</b>	303
Natural gynogenesis and hybridogenesis . . . . .	309
Induced gynogenesis . . . . .	323
The practical application of gynogenesis . . . . .	333
<b>Chapter 8. Problems and Methods of Fish Selection</b>	
The purposes of selection . . . . .	336
Methods of selection: mass selection . . . . .	340
Methods of selection: the selection for relatives . . . . .	347
Combined selection . . . . .	355
Inbreeding, crosses and the breeding systems . . . . .	356
New trends in fish selection . . . . .	367
The selection of fishes living in natural waterbodies . . . . .	373
The most important fish breeds created by man . . . . .	375
<b>Conclusion</b> . . . . .	387
References . . . . .	392
Supplementary references . . . . .	504
Index of Russian Fish Names . . . . .	509
Index of Latin Fish Names . . . . .	511

**Валентин Сергеевич Кирпичников**

**ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ РЫБ**

*Утверждено к печати Институтом цитологии и генетики  
Сибирского отделения Академии наук СССР*

Редактор издательства *Л. С. Евстигнеева*

Художник *А. И. Слепушкин*

Технический редактор *Н. А. Кругликова*

Корректоры *Е. А. Гинстлинг, Мартьянова Г. Н., Олендская О. В., Салтанаева А. Х.*

*Семерикова Г. В.*  
ИБ № 32903

Сдано в набор 15.07.86. Подписано к печати 10.04.87. М-17133. Формат 60×90<sup>1/16</sup>  
Бумага офсетная. Гарнитура литературная. Фотонабор. Печать офсетная. Усл. печ. л.  
32.50. Усл. кр.-отт. 33.75. Уч.-изд. л. 43.62. Тираж 3000. Тип. зак. 632. Цена 4 р. 80 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение.  
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1.

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука».  
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12.



### ИСПРАВЛЕНИЯ

<i>Страница</i>	<i>Строка</i>	<i>Напечатано</i>	<i>Должно быть</i>
93	15 снизу	24 (0)	—
279	3 »	по индексам сходства	по индексам различия
279	2 »	<i>I</i>	<i>D</i>

Зак. 632