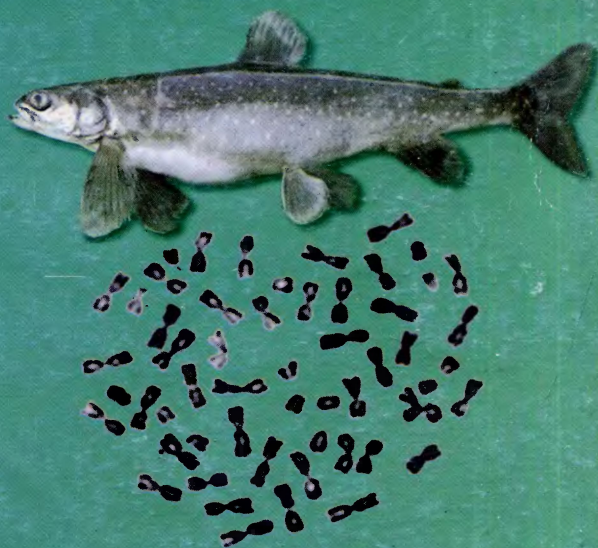


С.В. Фролов

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И
ЭВОЛЮЦИЯ КАРИОТИПОВ
ЛОСОСЕВЫХ РЫБ



Владивосток
Дальнаука

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
FAR EASTERN BRANCH
Institute of Marine Biology

S.V. Frolov

**KARYOTYPE VARIABILITY
AND EVOLUTION
IN SALMONIDAE**



Vladivostok
Dalnauka
2000

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт биологии моря

С.В. Фролов

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ И
ЭВОЛЮЦИЯ КАРИОТИПОВ
ЛОСОСЕВЫХ РЫБ**



Владивосток
Дальнаука
2000

Фролов С.В.

**Изменчивость и эволюция кариотипов лососевых рыб. Владивосток:
Дальнаука, 2000. 229 с.**

В монографии обобщены результаты исследования кариотипов большинства видов лососевых рыб, обитающих на территории Дальнего Востока России, в том числе ряда эндемичных. В результате их подробного анализа установлено, что кариотипы подавляющего большинства видов лососевых рыб в той или иной степени изменчивы, и эта изменчивость очень разнообразна, определены основные обеспечивающие её механизмы. Показано единство механизмов, обеспечивающих внутривидовую изменчивость кариотипов лососевых рыб и их эволюционные преобразования, сходство этих механизмов с таковыми у других животных. На основании сравнительного анализа кариотипов хариусовых Thymallinae, сиговых Coregoninae и собственно лососевых Salmoninae рыб и наиболее близких им диплоидных представителей отряда Salmoniformes разработана оригинальная гипотеза о структуре предкового кариотипа лососевых рыб, хорошо согласующаяся с существующими представлениями об их филогении.

Цитогенетикам, ихтиологам, студентам биологических факультетов высших учебных заведений.

Ил. 41, табл. 17, библи. 635, прил. 4.

Frolov S.V.

**Karyotype variability and evolution in Salmonidae. Vladivostok: Dalnauka, 2000.
229 p.**

The book summarizes the results of research on karyotypes of the majority of salmonid species inhabiting the Russia Far East, including some endemics. A detailed analysis of karyotypes suggests that they are variable in many species and that this variability is very diverse. The basic mechanisms of the karyotype variability were elucidated. Unity of mechanisms of intraspecific variability of karyotypes in salmonid fishes and mechanisms of their evolutionary transformations, similarity of these mechanisms to those in other animals is shown. An original hypothesis is proposed on the structure of the ancestral karyotype of salmonid fishes, which was reconstructed on the basis of comparative karyotype analysis of Thymallinae, Coregoninae, Salmoninae and diploid species of Salmoniformes. This hypothesis agrees well with existing opinions on the phylogeny of salmonid fishes.

Ил. 41, табл. 17, библи. 635, app. 4.

Утверждено к печати Ученым советом Института биологии моря ДВО РАН

Ответственный редактор академик РАН В.Л. Касьянов

Рецензенты: д.б.н. А.А. Максимович,

д.б.н. И.А. Черешнев

ISBN 5-7442-1298-1

© С.В. Фролов, 2000 г.

© Дальнаука, 2000 г.

Введение

Лососевые рыбы семейства Salmonidae (включающего подсемейства Salmoninae, Coregoninae и Thymallinae) - относительно молодая группа полиплоидных рыб, особенностью которых является незавершенность у них процесса диплоидизации генома. В отличие от других полиплоидных рыб, таких как осетровые Acipenseridae или карповые Cyprinidae, диплоидизация геномов которых проходила преимущественно на функциональном уровне и не сопровождалась значительными структурными перестройками кариотипов, у лососевых рыб она осуществляется через оба этих процесса. Одним из результатов этого является чрезвычайное разнообразие кариотипов лососевых рыб. Проявлением незавершенности процесса диплоидизации генома лососевых рыб является распространение у них изменчивости хромосомных наборов в виде хромосомного полиморфизма и мозаицизма. Все это определяет повышенный интерес к лососевым рыбам как модельному объекту для исследования механизмов изменчивости и эволюции кариотипов. Стимулируют широкое привлечение генетических методов к исследованию лососевых рыб и нерешенные проблемы систематики и филогении некоторых их таксонов, прежде всего сигов рода *Coregonus* и гольцов рода *Salvelinus*.

С другой стороны, многие виды лососевых рыб, распространенные очень широко, являются ценными объектами промысла, акклиматизации и искусственного воспроизводства. Среди наиболее важных задач, от решения которых зависит успех этих работ, - точная идентификация видов, являющихся объектами хозяйственной деятельности, выработка представлений о степени и характере внутривидовой дифференциации этих объектов. В настоящее время решение этих задач наиболее остро стоит в отношении сиговых рыб (прежде всего сигов рода *Coregonus*, Coregoninae) и гольцов (*Salvelinus*, Salmoninae), являющихся объектами традиционного местного промысла, взгляды на систематику которых противоречивы, а часто и диаметрально противоположны.

В связи с этим основная цель проведенного исследования заключалась в выявлении и исследовании механизмов, обуславливающих изменчивость кариотипов лососевых рыб, и выработке на этой основе представлений о направлениях, механизмах и темпах эволюции кариотипов этих рыб. Она определила несколько основных направлений в исследовании кариотипов лососевых рыб.

1. Сравнительный анализ кариотипов представителей всех трех подсемейств лососевых рыб - Salmoninae, Coregoninae и Thymallinae для выявления изменчивых либо стабильных по кариологическим характеристикам таксонов. Выяснение

степени распространенности кариологической изменчивости рыб этих таксонов. Установление механизмов изменчивости кариотипов лососевых рыб.

2. Установление степени дивергенции кариотипов в наиболее сложных в систематическом отношении группах лососевых - сиговых рыб *Coregoninae*, гольцовых рыб родов *Salvelinus* и *Salvethymus* и сопоставление степени кариологической и морфологической дифференциации этих рыб. Выяснение механизмов внутривидовой изменчивости и эволюции их кариотипов.

3. Разработка гипотезы о возможном предковом кариотипе лососевых рыб. Определение направлений, механизмов и темпов эволюции кариотипов в каждом из подсемейств лососевых рыб.

В ходе выполнения данного исследования было установлено, что кариотипы подавляющего большинства видов лососевых рыб в той или иной степени изменчивы. Их изменчивость проявляется на двух уровнях - кариотипа в целом и отдельных хромосом. Изменения числа хромосом обусловлены перестройками хромосом типа робертсоновских и тандемных транслокаций, присутствием в кариотипе добавочных хромосом, наличием гетероморфных половых хромосом. Изменения структуры и размеров отдельных хромосом часто обусловлены характером проявления ядрышкообразующих и гетерохроматиновых районов хромосом.

У двух видов сигов был выявлен редкий для лососевых рыб тип хромосом - добавочные хромосомы, описана обусловленная варьированием их числа изменчивость кариотипов и предложена гипотеза механизма возникновения В-хромосом. У двух видов были выявлены и описаны гетероморфные половые хромосомы. Показано разнообразие систем половых хромосом у лососевых рыб и обосновано предположение об их дифференциации в филогенезе лососевых рыб в два этапа - генетической и морфологической дифференциации.

На основании анализа кариотипов лососевых рыб трех подсемейств *Thymallinae*, *Coregoninae* и *Salmoninae*, и наиболее близких им диплоидных представителей отряда *Salmoniformes* разработана оригинальная гипотеза о структуре предкового кариотипа лососевых рыб, хорошо согласующаяся с существующими представлениями об их филогении.

Показано единство механизмов, обеспечивающих внутривидовую изменчивость кариотипов лососевых рыб и их эволюционные преобразования, сходство этих механизмов с таковыми у других животных. Единство этих механизмов в разных таксонах лососевых рыб проявляется в виде параллельного возникновения в них близких по числу и морфологии хромосом кариотипов. Были разработаны оригинальные схемы дивергенции кариотипов сиговых и гольцовых рыб, основанных, помимо чисел хромосом и хромосомных плеч, на морфологических особенностях маркерных хромосом и характере проявления ядрышкообразующих районов хромосом.

Кроме того, в работе показана возможность успешного установления статуса исследуемых форм в таксономически сложных группах лососевых рыб при использовании кариологического метода. На примере сиговых *Coregoninae* и гольцов рода *Salvelinus* (*Salmoninae*) показана неравномерность темпов эволюции морфологических структур и кариотипов. Скорости их изменчивости своеобразны у каждого вида, что проявляется в противоречивости имеющихся представлений о систематике этих рыб, основанных на анализе разных признаков. Выявленные в кариотипах этих рыб маркеры (В-хромосомы, ядрышкообразующие районы хромосом, отдельные маркерные хромосомы) позволяют уверенно идентифицировать не только разные виды, но и отдельные популяции широко распространенных видов.

Считаю своим приятным долгом выразить искреннюю благодарность моим первым наставникам Н.Н. Воронцову, Е.А. Ляпуновой и Р.М. Викторовскому, сотрудникам Института биологических проблем Севера ДВО РАН П.К. Гудкову, М.Б. Скопцу, И.А. Черешневу, А.В. Шестакову, без помощи которых был бы невозможен сбор материала на Чукотке, всем сотрудникам лаборатории популяционной биологии рыб Института биологии моря ДВО РАН и И.З. Парпуре (ТИНРО-центр), помогавшим в сборе материала на Камчатке, Сахалине и в Приморье.

Исследование выполнено частично при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 94-04-11129, № 96-04-63010к и № 98-04-48919) и Международного научного фонда (гранты № NOF000 и № NOF300).

Глава 1

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ КАРИОТИПОВ ПРИМЕНИТЕЛЬНО К ЛОСОСЕВЫМ РЫБАМ

Методы исследования кариотипов рыб чрезвычайно разнообразны и основаны на использовании как эмбрионов, так и различных тканей молодёжи либо взрослых рыб (жаберного эпителия, переднего отдела почки, семенников, эпителия чешуи и др.), и разных способов приготовления из них препаратов (раздавливание ткани между стеклами, мазки ткани, суспензия клеток ткани, культура клеток). Не менее разнообразны в настоящее время и методы окрашивания хромосом рыб - от рутинного тотального до различных способов дифференциального окрашивания для выявления тех или иных структур хромосом (см. First International..., 1992).

Стимулирование митотической активности

Несмотря на значительный методический прогресс и разработку целого ряда методов культивирования тканей рыб с целью кариологического анализа (Heckman, Brubaker, 1970; Park, Park, 1979; Blaxhall, 1983; Hartley, Horne, 1983; Amemiya et al., 1984; Fenocchio et al., 1991; и др.), основными, тем не менее, остаются так называемые прямые методы приготовления хромосомных препаратов из тканей колхицинированных рыб. Однако митотическая активность в используемых для анализа тканях рыб часто низка и зависит от сезона года, стадии развития исследуемых особей и других факторов. Поэтому в последнее время большое внимание уделяется разработке методов, позволяющих стимулировать деление клеток. Наиболее широко в качестве такого стимулятора используют фитогемагглютинин, инъецируемый рыбам за некоторое время до их колхицинирования (Yamamoto, Ojima, 1973; Lin, 1982; Gold et al., 1990; Baruffaldi et al., 1992). Гораздо реже применяются для этих целей лошадиная сыворотка (Ojima, Kurishita, 1980), дрожжи (Oliveira et al., 1988b), фенилгидразин (Cucchi, Baruffaldi, 1988, 1989), хлорид кобальта (Cucchi, Baruffaldi, 1990) и конкавалин А (Banerjee, 1987).

Очевидно, данные методы очень удобны при работе с некоторыми группами рыб, поскольку увеличение числа пригодных для анализа кле-

ток дает возможность кариотипировать большинство видов рыб круглый год и широко использовать методы дифференциального окрашивания для исследования структуры хромосом. Однако мой опыт работы с лососевыми рыбами показал, что в большинстве случаев необходимости прибегать к подобным методам не возникает. Лишь у отдельных из свежепойманных рыб исследуемые ткани имели низкую митотическую активность и были мало пригодны для приготовления хромосомных препаратов.

Используемые ткани

Длительное время анализ кариотипов рыб осуществляли на препаратах, приготовленных из развивающихся эмбрионов (Прокофьева, 1935; Svårdson, 1945; Simon, 1963; Черненко, 1968; Booke, 1968; и др.). Однако этот метод зачастую не обеспечивал точных сведений о морфологии хромосом и, соответственно, числе плеч хромосом. В настоящее время разработаны и широко применяются методы приготовления препаратов из колхицинированных эмбрионов. При этом обработке колхицином подвергаются развивающаяся икра (Gervai et al., 1980; Baksi, Means, 1988) либо извлеченные из нее эмбрионы (Rees, 1967; Thorgaard et al., 1981; Phillips, Zajicek, 1982; Arai, 1984; Baksi, Means, 1988). Для исследования кариотипов лососевых рыб, икра которых очень крупная и обладает плотной и плохо проницаемой оболочкой, используется вторая модификация метода.

Используемые для кариологического анализа ткани молоди и взрослых рыб очень разнообразны (Иванов, 1972). Среди них - жаберный эпителий (McPhail, Jones, 1966), эпителий чешуи (Denton, Howell, 1969; Fontana et al., 1970; Ramirez, 1980), передний отдел почки и семенники (Дорофеева, Викторовский, 1974). Использование каждой ткани имеет свои достоинства и недостатки.

Препараты, приготовленные из клеток жаберного эпителия, вполне пригодны для исследования морфологии хромосом, но эта ткань очень чувствительна к перегреву, приводящему к фрагментации метафазных пластинок. Митотическая активность достаточно высока для проведения полноценного анализа кариотипа лишь у немногих особей. Жаберный эпителий пригоден для приготовления препаратов путем его соскабливания с жаберной дужки и последующего раздавливания кусочков ткани между стеклами либо путем изготовления отпечатков (мазков) жаберной дужки на стекле. Приготовление из жаберного эпителия суспензии клеток механическим путем сопряжено с дополнительными трудностями, а диссоциация клеток с использованием химических реагентов (в

частности, с помощью 50% уксусной кислоты - Kligerman, Bloom, 1977) затрудняет или делает неудовлетворительным последующее дифференциальное окрашивание хромосом.

Теми же недостатками обладают препараты, приготовленные из эпителия чешуи. Дополнительным ограничением являются трудности получения препаратов от рыб с мелкой чешуей, какими являются, например, гольцы рода *Salvelinus*.

Большое число метафазных пластинок можно получить из делящихся сперматогоний, однако хромосомы в них зачастую сильно спирализованы, их морфология трудно различима. Исследование кариотипа из семенников возможно лишь при поимке рыбы на II-III стадиях зрелости, что удаётся далеко не всегда. Только у части лососевых рыб есть возможность исследования кариотипа в преднерестовый период.

Наиболее легко и всегда доступно получение препаратов из переднего отдела почки, который у рыб является кроветворным органом. В подавляющем большинстве случаев эта ткань даёт у лососевых рыб достаточное для кариологического анализа количество делящихся клеток. Подбором времени колхицинирования можно всегда добиться удовлетворяющих исследователя числа метафазных пластинок и степени спирализации хромосом, что очень важно при использовании в дальнейшем методов их дифференциального окрашивания. Морфология хромосом при этом такова, что позволяет надёжно выявлять все морфологические типы хромосом.

Способы приготовления препаратов

Длительное время единственным способом приготовления хромосомных препаратов рыб было раздавливание кусочков эмбрионов либо гипотонизированной ткани между двумя стеклами (McPhail, Jones, 1966; Дорофеева, Викторovsky, 1974). Большинство имеющихся данных о кариотипах рыб получено с использованием различных модификаций именно этого способа. Он, однако, не удобен, так как предусматривает большое количество процедур. Приготовленные таким способом препараты часто загрязнены цитоплазмой и фрагментами клеток. Дифференциальное окрашивание хромосом на таких препаратах (как правило, постоянных и заливаемых бальзамом) невозможно.

В настоящее время распространены различные способы приготовления хромосомных препаратов рыб из суспензии клеток. Первые из них предусматривали дезагрегацию предварительно обработанных гипотоническим раствором и фиксированных кусочков ткани механическим путем

с помощью гомогенизатора (Gold, 1974) или прямо на стекле с помощью скальпеля (Yamazaki et al., 1981), либо совмещение механической и химической дезагрегации 50% уксусной кислотой (Kligerman, Bloom, 1977) или трипсином (Hollenbeck, Chrisman, 1981).

В основе современных методов - гипотонирование и фиксация уже суспензии клеток, приготовленной путем пипетирования измельченной ткани либо протирания ее через металлическую сетку (First International... 1992). В этом случае обеспечивается равномерная обработка гипотоническим и фиксирующим растворами клеток в суспензии, а центрифугирование гипотонированных клеток перед их фиксацией обеспечивает очищение материала от мелких фрагментов разрушенных клеток. Приготовление препаратов предельно упрощено и осуществляется раскапыванием суспензии клеток на предметное стекло; на этом этапе возможно исправление некоторых недостатков предварительной обработки суспензии клеток. Приготовленные из суспензии клеток препараты отличается зачастую очень высокое качество, они наиболее удобны для последующего дифференциального окрашивания хромосом.

Использованный метод исследования кариотипов лососевых рыб

В ходе исследования кариотипов лососевых рыб мной были апробированы многие из рассмотренных методов приготовления хромосомных препаратов. Однако большинство из них достаточно трудоемки, требуют использования большого числа разнообразных реактивов на этапе предварительной обработки, больших затрат времени и часто не пригодны для применения вне лабораторных условий.

Исходя из особенностей объекта исследования - лососевых рыб (обитание часто в труднодоступных местах, возможность отлова большинства из них лишь в определенный и короткий период года во время анадромной миграции, невозможность доставки живых рыб лабораторию и их содержания и связанной с этим необходимостью первичного анализа материала в полевых условиях) - был разработан оригинальный, достаточно быстрый и простой метод приготовления хромосомных препаратов из суспензии клеток предпочки, пригодный для применения вне лабораторных условий.

Приготовление препаратов

По возможности сразу после поимки рыбам делали внутримышечную инъекцию 0,5% раствора колхицина (1 мл на 1 кг массы тела) и вы-

держивали после этого в садке в течение 4-6 часов. Затем рыбу забивали и из небольших кусочков предпочки с помощью шприца готовили суспензию клеток в 0,5% растворе хлористого калия. После оседания крупных кусков ткани суспензию переносили в центрифужные пробирки и выдерживали при температуре 18-20°C в течение 20-30 мин для гипотонической обработки клеток. Клетки осаждали центрифугированием в течение 5 мин при 1000 об/мин с помощью ручной центрифуги. Надосадочную жидкость сливали, а осадок фиксировали, не разбивая, свежей охлажденной смесью этанола и ледяной уксусной кислоты (3:1) в течение 60 мин, сменяя фиксатор через каждые 20 мин. В последней порции фиксатора осадок разбивали и полученную суспензию наносили по каплям на охлажденные смоченные дистиллированной водой предметные стекла. Препараты высушивали на подогретой до 60°C поверхности или над спиртовкой. Пробные препараты окрашивали раствором азура-эозина по Романовскому или красителя Гимза и анализировали их качество под микроскопом типа «Биолам», после чего готовили серии препаратов для их подробного анализа в лаборатории.

Окрашивание хромосом

1. Для первичного анализа кариотипа хромосомы окрашивали 4% раствором азура-эозина по Романовскому (красителя Гимза) в фосфатном буфере (pH 6,8). На окрашенных таким образом препаратах устанавливали число и морфологию хромосом, характер изменчивости кариотипа, выявляли отдельные маркерные хромосомы.

2. Для выявления ядрышкообразующих районов хромосомы окрашивали по методу Ag-NOR-окрашивания (Howell, Black, 1980). На препарат капали смесь 50% раствора азотнокислого серебра и 2% раствора желатина с муравьиной кислотой (pH 3-3,5), после чего накрывали его покровным стеклом и помещали во влажную камеру (чашку Петри) при температуре 60°C на 2-15 мин. Время обработки подбирали в зависимости от качества препаратов, давности их приготовления и степени свежести рабочих растворов. При необходимости хромосомы докрасивали 4% раствором азура-эозина по Романовскому (красителя Гимза) в фосфатном буфере (pH 6,8) в течение 1-3 мин.

3. Для выявления гетерохроматиновых районов хромосомы окрашивали, применяя один из методов C-окрашивания. При первом из них (Sumner, 1972) хромосомные препараты последовательно обрабатывали 0,2 н раствором соляной кислоты при комнатной температуре в течение 30-60 мин, 5% раствором гидроокиси бария при 50°C в течение 5-30 мин,

раствором 2хSSC (pH 7,0) при 60°C в течение 60 мин, после чего хромосомы окрашивали 4% раствором азура-эозина по Романовскому (красителя Гимза) в фосфатном буфере (pH 6,8) в течение 60-90 мин.

Второй метод С-окрашивания хромосом (McKenzie, Lubs, 1973) заключается в обработке хромосомных препаратов 0,2 н раствором соляной кислоты при комнатной температуре в течение 15 мин, споласкивании их в дистиллированной воде при 8-10°C и 20°C по 5 мин, инкубации препаратов в растворе 2хSSC (pH 7,0) при 62-65°C в течение 30-60 мин, споласкивании их в двух сменах 70% и 95% этанола по 5 мин и окрашивании хромосом 4% раствором азура-эозина по Романовскому (красителя Гимза) в фосфатном буфере (pH 7,0) в течение 4-7 мин.

Анализ препаратов и кариограмм

Окрашенные препараты просматривали, используя микроскоп «Amplival». В метафазных пластинках с хорошим разбросом хромосом подсчитывали число хромосом и число хромосомных плеч, выявляли маркерные хромосомы либо анализировали выявляемые при дифференциальном окрашивании структуры (ядрышкообразующие и гетерохроматиновые районы хромосом). Часть метафаз фотографировали, используя фотопленку «Микрат-200», «Микрат-300» или «Микрат-изопан», с помощью автоматической микрофотонасадки «МФНЭ-1». Из полученных фотографий хромосомы вырезали и готовили кариограммы. Объем проанализированного таким образом материала представлен в приложении 1.

В некоторых случаях для сравнительного анализа большого числа видов их кариотипы представляли схематически в виде идиограмм, размеры хромосом в которых стандартизовали относительно одной-двух пар маркерных для данных групп видов хромосом. Таким же образом анализировали кариотипы близких видов, представленные в работах других авторов.

Объекты исследования

Цель и конкретные задачи данного исследования определили состав включенных в него видов и объем проанализированного по каждому из них материала (прил. 1). Его объектами стали большинство видов лососевых рыб Дальнего Востока России, преимущественно северо-восточной его части, характеризующейся наибольшим видовым разнообразием лососевых. Наиболее важным представлялся охват кариологическими исследованиями представителей всех трех подсемейств лососевых рыб - хариусовых Thymallinae, сиговых Coregoninae и собственно лососевых Salmoninae, а в них большинства родов и максимально доступного

числа видов. Отмечу, что единого мнения о таксономическом ранге лососевых, сиговых и хариусовых рыб нет. В данной работе вслед за рядом отечественных и зарубежных ихтиологов (Norden, 1961; Behnke, 1972; Световидов и др., 1975; Дорофеева, 1985; и др.) они рассматриваются в ранге подсемейств.

В соответствии с целью и задачами исследования наиболее подробно изучены кариотипы тех видов, особенностью которых является их широкий ареал (северная мальма *Salvelinus malma malma* и кунджа *S. leucomaenis*), у которых была описана или выявлена в ходе исследования разнообразная изменчивость кариотипов (эндемичные гольцы оз. Эльгыгитгын, микижа *Parasalmo mykiss*, нерка *Oncorhynchus nerka*, кижуч *O. kisutch*, сима *O. masou*, сибирская ряпушка *Coregonus sardinella* и чир *C. nasus*), либо неясный таксономический статус (сиг-горбун *Coregonus lavaretus pidschian* и сиг-востряк *C. anaulorum* р. Анадырь, североохотоморские гольцы рода *Salvelinus* р. Яма и чукотские гольцы оз. Аччен).

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАРИОТИПОВ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ

Имеющиеся в настоящее время данные свидетельствуют, что изменчивость кариотипов лососевых рыб семейства Salmonidae (включая хариусовых Thymallinae, сиговых Coregoninae и собственно лососевых рыб Salmoninae) очень разнообразна и проявляется в виде варьирования числа хромосом или числа хромосомных плеч либо изменения морфологии отдельных хромосом и проявления хромосомных структур. Однако не все имеющиеся сведения об изменчивости кариотипов лососевых рыб бесспорны.

Так, широкая изменчивость числа хромосом и числа хромосомных плеч многократно описана в кариотипах хариусов. Для различных популяций европейского хариуса *Thymallus thymallus* приводятся числа хромосом от 96 до 116 с изменением числа хромосомных плеч от 148 до 168 (Nygren et al., 1971b; Северин, 1979, 1985б, в). Столь же значительная изменчивость кариотипов отмечена у сибирского *Th. arcticus* и монгольского *Th. brevirostris* хариусов (Северин, Зиновьев, 1982; Северин, 1985а, б; 1988). У всех видов хариусов отмечена «внутрипопуляционная изменчивость, обусловленная равновероятными процессами робертсоновских транслокаций и элиминаций хромосом» (Северин, 1985б: с. 82). Некоторые исследователи выделяют в кариотипах разных видов и подвидов хариусов стабильную группу из пяти пар субтелоцентрических хромосом (Северин, Зиновьев, 1982; Северин, 1985а, б; 1988).

С другой стороны, исследование кариотипа сибирского хариуса разных популяций (Макоедов, 1982, 1987; Макоедов и др., 1983) свидетельствует, что кариотип его скорее стабилен, а наблюдаемая в нем изменчивость числа хромосом в значительной степени обусловлена одновременным разделением хроматид одноплечих и двуплечих хромосом в конце метафазы (Макоедов, 1987). При этом метацентрическая хромосома с разошедшимися хроматидами может приниматься за две акроцентрические хромосомы.

Показатель же числа хромосомных плеч у хариусов является в значительной степени условным в силу особенностей структуры их кариотипов. Одной из них является наличие группы хромосом, которые невоз-

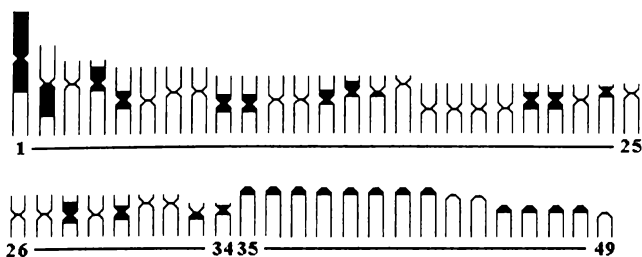


Рис. 2.1. Идиограмма кариотипа хариуса *Th. arcticus merten-si* p. Анадырь (С-окрашивание)

можно однозначно отнести к субметацентрическим или субтелоцентрическим (рис. 2.1). В то же время первые принято считать двуплечими, а вторые - одноплечими и учитывать эти различия при

подсчете числа хромосомных плеч. Число выделяемых в таком кариотипе одноплечих и двуплечих хромосом сильно зависит от стадии метафазы, на которой он исследуется, и степени спирализации хромосом (Макоедов, 1987).

Трактовка морфологии хромосом как субметацентрических или субтелоцентрических определяется в этой ситуации прежде всего взглядами автора на их классификацию (Макоедов и др., 1983; Викторовский, 1986; Макоедов, 1987). Выделение же в таком кариотипе группы маркерных субтелоцентрических хромосом, стабильной у разных видов и подвидов (Северин, Зиновьев, 1982; Северин, 1985а, б, 1988), представляется неоправданным до проведения гомологизации этих хромосом методами дифференциального окрашивания. Сомнительными представляются и некоторые механизмы, предлагаемые для объяснения широкой изменчивости числа хромосом и хромосомных плеч у хариусов, а именно механизмы нерасхождения и элиминации хромосом (Северин, Зиновьев, 1982; Северин, 1985б) (подробнее см. разд. 2.2).

Что касается данных о кариотипах сиговых Coregoninae и собственно лососевых Salmoninae рыб, то они гораздо более многочисленны, получены на обширном материале с применением современных методов окрашивания хромосом и представляются в своем большинстве более достоверными. Многочисленны в настоящее время и сведения об изменчивости кариотипов сиговых и лососевых рыб. Она проявляется в виде изменчивости

- числа хромосом на основе Робертсоновских перестроек,
- числа хромосомных плеч,
- числа добавочных хромосом,
- обусловленной наличием гетероморфных половых хромосом,
- структуры отдельных хромосом, обусловленной варьированием

числа и локализации ядрышкообразующих и гетерохроматиновых районов хромосом.

2.1. Изменчивость числа хромосом на основе робертсоновских перестроек

Среди разнообразных механизмов изменения числа и морфологии хромосом робертсоновские перестройки (наряду с перicen-трическими инверсиями и тандемными транслокациями) занимают ведущее место. Простота выявления робертсоновских перестроек (они изменяют в кариотипе число хромосом и соотношение двуплечих и одноплечих хромосом, оставляя без изменения число хромосомных плеч) способствовала накоплению огромного массива данных, касающихся механизма их осуществления, цитогенетических и фенотипических последствий для носителей измененного кариотипа, преимущественного направления и эволюционного значения этих перестроек, их распространения в различных таксонах животных.

Механизмы осуществления робертсоновских перестроек

Робертсоновские транслокации относятся к числу наиболее легко осуществимых перестроек хромосом и заключаются в объединении двух акро(субтело-)центрических хромосом в районе центромеры с образованием мета- или субметацентрической хромосомы. Конкретный механизм такого объединения зависит от морфологии участвующих в нем хромосом и местоположения точек разрыва (рис. 2.2). Потери материала участвующих в робертсоновских транслокациях хромосом касаются преимущественно гетерохроматиновых прицентромерных и теломерных районов коротких плеч акро(субтело-)центрических хромосом и незначительны даже в случае множественных транслокаций (Comings, Avelino, 1972; Redi et al., 1986; Garagna et al., 1995).

Образующиеся в результате транслокаций мелкие преимущественно гетерохроматиновые центрические фрагменты хромосом обычно утрачиваются в процессе последующих делений клеток, но иногда сохраняются и часто рассматриваются как материал для возникновения добавочных хромосом (разд. 2.5). В ряде случаев транслокации осуществляются без утраты коротких плеч акро(субтело-)центрических хромосом (Meune et al., 1990; Slijepcevic, 1998) и могут рассматриваться как вариант тандемных транслокаций.

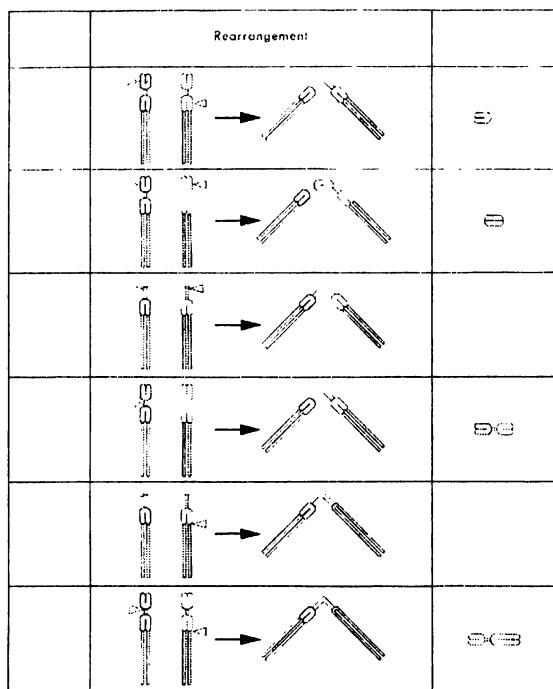


Рис. 2.2. Возможные схемы робертсоновских транслокаций (John, Freeman, 1975)

По-видимому, участие разных акроцентрических хромосом кариотипа в робертсоновских транслокациях носит в значительной степени случайный характер. По крайней мере, возможность почти всех акроцентрических хромосом легко вступать в такие перестройки показана у мыши *Mus domesticus* (Gropp, 1982). В то же время у человека *Homo sapiens* каждая пара акроцентрических хромосом характеризуется индивидуальной способностью к ассоциации (Therman et al., 1989).

Взгляды на преимущественную направленность робертсоновских перестроек (транслокации акроцентрических хромосом

либо разделения метацентрических) диаметрально противоположны. Наиболее распространена точка зрения, основанная на дислокационной гипотезе М.С. Навашина, согласно которой «число хромосом обуславливается числом функциональных кинетических тел, причем последние не способны образовываться *de novo*» (Navashin, 1932, цит. по: Навашин, 1985: с. 192; Навашин, Чуксанова, 1970). То есть для успешного разделения метацентрической хромосомы и образования из нее двух акроцентрических в кариотипе должна присутствовать дополнительная донорская центромера, необходимая для восстановления структурной и функциональной целостности одной из образующихся акроцентрических хромосом.

Теоретически в качестве возможных доноров дополнительной центромеры могут выступать добавочные (В-) хромосомы либо хромосомы, возникающие в кариотипе в результате нерасхождения при делении клетки (трисомии). Однако В-хромосомы сами рассматриваются как продукт центромерных транслокаций хромосом, а трисомия по ауто索мам в боль-

шинстве случаев приводит к заметным нарушениям развития особи. Как следствие этих ограничений робертсоновские транслокации акроцентрических хромосом должны осуществляться более легко, чем разделения метацентрических хромосом, и преобладать в эволюции кариотипов (White, 1973). Примеры такой направленности робертсоновских перестроек в различных таксонах животных действительно многочисленны и в большинстве случаев подкреплены данными по истории формирования таксонов.

Однако электронно-микроскопические данные о двойной структуре центромерных районов в хроматидах метацентрических хромосом и существовании истинных телоцентрических хромосом с одиночными центромерными структурами в хроматидах (Comings, Okada, 1970; Stubblefield, Wray, 1971; Rattner, Lin, 1985) не отрицают возможности и обратного процесса, т.е. разделения метацентрической хромосомы с образованием двух истинных телоцентрических хромосом без вторых коротких плеч.

В пользу такой возможности свидетельствуют и описанные случаи спонтанного разделения двуплечих хромосом, приводящие к полиморфизму или мозаицизму по числу хромосом у растений и животных (Jones, 1978; Yosida, 1979; Yosida, Wada, 1984; Muthu, 1987; Schubert, Rieger, 1990). Подобная изменчивость описана и у некоторых видов рыб, в том числе одного вида лососевых - горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Горшков, Горшкова, 1981б; Горшкова, Горшков, 1983; Phillips, Kapuscinski, 1987, 1988; Фролов, 1988). При этом лишь в отдельных случаях показано участие в подобной перестройке микрохромосом, являющихся донорами для образования второго короткого плеча образующихся акроцентрических хромосом (Muthu, 1987).

Эти данные привели во многих случаях к пересмотру сложившихся представлений о направлении эволюции кариотипов в разных группах животных и даже предположению о ведущей роли именно разделений метацентрических хромосом в эволюции кариотипов млекопитающих (Imai, Crozier, 1980). Так, две противоположные точки зрения существуют на направление эволюционных изменений кариотипов собачьих Canivora. Сторонники одной из них рассматривают большое число метацентрических хромосом в их кариотипах как примитивный признак, а многохромосомные и состоящие преимущественно из акроцентрических хромосом кариотипы - эволюционно более продвинутыми (Todd, 1970; Wayne et al., 1987a, b; Nash, O'Brien, 1987). Согласно другой точке зрения основной тенденцией в преобразовании кариотипов собачьих были центромерные

слияния акроцентрических хромосом и образование дополнительных гетерохроматиновых плеч (Графодатский, Раджабли, 1981а, б; Ward, 1984; Ward et al., 1987).

Представляется, что серьезными аргументами в пользу второго предположения являются существенное уменьшение количества гетерохроматина у одного из малохромосомных видов - лисицы *Vulpes fulvus*, $2n = 34$ (Графодатский, Раджабли, 1981б), и, что еще более существенно, наличие в кариотипах малохромосомных видов - лисиц *Vulpes vulpes* и *V. fulvus* ($2n = 34$) и енотовидных собак *Nycterentes procyonoides* ($2n = 38$, $2n = 54$) - добавочных хромосом (Buckton, Cunningham, 1971; Беляев и др., 1974; Yosida et al., 1983; Ward et al., 1987; Wada et al., 1991). Напомню, что и потеря прицентромерного гетерохроматина, и образование добавочных хромосом рассматриваются как побочный результат именно робертсоновских транслокаций акроцентрических хромосом.

Цитогенетические последствия робертсоновских перестроек

По-видимому, определяющим в столь широком распространении робертсоновских перестроек среди животных является их обычно незначительное влияние на протекание процесса мейоза у гетерозиготных особей. Отмечается, что характер протекания мейоза не зависит от числа участвующих в перестройках хромосом и частоты их осуществления (Mirol, Bidau, 1991). Во всех случаях наблюдается полная или почти полная гомологичная конъюгация метацентрической хромосомы с двумя акроцентрическими у гетерозигот и полная конъюгация двух метацентрических хромосом у гомозигот по робертсоновской перестройке (Демин и др., 1983; Grao et al., 1989; Bouvet, Cribiu, 1990; Switonski, Gustavsson, 1991; Nachman, 1992).

При гетерозиготности по нескольким робертсоновским перестройкам в мейозе образуются кольцевые или линейные мультиваленты, формируемые хромосомами нескольких пар (Коломиец, Ляпунова, 1987; Mercer et al., 1992; Nachman, 1992; Wallace et al., 1992). Число образующихся при этом хиазм в гетерозиготных тривалентах и гомозиготных по транслокации бивалентах может несколько уменьшаться (John, Freeman, 1975; Colombo, 1987; Jagiello et al., 1991), увеличиваться (Nachman, 1992) или не изменяться по сравнению с нормой (Colombo, 1987). В некоторых случаях отмечено изменение мест локализации хиазм и уменьшение числа проксимальных хиазм (John, Freeman, 1975; Bidau, 1993).

Смертность половых клеток в результате нарушений расхождения

хромосом, составляющих мультиваленты, часто повышена (Mercer et al., 1992; Wallace et al., 1992), однако данные о плодовитости особей, гетерозиготных по робертсоновским транслокациям, противоречивы. Большинство исследователей отмечают сохранение ими нормальной плодовитости. Ее снижения не происходит у самцов, гетерозиготных даже по нескольким перестройкам (Mirol, Bidau, 1991; Mercer et al., 1992).

Эволюционные последствия робертсоновских транслокаций

Наряду с тандемными и реципрокными транслокациями робертсоновские слияния рассматриваются в качестве перестроек, участие которых в процессе видообразования не вызывает сомнений и подкреплено массой примеров (White, 1973; Walsh, 1982; King, 1987a). Из разработанных моделей видообразования путем робертсоновских транслокаций (White, 1968, 1973; Capanna, 1982; Baker, Bickham, 1986) наиболее обоснованной представляется модель видообразования путем монобрахиальных слияний.

В ее основе лежит независимое осуществление разных робертсоновских транслокаций (с вовлечением в них разных акроцентрических хромосом) у особей нескольких внешне изолированных популяций (Baker, Bickham, 1986). При этом вследствие нормального прохождения мейоза у гетерозиготных по транслокациям особей и незначительного влияния этих перестроек на их приспособленность и плодовитость происходит закрепление и распространение каждой из этих транслокаций в своей популяции. При вторичном контакте кариологически дивергировавших популяций с родительской гетерозиготные гибриды плодовиты, но при контакте дивергировавших популяций друг с другом - стерильны вследствие нарушений конъюгации транслоцированных метацентрических хромосом (гомологичных лишь одним плечом) в мейозе. При этом достигается репродуктивная изоляция между двумя и более дочерними популяциями.

Исследованные примеры закрепления робертсоновских транслокаций в частично изолированных популяциях видов, характеризующихся широкой изменчивостью кариотипов - домовый мышь *Mus domesticus*, слепушонок надвида *Ellobius talpinus* и слепышей *Spalax leucodon* (Redi et al., 1979; Якименко, Ляпунова, 1987; Nachman et al., 1994; Nevo et al. 1994). хорошо согласуются с этой моделью. При этом показано, что как слияния разных робертсоновских транслокаций в нескольких популяциях (Redi et al., 1979), так и накопление таких перестроек в популяциях (Якименко.

Ляпунова, 1987) сильно затрудняют гибридизацию особей этих популяций и являются для них эффективным изолирующим барьером.

Распространенность робертсоновских транслокаций

В силу легкости осуществления и сохранения в потомстве робертсоновские перестройки (преимущественно транслокации) широко распространены во всех классах животных и часто рассматриваются как один из основных механизмов эволюции их кариотипов, будь то насекомые (Bidau, 1993), рыбы (Васильев, 1985), земноводные (Morescalchi, 1975, 1977b), пресмыкающиеся (King, 1987b, c), птицы (Ryttman, Tegelstrom, 1981; Tegelstrom, Ryttman, 1981; Ansari et al., 1986) или млекопитающие (Matthey, 1973; Imai, Crozier, 1980; Орлов, Булатова, 1983; и др.). Тем более удивительно чрезвычайно редкое участие робертсоновских перестроек в изменчивости и эволюции кариотипов растений (Jones, 1978).

У некоторых видов грызунов размах изменчивости числа хромосом, вызванной робертсоновскими перестройками, настолько велик, что послужил введению специального термина «робертсоновский веер» («robertsonian fan» - Matthey, 1970). В настоящее время такая изменчивость обнаружена у африканских (Matthey, 1970; Jotterand, 1970) и европейских (Gropp, Winking, 1974; Capanna, 1980) мышей рода *Mus*, памирских слепушонок надвида *Ellobius talpinus* (Ляпунова et al., 1980) и субальпийских полевков рода *Pitymus* (Ляпунова и др., 1988).

Распространенность робертсоновских перестроек у лососевых рыб

Робертсоновские перестройки являются, по-видимому, наиболее распространенным типом изменчивости кариотипов лососевых рыб. Внимание к ним было привлечено работой С. Оно с соавторами (Ohno et al., 1965), обнаружившим широкую изменчивость числа хромосом в различных тканях радужной форели *Salmo* (= *Parasalmo*) *gairdneri*. При этом при изменчивости числа хромосом в пределах от 58 до 65 число хромосомных плеч оставалось постоянным.

Дальнейшие исследования не только подтвердили существование этого феномена у радужной форели других популяций (Кайданова, 1974; Thorgaard, 1976), но и показали наличие подобной, но меньшего размаха, изменчивости кариотипов у многих других видов лососевых и сиговых рыб, преимущественно родов *Salvelinus* и *Coregonus* (прил. 2, 3). При этом на общем фоне

многочисленных данных об изменчивости числа хромосом у лососевых рыб выделяются отдельные широко исследованные виды (некоторые виды рода *Salvelinus*) или группы видов (большинство тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*, хариусы подсемейства *Thymallinae*), числа хромосом в кариотипах которых практически неизменны или данные об изменчивости кариотипов которых вызывают сомнения.

В настоящее время робертсоновские перестройки рассматриваются как один из основных механизмов не только изменчивости, но и эволюции кариотипов лососевых рыб (гл. 4). Зачастую по приводимым исследователями данным невозможно судить о характере наблюдаемой изменчивости числа хромосом в кариотипах - является она отражением межпопуляционных различий, внутривидового полиморфизма или мозаицизма. Причиной этого обычно бывает малое число особей, исследованных из единичных популяций, что позволяет судить только о наличии или отсутствии такого типа изменчивости.

Однако результаты исследования наиболее «популярных» среди цитогенетиков видов - радужной форели *P. gairdneri* и арктического гольца *Salvelinus alpinus* - показывают, что в той или иной степени все эти проявления изменчивости числа хромосом присутствуют по крайней мере у некоторых лососевых рыб. Межпопуляционные (и подвидовые) различия чисел хромосом отмечены у наиболее широко исследованных радужной форели и подвидов лосося Кларка *Parasalmo clarki* и арктического гольца (прил. 2). Внутривидовый полиморфизм характерен для радужной форели и горбуши, мозаицизм отмечен у большинства видов с изменчивым кариотипом (прил. 2, 3).

Межпопуляционную изменчивость числа хромосом у радужной форели ($2n = 58, 60, 62$ в разных популяциях при постоянном $NF = 104$) объясняют ее широкой и неоднократной акклиматизацией как в пределах Северной Америки, так и Европы. При этом у рыб из доместифицированных популяций число хромосом выше (Fukuoka, 1972; Кайданова, 1974; Васильев, 1975б; Thorgaard, 1983). Однако радужная форель является среди лососевых рыб скорее исключением, чем правилом. У большинства исследованных видов изменчивость кариотипа не достигает такого размаха и ограничивается варьированием в 1-2 хромосомы (прил. 2, 3).

Мой опыт исследования кариотипов лососевых рыб показывает, что изменчивость их кариотипов, основанная на робертсоновских перестройках, если имеется, проявляется в виде мозаицизма даже при исследовании единичных особей. Среди исследованных мной видов наиболее яркие при-

меры робертсоновского полиморфизма и мозаицизма по числу хромосом наблюдаются у четырех видов гольцов рода *Salvelinus* и тихоокеанского лосося горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*.

Робертсоновский мозаицизм у гольцов

Изменчивость кариотипов на основе робертсоновских перестроек известна у целого ряда видов гольцов. Одним из них является каменный голец (меланистическая форма белого гольца *Salvelinus albus* - Глубоковский, 1977). Данные о кариотипе белого гольца противоречивы: $2n = 80-86$ (чаще 82), $NF = 100$ в р. Камчатке (Васильев, 1975a), $2n = 78-80$ (78), $NF = 98$ в оз. Кроночком (Викторовский, 1975a, 1978), $2n = 76-80$ (78), $NF = 100$ у каменного гольца р. Камчатки (Фролов, 1991a). Если различия в приводимых числах хромосомных плеч вполне объяснимы разной трактовкой морфологии субмета-субтелоцентрических хромосом одной из пар как одноплечих или двуплечих (они обусловлены наличием в коротких плечах этих хромосом спутничных структур - Фролов, 1991a), то выявленные различия модальных чисел хромосом у рыб разных популяций требуют более тщательного исследования кариотипа данного вида.

В контексте рассматриваемого вопроса более важным является отмечаемый во всех трех работах мозаицизм по робертсоновским перестройкам. Характерной особенностью кариотипа белого гольца является его мозаичность у всех исследованных особей (выявляемая даже при исследовании нескольких клеток от каждой из них), при этом доли клеток с уменьшенными или увеличенными по сравнению с модальным кариотипом числами хромосом резко уменьшаются (Васильев, 1975a; Фролов, 1991a).

Более интересными представляются случаи мозаицизма по робертсоновской транслокации, выявленные у двух видов гольцов из оз. Эльгыгытгын (Центральная Чукотка) - малоротой палии *S. elgyticus* и боганидской палии *S. boganidae* (Frolov, 1992a; Фролов, 1994). У обоих видов размах изменчивости кариотипов невелик - $2n = 76-78$ при $NF = 98$, но преобладающими клонами клеток у них являются клетки с 77 хромосомами (табл. 2.1, 2.2). Сходная изменчивость кариотипа несколько более широкого размаха - $2n = 76-79$, $NF = 98$ обнаружена также у гольца Таранца *S. taranetzi* из оз. Аччен (Восточная Чукотка) (табл. 2.3).

Общим для кариотипов этих трех видов гольцов является то, что следствием приводящей к их мозаичности робертсоновской транслокации является образование крупной двуплечей (мета-субметацентрической) хромосомы (рис. 2.3-2.5). Другой особенностью их кариотипов является явное у гольца Таранца и менее заметное у двух других видов разделение

Таблица 2.1. Изменчивость числа хромосом в клетках предпочки малоротой палии *S. elgyticus* оз. Эльгыгытгын

Особь №, пол	Число клеток				
	NF = 98			NF ≠ 98	Всего
	2n = 76	2n = 77	2n = 78		
1♂		5	4		9
2♂		21		1	22
3♂	3	16			19
4♂	1	8	1		10
5♂	1	9		1	11
1♀		10	11		21
2♀		3	8	1	12
3♀	-	2	-	1	3
Всего клеток	5	74	24	4	107
Доля клеток, %	4,7	69,2	22,4	3,7	100

Таблица 2.2. Изменчивость числа хромосом в клетках предпочки боганидской палии *S. boganiidae* оз. Эльгыгытгын

Особь №, пол	Число клеток				
	NF = 98			NF ≠ 98	Всего
	2n = 76	2n = 77	2n = 78		
1♂	2	12	2		16
2♂	2	13	3		18
3♂		3			3
4♂	3	9	1		13
1♀	1	3	5	1	10
2♀	-	5	4	-	9
Всего клеток	8	45	15	1	69
Доля клеток, %	11,6	65,2	21,7	1,5	100

самок и самцов по преобладающему в их клетках числу хромосом - $2n = 78$ у самок и $2n = 77$ у самцов. Возможно, такое распределение клеток с разными числами хромосом является свидетельством начальной стадии дифференциации половых хромосом.

Интересно отметить, что обитающие симпатрично с рассматриваемыми видами длинноперая палия Световидова *Salvethymus svetovidovi* (оз. Эльгыгытгын) и северная мальма *Salvelinus malma malma* (оз. Аччен) имеют стабильные кариотипы - соответственно $2n = 56$, $NF = 98$ (Фролов, 1993;

Таблица 2.3. Изменчивость числа хромосом в клетках предпочки гольца
Таранца *S. taranetzi* оз. Аччен

Особь №, пол	Число клеток				NF ≠ 98	Всего
	NF = 98					
	2n = 76	2n = 77	2n = 78	2n = 79		
1σ	2	6	9			17
2σ		17	2			19
3σ	1	9	1	1		12
4σ	4	22	15			41
5σ		8	4			12
6σ	3	16				19
7σ		12	2			14
8σ	1	8	3		2	14
9σ	2	11	3			16
1♀	1	1	17		1	20
2♀			21		1	22
3♀		2	8			10
4♀		2	25	1	1	29
5♀			19	1		20
6♀		1	19			20
7♀	1	3	11			15
8♀	-	1	8	-	-	9
Всего клеток	15	119	167	3	5	309
Доля клеток, %	4,9	38,5	54,0	1,0	1,6	100

Frolov, 1993) и $2n = 78$, $NF = 98$ (Фролов, 1997). Как показывает анализ кариотипов гольцов, мозаичными кариотипами обладают наиболее молодые виды, и, по-видимому, такую характеристику кариотипа, как его изменчивость или стабильность, можно рассматривать как один из маркерных признаков, позволяющий судить об относительном возрасте возникновения вида (гл. 4).

Подтверждением этому может служить изменчивость числа хромосом в кариотипах эндемичных гольцов оз. Кроноцкого (Камчатка) - длинноголового гольца *S. kronocius* - $2n = 78-80$ (чаще 78), $NF = 100$, носатого гольца *S. malma schmidtii* (= *S. schmidtii*) - $2n = 78-82$ (78), $NF = 98$, и белого гольца *S. malma* (= *S. albus*) - $2n = 78-80$, $NF = 98$ (Викторовский, 1975a; 1978), которые относительно недавно дивергировали от общего с камчатской мальмой *S. malma malma* предка. Изменчиво число хромосом и у камчатской мальмы, имеющей более продвинутый, чем исследован-

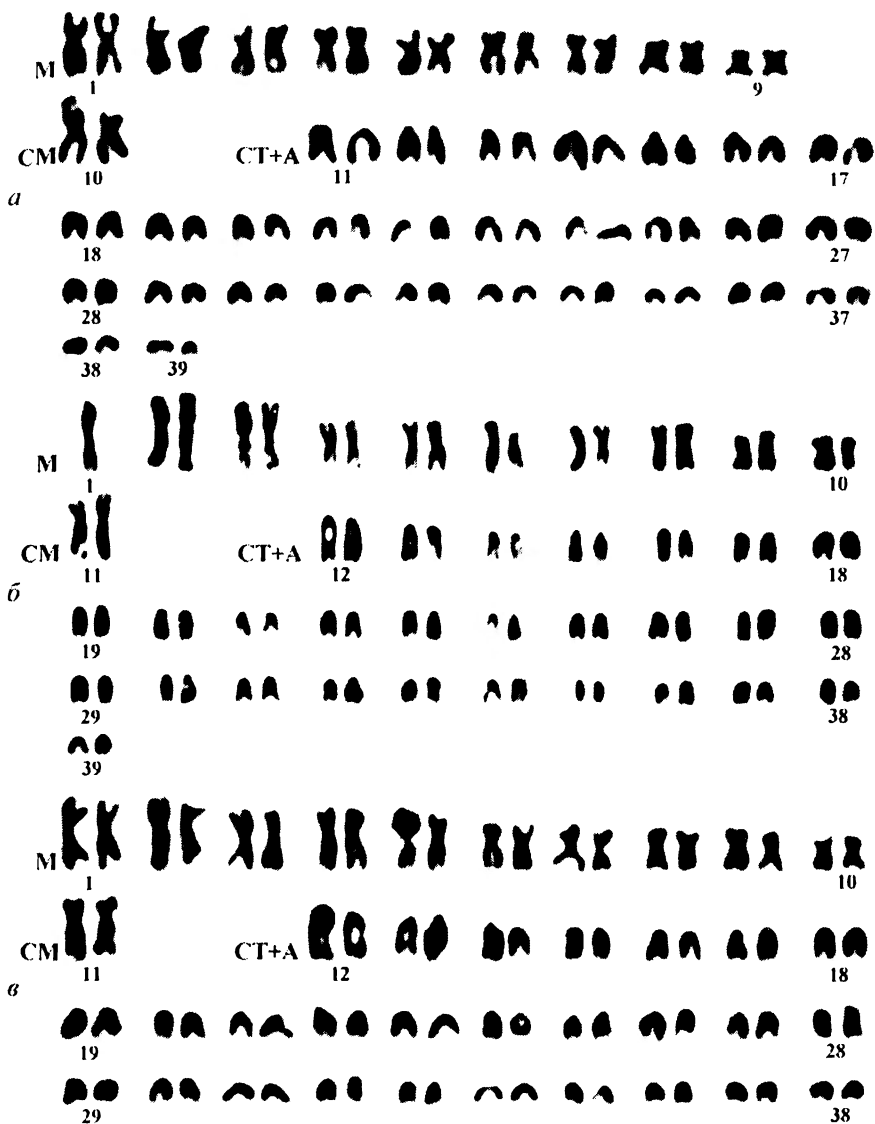


Рис. 2.3. Изменчивость кариотипа малоротой палли *S. elgyticus*.

а - $2n = 78$, $NF = 98$; б - $2n = 77$, $NF = 98$; в - $2n = 76$, $NF = 98$



Рис. 2.4. Изменчивость кариотипа боганидской палии *S. boganidae*.

а - $2n = 78$, NF = 98; б - $2n = 77$, NF = 98; в - $2n = 76$, NF = 98. Подчеркнуты акроцентрические хромосомы с вторичными перетяжками



Рис. 2.5. Изменчивость кариотипа гольца Таранца *S. taranetzi*.

а - $2n = 78$, $NF = 98$; б - $2n = 77$, $NF = 98$; в - $2n = 76$, $NF = 98$

ная нами мальма Чукотки, кариотип $2n = 76-78$ (76), $NF = 96$ (Викторовский, 1975б, 1978).

В то же время числа хромосом в кариотипах менее продвинутых и раньше дивергировавших южной азиатской мальмы *S. malma krascheninnikovi* - $2n = 82$, $NF = 98+2$, и кунджи *S. leucomaenis* - $2n = 84$, $NF = 98+2$, по-видимому, стабильны на всем протяжении их ареалов (Abe, Muramoto, 1974; Ueda, Ojima, 1983a, b; Фролов, 1991a; Frolov, Miller, 1992, 1994).

Робертсоновский полиморфизм у горбуши

Не менее интересен полиморфизм по числу хромосом, наблюдаемый у тихоокеанского лосося горбуши *O. gorbuscha*. Длительное время считалось, что кариотип этого вида содержит 52 двуплечие хромосомы при $NF = 104$ (Simon, 1963; Muramoto et al., 1974; Горшкова, 1978, 1980). Однако позже в кариотипе горбуши некоторых камчатских и сахалинских популяций были обнаружены одна-две пары телоцентрических хромосом и изменчивое число хромосом $2n = 52, 53$ или 54 у разных особей при постоянном $NF = 104$. Изменчивость кариотипа отмечена только у особей нечетных лет нереста, в четные годы кариотип имел стандартный вид - $2n = 52$, $NF = 104$ (Горшков, Горшкова, 1981б).

Дальнейшие исследования показали наличие такой же изменчивости кариотипа у горбуши других популяций Камчатки, Сахалина (Горшкова, Горшков, 1983; Горшкова и др., 1988; Фролов, 1988) и Северной Америки (Phillips, Kapuscinski, 1987, 1988). Таким образом, различия кариотипов рыб смежных поколений и полиморфизм по робертсоновской перестройке оказались свойственными горбуше по всему ее ареалу. И в азиатских, и в североамериканских популяциях кариотип изменчив только у рыб нечетных лет нереста.

Анализ кариотипа сильно облегчен тем, что в робертсоновскую перестройку вовлечена одна из маркерных хромосом горбуши - относительно крупная субметацентрическая с ярко выраженной вторичной перетяжкой в длинном плече вблизи центромеры, в районе которой локализован ядрышкообразующий район (ЯОР). Редкая встречаемость рыб с $2n = 54$ и телоцентрическая морфология четырех имеющихся в нем одноплечих хромосом предполагают, что исходным был кариотип с $2n = 52$, а изменение числа хромосом осуществилось путем разделения субметацентрической хромосомы в районе центромеры (Горшков, Горшкова, 1981б; Горшкова, Горшков, 1983; Phillips, Kapuscinski, 1987).

То, что хромосомы горбуши, вовлеченные в перестройку, имеют ЯОР, делает их маркерными вдвойне. Именно благодаря наличию ЯОР

удалось показать, что в некоторых американских популяциях в ЯОР-н-сущей акроцентрической хромосоме произошла еще одна перестройка - перичентрическая инверсия, изменившая морфологию хромосомы на субметацентрическую, в коротком плече которой локализован ЯОР (Phillips, Karuscinski, 1988). В азиатских популяциях такие инвертированные хромосомы не отмечены.

Маловероятно, что различия кариотипов горбуши смежных поколений возникали независимо в разных частях ее ареала. Более логично предположить их возникновение на раннем этапе эволюции этого вида, до его столь широкого расселения в бассейне Тихого океана. По-видимому, горбуше для такого преобразования кариотипа не потребовалось много времени, поскольку ее кариотип наиболее эволюционно продвинут по сравнению с другими видами тихоокеанских лососей (и максимально продвинут среди лососевых рыб в целом), несмотря на молодость горбуши как вида. О высокой скорости преобразования кариотипа горбуши свидетельствует и закрепление в некоторых ее популяциях необычной для этого вида хромосомной перестройки - перичентрической инверсии. «Возраст» этой перестройки не может быть велик, поскольку ее распространение ограничено только несколькими североамериканскими популяциями.

В результате столь быстрой кариологической эволюции возможности изменения кариотипа горбуши прежним путем (за счет робертсоновских транслокаций) полностью исчерпаны. Возможно, на этой стадии эволюции у нее произошла замена (или дополнение) основного механизма преобразования кариотипа лососевых рыб, робертсоновских транслокаций, на иные - центромерные разделения и перичентрические инверсии.

Робертсоновский полиморфизм у сибирского тайменя

Отличная от гольцов и горбуши изменчивость кариотипа выявлена у сибирского тайменя *Hucho taimen* р. Амур - числа хромосом различаются у рыб, обитающих в разных притоках Амура. В реках Амгунь и Хор (нижнее течение р. Амур) кариотип сибирского тайменя $2n = 84$, $NF = 112-116$ (возможна разная трактовка NF из-за неясной морфологии двух пар субмета-субтелоцентрических хромосом) (Викторовский и др., 1985), тогда как в р. Манома, впадающей в р. Амур выше по течению, кариотипы исследованных рыб содержали $2n = 82$ и $2n = 83$ при $NF = 112$ (Frolov et al., 1999; Фролов, Фролова, 2000; рис. 2.6). Различия кариотипов разных особей обусловлены робертсоновской транслокацией/разделением, приводящей к наличию/отсутствию одной или двух крупных СМ хромосом второй пары кариотипа. Интересно, что у близкого сибирско-

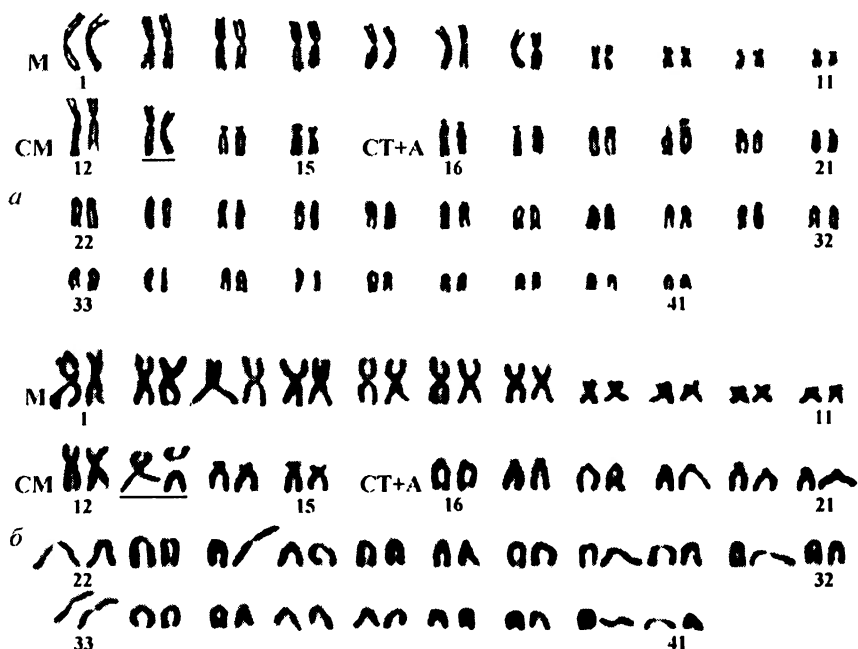


Рис. 2.6. Изменчивость кариотипа сибирского тайменя *H. taimen*.

а - $2n = 82$, $NF = 112$; б - $2n = 83$, $NF = 112$

му тайменю вида дунайского тайменя *Hucho hucho* отмечен полиморфизм на основе перичентрической инверсии $2n = 82$, $NF = 112$ (124) и $NF = 114$ (126) (Rab, Liehman, 1982).

Робертсоновский полиморфизм и/или мозаицизм у сигов

Изменчивость числа хромосом выявлена у большинства исследованных видов сигов рода *Coregonus* (прил. 3). Однако, несмотря на большое число кариотипированных видов, ни в одной из работ характер наблюдаемой изменчивости не исследован. В результате кариотип ни одного из сигов не был изучен так подробно, как кариотипы радужной форели, горбуши и некоторых видов гольцов. На основании имеющихся данных можно лишь констатировать наличие и широкое распространение основанной на робертсоновских перестройках изменчивости кариотипов, характер же ее проявления остается неясным. Размах изменчивости чисел хромосом у сигов не значителен и, как правило, составляет $\pm 1-2$ хромосомы.

2.2. Изменчивость числа хромосомных плеч

Перицентрические инверсии

Общепризнанным механизмом изменения числа хромосомных плеч в кариотипе являются перицентрические инверсии. Они проявляются в виде поворота участка хромосомы, включающего центромеру, на 180° . При этом число хромосом в кариотипе остается неизменным, изменяется только морфология затронутой перестройкой хромосомы. Как правило, морфология хромосомы изменяется с двуплечей на одноплечую или наоборот. Многие данные свидетельствуют о не случайном вовлечении отдельных хромосом в перицентрические инверсии (Dutrillaux et al., 1986; Pericentric..., 1986; Kleczkowska et al., 1987).

В гетерозиготном состоянии перицентрические инверсии заметно нарушают протекание мейоза, приводя в случае конъюгации внутри инвертированного участка к образованию хромосом с дупликациями и нехватками (Хвостова, Ячевская, 1975). Возникновение в результате этого несбалансированных гамет должно приводить к заметному снижению плодовитости и жизнеспособности гетерозиготных по инверсиям особей. Эти особенности перицентрических инверсий позволяют рассматривать их как надежный во многих случаях механизм посткопулятивной изоляции и один из основных механизмов эволюционных преобразований кариотипов в разных группах животных (Imai, 1976, 1985; Гилева, 1990).

Однако в последнее время статус перицентрических инверсий как механизма посткопулятивной изоляции пересматривается. Причиной послужило выявление разнообразных механизмов, снижающих или исключающих вероятность аномального прохождения мейоза у гетерозигот по перицентрическим инверсиям. Среди этих механизмов - подавление кроссинговера в инвертированном участке, сдвиг хиазм в терминальное положение, негомологичная конъюгация инвертированных хромосом, направленная ориентация ядер с несбалансированными наборами хромосом в направительные тельца и другие (Хвостова, Ячевская, 1975; King, 1987a, 1992). Наряду с этим описанные случаи инверсионного полиморфизма, в том числе и по нескольким перицентрическим инверсиям (Орлов, Булатова, 1983; Гилева, 1990), и приспособительного значения инверсионного полиморфизма (Salceda, Anderson, 1988; van Delden, Kamping, 1989) способствовали выработке представлений о незначительной роли перицентрических инверсий в процессе видообразования (Zouros, 1982; King, 1987a).

Сглаживает противоречия в оценке роли этих перестроек в преобразованиях кариотипа двухуровневая модель видообразования путем перичентрических инверсий (King, 1992). В ее основе лежит разделение отрицательных последствий гетерозиготности по перичентрическим инверсиям, возникающих в мейозе у носителей инверсий и гибридов. На первом уровне успешное прохождение мейоза у носителей единичных перичентрических инверсий обеспечивают механизмы, сглаживающие влияние инверсий на мейоз. При этом предполагается возможность последовательной фиксации единичных перичентрических инверсий в изолированной популяции и возможность формирования в популяции инверсионного полиморфизма. На втором уровне при контакте дивергировавшей таким путем и родительской популяций сказывается действие механизмов, нарушающих прохождение мейоза у гибридов и снижающих их плодовитость. В этом случае множественные перичентрические инверсии выступают в роли эффективного посткопулятивного изолирующего механизма.

Тандемные транслокации

Среди других механизмов изменения числа хромосомных плеч следует отметить тандемные транслокации, при которых происходит слия-

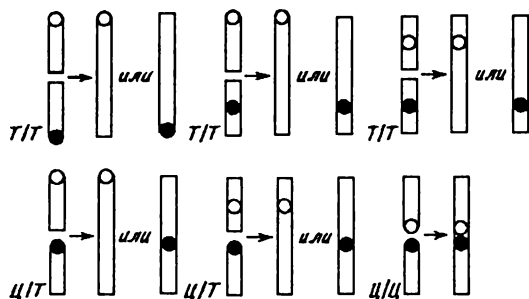


Рис. 2.7. Варианты тандемных транслокаций хромосом (Орлов, Булатова, 1983)

ние хромосом без заметных потерь их материала и с сохранением структуры обеих центромер. Различают теломерно-теломерные, центромерно-центромерные и центромерно-теломерные тандемные транслокации (рис. 2.7).

Морфология образующейся в результате такой транслокации хромосомы определяется остающейся активной центромерой, тог-

да как вторая центромера инактивируется. В результате слияния двух хромосом в одну происходит уменьшение числа хромосом и числа хромосомных плеч. Идентификация тандемных транслокаций затруднена ввиду внешней схожести их последствий с результатами других хромосомных

перестроек - робертсоновских транслокаций и перичентрических инверсий. Поскольку, как и при робертсоновских транслокациях, в случае тандемной транслокации объединяются целые хромосомы, последствия этих перестроек для их носителей должны быть сходны. Распространены тандемные транслокации у животных, по-видимому, достаточно широко (Раджабли, Графодатский, 1977; Орлов, Булатова, 1983).

Дополнительные гетерохроматиновые плечи

Изменение количества гетерохроматина в коротких плечах акроцентрических (субтелоцентрических) хромосом приводит к вариабельности их размеров или появлению полностью гетерохроматиновых дополнительных плеч и, как следствие, изменению числа хромосом, рассматриваемых как двуплечие. Такой механизм изменения числа хромосомных плеч выявлен у некоторых видов грызунов, что в некоторых случаях привело к пересмотру взглядов на механизм изменения морфологии их хромосом и взглядов на эволюции их кариотипов.

Так, было показано, что у оленьих хомячков рода *Peromyscus* различия в числе двуплечих хромосом обусловлены не перичентрическими инверсиями, а наличием или отсутствием дополнительных гетерохроматиновых плеч в некоторых хромосомах (Duffey, 1972; Gunn, 1988). Такая же изменчивость числа полностью гетерохроматиновых плеч (и, соответственно, числа двуплечих хромосом) выявлена в кариотипах карликовой мыши *Mus dunni* (Sharma, Garg, 1975; Manjunatha, Aswathanarayana, 1979), малоазиатской песчанки *Meriones tristrami* (Korobitsyna, Korablev, 1980; Коробицына и др., 1984), крапчатого суслика *Spermophilus suslicus* (Кораблев, Ляпунова, 1996). Число хромосомных плеч таким путем может изменяться очень существенно - от 74 до 92 у видов *Peromyscus*, от 80 до 91 у *Meriones tristrami* при постоянном числе хромосом.

В отличие от робертсоновских перестроек, характер перестроек, изменяющих число хромосомных плеч, может быть установлен лишь после идентификации хромосом и их плеч или установления их структуры методами дифференциального окрашивания хромосом (G- либо C-окрашивание для выявления гетерохроматина). Чрезвычайно перспективным для выявления тандемных транслокаций является разработанный в последние годы метод флуоресцентной гибридизации хромосом с теломерными последовательностями ДНК (Moyzis et al., 1988; Meyne et al., 1989, 1990; Nanda, Schmid, 1994).

Изменчивость числа хромосомных плеч в кариотипах рыб

Данные о кариотипах большинства видов рыб основаны часто на исследовании нескольких особей отдельных популяций. Такой подход делает чрезвычайно проблематичным выявление какой-либо их изменчивости. Изменчивость же кариотипа, затрагивающая число хромосомных плеч, у рыб, по-видимому, редка (Васильев, 1985). Тем не менее по крайней мере в нескольких случаях предполагается обусловленность полиморфизма периферическими инверсиями.

У звездчатой пугловки *Benthophilus stellatus leobergius* в кариотипах разных особей самая крупная пара представлена двумя субметацентрическими, двумя субтелоцентрическими либо одной субметацентрической и одной субтелоцентрической хромосомами. Соответственно число хромосомных плеч в разных кариотипах 48, 47 или 46 (Васильев, 1985). Сходный характер изменчивости выявлен у *Gobius paganellus*, у одной из кариоморф которого первая пара хромосом представлена акроцентрической и субтелоцентрической хромосомами (Vitturi et al., 1984). Образование одной-двух дополнительных двуплечих хромосом при постоянном числе хромосом отмечено в кариотипах *Gambusia affinis holbrooki* и *Diplodus annularis* (Vitturi et al., 1993).

К сожалению, кариотипы всех этих видов исследованы без применения метода С-окрашивания хромосом, позволяющего выявлять гетерохроматиновые районы хромосом. Поэтому механизм изменчивости числа хромосомных плеч в данных случаях требует уточнения, поскольку у целого ряда рыб в кариотипах имеются хромосомы с полностью гетерохроматиновыми плечами, а у некоторых видов описан гетероморфизм гомологов по наличию/отсутствию таких плеч (разд. 2.4).

Гораздо более значительная изменчивость числа хромосомных плеч выявлена у карпозубой рыбы *Ilyodon furcidens* (Turner et al., 1983, 1985). У этого вида при постоянном числе хромосом $2n = 48$ в кариотипах особей разных локальностей в бассейнах двух соседних рек присутствуют 0-2, 0-4, 6 или 10-16 метацентрических хромосом, причем в бассейне одной из рек встречаются все четыре варианта. Результаты С-окрашивания показали эухроматиновую природу плеч всех метацентрических хромосом и предполагают возникновение полиморфизма именно за счет периферических инверсий.

Вероятно, единственный случай тандемных транслокаций у рыб (за исключением лососевых) описан у *Gobius paganellus* (Amores et al., 1990). В кариотипе одной из особей методом С-окрашивания хромосом показано

осуществление двух таких транслокаций негомологичных хромосом - центромерно-центромерной и центромерно-теломерной.

Изменчивость числа хромосомных плеч в кариотипах лососевых рыб

Salmoninae

Длительное время исключением из общего правила считались лососевые рыбы. У целого ряда видов - атлантического лосося *Salmo salar* (Баршине, 1977а, б, 1978, 1980, 1981а, б), европейской ручьевой форели *Salmo trutta m. fario*, некоторых рас севанской форели *Salmo ischchan* (Рухкян, 1982, 1983а, б, 1987; Дорофеева, Рухкян, 1982; Рухкян, Григорян, 1987), тихоокеанского лосося нерки *Oncorhynchus nerka* (Черненко, 1968, 1971, 1980; Горшкова, 1978, 1979, 1980, 1983), тихоокеанских форелей - камчатской микижи *Parasalmo mykiss* и камчатской семги *P. pensinensis* (Горшкова, 1978, 1980, 1983; Горшкова, Горшков, 1985) - была описана изменчивость кариотипов, которая выражается в варьировании как числа хромосом, так и числа хромосомных плеч.

Наибольший размах такой изменчивости был отмечен у атлантического лосося: по числу хромосом от 34 до 124, по числу хромосомных плеч от 58 до 82 при модальном числе хромосом $2n = 56-58$ и модальном числе хромосомных плеч $NF = 72-74$. У этого вида была описана межпопуляционная, онтогенетическая и внутрииндивидуальная (межтканевая и межклеточная) изменчивость кариотипа. Значительная изменчивость числа хромосом ($2n = 78-86$) и числа хромосомных плеч ($NF = 94-104$) была отмечена также у севанских форелей. По сравнению с этими данными изменчивость кариотипов, описанная у камчатской микижи ($2n = 50-60$, $NF = 102-108$) и нерки ($2n = 55-59$, $NF = 102-104$), представляется незначительной.

Эти примеры столь широкой изменчивости кариотипов некоторых видов не привлекли бы, возможно, особо пристального внимания, если бы не выдвигавшиеся в обоснование ее причины и механизмы, а также быстрое распространение точки зрения о реальности таких преобразований кариотипов лососевых рыб и попытки объяснить на этой основе любую явную или мнимую их изменчивость. Эти моменты заставляют рассмотреть данный вопрос более подробно.

Допущение такого размаха варьирования чисел хромосом и чисел хромосомных плеч у видов лососевых рыб обосновывается их полиплоидным происхождением, которое в настоящее время не вызывает сомнений (см. гл. 4), и незавершенностью у них процесса диплоидизации генома. Но

лососевые рыбы - не единственная полиплоидная группа среди животных и тем более растений. Есть другие полиплоидные группы и среди рыб, например, среди осетрообразных *Acipenseriformes* и карпообразных *Cypriniformes*. Однако ни в одном случае столь широкой изменчивости кариотипов у них не было отмечено (Васильев, 1985), хотя эти рыбы, как и разные таксоны лососевых, также находятся на разных стадиях процесса диплоидизации генома.

В качестве механизма широкой изменчивости кариотипов лососевых рыб были предположены нерасхождения и/или элиминации отдельных хромосом (преимущественно акроцентрических) или их групп в процессе мейотических и митотических делений. Реальность существования такого механизма изменения хромосомного набора, равно как и сама столь значительная изменчивость, вызывает серьезные сомнения. Опыт цитогенетических исследований животных разных таксонов свидетельствует, что их кариотипы скорее устойчивы, а их структурные преобразования обусловлены перераспределением (хромосомные перестройки) или увеличением (полиплоидия и политения) генетического материала, но никак не элиминацией его значительных количеств (Cytotaxonomy..., 1973; White, 1973; Навашин, 1985; и др.).

Исключение допускается лишь для гетерохроматинизированных районов хромосом (в частности, половых Y- и W-хромосом, полностью гетерохроматиновых плеч двуплечих хромосом) либо полностью состоящих из гетерохроматина хромосом (какими обычно являются добавочные хромосомы). Однако ни у одного из рассматриваемых видов лососевых рыб, несмотря на их интенсивное изучение, ни добавочные хромосомы, ни вариации числа или размера гетерохроматиновых плеч не известны. Нарушения же клеточных делений типа нерасхождения и элиминации аутосом у животных чрезвычайно редки и приводят к существенным нарушениям фенотипа и жизнеспособности особей (White, 1973; Дыбан, Баранов, 1978).

Анализ материала, представленного в подтверждение варьирования числа хромосом и числа хромосомных плеч, в частности, у атлантического лосося (Баршене, 1977-1981), заставляет предположить, что обуславливающие его причины имеют иной характер.

Во-первых, данные приведенных таблиц встречаемости разных чисел хромосом в клетках свидетельствуют скорее о погрешностях применявшегося метода приготовления давленных препаратов (McPhail, Jones, 1966), чем об истинной изменчивости кариотипа. Распределение чисел хромосом и хромосомных плеч в них имеет асимметричный характер и смещено в сторону уменьшения от «модальных» чисел. В противном не

убеждают и аргументы автора в пользу того, что применявшийся метод позволяет избежать артефактов и выявить истинное диплоидное число хромосом в каждой клетке (Баршене, 1977б).

Во-вторых, принимая во внимание структуру кариотипа атлантического лосося - $2n = 58$, $NF = 74$ (т.е. 16 двуплечих и 42 одноплечих хромосом в одном из «модальных» кариотипов), более частые утери одноплечих хромосом при приготовлении препаратов, приводящие к другому «модальному» кариотипу $2n = 56$, $NF = 72$, не являются удивительными. О возможности такого объяснения свидетельствуют и представленные в некоторых работах Я.В. Баршене фотографии метафазных пластинок. В большинстве из них разброс хромосом чрезмерен в результате слишком продолжительной гипотонической обработки ткани.

Для сравнения можно привести данные Ю.П. Зелинского, применявшего тот же метод приготовления препаратов при исследовании кариотипа атлантического лосося. Следствием более оптимального режима гипотонирования (на фотографиях разброс хромосом в метафазных пластинках незначительный, но и без существенных их наложений) является гораздо меньшая изменчивость чисел хромосом в клетках исследованных рыб (Зелинский, 1985: табл. 34). При этом кариограммы с 55-58 хромосомами содержат постоянное число хромосомных плеч - 74.

В-третьих, кариограммы, приведенные в подтверждение предположения о наличии у атлантического лосося двух «модальных» чисел хромосомных плеч, $NF = 72$ и $NF = 74$, не убедительны. В каждой из кариограмм, содержащих по описанию 56-58 хромосом и 72 хромосомных плеча, среди одноплечих помещены 2-3 явно двуплечие хромосомы с заметными делениями плеч в центромерных районах. Часто это очень мелкие субметацентрические хромосомы, самые мелкие из двуплечих.

Эти хромосомы особо выделяются Ю.П. Зелинским (1985), судя по описаниям которого имеют спутники на коротких плечах и, в зависимости от проявления вторичных перетяжек, могут выглядеть как метацентрические, субметацентрические или субтелоцентрические с очень короткими вторыми плечами. Игнорирование этой изменчивости морфологии хромосом со спутниками и признание их в одних случаях одноплечими, а в других двуплечими неизбежно приводит к выявлению ложной изменчивости числа хромосомных плеч при постоянном числе хромосом.

Пример такой ложной изменчивости числа хромосомных плеч выявлен у широко распространенного на Дальнем Востоке гольца кунджи *Salvelinus leucomaenis*, исследованного нами из популяций Камчатки, Приморья и Сахалина (Фролов, 1991а; Frolov, Miller, 1992, 1994). В кариотипе

этого вида из р. Белая (юг о-ва Сахалин) при постоянном $2n = 84$ число метацентрических и субметацентрических хромосом варьирует и может быть 18, 17 или 16 (рис. 2.8). Соответственно, число хромосомных плеч

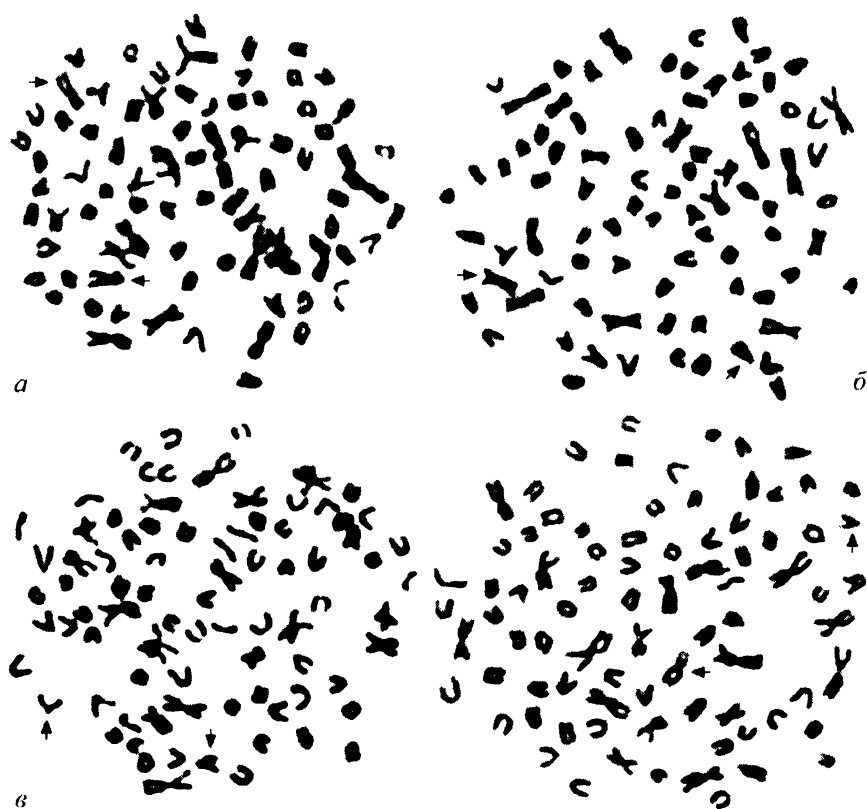


Рис. 2.8. Изменчивость морфологии СМ-СТ хромосом со спутниками у кунджи *S. leucomaenis*.

Клетки с 18 (а), 17 (б), 16 мета- и субметацентрическими хромосомами (в) и клетка с 16 мета- и субметацентрическими хромосомами и субтелоцентрической хромосомой со спутником (г). Маркерные СМ-СТ хромосомы указаны стрелками

NF = 102, 101 или 100. Однако анализ этой изменчивости показал, что она обусловлена варьированием размеров коротких плеч одной пары субмета-субтелоцентрических хромосом, имеющих спутники и ЯОР в районе вторичных перетяжек и имеет, таким образом, функциональный характер

(Ueda, 1987; Фролов, 1991a; Frolov, Miller, 1992, 1994). По-видимому, правильное обозначать такие изменчивые плечи хромосом как дополнительные в формуле кариотипа (например, $NF = 100+2$ у кунджи).

Подобная изменчивость хромосом со спутниками, обычная и у некоторых других видов гольцов рода *Salvelinus* (Ueda, Ojima, 1983a, b; Фролов, 1991a; Frolov, Miller, 1992), отмечена также у хариусовых рыб Thymallinae (Макоедов, 1987), тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* (Ueda et al., 1985; Фролов, 1986в, 1988; Шеленкова, 1987б), сига рода *Coregonus* (Фролов, 1991в; Jankun et al., 1991, 1995b) и является одной из причин разной трактовки числа хромосомных плеч в их кариотипах. В настоящее время в кариотипах большинства этих видов (в том числе и атлантического лосося) методами дифференциального окрашивания хромосом показана локализация в коротких плечах хромосом со спутниками чрезвычайно изменчивых по размерам ядрышкообразующих и гетерохроматиновых районов (подробнее см. разд. 2.3-2.4).

Надо заметить, что кариотип атлантического лосося был исследован одним из первых среди лососевых рыб (Прокофьева, 1935; Svårdson, 1945; Boothroyd, 1959; Rees, 1967; Nygren et al., 1968). Критический анализ описывавшейся межпопуляционной изменчивости его кариотипа (проявляющейся в изменчивости как числа хромосом, так и числа хромосомных плеч) уже в то время заставлял относиться к этим данным с осторожностью и предполагать, что «much, if not most, of the variation can be attributed to counting errors» (Boothroyd, 1959). Указывая на эту же возможность, Н. Rees (1967) также отметил, что «one must, of course, face the possibility that the variation in chromosome numbers reported between different salmon stocks is more apparent than real». В полной мере эти замечания относятся и к описанной позже внутрииндивидуальной изменчивости кариотипа атлантического лосося и других видов.

Исследования последних лет полностью подтвердили справедливость этого утверждения. В большинстве современных работ у атлантического лосося европейских популяций отмечается лишь незначительный полиморфизм или мозаицизм по робертсоновским перестройкам - $2n = 55-59$, $NF = 74$ (Hartley, Horne, 1984a; Hartley, 1988; Garcia-Vasquez et al., 1988, 1992, 1993; Moran et al., 1993). Различия же в числах хромосомных плеч реальны, по-видимому, только при сравнении атлантического лосося популяций Европы, $NF = 74$ (Rees, 1967; Nygren et al., 1968; Hartley, Horne, 1984a), и Северной Америки, $NF = 72$ (Boothroyd, 1959; Roberts, 1968, 1970).

Последующие исследования кариотипов двух других видов - камчатской микижи *P. mykiss* и нерки *O. nerka*, у которых, как и у атланти-

ческого лосося, предполагалась изменчивость чисел хромосомных плеч как результат нерасхождения и элиминации акроцентрических хромосом, также показало высокую их стабильность (Фролов, 1981, 1989, 1990а, Шеленкова, 1986, 1987а, б). Отмечаемая у них изменчивость числа (у нерки) и морфологии хромосом (оба вида) обусловлена наличием в их кариотипах в разной степени морфологически дифференцированных половых хромосом (гл. 3).

На основании изложенного мнение о возможности значительного варьирования числа хромосом и числа хромосомных плеч в кариотипах лососевых рыб, а также эволюции их кариотипов на основе механизма нерасхождения и/или элиминации хромосом представляется необоснованным и противоречащим всему опыту цитогенетических исследований растений и животных.

Среди других лососевых рыб межпопуляционная изменчивость числа хромосомных плеч была описана у тихоокеанского лосося кеты *Oncorhynchus keta* р. Амур, для разных сезонных рас которой указывались $NF = 94$ (летняя раса) и $NF = 102$ (осенняя раса) при стабильном числе хромосом $2n = 74$ (Куликова, 1971). Однако это исследование выполнено на эмбриональном материале без использования колхицина, что не позволяет с достаточной надежностью судить о соотношении чисел двуплечих и одноплечих хромосом и требует проверки современными методами. Ни в одной из других работ по исследованию кариотипа кеты не отмечено какой-либо изменчивости кариотипа этого вида (Simon, 1963; Sasaki et al., 1968; Ueda, 1983; Arai, 1984; Inokuchi et al., 1993).

По-видимому, вторым после атлантического лосося видом лососевых рыб, у которого достоверно установлено наличие межпопуляционной изменчивости числа хромосомных плеч при сохранении числа хромосом, является дунайский таймень *Hucho hucho*. Особи этого вида в разных популяциях имеют в кариотипах одинаковое число хромосом $2n = 82$, но различающиеся числа хромосомных плеч $NF = 112$ и $NF = 114$ (Rab, Liehman, 1982). К сожалению, кариотип этого вида исследован лишь с использованием рутинного тотального окрашивания хромосом, и тип хромосомной перестройки, приведшей к различиям кариотипов, не ясен.

Напротив, у тихоокеанского лосося горбуши *O. gorbuscha* помимо полиморфизма по робертсоновской перестройке в кариотипах особей некоторых североамериканских популяций выявлена перичентрическая инверсия (Phillips, Kapuscinski, 1988). Она отмечена только у рыб с кариотипами $2n = 53$ и $2n = 54$ ($NF = 104$) и произошла в крупной ЯОР-несущей телоцентрической хромосоме, возникшей в результате робертсонов-

ского разделения субметацентрической хромосомы кариотипа $2n = 52$. В норме ядрышкообразующий район расположен в длинных плечах субметацентрической и телоцентрической (кариотип $2n = 53$) либо двух телоцентрических (кариотип $2n = 54$) хромосом вблизи центромеры. В инвертированной хромосоме он находится в коротком плече субметацентрической хромосомы, возникшей в результате перичентрической инверсии телоцентрической хромосомы. Частота встречаемости рыб с инверсией варьирует в разных популяциях (Phillips, Kapuscinski, 1988).

Coregoninae

Изменчивость числа хромосом, сопровождающаяся изменением числа хромосомных плеч, описана у двух видов сигов - европейской ряпушки *Coregonus albula* и европейского сига *C. lavaretus*. У первого вида в Финляндии выявлены два кариотипа, $2n = 80$, $NF = 96$ (3 особи) и $2n = 81$, $NF = 97$ (8 особей), тогда как в самой южной популяции в Польше только один у 16 исследованных рыб - $2n = 80$, $NF = 96$ (Jankun et al., 1991, 1995b). У сига в пяти популяциях Финляндии и в популяции Польши встречаются по два кариотипа - $2n = 80$, $NF = 100$ (всего 44 особи) и $2n = 81$, $NF = 101$ (28 особей) (Jankun et al., 1995a). У обоих видов различия кариотипов обусловлены наличием в кариотипе $2n = 81$ одной дополнительной акроцентрической хромосомы, крупной у европейской ряпушки и мелкой у сига.

В первой из этих работ (Jankun et al., 1991) авторы, проводя параллель с кариотипом сибирской ряпушки *C. sardinella*, имеющей систему множественных половых хромосом $XX\text{-}XY_1Y_2$ (Фролов, 1990б), предположили существование у европейской ряпушки множественных половых хромосом, не обсуждая ее тип и механизм возникновения. Однако тип хромосомного определения пола в данном случае не ясен, а в кариотипе европейской ряпушки польской популяции, исследованном отдельно у самок и самцов, половых различий выявлено не было (Jankun et al., 1995b).

По-видимому, возможны два объяснения наблюдаемой изменчивости кариотипов европейской ряпушки и сига. Одновременное изменение числа хромосом и числа хромосомных плеч с появлением дополнительной акроцентрической хромосомы могло возникнуть в результате тандемного слияния двух акроцентрических хромосом в исходном кариотипе $2n = 82$. Такие хромосомные перестройки, по-видимому, происходили в разных группах лососевых рыб. Другая возможность - наличие в кариотипах добавочных хромосом, сравнимых по размерам с мелкими акроцентрическими хромосомами основных наборов. У обоих видов добавочные хромосомы извест-

ны (Jankun et al., 1991, 1995a, b) и по крайней мере у сига некоторые из них не меньше самых мелких акроцентрических хромосом его основного набора (Jankun et al., 1995a: fig. 2b; 1998: fig 1b). Столь же крупные добавочные хромосомы встречаются и в кариотипе другого вида сигов - чира *C. nasus* (Фролов, 1986а). К сожалению, добавочные хромосомы европейской ряпушки и сига не исследованы достаточно подробно, и оба механизма изменчивости у этих видов числа хромосом представляются равновероятными.

Изменение числа хромосомных плеч в эволюции кариотипов лососевых рыб

Надо отметить, что перичентрические инверсии и/или тандемные транслокации сыграли заметную роль в эволюционном преобразовании кариотипов лососевых рыб. Характерным в этом отношении является кариотип атлантического лосося *S. salar* с минимальным среди лососевых числом хромосомных плеч $2n = 56-58$, $NF = 72, 74$ (у другого представителя рода европейской форели *S. trutta* $2n = 80$, $NF = 102$ - Nygren et al., 1971a; Zenzes, Voiculescu, 1975; Hartley, Horne, 1984b).

Атлантический лосось - единственный вид лососевых, эволюция кариотипа которого осуществлялась преимущественно за счет механизмов, уменьшающих число хромосомных плеч. Наличие в его кариотипе большого числа крупных акроцентрических хромосом (по размерам крупнее метацентрических), имеющих по одному-два блока интеркалярного гетерохроматина (Hartley, Horne, 1984b; Hartley, 1988; Woznicki, Jankun, 1994) предполагают их образование в результате тандемных транслокаций мелких акроцентрических хромосом.

Тандемные транслокации представляются более простым и требующим меньшего числа перестроек хромосом механизмом формирования кариотипа атлантического лосося, чем робертсоновские транслокации с последующими перичентрическими инверсиями (Викторовский, 1978), так как одновременно уменьшают число хромосом и число хромосомных плеч. Доказательством образования крупных акроцентрических хромосом атлантического лосося путем именно тандемных транслокаций целых хромосом являются данные о наличии теломерных последовательностей ДНК не только в теломерных районах, но и в плечах этих хромосом (Abuin et al., 1996b).

По-видимому, сходным путем происходило уменьшение чисел хромосомных плеч и образование крупных акроцентрических хромосом в кариотипах сигов рода *Coregonus* и гольцов рода *Salvelinus* (см. разд. 4.3-4.4).

2.3. Изменчивость ядрышкообразующих районов хромосом

К числу чрезвычайно информативных структур кариотипа относятся ядрышкообразующие районы хромосом (ЯОР). Они представляют собой места локализации в хромосомах tandemно организованных генов рибосомальной РНК - рРНК (Hsu et al., 1975). Удобство использования генов рРНК в филогенетических, систематических либо популяционных исследованиях обусловлено разной скоростью эволюционных преобразований их структурных участков. Так, участки, кодирующие 5,8S, 18S и 28S рРНК, эволюционно консервативны и удобны при сравнительном анализе разных видов, тогда как внешний и внутренний транскрибируемые районы гена, а также межгенный транскрибируемый район эволюционно лабильны и могут использоваться для анализа внутривидовых отношений (Mindell, Honeycutt, 1990; Phillips, Pleyte, 1991). Удобство рДНК заключается и в возможности параллельного исследования ее изменчивости как молекулярно-генетическими, так и цитогенетическими методами, позволяющими выявлять места ее локализации на хромосомах, а именно ядрышкообразующие районы.

Интенсивное исследование ЯОР хромосом стало возможным благодаря разработке простых методов их выявления на хромосомных препаратах. При этом разными методами возможно выявление как активных во время предыдущего цикла деления ЯОР азотнокислым серебром (Ag-NOR-окрашивание, например, методом Howell, Black, 1980), так и неактивных ЯОР независимо от их активности хромомицином A_2 (метод Amemiya, Gold, 1986) или йодидом пропидия (метод Rab et al., 1996).

ЯОР в кариотипах рыб

Уже первые интенсивные исследования кариотипов рыб с применением методов, выявляющих в хромосомах ЯОР, показали необходимость появления обобщающих обзорных работ и сопоставления полученных результатов с данными по другим группам животных (Almeida-Toledo, Foresti, 1985; Бирштейн, Васильев, 1987). Были выявлены и наглядно продемонстрированы преимущества нового метода исследования кариотипов рыб в решении филогенетических и таксономических задач.

Наиболее ярко возможности использования ЯОР как эффективно-го маркера кариотипов рыб продемонстрированы серией из около 30 статей, посвященных исследованию кариотипов карповых рыб семейства

Суприниде Северной Америки коллективом исследователей во главе с Дж.Р. Голдом (J.R. Gold, Texas A&M University, USA). Анализ кариотипов около 100 видов показал удивительное их однообразие по числу хромосом (у подавляющего большинства видов $2n = 50$). В то же время изменчивость ЯОР значительна и проявляется в варьировании числа ЯОР-несущих хромосом и выявляемых фенотипах ЯОР (размеров и морфологии ЯОР-несущих хромосом и мест локализации на них ЯОР).

Этими исследованиями была убедительно показана возможность использования ЯОР как хорошего систематического и таксономического признака, особенно удобного при исследовании кариотипически либо морфологически сходных видов и форм, в том числе и обитающих симпатрично. Например, при исследовании кариотипов 24 таксонов видоспецифичность ЯОР была показана для 15, в том числе морфологически до этого неразличимых (Amemiya, Gold, 1988). Уровень изменчивости и степени дивергенции кариотипов карповых рыб по ЯОР приводит к предположению, что, несмотря на кажущуюся однородность кариотипов, скорость их изменений достаточно высока (Amemiya, Gold, 1990). К аналогичным выводам приводит и исследование неразличимых традиционными кариологическими методами харациновых рыб семейства Anostomidae Южной Америки (Galetti et al., 1984).

ЯОР в кариотипах лососевых рыб

ЯОР исследованы в настоящее время у многих видов и форм лососевых рыб, что позволяет сделать некоторые обобщения о характере их изменчивости и эволюционных изменений в процессе становления кариотипов современных видов.

В ходе эволюции кариотипов у лососевых рыб сформировались два типа ЯОР - множественные, локализованные в нескольких парах хромосом различной морфологии (multiple NORs в англоязычных работах), и одиночные (single NOR) в одной паре хромосом. Первый из них, вероятно, является у лососевых рыб исходным (подробнее см. разд. 4.4). В пределах одного рода наблюдаются оба типа ЯОР (роды *Salmo*, *Salvelinus*) либо один из них (множественные в роде *Coregonus* и одиночные в роде *Oncorhynchus*). Каждый из этих типов ЯОР характеризуется своим характером изменчивости.

Множественные ЯОР в кариотипах лососевых рыб

Изменчивость множественных ЯОР наиболее подробно исследова-

на у некоторых видов гольцов рода *Salvelinus*. Она проявляется в виде внутрипопуляционной изменчивости числа ЯОР-несущих хромосом у разных особей одной популяции либо межпопуляционных различий средних чисел ЯОР у особей разных популяций.

Так, у американской озерной форели *S. namaycush* число CMA_3 -ЯОР в клетках варьирует от 4 до 12, а у особей семи исследованных популяций Великих Озер (Северная Америка) средние числа CMA_3 -ЯОР в клетках изменяются от 3,9 до 10,4 (Phillips et al., 1989b). При этом у рыб каждой популяции наблюдается уникальная комбинация ЯОР-несущих хромосом, позволяющая безошибочно ее идентифицировать. У широко распространенного на севере Арктики арктического гольца *S. alpinus* среднее число Ag-ЯОР составляет 3,6 в Шотландии, 2,0 в Норвегии, 2,1 на п-ве Лабрадор (Канада), 1,8 в Северо-Западных Территориях (СЗТ, Канада) (Phillips et al., 1988) и 3,1 в штате Мэн (США) (рассчитано мной по данным Disney, Wright, 1987). Сходные данные дает исследование общего числа активных (Ag-ЯОР) и неактивных ЯОР (CMA_3 -ЯОР): 5,9, 4,6, 3,4 и 2,3 ЯОР в среднем соответственно в популяциях Шотландии, Норвегии, Лабрадора и СЗТ (Phillips et al., 1988).

Внутрипопуляционный полиморфизм числа активных ЯОР выявлен у северной мальмы *S. malma malma* и гольца Леванидова *S. levanidovi* из р. Яма на юге Магаданской области (Фролов, Фролова, 1999). Максимальное число ЯОР в клетках мальмы достигает 6, а у гольца Леванидова - 4, что соответствует числам наблюдаемых в интерфазных ядрах ядрышек (табл. 2.4, 2.5). Однако такое их количество отмечено лишь в отдельных клетках. Большинство особей мальмы имеют в клетках 1-2 либо 2-3 хромосомы с ЯОР при изменении средних значений от 1,15 до 3,25 у разных рыб. У большинства особей гольца Леванидова в клетках 1-2 хромосомы с ЯОР, у остальных - 2-2,5 при изменении средних значений от 1,06 до 2,50 у разных особей.

Другим проявлением изменчивости ЯОР у северной мальмы и гольца Леванидова является их локализация в хромосомах разной морфологии: теломерных районах метацентрических (Мт) и субметацентрических (СМт), коротких плечах субтелоцентрических (СТк), в центромерных (Ац) и теломерных (Ат) районах акроцентрических хромосом (рис. 2.9). Кроме того, ЯОР могут быть локализованы в хромосомах сходной морфологии, но разных размеров. У мальмы в средних и мелких М, крупных, средних и мелких СТ, крупных, средних и мелких А (рис. 2.9, а), у гольца Леванидова в крупных и мелких М, крупных, средних и мелких СТ, очень крупных, средних и мелких А (рис. 2.9, б). В субметацентрических хромосомах маль-

Таблица 2.4. Встречаемость разных ЯОР-несущих хромосом в клетках предпочки северной мальмы
S. malma malma р. Яма

Особь	Число клеток с												Число			
№	1 M _r	1 M _n	1 CM _k	2 CM _k	1 CT	2 CT	3 CT	4 CT	1 a _u	1 a _i	2 a _i	3 a _r	ЯОР	ЯОР/кл	ядрышек	клеток
1	1				12								2-3	2,08	1-4	12
2		1	29	2	1				3				1-2	1,15	1-3	33
3			2	5									1-2	1,71	1-3	7
4	5		10	1	10			1					1-3	2,33	1-6	12
5			3	18									1-2	1,86	1-3	21
6			13		9			1		2	1		1-5	2,31	1-5	13
7	1		20	1					1	2			1-3	1,18	1-5	22
8	1		3	1	3	4	2			2		1	1-6	2,55	1-6	11
9					9	1				1	10	2	2-4	2,71	1-5	14
10			2	2	4					3			3-4	3,25	1-4	4
11			17	3						11			1-3	1,70	1-4	20
12			10	1						2	1		1-3	1,33	1-3	12
13			2	11	1					7	1		2-4	2,27	1-6	15
14	-	-	3	10	10	1	-	-	-	-	-	-	2-4	2,69	1-6	13
Всего	8	1	114	55	47	18	2	1	5	30	13	3	396	1,90	1-6	209

Примечание. индексы _{r, n} - соответственно теломерные, интерстициальные и центромерные районы хромосом, _k - короткое плечо.

Таблица 2.5. Встречаемость разных ЯОР-несущих хромосом в клетках предпочки гольца Леванидова
S. levanidovi р. Яма

Особь		Число клеток с														Число				
		1	2	1	2	1	1	1	2	3	1	3	1	2	3	ЯОР	ЯОР/ кл	ядры- шк	кле- ток	
		M _T	M _T	CM ₁	CM ₁	CM ₁	CM ₁	CT	CT	CT	a _u	a _u	a _u	A _T	a _T	a _T				
1				4			2	1								1-2	1,60	1-5	5	
2	1					3				5						1-2	1,13	1-4	8	
3	9	2	2	2		4				4	1			6	1	1-4	2,31	1-5	16	
4	7				2	7	1	1		2				6		2-4	2,42	1-4	12	
5	4		1			6	1			1		1		8	6	1	2,00	1-4	20	
6	4		2		1	1				5	3			6		1-4	2,50	1-4	10	
7	2					1	1	1						1		2-3	2,25	1-5	4	
8	1					2				2		1				1-3	1,60	1-5	5	
9						34	1			1						1-2	1,06	1-3	35	
10	3	2	2			1				3				5	3	2-4	2,67	1-4	9	
11	1	-	15	-	-	-	-	-	-	2	1	-	16	16	3	-	1-4	2,23	1-4	26
Всего	32	4	26	2	3	61	5	2	25	4	2	16	49	13	1	283	1,89	1-5	150	

Примечание. индекс _д - длинное плечо хромосомы. Остальные обозначения как в таблице 2.5.



Рис. 2.9. Локализация ЯОР в хромосомах северной мальмы *S. talma talma* (а) и гольца Леванидова *S. levanidovi* (б). ЯОР указаны стрелками; цифры - порядковые номера пар хромосом в кариотипе; Мкр, Мм, СТкр, Акр, Ам - самые крупные и самые мелкие метацентрические, субметацентрические и акроцентрические хромосомы в кариотипе

мы ЯОР всегда расположены в теломерных районах коротких плеч, тогда как в таких же хромосомах гольца Леванидова в теломерных районах как коротких, так и длинных плеч. У мальмы наиболее часты ЯОР в субметацентрических хромосомах, а у гольца Леванидова - в субтелоцентрических и акроцентрических хромосомах (табл. 2.6).

Одиночные ЯОР в кариотипах лососевых рыб

Изменчивость одиночных ЯОР носит иной характер и очень сходна у большинства исследованных видов разных родов. При исследовании отдельных рыб или рыб одной популяции она обычно проявляется в виде:

1) мозаичности числа ЯОР-несущих хромосом в клетке, обусловленном, вероятно, разной генетической активностью ЯОР в гомологичных хромосомах. В клетках присутствуют одна или две хромосомы с Ag-ЯОР, а в интерфазных ядрах окрашиваются одно или два ядрышка. Такая изменчивость одиночных ЯОР показана для кижуча *Oncorhynchus kisutch* симы *O. masou* и атлантического лосося *Salmo salar* (Фролов, 1986в, 1995б. Woznicki et al., 1994);

Таблица 2.6. Частоты ЯОР-несущих хромосом и локализация ЯОР в кариотипах северной мальмы *S. malma malma* и гольца Леванидова *S. levanidovi* р. Яма

ЯОР-несущие хромосомы /локализация ЯОР	Частота хромосом в клетках	
	<i>S. malma malma</i>	<i>S. levanidovi</i>
М/теломера	0,043	0,267
СМ/теломера	1,071	0,220
СТ/короткое плечо	0,445	0,513
А/центромера	0,024	0,260
А/теломера	0,311	0,627

2) мозаичности числа окрашиваемых блоков ЯОР в каждой из этих хромосом. ЯОР могут проявляться в виде одинарных, двойных или тройных блоков. Морфология ЯОР-несущих хромосом при этом также изменяется - они могут быть субтелоцентрическими, субметацентрическими или метацентрическими, как это показано для симы и кижуча (Ueda et al., 1985; Фролов, 1986в; рис. 2.10 - 2.11);

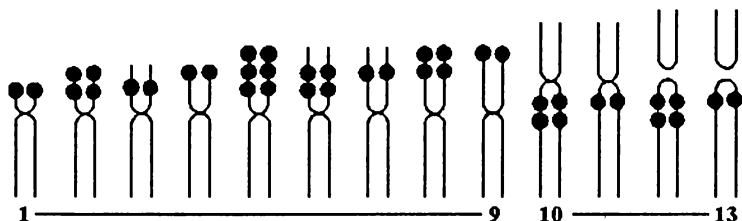


Рис. 2.10. Варианты проявления одиночных ЯОР-несущих хромосом у лососевых рыб - симы *O. masou*, нерки *O. nerka*, кижуча *O. kisutch*, микижи *P. mykiss* (1-9) и горбуши *O. gorbuscha* (10-13)

3) гетероморфизма размеров и морфологии ЯОР-несущих хромосом в одной клетке - отмечен у кижуча, симы и атлантического лосося (Фролов, 1986в; Woznicki, Jankun, 1994; рис. 2.10 - 2.11).

Подобная изменчивость ЯОР выявлена и у европейской форели *Salmo trutta* (Castro et al., 1998; Woznicki et al., 1998), имеющей ЯОР в двух парах хромосом (Phillips, Ihssen, 1985; Mayr et al., 1998; Martinez et al., 1991; и др.), но активные, как правило, лишь в одной из них.

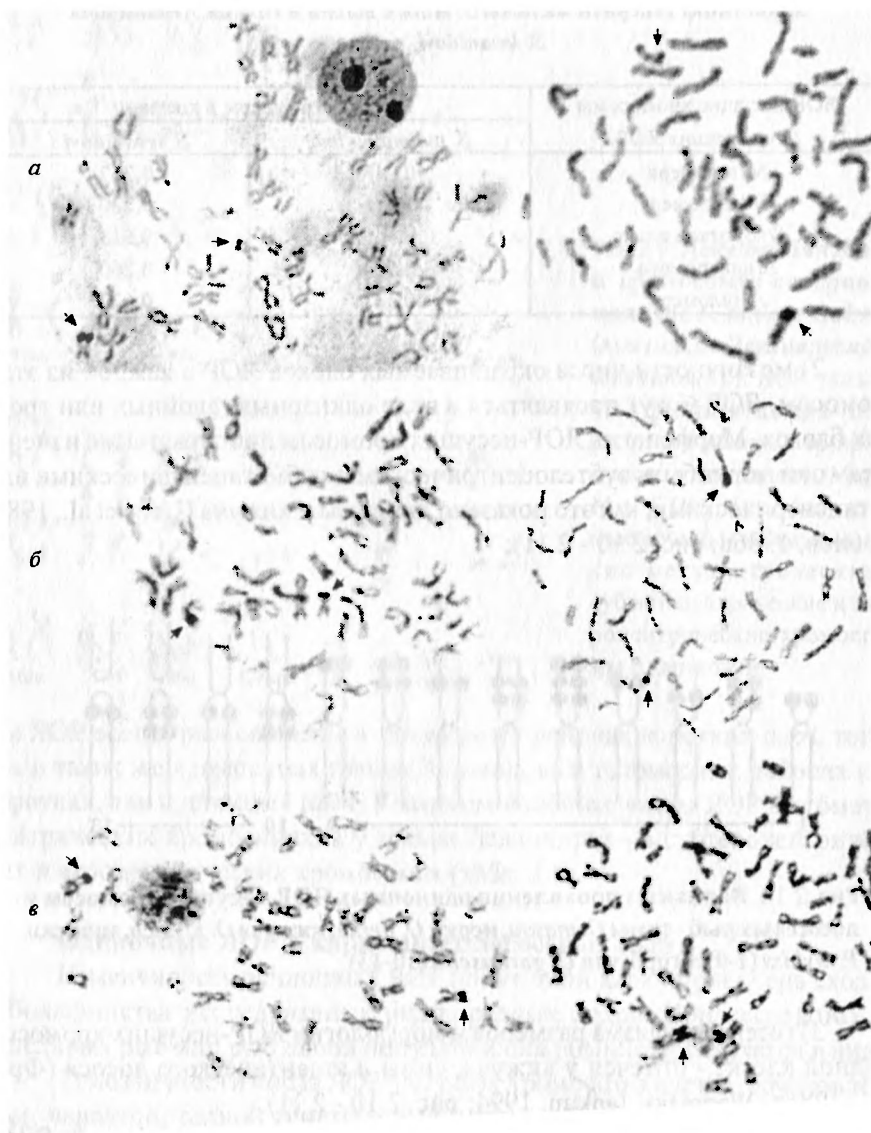


Рис. 2.11. Изменчивость одиночных ЯОР у микижи *P. mykiss* (а), нерки *O. nerka* (б) и кижуча *O. kisutch* (в). ЯОР указаны стрелками

Межпопуляционные различия ЯОР симы *O. masou*

Сравнение кариотипов рыб разных популяций позволяет выявить и в проявлении одиночных ЯОР межпопуляционные различия, т.е. показать их значение как возможного маркера отдельных популяций. Возможность такой дифференциации популяций показана на одном из видов тихоокеанских лососей симе *O. masou* двух значительно удаленных популяций южного Сахалина (р. Белая) и северного Приморья (р. Единка) (Фролов, 1995б). Удобство симы как объекта такого исследования заключается в наличии у нее хорошо выраженной внутривидовой дифференциации - обособленных сезонных рас (Иванков, Свирский, 1976; Семенченко, 1989) и генетической обособленности разных локальных стад (Северцов, 1983; Картавцев, 1986; Омельченко и др., 1991).

Как и у других видов лососевых рыб с одиночными ЯОР, ЯОР симы морфологически очень изменчивы и могут проявляться в виде одинарных, двойных или тройных блоков. Морфология хромосом с ЯОР при этом также изменяется - они могут быть субтелоцентрическими, субметацентрическими или метацентрическими. Одинарные блоки могут быть расположены в теломерных районах более коротких плеч хромосом любого из этих морфологических типов (рис. 2.10, 2.12). В каждой клетке присутствуют одна или две хромосомы с ЯОР, но морфология этих хромосом и структура ЯОР могут быть различны в гомологичных хромосомах в одной клетке.

Почти все исследованные рыбы из р. Белая имеют в большинстве клеток по две хромосомы с ЯОР (табл. 2.7). Наиболее часты одинарные ЯОР, хромосомы типа C1, причем оба гомолога одинаковы (клетки C1/C1, рис. 2.12). ЯОР других типов выявлены в единичных клетках. Исключение составляют самка № 3 и неотенический самец № 5. У самки преобладают клетки с одной ЯОР-несущей хромосомой типичной для остальных рыб этой популяции морфологии (клетки C0/C1), у неотенического самца - клетки с двумя хромосомами разных типов (C1/C2).

У большинства рыб р. Единка преобладают клетки с одной ЯОР-несущей хромосомой типа C1 (клетки C0/C1, табл. 2.8). У всех рыб кроме одной отмечены клетки типа C0/C2. Лишь у одной самки № 5 преобладают клетки с двумя ЯОР-несущими хромосомами (C1/C1). Как и у симы р. Белая, неотенический самец № 2 отличается по структуре хромосом с ЯОР от остальных рыб.

Как видно из этих данных, молодь симы исследованных популяций различается по наличию в кариотипе одной или двух хромосом с активными ЯОР. Число ЯОР у самок и самцов и рыб каждой популяции в целом различаются (табл. 2.9). Различия достоверны при любых вариан-

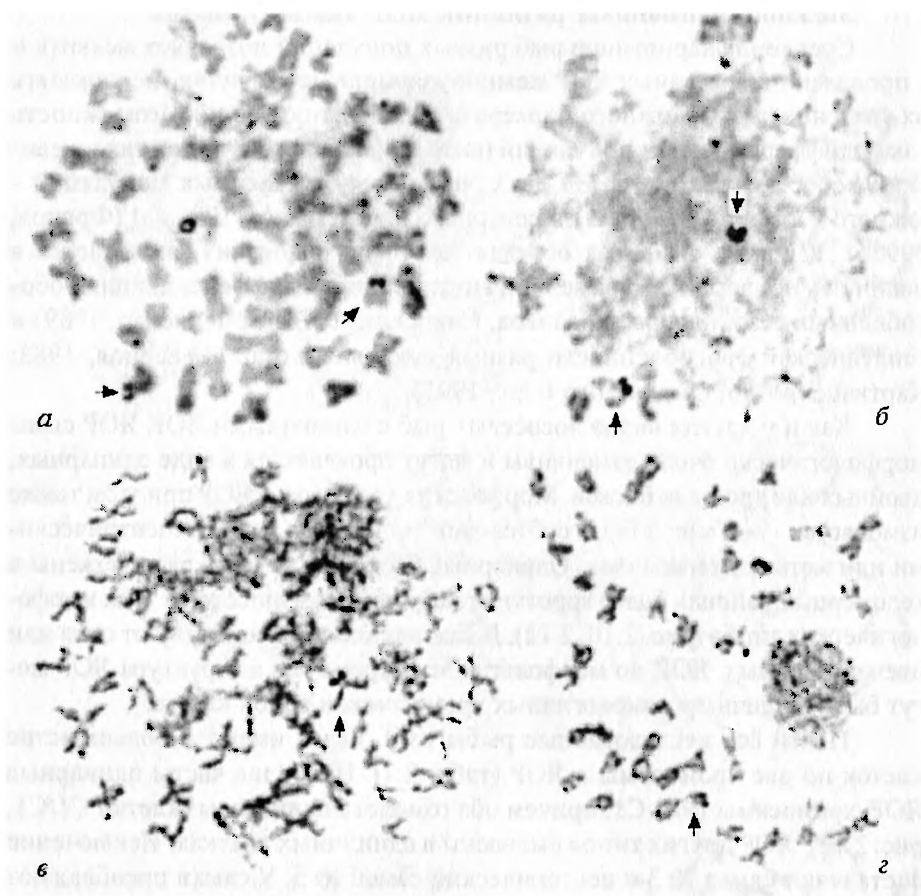


Рис. 2.12. Изменчивость ЯОР-несущих хромосом у симы *O. masou* рек Белая (а, б) и Единка (в, г).

Клетки C1/C1 (а), C1/C2 (б), C0/C1 (в) и C0/C4 (г). ЯОР указаны стрелками

тах сравнения рыб разных рек: самок с самками ($p < 0,001$), самцов с самцами ($p < 0,05$), рыб р. Белая с рыбами р. Единка в целом ($p < 0,001$). Однако различия недостоверны при сравнении самок и самцов (без учета неотенических) одной реки.

Поскольку возможная онтогенетическая компонента изменения активности ЯОР была исключена исследованием в обеих популяциях карิโอ-типов одновозрастной молодежи, наблюдаемые различия могут быть объяснены отбором в пользу того или другого варианта проявления активности

Таблица 2.7. Распределение типов ЯОР-несущих хромосом в клетках предпочки симы *O. tазои* р. Белая

Особь №, пол	Число клеток с разными типами ЯОР-несущих хромосом								Всего		Блоков на клетку
	0/1	1/1	1/2	1/3	1/4	0/2	2/2	0/4	клеток	блоков	
1♀	1	22	1						26	55	2,12
2♀		18							18	36	2,00
3♀	15	7	3			4			29	46	1,59
4♀		27	1						28	57	2,04
5♀	1	19	1			1			22	44	2,00
6♀		13	2						15	32	2,13
7♀	2	33	6						41	86	2,10
8♀	1	3							4	7	1,75
1♂	2	17	1	1	1		1		23	49	2,13
2♂	1	7							8	15	1,88
3♂		25							25	50	2,00
4♂		19	8			1			28	64	2,29
5♂н	-	12	25	2	-	-	1	-	40	111	2,78

Примечание. н - неотенический самец.

Таблица 2.8. Распределение типов ЯОР-несущих хромосом в клетках предпочки симы *O. mason* р. Единка

Особь №, пол	Число клеток с разными типами ЯОР-несущих хромосом								Всего		Блоков на клетку
	0/1	1/1	1/2	1/3	1/4	0/2	2/2	0/4	клеток	блоков	
1♀	15					6	1		22	31	1,41
2♀	8	5	2			1		1	17	27	1,59
3♀	14	1				7			22	30	1,36
4♀	5	4	2						11	19	1,73
5♀	3	15	8			2	2		30	69	2,30
1♂	12	9	7			2			30	55	1,83
2♂	20	5	2			8			35	52	1,49
3♂н	3	15	2	-	-	1	-	-	21	41	1,95

Примечание. н - неотенический самец.

Таблица 2.9. Число ЯОР в клетках предпочки симы *O. masou* рек Белая и Единка

р. Белая			р. Единка		
Особи	Всего, шт.	M ± S.d.	Особи	Всего, шт.	M ± S.d.
Самки	8	1,96 ± 0,19	Самки	5	1,67 ± 0,23
Самцы	5	2,22 ± 0,35 (2,08 ± 0,17)	Самцы	3	1,76 ± 0,23 (1,66 ± 0,24)
Всего	13	2,06 ± 0,28 (2,00 ± 0,19)	Всего	8	1,71 ± 0,49 (1,67 ± 0,32)

Примечание. В скобках - средние значения без учета неотенических самцов.

ЯОР, обусловленным конкретными условиями обитания симы в каждой реке. Вероятно, при этом за время раздельного существования данных популяций и в условиях слабого обмена особями между ними произошло закрепление разных вариантов ЯОР. У рыб р. Белая необходимый уровень транскрипции рРНК поддерживается за счет ее осуществления в двух гомологичных хромосомах с одинарными ЯОР. Наличие в большинстве клеток рыб р. Единка активных ЯОР только в одной из гомологичных хромосом компенсируется повышенной долей клеток, в которых хромосомы несут двойные ЯОР (клетки C0/C2), практически отсутствующие у рыб из р. Белая.

Среди рыб обеих популяций можно отметить по одной особи, отличных по активности ЯОР от других - это самка № 3 из р. Белая и самка № 5 из р. Единка. В клетках первой заметно меньше число блоков ЯОР, чем у остальных особей популяции, в клетках второй - заметно больше. Без учета этих двух рыб различия средних значений чисел ЯОР в клетках рыб разных популяций оказываются еще больше.

Особый интерес представляют неотенические самцы. В обеих популяциях они характеризуются активностью ЯОР, отличной от таковой у молоди, и имеют в среднем больше блоков активных ЯОР на клетку, чем остальные исследованные особи. При этом вклад неотенического самца из р. Белая в средние значения блоков ЯОР у самцов настолько заметен, что обеспечивает достоверность различий ($p < 0,01$) самок и самцов р. Белая по этому показателю.

Малое число исследованных неотенических самцов не позволяет сделать определенных выводов относительно причин такой повышенной у них активности ЯОР. Это может быть либо отбор в пользу именно такого ее варианта у рыб, созревающих в пресной воде без выхода в море, либо изменение активности ЯОР в процессе их онтогенеза либо полового со-

зревания (оба самца имели зрелые половые продукты). Возможны и другие объяснения.

Сравнение характера межпопуляционной изменчивости множественных и одиночных ЯОР позволяет предположить единство лежащего в ее основе механизма. По-видимому, в обоих случаях она обусловлена изменением транскрипционной активности рДНК, цитологически выражающейся в изменении числа выявляемых активных блоков ЯОР. В случае множественных ЯОР это изменение проявляется в варьировании числа хромосом с активными ЯОР, в каждой из которых присутствует обычно один блок ЯОР. При локализации ЯОР в одной паре хромосом разное число активных ЯОР расположено тандемно на тех же хромосомах.

2.4. Изменчивость гетерохроматиновых районов хромосом

Изменчивость гетерохроматиновых районов хромосом широко распространена и очень разнообразна как у растений, так и у животных (Jones, 1978; Борисов, 1980а; Орлов, Булатова, 1983). Предполагают, что изменение количества и локализации гетерохроматина часто играет ведущую роль в эволюционном преобразовании их кариотипов (Чуксанова, 1971; Раджабли, 1977; Орлов, Булатова, 1983; Гилева, 1990). Изменчивость гетерохроматиновых районов хромосом может проявляться в виде: 1) наличия/отсутствия дополнительных полностью гетерохроматиновых плеч. 2) варьирования размеров прицентромерных, интеркалярных или теломерных блоков гетерохроматина, которое может проявляться в виде гетероморфизма их размеров в гомологичных хромосомах, 3) варьирования числа и/или размеров гетерохроматинового блока (блоков) и, соответственно, размеров Y-хромосомы, 4) варьирования числа добавочных хромосом.

Проявлением изменчивости гетерохроматина часто являются изменения размеров и морфологии содержащих его хромосом. Вероятно, среди наиболее ярких примеров таких изменений (наряду с изменением числа дополнительных гетерохроматиновых плеч) - случаи варьирования размеров Y-хромосом, выявленные у целого ряда видов млекопитающих, в том числе и у человека (Robinson, Buckton, 1971; Воронцов и др., 1978. Орлов, Булатова, 1983; Wall, Butler, 1989; и др.).

Так, у человека в зависимости от числа гетерохроматиновых блоков (1-4 блока) размеры длинного плеча Y-хромосомы изменяются более, чем в два раза. При этом количество ДНК в Y-хромосоме варьирует

от $5,88 \times 10^{-14}$ до $10,005 \times 10^{-14}$ г (Wall, Batler, 1989). У берингийского суслика *Citellus parryi* выделяют Y-хромосомы трех размерных типов. В большинстве исследованных популяций Северо-Востока Азии и Аляски отмечены Y-хромосомы одного из типов, но в некоторых популяциях присутствуют все три (Борисов и др., 1976; Ляпунова и др., 1978; Кораблев, 1980; Torontsov et al., 1980; Кораблев, Ляпунова, 1987). У этого же вида отмечены большинство из возможных типов изменчивости гетерохроматиновых районов хромосом (Кораблев, Ляпунова, 1987).

Изменчивость количества гетерохроматина в хромосомах рыб

По-видимому, довольно изменчивыми гетерохроматиновые районы хромосом являются и в кариотипах рыб. Однако относительная большая, чем у млекопитающих, сложность методов их выявления в хромосомах (С-окрашивание и Q-окрашивание) не способствует широкому их применению в повседневной цитогенетической практике. К тому же до настоящего времени большинство цитогенетических исследований рыб ориентировано на описание новых кариотипов и решение систематических или филогенетических задач. Целенаправленные исследования хромосомного полиморфизма довольно редки. Судя по имеющимся данным распределение гетерохроматина в хромосомах рыб не отличается от такового у других животных, а в ряде случаев показано и сходство характера его изменчивости.

Наличие полностью гетерохроматиновых плеч метацентрических, субметацентрических и субтелоцентрических хромосом известно сейчас у многих видов рыб (Almeida-Toledo et al., 1981; Formacion, Uwa, 1985; Feldberg et al., 1987; Cestari, Galetti, 1992; Oliveira et al., 1993). Наибольшее число таких хромосом имеется, вероятно, в кариотипах двух видов карповых рыб - 17 пар у *Notropis lutrensis* и 19 пар у *N. venustus*, подтверждая предположение о преобладании в эволюции кариотипов североамериканских карповых механизмов, изменяющих число хромосомных плеч (Gold et al., 1986). Однако только у трех видов рыб - двух видов угрей *Anguilla anguilla* и *A. rostrata* и морского карася *Diplodus bellottii*, показана изменчивость размеров или числа гетерохроматиновых плеч (Sola et al., 1984; Soares et al., 1993).

Также лишь в нескольких случаях показано варьирование размеров и числа либо наличие гетероморфизма теломерных и прицентромерных блоков гетерохроматина (Sola et al., 1990, 1992a, b; Oliveira et al., 1993) и в одном межиндивидуальная изменчивость размеров W-хромосомы за счет варьирования размеров гетерохроматинного блока (Bertollo, Cavallaro, 1992).

Наиболее многочисленны случаи изменения количества гетерохроматина у рыб в результате варьирования числа добавочных хромосом. При этом в кариотипах некоторых видов присутствуют очень крупные полностью гетерохроматиновые добавочные хромосомы, сравнимые по размерам с самыми крупными хромосомами основных наборов хромосом (разд. 2.5)

Изменчивость количества гетерохроматина в хромосомах лососевых рыб

Одним из проявлений изменчивости количества гетерохроматина у лососевых рыб является изменчивость числа и размеров гетерохроматиновых блоков хромосом. Такая изменчивость отмечена у целого ряда видов и имеет, как правило, межпопуляционный характер.

Так, у гольца кунджи *S. leucomaenis* из рек Японии показана географическая межпопуляционная изменчивость числа крупных теломерных блоков гетерохроматина в ряде акроцентрических хромосом (Ueda, Ojima, 1983a). У атлантического лосося *S. salar* одной из североамериканских популяций выявляются до 10-13 интеркалярных и 3-4 теломерных Q-блоков, тогда как у рыб из Шотландии Q-блоки гетерохроматина вообще отсутствуют (Phillips, Hartley, 1988).

В отличие от этого у арктического гольца *S. alpinus* четырех популяций Европы и Северной Америки изменчивость гетерохроматина проявляется в различии числа Q-блоков в хромосомах. При этом маркирующим популяции признаком выступают как общее среднее число Q-блоков - 5,8 в СЗТ Канады, 11,8 на п-ве Лабрадор, 11,4 в Норвегии и 15,4 в Шотландии, так и среднее число Q-блоков, выявляемых отдельно в метацентрических и акроцентрических хромосомах (Pleyte et al., 1989). Как показано на американской озерной форели *S. namaycush* и тихоокеанском лососе чавыче *O. tshawytscha*, число и размеры Q-блоков - признаки наследуемые (Phillips et al., 1985; Phillips, Ihssen, 1986) и, следовательно, несущие их хромосомы могут использоваться как маркеры для дифференциации популяций.

Иной характер носит изменчивость гетерохроматиновых блоков, расположенных совместно с ЯОР, у двух видов, имеющих одиночные ЯОР - тихоокеанского лосося симы *O. masou* и атлантического лосося *S. salar* (Ueda et al., 1985; Woznicki, Jankun, 1994; Woznicki et al., 1994). У обоих видов она параллельна изменчивости ЯОР и выражается в варьировании у данных видов количества связанного с ЯОР гетерохроматина (два варианта у симы и пять у атлантического лосося), которое и определяет морфологию ЯОР несущих хромосом у особи. Сходный характер изменчивости

связанных с ЯОР гетерохроматиновых районов описан также у европейской форели *S. trutta* (Woznicki et al., 1997, 1998).

По-видимому, подобный характер изменчивости гетерохроматиновых районов должен наблюдаться и у других видов лососевых рыб с изменчивыми одиночными ЯОР. Общими должны быть и механизмы параллельной изменчивости этих структур. Наиболее вероятным из них представляется изменчивость транскрипционной активности рДНК, и обусловленная этим изменчивость ЯОР и связанных с ними гетерохроматиновых районов. Поэтому предлагаемый для объяснения изменчивости размеров гетерохроматиновых блоков, ЯОР и несущих их хромосом механизм множественных хромосомных перестроек, включающих парацентрические инверсии, терминальные и интерстициальные делеции вплоть до полной делеции ЯОР-несущей части хромосом (Woznicki, Jankun, 1994; Woznicki et al., 1994) представляется маловероятным. Против существования подобных перестроек ЯОР-несущих хромосом атлантического лосося свидетельствуют данные, показывающие сохранение, но чрезвычайно слабую окрашиваемость районов этих хромосом, не занятых ЯОР и гетерохроматином (Ueda, Kobayashi, 1990).

У некоторых видов сигов рода *Coregonus* - сибирской ряпушки *C. sardinella*, сига-пыжьяна *C. lavaretus pidschian* и сига-востряка *C. anaulorum*, выявлен гетероморфизм самой крупной пары двуплечих хромосом (Фролов, 1988, 1990б). В зависимости от размеров короткого плеча хромосомы этой пары могут быть метацентрическими или субметацентрическими с изменением отношения длин плеч хромосомы от $r = 1,00$ до $r = 0,33$. Широкое распространение у сигов такой изменчивости позволило рассматривать хромосомы этой пары как маркерные (Фролов, 1991в; Frolov, 1992с).

Дальнейшими исследованиями показано, что по крайней мере у трех видов сигов - европейского сига *C. lavaretus*, европейской ряпушки *C. albula* и сельдевидного сига *C. clupeaformis*, морфологическая изменчивость хромосом первой пары обусловлена почти полной гетерохроматинизацией их короткого плеча и варьированием размера гетерохроматинового блока (Jankun et al., 1995a, b; Phillips et al., 1996). Кроме того, у европейской ряпушки выявлена изменчивость числа гетерохроматиновых блоков еще в одной паре метацентрических хромосом (Jankun et al., 1995b).

Помимо рассмотренных примеров изменчивости количества и распределения гетерохроматина, у некоторых видов сигов она проявляется также в виде варьирования числа мелких, часто полностью гетерохроматиновых, добавочных хромосом (разд. 2.5).

Хотя примеров изменчивости кариотипов лососевых рыб в результате варьирования количества гетерохроматина в настоящее время чрезвычайно мало и исследования находятся в стадии накопления первичного фактического материала, перспективы таких работ очевидны, поскольку позволяют не только дифференцировать отдельные популяции широко распространенных видов, но и судить о характере и механизмах происходивших в процессе эволюции таксонов преобразований кариотипов.

2.5. Добавочные (В-) хромосомы

Характеристика В-хромосом

Большинство видов эукариот имеют в кариотипе хромосомы только одного типа - хромосомы основного набора или А-хромосомы. Наряду с этим известно большое число видов растений и животных, в кариотипах которых помимо строго необходимых А-хромосом имеются дополнительные к ним хромосомы. Это так называемые добавочные или В-хромосомы (supernumerary, additional, accessory, B-chromosomes в англоязычных работах). Их определяют как «additional dispensable chromosomes that are present in some individuals from some populations in some species, which have probably arisen from the A chromosomes but that follow their own evolutionary pathway» (Camacho, 1993: с. 2). Выделение добавочных хромосом в особый тип хромосом основано на ряде особенностей, характеризующих их как не обязательный элемент кариотипа и отличающих их от хромосом основного набора (Мошкович, 1979; Volobuev, 1981; Jones, Rees, 1982).

1. Число В-хромосом в кариотипе не постоянно и может быть различным в разных клетках и тканях особи либо у разных особей одной или разных популяций. Часто все типы изменчивости числа В-хромосом - мозаицизм, внутрипопуляционный полиморфизм и межпопуляционная изменчивость, встречаются у одного вида и характеризуются долей клеток или особей, имеющих добавочные хромосомы. Число В-хромосом поддерживается в равновесном состоянии благодаря действию разнообразных механизмов их аккумуляции и элиминации, проявляющихся в поведении В-хромосом в мейозе.

2. Размеры В-хромосом, как правило, хорошо отличают их от А-хромосом. Добавочные хромосомы в большинстве случаев гораздо мельче хромосом основного набора, однако могут быть и равны самым крупным из них. Морфология добавочных хромосом часто разнообразна, что объясняется легкостью возникновения в них хромосомных перестроек.

3. Гетерохроматиновая в большинстве случаев природа В-хромосом, как и поздняя их репликация, являются одними из основных их характеристик. Эта особенность добавочных хромосом заметно облегчила выявление с появлением методов дифференциального окрашивания хромосом, в частности метода С-окрашивания, позволяющего выявлять гетерохроматиновые районы хромосом.

4. Поведение В-хромосом в митозе и мейозе характеризуется не стабильностью. В митозе она выражается в нерегулярном расхождении хроматид, приводящем к образованию клонов клеток с разными числами В-хромосом (мозаицизму), в мейозе - в отсутствии конъюгации В-хромосом или неспецифической конъюгации негомологичных В-хромосом либо В-хромосом и А-хромосом, результатом чего является появление гамет разными наборами добавочных хромосом и внутривидовой полиморфизм.

5. В отличие от сверхчисленных А-хромосом (анеуплоидия) изменение числа В-хромосом в довольно широких пределах, как правило, не оказывает заметного влияния на нормальный рост и развитие особи-носителя этих хромосом. В то же время их влияние на фенотип многообразно, но обычно опосредовано, слабо, трудно выявляемо и не всегда отделимо от естественной изменчивости организма вследствие неоднородности окружающей среды. Случаи резкого и заметного влияния добавочных хромосом на морфологию и развитие особи редки.

Так, у растений *Haplopappus gracilis* и *Lycopersicon* присутствие В-хромосом в кариотипе вызывает изменение окраски плодов, у ржи *Secale cereale* корейских популяций снижает фертильность, а у *Plantago coronopus* одной В-хромосомы достаточно, чтобы вызвать полную стерильность мужских особей (см. Мошкович, 1979; Jones, Rees, 1982; Romera et al., 1989). У позвоночных животных показано влияние В-хромосом на поведение: доля мозаичных по В-хромосомам серебристо-черных лисиц *Vulpes fulvus* резко увеличивается при их селекции на доместикационное либо агрессивное поведение (Беляев и др., 1974б), и морфологические особенности: копытных леммингов *Dicrostonyx torquatus* с увеличением числа В-хромосом в кариотипе достоверно уменьшаются размеры черепа и тела (Гилев и др., 1981; Гилева, 1982), но, напротив, увеличивается вес тела обыкновенных лисиц *Vulpes vulpes* (Ellenton, Basrur, 1981).

Эти данные часто рассматриваются в плане приспособительного значения полиморфизма по добавочным хромосомам. В этом же аспекте оценивается их влияние на характер конъюгации и увеличение частоты рекомбинации между А-хромосомами, приводящее к увеличению частоты ре-

комбинаций при образовании гамет (Jones, Rees, 1982). В качестве прямых свидетельств приспособительного значения полиморфизма по добавочным хромосомам к экстремальным условиям можно рассматривать увеличение частоты их встречаемости в популяциях кровососущих мошек семейства Simuliidae, обитающих в загрязненных местах (Чубарева, 1985), а также корреляцию числа В-хромосом с типом почвы, влажностью, температурой, высотой произрастания над уровнем моря и т.п. у растений (Мошкович, 1979).

Распространенность В-хромосом

Обнаруженные первоначально у насекомых и растений, добавочные хромосомы сейчас известны и у многих групп позвоночных животных. Списки видов, у которых выявлены В-хромосомы, постоянно расширяются. Динамику этого процесса наглядно демонстрирует рост числа видов растений-носителей этих хромосом: 165 видов цветковых растений к 1964 году (Battaglia, 1964), свыше 400 видов к 70-м годам (Хромосомные..., 1969), более 700 видов покрытосеменных растений к 80-м годам (Мошкович, 1979) и более 1000 видов в начале 80-х годов (Jones, Rees, 1982). Несомненно, список этот будет значительно расширен, поскольку на момент появления последних сводок были известны кариотипы лишь 15% видов мировой флоры (Мошкович, 1979). В кариотипах беспозвоночных животных В-хромосомы гораздо более редки (немногим более 230 видов в начале 80-х годов) и обнаружены преимущественно в кариотипах наиболее изученных отрядов насекомых - Coleoptera, Diptera и Orthoptera (Jones, Rees, 1982).

Число видов позвоночных животных, имеющих в кариотипах добавочные хромосомы, невелико. Среди млекопитающих таких видов около 30, т.е. около 1,2% от исследованных кариологически (Volobuev, 1981; Бскасова, 1984), среди амфибий и рептилий они единичны (Morescalchi, 1967; Куприянова, 1981; Schmid et al., 1987; Елисеева и др., 1990). Помимо относительно недавнего обнаружения этих хромосом у высших позвоночных животных (Hayman, Martin, 1965; Morescalchi, 1967) это может объясняться и большей устойчивостью их кариотипов к возникновению в нем сверхчисленных элементов. Тем не менее все особенности добавочных хромосом растений и беспозвоночных животных в такой же степени характеризуют и В-хромосомы высших позвоночных животных (Volobuev, 1981; Jones, Rees, 1982).

Механизмы возникновения В-хромосом

Сходство систем и особенностей добавочных хромосом растений, беспозвоночных и позвоночных животных позволяет рассматривать их как общее явление в растительном и животном мире. Сходны и предполагаемые механизмы возникновения В-хромосом у растений и животных. Общепринято (Battaglia, 1964; Jones, 1975; Jones, 1978; Мошкович, 1979; Volobuev, 1981; Jones, Rees, 1982; Green, 1990), что добавочные хромосомы образуются из А-хромосом в результате структурных перестроек, прежде всего Робертсоновских транслокаций (рис. 2.2), приводящих к появлению мелких центрических фрагментов хромосом, либо нарушений процесса расхождения хромосом при делении клеток, приводящих к их трисомии.

Первый путь признается основным для образования мелких и точечных В-хромосом и, по-видимому, широко распространен в разных группах растений и животных (Мошкович, 1979; Volobuev, 1981; Jones, Rees, 1982). Преобладание таких В-хромосом у видов, для которых характерны эволюционные преобразования кариотипов путем хромосомных перестроек, сопровождающихся потерями прицентромерных участков хромосом (преимущественно Робертсоновских транслокаций), является тому хорошим подтверждением.

Гетерохроматиновая в большинстве случаев природа добавочных хромосом соответствует данным о локализации конститутивного гетерохроматина прежде всего в прицентромерных районах хромосом у большинства исследованных в этом отношении видов. Потери или преобразование в В-хромосомы прицентромерных гетерохроматиновых участков хромосом имеют наименее заметное влияние на жизнедеятельность организма. Возникновение В-хромосом таким путем хорошо согласуется с отмеченными особенностями этих хромосом - широкой изменчивостью их числа, поведением в митозе и мейозе и др.

Вторым путем предполагается возникновение добавочных хромосом средних и крупных размеров, сопоставимых с таковыми хромосом основного набора. В качестве предшественников В-хромосом чаще всего рассматривают мелкие аутосомы и половые хромосомы, наиболее часто подверженные нерасхождению, и трисомия по которым наименее сильно нарушает генный баланс и снижает жизнеспособность организма (Jones, Rees, 1982).

Подтверждением реальности такого пути возникновения добавочных хромосом являются данные об их морфологическом сходстве с аутосомами у растений (Мошкович, 1979) и насекомых (Hewitt, 1973), X-хромосомами растений и насекомых (Jones, Rees, 1982), структурном сход-

стве с Y-хромосомой крысовидного хомячка *Tscherskia triton* (Борисов и др., 1978; Борисов, 1980б), а также описанные случаи их ассоциации с аутосомами и половыми хромосомами в мейозе (Раджабли и др., 1978; Jones, Rees, 1982; Switonski et al., 1987). Отсутствие истинной конъюгации добавочных хромосом с хромосомами основного набора в мейозе предполагает, что первоначальная гомология между В- и А-хромосомами в значительной степени утрачивается. И наиболее вероятный, простой и частый путь достижения этого - гетерохроматинизация, приводящая к потере активности большинства генов В-хромосом и их генетического сходства с А-хромосомами.

В-хромосомы в кариотипах рыб

Добавочные хромосомы в кариотипах самого многочисленного класса позвоночных животных - рыб *Pisces*, были, по-видимому, впервые отмечены Г. Свэрдсоном (Svärdson, 1945) как очень маленькие центрические хромосомы-фрагменты в кариотипе европейского сига *C. lavaretus*. Повторное их обнаружение у рыб произошло лишь в 1976 году у североамериканской карповой рыбы *Rhynchithys cataractae* (Howell, Villa, 1976). Помимо крайне поверхностного характера большинства цитогенетических исследований рыб в тот период, выявлению В-хромосом у рыб длительное время препятствовала очень низкая разрешающая способность применявшихся методов исследования их кариотипов.

Появление современных методов анализа кариотипов рыб в сочетании с методами дифференциального окрашивания хромосом значительно интенсифицировали цитогенетические исследования рыб и быстро восполнили этот пробел. В настоящее время добавочные хромосомы описаны у 28 видов рыб (прил. 4), что составляет около 1,5% от общего числа кариологически исследованных видов. Большинство из них принадлежат к отрядам харацинообразных *Characiformes* и сомообразных *Siluriformes* рыб из неотропической области, наиболее интенсивно изучаемым в последнее десятилетие. В результате В-хромосомы описаны уже у 4,5% кариотипированных видов рыб этого региона (Oliveira et al., 1988a; Porto et al., 1992. Foresti et al., 1993). Характерно, что добавочные хромосомы выявлены пока только у пресноводных рыб и только в тех отрядах, большая часть представителей которых ведет пресноводный образ жизни.

По своим характеристикам добавочные хромосомы рыб не отличаются от таковых растений и других животных. Можно отметить лишь большое число видов, имеющих в кариотипах очень крупные В-хромосомы.

сопоставимые по размерам с самыми крупными хромосомами их основных наборов (прил. 4). Характер наследования добавочных хромосом рыб также сходен с таковым растений и других животных (Oliveira et al., 1993a), однако сведений об этом мало ввиду лишь описательного характера большинства работ.

В-хромосомы в кариотипах лососевых рыб

Первое сообщение о наличии у лососевых рыб добавочных хромосом принадлежит Г. Свердсону. При исследовании европейского сига *C. lavaretus* пяти популяций он отметил наличие в клетках приблизительно половины эмбрионов каждой из популяций очень мелких хромосом-фрагментов («very small chromosome-fragment» - Svärdson, 1945: p. 74). Они были явно центрическими, изменчивой формы и размеров (иногда приближаясь по размерам к наименьшим нормальным хромосомам), встречались в клетках нерегулярно (от 0 до 3 в клетках одного эмбриона). Это достаточно точное даже для современного методического уровня кариологических исследований описание добавочных хромосом и их распределения в кариотипе сига осталось не замеченным, поглощенное основной идеей работы Г. Свердсона - идеей о полиплоидном происхождении лососевых рыб.

В настоящее время кариотипы лососевых рыб исследованы несравненно более полно и у большинства видов всех трех подсемейств - собственно лососевых Salmoninae, сиговых Coregoninae и хариусовых Thymallinae. Из около 80 признаваемых в настоящее время видов рыб этих подсемейств (Берг, 1948; Booke, 1968, 1974; McPhail, Lindsey, 1970; Miller, 1972; Дорофеева, 1985; Глубоковский, 1995; Черешнев, 1996) известны кариотипы около 70. Однако вновь добавочные хромосомы были обнаружены и описаны у лососевых рыб только через 40 лет после работы Г. Свердсона у двух видов сигов - чира *C. nasus* (Фролов, 1986а) и сибирской ряпушки *C. sardinella* (Фролов, 1986б), а несколько позже у европейской ряпушки *C. albula* (Jankun et al., 1991) и у сига-пыжьяна *C. lavaretus pidschian* европейских популяций (Лайус, Ершов, 1988; Ершов, Лайус, 1993). Из этих видов только у чира и сибирской ряпушки добавочные хромосомы исследованы достаточно подробно.

Кариотип и В-хромосомы чира *C. nasus*

Кариологически чир был исследован из нескольких популяций. Р.М. Викторовский и Л.Н. Ермоленко (1982) описали кариотип чира р. Чаун (бассейн Восточно-Сибирского моря): $2n = 58-60$, $NF = 92$, а Т.И. Кайданова

(1983) - чира прудовой популяции: $2n = 58-60$, $NF = 96$. В обоих случаях отмечена незначительная изменчивость кариотипов на основе робертсоновских транслокаций: большинство клеток рыб обеих популяций содержат 58 хромосом, 60 хромосом отмечены в небольшом их числе. Однако характер этой изменчивости (полиморфизм или мозаицизм) из приведенных авторами данных не ясен. Добавочные хромосомы у чаунского и прудового чиров не отмечены и не видны на приводимых в этих работах фотографиях.

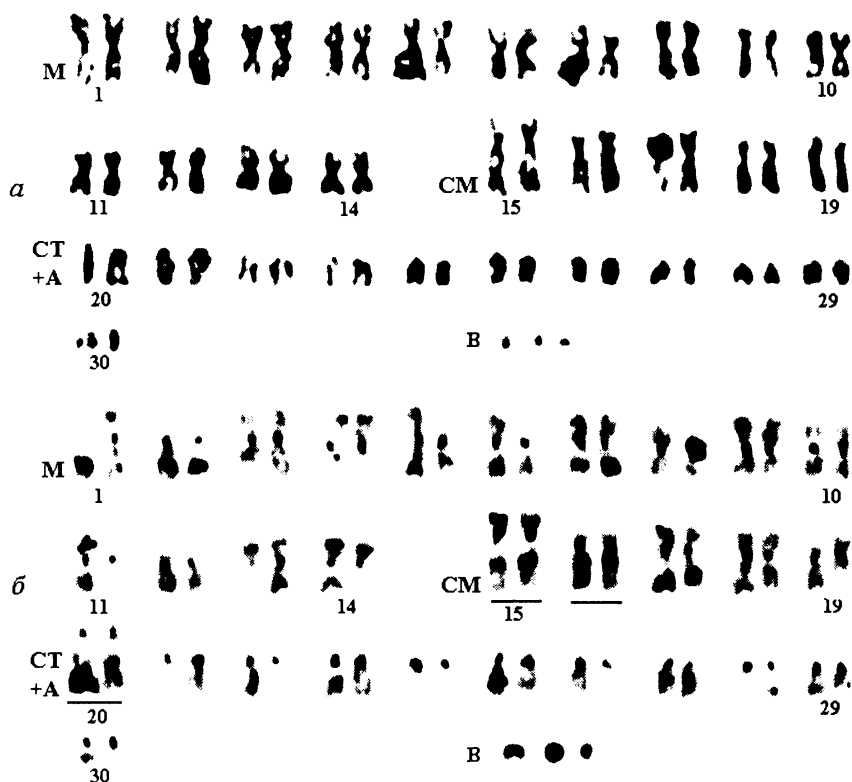


Рис. 2.13. Кариотип чира *C. nasus*, $2n = 60+B$, $NF = 98+B$.

а - окрашивание азуром-эозином, б - С-окрашивание. В - В-хромосомы. Подчеркнуты хромосомы с интеркалярными блоками гетерохроматина

Кариотипы чиров двух других популяций - р. Анадырь (бассейн Берингова моря) и р. Пенжина (бассейн Охотского моря), содержат в основном наборе 60 хромосом, $NF = 98$ (Фролов, 1986а; рис. 2.13). Кроме того, в нем присутствует варьирующее число мелких (часто гораздо более мел-

ких, чем хромосомы основного набора) и обычно полностью гетерохроматиновых хромосом, отнесенных нами к добавочным или В-хромосомам (рис. 2.13, 2.14, табл. 2.10).

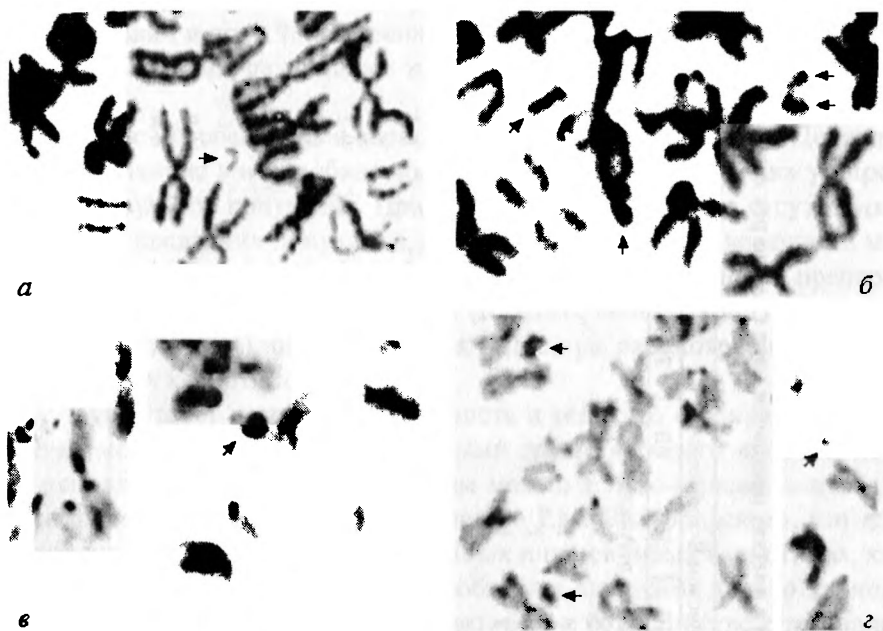


Рис. 2.14. Типы В-хромосом в кариотипе чира *C. nasus*.

а, б - окрашивание азуром-эозином, в, г - С-окрашивание. В-хромосомы указаны стрелками

По ряду характеристик этот кариотип отличается от кариотипов чиров, исследованных другими авторами.

Во-первых, число хромосом основного набора в кариотипах исследованных нами чиров р. Анадырь и р. Пенжина постоянно, тогда как у чиров других популяций оно варьирует в пределах 58-60 хромосом.

Во-вторых, кариотипы чиров рек Анадырь и Пенжина характеризуются бóльшим числом хромосомных плеч. При этом наибольшие различия по числу хромосомных плеч наблюдаются у чиров географически более близких популяций северо-востока Азии - р. Чаун и рек Анадырь и Пенжина. Эти различия можно объяснить межпопуляционной изменчивостью кариотипа чира по перичесентрическим инверсиям, если не принимать достаточными для признания видового статуса чиров с различаю-

Таблица 2.10. Распределение В-хромосом в клетках предпочки чира *S. lasius* рек Анадырь и Пенжина

Особь №, пол	Клетки с разным числом В-хромосом								Число В-хромосом	Всего клеток	
	0В	1В	2В	3В	4В	5В	6В	7В			8В
р. Анадырь											
1σ		3	17	10	5	3	1			1-6	39
2σ		1	2	7	6	1				1-5	17
3σ		2	6	8	4	2				1-5	22
4σ			3	1	2	1				2-5	7
5σ		9	2	1						1-3	12
6σ		4	7	8	6					1-4	25
1φ	1	7	5	4	4	2				0-5	23
2φ	17	7	1							0-2	25
3φ	14	3	3							0-2	20
4φ	2		6	3		2				0-5	13
5φ	10	12	8	2	2					0-4	34
6φ	2	1	1	2						0-3	6
р. Пенжина											
1σ	107	65	53	19	6	4	2		1	0-8	255
1φ	66	45	32	6	2					0-4	151
2φ	51	42	18	4	-	-	-	-	-	0-3	115

щимися по числу хромосомных плеч кариотипами. Во всяком случае, различия кариотипов симпатричных в р. Анадырь двух других сигов - сига-пыжьяна *C. lavaretus pidschian* ($2n = 80$, $NF = 102$) и сига-вострыка *C. anaulorum* ($2n = 80$, $NF = 98$), признаваемых за самостоятельные виды (Викторовский и др., 1983; Черешнев, 1983, 1996), менее значительны и также обусловлены различиями в числах хромосомных плеч такого же порядка.

Третьей особенностью кариотипов чиров рек Анадырь и Пенжина является наличие в них добавочных хромосом, отсутствующих у чиров р. Чаун и прудовой популяции. При рассмотрении причин их отсутствия у чиров двух последних популяций, необходимо учитывать, конечно, и методические трудности, обусловленные методом приготовления препаратов хромосом чиров этих популяций (McPhail, Jones, 1966; Дорофеева, Викторовский, 1974), обсуждавшиеся выше при рассмотрении методов исследования кариотипов рыб (гл. 1).

Существует некоторая вероятность и того, что столь мелкие хромосомы могли остаться не замеченными среди большого числа хромосом основного набора. В связи с этим можно только присоединиться к неоднократно высказывавшемуся мнению Р.М. Викторовского, что для полноценного суждения о столь сложных и изменчивых кариотипах, какими обладают лососевые рыбы, необходим анализ не только кариограмм, но и метафазных пластинок, которые в большинстве оригинальных работ с описаниями кариотипов лососевых рыб не приводятся. Однако представленный Р.М. Викторовским и Л.Н. Ермоленко (1982) материал по кариотипу р. Чаун (и замечание Р.М. Викторовского при просмотре моих хромосомных препаратов чира и сибирской ряпушки р. Анадырь, что таких мелких хромосом в кариотипах сигов он не наблюдал) почти полностью отвергает такую возможность и предполагает реальность межпопуляционных различий кариотипа чира по наличию в нем В-хромосом.

Кариотип и В-хромосомы сибирской ряпушки *C. sardinella*

Основной набор хромосом сибирской ряпушки р. Анадырь состоит из 80 хромосом, $NF = 98$ у самок и 81 хромосомы, $NF = 100$ у самцов. Эти различия кариотипов самок и самцов обусловлены наличием у данного вида системы множественных половых хромосом $XX-XY_1Y_2$ (разд. 3.2.3). Как и у чира, кроме хромосом основного набора в кариотипе сибирской ряпушки имеется варьирующее число мелких добавочных хромосом (табл. 2.11, рис. 2.15).

Таблица 2.11.1. Распределение В-хромосом в клетках предпочки сибирской ряпушки *C. sardinella* р. Анадырь

Особь №, пол	Клетки с разным числом В-хромосом										Число В-хромосом	Всего клеток
	0В	1В	2В	3В	4В	5В	6В	7В	8В			
1σ		1	7	2	3						1-4	13
2σ		1	2	14	10	1					1-5	28
3σ		1		4	5	6	1				1-6	17
4σ			1	3	12		2				2-6	18
5σ				1	2	6	9	5	1		3-8	24
6σ		2	12	60	3						1-4	77
1♀		1		1	6	4	3	1			1-7	16
2♀		1		1		1	2				1-6	5
3♀			18	4	2	1	1				2-5	25
4♀				2	1		1	1			3-6	4
5♀			10	5	4	1					2-5	20
6♀		2	6	2	3	1					1-5	14
7♀		1	4	27	3						1-4	35
8♀				26	1						3-4	27
9♀	6	109	4	1							0-3	120
10♀	-	-	2	22	6	-	-	-	-	-	2-4	30

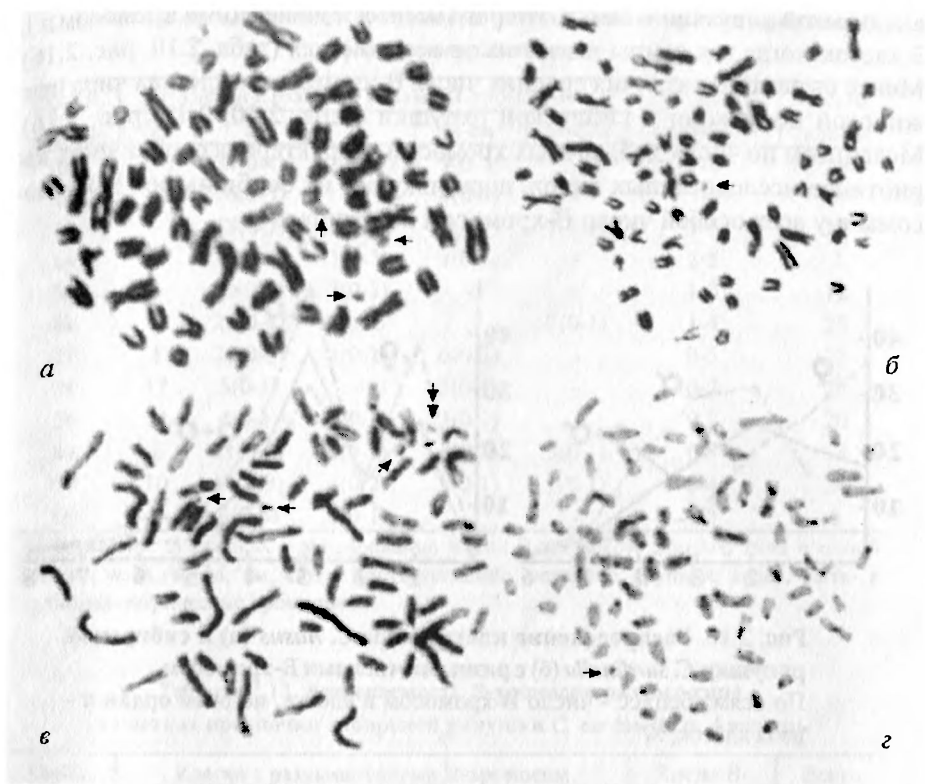


Рис. 2.15. Клетки сибирской ряпушки *C. sardinella* с разным числом В-хромосом.

а, б, в - окрашивание азуром-эозином, г - С-окрашивание. В-хромосомы указаны стрелками

Изменчивость числа добавочных хромосом у чира и сибирской ряпушки имеет сложный характер и свои особенности у каждого вида. Однако в варьировании их числа прослеживаются общие для обоих видов закономерности. Изменчивость В-хромосом у них выражается в виде внутривидового полиморфизма и мозаицизма. У чира, кроме того, наблюдаются межвидовые различия по числу добавочных хромосом, которые проявляются в наличии добавочных хромосом у чира только двух из четырех исследованных популяций - анадырской и пенжинской. При этом число В-хромосом и характер их распределения в клетках у рыб этих двух популяций также различны (табл. 2.10).

Внутривидовой полиморфизм наиболее резко выражен у чира

анадырской популяции, самки которого не имеют добавочных хромосом в 1, 3 клеток, тогда как самцы имеют их во всех клетках (табл. 2.10, рис. 2.16). Менее выражены различия средних чисел В-хромосом в клетках чира пенжинской популяции и сибирской ряпушки (табл. 2.10, 2.11; рис. 2.16). Мозаицизм по числу добавочных хромосом - характерная особенность кариотипов исследованных видов, поскольку все их особи имеют В-хромосомы и у всех особей число В-хромосом изменчиво.

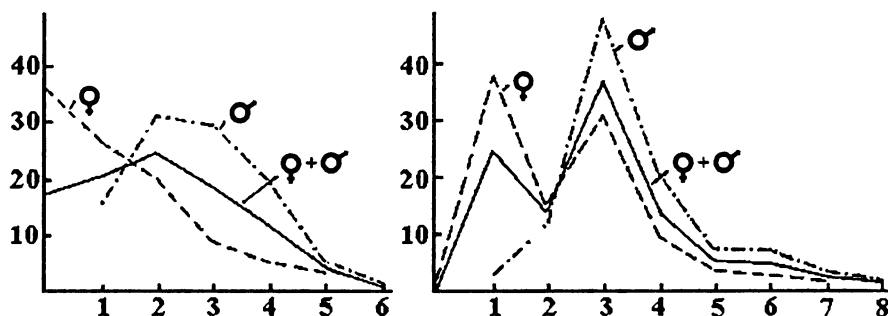


Рис. 2.16. Распределение клеток чира *C. nasus* (а) и сибирской ряпушки *C. sardinella* (б) с разными числами В-хромосом.

По осям абсцисс - число В-хромосом в клетке, по осям ординат - доля клеток, %

Мозаицизм осложняется наличием у обоих видов добавочных хромосом разных морфологических типов - метацентрических, субметацентрических и акроцентрических. При этом В-хромосомы разной морфологии могут быть не только крупными (сравнимыми по размерам с самыми мелкими акроцентрическими А-хромосомами основных наборов) или мелкими (в два-три раза мельче крупных В-хромосом), но и быть полностью либо частично гетерохроматиновыми (рис. 2.13, 2.17). Встречаемость В-хромосом разных морфологических типов различна, преобладают полностью гетерохроматиновые мелкие акро- и метацентрические (табл. 2.12, 2.13).

Добавочные хромосомы у близкого сибирской ряпушке вида - европейской ряпушки *C. albula*, к сожалению, не описаны подробно. Однако 1-2 В-хромосомы имелись в кариотипах 4 из 11 исследованных рыб из Финляндии и в 10-20% клеток у 3 из 16 особей из Польши и имели гетерохроматиновую природу (Jankun et al., 1991; 1995b).

**Таблица 2.12. Встречаемость В-хромосом разного типа в клетках предпочки
чира *C. nasus* р. Анадырь**

Особь, №, пол	Клетки с разными типами В-хромосом					Число В- хромосом	Всего клеток
	0В	а	А	м-см	М-СМ		
1♂		34(0-4)	11(0-3)	3(0-1)		1-6	39
2♂		16(0-5)		4(0-4)		1-5	17
3♂		18(0-3)	20(0-3)	4(0-1)	1(0-1)	1-5	22
4♂		6(1-4)	3(0-2)	1(0-1)		2-5	7
5♂		10(0-3)	3(0-2)			1-3	12
6♂		23(0-4)	11(0-3)		2(0-1)	1-4	25
1♀	1	21(0-5)	1(0-1)	6(0-2)		0-5	23
2♀	17	5(0-1)		3(0-1)		0-2	25
3♀	14	4(0-1)	1(0-2)	3(0-1)		0-2	20
4♀	2	11(0-3)	2(0-2)	3(0-2)	3(0-1)	0-5	13
5♀	10	17(0-3)	5(0-2)	5(0-1)	1(0-1)	0-4	34
6♀	2	4(0-4)	1(0-1)	-	-	0-3	6

Примечание. В скобках варьирование числа В-хромосом данного типа в одной клетке; а, А, м, М, см, СМ соответственно мелкие и крупные акро-, мета- и субметацентрические хромосомы.

**Таблица 2.13. Встречаемость В-хромосом разного типа
в клетках предпочки сибирской ряпушки *C. sardinella* р. Анадырь**

Особь, №, пол	Клетки с разными типами В-хромосом					Число В- хромосом	Всего клеток
	0В	а	А	м-см	М-СМ		
1♂		13(1-3)	5(0-1)	6(0-2)	4(0-2)	1-4	13
2♂		19(0-5)	12(0-2)	6(0-2)	15(0-3)	1-5	28
3♂		14(0-4)	5(0-2)	9(0-2)	12(0-3)	1-6	17
4♂		11(0-3)	8(0-4)	9(0-3)	6(0-3)	2-6	18
5♂		22(1-5)	2(0-2)	19(0-4)	9(0-3)	3-8	24
6♂		60(0-3)	16(0-1)	42(0-3)	20(0-2)	1-4	77
1♀		15(0-3)	9(0-3)	3(0-3)	12(0-3)	1-7	16
2♀		4(0-4)	2(0-3)	4(0-1)	1(0-2)	1-6	5
3♀		20(0-3)	8(0-2)	8(0-2)	8(0-2)	2-5	25
4♀		4(0-3)	2(0-4)	1(0-1)		3-6	4
5♀		15(0-3)	12(0-2)	8(0-2)	9(0-2)	2-5	20
6♀		11(0-3)	5(0-3)	3(0-2)	5(0-1)	1-5	14
7♀		18(0-3)	12(0-1)	8(0-2)	17(0-2)	1-4	35
8♀		13(0-3)	9(0-2)	14(0-3)	13(0-3)	3-4	27
9♀	6	32(0-1)	7(0-1)	35(0-2)	8(0-1)	0-3	120
10♀	-	26(0-4)	6(0-2)	15(0-3)	10(0-2)	2-4	30

Примечание. Обозначения как в таблице 2.12.

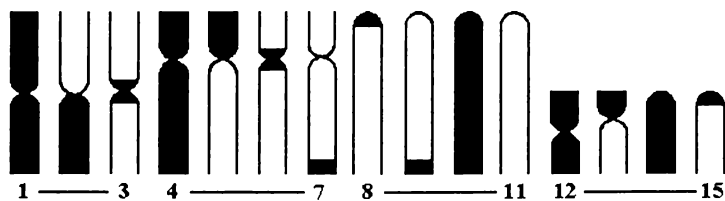


Рис. 2.17. Распределение гетерохроматина в В-хромосомах чира *C. nasus* и сибирской ряпушки *C. sardinella*.

1-3 крупные метацентрические, 4-7 крупные субметацентрические, 8-11 крупные акроцентрические, 12-15 - мелкие В-хромосомы

В-хромосомы в кариотипе сига *C. lavaretus*

Сведения о добавочных хромосомах в кариотипе европейского сига из Финляндии и Польши также не многочисленны. Они выявлены у 34 из 72 исследованных рыб шести популяций в 2,6-37,1% клеток. Встречаются в количестве 0-4 и имеют гетерохроматиновый блок только вблизи центромеры. Морфологически они акроцентрические, метацентрические отмечены только у одной особи (Jankun et al., 1995a).

Данные о добавочных хромосомах сига из р. Кереть бассейна Белого моря (Ершов, Лайус, 1993) более подробны и показывают их значительное сходство с добавочными хромосомами чира и сибирской ряпушки. Они также встречаются в кариотипе не всех рыб (в данном исследовании они отмечены у 18 из 32 кариотипированных рыб), но, в отличие от чира и сибирской ряпушки, зависимости их распределения от пола рыб не наблюдается.

Как и чир и сибирская ряпушка, все особи сига р. Кереть мозаичны по числу В-хромосом в клетках (0-5 добавочных хромосом, в среднем 1-2). при этом В-хромосомы имеются в большинстве клеток. Размеры и морфология добавочных хромосом сига р. Кереть также сходны с таковыми чира и сибирской ряпушки: они представлены преимущественно мелкими акроцентрическими хромосомами, редко метацентрическими, или крупными акроцентрическими, сходными по размерам с мелкими хромосомами акроцентрического ряда (Ершов, Лайус, 1993).

Возможные механизмы образования В-хромосом сигов

Столь заметное сходство характеристик добавочных хромосом чира, сибирской ряпушки и европейского сига предполагает сходство механизмов их возникновения и последующей эволюции у этих видов. Эти меха-

низмы можно предположить, исходя из размеров и морфологии добавочных хромосом, а также преобладающих механизмов эволюции кариотипов лососевых (в том числе и сиговых) рыб.

Наиболее вероятно, что столь малые большей частью по размерам В-хромосомы могли возникнуть как центрические фрагменты А-хромосом, образующиеся в результате хромосомных перестроек типа робертсоновских транслокаций акроцентрических или субтелоцентрических хромосом (рис. 2.2). Наличие в предполагаемом предковом для всех лососевых рыб кариотипе большого числа субмета-субтелоцентрических хромосом (разд. 4.1) может объяснить возникновение в результате их робертсоновских транслокаций добавочных хромосом всех размеров.

Робертсоновские транслокации играли, по-видимому, основную роль в эволюционном преобразовании кариотипов лососевых рыб. При этом чир имеет наиболее эволюционно продвинутый кариотип среди сигов - $2n = 58-60$, $NF = 92, 96, 98$, а сибирская ряпушка - $2n = 80, 81$, $NF = 98, 100$, по степени продвинутости кариотипа занимает промежуточное положение между ним и наименее продвинутым видом - тугуном *C. tugun*, у которого $2n = 86$, $NF = 106$ (Викторовский и др., 1983). Очевидно, что робертсоновские транслокации внесли заметный вклад в формирование кариотипов обоих видов.

На основе робертсоновских транслокаций можно объяснить возникновение добавочных хромосом всех морфологических типов, отмеченных у чира, сибирской ряпушки и сига. А локализация гетерохроматина главным образом в узкой прицентромерной зоне большинства хромосом основных наборов этих и других видов сигов (Фролов, 1986а, б; Jankun et al., 1991; Phillips et al., 1996; рис. 2.13, 2.15, 3.6) объясняет преимущественно гетерохроматиновую природу образующихся при этом В-хромосом. С другой стороны, наличие добавочных хромосом в кариотипах сигов является подтверждением ведущей роли робертсоновских транслокаций в преобразовании кариотипов этих рыб.

Образование добавочных хромосом чира и сибирской ряпушки путем трисомии и последующей инактивации сверхкомплектных А-хромосом, по-видимому, не имело столь большого значения. С помощью этого механизма можно объяснить лишь возникновение крупных акроцентрических В-хромосом этих видов, сопоставимых по размерам с самыми мелкими аутосомами. Возможно, наличие частично гетерохроматиновых крупных акроцентрических В-хромосом (рис. 2.17) является как раз свидетельством их недавнего возникновения таким путем. В качестве косвенного подтверждения возможности такого механизма образования добавочных

хромосом у сиговых рыб можно рассматривать наличие очень мелких акроцентрических хромосом в кариотипе наименее продвинутого вида сигов - тугуна (Викторовский и др., 1983), которые по размерам сравнимы с крупными В-хромосомами чира и сибирской ряпушки.

В формировании систем добавочных хромосом чира, сибирской ряпушки и сига в их современном виде, принимали, вероятно, участие и разнообразные хромосомные перестройки, приводившие к изменению их формы и размеров. Таким структурным перестройкам добавочные хромосомы подвержены точно так же, как и А-хромосомы. Однако в силу гетерохроматиновой природы В-хромосом, характера их наследования и эволюционных последствий их изменений перестройки В-хромосом допустимы гораздо чаще, поскольку их результат не отражается заметно на развитии особей (Волобуев, 1978; Jones, Rees, 1982).

Исходя из этого можно допустить возникновение у чира, сибирской ряпушки и сига первоначально добавочных хромосом одного морфологического типа, а именно наиболее часто встречающихся акроцентрических. Последующие перестройки этих хромосом - транслокации, делеции, дупликации, образование дополнительных гетерохроматиновых плеч, могли привести к образованию из них метацентрических и субметацентрических В-хромосом, а также существенно изменить размеры исходных акроцентрических В-хромосом. Превращение акроцентрических В-хромосом в метацентрические возможно и в результате нарушения их деления, как это происходит, например, при образовании изо-В-хромосом (Мошкович, 1979).

По-видимому, добавочные хромосомы распространены у сиговых рыб гораздо шире, чем это известно сейчас. Основанием для такого предположения может служить лишь недавнее их обнаружение (повторное после Г. Свердсона - Svärdson, 1945) у сига-пыжьяна европейских популяций (Лайус, Ершов, 1988; Ершов, Лайус, 1993; Jankun et al., 1995a) и европейской ряпушки (Jankun et al., 1991, 1994, 1995b).

Характерно, что ранее кариотипы были исследованы еще у четырех подвидов *C. lavaretus* и сига-пыжьяна пяти других популяций от западной Европы до северо-востока Азии (Прокофьева, 1935; Кайданова, Ефанов, 1976; Кайданова, 1980, 1983; Рухкян, Аракелян, 1980; Викторовский, Ермоленко, 1982; Викторовский и др., 1983; Фролов, 1988). Однако за исключением сига шведских популяций (Svärdson, 1945) ни в одном случае добавочные хромосомы в кариотипе сига не были обнаружены.

Точно также добавочные хромосомы имеются в кариотипе европейской ряпушки Финляндии и Польши, но, по-видимому, отсутствуют у нее в популяциях Швеции (Nygren et al., 1971b; Jankun et al., 1991, 1994).

Вполне вероятно, что межпопуляционная изменчивость не только по числу, но и по наличию/отсутствию добавочных хромосом характерна не только для чира, но и для других видов сигов и возможно их обнаружение у других видов, исследованных до настоящего времени только из одной популяции.

Одна из причин выявления добавочных хромосом лишь в некоторых локальных популяциях и только у некоторых видов сигов заключается, возможно, в экологических особенностях мест обитания этих популяций. На разных группах растений и животных показано, что в пределах возможных условий обитания вида распространение В-хромосом ограничено местами с наиболее оптимальными для вида условиями, и в этом проявляется адаптивное значение этих хромосом для вида (Мошкович, 1979; Jones, Rees, 1982; Camacho, 1993).

Другой причиной, определяющей характер географического распространения добавочных хромосом, может быть исторический фактор, т.е. время и место их возникновения у данного вида, а также возможности распространения кариотипа с добавочными хромосомами по арсалу вида. Вероятно, для сиговых рыб этот момент наиболее важен, поскольку северные речные системы, в которых они обитают, неоднократно подвергались коренным перестройкам в результате оледенений и колебаний уровня океана (Линдберг, 1972; Черешнев, 1986, 1992, 1998). Результатом этих перестроек являлись изменения русл рек и, соответственно, изменяющиеся условия обитания и возможности расселения видов.

С учетом этого значительные различия кариотипов чиров географически близких чаунской и анадырской популяций (в том числе и по числу плеч хромосом основного набора), также как их практическая идентичность у чиров рек Анадырь и Пенжина, не удивительны, если принять во внимание время и характер расселения этого вида.

Наиболее вероятно проникновение чира в бассейн рек Анадырь и Пенжина через верховья р. Колымы в плиоцене, когда существовал единый Анадырско-Пенжинский речной комплекс (Черешнев, 1986, 1996а, 1998). Возникновение добавочных хромосом в кариотипе чира этих рек произошло, вероятно, позже, поскольку они отсутствуют в кариотипе чира р. Чаун, входившей в плиоцене в состав Сибирско-Аляскинского речного комплекса. Однако они должны были возникнуть в кариотипе чира до разделения речных систем Анадыря и Пенжины на границе плиоцен-плейстоцена (Черешнев, 1996а, 1998). Наблюдаемые различия кариотипов чиров рек Анадырь и Пенжина и р. Чаун являются, таким образом, отражением разобщенного существования популяций этих рек в течение длительного времени.

Несмотря на столь давнее обособление (выражающееся в значительных кариологических различиях), генетические различия чиров рек Чаун и Анадырь, выявляемые по белковым маркерам, не велики (Ермоленко, 1991а). Они намного меньше, чем межпопуляционные различия сибирской ряпушки или сига-пыжьяна тех же популяций (Ермоленко, 1989а, б; 1991б), хотя сиг-пыжьян обеих популяций имеет идентичный кариотип (Викторовский и др., 1983).

Возможно, существенные кариологические различия, в том числе и наличие или отсутствие в кариотипе добавочных хромосом, являются причиной наибольшей среди сиговых рыб (и лососевых рыб в целом) изменчивости у чира разных популяций количества ДНК, минимальное и максимальное количество которой у него различаются более, чем в два раза (Lockwood, Derr, 1992). С учетом всех этих данных чира можно рассматривать как один из наглядных примеров неравномерности темпов кариологической, биохимической и молекулярной эволюции.

ПОЛОВЫЕ ХРОМОСОМЫ В КАРИОТИПАХ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ

Дифференциация половых хромосом у подавляющего большинства животных согласно теории, предложенной Х.Дж. Мюллером (Muller, 1914), происходит путем потери функциональной активности и редукции непарной Y- либо W-хромосомы гетерогаметного пола. Вначале в одной из пар аутосом появляется определяющий пол ген, разные аллели которого обуславливают развитие мужского либо женского пола. Результатом этих генетических различий между половыми хромосомами является подавление между ними кроссинговера, что, наряду с гетерогаметностью, способствует сохранению в половой хромосоме гетерогаметного пола (Y- или W-хромосоме) вредных рецессивных мутаций. Находясь всегда в гетерозиготном состоянии, эти мутации способны накапливаться, приводя к потере функциональной активности и гетерохроматинизации части этой хромосомы. Завершает процесс элиминация гетерохроматинового участка Y- (W-) хромосомы, приводя к появлению морфологических различий между половыми хромосомами.

Возникающие при этом системы половых хромосом у позвоночных животных очень разнообразны (см. Vorontsov, 1973). В простых случаях в кариотипе присутствует одна пара половых хромосом - системы определения пола XX-XY при мужской гетерогаметности или ZZ-ZW при женской гетерогаметности. У большинства видов низших позвоночных животных половые хромосомы изоморфны.

Например, гетероморфные половые хромосомы выявлены только у 145 видов рыб (табл. 3.1) и около 20 видов амфибий (Vorontsov, 1973; Morescalchi, 1973, 1977a; Green, 1988a, b; Schmid et al., 1986, 1988, 1992; и др.). Напротив, у млекопитающих половые хромосомы, как правило, гетероморфны, их изоморфизм отмечен только у нескольких видов (Орлов, Булатова, 1983). У них преобладает XX-XY система определения пола, системы множественных половых хромосом либо аберрантные системы определения пола очень редки (Vorontsov, 1973; Гилева, 1981; Орлов, Булатова, 1983).

Таблица 3.1. Типы цитогенетического определения пола у рыб

Отряд	Система определения пола						Число видов
	XX-XY	X ₁ X ₂ X ₁ X ₂ -X ₁ X ₂ Y	XX-XY ₁ Y ₂	ZW-ZZ	Z ₁ Z ₂ W- Z ₁ Z ₂ Z ₁ Z ₂	ZW ₁ W ₂ ZZ	
Rajiiformes	1						1
Anguilliformes	1	1		6			8
Clupeiformes		1			1		2
Cypriniformes	6	1		3	1		11
Characiformes	4	2	1	12		1	20
Siluriformes	14	1		4			19
Gymnotiformes	1		1				2
Salmoniformes	10	1	1				12
Stomiiformes	1						1
Aulopiformes				2			2
Myctophiformes	1	3					4
Gobiesociformes	1						1
Cyprinodontiformes	5	5		11			21
Beryciformes	3	1					4
Zeiformes	1						1
Gasterosteiformes	1			1			2
Synbranchiformes	1						1
Perciformes	10	15	1	3	1		30
Pleuronectiformes		1		1			2
Tetraodontiformes	-	1	-	-	-	-	1
Всего видов	61	33	4	43	3	1	145

Примечание. По данным: Kirpichnikov, 1981; Ojima, 1982, 1983; Васильев, 1985; Rishi, 1989; опубликованных позже оригинальных работ.

Дифференциация половых хромосом у рыб

Для рыб характерно сочетание разных типов регуляции пола у представителей одного отряда и даже семейства. Например, все четыре из них, выделяемые у рыб (Кирпичников, 1979), встречаются у представителей отряда Cyprinodontiformes. Гермафродитизм отмечен у *Rivulus marmoratus* (Cyprinodontidae), а полигенное определение пола у *Xiphophorus helleri* и двух видов рода *Limia* (Poeciliidae) (Кирпичников, 1979). В то же время некоторые виды того же семейства Poeciliidae *Xiphophorus variatus*, *X. milleri*, *X. montezumae* и др., имеют изоморфные половые хромосомы, маркированные по генам окраски (Kallman, 1983). У других представителей рода *Xiphophorus* - *X. xiphidium* и *X. maculatus*.

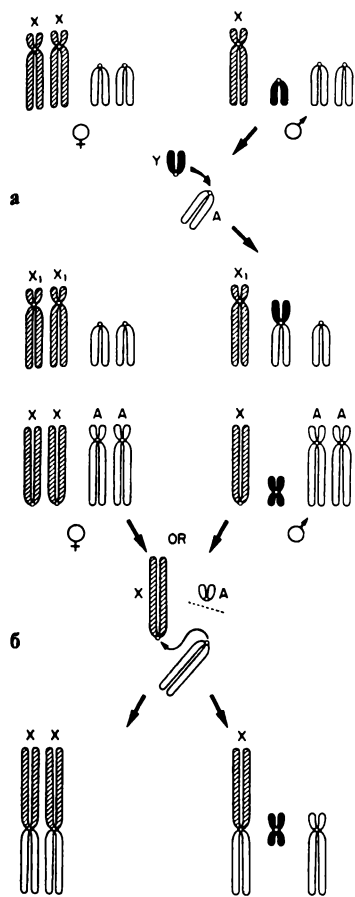


Рис. 3.1. Механизмы образования систем множественных половых хромосом (Ohno, 1979).

а - система $X_1X_1X_2X_2-X_1X_2Y$,
б - система $XX-XY_1Y_2$

обнаружены гетероморфные половые хромосомы при мужской гетерогаметности (Foerster, Anders, 1977; Ahija et al., 1979), тогда как сильно дифференцированные половые хромосомы при женской гетерогаметности выявлены у видов близкого рода *Gambusia* (Campos, Hubbs, 1971; Black, Howell, 1979; Rab, 1984). Совершенно необычный механизм определения пола выявлен у *Xiphophorus maculatus*: в большинстве исследованных популяций обнаружены три половых хромосомы - W, X, и Y. Три генотипа - WY, WX или XX, могут иметь самки и два самцы - XY и YY (Kallman, 1973; Orzack et al., 1980).

Дифференциация половых хромосом у рыб осуществляется в большинстве случаев несколько иначе, чем у других животных. Сначала изоморфные половые хромосомы также различаются по наличию в них разных аллелей одного или нескольких определяющих пол генов (Кирпичников, 1979; Gold, 1979). Морфологические же различия между половыми хромосомами рыб возникают путем разнообразных хромосомных перестроек. Инверсии и делеции приводят к незначительным различиям их морфологии (Ojima, 1982, 1983), а транслокации половых хромосом на аутосомы - к образованию систем множественных половых хромосом (рис. 3.1), которые у рыб очень разнообразны, многочисленны и наиболее легко выявляются. Такой двухэтапный механизм дифференциации

половых хромосом у рыб обуславливает часто существование разных систем половых хромосом у представителей одного семейства и даже рода (табл. 3.1).

Гетерохроматинизация половых хромосом как промежуточного этапа дифференциации половых хромосом у рыб, как правило, не происхо-

дит, а гетерохроматин в них, как и в других хромосомах, локализован обычно лишь в прицентромерных районах (Thorgaard, 1976; Park, Grimm, 1981; Ojima, 1982; Ojima, Ueda, 1982; Ueda, 1983; Almeida-Toledo et al., 1984; и др.). При этом генетические различия половых хромосом в большинстве случаев остаются, по-видимому, на уровне немногих определяющих пол генов. Лишь у некоторых видов гетерохроматинизированы значительные участки половых хромосом.

Так, у карася *Carassius auratus* половые хромосомы изоморфны, но короткие плечи субметацентрических X-хромосом полностью состоят из гетерохроматина, тогда как в Y-хромосоме они эухроматиновые (Ojima, Takai, 1979). У некоторых видов харациновых рыб Characidae разных родов, имеющих сходные кариотипы и систему определения пола ZW-ZZ, гетерохроматин занимает почти полностью длинное плечо W-хромосомы и составляет 80% от длины хромосомы (Galetti, Foresti, 1986; Feldberg et al., 1987; Moreira-Filho et al., 1993). По размерам эта W-хромосома превосходит самые крупные хромосомы кариотипа на 30-40%, что объясняется как раз аккумуляцией в ней гетерохроматина.

3.1. Генетическая дифференциация половых хромосом лососевых рыб

У большинства кариологически исследованных видов лососевых рыб гетероморфные половые хромосомы не выявлены. Очевидно, это можно объяснить не только доминировавшим длительное время подходом к анализу их кариотипов (исследование кариотипов единичных особей с игнорированием их пола, описание кариотипов неколоницированных эмбрионов, малое число исследуемых у каждой особи клеток - часто 2-5, очень поверхностный анализ кариотипов), который не способствовал выявлению гетероморфных половых хромосом, но и тем, что половые хромосомы у лососевых рыб находятся на разных стадиях дифференциации и у большей части видов действительно изоморфны.

В большинстве случаев изоморфные половые хромосомы у лососевых рыб не выявляются и с помощью методов дифференциального окрашивания хромосом, в том числе и метода С-окрашивания (Abe, Muramoto, 1974; Фролов, 1981, 1988; Ueda, 1983; Ueda, Ojima, 1983; и др.), эффективного для выявления гетерохроматинизированных Y- (W-) хромосом у других животных. По-видимому, такие половые хромосомы действительно различаются лишь по наличию в них разных аллелей одного или немногих определяющих пол генов, а их генетическая дифференциация не

сопровождалась гетерохроматинизацией. На незначительные генетические различия половых хромосом лососевых рыб указывают и результаты опытов по гормональной инверсии пола и получению у них жизнеспособного гиногенетического и андрогенетического потомства.

Инверсия пола у лососевых рыб

В ходе многочисленных экспериментов показана возможность полной гормональной инверсии пола у всех исследованных в этом отношении видов. Причем изменение пола возможно в обе стороны - как генетических самок в фенотипических самцов, так и генетических самцов в фенотипических самок (Donaldson, Hunter, 1982; Yamazaki, 1983). Для некоторых видов показаны нормальное развитие и плодовитость инвертированных особей.

Скрещивание инвертированных особей с нормальными позволяет судить о типе гетерогаметности у изучаемого вида. Потомство от скрещивания инвертированных самок (фенотипических «самцов») с нормальными самками состоит только из самок при XX-XY системе определения пола либо из самок и самцов при ZW-ZZ системе определения пола. При скрещивании инвертированных самцов (фенотипических «самок») с нормальными самцами потомство состоит из самцов и самок при XX-XY системе определения пола и только из самцов при системе определения пола ZW-ZZ.

Таким путем показана мужская гетерогаметность у радужной форели *Parasalmo gairdneri*, кижуча *Oncorhynchus kisutch*, чавычи *O. tshawytscha* и атлантического лосося *Salmo salar* (Johnston et al., 1979; Okada et al., 1979; Hunter et al., 1982, 1983; Johnston, Youngson, 1984). Гетерогаметность самцов кижуча и чавычи была подтверждена исследованием наследования некоторых связанных с полом генов (Devlin et al., 1991, 1994; Du et al., 1993; Forbes et al., 1994), а также предположена на основании характера наследования некоторых Q-блоков в хромосомах эмбрионов чавычи (Phillips et al., 1985).

Эти же эксперименты позволяют судить и о степени изменений, происходящих при генетической дифференциации половых хромосом рыб. В потомстве от скрещивания инвертированных самцов (фенотипических XY-«самок») с нормальными XY-самцами должны получаться особи трех генотипов: XX (нормальные самки), XY (нормальные самцы) и YY-самцы при соотношении самок и самцов 1:3 в случае жизнеспособности YY-самцов.

Показано, что YY-самцы вполне жизнеспособны у кижуча, имею-

щего, по-видимому, изоморфные половые хромосомы (Hunter et al., 1982). У радужной форели, имеющей гетероморфные половые хромосомы (Thorgaard, 1977; Ueda, Ojima, 1984с), YY-самцы нежизнеспособны по одним данным (Johnston et al., 1979), но наряду с YY-гермафродитами не только жизнеспособны, но и плодовиты по другим (Chevassus et al., 1988). Жизнеспособность YY-самцов также свидетельствует об очень незначительных генетических различиях половых хромосом у кижуча и радужной форели. Этих различий, однако, вполне достаточно для доминантного определения Y-хромосомой мужского пола: у радужной форели в фенотипических самцов развиваются даже триплоиды с XXУ конституцией (Thorgaard, Gall, 1979).

Гиногенез и андрогенез у лососевых рыб

Сведения о типе гетерогаметности и степени генетической дифференциации половых хромосом дает также анализ гиногенетического и андрогенетического потомства, развивающегося исключительно за счет генетического материала яйца либо сперматозоида. В случае мужской гетерогаметности гиногенетическое потомство состоит только из самок - генотип XX, в случае женской - из самцов ZZ и самок WW (если последние жизнеспособны). Андрогенетическое потомство состоит из самок XX и самцов YY при мужской гетерогаметности либо только из самцов ZZ при женской гетерогаметности. Таким путем показана мужская гетерогаметность кижуча (Refstie et al., 1982), подвида симы *Oncorhynchus masou rhodurus* (Onozato, 1989; 1993), горбуши *O. gorbusha* (Максимович, Петрова, 1980), атлантического лосося *S. salar* (Johnston, MacIachlan, 1994, Johnston, Stet, 1995) и женская у одного из видов сигов - пеляди *Coregonus peled* (Полякова, 1985, 1987; Полякова, Мостовская, 1988). Опытами по андрогенезу симы показаны также не только жизнеспособность, но и плодовитость YY-самцов (Onozato, 1989; 1993).

Гиногенез у пеляди

Наиболее интересны результаты экспериментов по гиногенезу у пеляди (Полякова, 1985, 1987; Полякова, Мостовская, 1988), свидетельствующие о вероятности существования у нее множественных изоморфных половых хромосом.

Первое гиногенетическое поколение пеляди состоит из самок и самцов, что предполагает у данного вида женскую гетерогаметность. Однако соотношение полов в этом поколении 3 самки: 1 самец отвергает пред-

положение о простой системе определения пола ZW-ZZ, так как в этом случае должно развиваться равное число особей обоих полов (WW-самки из W-гамет и ZZ-самцы из Z-гамет). Система определения пола у пеляди должна включать множественные половые хромосомы ZZWW ZZZZ при полиморфизме определяющих пол генов (Полякова, 1985; Полякова, Мостовская, 1988). Однако получение от ZZWW-самки в первом гиногенетическом поколении соотношения 3 самки: 1 самец требует допущения, что Z- и W-хромосомы пеляди исходно гомологичны, различаются только по определяющим пол генам, в мейозе должны конъюгировать с образованием тетравалента и расходятся в дочерние клетки случайно. Из образующихся в этом случае WW-, ZW-, ZW- и ZZ-гамет и возможно получение в потомстве наблюдаемого соотношения полов 3:1 (жизнеспособная WWW-самка, 2 нормальные ZZWW-самки и нормальный ZZZZ-самец).

В этом случае объяснимы и результаты, полученные во втором гиногенетическом поколении - наличие в потомстве одних гиногенетических самок только самок, а в потомстве других гиногенетических самок - и самок и самцов (Полякова, 1987; Полякова, Мостовская, 1988). Очевидно, что в первом случае потомство получено от WWW-самки, а во втором - от гиногенетической самки с нормальным генотипом ZZWW (соотношение полов в потомстве должно быть 3:1, как и в первом гиногенетическом поколении).

Такое объяснение результатов экспериментов предполагает наличие у пеляди полиморфизма по половым хромосомам, поскольку в норме скрещивание ZZWW-самки с ZZZZ-самцом должно привести к появлению в потомстве ZZZW-самцов (из ZW- и ZZ-гамет), а их скрещивание с ZZWW-самками - к появлению ZWWW-самки. Учитывая очень слабую генетическую дифференциацию половых хромосом у лососевых рыб, существование такого полиморфизма половых хромосом (ZZWW- и ZWWW-самки, ZZZZ- и ZZZW-самцы) представляется вполне возможным, тем более что свободное скрещивание особей с такими генотипами в сумме дает соотношение полов в потомстве 1:1. Наиболее часто встречающимися при такой системе определения пола должны быть генотипы ZZWW (самки) ZZZW (самцы).

Полиморфизм половых хромосом не является у пеляди исключением. Случаи полиморфизма изоморфных половых хромосом известны и у некоторых других рыб, например WY, WX, XX-XY, YY у *Xiphophorus maculatus* (Poeciliidae) и ZW, ZW'-ZZ у *Scardinius erythrophthalmus* (Cyprinidae) (Kallman, 1973; Orzack et al., 1980; Koehler et al., 1995).

Гетерохроматинизация половых хромосом является важным этапом их дифференциации у животных многих таксонов. Практически во всех случаях гетерохроматинизации и последующему уменьшению размеров подвергаются Y- либо W-хромосомы гетерогаметного пола. У большинства видов рыб как с изоморфными, так и гетероморфными половыми хромосомами гетерохроматинизация половых хромосом не происходит. В настоящее время она показана лишь у некоторых видов - *Carassius auratus auratus* (Ojima, Takai, 1979), *Poecilia sphenops* (Haaf, Schmid, 1984) и четырех близких видов харациновых рыб рода *Leporinus* (Galetti, Foresti, 1986). При этом у последних увеличение размеров W-хромосомы и ее гетерохроматинизация происходили путем аккумуляции гетерохроматина (Galetti, Foresti, 1986).

У лососевых рыб гетерохроматинизации изоморфных половых хромосом также не происходит, и кариотипы самок и самцов не различаются по набору выявляемых гетерохроматиновых блоков (Abe, Muramoto, 1974, Thorgaard, 1977, 1978; Фролов, 1981, 1989, 1990а, б; Ueda, Ojima, 1984а, б; Phillips, Ihssen, 1985; Шеленкова, 1986, 1987а).

Исключением является лишь чавыча *O. tshawytscha*, у которой наблюдается полиморфизм Q-окрашивания нескольких пар акроцентрических хромосом (Phillips et al., 1985). Хотя работа выполнена на эмбриональном материале, анализ одной из пар этих хромосом в потомстве трех скрещиваний показал, что различия в ее окрашивании носят наследственный характер. Кроме того, один из типов окрашивания был отмечен примерно у половины эмбрионов и отсутствовал в гетерозиготном состоянии. Это позволило достаточно уверенно предположить связь наблюдаемого полиморфизма в окрашивании с половым диморфизмом при системе определения пола XX-XY (Phillips et al., 1985). При этом морфологически идентичные X- и Y-хромосомы различаются только по величине гетерохроматиновых блоков: Y-хромосома имеет окрашиваемый участок больших размеров, чем X-хромосома. Подобные различия могли возникнуть, по-видимому, только одним путем - за счет гетерохроматинизации дополнительного участка Y-хромосомы.

Отмечено у самцов чавычи и наличие повторяющихся последовательностей ДНК, отсутствующих у самок (Devlin et al., 1991, 1994). Эти результаты хорошо согласуются с данными о гетерогаметности самцов чавычи, полученными в экспериментах по инверсии пола (Hunter et al., 1983) и при исследовании связанного с Y-хромосомой псевдогена GH-psi

(Du et al., 1993) у этого вида. Однако окончательным подтверждением существования у чавычи таким образом дифференцированных половых хромосом будут, конечно, идентичные результаты Q-окрашивания, полученные при исследовании кариотипов половозрелых рыб.

3.2. Морфологическая дифференциация половых хромосом лососевых рыб

Целенаправленные исследования кариотипов рыб были начаты в 30-е годы нашего столетия, однако длительное время они сдерживались методическими трудностями, не позволявшими осуществлять подробный анализ кариотипов и тем более структуры хромосом. Большинство работ было ограничено установлением чисел хромосом у исследуемых видов. Прогресс был достигнут лишь после 1956 года, когда в практику цитогенетики были введены колхицин и гипотонический раствор (Ford, Hamerton, 1956). В результате к середине 70-х годов были известны кариотипы уже 500 видов рыб (Park, 1974; Ojima et al., 1976). Тогда же были получены первые данные о наличии у рыб гетероморфных половых хромосом (Chen, 1969; Ebeling, Chen, 1970). К настоящему времени кариотипы описаны, вероятно, у около 2000 видов рыб, гетероморфные половые хромосомы известны у 145 из них (табл. 3.1) или около 7% кариотипированных видов.

Лососевые рыбы (собственно лососевые Salmoninae, сиговые Coregoninae и хариусовые Thymallinae) кариологически исследованы, пожалуй, лучше других рыб. Однако данные о цитогенетических механизмах определения пола у них длительное время отсутствовали, что приводило к предположению об изоморфности половых хромосом у большинства видов (Кирпичников, 1979; Gold, 1979; Kirpichnikov, 1981). Основываясь на этом предположении, большинство исследователей обращали внимание на различия кариотипов рыб разных популяций или рас, потомков разных вариантов скрещиваний и мозаицизм, но только не на различия кариотипов особей разных полов. Как правило, пол кариологически исследуемых особей вообще не учитывался.

Как результат такого подхода, первые сообщения о наличии у лососевых рыб гетероморфных половых хромосом появились, когда кариотипы большинства широко распространенных видов были уже известны. Причем обнаружены они были у радужной форели *P. gairdneri* (Thorgaard, 1977) и нерки *O. nerka* (Thorgaard, 1978), кариотипы которых до этого исследовались неоднократно. Дальнейшие исследования не толь-

ко подтвердили эти сообщения (Ueda, 1983; Ueda, Ojima, 1984a, б; Шеленкова, 1986, 1987a), но и привели к обнаружению гетероморфных половых хромосом у трех других видов лососевых рыб - американской озерной форели *S. namaycush* (Phillips, Ihssen, 1985), камчатской микижи *P. mykiss* (Фролов, 1989) и сибирской ряпушки *C. sardinella* (Фролов, 1990б). В свете изложенного не удивительно, что кариотипы первых двух из этих трех видов ранее также неоднократно исследовались. Характерной особенностью гетероморфных половых хромосом лососевых рыб является разнообразие формируемых в результате их морфологической дифференциации систем цитогенетического определения пола.

Система XX-XY

Под *Parasalmo*

XX-XY система цитогенетического определения пола выявлена у трех видов лососевых рыб, в том числе и у радужной форели - первого вида лососевых, у которого были выявлены гетероморфные половые хромосомы (Thorgaard, 1977, 1983; Thorgaard, Gall, 1979). Половыми хромосомами у радужной форели является единственная пара субтелоцентрических хромосом, короткие плечи которых изоморфны у самок и гетероморфны у самцов. Отмечен полиморфизм Y-хромосомы: у некоторых из исследованных самцов половые хромосомы изоморфны либо короткое плечо Y-хромосомы средних между типичными X- и Y хромосомами размеров. В среднем самцы с неразличимыми половыми хромосомами составляют около 17% от общего числа самцов популяции, но в некоторых популяциях их значительно больше (Thorgaard, 1983).

Подтверждением именно такой трактовки гетероморфизма субтелоцентрических хромосом радужной форели явилось описание таких же различий кариотипов самок и самцов в линиях радужной форели, разводимой в Японии (Ueda, Ojima, 1984b). В одной из двух исследованных линий в кариотипах самцов половые хромосомы гетероморфны, тогда как у самцов другой - изоморфны. Предполагается, что эти различия обусловлены разной морфологией Y-хромосомы самцов-основателей данных линий (Ueda, Ojima, 1984b). Очень незначительные морфологические различия половых хромосом явились, вероятно, одной из причин того, что они были выявлены у радужной форели более чем через 20 лет после первоописания ее кариотипа (Bundenberg de Jong, 1955).

Кариотипы камчатских представителей рода *Parasalmo*, в том числе и микижи *P. mykiss*, также исследовались неоднократно (Васильев, 1975б).

Горшкова, 1978, 1980; Фролов, 1981; Горшкова, Горшков, 1985), однако различия кариотипов самок и самцов выявлены не были. Не были они отмечены и при С-окрашивании хромосом микижи (Фролов, 1981), эффективным для выявления половых хромосом (а именно Y- и W-хромосом) у других позвоночных животных (Sing et al., 1980; Гилева, 1981; De Lucca, 1984), ввиду отсутствия их гетерохроматинизации.

Значительное сходство, если не идентичность кариотипа камчатской микижи с кариотипом американской радужной форели стимулировало повторное исследование кариотипа камчатской микижи (Фролов, 1989). Анализ большего числа клеток от каждой особи позволил показать существование морфологических различий субтелоцентрических хромосом у самок и самцов микижи. При одинаковых по остальным характеристикам кариотипах ($2n = 58$, $NF = 104$) у самцов в большинстве клеток короткие плечи субтелоцентрических хромосом гетероморфны, а у самок - изоморфны (табл.3.2; рис. 3.2, 3.3).

Таблица 3.2. Распределение числа хромосом и морфология субтелоцентрических (СТ) хромосом в клетках предпочки микижи *P. mykiss*

Особь №, пол	Число клеток с			Всего клеток	СТ хромосомы	
	2n=56	2n=57	2n=58		изоморфные	гетероморфные
1♂		1	35	37	9	28
2♂		1	21	26	7	19
3♂		1	16	18	1	17
4♂	3	4	14	31	14	17
5♂	1		19	20	8	12
1♀			24	25	23	2
2♀			20	29	26	3
3♀			22	32	31	1
4♀			26	27	27	
5♀			23	25	23	2
6♀		1	30	32	28	4
7♀	-	-	26	28	26	2

Примечание. Число хромосом подсчитывалось не во всех метафазных пластинках, в которых анализировались СТ хромосомы.

Из трех возможных причин наблюдаемых различий - разной степени спирализации коротких плеч гомологичных субтелоцентрических хромосом, ошибок точной идентификации столь малых участков хромосом и реально существующего гетероморфизма, имеющиеся данные позволяют

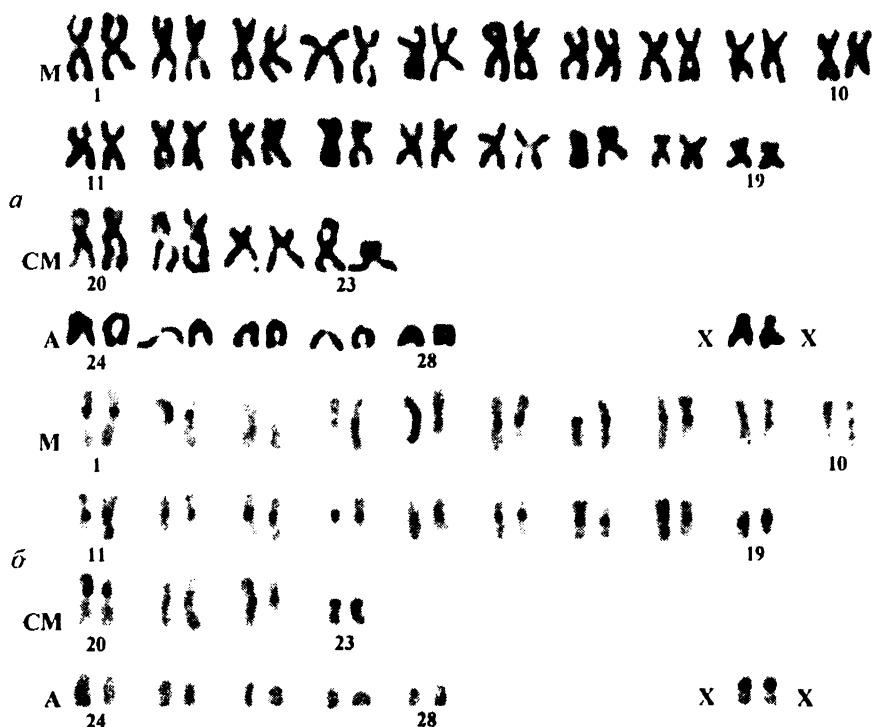


Рис. 3.2. Кариотип самки микижи *P. mykiss*, $2n = 58$, $NF = 104$. а - окрашивание азуром-эозином; б - С-окрашивание

с большой долей уверенности исключить две первые. При их определяющем влиянии на результаты анализа доли клеток с изоморфными и гетероморфными субтелоцентрическими хромосомами у самок и самцов должны быть приблизительно равны. Однако полученные данные свидетельствуют не о случайном, а о закономерном характере наблюдаемых различий, т.е. в пользу наличия у микижи морфологически дифференцированных половых хромосом.

Незначительное число клеток самок и самцов с «нетипичной» для них морфологией субтелоцентрических хромосом может быть объяснено как раз двумя первыми причинами. У самцов доля таких клеток значительно больше, чем у самок и может быть проявлением полиморфизма короткого плеча Y-хромосомы, отмечаемого и у близкого микиже вида радужной форели (Thorgaard, 1977, 1983; Ueda, Ojima, 1984b). Известна такая изменчивость Y-хромосом и у позвоночных животных других таксонов.

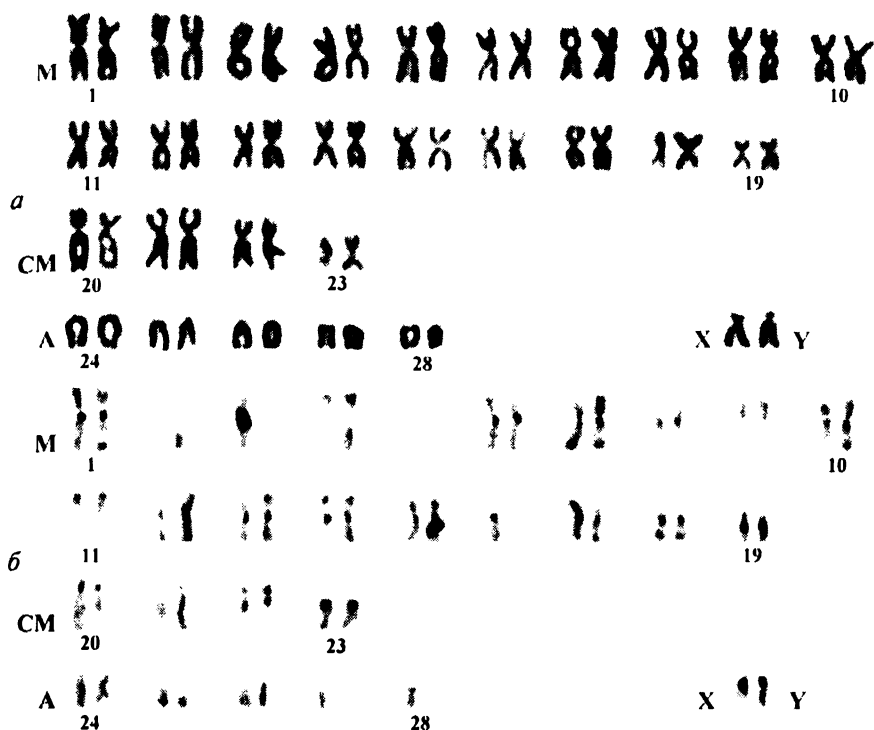


Рис. 3.3. Кариотип самца микижи *P. mykiss*, $2n = 58$, $NF = 104$.
Обозначения как на рис. 3.2

являясь отражением процесса морфологической дифференциации половых хромосом (разд. 2.4).

Близкий, если не идентичный, с микижей кариотип описан у другого камчатского представителя рода *Parasalmo* - камчатской семги *P. pensinensis* - $2n = 60-62$, $NF = 108$ и $2n = 58$, $NF = 104$ (Васильев, 1975б; Горшкова, Горшков, 1985). Гетероморфные субтелоцентрические хромосомы также отмечены в некоторых клетках самцов этого вида (Горшкова, Горшков, 1985). Однако их кариотип не был исследован подробно, и авторы предположили в качестве причины наблюдаемой изменчивости разную степень спирализации гомологичных субтелоцентрических хромосом.

Также очень сходны с кариотипом радужной форели кариотипы некоторых других американских представителей рода - *P. gilae*, *P. aguabonita*, *redband trout* (Miller, 1972; Gold, Gall, 1975; Beamish, Miller, 1977; Gold,

1977), но кариотипы их исследованы лишь поверхностно.

Под *Salvelinus*

К моменту выявления гетероморфных половых хромосом у гольцов рода *Salvelinus* кариотипы многих из них были уже известны, а некоторых исследовались неоднократно (Wright, 1955; Wahl, 1960; Nygren et al., 1971a; Davisson et al., 1973; Викторовский, 1978; и др.). Однако различия кариотипов самок и самцов ни в одной из работ не были отмечены. Напротив, при дифференцированном исследовании их кариотипов подчеркивалось отсутствие таких различий (Davisson et al., 1973).

В то же время на фотографиях метафазных пластинок одного из представителей этого рода - американской озерной форели *S. namaycush*, в некоторых работах (например, Kligerman, Bloom, 1977) наблюдаются явные различия в морфологии одной из пар крупных двуплечих хромосом. Эти различия отмечали некоторые исследователи (Викторовский, 1978), однако причина их была не ясна из-за крайней ограниченности имевшегося материала.

Новые методы кариологических исследований (в данном случае метод Q-окрашивания) позволили показать, что отмечавшийся гетероморфизм мета-субметацентрических хромосом у американской озерной форели обусловлен наличием в ее кариотипе гетероморфных половых хромосом (Phillips, Ihssen, 1985, 1986). Эти хромосомы оказались изоморфны у самок и гетероморфны у самцов. Гетероморфизм обусловлен наличием в коротком плече X-хромосомы ярко светящегося при Q-окрашивании блока гетерохроматина, отсутствующего в коротком плече Y-хромосомы. Короткое плечо Y-хромосомы меньше короткого плеча X-хромосомы на величину этого блока. Морфологические различия X- и Y-хромосом незначительны и надежно выявляются только при специфическом Q-окрашивании гетерохроматина.

Авторы (Phillips, Ihssen, 1985, 1986) трактуют эти различия половых хромосом озерной форели как начальный этап их дифференциации путем добавления гетерохроматинового материала к X-хромосоме. Однако характерной чертой дифференциации половых хромосом у всех диплоидных бисексуальных организмов является ее осуществление в результате изменений непарной Y- или W-хромосомы (Bull, 1978).

Исключения из этого правила, т.е. дифференциация половых хромосом путем изменения X-хромосомы, чрезвычайно редки и надежно доказаны, по-видимому, только у двух видов черепах (Bull et al., 1974; Sites et al., 1979) и одного вида рыб - карася *C. auratus* (Ojima, Takai, 1979).

Более вероятным кажется предположение о морфологической диф-

ференциации половых хромосом озерной форели путем делеции теломерного гетерохроматинового участка Y-хромосомы. Косвенно оно подтверждается наличием светящихся гетерохроматиновых Q-блоков в теломерных районах крупных мета-субметацентрических хромосом у другого представителя рода - мальмы *S. malma*, у которой эти хромосомы, однако, изоморфны (Abe, Muramoto, 1974).

Гетероморфизм блоков гетерохроматина в одной из пар крупных двуплечих хромосом отмечен еще у двух видов гольцов, филогенетически близких американской озерной форели, - американской ручьевой форели *S. fontinalis* и арктического гольца *S. alpinus* (Phillips, Zajicek, 1982; Phillips, Ihssen, 1985). У обоих видов размеры этих хромосом близки таковым половых хромосом озерной форели, но у этих видов природа гетероморфизма цитогенетическими методами не установлена. Однако опыты по гибридизации пробы ДНК, выделенной из короткого плеча Y-хромосомы американской озерной форели, с хромосомами американской ручьевой форели и арктического гольца позволяют утверждать, что и у этих видов крупные мета-субметацентрические хромосомы являются половыми и предположить эволюционный консерватизм Y-хромосомы гольцов, близких американской озерной форели (Reed et al., 1995).

В этом плане интересна изменчивость кариотипов, выявленная нами у трех видов гольцов - малоротой палии *S. elgyticus*, боганидской палии *S. boganidae* и гольца Таранца *S. taranetzi*. Филогенетически все они близки арктическому гольцу, имеют сходные с ним кариотипы и пару крупных мета-субметацентрических хромосом, являющихся у арктического гольца, вероятно, половыми. Однако особенностью кариотипов этих трех видов является мозаицизм по робертсоновской транслокации: у всех трех видов $2n = 76-78$ или $2n = 76-79$ (табл. 2.1 - 2.3), приводящей к образованию дополнительной крупной мета-субметацентрической хромосомы (рис. 2.3 - 2.5). Кроме того, самки и самцы этих трех видов различаются по преобладанию у них клеток с 78 или 77 хромосомами. Наиболее ярко эта особенность кариотипа выражена у гольца Таранца (табл. 3.3).

Не ясно, является ли наблюдаемая изменчивость отражением начальной стадии морфологической дифференциации половых хромосом у данных видов путем транслокации половых хромосом или эволюционного изменения их кариотипов путем робертсоновских транслокаций в сторону меньшего ($2n = 76$, $NF = 98$) числа хромосом относительно исходного состояния ($2n = 78$, $NF = 98$). Для решения этого вопроса необходимы, в частности, эксперименты по гибридизации ДНК, подобные проведенным на арктическом гольце.

Таблица 3.3. Доли клеток с разным числом хромосом у самок и самцов малоротой палии *S. elgyticus*, боганидской палии *S. boganidae* и гольца Таранца *S. taranetzi*

2n	<i>S. elgyticus</i>		<i>S. boganidae</i>		<i>S. taranetzi</i>	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂
2n = 76		7,2%	5,6%	14,0%	1,4%	8,0%
2n = 77	44,1%	85,6%	44,4%	74,0%	7,0%	67,3%
2n = 78	55,9%	7,2%	50,0%	12,0%	90,2%	24,1%
2n = 79	-	-	-	-	1,4%	0,6%

Система $X_1X_1X_2X_2 - X_1X_2Y$

Данная система половых хромосом известна лишь у одного из видов тихоокеанских лососей - нерки *O. nerka*. У остальных пяти видов рода, за исключением чавычи *O. tshawytscha*, различия в морфологии либо окрашиваемости хромосом самок и самцов не выявлены. Нерка наряду с горбушей *O. gorbuscha* изучена кариологически наиболее подробно из всех тихоокеанских лососей. Как и в случае с радужной форелью, ее кариотип был известен в течение длительного времени, прежде чем различия кариотипов самок и самцов были выявлены в американских популяциях (Thorgaard, 1978).

В то же время для нерки азиатских популяций длительное время считались установленными различия кариотипов рыб разных сезонных рас: $2n = 56$, $NF = 102$ у нерки ранней расы и $2n = 58$, $NF = 104$ у нерки поздней расы (Горшкова, 1978, 1980; Черненко, 1980; и др.). Основная причина этого кроется, очевидно, в том, что в более ранних работах при анализе кариотипа нерки использовался преимущественно эмбриональный материал, а взрослые особи либо молодь с дифференцированными гонадами лишь единично.

Кроме того, в некоторых азиатских популяциях нерки отдельные самцы, как оказалось, имеют сходный с самками кариотип $2n = 58$, $NF = 104$ (Fukuoka, 1972; Шеленкова, 1986). Немаловажное значение имело, видимо, и самое первое описание кариотипа североамериканской нерки, состоящего из 56 хромосом, $NF = 102$ (Simon, 1963). Последующие исследования, однако, показали полную идентичность кариотипов нерки американских и азиатских популяций (Ueda, 1983; Ueda, Ojima, 1984a; Шеленкова, 1986, 1987a, б; Фролов, 1990a) и наличие у нее единой системы половых хромосом.

Кариотипы самок и самцов нерки различаются очень явно по числу хромосом: $2n = 58$, $NF = 104$ у самок и $2n = 57$, $NF = 104$ у самцов (табл. 3.4). Они заключаются в наличии у первых 46 мета- и субметацентрических и 12 акроцентрических хромосом, а у вторых 47 мета- и субметацентрических и 10 акроцентрических хромосом (рис. 3.4, 3.5).

Таблица 3.4. Распределение числа хромосом в клетках предпочки нерки

O. nerka оз. Азабачьего

Особь №, пол	Число клеток с 2n			Всего клеток	Особь №, пол	Число клеток с 2n			Всего клеток
	56	57	58			56	57	58	
Ранняя раса					Поздняя раса				
1σ		43		43	1σ		5		5
2σ	1	28		29	2σ		31	1?	32
3σ		26		26	3σ	3	34		37
4σ	2	26		28	4σ		28		28
5σ	1	26		27	5σ		34		34
6σ		32		32	6σ		30		30
7σ	2	29		31	7σ		39		39
8σ		29		29	8σ		29		29
9σ		28		28	9σ	4	37		41
10σ		28		28	10σ		30		30
1♀	1		9	10	1♀		1	19	20
2♀		2	30	32	2♀		1	24	25
3♀			26	26	3♀			31	31
4♀			35	35					
5♀			30	30					
6♀			28	28					
7♀	-	1	28	29					

Единственно возможный механизм возникновения таких различий и системы определения пола - Y-аутосомная транслокация (Thorgaard, 1978; рис. 3.1). Исходя из структуры кариотипа нерки, можно уверенно предполагать, что исходные Y- и X-хромосомы, как и участвовавшая в транслокации аутосома, были акроцентрическими, а транслокация относится к Робертсоновским, наиболее распространенным в эволюции кариотипов лососевых рыб, либо центромерно-центромерным tandemным. Непарная метацентрическая хромосома самцов в этом случае является транслоцированной A^Y -хромосомой, а две из акроцентрических хромосом - X_1 - и X_2 -хромосомами (исходной X-хромосомой и аутосомой). У самок по две X_1 - и X_2 -хромосомы, т.е. на две акроцентрические хромосомы больше.

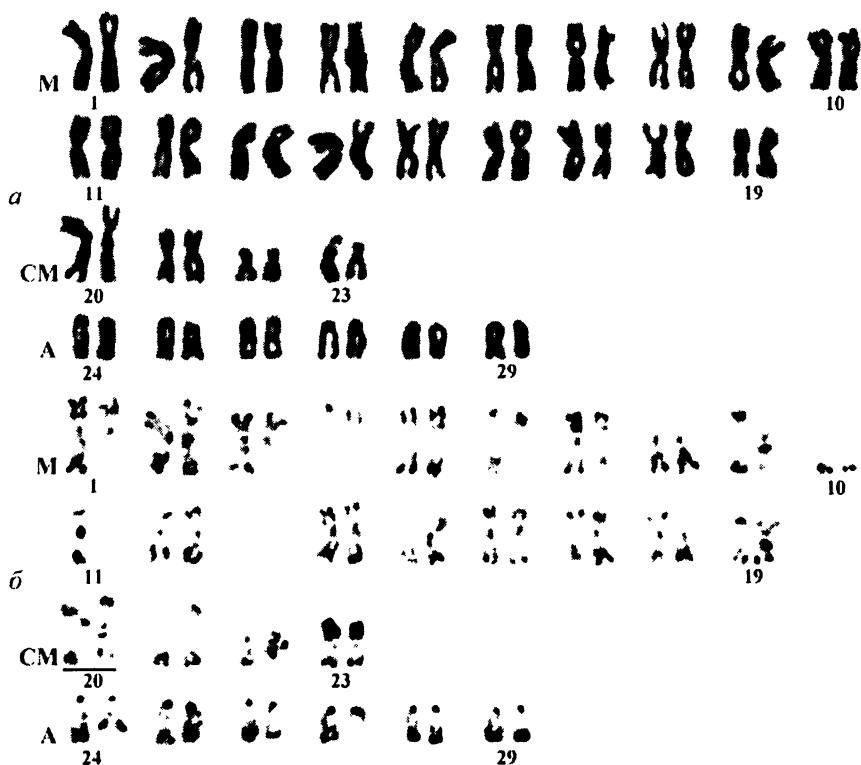


Рис. 3.4. Кариотип самки нерки *O. nerka*, $2n = 58$, $NF = 104$.

а - окрашивание азуром-эозином; б - С-окрашивание. Подчеркнуты CM хромосомы с интеркалярными блоками гетерохроматина

По-видимому, эта транслокация осуществилась без потери материала участвовавших в ней хромосом, поскольку ни в одной из акроцентрических хромосом кариотипа нерки вторые короткие плечи не выявляются. В образовавшейся в результате транслокации Y-хромосоме сохранены, скорее всего, обе центромеры исходных Y-хромосомы и аутосомы, поскольку Y-хромосома имеет в два раза больший гетерохроматиновый блок в прицентромерном районе, чем любая из акроцентрических хромосом (Шеленкова, 1987а; Фролов, 1990а; см. рис. 3.5), а в некоторых случаях этот блок гетерохроматина выглядит двойным (Шеленкова, 1987б). Одна метацентрическая хромосома с подобным окрашиванием, хотя и помещенная автором в первую пару, имеется и в кариотипе самца нерки японской популяции (Ueda, 1983: fig. 4). У самок метацентричес-

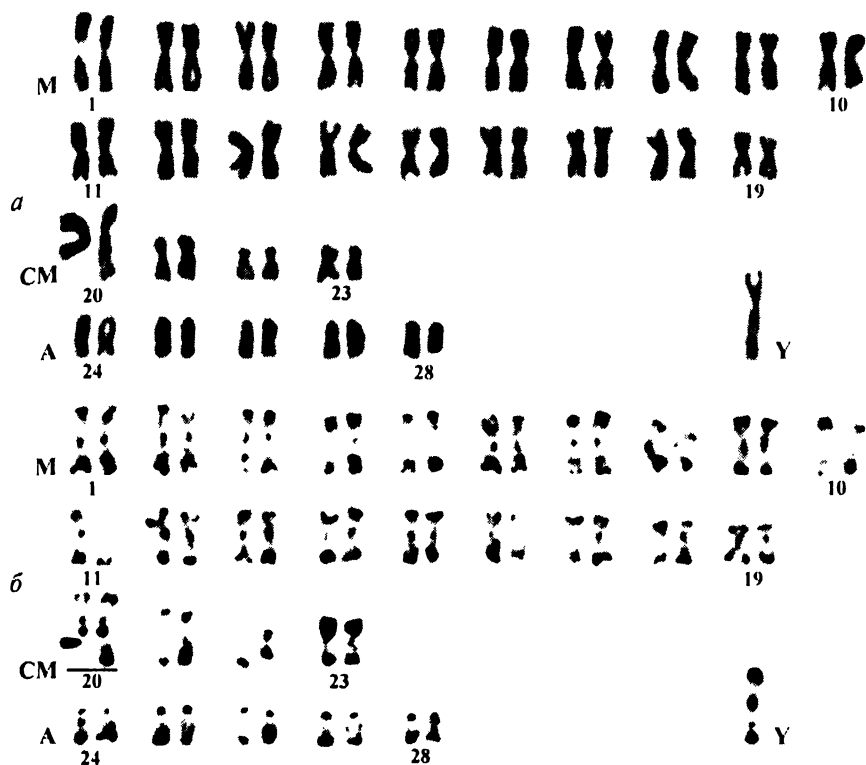


Рис. 3.5. Кариотип самца нерки *O. nerka*, $2n = 57$, $NF = 104$.

Обозначения как на рис. 3.4

ких хромосом с подобным окрашиванием прицентромерного района нет. Идентификация X_1 - и X_2 -хромосом с помощью использованного метода С-окрашивания хромосом оказалась невозможной: все акроцентрические хромосомы кариотипов самок и самцов нерки имеют близкие размеры и сходное распределение гетерохроматина.

Система $XX\text{-}XY_1Y_2$

Система половых хромосом, включающая множественные Y-хромосомы, известна только у одного вида - сибирской ряпушки *C. sardinella* (подсемейство Coregoninae) (Фролов, 1990б). Хотя кариотипы большинства видов сиговых рыб известны, а обитающих на территории России

практически всех (прил. 3), различия кариотипов самок и самцов у других видов не известны. Помимо возможности наличия у остальных видов сиговых рыб изоморфных половых хромосом, выявление гетероморфных хромосом у них сталкивается с трудностями, обусловленными структурой их кариотипов.

У большинства видов сигов он содержит 80 хромосом, из которых относительно легко идентифицируются только 18-20 двуплечих. Одноплечие хромосомы образуют ряд постепенно уменьшающихся по размерам хромосом, в котором разбивка их на пары условна даже при использовании метода С-окрашивания. Выявление гетероморфных половых хромосом в таком кариотипе реально лишь при условиях, что они двуплечие, одна из них гетерохроматинизирована либо при наличии множественных половых хромосом, т.е. при различии чисел хромосом в кариотипах самок и самцов.

Именно различия кариотипов самок и самцов сибирской ряпушки по числу хромосом (табл. 3.5) и числу двуплечих хромосом способствовали выявлению у нее гетероморфных половых хромосом. В кариотипе самок 18 двуплечих хромосом (8 мета- и 10 субметацентрических), а в кари-

Таблица 3.5. Распределение числа хромосом в клетках предпочки сибирской ряпушки *C. sardinella* р. Анадырь (без В-хромосом)

Особь №, пол	Число клеток с 2n							Всего клеток
	76	77	78	79	80	81	82	
1♂	1	1	1	1	1	8		13
2♂	3	1	1	1	1	21		28
3♂	4	1		1		11		17
4♂		1	2		1	14		18
5♂	1			2	4	17		24
6♂			1	4	10	67	4*	87
1♀	1	2	1	2	10			16
2♀	1		2		2			5
3♀		1	7	1	16			25
4♀				1	3			4
5♀	2		2	2	14			20
6♀		1		2	11			14
7♀		1	1	8	25			35
8♀			3	2	20	2*		27
9♀		1	2	13	98	6*		120
10♀	-	-	1	4	24	-	-	30

* Возможен подсчет крупных акроцентрических В-хромосом.

отипе самцов 19 (10 мета- и 9 субметацентрических) (рис. 3.6 - 3.8). Одноплечих хромосом 62 у рыб обоих полов. Таким образом, кариотип самок $2n = 80$, $NF = 98$, кариотип самцов $2n = 81$, $NF = 100$.

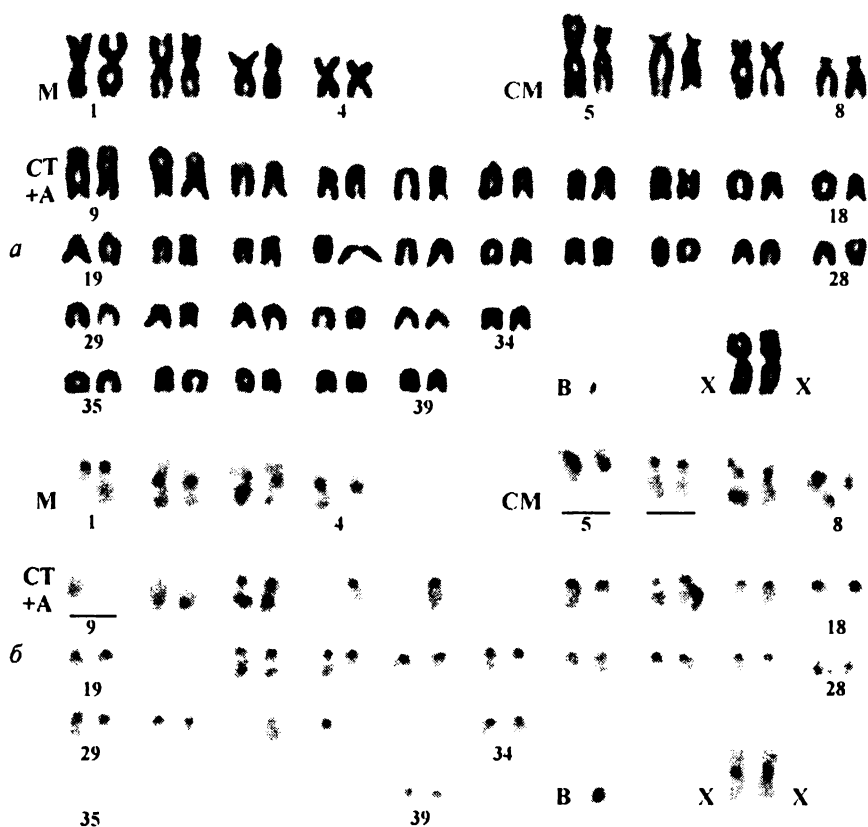


Рис. 3.6. Кариотип самки сибирской ряпушки *C. sardinella*, $2n = 80+B$, $NF = 98+B$.

а - окрашивание азуром-эозином; б - С-окрашивание. В - В-хромосомы. Подчеркнуты хромосомы с гетерохроматиновыми плечами и интеркалярными блоками гетерохроматина

Такие различия кариотипов самок и самцов предполагают наличие у сибирской ряпушки мужской гетерогаметности и цитогенетического механизма определения пола по типу $XX-XY_1Y_2$. Эта система определения пола хорошо известна у позвоночных животных, в том числе млекопитающих

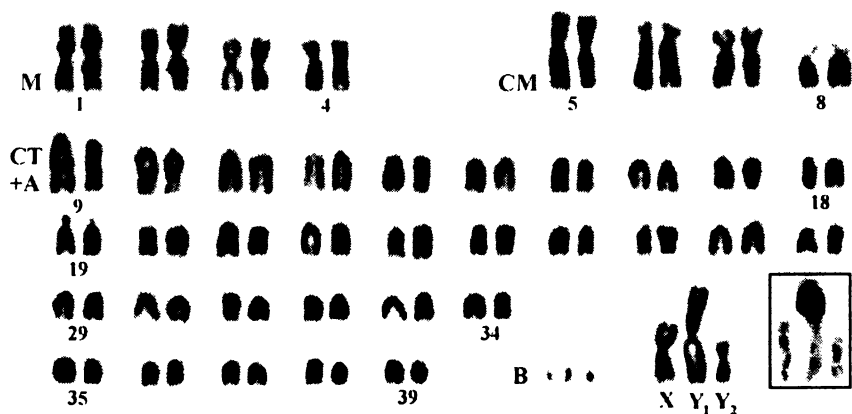


Рис. 3.7. Кариотип самца сибирской ряпушки *C. sardinella*, $2n = 81 + B$, $NF = 100 + B$.

Окрашивание азуром-эозином. В - В-хромосомы. В рамке - половые хромосомы, С-окрашивание

(Гилева, 1981; Орлов, Булатова, 1983), и возникает в результате транслокации исходной X-хромосомы на одну из аутосом (White, 1973; рис. 3.1). Среди рыб сибирская ряпушка является четвертым видом с такой системой определения пола (табл. 3.1).

Небольшое число двуплечих хромосом в основном наборе хромосом сибирской ряпушки и морфологические различия половых хромосом позволили все их идентифицировать даже при тотальном окрашивании хромосом азуром-эозином. X- (A^X -) хромосомами у сибирской ряпушки являются субметацентрические хромосомы 4-й пары кариотипа самок и такая же непарная хромосома кариотипа самцов. Y_1 - (исходная Y-) хромосома - самая крупная, а Y_2 - (исходная аутосома) - самая мелкая метацентрические хромосомы кариотипа самцов.

Размеры и морфологию исходной X-хромосомы, участвовавшей в X-аутосомной транслокации, равно как и тип этой перестройки, можно предположить, исходя из размеров и морфологии ныне существующих X- и Y_2 -хромосом. Y_2 -хромосома близка по размерам короткому плечу X-хромосомы, поэтому, вероятно, исходная X-хромосома была либо акроцентрической, либо субтелоцентрической с очень коротким одним из плеч. Центромерно-теломерное тандемное соединение ее с мелкой метацентрической аутосомой (гомологом Y_2 -хромосомы) привело к увеличению ее размеров и изменению морфологии. При этом произошла инактивация

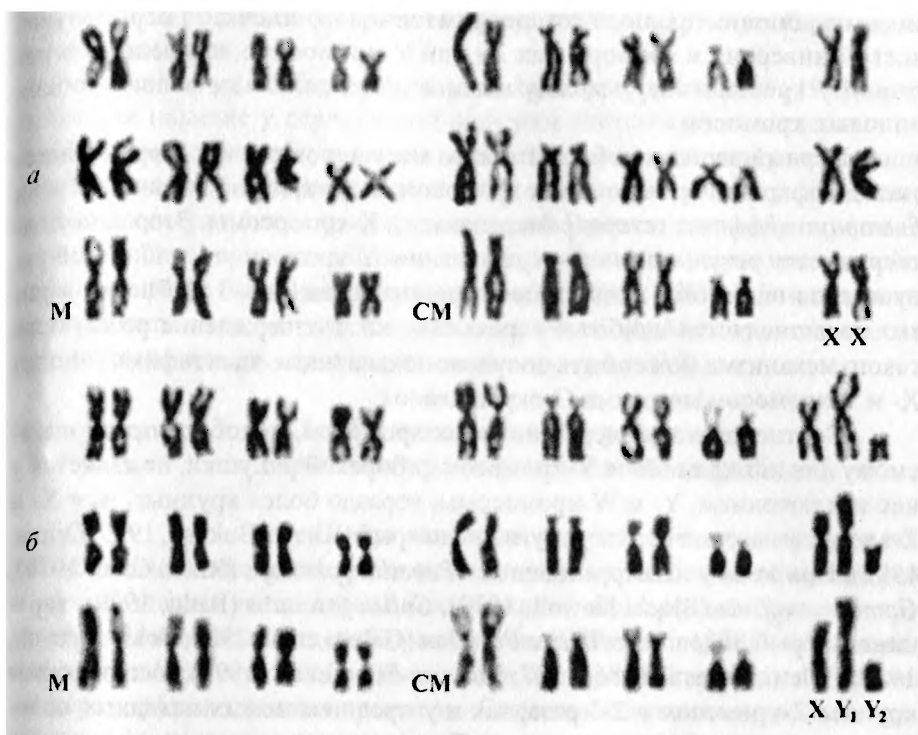


Рис. 3.8. Ряды двуплечих хромосом и половые хромосомы самок (а) и самцов (б) сибирской ряпушки *C. sardinella*.

Окрашивание азуром-эозином

центромеры аутосомы, а центромера исходной X-хромосомы осталась активной, что и обеспечивает ныне имеющейся X-хромосоме субметацентрическую морфологию (рис. 3.6 - 3.8).

Следует отметить, что исходные X- и Y-хромосомы сибирской ряпушки были сильно гетероморфны и до образования у нее современной системы множественных половых хромосом. При этом метацентрическая Y-хромосома была в два раза крупнее акро-субтелоцентрической X-хромосомы. Если исходить из предположения об изначальной изоморфности половых хромосом у предка сибирской ряпушки, возникновение таких морфологических различий исходных X- и Y-хромосом было возможно в результате: 1) гетерохроматинизации и делеции одного из плеч метацентрической X-хромосомы с образованием акро-субтелоцентрической X-хромосомы; 2) образования у исходно акроцентрической Y-хро-

мосомы дополнительного гетерохроматинового плеча; 3) перицентрической инверсии в изоморфных X- или Y-хромосоме, приведшей к неравному кроссинговеру между ними и изменению морфологии обеих половых хромосом.

Первый вариант событий так же мало вероятен, как и предполагаемая дифференциация половых хромосом американской озерной форели *S. nana* за счет гетерохроматинизации X-хромосомы. Второй не подтверждается результатами С-окрашивания: Y-хромосома у сибирской ряпушки, по-видимому, полностью эухроматиновая (рис. 3.7). Третий вариант представляется наиболее вероятным, но подтверждение реальности такого механизма может быть получено только после идентификации плеч X- и Y-хромосом методами G-окрашивания.

Соотношение размеров половых хромосом, подобное предполагаемому для исходных X- и Y-хромосом сибирской ряпушки, не является у нее исключением. Y- и W-хромосомы, гораздо более крупные, чем X- и Z-хромосомы, отмечены и у других видов рыб (Khuda-Bukhsh, 1979; Ojima, 1982). При этом у некоторых видов - *Poecilia sphenops* (Rishi, Gaur, 1976), *Gambusia affinis* (Black, Howell, 1979), *Colisa fasciatus* (Rishi, 1979), харациновых рыб родов *Leporinus* и *Parodon* (Galetti et al., 1981; Feldberg et al., 1987; Galetti, Foresti, 1986, 1987; Moreira-Filho et al., 1993) W-хромосомы крупнее Z-хромосом в 2-3 раза, как и у предполагаемых исходных половых хромосом сибирской ряпушки. Так же как и у нее, у первых трех видов более крупные Y- и W-хромосомы метацентрические или субметацентрические, а более мелкие X- и Z-хромосомы акроцентрические. При этом у харациновых рыб показано увеличение размеров W-хромосом путем их гетерохроматинизации (Feldberg et al., 1987; Galetti, Foresti, 1986; Moreira-Filho et al., 1993).

Кариотип близкого сибирской ряпушке вида - европейской ряпушки *C. albula*, также исследован. Основываясь на анализе кариотипа европейской ряпушки из Швеции, представленного в работе А. Нигрена с соавторами (Nygren et al., 1971b), было высказано предположение, что кариотипы обоих видов идентичны и имеют одинаковый цитогенетический механизм определения пола (Фролов, 1991b). Однако исследованный кариотип европейской ряпушки из Финляндии противоречит этому предположению.

У молоди неопределенного пола были описаны два кариотипа - такой же, как у самок сибирской ряпушки $2n = 80$, $NF = 96$ у трех особей (причиной различий NF у двух видов ряпушек является разная трактовка субмета-субтелоцентрических хромосом со спутниками в их кариотипах) и $2n = 81$, $NF = 97$ у восьми особей (Jankun et al., 1991). Эти различия

обусловлены наличием в кариотипах двух или трех крупных акроцентрических хромосом.

Аналогично с сибирской ряпушкой авторы (Jankun et al., 1991) предположили наличие у европейской ряпушки системы множественных половых хромосом, не обсуждая механизм ее возникновения и участвующие в ней хромосомы. В более поздней работе тех же авторов, исследовавших европейскую ряпушку одной из популяций Польши с дифференцированным анализом кариотипов самок и самцов, различия кариотипов особей разного пола не были подтверждены (Jankun et al., 1995b). Это позволяет предполагать иные, не обусловленные наличием половых хромосом, механизмы изменчивости кариотипа данного вида (разд. 2.2).

3.3. Механизмы дифференциации половых хромосом лососевых рыб

Суммируя изложенное, хотелось бы подчеркнуть, что проведенные в последнее время исследования кариотипов лососевых рыб изменяют широко распространенное мнение об изоморфности половых хромосом у большинства видов (Кирпичников, 1979; Gold, 1979). Они привели к выявлению у них разнообразных систем определения пола, а у пяти видов - гетероморфных половых хромосом. Согласно полученным данным, процесс дифференциации половых хромосом у рыб, в том числе и лососевых, существенно отличается от такового у других позвоночных животных.

У лососевых рыб этот процесс протекает в филогенезе в два этапа. На первом происходит генетическая дифференциация изоморфных половых хромосом путем появления и случайной фиксации в них разных аллелей одного или нескольких определяющих пол генов. Заметной гетерохроматинизации половых хромосом при этом не происходит, что делает невозможным или чрезвычайно затруднительным их выявление цитогенетическими методами. Генетические различия половых хромосом на этом этапе дифференциации незначительны и не препятствуют полной гормональной инверсии пола в обоих направлениях с получением не только вполне жизнеспособных, но и плодовитых ревертантов и часто жизнеспособных и плодовитых YY-самцов. Жизнеспособны и плодовиты также вторичные триплоиды и гиногенетические особи.

На втором этапе происходит морфологическая дифференциация половых хромосом. Она осуществляется в большинстве случаев путем однократных и случайных хромосомных перестроек типа делеций (приводящих к незначительным морфологическим различиям половых хромосом)

или транслокаций половых хромосом на аутосомы (с образованием систем множественных половых хромосом) (рис. 3.9). Генетические различия половых хромосом при этом становятся, вероятно, более существенными, но не препятствующими, однако, гормональной инверсии пола с получением жизнеспособных особей.

Как и у других рыб, характерной чертой эволюции половых хромосом лососевых рыб является ее независимость не только в разных надвидовых таксонах, но и у разных видов одного рода. Определяющим при этом является, вероятно, упрощенный, по сравнению с таковым у других животных, механизм дифференциации половых хромосом. Он заключается в двух случайных и однократных преобразованиях их генетической и морфологической структуры без промежуточного этапа накопления генетических различий между половыми хромосомами и гетерохроматинизации одной из них.

Следствием такой случайности и независимости эволюции половых хромосом является разнообразие систем определения пола у лососевых рыб. Уже в настоящее время выявлены системы половых хромосом XX-XY у представителей родов *Salvelinus* и *Parasalmo*, XX-XY и $X_1X_1X_2X_2-X_1X_2Y$ у видов рода *Oncorhynchus*, XX-XY₁Y₂ и ZZWW-ZZZZ у видов рода *Coregonus*. Исходя из этого, вполне вероятно выявление гетероморфных половых хромосом в группах близких видов, у некоторых из которых такие хромосомы уже известны.

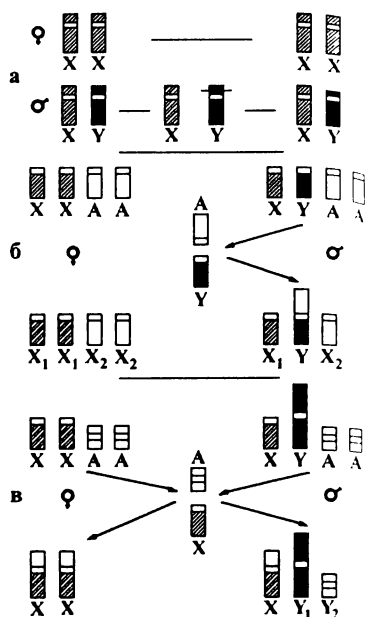


Рис. 3.9. Морфологическая дифференциация половых хромосом микижи *P. mykiss* (а), нерки *O. nerka* (б) и сибирской ряпушки *C. sardinella* (в)

ЭВОЛЮЦИЯ КАРИОТИПОВ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ

4.1. Полиплоидное происхождение и предковый кариотип лососевых рыб

Полиплоидное происхождение лососевых рыб

Предположение о полиплоидном происхождении лососевых рыб появилось почти одновременно с первыми данными об их кариотипах. Впервые его выдвинул Г. Свердсон на основании изучения хромосомных наборов европейских лососей *Salmo salar* и *S. trutta*, сегов *Coregonus albula* и *C. lavaretus*, гольца *Salvelinus alpinus* и хариуса *Thymallus thymallus* (Svärdson, 1945). Наблюдая нарушения митоза в эмбриональных тканях форели *S. trutta*, атлантического лосося *S. salar* и их гибридов он заметил, что ядра с кратными числами хромосом - 20, 40, 60, 80, имеют большую способность к успешному прохождению митоза, чем ядра с другими наборами хромосом. Среди них ядра с 20 хромосомами встречаются гораздо чаще, чем можно ожидать. Кратными 20 (или почти кратными) оказались и кариотипы исследованных Г. Свердсоном видов: *S. salar* - $2n = 60$, *S. trutta*, *S. alpinus*, *C. albula* и *C. lavaretus* - $2n = 80$, *Osmerus eperlanus* - $2n = 58$, *Th. thymallus* - $2n = 102$ (Svärdson, 1945).

В соответствии с различиями гаплоидных чисел хромосом исследованные виды были разделены им на три группы - с гаплоидными числами хромосом $n = 29$, 30 , $n = 40$ и $n = 51$. Параллельно изменению числа хромосом между группами видов изменяется и число метацентрических хромосом в их кариотипах - 5-6, 8 или 14 (правда в последнем Г. Свердсон сомневался). На основании этих данных им было выдвинуто предположение о полиплоидном происхождении лососевых рыб. Но поскольку основным числом в данном случае не может быть 20 хромосом (тогда *S. salar* должен быть триплоидом, а *Th. thymallus* - пентаплоидом), за основное число у лососевых рыб было принято 10 хромосом, а исследованные виды рассматривались как гекса-, окто- и декаплоиды (Svärdson, 1945).

Позже исследование кариотипов тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* и североамериканских форелей рода *Salmo* (= *Parasalmo*)

показало гораздо большее разнообразие кариотипов лососевых рыб по числу хромосом: $2n = 60$ у *S. gairdneri*, $2n = 64$ у *S. clarki*, $2n = 52$ у *O. gorbuscha*, $2n = 56$ у *O. nerka*, $2n = 60$ у *O. kisutch*, $2n = 68$ у *O. tshawytscha* и $2n = 74$ у *O. keta* (Simon, 1963; Simon, Dollar, 1963). Эти исследования не подтвердили гипотезу о полиплоидии лососевых рыб в том виде, в каком ее предлагал Г. Свертсон, но она не была и отвергнута. Было высказано предположение, что предковое для лососевых рыб число хромосом, близкое к 100, изменилось затем путем транслокаций хромосом и проявляется у ныне живущих видов в виде близкого к 100 числа хромосомных плеч (Simon, 1963).

Исследование количества ядерной ДНК и размеров хромосом у *S. salar* ($2n = 60$) и *S. trutta* ($2n = 80$) также не подтвердило разную степень плоидности этих видов. Количество ДНК у них оказалось одинаковым, но ее содержание в каждой хромосоме этих видов разным (Rees, 1964; Pegington, Rees, 1967).

Хотя и в сильно измененном виде, идея полиплоидного происхождения лососевых рыб нашла подтверждение в работах С. Оно с коллегами. При сравнении количества ядерной ДНК у представителей разных семейств лососеобразных Salmoniformes и сельдеобразных Clupeiformes ими было показано более чем двукратное превышение количества ДНК у видов Salmoninae, Coregoninae и Thymallinae (60-90% от ее содержания у млекопитающих) по сравнению с таковым у видов семейств Osmeridae и Engraulidae (20-44%) (Ohno et al., 1969; Ohno, 1970; Оно, 1973; и др.).

Числа хромосомных плеч в кариотипах Salmoninae ($NF = 100-104$), Coregoninae ($NF = 100 \pm$) и Thymallinae ($NF = 146 \pm$) также оказались близки к удвоенному их числу в кариотипах Osmeridae и Engraulidae ($NF = 60 \pm$) (Ohno, 1970). Образование у некоторых видов лососевых рыб тетра- и мультивалентов в метафазе I мейоза (Ohno et al., 1965; Ohno, 1970) также рассматривалось как подтверждение их тетраплоидного происхождения. На основании этих данных было предположено независимое полиплоидное происхождение лососевых Salmoninae и сиговых Coregoninae рыб с одной стороны и хариусовых рыб Thymallinae с другой (Ohno, 1970; Оно, 1973).

Как свидетельство недавней и независимой полиплоидии в разных линиях лососевых рыб рассматривались данные о разной степени изменчивости их геномов и разной температурной устойчивости гибридных молекул ДНК (Schmidtke et al., 1979; Schmidtke, Kandt, 1981). Одновременно теоретически и на примерах рыб разных таксонов была обоснована возможность возникновения полиплоидии у рыб и большая ве-

роятность ее осуществления у них путем отдаленной гибридизации (Викторовский, 1969; Ohno, 1970).

Надежные подтверждения полиплоидного происхождения лососевых рыб были получены также в ходе исследований их изоферментов, которые показали, что тетраплоидные лососевые рыбы обладают удвоенным набором некоторых изоферментных генов по сравнению с наиболее близкими им диплоидными рыбами (Klose et al., 1968; Алтухов и др., 1972; Allendorf et al., 1975; Engel et al., 1975; Schmidtke et al., 1975; и др.). Результатом всех этих исследований явилось то, что в настоящее время полиплоидное происхождение трех подсемейств лососевых рыб - Salmoninae, Coregoninae и Thymallinae, не вызывает сомнений (Allendorf, Thorgaard, 1984).

Современные представления о предковом кариотипе лососевых рыб

Вопрос о возможном кариотипе предка лососевых рыб неоднократно вставал параллельно с вопросом об их тетраплоидном происхождении. При этом, основываясь на предположении о преобладающей роли робертсоновских транслокаций в эволюции кариотипов лососевых рыб, все исследователи сходятся в одном - что этот кариотип должен был состоять преимущественно или исключительно из акроцентрических хромосом, число которых должно было превышать число хромосом у самого многохромосомного и кариологически наименее продвинутого вида.

Так, Р.К. Саймон (Simon, 1963), исследовав кариотипы тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*, пришел к выводу, что кариотип предковой формы должен был содержать не меньше 100 акроцентрических хромосом, что близко к числу хромосомных плеч, наблюдаемому у ныне живущих видов тихоокеанских лососей (по его данным $NF = 102-112$), но был изменен в результате последующих транслокаций хромосом.

С. Оно (Ohno, 1970; Оно, 1973) в качестве наиболее вероятного предка лососевых Salmoninae и сиговых Coregoninae рассматривал рыб, подобных анчоусу *Engraulis mordax*, с кариотипом, состоящим из 48 акроцентрических хромосом и количеством ДНК, составляющим 44% от такового у млекопитающих (у лососевых и сиговых по его данным $NF = 100-104$, количество ДНК 80-90%). Корюшковых Osmeridae с кариотипом $2n = 50 \pm$, $NF = 60 \pm$ и количеством ДНК 21-24% от такового у млекопитающих он считал наиболее близкими к диплоидному предку хариусовых, для которых указывает $2n = 94 \pm$, $NF = 146 \pm$ и количество ДНК 60% (Ohno, 1970).

Отметим, что исключительно из акроцентрических хромосом состо-

ят и кариотипы других представителей семейства Engraulidae - $2n = 48$ у *Anchoa mitchili* (Doucette, Fitzsimons, 1988) и $2n = 42$ у *Thrissina baelama* (Rishi, 1973).

В большинстве последующих работ в качестве предкового для тетраплоидных лососевых также рассматривается кариотип, состоящий из 96-100 (Васильев, 1977, 1985; Hartley, 1987) либо 100-104 акроцентрических хромосом (Дорофеева, 1977). Р.М. Викторовский (1978), считая на основании анализа структуры кариотипов современных лососевых рыб, что наиболее вероятным числом хромосомных плеч в предковом кариотипе Salmoninae было 104, а число хромосом не меньше, чем у ленка *Brachymystax lenok* ($2n = 92$), допускал наличие в нем метацентрических хромосом.

Новый взгляд на структуру предкового кариотипа лососевых рыб

При общей логичности рассуждений о возможном кариотипе диплоидного (или тетраплоидного) предка лососевых рыб основным их недостатком является упрощенный подход к классификации составлявших его хромосом. Все хромосомы этого гипотетического кариотипа рассматривались только как метацентрические или акроцентрические. В то же время кариотипы современных лососевых рыб содержат разное число не только метацентрических и акроцентрических хромосом, но и разное, часто заметно различающееся, число субтелоцентрических (одноплечих с короткими вторыми плечами) хромосом. Наиболее заметны эти различия при сравнении кариотипов хариусовых рыб с таковыми собственно лососевых и сиговых рыб.

Основным отличием кариотипов хариусов (род *Thymallus*) помимо большого числа хромосом ($2n = 98-102$) является наличие большого числа субтелоцентрических хромосом и отсутствие четких границ между метацентрическими, субметацентрическими и субтелоцентрическими хромосомами. Это не позволяет объективно оценить в кариотипах хариусов число хромосомных плеч: по данным разных авторов оно составляет от 138 до 170 (Nygren et al., 1971b; Макоедов, 1982, 1987; Северин, 1985б, 1988; и др.).

Поскольку короткие плечи большинства субметацентрических и субтелоцентрических хромосом хариусов эухроматиновые (Макоедов и др., 1983; см. рис. 2.1), их возникновение у хариусов объясняют большим числом (порядка 20-25) перичентрических инверсий акроцентрических хромосом предка лососевых рыб, произошедших в процессе становления ка-

риотипа современных хариусов, а сам кариотип считают очень сильно дивергировавшим (Макоедов и др., 1983; Северин, 1985б; Hartley, 1987).

Однако кариотипы с большим числом субтелоцентрических хромосом отличают не только хариусов от других лососевых рыб. Еще более резко различия по числу субтелоцентрических хромосом кариотипов двух видов вальков (подсемейство Coregoninae) обыкновенного валька *Prosopium cylindraceum* и карликового валька *P. coulteri* (Фролов, 1995а).

Кариотип обыкновенного валька состоит из 78 хромосом, $NF = 96$ (рис. 4.1а). Двуплечих хромосом в нем 9 пар: 5 пар метацентрических, 1 пара мета-субметацентрических и 3 пары субметацентрических, близких морфологически к субтелоцентрическим. Субмета-субтелоцентрические хромосомы - самые крупные в кариотипе. Одноплечих хромосом 30 пар, большинство из них акроцентрические, лишь в хромосомах 5-6 пар в некоторых метафазных пластинках выявляются очень короткие плечи.

В кариотипе карликового валька 80 хромосом (рис. 4.1б). Среди двуплечих хромосом 10 пар метацентрических, 1 пара субметацентрических средних размеров и 2 пары очень мелких субмета-субтелоцентрических. Метацентрические хромосомы двух пар проявляются в части клеток как субметацентрические, что обусловлено, по-видимому, разной степенью проявления спутничных структур и вторичных перетяжек. Все 27 пар одноплечих хромосом - субтелоцентрические, их короткие плечи отчетливо проявляются во всех исследованных метафазных пластинках. В зависимости от трактовки морфологии мелких субмета-субтелоцентрических хромосом число хромосомных плеч $NF = 102-106$.

Как видно из этих данных, различия кариотипов обыкновенного и карликового вальков выражены очень сильно и касаются хромосом всех морфологических типов. Это не позволяет вывести кариотип одного вида из кариотипа другого по простой схеме путем последовательных робертсоновских транслокаций, как было предложено ранее (Booke, 1974). Главным препятствием этому является различие кариотипов по морфологии одноплечих хромосом - субтелоцентрических у одного вида и преимущественно акроцентрических у другого.

Впервые на различия в морфологии одноплечих хромосом у представителей одного таксона лососевых рыб обратили внимание, вероятно, Дж. Мурамото с соавторами (Muramoto et al., 1974), которые отметили наличие в кариотипах тихоокеанских лососей чавычи *O. tshawytscha* и симы *O. masou* более 20 субтелоцентрических хромосом в противоположность нерке *O. nerka* и горбуше *O. gorbuscha*, у которых они выделили 2-4 таких хромосомы.



Рис. 4.1. Кариотипы обыкновенного *P. cylindraceum*, $2n = 78$, $NF = 96$ (а) и карликового *P. coulteri*, $2n = 80$, $NF = 102$ (б) вальков. Окрашивание азуром-эозином

В формулах кариотипов тихоокеанских лососей они вслед за М. Сасаки с соавторами (Sasaki et al., 1968) выделили субтелоцентрические хромосомы как хромосомы, имеющие дополнительные короткие плечи (minute arms), учитываемые при подсчете числа хромосомных плеч: $NF = 100 + 28m$ у чавычи и $NF = 100 + 24m$ у симы, тогда как у нерки $NF = 102 + 2m$ и у горбуши $NF = 100 + 4m$. Отметив значительную изменчивость числа таких мелких хромосомных плеч у видов одного рода, авторы высказали предположение о существовании какого-то механизма эволюции кариотипов лососевых рыб, отличного от робертсоновских транслокаций и обеспечивающего сдвиг центромеры (Muramoto et al., 1974).

Повторное исследование кариотипов тихоокеанских лососей полно-

стью подтвердило это замечательное наблюдение японских исследователей. Сходная картина наличия или отсутствия в кариотипах большого числа субтелоцентрических хромосом, наблюдаемая у представителей двух филогенетически очень близких родов тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* и тихоокеанских форелей *Salmo* (= *Parasalmo*), позволила говорить об этом явлении как о закономерности и выдвинуть предположение о парафилетическом происхождении рода *Oncorhynchus* (Горшкова, 1978).

Почти одновременно резкие различия по числу субтелоцентрических хромосом были отмечены в кариотипах не только разных видов одного рода, но и у разных подвидов одного вида тихоокеанских форелей лосося Кларка *Salmo* (= *Parasalmo*) *clarki*. Одни из них имеют до 32 таких хромосом (*S. clarki clarki* и *S. clarki lewisi*), другие их не имеют вовсе (*S. clarki bouvieri* и *S. clarki henshawi*) (Loudenslager, Thorgaard, 1979).

Наши данные по кариотипам вальков рода *Prosopium* (подсемейство Coregoninae) подтверждают наличие у них закономерности эволюции кариотипов, отмеченной у тихоокеанских лососей и тихоокеанских форелей (подсемейство Salmoninae). Более того, они расширяют ее действие на другое подсемейство лососевых рыб. Если это так, то, по-видимому, правильнее говорить об общей закономерности эволюции кариотипов лососевых рыб в целом и отказаться от идеи парафилетического происхождения отдельных их таксонов.

Не ясными остаются вопросы о механизмах и времени появления или исчезновения субтелоцентрических хромосом в ходе эволюции кариотипов лососевых рыб. Среди сиговых рыб (Coregoninae) большое число этих хромосом отмечено пока только у карликового валька из наиболее, возможно, древнего (Norden, 1961; Решетников, 1980) в подсемействе рода *Prosopium*, тогда как в кариотипах видов рода *Coregonus*, изученных в последнее десятилетие достаточно полно (Фролов, 1991в; Phillips et al., 1996), субтелоцентрических хромосом всего 1-2 пары. Кроме того, согласно морфологическим данным карликовый валец считается наиболее рано дивергировавшим и примитивным видом рода *Prosopium* (Norden, 1970; Booke, 1974; Smith, Todd, 1992).

Среди собственно лососевых рыб (Salmoninae) кариотипы с довольно большим числом субтелоцентрических хромосом имеют представители наиболее, по-видимому, древних (Norden, 1961; Rounsefell, 1962; Шапошникова, 1975; Kendal, Behnke, 1984; Дорофеева, 1985, 1999; Sanford, 1990; Stearly, Smith, 1993) родов *Brachymystax* и *Hucho* - ленок *B. lenok*, имеющий наименее дивергировавший в подсемействе кариотип $2n = 90-92$ (Kang, Park, 1973; Викторовский и др., 1985), дунайский таймень *H. hucho* -

$2n = 82$ и сибирский таймень *H. taimen* - $2n = 82-84$ (Rab, Liehman, 1982; Викторовский и др., 1985; Frolov et al., 1999; Фролов, Фролова, 2000; рис. 2.6). Отметим, что согласно противоположной точке зрения роды *Brachymystax* и *Hucho* рассматриваются как эволюционно продвинутые (Глубоковский, 1995).

Субтелоцентрических хромосом также много в кариотипах некоторых рано дивергировавших видов тихоокеанских родов *Oncorhynchus* и *Parasalmo* (Muramoto et al., 1974; Горшкова, 1978; Loudenslager, Thorgaard, 1979), дивергенция которых согласно кариологическим и остеологическим данным была первым этапом дифференциации подсемейства Salmoninae на две ветви - тихоокеанскую и аркто-атлантическую (Викторовский и др., 1985; Глубоковский, 1995). В то же время они не отмечены в таком большом числе у хорошо кариологически изученных европейских форелей рода *Salmo* ($2n = 56-84$) и интенсивно изучаемых в последнее время гольцов рода *Salvelinus* ($2n = 78-84$), хотя последние часто рассматриваются как филогенетически близкие родам *Brachymystax* и *Hucho* (Kendall, Behnke, 1984; Sanford, 1990; Stearly, Smith, 1993; Дорофеева, 1999).

Особенности кариотипов хариусов (подсемейство Thymallinae), обусловленные наличием в них большого числа субмета-субтелоцентрических хромосом, рассмотрены выше. Здесь же отметим, что это подсемейство считается ранее других, либо вслед за сиговыми, отделившимся от общего предка всех лососевых рыб (Norden, 1961; Kendall, Behnke, 1984; Sanford, 1990; Stearly, Smith, 1993). Наиболее близки они к предполагаемому тетраплоидному предку лососевых и по числу хромосом в кариотипе - $2n = 96-104$. В свете излагаемых взглядов представляется логичным отказаться от предположения о значительном преобразовании кариотипа хариусов путем перичентрических инверсий (Макоедов и др., 1983; Hartley, 1987) и рассматривать наличие в нем большого числа субтелоцентрических хромосом как признак, свойственный кариотипам хариусов изначально.

Суммируя изложенное, подчеркнем еще раз, что большим числом субтелоцентрических хромосом в кариотипах характеризуются прежде всего представители наиболее древних среди лососевых филумов - хариусовых среди других подсемейств лососевых рыб, вальков в подсемействе Coregoninae, ленков и тайменей в подсемействе Salmoninae. В пределах одного рода (*Prosopium*, *Parasalmo*, *Oncorhynchus*) эти хромосомы характерны для кариотипов наиболее рано дивергировавших видов.

С этой точки зрения в качестве предкового для лососевых рыб в целом следует рассматривать кариотип не только с большим числом хро-

хромосом, но и с большим числом субтелоцентрических (или субмета-субтелоцентрических) хромосом. Их наличие является в этом случае признаком ранней и/или незначительной дивергенции кариотипа, свойственным всем подсемействам, а отсутствие или малое число таких хромосом признаком значительной дивергенции и продвинутости (в понимании Р.М. Викторовского, 1978) кариотипа. Сокращение числа субтелоцентрических хромосом в ходе эволюции кариотипов лососевых рыб может быть частично объяснено их преимущественным вовлечением в Робертсоновские и тандемные транслокации (основные механизмы преобразования кариотипов этих рыб), в ходе которых короткие плечи таких хромосом всегда утрачиваются, либо затрагивавшими их перicen-трическими инверсиями.

Возможный диплоидный предок лососевых рыб

Тетраплоидных лососевых рыб (хариусовых Thymallinae, сиговых Coregoninae и собственно лососевых Salmoninae) включают в подотряд Salmonoidei отряда лососеобразных Salmoniformes. Однако мнения о составе подотряда Salmonoidei расходятся. В его рамках объединяют три семейства - лососевых Salmonidae (с хариусовыми Thymallinae и сиговыми Coregoninae), корюшковых Osmeridae и аювых Plecoglossidae (Greenwood et al., 1966; Световидов и др., 1975), либо три надсемейства - Osmeroidea, Galaxioidea и Salmonoidea (Nelson, 1984). Некоторые авторы включают в подотряд Salmonoidei только тетраплоидных лососевых, предполагая его близость и монофилетическое происхождение с подотрядами Osmeroidei и Argentoidei (Sanford, 1990). Среди наиболее часто рассматриваемых в качестве филогенетически близких к тетраплоидным лососевым семейств Osmeridae и Plecoglossidae первое считается наиболее примитивным и генерализованным (Световидов и др., 1975; Nelson, 1984).

В настоящее время кариологически исследованы несколько представителей семейств Osmeridae и Plecoglossidae. Все они характеризуются близкими кариотипами: в кариотипе *Osmerus eperlanus* 54 хромосомы, $NF = 70$ (Nygren et al., 1971c), у *Hypomesus transpacificus* $2n = 56$, $NF = 86$ (Kitada et al., 1980), у *Plecoglossus altivelis* $2n = 56$ (Yamazaki, 1971; Taniguchi et al., 1986). Согласно данным В.П. Васильева (1985), сходный кариотип $2n = 56$, $NF = 78$ имеет *Hypomesus olidus*. В кариотипах всех видов имеются субтелоцентрические хромосомы, но у *O. eperlanus* и *P. altivelis* их, судя по представленным авторами фотографиям, не много.

В кариотипе *H. transpacificus* авторы отмечают 13 пар субметацент-

рических и 15 пар телоцентрических и акроцентрических хромосом (Kitada et al., 1980). С такой трактовкой приведенной кариограммы трудно согласиться, поскольку среди двуплечих помещены несколько пар хромосом с очень короткими вторыми плечами.

На наш взгляд, двуплечих (субметацентрических с плечами заметно разной длины) хромосом в кариотипе *H. transpacificus* не более 8 пар, остальные хромосомы в большинстве своем субметацентрические либо субтелоцентрические с очень короткими вторыми плечами. Хромосомы, у которых вторые плечи не видны, выделить трудно, по-видимому, их всего несколько пар. Соответственно, наиболее приемлемая трактовка кариотипа - $2n = 56$, $NF = 72$ (16 субметацентрических и 40 субмета-тело-акроцентрических хромосом). 34 пары субтелоцентрических и акроцентрических хромосом отмечает В.П. Васильев (1985) в кариотипе *H. olidus*, не приводя кариограммы. Судя по тому, что в описаниях других кариотипов, приведенных в данной монографии, он отдельно указывает числа субтелоцентрических и акроцентрических хромосом, но объединяет их при описании кариотипа *H. olidus*, их разделение в кариотипе этого вида проблематично.

Таким образом, трактовка числа хромосомных плеч в кариотипах диплоидных видов рода *Hypomesus* (и кариологическая дифференциация этих видов) столь же затруднена и субъективна, как и в рассмотренных ранее кариотипах тетраплоидных хариусов. В обоих случаях это обусловлено наличием в кариотипах большого числа субмета-субтелоцентрических хромосом.

В связи с развивавшимися выше представлениями о характеристиках предкового кариотипа лососевых рыб более логично рассматривать в качестве возможного диплоидного предка тетраплоидных лососевых форму, кариологически подобную не анчоусу *Engraulis mordax*, кариотип которого $2n = NF = 48$ состоит исключительно из акроцентрических хромосом без заметных вторых коротких плеч (Ohno, 1970; Оно, 1973), а корюшковым рода *Hypomesus* с кариотипом $2n = 56$, $NF = 72-78$, в котором большинство хромосом имеют короткие вторые плечи.

Это предположение во многом упрощает рассуждения о дальнейшей эволюции кариотипов тетраплоидных лососевых рыб.

1. В отличие от допущения С. Оно (Ohno, 1970), что разные подсемейства тетраплоидных лососевых произошли от разных диплоидных предков - хариусовые от корюшкоподобного, а сиговые и собственно лососевые от анчоусоподобного предков, являющихся согласно современным представлениям (Nelson, 1984) представителями разных отрядов рыб (соответствен-

ю, Salmoniformes и Clupeiformes), оно обосновывает монофилетическое происхождение тетраплоидных лососевых, что лучше соответствует существующим представлениям об их филогенетических отношениях.

2. Согласно этому предположению кариотип тетраплоидного предка лососевых рыб (равный удвоенному кариотипу корюшек рода *Hypomesus*) - $2n \sim 112$, $NF \sim 144-156$, оказывается чрезвычайно близок кариотипу современных хариусов, отличаясь от него только числом хромосом. Как и в кариотипах хариусов, в нем имеется большая группа субмета-субтелоцентрических хромосом, трудных для классификации по признаку отношения длин плеч.

3. Изначальное наличие большого числа субтелоцентрических хромосом в предковом кариотипе избавляет от необходимости объяснять возникновение кариотипа хариусовых рыб путем большого числа чрезвычайно редких у других лососевых рыб хромосомных перестроек - перичентрических инверсий. Одновременно это позволяет отказаться от мнения о значительной кариологической продвинутой хариусов и считать ее минимальной среди других лососевых, что соответствует представлениям об эволюционной примитивности этих рыб.

4. Это предположение объясняет наличие большого числа субтелоцентрических хромосом в кариотипах наиболее примитивных филумов других таксонов, прежде всего вальков рода *Prosopium*. Повторим, что вальки рассматриваются некоторыми исследователями как наиболее рано дивергировавшая ветвь подсемейства Coregoninae (Norden, 1961; Решетников, 1980). В свою очередь дивергенция подсемейства Coregoninae от общего ствола лососевых рыб произошла почти одновременно или даже ранее дивергенции хариусовых (Norden, 1961; Kendall, Behnke, 1984; Sanford, 1990; Stearly, Smith, 1993).

5. Это предположение позволяет отказаться от идеи парафилетического происхождения некоторых таксонов лососевых рыб (в частности, родов *Parasalmo* и *Oncorhynchus*) (Горшкова, 1978), предполагавшегося на основании встречаемости больших групп субтелоцентрических хромосом у разных их представителей.

Несомненно, для более полного обоснования представленной гипотезы необходимы дополнительные и полученные с использованием современных цитогенетических методов данные о кариотипах как других представителей семейства Osmeridae, так и наиболее примитивных представителей тетраплоидных лососевых, прежде всего хариусов (Thymallinae), ленков *Brachymystax* и тайменей *Hucho* (Salmoninae). Свой вклад в понимание филогении лососевых рыб должно внести и выявление в их карио-

типах маркерных признаков с помощью методов дифференциального окрашивания хромосом, которое до сих пор не проводилось.

4.2. Направление и механизмы эволюции кариотипов лососевых рыб

Несмотря на большое разнообразие кариотипов лососевых рыб, общие механизмы их эволюционных преобразований достаточно очевидны. Отвлекаясь от конкретных признаков кариотипа предковой тетраплоидной формы (которые могут сместить лишь начальную точку отсчета, но не общий характер рассуждений), можно с достаточной уверенностью утверждать, что он содержал не менее 100 (а скорее более 100) хромосом, преимущественно субтело-acroцентрической морфологии. Наиболее вероятно, что число хромосомных плеч в этом кариотипе должно было быть значительно более 100, т.к. он содержал некоторое количество двуплечих (метацентрических и/или субметацентрических) хромосом.

Кариотипы подавляющего большинства видов подсемейств *Thymallinae*, *Coregoninae* и *Salmoninae* содержат гораздо меньшее число хромосом и близкое к 100 число хромосомных плеч. Исходя из этого, можно вполне определенно утверждать, что эволюция кариотипов лососевых рыб в целом шла в сторону уменьшения как числа хромосом, так и числа хромосомных плеч, т.е. к изменению резко асимметричного кариотипа на симметричный, что согласуется с мнением большинства исследователей (Дорофеева, 1977; Викторовский, 1978; Васильев, 1985; Hartley, 1987; и др.).

Такое направление эволюции кариотипа преобладает у большинства исследованных позвоночных животных, хорошо известны и механизмы его осуществления (см. White, 1973; разд. 2.1-2.2). Основными из них являются центромерно-центромерные транслокации акроцентрических или субтелоцентрических хромосом, изменяющие число хромосом без изменения числа хромосомных плеч (робертсоновские транслокации, рис. 2.2) и перичентрические инверсии и/или тандемные транслокации хромосом, приводящие к изменению числа хромосомных плеч без изменения или с изменением числа хромосом (рис. 2.6).

Thymallinae

Кариотипы исследованных видов хариусовых рыб *Thymallinae* очень сходны, если не идентичны, у большинства исследованных видов и форм $2n = 98-102$, $NF = 146 \pm$ (Nygren et al., 1971b; Макоедов, 1982, 1987; Северин, 1985b, 1988; и др.). Различия в числах хромосом, отмеченные разными авторами

рами, равно как и межпопуляционная и внутривидовая изменчивость чисел хромосом, по-видимому, не значительны (Макоедов и др., 1983). Велика вероятность, что они обусловлены исследованием кариотипов на разных стадиях митотического цикла (в начале, середине или конце метафазы) и неодновременным расхождением хроматид двуплечих и одноплечих хромосом в конце метафазы-начале анафазы (Макоедов, 1987).

Вследствие наличия в кариотипах хариусов большого числа хромосом промежуточной между метацентрической, субметацентрической и субтелоцентрической морфологии (рис. 2.1) показатель числа хромосомных плеч в их кариотипах в значительной степени условен и зависит от взглядов исследователей на принципы классификации хромосом. Поэтому описанные различия в числах хромосомных плеч сомнительны и требуют тщательной проверки. В свете изложенных представлений о кариотипе тетраплоидного предка лососевых рыб, включавшего большое число субмета-субтелоцентрических хромосом при $2n \sim 112$, $NF \sim 144-156$, можно заключить, что кариотип хариусов очень к нему близок и наименее продвинул среди лососевых рыб. Он мог возникнуть из предполагаемого предкового кариотипа путем нескольких робертсоновских транслокаций, уменьшивших число хромосом до 98-102, при этом скорость его эволюции была минимальна.

Coregoninae

До недавнего времени считалось, что эволюционные преобразования кариотипов в разных родах сиговых рыб Coregoninae осуществлялась с преобладанием разных типов хромосомных перестроек. Так, согласно данным Г. Бука (Booke, 1968, 1970, 1974), все виды вальков рода *Prosopium* имеют стабильное число хромосомных плеч $NF = 100$, но очень различающиеся числа хромосом - от $2n = 64$ у *P. gemmiferum* до $2n = 82$ у *P. coulteri*. Кариотипы же большинства видов сигов рода *Coregonus*, за исключением чира *C. nasus*, пеляди *C. peled* и тугуна *C. tugun*, напротив, содержат одинаковое число хромосом $2n = 80$, но различаются числами хромосомных плеч, $NF = 96-108$ (прил. 3).

Исходя из этих данных и принимая за основу направление эволюции кариотипов лососевых рыб в сторону уменьшения числа хромосом и числа хромосомных плеч, предполагалось, что изменение кариотипов вальков осуществлялось исключительно за счет робертсоновских транслокаций, уменьшающих число хромосом. Напротив, перичентрические инверсии, изменяющие число хромосомных плеч, считались основным механизмом дифференциации кариотипов сигов.

Полученные нами данные о кариотипах двух видов вальков - $2n = 78$, $NF = 96$ у *P. cylindraceum* и $2n = 80$, $NF = 102-106$ у *P. coulteri* (Фролов, 1995а; рис. 4.1) заметно отличаются от приведенных ранее для этих видов из северо-американских популяций: $2n = 78$, $NF = 100$ у обыкновенного валька и $2n = 82$, $NF = 100$ у карликового валька (Booke, 1970). Расхождения столь сильны, что не могут быть объяснены межпопуляционными различиями кариотипов данных видов. Однако они не настолько велики, чтобы отрицать преимущественную роль робертсоновских транслокаций в эволюции кариотипов вальков рода *Prosopium*. В то же время эти данные показывают и значительные различия чисел хромосомных плеч в кариотипах вальков, сопоставимые с таковыми в кариотипах сигов. Очевидно, что хромосомные перестройки, изменяющие число плеч хромосом (перичентрические инверсии и/или тандемные транслокации), также сыграли заметную роль в преобразовании кариотипов вальков.

И робертсоновские транслокации, и перичентрические инверсии или тандемные транслокации внесли также заметный вклад в изменение кариотипов сигов рода *Coregonus*. Робертсоновские транслокации привели к значительным различиям чисел хромосом - от $2n = 58-60$ у чира *C. nasus* до $2n = 86$ у тугуна *C. tugun* (Викторовский, Ермоленко, 1982; Викторовский и др., 1983; Кайданова, 1983, Фролов, 1986а), при этом у многих видов отмечен полиморфизм и/или мозаицизм по робертсоновским транслокациям (прил. 3). Роль робертсоновских транслокаций была особенно велика в эволюции кариотипов наиболее кариологически продвинутых видов рода: *C. nasus* - $2n = 58-60$ и *C. peled* - $2n = 74$ (Викторовский, Ермоленко, 1982; Викторовский и др., 1983; Кайданова, 1980, 1983; Фролов, 1986а).

О большом участии перичентрических инверсий и/или тандемных транслокаций в дифференциации кариотипов сигов говорят различия чисел хромосомных плеч в их кариотипах - от $NF = 92, 96, 98$ у чира до $NF = 106$ у тугуна (Викторовский, Ермоленко, 1982; Викторовский и др., 1983; Кайданова, 1983; Фролов, 1986а). При этом разные числа хромосомных плеч отмечены в кариотипах даже форм, рассматриваемых как подвиды широко распространенного полиморфного сига *C. lavaretus* - у *C. lavaretus pidschian* и *C. lavaretus maraenoides* $NF = 102$, тогда как у *C. lavaretus ludoga* $NF = 100$ (Кайданова, 1980, 1983; Рухкян, Аракелян, 1980; Викторовский, Ермоленко, 1982; Викторовский и др., 1983).

Реально участие инверсий и/или тандемных транслокаций в образовании одной-двух пар акроцентрических хромосом, в полтора-два раза превосходящих по размерам остальные акроцентрические хромосомы

(рис. 2.13, 3.6, 3.7, 4.3), и присутствующих в кариотипах большинства видов сегов. Участие хромосом сегов в перестройках типа tandemных транслокаций подтверждается и наличием в некоторых из них - самых крупных акроцентрических, одной из пар субметацентрических, интеркалярных блоков гетерохроматина (Фролов, 1986а, 1988, 1990б; Jankun et al., 1995а; Phillips et al., 1996; рис. 2.13, 3.6, 4.3). Все эти данные свидетельствуют о значительной дивергенции кариотипов сеговых рыб, сравнимой по масштабу с дивергенцией кариотипов рыб подсемейства Salmoninae.

Salmoninae

Собственно лососевые рыбы Salmoninae являются кариологически наиболее дифференцированным подсемейством. Представители разных его родов различаются как составляющими их кариотипы наборами хромосом, так и преобладающими механизмами их эволюционных преобразований. При этом темпы эволюции кариотипов представителей аркто-атлантической и тихоокеанской ветвей подсемейства заметно различаются.

Кариотипы ленков *Brachymystax* и тайменей *Hucho* характеризуются максимальными после хариусов числами хромосом и хромосомных плеч - $2n = 90-92$, $NF = 110-124$ у ленка *B. lenok*, $2n = 82$, $NF = 124-126$ у дунайского тайменя *H. hucho* и $2n = 82-84$, $NF = 112-116$ у сибирского тайменя *H. taimen* (Kang, Park, 1973; Rab, Liehman, 1982; Викторковский и др., 1985; Frolov et al., 1999; Фролов, Фролова, 2000; рис. 2.6). Признаком ранней дивергенции и примитивности их кариотипов, кроме этого, является группа субмета-субтелоцентрических хромосом, не позволяющих определить достаточно объективно число хромосомных плеч (Викторковский и др., 1985). Различия же чисел хромосом между этими видами невелики и скорее всего обусловлены несколькими Робертсоновскими транслокациями.

Несколько более сильно продвинуты кариотипы европейских лососей рода *Salmo* и голецов родов *Salvelinus* и *Salvelinus*. Основные признаки кариотипов большинства видов близки - $2n = 78-80$, $NF = 96-102$ и дивергировали незначительно от общего предка за счет небольшого числа Робертсоновских транслокаций и перичентрических инверсий или tandemных транслокаций. Свидетельством перестроек, уменьшивших число хромосомных плеч (перичентрических инверсий или tandemных транслокаций), являются крупные акроцентрические хромосомы с интеркалярными блоками гетерохроматина в кариотипах большинства видов родов *Salmo* и *Salvelinus* (Zenzes, Voiculescu, 1975; Ueda, Ojima, 1983b; Hartley, Horne, 1984a, b; Hartley, 1989; Ueda et al., 1991).

Дивергенция кариотипов внутри этих родов незначительна. Исключениями являются лишь атлантический лосось *S. salar* ($2n = 58$, $NF = 72, 74$) и длинноперая палия Световидова *Salvethymus svetovidovi* ($2n = 56$, $NF = 98$), кариотипы которых дивергировали очень сильно и являются одними из самых продвинутых среди лососевых рыб. Преобразования кариотипов этих видов осуществлялись путем разных типов хромосомных перестроек. Многочисленные робертсоновские транслокации привели к формированию кариотипа длинноперой палии с чрезвычайно малым числом хромосом, но с числом хромосомных плеч таким же, как и у большинства видов гольцов рода *Salvelinus* (Фролов, 1993; Frolov, 1993, рис. 4.6).

Кариотип атлантического лосося, большинство акроцентрических хромосом которого крупнее метацентрических и имеют один-два интеркалярных блока гетерохроматина (Hartley, Horne, 1984a, 1984b; Hartley, 1988; Woznicki, Jankun, 1994), сформировался, вероятнее всего, в результате большого числа тандемных транслокаций. Подтверждением этому являются данные о наличии теломерных последовательностей хромосом не только в их теломерных районах, но и в плечах этих хромосом атлантического лосося (Abuin et al., 1996b).

Представители тихоокеанской ветви подсемейства - родов тихоокеанских форелей *Parasalmo*, тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* и сахалинский таймень *Parahucho perryi* отличаются, по-видимому, стабильностью чисел хромосомных плеч на уровне родов - $NF = 104, 106$ у видов *Parasalmo*, $NF = 104$ у видов *Oncorhynchus* и $NF = 100$ у *P. perryi* (Gold, 1977; Loudenslager, Thorgaard, 1979; Горшкова, 1978; Анбиндер и др., 1982; и др.), хотя наличие в кариотипах некоторых видов тихоокеанских форелей и тихоокеанских лососей группы субтелоцентрических хромосом приводит к различной трактовке у них этого показателя. Дивергенция чисел хромосом в пределах родов при этом, напротив, значительна - $2n = 56-68$ у тихоокеанских форелей и $2n = 52-74$ у тихоокеанских лососей, а темпы эволюции кариотипов крайне неравномерны.

Очевидно, что эволюция кариотипов у представителей этих трех родов осуществлялась преимущественно путем робертсоновских транслокаций. При этом кариотипы наиболее продвинутых видов каждого рода - горбуши *O. gorbuscha*, $2n = 52-54$, $NF = 104$ (Simon, 1963; Muramoto et al., 1974; и др.) и апачской форели *P. apache*, $2n = 56$, $NF = 106$ (Miller, 1972), полностью или почти полностью исчерпали возможности для дальнейшего изменения на основе этого механизма. Изменчивость кариотипа горбуши смежных поколений на основе робертсоновских разделений (Горшкова,

Горшкова, 1981; Горшкова, Горшков, 1983; Phillips, Kapuscinski, 1987, 1988) фиксирование в некоторых американских ее популяциях необычной для тихоокеанских лососей перестройки - перичентрической инверсии (Phillips, Kapuscinski, 1988), возможно, являются свидетельством изменения механизма дальнейшей эволюции ее кариотипа.

Таким образом, механизмы, лежащие в основе эволюционных преобразований кариотипов лососевых рыб, едины для всех подсемейств. Ведущее значение при этом имели робертсоновские транслокации, уменьшающие числа хромосом по сравнению с предковым состоянием. Перичентрические инверсии или, что более вероятно, тандемные транслокации играли заметную роль в изменении кариотипов видов в пределах некоторых родов, но были преобладающим механизмом изменения кариотипов отдельных видов.

Характерная особенность эволюции кариотипов лососевых рыб - ее неравномерность, отражением которой является наличие у них как очень примитивных, медленно эволюционировавших и близких к предковому кариотипов, так и видов с быстро эволюционировавшими и сильно дивергировавшими кариотипами. Эта неравномерность проявляется как на уровне подсемейств (чрезвычайно близкий к предковому кариотип современных хариусов *Thymallinae*) или родов (мало продвинутые кариотипы ленков *Brachymystax* и тайменей *Hucho*), так и видов одного рода (чрезвычайно продвинутые кариотипы горбуши *O. gorbuscha*, атлантического лосося *S. salar*, апачской форели *P. apache*, длинноперой палии *S. svetovidovi* и чира *C. nasus*). При этом в большинстве родов имеются виды как со слабо, так и с очень сильно дивергировавшими кариотипами.

Преимущественное преобразование кариотипов на основе простого и легко осуществимого механизма робертсоновских транслокаций в ряде случаев привело к формированию сходных по основным параметрам симметричных или почти симметричных кариотипов с преобладанием в них метацентрических и субметацентрических хромосом у отдельных представителей филогенетически далеких родов и даже разных подсемейств. Таковы кариотипы некоторых тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* ($2n = 52, 58, NF = 104$), тихоокеанских форелей рода *Parasalmo* ($2n = 56-58, NF = 104, 106$), сахалинского тайменя *P. perryi* ($2n = 62, NF = 100$), длинноперой палии *S. svetovidovi* ($2n = 56, NF = 98$) и чира *C. nasus* ($2n = 58-60, NF = 92, 96, 98$), из которых филогенетически близки только первые два рода.

4.3. Дивергенция кариотипов сиговых рыб

Подсемейство сиговых рыб Coregoninae является одним из наиболее сложных в систематическом плане среди лососевых. Только наличие трех родов - *Coregonus*, *Stenodus* и *Prosopium*, не вызывает сомнений у систематиков. Однако мнения исследователей относительно числа видов, прежде всего в роде *Coregonus*, а также структуре этого рода, заметно различаются. Среди традиционно используемых в систематике сиговых рыб морфологических признаков - строение ротового аппарата (верхний, нижний или конечный рот), число и морфология жаберных тычинок (много и длинные либо мало и короткие) и т.п. На основании первого из этих признаков род *Coregonus* разделяют на два подрода - *Coregonus* s. str. и *Leucichthys* (Решетников, 1980, 1988; Reshetnikov, 1992), либо на четыре подрода - *Argyrosomus*, *Leucichthys*, *Coregonus* и *Paracoregonus* (Китасев, 1992). На основании других морфологических признаков разделяют виды и подвиды, выделяют локальные формы.

Придавая разный вес разным группам морфологических признаков, систематики выделяют от двух до пяти видов рода *Coregonus* только в Европе (Решетников, 1980) и до 16 подвидов только одного полиморфного вида *Coregonus lavaretus* (Шапошникова, 1977). Крайнее проявление такого подхода демонстрируют некоторые шведские ихтиологи, признающие только на севере Европы не менее семи видов рода *Coregonus* (например, Svärdson, 1957, 1979), некоторые из которых считаются российскими ихтиологами эндемиками Сибири. Известно, однако, адаптивное значение многих из используемых в систематике сиговых рыб морфологических признаков. Число же жаберных тычинок у них способно быстро изменяться не только при изменении условий обитания, но и при смене состава рыб в водоеме обитания, например, при переселении в новый водоем (Lindsey, 1981).

Представляется, что в столь сложной ситуации для решения многих вопросов систематики и филогении сиговых рыб могут быть особенно полезны генетические маркеры, в том числе и признаки кариотипов, которые, как известно, не подвержены конвергенции и прямому действию отбора и наиболее пригодны для сравнительного анализа географически разобщенных видов и форм (Воронцов, 1958; Bodaly et al., 1991). Свидетельством перехода исследований сиговых рыб на новый уровень являются попытки использования электрофоретических и молекулярно-генетических данных для решения систематических проблем сиговых рыб, особенно активные в последнее десятилетие (Ferguson et al., 1978; Локшина, 1983).

Ермоленко, Викторовский, 1982, 1983; Ермоленко, 1989в, 1992; Bodaly et al., 1991; Bernatchez et al., 1991; Ermolenko, 1992; Бодали и др., 1994; Bernatchez, Dodson, 1994).

Сиговые рыбы были также предметом интенсивных цитогенетических исследований в СССР в 1980-х годах. В результате в настоящее время известны кариотипы 14 из 16 обитающих на территории России видов подсемейства, а у некоторых из них (например, *C. lavaretus* и *C. nasus*) исследованы кариотипы разных подвидов либо популяций (прил. 3). Известны также кариотипы семи из тринадцати видов сигов рода *Coregonus*, шести видов вальков рода *Prosopium* и нельмы *Stenodus leucichthys nelma*, обитающих в Северной Америке (Booke, 1968; 1974; 1975; Phillips et al., 1996).

К сожалению, не все имеющиеся данные о кариотипах сиговых рыб равнопригодны для сравнительного анализа. Так, большинство американских видов исследованы на эмбриональном материале без использования колхицина, что не позволяет проведение детального анализа морфологии хромосом и затрудняет определение числа хромосомных плеч. Неясность таксономического статуса многих европейских сигов заставляет с осторожностью подходить к интерпретации данных об их кариотипах, представленных в некоторых работах (Nygren et al., 1971d; Sola et al., 1989).

Тем не менее по мере накопления сведений о кариотипах сиговых рыб предпринимались попытки обобщения имеющегося материала (Викторовский и др., 1983; Кайданова, 1988; Makoedov, 1992; Rab, Jankun, 1992). Большинство из этих работ являются по сути списками кариотипов сиговых рыб. Опираясь только основными признаками кариотипов - числом хромосом и числом хромосомных плеч, авторы лишь отмечают их разнообразие, разную степень дивергенции кариотипов отдельных видов (в частности, максимальную их дивергенцию у чира *C. nasus* и пеляди *C. peled*) и общие направления эволюции кариотипов. Первоописания кариотипов при этом, как правило, критически не анализируются.

Лишь в одной из указанных работ предпринята попытка глубокого сравнительного анализа и гомологизации отдельных хромосом и их групп в кариотипах разных видов, хотя и ограниченная тотально окрашенными кариотипами (Викторовский и др., 1983). В этой работе были отмечены признаки гомологии отдельных хромосом в кариотипах всех подвидов сига *C. lavaretus*, сига-вострыка *C. anaulorum* и тугуна *C. tugun*. В том числе обращено внимание на сходство у них относительных размеров самых крупных и самых мелких метацентрических хромосом, крупные размеры акроцентрических хромосом первой пары. Была предположена стабиль-

акроцентрических хромосом первой пары. Была предположена стабильность группы субметацентрических хромосом в процессе дивергенции сигановых. *C. lavaretus pidschian*, пеляди и тугуна, но преобразование именно субметацентрических хромосом в кариотипе сигавострыка.

Несомненно, что выявление в хромосомных наборах маркерных хромосом, сходство либо различие которых можно использовать для объединения или дифференциации кариотипов разных видов, является наиболее приемлемым методом сравнительного анализа кариотипов большого числа видов. Не отрицая возможности успешного сравнительного анализа кариотипов по кариограммам, представляется, однако, что плодотворность такого подхода должна быть выше при сравнении кариотипов, представленных схематически. Поэтому в предпринятой мной попытке обобщить данные о кариотипах не только сигов рода

Coregonus, но также вальков рода *Prosopium* и нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Фролов, 1991в; Frolov, 1992с) кариотипы изображались в виде идиограмм (рис. 4.2), размеры хромосом в которых были стандартизованы относительно размеров второй пары субметацентрических хромосом, выявляемой в кариотипах всех без исключения

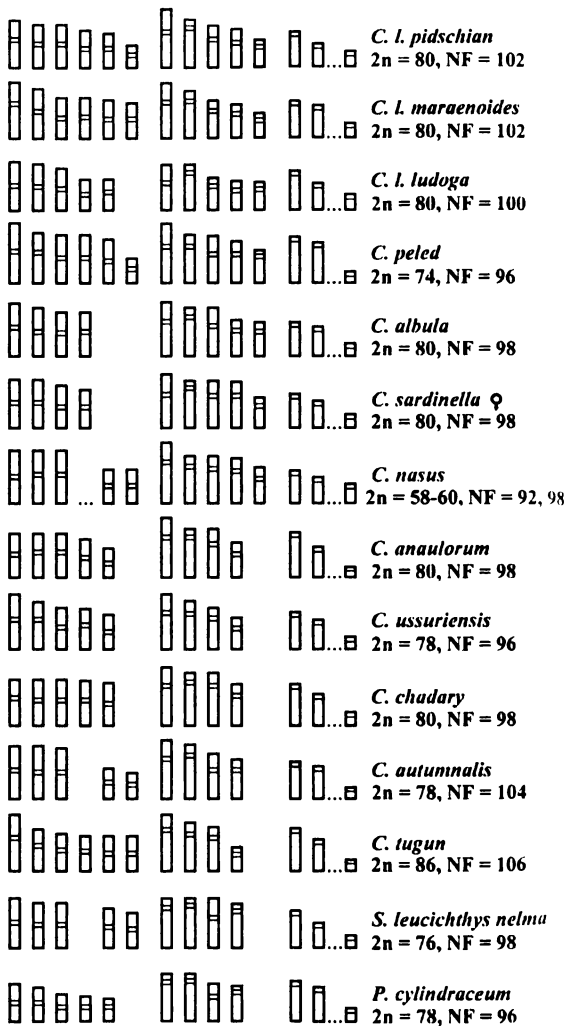


Рис. 4.2. Идиограммы кариотипов сиговых рыб

сиговых рыб и являющейся их отличительным признаком (рис. 2.13, 3.6-3.8, 4.3, 4.4). Появившиеся сведения о кариотипах омуля *C. autumnalis*,

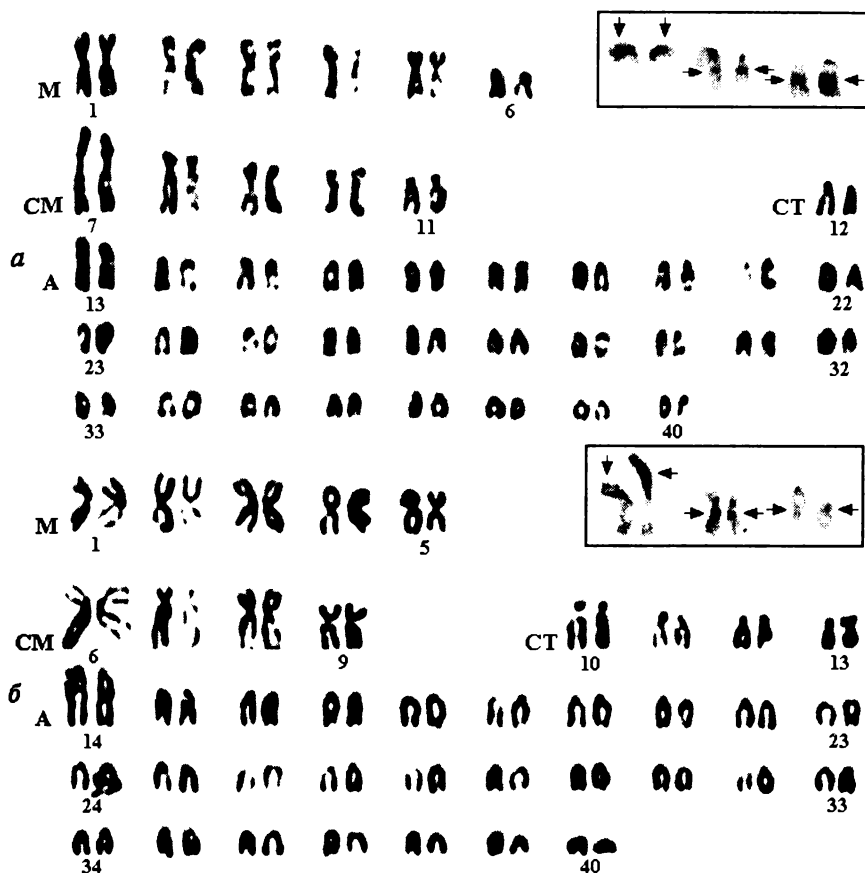


Рис. 4.3. Кариотипы сига-пыжьяна *C. lavaretus pidschian*, $2n = 80$, $NF = 102$ (а) и сига-востряка *C. anaulorum*, $2n = 80$, $NF = 98$ (б).

Окрашивание азуром-эозином. В рамках - маркерные хромосомы с блоками гетерохроматина, С-окрашивание

сига-хадары *C. chadary* и некоторых американских видов рода *Coregonus* (Makoev, 1992; Phillips et al., 1996) позволяют теперь расширить и уточнить предложенную ранее схему.

В анализе использованы собственные данные о кариотипах всех видов сиговых рыб, обитающих в реке Анадырь - сига-пыжьяна *C. lavaretus*

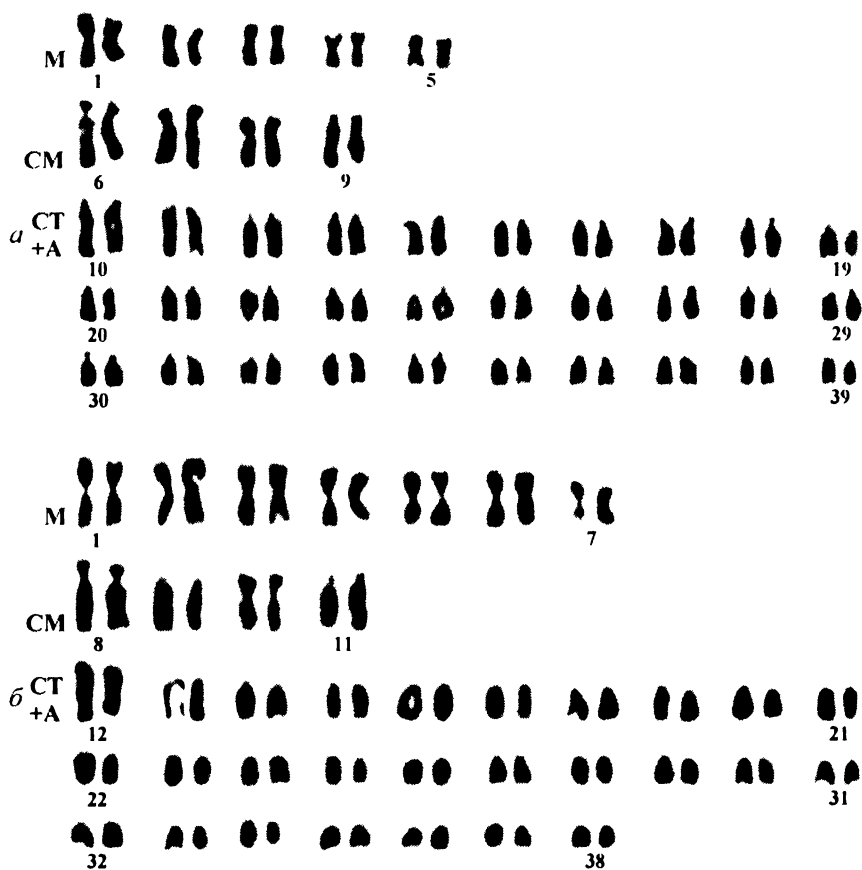


Рис. 4.4. Кариотипы валька *P. cylindraceum*, $2n = 78$, $NF = 96$ (а) и нельмы *S. leucichthys nelma*, $2n = 76$, $NF = 98$ (б)

pidschian, сига-востряка *C. anaulorum*, чира *C. nasus*, сибирской ряпушки *C. sardinella*, нельмы *Stenodus leucichthys nelma* и валька *Prosopium cylindraceum* (Фролов, 1986а, 1988, 1990б, 1995а; Frolov, 1992b). Также проведен анализ кариотипов чудского сига *C. lavaretus maraenoides*, сига-лудогы *C. lavaretus ludoga*, пеляди *C. peled*, европейской ряпушки *C. albulus*, уссурийского сига *C. ussuriensis*, сига-хадары *C. chadary*, омуля *C. autumnalis* и тугуна *C. tugun*, представленных в работах других авторов (Nygren et al., 1971b; Кайданова, Ефанов, 1976; Викторовский, Максимова, 1978; Кайданова, 1980; 1983; Рухкян, Аракелян, 1980; Викторовский, Ермоленко, 1982; Викторовский и др., 1983; Makoedov, 1992). Из анализа исключены карио-



цы, полученные из эмбрионов без применения колхицина (Booke, 1968, 1970, 1974, 1975), ввиду невозможности точного определения морфологии хромосом на таком материале, а также кариотипы европейских сигов с ясным таксономическим статусом (Nygren et al., 1971c; Sola et al., 1989).

Следует отметить, что составление идиограмм по единичным кариограммам сопряжено с риском значительного искажения истинной морфологии хромосом. Исходя из этого для составления идиограмм по собственным материалам отбирали по несколько метафазных пластинок каждого вида со сходной степенью спирализации хромосом (на стадии средней метафазы), данные измерений хромосом в которых усредняли.

Полученные таким образом идиограммы, по-видимому, вполне точно отражают структуру кариотипов исследованных видов. В идиограммах тех видов и форм сигов, исследованных другими авторами, изначально заложена ошибка, обусловленная их построением по единичным кариограммам (часто довольно мелкого формата), представленным в опубликованных работах, и невозможностью в большинстве случаев сравнения этих кариограмм с метафазными пластинками либо сравнения с данными нескольких исследователей.

Маркерные хромосомы в кариотипах сиговых рыб

В кариотипах всех исследованных видов сиговых рыб выделяются хромосомы нескольких морфологических типов - равноплечие метацентрические (М), неравноплечие субметацентрические (СМ), сильно неравноплечие субтелоцентрические (СТ) и акроцентрические (А), у которых второе плечо не выявляется. При этом в качестве СМ мы рассматривали все двуплечие хромосомы, у которых длины плеч заметно различны даже без их измерения и которые проявляются как двуплечие во всех метафазных пластинках.

Эта классификация заметно отличается от общепринятой в цитогенетических исследованиях (Levan et al., 1964). Однако она удобна и оправдана при сравнении кариотипов сиговых рыб (и лососевых рыб в целом), поскольку выделение из общего ряда двуплечих хромосом всех неравноплечих обеспечивает дополнительную информацию для дифференциации сходных по числам хромосом и числам хромосомных плеч кариотипов и никак не сказывается на другой важной характеристике кариотипа - числе хромосомных плеч.

Отдельное рассмотрение неравноплечих СМ хромосом диктуется и особенностью их морфологических изменений в митозе. Она заключается в том, что отношение длин их плеч может заметно изменяться в зависимо-

сти от стадии метафазы и, соответственно, степени спирализации хромосом. Эта особенность неравноплечих хромосом была отмечена еще в одной из первых работ по исследованию кариотипов лососевых рыб: «If the two arms of the chromosome are of unequal length, the index showing the relative length of the arms will be modified» (Svårdson, 1945: p. 25) и неоднократно подтверждалась при исследовании кариотипов животных разных групп. Необходимость сравнительного анализа хромосом, находящихся на разных стадиях метафазы, представленных в работах разных авторов, вполне оправдывает такой подход к выделению СМ хромосом из ряда двуплечих.

М и А хромосомы в кариотипах всех видов сиговых рыб образуют ряды близких по морфологии и слабо различающихся по размерам хромосом. Методы С- и Ag-NOR-окрашивания не позволяют идентифицировать эти хромосомы индивидуально, за исключением крупных А хромосом первой пары, имеющих интерстициальные блоки гетерохроматина (Фролов, 1988; 1990б; Jankun et al., 1995а; Phillips et al., 1996; рис. 2.13, 3.6). СТ хромосом в кариотипах сиговых рыб несколько пар, но их число, выявляемое в разных клетках, заметно варьирует. Поэтому М, А и СТ хромосомы мало информативны без применения методов дифференциального окрашивания, позволяющих их идентифицировать (G- либо Q-окрашивание).

СМ хромосомы более удобны для сравнительного анализа: их число в кариотипах не велико, а различия в размерах и морфологии позволяют обычно легко идентифицировать хромосомы каждой пары даже при тотальном их окрашивании. Кроме того, у большинства исследованных методом С-окрашивания видов одна из пар СМ хромосом маркируется интерстициальными блоками гетерохроматина, и как минимум еще одна (самые крупные СМ) - гетерохроматиновыми короткими плечами изменчивых размеров (Фролов, 1988; Jankun et al., 1995а, б; Phillips et al., 1996; рис. 2.13, 3.6, 4.3).

К сожалению, некоторые исследователи (Nygren et al., 1971b; Кайданова, 1983; Рухкян, Аракелян, 1980) не выделяют СМ хромосомы из общего ряда двуплечих, ограничивая тем самым возможности интерпретации имеющегося материала. Во многих случаях трактовки морфологии хромосом как М, СМ или СТ авторов описаний кариотипов и наша не совпадали. Все эти разночтения были устранены при анализе кариотипов на основе предлагаемой классификации хромосом сиговых рыб. Соответственно, приведенные на построенных идиограммах (рис. 4.2) числа хромосомных плеч могут не совпадать с таковыми в оригинальных описаниях кариотипов.

Число пар СМ хромосом

По числу пар СМ хромосом все виды рода *Coregonus* разделяются на две группы. У всех подвидов *C. lavaretus*, у *C. peled*, *C. albula*, *C. sardinella* и *C. nasus* пять пар СМ хромосом, тогда как у *C. anaulorum*, *C. sursuriensis*, *C. chadary*, *C. tugun* и *C. autumnalis* их четыре пары (рис. 2.13, 3.6-3.8, 4.2, 4.3). Из этих СМ хромосом 2-3 пары (прежде всего первая и вторая) являются маркерными для всего рода *Coregonus*. В кариотипах *S. leucichthys nelma* и *P. cylindraceum* также четыре пары СМ хромосом, но, за исключением первой пары, их СМ хромосомы заметно отличаются морфологически от СМ хромосом сигов (рис. 4.2, 4.4).

Первая пара СМ хромосом сигов

Это самые крупные хромосомы в кариотипах сигов и поэтому очень легко идентифицируются у всех видов. В большей части описанных кариотипов хромосомы этой пары рассматриваются как М (Кайданова, Ефимов, 1976; Викторovsky, Максимова, 1978; Кайданова, 1980; Викторovsky, Ермоленко, 1982, Викторovsky и др., 1983; Phillips et al., 1996). Исследование на большом материале кариотипов *C. lavaretus pidschian*, *C. anaulorum*, *C. nasus* и *C. sardinella* показало, однако, что хромосомы этой пары морфологически очень изменчивы и могут выглядеть как М или СМ в разных клетках. Чаше плечи этих хромосом заметно разной длины (рис. 2.13, 3.6, 3.8, 4.2, 4.3). Такая же изменчивость морфологии хромосом этой пары отмечена у сига *C. lavaretus* европейских популяций, европейской ряпушки *C. albula* и американского сельдевидного сига *C. clupeaformis* (Jankun et al., 1995a, b; Phillips et al., 1996) и обусловлена варьированием размеров гетерохроматинового блока в коротком плече этих хромосом.

Более правильно, вероятно, рассматривать эти хромосомы как М-СМ. Однако безотносительно к морфологии этих хромосом они являются маркерными, поскольку имеются в кариотипах всех исследованных видов сигов, и их выделение из общего ряда М хромосом вполне оправдано. Отличительной особенностью хромосом этой пары является более длинное плечо - оно в большинстве случаев длиннее, чем длинные плечи всех остальных двуплечих хромосом, за исключением СМ хромосом второй пары. Лишь у *C. nasus* и *C. tugun* длинное плечо этих хромосом более длинное, чем таковое СМ хромосом второй пары.

Вторая пара СМ хромосом сигов

Эти хромосомы имеются также в кариотипах всех анализируемых видов. Морфологически они СМ или СТ с отношением длин плеч, равным 1:3 - 1:4. Хромосомы этой пары наиболее легко идентифицируются

(рис. 2.13, 3.6 - 3.8, 4.2, 4.3) и являются поэтому главными маркерами в кариотипах сигов. Размеры всех хромосом в идиограммах рассчитывали относительно размеров хромосом этой пары. Отличительным признаком этих хромосом является то, что их длинное плечо, как правило, превосходит по размерам самые крупные одноплечие хромосомы и длинные плечи остальных двухплечих хромосом. Эти хромосомы, по-видимому, имеются и среди СМ хромосом нельмы и валька.

Третья пара СМ хромосом сигов

По размерам и морфологии (отношению длин плеч) хромосомы этой пары очень сходны, если не идентичны, у *C. peled*, *C. albula*, *C. sardinella*, *C. nasus* (видов с пятью парами СМ хромосом) и *C. anaulorum* (вид с четырьмя парами СМ хромосом) (рис. 2.13, 3.6-3.8, 4.2, 4.3, 4.4). У перечисленных видов эти хромосомы равны по размерам СМ хромосомам второй пары, отношение длин плеч равно 1:2. Несколько мельче эти хромосомы у *C. ussuriensis*, *C. autumnalis* и *C. tugun*, причем меньшие их размеры у этих видов обусловлены величиной только короткого плеча. Еще меньше и сходны по размерам и морфологии СМ хромосомы третьей пары у подвидов *C. lavaretus*. У некоторых видов эти хромосомы маркирует интеркалярный блок гетерохроматина, расположенный вблизи центромеры (Фролов, 1987; Phillips et al., 1996; рис. 4.3).

Четвертая пара СМ хромосом сигов

Морфологически хромосомы этой пары очень сходны у двух подвидов сига - *C. lavaretus maraenoides* и *C. lavaretus ludoga*. У обоих эти хромосомы намного короче, чем длинное плечо СМ второй пары. В отличие от этого у третьего подвида, *C. lavaretus pidschian* из реки Анадырь, эти хромосомы сходны с таковыми других видов, имеющих в кариотипе пять пар СМ хромосом, и больше или равны длинному плечу СМ хромосом второй пары (рис. 4.2, 4.3). СМ хромосомы четвертой пары у видов с четырьмя парами СМ хромосом имеют сходные размеры (всегда меньше длинного плеча СМ хромосом второй пары) и больше сходны по размерам с СМ хромосомами пятой, а не четвертой пары других видов (рис. 4.2, 4.3).

Пятая пара СМ хромосом сигов

Эти хромосомы имеются в кариотипах только пяти видов, их морфология у разных видов различна. Они являются СМ-СТ с очень короткими вторыми плечами у всех подвидов *C. lavaretus* и у *C. peled* (рис. 4.2, 4.3), но СМ с более длинным вторым плечом у *C. albula*, *C. sardinella* и *C. nasus* (рис. 2.13, 3.6-3.8, 4.2). Это наименьшие по размерам СМ хромосомы, всегда намного меньше длинного плеча СМ хромосом второй пары и самых крупных из одноплечих хромосом, и поэтому легко идентифи-

сравняются. По размерам и морфологии СМ и СМ-СТ хромосомы этой пары очень сходны, если не идентичны, СМ и СМ-СТ хромосомам четвертой пары *C. anaulorum*, *C. ussuriensis*, *C. chadary*, *C. autumnalis* и *C. tugun*. Как и у видов с пятью парами СМ хромосом, СМ хромосомы последней пары у *C. anaulorum*, *C. ussuriensis*, *C. chadary*, *C. autumnalis* и *C. tugun* морфологически различны: они СМ-СТ у *C. autumnalis* и *C. tugun*, но СМ у трех других видов. Вполне вероятно, что хромосомы пятой пары *C. lavaretus*, *C. peled*, *C. albula*, *C. sardinella* и *C. nasus* и четвертой пары *C. anaulorum*, *C. ussuriensis*, *C. chadary*, *C. autumnalis* и *C. tugun* являются гомеологичными.

Кариотипы и СМ хромосомы нельмы S. leucichthys nelma и валька P. cylindraceum

Кариотипы нельмы и валька существенно отличаются от кариотипов сигов, но очень сходны между собой (рис. 4.4). Это заметно при сравнении уже таких общих признаков кариотипа, как число хромосом и число хромосомных плеч ($2n = 76$, $NF = 98$ у нельмы и $2n = 78$, $NF = 96$ у валька против $2n = 80$, $NF = 98-102$ у большинства видов сигов). Число и морфология М и А хромосом кариотипов нельмы и валька также очень сходны, но у валька М хромосомы меньшего размера. Самые крупные М и А хромосомы обоих видов сходны по размерам и меньше СМ хромосом первой пары.

Наиболее сильно сходство кариотипов нельмы и валька проявляется при сравнении СМ хромосом этих видов. Только одна пара СМ хромосом, использованных в качестве главных маркеров при построении идиограмм (первая в кариотипах нельмы и валька и вторая в кариотипах сигов рода *Coregonus*), сходна у видов всех трех родов. Остальные - морфологически сходны только у *S. leucichthys nelma* и *P. cylindraceum*, отличаются у этих видов лишь размерами (рис. 4.2, 4.4). Из них две пары СМ-СТ хромосом с отношением длин плеч меньшим или равным таковому маркерных для всех сиговых рыб СМ-СТ хромосом. Хромосомы одной из этих пар - приблизительно одного размера с главными маркерами, хромосомы другой - самые мелкие среди СМ хромосом нельмы и валька. Морфология СМ хромосом третьей пары у обоих видов очень изменчива: они могут быть М или СМ в разных клетках, как и СМ хромосомы первой пары в кариотипах сигов.

Характерной особенностью кариотипов нельмы и валька, отличающей их от кариотипов видов рода *Coregonus*, являются три пары СМ-СТ хромосом. При этом по размерам СМ хромосомы трех первых пар крупнее самых крупных М хромосом их кариотипов. Среди сигов рода *Coregonus*

сравнителей этого рода. Следует отметить, однако, что авторы ошибочно указали для карิโอотипов исследованных ими видов число хромосомных плеч $NF = 98$, хотя и в карิโอграммах всех видов, и в их описаниях выделены по десять пар двуплечих хромосом при $2n = 80$ (Phillips et al., 1996).

Анализ карิโอотипов, представленных в этой работе (Phillips et al., 1996), показал, что карิโอотип одного из видов, сельдевидного сига *C. clupeaformis* ($2n = 80$, $NF = 100$), очень схож (в том числе по числу и морфологии СМ хромосом) с таковым европейского сига *C. lavaretus*. Среди СМ хромосом этого вида авторы выделяют одну пару крупных М-СМ с коротким плечом изменчивых размеров. Аналогичная изменчивость первой пары М-СМ хромосом наблюдается и в карิโอотипах исследованных нами сигов р. Анадырь. По результатам С-окрашивания эта изменчивость у *C. clupeaformis* обусловлена полной гетерохроматинизацией этого плеча. Среди других СМ хромосом этого вида можно отметить крупные СМ-СТ, имеющие интеркалярный блок гетерохроматина в длинном плече (они помещены авторами на первое место в ряду М хромосом - Phillips et al., 1996: fig. 1b), и мелкие СМ-СТ, морфологически сходные с пятой парой СМ-СТ хромосом у подвидов *C. lavaretus*.

Карิโอотипы же четырех видов американских ряпушек - *C. artedii*, *C. hoyi*, *C. nigripinnis* и *C. zenithicus*, практически идентичны - $2n = 80$, $NF = 100$ (Phillips et al., 1996) и сходны с карิโอотипами остальных видов рода *Coregonus* только числами хромосом и хромосомных плеч. СМ хромосом в их карิโอотипах четыре пары. Первая представлена самыми крупными в карิโอотипе М-СМ хромосомами, помещенными авторами на первое место в ряду М хромосом. Эти хромосомы морфологически изменчивы, как и у остальных сигов, но, в отличие от них, имеют интеркалярный блок гетерохроматина, сходный с таковым третьей пары СМ других видов *Coregonus*. Три других пары представлены СМ-СТ хромосомами.

Из всех СМ хромосом американских ряпушек только две пары (первая и вторая, основной маркер карิโอотипов сиговых) типичны для сигов рода *Coregonus*. В то же время три пары СМ-СТ хромосом близких размеров в их карิโอотипах практически идентичны таковым кариотипа нельмы, для которого такие СМ-СТ хромосомы типичны (рис. 4.4; Phillips et al., 1996: figs 2-3). Столь явное сходство СМ-СТ хромосом нельмы и американских ряпушек предполагает их значительную филогенетическую близость и длительную совместную эволюцию. При этом оно не сближает нельму с остальными сигами рода *Coregonus*, как предполагается на основании морфологических признаков (Решетников, 1980; Smith, Todd, 1992), а, напротив, удаляет от них американских ряпушек (рис. 4.5).

2. Дивергенция сигов рода *Coregonus* (за исключением американских ряпушек) на две ветви - видов, имеющих в кариотипе пять пар СМ хромосом с одной стороны (*C. lavaretus*, *C. peled*, *C. albula*, *C. sardinella*, *C. nasus* и *C. clupeaformis*), и видов с четырьмя парами СМ хромосом в кариотипе (*C. anaulorum*, *C. ussuriensis*, *C. chadary*, *C. autumnalis* и *C. tugun*) с другой. Виды с пятью парами СМ хромосом, кроме того, объединяет наличие в кариотипах большинства из них (кроме *C. peled* и *C. clupeaformis*) добавочных хромосом (Svdrsdson, 1945; Фролов, 1986а, б; Лайус, Ершов, 1988; Jankun et al., 1991, 1995а, б; Ершов, Лайус, 1993).

3. Дивергенция сигов с пятью парами СМ хромосом на виды, у которых хромосомы пятой пары являются типичными СМ (*C. albula*, *C. sardinella* и *C. nasus*), и виды, у которых хромосомы пятой пары СМ-СТ с очень короткими вторыми плечами (*C. lavaretus*, *C. peled* и *C. clupeaformis*). При этом кариотипы европейской *C. albula* и сибирской *C. sardinella* ряпушек практически идентичны по одним данным (Фролов, 1991б), но несколько различны по другим (Jankun et al., 1991, 1995б).

4. Выделение из группы сигов с четырьмя парами СМ хромосом двух видов - *C. autumnalis* и *C. tugun*. Несмотря на значительные различия чисел хромосом - $2n = 78$, $NF = 104$ у *C. autumnalis* и $2n = 86$, $NF = 106$ у *C. tugun*, их кариотипы имеют близкие значения чисел хромосомных плеч и сходны по ряду других признаков. СМ хромосомы обоих видов представлены четырьмя парами (в отличие от трактовки А.Н. Макоедова Makoedov, 1992, который в кариотипе *C. autumnalis* рассматривает в качестве СМ одну пару мелких СТ хромосом, но при этом пару мелких М хромосом помещает в ряд одноплечих хромосом). У обоих видов они представлены тремя парами сходных по размерам СМ хромосом с короткими вторыми плечами и одной парой мелких СМ хромосом с такими же короткими вторыми плечами (рис. 4.2). Ни у одного другого вида рода *Coregonus* нет такого набора СМ хромосом.

Несколько похожи, но с другим отношением длин плеч три пары СМ-СТ хромосом кариотипов нельмы и американских ряпушек. Эти отличия СМ хромосом *C. autumnalis* и *C. tugun* предполагают независимую от других сигов с четырьмя парами СМ хромосом их эволюцию и, вероятно, более раннее отделение этих двух видов от других сигов. На основании морфологии СМ хромосом можно предположить их промежуточное положение между нельмой и другими сигадами рода *Coregonus*.

В каждой группе видов рода *Coregonus* эволюция кариотипов протекала неравномерно. На основании данных о числах хромосом и хромосомных плеч можно выделить виды, которые отличаются от других видов груп-

а. По числу хромосом заметно выделяются *C. peled* ($2n = 74$ против $2n =$ у *C. lavaretus pidschian*) в группе видов с СМ-СТ хромосомами пятой пары, *C. nasus* ($2n = 58-60$ против $2n = 80-81$ у *C. albula* и *C. sardinella*) среди видов с СМ хромосомами пятой пары и *C. tugun* ($2n = 86$ против $2n = 78-80$ у *C. anaulorum*, *C. ussuriensis*, *C. chadary* и *C. autumnalis*) среди видов с четырьмя парами СМ хромосом. Эволюция кариотипов двух первых видов осуществлялась при этом более быстрыми, а последнего более низкими темпами, чем у других видов рода.

Кариотипы *C. tugun* и *C. autumnalis* выделяются максимальными значениями чисел хромосомных плеч. Характерно, что оба кариологически наиболее продвинутых вида - *C. peled* и *C. nasus*, имеют кариотипы с пятью парами СМ хромосом, тогда как в наиболее примитивных по числу хромосомных плеч кариотипах *C. autumnalis* и *C. tugun* их только четыре. По морфологии СМ хромосом обособлено от остальных сигов стоят кариотипы американских ряпушек. Вполне естественно предположить более раннюю дивергенцию всех упомянутых видов в пределах их групп.

Несмотря на столь большое разнообразие структуры кариотипов у сиговых рыб, некоторые хромосомы остались, по-видимому, неизменными в процессе их эволюции и выявляются в кариотипах представителей разных родов или групп видов рода *Coregonus*. Прежде всего, это пара крупных СМ-СТ хромосом, рассматриваемых в качестве основного маркера кариотипов всех исследованных сиговых рыб. Они легко выявляются даже в кариотипах видов с резко отличными наборами СМ хромосом, такими как у американских ряпушек, *S. leucichthys nelma* и *P. cylindraceum*.

Неизменной у большинства видов сигов рода *Coregonus* является, по-видимому, и пара СМ хромосом с интеркалярным блоком гетерохроматина в длинном плече. По крайней мере, такие СМ хромосомы выявляются в кариотипах *C. lavaretus* европейских популяций, *C. lavaretus pidschian*, *C. anaulorum*, *C. nasus*, *C. clupeaformis* и американских ряпушек (Фролов, 1986а, 1988; Jankun, 1995а; Phillips et al., 1996; рис. 2.13, 4.3), относимых нами к разным группам (в кариотипах американских видов они помещены авторами первыми среди М хромосом).

У некоторых видов сигов авторы выделяют крупные размеры А хромосом одной-двух пар (Викторовский, Ермоленко, 1982; Викторовский и др., 1983; Фролов, 1986а, 1988; 1990б; Frolov, 1992b). Столь же выделяющиеся размерами А хромосомы имеются и в кариотипах других видов, хотя авторами и не отмечаются (рис. 4.2). В этих А хромосомах у некоторых видов выявляются вторичные перетяжки, как у *C. sardinella* и *C. lavaretus* (Фролов, 1990б; Jankun et al., 1995а: fig. 2b), либо блоки

гетерохроматина в середине плеча у *C. nasus*, *C. sardinella*, *C. anaulorum*, *C. clupeaformis* и, вероятно, *C. artedi* (Фролов, 1986а, 1988; Phillips et al 1996: figs 1b, 2b; рис. 2.13, 3.6, 4.3).

По-видимому, эти А и СМ хромосомы с интеркалярными блоками гетерохроматина являются свидетельством хромосомных перестроек типа тандемных транслокаций, приводящих к уменьшению числа хромосом и числа хромосомных плеч. Интересно, что столь крупные А хромосомы имеются и в кариотипе *C. tugun*, имеющего максимальное среди сиговых рыб число хромосомных плеч, $NF = 106$ (Викторовский и др., 1983). Такие же маркерные А хромосомы имеются в кариотипах лососевых рыб подсемейства Salmoninae, характеризующихся уменьшенным по сравнению с предковым состоянием числом хромосомных плеч - у лососей рода *Salmo* (Zenzen, Voiculescu, 1975; Ueda, Ojima, 1984а; Hartley, 1988) и голецов рода *Salvelinus* (разд. 4.4).

Недостаточность имеющихся в настоящее время данных не позволяет использовать при анализе кариотипов сиговых рыб такие информативные признаки, как число и локализация ядрышкообразующих районов хромосом. Данные о них у сиговых рыб фрагментарны и, за исключением одной работы (Sola et al., 1989), не позволяют точно определить положение несущих ЯОР хромосом в кариотипе, поскольку все материалы представлены в виде метафазных пластинок. Однако большинство исследованных видов имеют множественные ядрышкообразующие районы, локализованные в нескольких парах хромосом, среди которых крупные М, СТ и А хромосомы (Jankun et al., 1991, 1995а, b; Phillips et al., 1996; наши данные).

Представленная схема дивергенции кариотипов сиговых рыб лишь частично совпадает с филогенетическими схемами и заключениями о степени близости видов сигов, основанных на сравнительном анализе морфологических (Решетников, 1980, 1988; Reshetnikov, 1992; Китаев, 1992), кариологических (Викторовский и др., 1983; Makoedov, 1992), биохимических (Ермоленко, 1989в, 1991б, 1992; Bodaly et al., 1991; Ermolenko, 1992; Бодали и др., 1994) и молекулярно-генетических (Bernatchez et al., 1991; Sajdak, Phillips, 1997) признаков, разработанных другими исследователями.

Так, согласно морфологическим представлениям род *Stenodus* близок к группе ряпушек подрода *Leucichthys* (в который включаются как евроазиатские, так и североамериканские виды) рода *Coregonus* (Решетников, 1980), либо занимает промежуточное положение между сига́ми и ряпушками (Smith, Todd, 1992: fig. 4). Согласно результатам анализа митохондриальной ДНК сиговых рыб нельма сходна лишь с некоторыми видами рода *Coregonus*, среди которых американские ряпушки и омуль

autumnalis, и эта группа видов является сестринской по отношению к остальным видам рода *Coregonus* (Bernatchez et al., 1991: fig. 1). Сходные результаты анализа рибосомальной ДНК, показавшие близость нельмы к американским ряпушкам (*C. artedii*) и европейской ряпушке *C. albula*, однако связь этих видов с остальными видами рода *Coregonus* неустойчива (Sajdak, Phillips, 1997: fig. 4).

Представленная схема эволюции кариотипов сиговых рыб, основанная на анализе СМ хромосом этих видов (рис. 4.5), не противоречит всем этим данным в плане близости нельмы к видам рода *Coregonus*, но только к некоторым из них, а именно североамериканским ряпушкам. Можно трактовать такое сходство как принадлежность нельмы к роду *Coregonus*, как это делает большинство исследователей из полученных данных (Smith, Todd, 1992; Bernatchez et al., 1991; Sajdak, Phillips, 1997). Однако большее морфологическое сходство СМ хромосом кариотипов американских ряпушек и нельмы с СМ хромосомами кариотипа валька, чем СМ хромосомами кариотипов остальных видов рода *Coregonus* заставляет предполагать и большую близость родов *Stenodus* (с близкими ему кариологически американскими ряпушками) и *Prosopium*, чем родов *Stenodus* и *Coregonus*.

В этом представленная схема хорошо согласуется с основанной на палеонтологических данных точкой зрения, согласно которой род *Stenodus* обособился в процессе эволюции подсемейства Coregoninae очень рано, не может быть потомком ни одного из других родов подсемейства и «более далек от линии *Prosopium* - *Coregonus*, чем эти формы одна от другой» (Сычевская, 1988: с. 23). К сходным выводам приходят некоторые исследователи и на основании анализа морфологических особенностей ныне живущих видов (Sanford, 1990). С этим согласуются результаты анализа гемоглобинов, выявившего большую обособленность рода *Stenodus* от родов *Coregonus* и *Prosopium* (Ермоленко, Викторovsky, 1983), хотя исследование изоферментов показало большую близость родов *Stenodus* и *Coregonus* (Ермоленко, Викторovsky, 1982; Ermolenko, 1992).

Вероятно, значительную часть разногласий в оценках степени генетической близости или дивергенции видов сиговых рыб можно объяснить неравномерностью эволюции кариологических, биохимических и молекулярно-генетических маркеров. Действительно, хорошо различающиеся кариологически симпатричные в р. Анадырь сиг-пыжьян *C. lavaretus nidschian* ($2n = 80$, $NF = 102$) и сиг-востряк *C. anaulorum* ($2n = 80$, $NF = 98$) очень слабо отличаются по изоферментным спектрам (Ермоленко, 1989а). Их изоферментные отличия сопоставимы с таковыми сига-пыжьяна раз-

ных популяций, имеющего в этих популяциях идентичные кариотипы (Викторовский и др., 1983), но меньше, чем межпопуляционные различия сибирской ряпушки *C. sardinella* (Ермоленко, 1989б).

Еще меньше межпопуляционные различия изоферментов у чира *C. nasus* рек Чаун и Анадырь (Ермоленко, 1991а), кариотипы которых значительно различаются числами хромосомных плеч и наличием/отсутствием добавочных хромосом - $2n = 58-60$, $NF = 92$ и $2n = 60+B$, $NF = 98+B$, соответственно (Викторовский, Ермоленко, 1982; Фролов, 1986а). Также не соответствуют максимальной кариологической продвинутости чира его отличия от других сигов по результатам анализа изоферментов и митохондриальной ДНК (Ермоленко, 1991б; Bernatchez et al., 1991; Bodaly et al., 1991; Ermolenko, 1992; Бодали и др., 1994).

Фактически только максимальная из всех сигов рода *Coregonus* обособленность тугуна *C. tugun* подтверждается при исследовании его всеми методами - морфологическими (Behnke, 1972), кариологическими (Викторовский и др., 1983), биохимическими (Ермоленко, 1989в, 1991б; Ermolenko, 1992; Бодали и др., 1994) и анализом митохондриальной ДНК (Bernatchez et al., 1991). Выводы о степени близости и группирование остальных видов сигов зависят в большой степени не только от метода исследования, но и от включенных в анализ популяций отдельных видов. Несомненно, что другой причиной различий оценок родственных взаимоотношений сигов является неясный таксономический статус многих их форм.

Представляется, однако, что, за исключением различий в трактовке взаимоотношений родов сиговых рыб, приведенная схема имеет больше сходных черт с филогенетическими схемами, построенными по результатам анализа изоферментов и митохондриальной ДНК, чем различий. Это сходство проявляется в большей близости американских ряпушек к роду *Stenodus*, а не к роду *Coregonus*, значительной обособленности *C. autumnalis* и *C. tugun* и близости их к линии *Stenodus*-американские ряпушки как следствие более ранней дивергенции этих видов от линии сигов рода *Coregonus*. Рассмотренные кариологические данные, равно как биохимические и молекулярно-генетические, предполагают сборный характер подрода *Leucichthys*, выделяемого по морфологическим признакам.

Хотелось бы отметить, что представленную схему не следует отождествлять со схемой филогении сиговых рыб, поскольку изменение кариотипов - только один из процессов, происходящих в течение эволюции видов. Хотя кариологические данные имеют заметный вес при реконструкции филогении (поскольку, в отличие от морфологических и биохимических признаков, признаки кариотипа не конвергируют и не адаптивны), они

Одни не могут дать ее полной и законченной картины. Важным при таких построениях является признание факта неравномерности темпов эволюции разных структур - морфологических, кариологических, биохимических и молекулярных, примеры которой были представлены выше. При рассмотрении этой схемы следует учитывать и ее ограниченность, обусловленную использованием для ее построения только одного из морфологических типов хромосом сиговых рыб - субметацентрических, тотальное окрашивание которых не позволяет осуществить их точную гомологизацию у разных видов. Несомненно, новые сведения о кариотипах сиговых рыб, прежде всего полученные с использованием современных методов окрашивания хромосом, внесут свой вклад в понимание эволюции кариотипов этих рыб и степени дивергенции или близости кариотипов отдельных видов и родов.

4.4. Дивергенция и эволюция кариотипов гольцовых рыб

Гольцы рода *Salvelinus*, несомненно, одна из наиболее сложных и интересных групп среди лососевых рыб. Их выдающиеся морфологическая изменчивость и экологическая пластичность являются причинами того, что, несмотря на интенсивные исследования, единого мнения о количестве видов гольцов и их филогении до сих пор не выработано. В настоящее время существуют три точки зрения на систематику гольцов. Две из них диаметрально противоположны: сторонники одной признают лишь несколько "хороших" видов и чрезвычайно полиморфный *Salvelinus alpinus* complex (см. Савваитова, 1989), сторонники второй выделяют не менее 15 видов гольцов, признавая видовой статус большинства локальных эндемиков, в том числе и некоторых широко распространенных недавно описанных видов (Берг, 1948; Викторовский, 1978; Глубоковский и др., 1993; Глубоковский, 1995; Черешнев, 1996а, б). Промежуточную позицию занимают американские исследователи, признавая локальные формы гольцов в качестве подвидов полиморфных *S. alpinus* complex и *S. malma* complex (см. Behnke, 1984, 1989).

В последние годы для решения проблем систематики и филогении гольцов активно привлекаются генетические методы исследования, в том числе и цитогенетические. В результате многие виды и формы гольцов Арктического и Тихоокеанского регионов в настоящее время кариологически исследованы. Было показано, что некоторые признаки их кариотипов являются хорошими дискретными признаками, которые могут исполь-

зоваться как таксономические и филогенетические маркеры. На этой основе были предложены несколько схем филогении гольцов, основанных на кариологических данных.

Одна из них, предложенная Р.М. Викторовским (1975а, 1978), основана на исследовании некоторых видов гольцов бассейна Тихого океана (о-ва Сахалин и п-ва Камчатка, включая эндемичных гольцов из оз. Кроноцкого) и данных об известных к тому времени кариотипах двух североамериканских форелей - ручьевой *S. fontinalis* и озерной *S. namaycush*, и одного циркумполярного (арктического гольца *S. alpinus*) видов. Хотя в то время кариотипы этих видов были исследованы только с использованием тотального окрашивания хромосом, автору удалось выявить в кариотипах гольцов тихоокеанского бассейна пару маркерных субметацентрических хромосом с отношением плеч 1:2, отсутствующую в кариотипах гольцов из других регионов. На основании этого гольцы были разделены на две группы - арктическую и тихоокеанскую (Викторовский, 1976; Викторовский, Глубоковский, 1977).

Данные о числах хромосом и хромосомных плеч послужили основой для установления порядка дивергенции тихоокеанских видов в последовательности: кунджа *S. leucomaenis*, ручьевая мальма Сахалина *S. malma curilus* и южная азиатская мальма *S. malma krascheninnikovi*, длинноголовый голец *S. kronocius*, носатый голец *S. malma schmidtii* (= *S. schmidtii*), белый голец *S. malma* (= *S. albus*) и мальма Камчатки *S. malma* (Викторовский, 1975а, 1978).

В две более поздние схемы (Cavender, Kimura, 1989; Phillips et al., 1989а) включены те же североамериканские виды гольцов с добавлением бычьей форели *S. confluentus* и южной американский мальмы *S. malma lordi*, кунджа и южная азиатская мальма. Помимо сведений о числах хромосом и хромосомных плеч в этих работах использованы также данные о числе и распределении ядрышкообразующих районов (ЯОР) хромосом, локализованных в одной либо нескольких парах хромосом у разных видов. Исходя из того, что у большинства видов рыб ЯОР локализованы в одной паре акроцентрических хромосом, это же состояние признака принято авторами за предковое и у тетраплоидных по своему происхождению гольцов.

Тем не менее основными признаками, определяющими порядок дивергенции видов, и в этих схемах являются число хромосом и число хромосомных плеч (Cavender, Kimura, 1989; Phillips et al., 1989а). Это заставляет авторов предполагать неоднократное увеличение числа ЯОР и их перераспределение в другие хромосомы («transposition of NORs in new sites»

в трактовке Р. Филлипс с соавторами). Кариотипы камчатских гольцов в схемы не включены, хотя и подтвержден вывод Р.М. Викторовского о наличии субметацентрических хромосом в кариотипах тихоокеанских видов (Cavender, Kimura, 1989). В целом же обе схемы полностью соответствуют взглядам американских ихтиологов на систематику и филогению гольцов, основанным на морфологических данных (Behnke, 1984, 1989).

За время, прошедшее после опубликования двух последних обзоров, были исследованы кариотипы ряда эндемичных и широко распространенных видов азиатских гольцов, обитающих в водоемах центральной Чукотки, Сахалина и Приморья. Это позволило расширить схему эволюции кариотипов гольцов и подтвердить вывод Р.М. Викторовского (1978) об их ранней дивергенции на две ветви - арктическую и тихоокеанскую (Frolov, 1995). Однако полученные вслед за этим данные о кариотипах гольцов северного побережья Охотского моря и восточной Чукотки - северной мальмы *S. malma malma*, гольца Леванидова *S. levanidovi* и гольца Таранца *S. taranetzi* (Фролов, 1997; Фролов, Фролова, 1997; Фролов и др., 1997), не укладываются в эту простую схему и предполагают более сложный характер эволюции кариотипов гольцов.

Для выработки более полных представлений о направлениях и характере эволюции кариотипов гольцов были проанализированы все имеющиеся о них данные. Прежде всего, использованы собственные данные о



Рис. 4.6. Кариотип длинноперой палии Световидова *Salvethymus svetovidovi*, $2n = 56$, $NF = 98$

ариотипах длинноперой палии *Salvethymus svetovidovi*, малоротой палии *Salvelinus elgyticus* и боганидской палии *S. boganidae* оз. Эльгыгытгын (рис. 2.3, 2.4, 4.6), северной мальмы *S. malma malma* и гольца Таранца *S. taranetzi* восточной Чукотки (рис. 2.5, 4.7), белого гольца *S. albus* и кун-

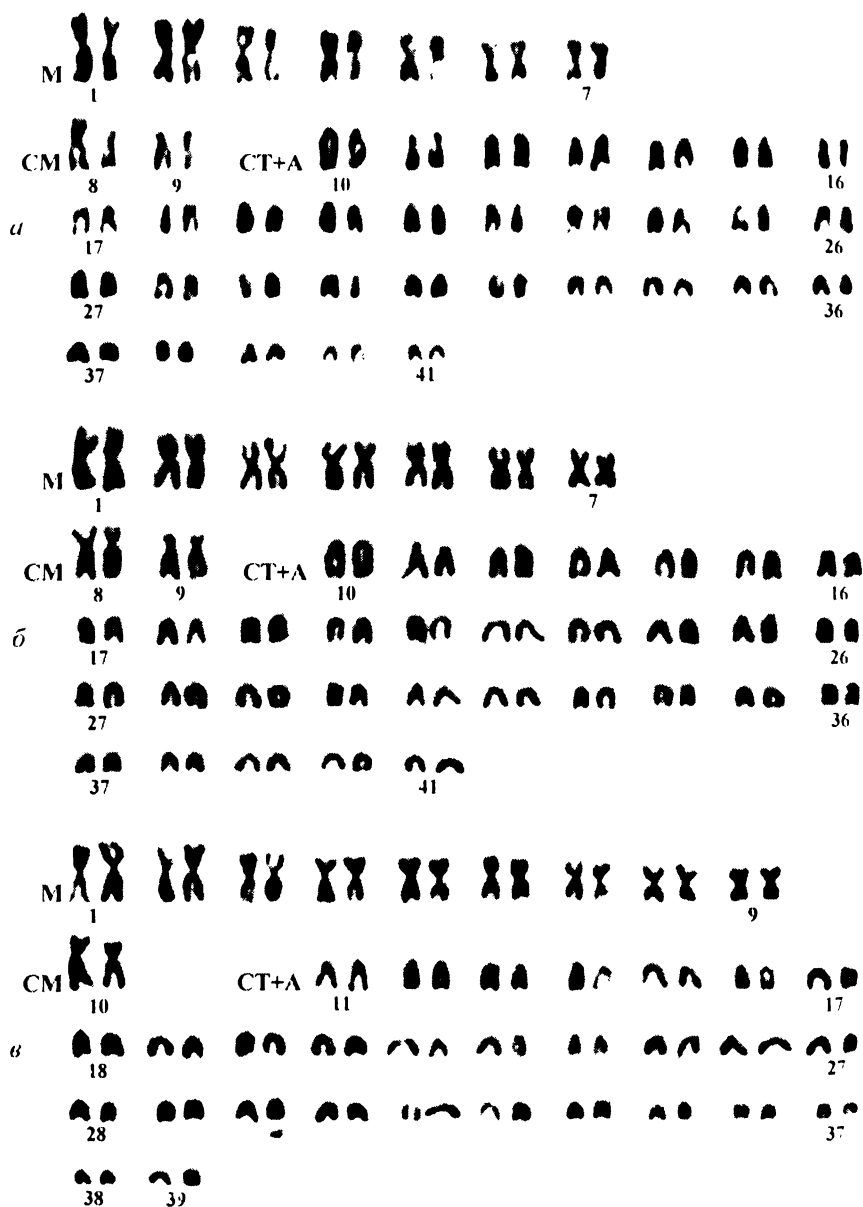


Рис. 4.7 Кариотипы южной азиатской мальмы *S. malma krascheninnikovi*, $2n = 82, NF = 98+2$ (а), южной ручьевой мальмы *S. malma curilus*, $2n = 82, NF = 98+2$ (б) и северной азиатской мальмы *S. malma malma* $2n = 78, NF = 98$ (в)

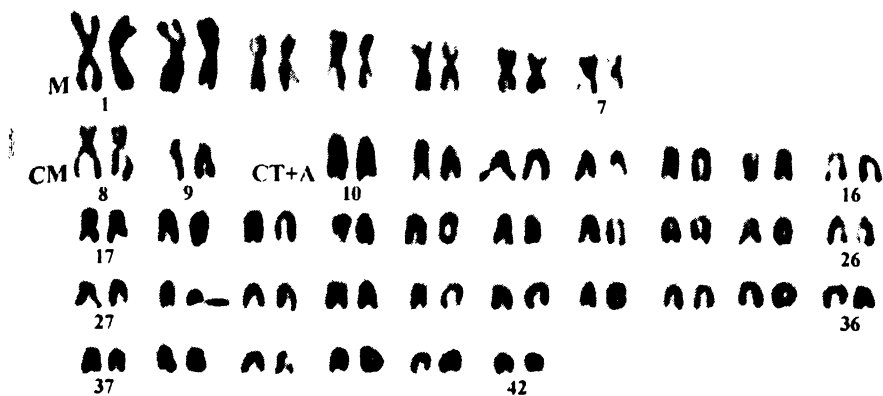


Рис. 4.8. Кариотип кунджи *S. leucomaenis*, $2n = 84$, $NF = 98+2$

джи *S. leucomaenis* (рис. 4.8) Камчатки, гольца Леванидова *S. levanidovi* (рис. 4.9) и северной мальмы юга Магаданской области, южной азиатской мальмы *S. malma krascheninnikovi* (рис. 4.7) и кунджи Приморья, южной ручьевой мальмы *S. malma curilus* (рис. 4.7) и кунджи (рис. 2.8) юга Сахалина (Фролов, 1991a, 1993, 1994, 1997; Frolov, 1992a, 1993, 1994; Frolov, Miller, 1992, 1994; Фролов и др., 1997, 2000; Фролов, Фролова, 1997, 1999).

Анализ кариотипов других видов и форм гольцов - эндемичных гольцов Кроноцкого озера (Камчатка), эндемичной мальмы о-ва Хоккайдо *S. malma miyabei*, американских ручьевой форели *S. fontinalis* и озерной форели *S. namaycush*, арктического гольца *S. alpinus*, бычьей форели *S. confluentus*, южной американской мальмы *S. malma lordi*, проведен по кариограммам, представленным в публикациях (Capanna et al., 1973; Викторовский, 1975a, б, 1978; Ueda, Ojima, 1983a, b; Cavender, 1984; Ueda et al., 1984, 1988, 1991; Phillips, Ihssen, 1985; Disney, Wright, 1987; Ueda, 1987; Cavender, Kimura, 1989; Hartley, 1989; Phillips et al., 1989b).

Все кариотипы были представлены в виде идиограмм, стандартизированных по маркерным субметацентрическим хромосомам, имеющимся в кариотипах всех видов гольцов (рис. 4.10). Такой метод представления кариотипов позволяет сравнивать их более детально. В идиограммах кариотипов выделяли маркерные хромосомы, в том числе несущие ЯОР. При реконструкции эволюции кариотипов также использовали данные о количестве и распределении гетерохроматина в кариотипах гольцов, выявляемого методом С-окрашивания (Phillips, Zajicek, 1982; Ueda, Ojima, 1983a,



Рис. 4.9. Кариотипы гольца Леванидова *S. levanidovi*, $2n = 80$, $NF = 100$ (а) и гольца Таранца *S. taranetzi*, $2n = 78$, $NF = 98$ (б).

Подчеркнуты крупные субтелоцентрические хромосомы

b; 1984a; Ueda et al., 1984; Hartley, 1989; 1991; Pleyte et al., 1989; Фролов, 1991a; Frolov, 1993; Reed, Phillips, 1995).

Современные цитогенетические методы, включающие методы дифференциального окрашивания хромосом, значительно расширили возможности кариологического анализа. Они позволяют сравнивать кариотипы более детально и использовать помимо традиционных признаков, отражающих морфологию хромосом (число хромосом и число хромосомных плеч, наличие или отсутствие хромосом определенной морфологии), дополнительные маркеры кариотипа, пригодные для решения таксономических и филогенетических задач. Это признаки, отражающие структуру хромосом, такие как число и локализация ядрышкообразующих районов, количество и распределение гетерохроматина. Первые из них уже используются в фи-

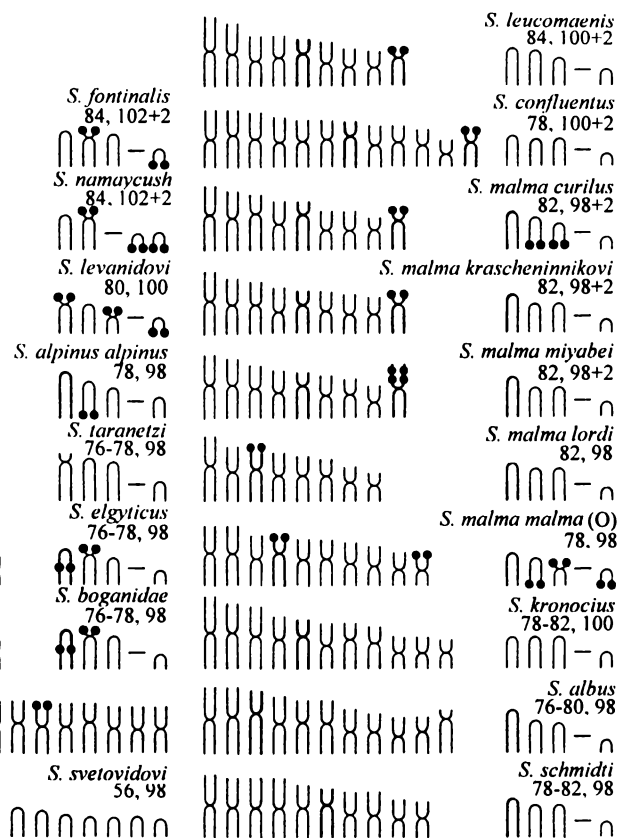


Рис. 4.10. Идиограммы кариотипов гольцов

генетических построениях и в популяционных исследованиях (Ueda, Ojima, 1983a; Phillips, Hartley, 1988; Phillips et al., 1989a, b; Pleyte et al., 1989; Cavender,amura, 1989; Фролов, 1995б; Frolov, 1995). Очевидно, вес и возможности использования каждого из признаков кариотипа при решении разных задач одинаков и зависит от легкости и частоты их изменения в филогенезе рассматриваемого таксона.

Маркерные признаки кариотипов гольцовых рыб

Число хромосом, $2n$

Как и число хромосомных плеч, это традиционно используемый в филогенетических построениях признак кариотипа. По этому признаку все

гольцы делятся на виды, имеющие в кариотипе 80-84 либо 76-78 хромосом. Исключением является лишь *Salvethymus svetovidovi*, у которого кариотип состоит из 56 хромосом (Фролов, 1992; Frolov, 1993; рис. 4.6). Большинство исследователей сходятся на том, что предок гольцов должен был иметь кариотип, близкий к $2n = 100$, $NF = 100$, то есть состоять из 100 акроцентрических хромосом (Викторовский, 1978; Cavender, Kimura, 1989; Phillips et al., 1989a). Дальнейшие его изменения осуществлялись, как и в других таксонах лососевых рыб, путем робертсоновских транслокаций, приводящих к уменьшению числа хромосом, и перичентрических инверсий либо тандемных транслокаций, приводящих к уменьшению числа хромосомных плеч.

Исходя из этого, у гольцов более примитивными считаются кариотипы $2n = 80-84$, а более продвинутыми $2n = 76-78$. По-видимому, попарные робертсоновские слияния многих незначительно различающихся размерами акроцентрических хромосом носят случайный характер (разд. 2.1), что должно приводить к параллельному возникновению сходных или идентичных по формальным признакам - числу хромосом и числу хромосомных плеч, и морфологии двуплечих хромосом кариотипов в разных филетических линиях (Викторовский и др., 1985). Более того, идентичные (по результатам G-окрашивания) робертсоновские слияния хромосом могут происходить независимо в разных филетических линиях (Qumsiyeh et al. 1987). Поэтому до проведения точной гомологизации хромосом вопрос о филогенетической близости видов гольцов со сходными по числу и морфологии хромосом кариотипами остается дискуссионным.

Изменчивость числа хромосом (мозаицизм и/или полиморфизм)

Это признак, которому не уделяется достаточного внимания. Однако у гольцов во всех известных случаях эта изменчивость основана на робертсоновских транслокациях (основном механизме эволюции кариотипов гольцов и лососевых рыб в целом). В силу этого она должна отражать степень завершенности эволюционного процесса, т.е. быть пропорциональна времени возникновения того или иного таксона.

Действительно, среди гольцов стабильными по числу хромосом на всем ареале можно считать кариотипы рано дивергировавших видов - американских озерной форели *S. namaycush* и ручьевой форели *S. fontinalis*, кунджи *S. leucomaenis*, бычьей форели *S. confluentus*, арктического гольца *S. alpinus*, северной мальмы *S. malma malma*, южной азиатской мальмы *S. malma krascheninnikovi*, южной ручьевой мальмы *S. malma curilus*, гольца Леванидова *S. levanidovi* и длинноперой палии *Salvethymus svetovidovi* (Capanna et al., 1973; Ueda, Ojima, 1983a, b; Cavender, 1984; Cavender, Kimura,

1989; Hartley, 1989, 1991; Frolov, Miller, 1992, 1994; Фролов, 1993, 1997; Frolov, 1993; Фролов и др., 1997, 2000; Фролов, Фролова, 1997).

Дивергировавшие же уже от линии мальмы гольцы оз. Кроноцкого (Камчатка) - длинноголовый голец *S. kronocius*, носатый голец *S. schmidtii* и белый голец *S. albus*, и от линии арктического гольца гольцы оз. Эльгыгытгын (Чукотка) - малоротая паляя *S. elgyticus*, боганидская паляя *S. boganidae*, а также голец Таранца *S. taranetzi* Чукотки характеризуются мозаичными кариотипами даже в пределах одного водоема (Викторовский, 1978; Frolov, 1992a; Фролов, 1994, 1997; рис. 2.3-2.5). Наиболее вероятным объяснением этого феномена может быть уже законченное формирование устойчивых групп сцепления у рано дивергировавших видов и незавершенность этого процесса у видов, дивергировавших относительно недавно.

Число хромосомных плеч, NF

У гольцов этот признак стабилен в пределах видов. В качестве возможного исключения можно рассматривать лишь кариотип эндемичного гольца из штата Мэн (США), считающегося подвидом арктического гольца *S. alpinus oquassa* (Behnke, 1984), но имеющего, в отличие от него, NF = 100 (Disney, Wright, 1987). Таксономический статус этого гольца, на наш взгляд, требует уточнения, в пределах же всех признаваемых подвидов арктического гольца NF стабильно. У разных видов гольцов NF = 100 или NF = 96, 98. Аналогично с $2n$, первое из этих состояний признака считается более примитивным и является характеристикой кариотипов наиболее древних среди гольцов видов (Cavender, 1980; Behnke, 1984). Удобство этого признака для филогенетических построений - именно в его стабильности, поскольку достоверных данных о полиморфизме NF у гольцов нет, а у лососевых и сиговых рыб примеры такого полиморфизма единичны (разд. 2.2).

Крупные акроцентрические хромосомы (A)

Акроцентрические хромосомы первой пары заметно выделяются своими размерами из ряда одноплечих хромосом в кариотипах большинства видов гольцов. Наиболее вероятно, они являются результатом тандемной транслокации двух акроцентрических хромосом, приведшей к уменьшению числа хромосомных плеч, поскольку имеются у всех видов с NF = 96, 98. В пользу именно такого механизма образования крупных А хромосом свидетельствуют выявляемые в этих хромосомах у некоторых видов вторичные перетяжки (Фролов, 1994; рис. 2.3, 2.4), а также интеркалярные блоки гетерохроматина (Ueda, Ojima, 1983b; Hartley, 1989, 1991). Исключением является *S. svetovidovi* с чрезвычайно продвинутым в результате робертсоновских транслокаций кариотипом - $2n = 56$, NF = 98,

не имеющий таких хромосом (рис. 4.6). Отсутствие у него этих хромосом объясняется, по-видимому, их вовлечением в хромосомные перестройки (Frolov, 1993).

Крупные субтелоцентрические хромосомы (СТ)

Эти хромосомы, равные по размерам или крупнее самых крупных А хромосом, имеются в кариотипах нескольких видов гольцов - *S. fontinalis*, *S. namaycush*, *S. levanidovi* и *S. taranetzi* (Capanna et al., 1973; Lee, Wright, 1981; Phillips, Zajicek, 1982; Ueda, Ojima, 1983b; Mayr et al., 1988; Hartley, 1991; Фролов, 1997; Фролов, Фролова, 1997). При этом у *S. levanidovi* (NF = 100) эти СТ хромосомы крупнее А хромосом первой пары, а у *S. taranetzi* (NF = 98) они равны по размерам транслоцированным А хромосомам первой пары, т.е. относительные размеры СТ в кариотипах этих видов очень близки (см. рис. 4.9). Наличие таких хромосом у наиболее древних видов гольцов - *S. fontinalis* и *S. namaycush*, позволяет рассматривать их как примитивный признак кариотипа, а их отсутствие у большинства видов гольцов объяснить вовлечением этих хромосом в робертсоновские транслокации.

Субметацентрические хромосомы (СМ)

Как минимум одна пара СМ хромосом имеется в кариотипах всех видов гольцов, но у разных видов они различаются размерами и морфологией. В кариотипах одних видов они более длинные (2-3 пара в ряду двуплечих хромосом) и морфологически близки к метацентрическим (М), отношение длин плеч $r = 1,7$. Мы обозначили их СМ I. В кариотипах других видов СМ хромосомы меньшей длины (4-6 пара в ряду двуплечих хромосом), СМ II, $r = 2,0$. Наиболее вероятно, что СМ I являются примитивным признаком кариотипа, т.к. они есть в кариотипах *S. svetovidovi*, *S. namaycush* и *S. fontinalis* (рис. 4.6, 4.10), признаваемых за наиболее рано дивергировавшие виды среди гольцов (Cavender, 1980; Behnke, 1984; Черешнев. Скопец, 1990). Возникновение СМ II может быть объяснено делецией части короткого плеча крупного СМ I, в котором расположен ядрышкообразующий район, в процессе уменьшения числа этих районов хромосом у гольцов.

Число и локализация ядрышкообразующих районов (ЯОР)

Виды гольцов по этим признакам делятся на две группы (рис. 2.8, 2.9, 4.11). В кариотипах одних видов ЯОР расположены в хромосомах нескольких пар (множественные ЯОР): в теломерных районах крупных М и СМ хромосом, в коротких плечах СТ хромосом, в теломерных, центромерных и интеркалярных районах А хромосом. У других видов ЯОР имеются лишь в одной паре средних СМ-СТ либо крупных СМ хромосом. СМ-СТ

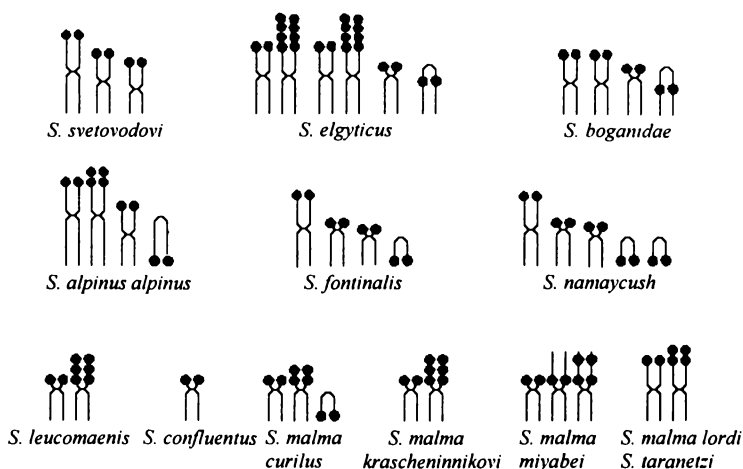


Рис. 4.11. Локализация ядрышкообразующих районов в кариотипах гольцов

Хромосомы имеют спутники в коротких плечах и в зависимости от степени проявления либо количества ЯОР-блоков при Аг-окрашивании (одинарные, двойные или тройные блоки) могут выглядеть как СТ, СМ или даже СТ. Сходные по размерам СТ хромосомы есть и среди ЯОР-несущих хромосом у *S. fontinalis* и *S. namaycush* - «major NOR sites» в терминологии Р. Филлипса (Phillips, Ihssen, 1985; Ueda et al., 1988; Phillips et al., 1989a, b). Чтобы избежать разночтений в подсчете числа хромосомных плеч, в дальнейшем NF удобно обозначать ЯОР-несущие плечи таких СМ-СТ хромосом как дополнительные (например, $NF = 100 + 2$ у *S. leucomaenis* и $NF = 98 + 2$ у гибридов южной азиатской мальмы).

Множественные ЯОР, в противоположность мнению американских исследователей (Cavender, Kimura, 1989; Phillips et al., 1989a), логичнее считать примитивным состоянием признака. Поскольку число ЯОР, наряду с $2n$ и NF, является одним из основных признаков кариотипа гольцов, используемых в филогенетических построениях, а взгляды на первичное и производное состояния этого признака диаметрально противоположны, необходимо обоснование каждого из них. На мой взгляд, в пользу множественных ЯОР у предковой формы гольцов свидетельствуют многие факты.

1. Тетраплоидное происхождение лососевых рыб, предок которых должен был иметь до начала структурной и функциональной диплоидиза-

ции генома не только удвоенный набор хромосом, но и удвоенное число ЯОР (как минимум в двух парах хромосом). Известно, что число генов рибосомальной ДНК у тетраплоидных лососевых увеличено по сравнению с ближайшими родственными диплоидными видами в 2-4 раза (Schmidtke et al., 1976).

2. Наличие множественных ЯОР у более древних (разд. 4.1), чем лососевые, сиговых рыб рода *Coregonus* (Sola et al., 1989; Jankun et al. 1991, 1995a, b; Phillips et al., 1996; наши данные).

3. Наличие множественных ЯОР у примитивной гольцовой рыбы *Salvelinus svetovidovi* (Frolov, 1995) и наиболее древних видов гольцов - *S. fontinalis* и *S. namaycush* (Phillips, Ihssen, 1985; Phillips et al., 1989b), в том числе и ЯОР, не выявляемых при использовании методов Ag-NOR-окрашивания и CMA₃-окрашивания хромосом (Reed, Phillips, 1995) (рис. 4.11).

4. Сохранение активных либо неактивных, но выявляемых цитогенетическими методами ЯОР в двух парах хромосом у *Salmo trutta* (Phillips, Ihssen, 1985; Mayr et al., 1988; Martinez et al., 1991; Castro et al., 1996; Woznicki et al., 1998), представителя филогенетически близкого гольцам, но более молодого рода (Norden, 1961; Kendall, Behnke, 1984; Sanford, 1990; Глубоковский, 1995). Анализ распределения в хромосомах *S. trutta* рибосомальной ДНК и связанных с ней последовательностей ДНК также показал ее множественную локализацию как минимум в четырех парах хромосом, в том числе и в не выявляемых методами дифференциального окрашивания сайтах (Pendas et al., 1993; Abuin et al., 1996a). Очевидно, что наличие таких не выявляемых современными цитогенетическими методами сайтов рДНК является наглядным примером прекращения их функциональной активности как отражении процесса диплоидизации генома.

В противоположность этому в подсемействе Salmoninae виды, карпотиры которых претерпели в процессе эволюции множественные хромосомные перестройки, такие как тихоокеанские лососи *Oncorhynchus* и тихоокеанские форели *Parasalmo*, а также сахалинский таймень *P. perryi* и атлантический лосось *S. salar* имеют ЯОР только в одной паре хромосом (Phillips, Ihssen, 1985; Phillips et al., 1986; Фролов, 1986в, 1988, 1995б; Cavender, Kimura, 1989; Woznicki, Jankun, 1994; Woznicki et al., 1994).

5. Многочисленные примеры кратного плоидности увеличения числа активных ЯОР у рыб других групп:

- более древних, чем лососевые рыбы, полиплоидов - осетровых рыб Acipenseridae, у которых виды с $2n = 120 \pm$ имеют 2 пары ЯОР-несущих

хромосом, а с $2n = 240 \pm 4$ пары таких хромосом (Ojima et al., 1986; Бирштейн, Васильев, 1987; Fontana, 1994; Sola et al., 1994);

- также старых полиплоидов карповых рыб Cyprinidae, у которых в зависимости от степени функциональной диплоидизации генома при сходных кариотипах выявляются одна (*Carassius auratus*) либо две (*Cyprinus carpio*) пары хромосом с активными ЯОР (Ojima, Yamano, 1980; Takai, Ojima, 1984; Sola et al., 1986);

- увеличение числа ЯОР при спонтанной либо искусственной триплоидии видов разных отрядов - Characiformes, Cypriniformes, в том числе и у лососевых - радужной форели *P. gairdneri* и кижуча *O. kisutch* (Ojima, Yamano, 1980; Takai, Ojima, 1984; Almeida-Toledo et al., 1985a; Venere, Galetti, 1985; Losano et al., 1992; Maistro et al., 1994).

На мой взгляд, объяснение смены у гольцов множественных ЯОР на одиночные достаточно просто. Для этого достаточно допустить фиксацию у гольцов с одиночными ЯОР одного из наиболее частых вариантов ЯОР-несущих хромосом из имеющихся у гольцов с множественными ЯОР, как это произошло, по-видимому, у *S. trutta*. Действительно, гольцов с множественными ЯОР можно разделить на две группы:

- имеющих ЯОР, наиболее часто локализованные в коротких плечах СТ хромосом (*S. fontinalis*), либо в этих же хромосомах и теломерах А хромосом (*S. namaycush*, *S. levanidovi* и *S. malma malma* оз. Аччен);

- имеющих ЯОР, локализованные преимущественно в теломерах М или СМ I хромосом (*S. svetovidovi*, *S. alpinus alpinus* Европы, *S. alpinus oquassa*, *S. elgyticus*, *S. boganidae* и *S. malma malma* р. Яма).

Точно также виды с одиночными ЯОР разделяются на виды с ЯОР в СМ-СТ хромосомах, проявляющихся как СМ только при наличии двойных или тройных блоков ЯОР (*S. leucotaenis*, *S. confluentus*, *S. malma krascheninnikovi* и *S. malma miyabei*) и виды с ЯОР в СМ I хромосомах (*S. alpinus* Северо-Западных Территорий (СЗТ) Канады, *S. taranetzi* и *S. malma lordi*) (рис. 4.11).

Количество и распределение гетерохроматина (ГХР)

Далеко не все кариотипированные виды гольцов исследованы с применением метода С-окрашивания хромосом, выявляющего структурный гетерохроматин. Тем не менее среди них выделяются виды с большим количеством ГХР, расположенного крупными блоками в прицентромерных и теломерных районах большинства хромосом - *S. svetovidovi*, *S. namaycush*, *S. alpinus* и, возможно, *S. fontinalis* (Phillips, Zajicek, 1982; Hartley, 1989, 1991, Frolov, 1993; рис. 4.12). У остальных исследованных видов очень мелкие блоки ГХР расположены лишь в прицентромерных районах хро-

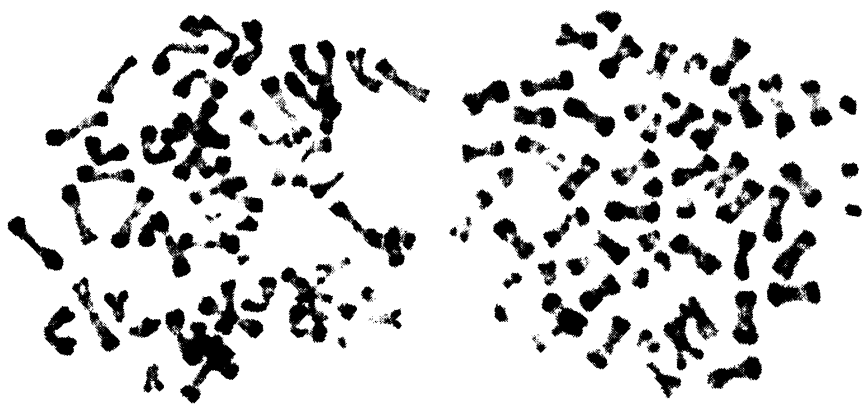


Рис. 4.12. Распределение гетерохроматина в хромосомах длинноперой палии Световидова *Salvethymus svetovidovi*



Рис. 4.13. Распределение гетерохроматина в хромосомах северной мальмы *S. malma malma* (а) и гольца Леванидова *S. levanidovi* (б) р. Яма

мосом (Ueda, Ojima, 1983a, b; Ueda et al., 1991; Фролов, 1991a; рис. 4.13). Наибольшее количество ГХР имеется, по-видимому, у примитивного *S. svetovidovi* - до 28,5% от общей длины хромосомного набора (рис. 4.12). Такое состояние признака логично считать примитивным.

Примитивный и дивергировавший кариотипы гольцов

Суммируя анализ признаков кариотипов, можно представить примитивный и дивергировавший кариотипы гольцов следующим образом:

Примитивный кариотип

2n = 80-86

2n - стабильно

NF = 100+2

крупные А - (нет)

крупные СТ + (есть)

СМ I (r = 1,7)

число ЯОР - > 2

ЯОРлок - в М, СМ, СТ, А

С-блоки - крупные

Продвинутый кариотип

2n = 76-78

2n - мозаично

NF = 98+2

крупные А + (есть)

крупные СТ - (нет)

СМ II (r = 2,0)

число ЯОР - 2

ЯОРлок - в СМ I или СМ-СТ

С-блоки - мелкие

Исследованные виды и формы гольцов группируются в зависимости от проявления того или иного признака по-разному:

2n = 80-84

S. fontinalis *S. leucomaenis*
S. namaycush *S. m. miyabei*
S. levanidovi *S. m. lordi*
S. a. oquassa *S. m. curilus*
S. m. kraschenin.

2n = 76-78

S. a. alpinus *S. confluentus*
S. alpinus-C3T *S. m. malma*
S. elgyticus *S. kronocius*
S. boganidae *S. albus*
S. taranetzi *S. schmidt*
Salvethymus

2n

S. fontinalis *S. leucomaenis*
S. namaycush *S. confluentus*
S. levanidovi *S. m. malma*
S. a. alpinus *S. m. miyabei*
S. a. oquassa *S. m. lordi*
S. alpinus-C3T *S. m. curilus*
Salvethymus *S. m. kraschenin.*

2n±

S. elgyticus *S. kronocius*
S. boganidae *S. albus*
S. taranetzi *S. schmidt*

NF = 100

S. fontinalis *S. leucomaenis*
S. namaycush *S. confluentus*
S. levanidovi *S. kronocius*
S. a. oquassa

NF = 98

S. a. alpinus *S. m. malma*
S. alpinus-C3T *S. m. kraschenin.*
S. elgyticus *S. m. miyabei*
S. boganidae *S. m. lordi*
S. taranetzi *S. m. curilus*
Salvethymus *S. albus*
S. schmidt

Крупные А -

<i>S. fontinalis</i>	<i>S. leucomaenis</i>
<i>S. namaycush</i>	<i>S. confluentus</i>
<i>S. levanidovi</i>	<i>S. kronocius</i>
<i>Salvethymus</i>	

Крупные А +

<i>S. a. alpinus</i>	<i>S. m. malma</i>
<i>S. alpinus-C3T</i>	<i>S. m. kraschenin.</i>
<i>S. elgyticus</i>	<i>S. m. miyabei</i>
<i>S. boganidae</i>	<i>S. m. lordi</i>
<i>S. taranetzi</i>	<i>S. m. curilus</i>
<i>S. albus</i>	<i>S. schmidt</i>

CM I (r = 1,7)

<i>S. fontinalis</i>	<i>S. elgyticus</i>
<i>S. namaycush</i>	<i>S. boganidae</i>
<i>S. levanidovi</i>	<i>S. taranetzi</i>
<i>S. a. alpinus</i>	<i>Salvethymus</i>
<i>S. alpinus-C3T</i>	

CM II (r = 2,0)

<i>S. leucomaenis</i>	<i>S. m. malma</i>
<i>S. confluentus</i>	<i>S. m. kraschenin.</i>
<i>S. kronocius</i>	<i>S. m. lordi</i>
<i>S. albus</i>	<i>S. m. miyabei</i>
<i>S. schmidt</i>	<i>S. m. curilus</i>

ЯОР# > 2

<i>S. fontinalis</i>	<i>S. elgyticus</i>
<i>S. namaycush</i>	<i>S. boganidae</i>
<i>S. levanidovi</i>	<i>Salvethymus</i>
<i>S. a. alpinus</i>	<i>S. m. malma</i>
<i>S. a. oquassa</i>	<i>S. m. curilus</i>

ЯОР# - 2

<i>S. taranetzi</i>	<i>S. m. kraschenin.</i>
<i>S. alpinus-C3T</i>	<i>S. m. miyabei</i>
<i>S. leucomaenis</i>	<i>S. m. lordi</i>
<i>S. confluentus</i>	

Крупные С-блоки

<i>S. namaycush</i>	<i>S. a. alpinus</i>
<i>S. fontinalis?</i>	<i>Salvethymus</i>

Мелкие С-блоки

<i>S. levanidovi</i>	<i>S. m. malma</i>
<i>S. taranetzi</i>	<i>S. m. kraschenin.</i>
<i>S. elgyticus</i>	<i>S. m. miyabei</i>
<i>S. boganidae</i>	<i>S. m. lordi</i>
<i>S. leucomaenis</i>	<i>S. albus</i>

Все или большинство примитивных признаков присущи кариотипам *S. svetovidovi*, *S. namaycush*, *S. fontinalis* и *S. levanidovi*, что хорошо согласуется с морфологическими данными, свидетельствующими об архаичности и раннем возникновении первых трех видов (Cavender, 1980; Behnke, 1984; Cavender, Kimura, 1989; Черешнев, Скопец, 1990). Но большинство видов характеризуются мозаикой примитивных и дивергировавших признаков (табл. 4.1).

Изменение некоторых из рассматриваемых признаков, отражающих число и морфологию хромосом - 2n, NF, CM, крупные А, легко может быть вызвано случайными хромосомными перестройками (робертсоновскими

Таблица 4.1. Прimitивные (П) и эволюционно продвинутые (Д) состояния признаков кариотипов гольцовых рыб

Вид	Признак									
	2n	2n±	NF	A	СТ	СМ	ЯОР		ГХР	П/Д
							#	лок		
<i>Salvethymus</i>										
<i>S. svetovidovi</i>	Д	П	Д	П	Д	П	П	П	П	6/3
<i>Salvelinus</i>										
<i>S. fontinalis</i>	П	П	П	П	П	П	П	П	П?	9/0?
<i>S. namaycush</i>	П	П	П	П	П	П	П	П	П	9/0
<i>S. levanidovi</i>	П	П	П	П	П	П	П	П	Д	8/1
<i>S. alpinus alpinus</i>	Д	П	Д	Д	Д	П	П	П	П	5/4
<i>S. alpinus oquassa</i>	П	П	П	?	?	?	П	П	?	5/0
<i>S. alpinus</i> - СЗТ	Д	П	Д	Д	?	П	П	П	?	4/3
<i>S. elgyticus</i>	Д	Д	Д	Д	Д	П	П	П	Д	3/6
<i>S. boganidae</i>	Д	Д	Д	Д	Д	П	П	П	Д	3/6
<i>S. taranetzi</i>	Д	Д	Д	Д	П	П	Д	Д	Д	2/7
<i>S. leucomaenis</i>	П	П	П	П	Д	Д	Д	Д	Д	4/5
<i>S. confluentus</i>	Д	П	П	П	Д	Д	Д	Д	?	3/5
<i>S. kronocius</i>	Д	Д	П	П	Д	Д	?	?	?	2/4
<i>S. albus</i>	Д	Д	Д	Д	Д	Д	?	?	Д	0/7
<i>S. schmidtii</i>	Д	Д	Д	Д	Д	Д	?	?	?	0/6
<i>S. malma malma</i>	Д	П	Д	Д	Д	Д	П	П	Д	3/6
<i>S. malma</i>										
<i>krascheninnikovi</i>	П	П	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д	2/7
<i>S. malma curilus</i>	П	П	Д	Д	Д	Д	П	П	?	4/4
<i>S. malma miyabei</i>	П	П	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д	2/7
<i>S. malma lordi</i>	П	П	Д	Д	Д	П	Д	Д	Д	3/6

Примечание. ЯОР# число ЯОР; ЯОРлок локализация ЯОР; СЗТ Северо-Западные Территории Канады; расшифровку признаков см. в тексте (разд. 4.4).

и тандемными транслокациями). В результате возможно параллельное возникновение сходных по этим признакам кариотипов у видов разных филогенетических линий гольцов.

В отличие от этого, допущение сходной параллельной изменчивости признаков, отражающих структуру хромосом - число ЯОР, локализация ЯОР, локализация и количество ГХР, у представителей разных линий представляется гораздо менее вероятным. Поэтому признаки, отражающие структуру хромосом, логично рассматривать как основные маркеры в кариотипах гольцов.

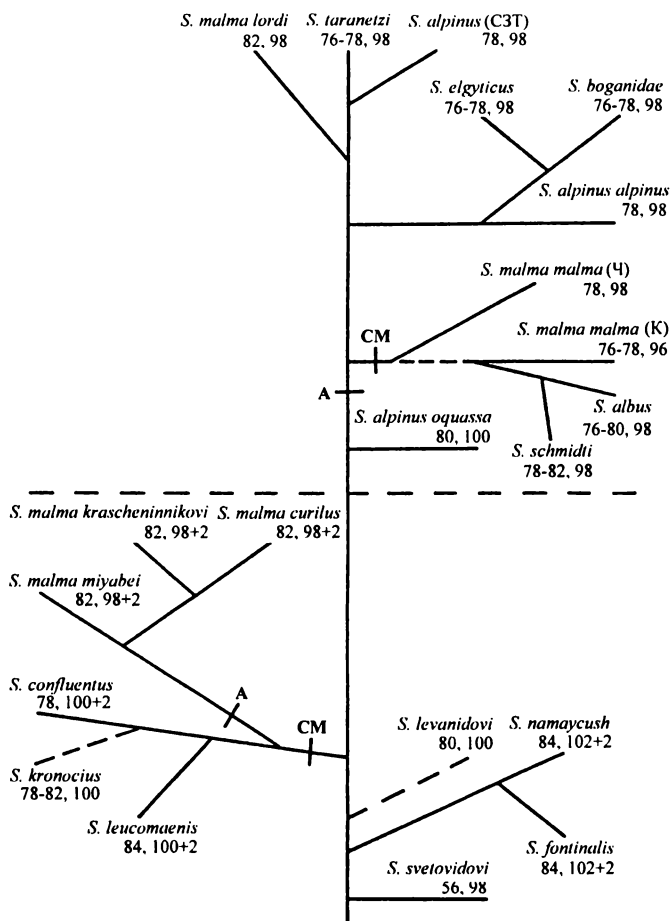


Рис. 4.14. Эволюция кариотипов гольцов

Эволюция кариотипов гольцов

Результаты проведенного анализа представлены в виде схемы эволюции кариотипов гольцов (рис. 4.14). В ней отражены как общее направление изменения кариотипов гольцов в сторону уменьшения $2n$ и NF , так и изменение числа и преимущественной локализации ЯОР. В левой части схемы расположены виды с ЯОР в одной паре хромосом, в правой части - виды с множественными ЯОР, в нижней части схемы - виды с преимущественной локализацией ЯОР в СТ (CM-CT) хромосомах, в верхней - виды с

Преимущественной локализацией ЯОР в крупных СМ хромосомах. Параллельное возникновение в разных линиях сходных признаков сведено в этой схеме к минимуму и касается только уменьшения $2n$, NF (и возникновения крупных А как причины уменьшения NF) и, возможно, образования СМ II в группе камчатских гольцов (*S. malma malma*, *S. albus*, *S. schmidtii*), которые осуществляются путем обычных для лососевых рыб случайных хромосомных перестроек.

В ней отражены следующие моменты эволюции кариотипов гольцов.

1. Множественные ЯОР как предковое состояние признака кариотипов гольцов. При этом в процессе эволюции кариотипов у видов с множественными ЯОР произошла замена преобладающей локализации ЯОР с СТ (линия *S. fontinalis* - *S. namaycush* - *S. levanidovi*) на М-СМ I хромосомы (линия *S. malma malma* - *S. alpinus alpinus*). Дальнейшая дивергенция в пределах этих основных линий привела к закреплению СМ-СТ и М-СМ I ЯОР-несущих хромосом в линиях гольцов с ЯОР в одной паре хромосом - соответственно, СМ-СТ в линии *S. leucomaenis* - *S. malma krascheninnikovi* и М-СМ I в линии *S. taranetzi* - *S. malma lordi*. Вероятно, замена множественных ЯОР на одиночные является отражением процесса функциональной диплоидизации генома гольцов, свойственного всем лососевым рыбам.

2. *Salvelinus svetovidovi* имеет наиболее дивергировавший за счет робертсоновских транслокаций кариотип и эволюционировал независимо от видов рода *Salvelinus*. Большим числом этих перестроек, очевидно, объясняется и отсутствие в его кариотипе СТ и А маркерных хромосом. В то же время многие признаки - СМ I, множественные ЯОР, большое количество гетерохроматина, отражают примитивность его кариотипа (рис. 4.6, 4.11, 4.12).

3. *S. namaycush* и *S. fontinalis* имеют сходные и наиболее примитивные кариотипы среди гольцов, несколько более продвинут кариотип *S. levanidovi*, отличающийся от них малым количеством гетерохроматина (рис. 4.13).

4. Кариотипы *S. leucomaenis*, *S. confluentus* и форм, близких *S. malma krascheninnikovi*, также мало продвинуты по числу хромосом и числу хромосомных плеч, но отличаются локализацией ЯОР в одной паре СМ-СТ хромосом. *S. kronocius* условно объединяется с ними только на основании общих признаков кариотипа, т.к. ЯОР у него не исследованы. Дивергенция кариотипов в линии *S. leucomaenis* осуществлялась путем робертсоновских транслокаций, кариотипы видов линии *S. malma krascheninnikovi* отличаются от них только одной перестройкой типа тандемной транслока-

ции, уменьшившей число хромосомных плеч с образованием маркерной крупной А хромосомы (см. рис. 4.7, 4.8).

5. Положение группы гольцов, близких *S. malma malma* наиболее неясно. Согласно данным Р.М. Викторовского (1978), все камчатские гольцы, включая мальму, имеют СМ II и должны сближаться с видами группы *S. leucomaenis* - *S. malma krascheninnikovi*, но, по нашим данным, северная мальма *S. malma malma* Чукотки и северного побережья Охотского моря имеет множественные ЯОР (рис. 2.9, 4.15) и близка по этому признаку арктическому гольцу *S. alpinus alpinus* (Фролов, 1997; Фролов, Фролова, 1997).

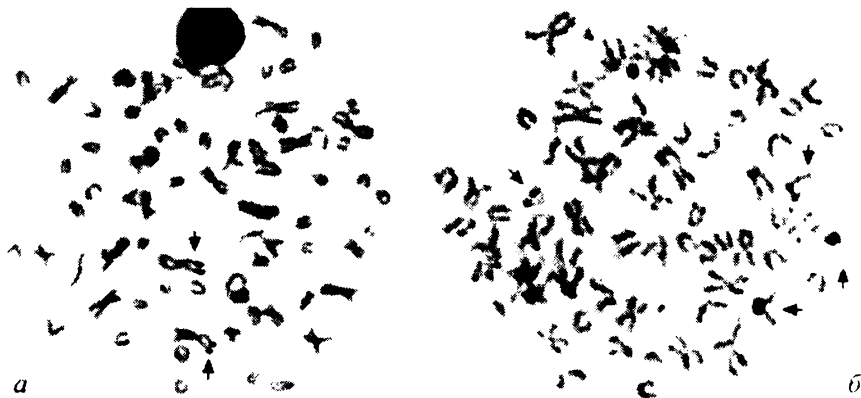


Рис. 4.15. ЯОР в кариотипах гольца Таранца *S. taranetzi* (а) и северной мальмы *S. malma malma* (б) оз. Аччен.
ЯОР-несущие хромосомы указаны стрелками

6. Кариотип *S. malma lordi*, несмотря на большое сходство числом хромосом с видами линии *S. malma krascheninnikovi*, более близок по остальным признакам - NF, СМ I и локализации ЯОР в одной паре крупных СМ хромосом с *S. taranetzi* (рис. 4.15), имеющему самый дивергировавший кариотип в роде *Salvelinus*.

7. Подчеркиваются различия кариотипов форм, объединяемых на основании морфологических признаков в рамках полиморфных видов *S. malma* и *S. alpinus*.

Надо отметить, что, несмотря на различия в трактовке предкового состояния ЯОР, предложенная схема сходна с таковыми американских исследователей (Cavender, Kimura, 1989; Phillips et al., 1989a). На самом деле это не удивительно, т.к. если из рассматриваемых в ней ви-

дов оставить только общие с проанализированными этими авторами формы, они действительно образуют три устойчивые группы видов: *S. fontinalis*, *S. namaycush*, *S. leucomaenis*, *S. confluentus* и *S. alpinus*. *S. malma* (точнее, *S. alpinus* СЗТ Канады и *S. malma lordi*, кариотипы которых использованы в этих работах под видовыми названиями *S. alpinus* и *S. malma*). Устойчивость этих групп гольцов подтвердило и исследование у них рибосомальной ДНК, показавшее близкородственные отношения пар видов в пределах этих групп (Phillips, Pleyte, 1991; Phillips, 1994; Phillips et al., 1994).

Складывается впечатление, что, вероятно, большая часть противоречий, возникающих при сравнительном анализе кариотипов восточно-азиатских и северо-американских гольцов, обусловлена именно неясностью таксономического статуса исследуемых форм. Подобная ситуация сложилась и у сига рода *Coregonus* (разд. 4.3). При этом, несмотря на существенные кариологические, биохимические (Crane et al., 1994) и молекулярно-генетические (Grewe et al., 1990; Phillips, Pleyte, 1991; Davidson et al., 1994; Wilson et al., 1994; Davidson, 1995) различия подвидов в пределах *S. alpinus* и *S. malma* (подробнее см. разд. 4.5), в большинстве работ американских исследователей используются данные только по двум из них - *S. alpinus* из СЗТ и *S. malma lordi*, характеристики которых и представляются как видовые для *S. alpinus* и *S. malma* в целом. Уклоняющиеся признаки других подвидов, в том числе и фиксированные, зачастую объясняются межпопуляционными различиями.

Отличия данной схемы от развивавшихся ранее представлений об эволюции кариотипов гольцов двумя филогенетическими линиями - арктической и тихоокеанской (Викторовский 1978; Frolov, 1995) касаются прежде всего положения камчатских мальмы *S. malma malma* и гольцов оз. Кроноцкого - длинноголового *S. kronocius*, носатого *S. malma schmidtii* (= *S. schmidtii*) и белого *S. malma* (= *S. albus*), кариотипы которых были описаны Р.М. Викторовским (1975а, б, 1978) и выводились им от одного предка с камчатской мальмой. В кариотипах всех этих гольцов, а также кунджи *S. leucomaenis* и южной азиатской мальмы *S. malma krascheninnikovi* Р.М. Викторовским были выявлены субметацентрические хромосомы с отношением плеч близким $r = 2,0$ (СМ II в нашей схеме). Отсутствие таких хромосом в кариотипах северо-американских ручьевого форели *S. fontinalis*, озерной форели *S. namaycush* и у арктического гольца *S. alpinus* предполагало древнее разделение тихоокеанской и арктической групп гольцов (Викторовский, 1976, 1978).

Раннюю дивергенцию гольцов на эти две группы подтвердило изу-

чение особенностей строения черепа у многих форм. Было показано, что у гольцов арктической группы преобладают предковые черты строения черепа, тогда как у видов тихоокеанской группы - производные (Викторовский, Глубоковский, 1977; Глубоковский и др., 1979; Глубоковский, Черешнев, 1981). Это явилось основой для предположения о происхождении гольцов тихоокеанской группы от гольцов арктической группы. Соответствовали такому разделению гольцов и данные о наличии ЯОР в одной паре хромосом в кариотипах гольцов бассейна Тихого океана (*S. leucomaenis*, *S. confluentus*, *S. malma krascheninnikovi*, *S. malma miyabei* и *S. malma lordi*) с одной стороны и множественных ЯОР в кариотипах гольцов бассейна Арктики (*S. fontinalis*, *S. namaycush*, *S. alpinus alpinus* и *S. alpinus oquassa*) - с другой (Frolov, 1995).

Исследование кариотипов *S. malma malma* Чукотки и северного побережья Охотского моря и *S. taranetzi* Чукотки (Фролов, 1997; Фролов и др., 1997; Фролов, Фролова, 1999) вызвали сомнения в правильности такой трактовки взаимоотношений гольцов. На основании морфологических признаков предполагается, что *S. malma malma* Чукотки и северо-охотоморского побережья идентична *S. malma malma* Камчатки (Черешнев, 1978, 1983а), т.е. должна относиться к тихоокеанской группе гольцов в трактовке Р.М. Викторовского и М.К. Глубоковского (Викторовский, 1976, 1978; Викторовский, Глубоковский, 1977; Глубоковский и др., 1979). Однако в ее кариотипе, в отличие от гольцов тихоокеанской группы *S. leucomaenis* и *S. malma krascheninnikovi*, выявлены множественные ЯОР (рис. 2.9, 4.15). Различаются у *S. malma malma* разных регионов и общие признаки кариотипа - $2n = 76$, $NF = 96$ на Камчатке (Викторовский, 1978) и $2n = 78$, $NF = 98$ в других районах (Фролов, 1997; Фролов и др., 1997) (рис. 4.7). В кариотипе же *S. taranetzi*, относимого к арктической группе гольцов (Глубоковский и др., 1979; Глубоковский, Черешнев, 1981). ЯОР расположены в одной паре крупных СМ хромосом, как и у *S. malma lordi* (рис. 4.11, 4.15).

Эти данные послужили причиной того, что в разработанной нами ранее схеме эволюции кариотипов гольцов (Frolov, 1995) положение камчатских гольцов и *S. malma lordi* было изменено. Тем не менее положение первых, а также их родственные отношения с *S. malma malma* Чукотки и севера охотоморского побережья остались до конца не ясными. Среди вопросов, которые необходимо решить для уточнения положения этих гольцов - выяснение числа и локализации ЯОР у камчатских гольцов и степени сходства кариотипов *S. malma malma* разных популяций, представленных на схеме одной ветвью.

Что касается весьма популярных в последнее время исследований структуры и степени дивергенции митохондриальной и рибосомальной ДНК, то предложенная схема эволюции кариотипов гольцов не противоречит их результатам. Несмотря на ограниченность этих данных по числу исследованных видов (азиатские гольцы в этих исследованиях не затронуты), все они подчеркивают большую близость трех пар видов - *S. fontinalis* - *S. pamaycush*, *S. leucotaenis* - *S. confluentus*, *S. malma* (*S. malma lordi*) - *S. alpinus* (СЗТ), и значительные, на наш взгляд, различия признаваемых подвидов в пределах *S. alpinus* и *S. malma* (подробнее см. разд. 4.5), что определенно явствует и из представленного анализа кариотипов видов и форм гольцов.

4.5. Кариология и таксономия лососевых рыб

Значение изучения кариотипов, как и других генетических признаков, для выяснения родственных связей животных и растений трудно переоценить. Не менее важны они и для уточнения таксономического статуса и филогенетических взаимоотношений исследуемых форм (Воронцов, 1958; Cytotaxonomy..., 1973; White, 1973; Fredga, 1976; Sola et al., 1981). В полной мере это относится и к систематике и филогении рыб, плодотворное решение многих вопросов которых также во многих случаях затруднительно без привлечения данных о кариотипах (Васильев, 1985).

Заметим, что современные цитогенетические методы, заметно усиленные методами дифференциального окрашивания хромосом, значительно расширили возможности кариологического анализа. Эти методы позволяют выйти за рамки тех ограничений, которые вытекали из возможностей анализа лишь тотально окрашенных хромосом кариотипов и обусловленных незначительной дивергенцией чисел хромосом и чисел хромосомных плеч во многих группах рыб (Васильев, 1985; Bertollo et al., 1986). Выявляемые этими методами новые хромосомные маркеры являются хорошими систематическими признаками и позволяют дифференцировать на первый взгляд кариологически однообразные виды.

Это хорошо показано на примере североамериканских карповых рыб *Uprinidae*, подавляющее большинство видов которых имеют идентичные по числу хромосом кариотипы $2n = 50$, но хорошо различаются по числу и локализации ядрышкообразующих районов хромосом (Amemiya, Gold, 1988, 1990; и др.), харациновых рыб семейства *Anostomidae*, большинство

видов которых характеризуются уникальным положением ядрышкообразующих районов на хромосомах при идентичных по числу хромосом и числу хромосомных плеч кариотипах (Galetti et al., 1984) и многих других групп рыб.

Лососевые рыбы в этом отношении являются более удобным объектом в силу значительной дифференциации их кариотипов в большинстве родов. Некоторые примеры успешного применения цитогенетического метода не только для подтверждения видового статуса, но и при исследовании популяционной структуры отдельных видов уже рассмотрены выше в соответствующих разделах. При этом в тех группах лососевых рыб, систематика которых достаточно хорошо разработана, данные о кариотипах зачастую хорошо согласуются с выводами морфологов и способствуют выработке более целостных представлений об их родственных связях и филогенетических отношениях.

Например, уже исследование тотально окрашенных кариотипов убедительно показало разделение тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* на две естественные группы видов, различающиеся по наличию или отсутствию большой группы субтелоцентрических хромосом (Muramoto et al., 1974; Горшкова, 1978) и способствовало выработке более полных представлений о взаимоотношениях видов внутри этого рода (Глубоковский, 1995). Также хорошо различаются по числу субтелоцентрических хромосом и кариотипы подвидов североамериканского лосося Кларка *Salmo* (= *Parasalmo*) *clarki* (Loudenslager, Thorgaard, 1979) и других тихоокеанских форелей рода *Parasalmo*, что привело к предположению о парафилетическом происхождении лососей родов *Oncorhynchus* и *Parasalmo* (Горшкова, 1978; Горшков, Горшкова, 1981a).

Особенности кариотипа сахалинского тайменя *P. perryi* - $2n = 62$, $NF = 100$, отличающегося заметной продвинутостью среди большинства других видов подсемейства Salmoninae (Анбиндер и др., 1982; Васильев, 1985), показали особый путь эволюции этого вида и ее независимость от эволюции европейских и сибирских таймений рода *Hucho*. Как следствие этого, мнения о положении рода *Parahucho* в системе лососевых рыб разделились.

Одни исследователи считают сходство кариотипа сахалинского тайменя с кариотипами тихоокеанских лососей *Oncorhynchus* и тихоокеанских форелей *Parasalmo* по числу хромосом и числу хромосомных плеч (у которых $2n = 52-74$, $NF = 104$ также с преобладанием в кариотипе двуплечих хромосом) лишь формальным и объясняют его возможностью независимого возникновения сходных кариотипов в разных филогенетических линиях на основе общего для всех лососевых рыб механизма - робертсо-

ловских транслокаций (Викторовский и др., 1985). При этом в соответствии традиционными взглядами на филогению лососевых рыб (Norden, 1961; Rounsefell, 1962; Шапошникова, 1975; Дорофеева, 1999; и др.) предполагается общее происхождение родов *Hucho* и *Parahucho*, но разные темпы эволюции их кариотипов.

Согласно противоположной точке зрения сходство кариотипов *Parahucho*, *Parasalmo* и *Oncorhynchus* является отражением их родства и независимой от других родов лососевых эволюции (Анбиндер и др., 1982; Васильев, 1985). На основании морфологического анализа было предложено рассматривать род *Parahucho* в качестве наиболее архаичного среди лососевых (Глубоковский, 1983, 1995). Параллельно был поставлен вопрос о примитивности кариотипа *Parahucho*, а также *Parasalmo* и *Oncorhynchus* и о пересмотре основного направления робертсоновского процесса в ходе эволюции кариотипов лососевых рыб (Анбиндер, 1983).

Иная ситуация в сложных в таксономическом отношении группах лососевых рыб, о статусе форм в которых нет единого мнения. К таким группам относятся рассмотренные выше сиги рода *Coregonus* и гольцы рода *Salvelinus*.

Таксономические вопросы в подсемействе *Coregoninae*

Кариотипы сегов исследованы достаточно широко, но преимущественно лишь с использованием методов тотального окрашивания хромосом. Однако и имеющиеся данные показали дифференциацию по числу хромосомных плеч кариотипов симпатричных в р. Анадырь сига-пыжьяна *C. lavaretus pidschian* ($2n = 80$, $NF = 102$) и сига-востряка *C. anaulorum* ($2n = 80$, $NF = 98$), статус которых был не ясен (Викторовский и др., 1983; Фролов, 1988; рис. 4.3). В настоящее время видовой статус этих двух сегов признается некоторыми ихтиологами, выявлены морфологические признаки, позволяющие надежно дифференцировать даже молодь этих видов (Черешнев, 1983б, 1986; Шестаков, 1994). Не менее, а иногда более значительны различия по числу хромосомных плеч кариотипов *C. lavaretus pidschian* и других подвидов полиморфного и распространенного от Европы до Чукотки *C. lavaretus* (прил. 3), многие из которых признаются некоторыми исследователями за самостоятельные виды (Китаев, 1983, 1992, 1994).

Если принимать различия в четыре хромосомных плеча (обусловленные двумя хромосомными перестройками типа перичентрических инверсий или тандемных транслокаций) достаточными для генетической дифференциации и репродуктивной изоляции симпатричных сегов, то встает

естественный вопрос о статусе популяций еще одного вида сига - чира *S. nasus*. Различия кариотипов чиров популяций рек Чаун, Анадырь, Пенжина и прудовой по числу хромосомных плеч - $NF = 92, 96$ или 98 , не меньше, чем различия кариотипов сига-пыжьяна и сига-горбуна р. Анадырь. Эти различия еще больше усиливаются наличием добавочных хромосом в кариотипах чиров лишь двух из этих популяций (Викторовский, Ермоленко, 1982; Кайданова, 1983; Фролов, 1986а) (прил. 3).

Отмечу, что межпопуляционная изменчивость числа хромосомных плеч у лососевых рыб крайне редка и достоверно показана только у трех видов - атлантического лосося *S. salar* ($NF = 72, 74$ - Boothroyd, 1959; Rees, 1967; Roberts, 1968, 1970; Nygrén et al., 1968; Hartley, Horne, 1984a), дунайского тайменя *H. hucho* ($NF = 112, 114$ - Rab, Liehman, 1982) и горбуши *O. gorbuscha* ($NF = 104, 106$ - Phillips, Kapuscinski, 1988). Однако и у этих видов межпопуляционные различия кариотипов не превышают два хромосомных плеча.

Также существенны кариологические различия популяций некоторых широко распространенных видов сиговых рыб. Нельма *S. leucichthys* имеет кариотип $2n = 74, NF = 108$ на Аляске, но $2n = 76, NF = 98$ в р. Анадырь (Booke, 1975; Frolov, 1992b; рис. 4.4). Данные о кариотипах двух видов вальков - $2n = 78, NF = 96$ у обыкновенного валька *P. cylindraceum* и $2n = 80, NF = 102-106$ у карликового валька *P. coulteri* (Фролов, 1995а; рис. 4.1) заметно отличаются от приведенных ранее для этих видов из северо-американских популяций: $2n = 78, NF = 100$ у обыкновенного валька и $2n = 82, NF = 100$ у карликового валька (Booke, 1970) и также не могут быть объяснены межпопуляционными различиями кариотипов данных видов.

Таксономические проблемы в роде *Salvelinus*

Не менее значима проблема таксономического статуса и филогенетических отношений многочисленных и широко распространенных на арктическом и тихоокеанском побережьях Евразии и Северной Америки форм гольцов рода *Salvelinus*, дискуссия о которых продолжается много лет и, по-видимому, далека от завершения (Savvaitova, 1980; Савваитова, 1989; Глубоковский и др., 1979; Behnke, 1980, 1984, 1989; Глубоковский, 1995; Savvaitova, 1995; Черешнев, 1996; и др.). Значительная морфологическая пластичность и часто симпатричное обитание нескольких форм делают гольцов удобным объектом для апробирования разных методических подходов в исследовании механизмов их дивергенции и эволюции.

Свидетельством нерешенности многих таксономических проблем гольцов является описание новых самостоятельных видов - *S. anaktuvukensis*.

albus, *S. kronocius*, *S. elgyticus*, *S. levanidovi*, *Salvethymus svetovidovi*, в самое последнее время (Morrow, 1973; Глубоковский, 1977; Виктор-овский, 1978; Викторовский и др., 1981; Черешнев и др., 1989; Череш-нев, Скопец, 1990).

Кариологически гольцы исследованы, однако, более подробно, чем сига, и с применением разных методов анализа хромосом. Как правило, вопрос о статусе гольцов наиболее остро стоит в зонах симпатрии нескольких форм. В одних случаях его решение облегчается заметной морфологи-ческой дифференциацией обитающих совместно гольцов (как в оз. Эльгы-гитын, где нет проблем с морфологической дифференциацией обитаю-щих в нем *Salvethymus svetovidovi*, *Salvelinus elgyticus* и *S. boganidae*), а знание кариотипов способствует уточнению степени родства исследуемых форм (Глубоковский и др., 1993). В других случаях знание кариотипов спо-собствует уточнению таксономического статуса и филогенетических от-ношений обитающих совместно гольцов разных форм.

Симпатричные гольцы р. Яма

Морфологические особенности описанного из некоторых рек север-ного побережья Охотского моря гольца Леванидова *S. levanidovi*, обитаю-щего симпатрично с северной мальмой *S. malma malma*, не вызывают зат-руднений в их идентификации (Черешнев и др., 1989). Исследование этих гольцов в р. Яма показало фиксированные различия их кариотипов по чис-лу хромосом и числу хромосомных плеч - $2n = 80$, $NF = 100$ у гольца Лева-нидова и $2n = 78$, $NF = 98$ у мальмы (оба вида имеют стабильные кариоти-пы) (Фролов, Фролова, 1997; рис. 4.7, 4.9). Число и характер локализации ядрышкообразующих районов хромосом у этих видов также различны и предполагают большую близость кариотипа гольца Леванидова с карио-типами *S. fontinalis* и *S. namaycush*, а кариотипа мальмы - с кариотипом *S. alpinus* арктического побережья Канады (Фролов, Фролова, 1999; табл. 2.6, рис. 2.9). Вместе с тем, методами биохимической генетики показаны не только существенные генетические различия гольца Леванидова и север-ной мальмы р. Яма, но и сопоставимость различий между ними и каждого из них с кунджей *S. leucomaenis*, видовой статус которой ни у кого не вы-зывает сомнений (Омельченко и др., 1996).

Симпатричные гольцы Чукотки

В некоторых случаях сходство или различие кариотипов оказывает-ся серьезным аргументом при дифференциации морфологически сходных форм гольцов. Именно такая ситуация имеется на восточной Чукотке, где

симпатрично обитают проходные гольцы двух форм. Дифференциация этих гольцов в целом ряде водоемов не вызывает затруднений по многим морфологическим (Черешнев, 1978, 1982; Глубоковский, Черешнев, 1981; Борисовец, 1982; Савваитова и др., 1988) и некоторым генетическим (Картавцев и др., 1983) признакам. Однако имеющимся различиям придется разный вес.

Согласно одной точке зрения, на Чукотке симпатрично обитают два различающихся морфологически и генетически вида проходных гольцов - широко распространенный на севере Азии от Камчатки до Чукотки и по побережью Охотского моря мальма *S. malma malma* и обитающий только на Чукотке голец Таранца *S. taranetzi*, описанный из оз. Аччен (Кагановский, 1955; Черешнев, 1978, 1982; Глубоковский, Черешнев, 1981; Картавцев и др., 1983). Согласно другой точке зрения, морфологические различия этих гольцов не столь существенны и их следует не только объединить в один вид, но и рассматривать в рамках чрезвычайно полиморфного вида *S. alpinus* complex (Барсуков, 1958, 1960; Волобуев и др., 1979; Савваитова и др., 1988; Савваитова, 1989). Не ясен статус и обитающего в том же районе чукотского гольца из оз. Эстихед, который был описан как самостоятельный вид *S. andriashevi* (Берг, 1948), однако на основании остеологических данных рассматривается как подвид арктического гольца *S. alpinus andriashevi* (Черешнев, 1983а).

Исследование кариотипов мальмы и гольца Таранца из типового места обитания последнего вида - оз. Аччен, выявило при внешнем сходстве их кариотипов и существенные их различия (Фролов, 1997). Прежде всего они выражаются в числе хромосом, постоянном у мальмы ($2n = 78$, $NF = 98$; рис. 4.7) и изменчивом у каждой особи (мозаицизм) гольца Таранца ($2n = 76-78$, $NF = 98$ с преобладанием у самок клеток с 78, а у самцов с 77 хромосомами; табл. 2.3, рис. 2.5). Второе существенное отличие кариотипов этих гольцов - наличие у чукотской мальмы множественных ЯОР, локализованных преимущественно в субтелоцентрических хромосомах и редко в мета- и акроцентрических. У гольца Таранца ЯОР выявляются в паре крупных субметацентрических хромосом и лишь изредка в субтелоцентрических (табл. 4.2; рис. 4.15).

По числу и характеру локализации ЯОР мальма оз. Аччен ближе арктическому гольцу, хотя заметно от него отличается, а голец Таранца гольцу арктического севера Канады (*S. alpinus* СЗТ на рис. 4.14), известному как «восточная форма» арктического гольца (McPhail, 1961), и южной американской мальме *S. malma lordi* (рис. 4.14). В пользу видовой самостоятельности и репродуктивной изоляции мальмы и гольца Таранца в

Таблица 4.2. Частоты ЯОР-несущих хромосом и локализация ЯОР в кариотипах северной мальмы *S. malma malma* и гольца Таранца *S. taranetzi* оз. Аччен

ЯОР-несущие хромосомы /локализация ЯОР	Частота хромосом в клетках	
	<i>S. malma malma</i>	<i>S. taranetzi</i>
М/теломера	0,04	
СМ/теломера		1,80
СТ/короткое плечо	1,90	0,05
А/теломера	0,19	-

оз. Аччен свидетельствует и анализ их ферментных систем, проведенный параллельно с исследованием кариотипов (Омельченко и др., 1998).

Исследование кариотипа третьего из гольцов Чукотки - чукотского гольца *S. andriashevi* показало его практическую идентичность с кариотипом гольца Таранца - $2n = 78$, $NF = 98$, ЯОР в одной паре крупных субметacentрических хромосом (Frolov, Frolova, 1998), что предполагает близкородственные отношения этих гольцов. Единственное отличие кариотипа чукотского гольца от кариотипа гольца Таранца заключается в отсутствии именованности числа хромосом.

Статус S. confluentus

Не менее сложно происходило признание статуса бычьей форели *S. confluentus*. Этот голец был описан как самостоятельный вид в прошлом веке, затем считался формой мальмы *S. malma* и вновь переописан как вид в основании особенностей костей черепа (Cavender, 1978). Кариологические отличия *S. confluentus* - $2n = 78$, $NF = 100$, от южной американской мальмы *S. malma lordi* - $2n = 82$, $NF = 98$ (Cavender 1984; Cavender, Kimura 1989), явились хорошим подтверждением валидности *S. confluentus* как вида.

В настоящее время видовая самостоятельность этого гольца не вызывает сомнений. Более того, в соответствии с кариологическими, молекулярно-генетическими и биохимическими данными, этот вид сейчас рассматривается как более близкий кундже *S. leucomaenis*, чем мальме (Cavender, Kimura, 1989; Phillips, Pleyte, 1991; Crane et al., 1994; Phillips, 1994), хотя проблема его морфологической дифференциации от мальмы продолжает обсуждаться (Haas, McPhail, 1991).

Кариологические различия и статус подвидов S. malma

Наконец, во многих случаях цитогенетический метод позволяет уверенно различать внутривидовые формы гольцов, выявляя различия их ка-

риотипов, сопоставимые или даже превосходящие различия кариотипов признаваемых систематиками видов и являющиеся, на наш взгляд, поводом для уточнения статуса этих форм. Характерным примером в этом плане является история исследования мальмы *S. malma*. Первоначально этот вид как *S. malma* был описан с Камчатки (Walbaum, 1792), однако он широко распространен вдоль тихоокеанского побережья Азии и Северной Америки.

Две внутривидовые формы мальмы, северная *S. malma malma* на Аляске и южная *S. malma lordi* к югу от Alaska Range, признаются в Северной Америке (Armstrong, Morrow 1980; Morrow 1980; Behnke, 1984). На Азиатском побережье также выделяют два подвида мальмы - северную мальму *S. malma malma* в северной части Тихого океана и Охотском море и южную мальму *S. malma krascheninnikovi* к югу от устья Амура и Камчатки (Берг, 1948). Предполагается морфологическая идентичность *S. malma malma* Чукотки, Аляски, Камчатки и других регионов (Черешнев, 1978, 1983а).

Кариологически все выделяемые подвиды мальмы хорошо различаются. Камчатская *S. malma malma* имеет наиболее дивергировавший среди гольцов кариотип - $2n = 76-78$ (чаще $2n = 76$), $NF = 96$ (Викторовский, 1978), тогда как *S. malma malma* с побережья Охотского моря и на восточной Чукотке - $2n = 78$, $NF = 98$ и множественные ЯОР в хромосомах разной морфологии (Фролов, 1997; Фролов, Фролова, 1999; табл. 2.4, 2.6, 4.2; рис. 2.9, 4.7, 4.15). Различия этих форм по числу хромосомных плеч представляются достаточно существенными, т.к. такие различия скорее ведут к репродуктивной изоляции форм, чем различия в числе хромосом. К тому же у гольцов (как и у других лососевых рыб, за исключением атлантического лосося, дунайского тайменя и горбуши) нет достоверных примеров изменчивости числа хромосомных плеч. Поэтому число хромосомных плеч как характеристика кариотипа является одним из основных маркеров в филогенетических реконструкциях гольцов (Викторовский, 1978; Cavender, Kimura, 1989; Phillips et al., 1989a; Frolov, 1995).

Южная азиатская мальма *S. malma krascheninnikovi* имеет идентичный кариотип в Приморье и Японии: $2n = 82$, $NF = 98+2$, ЯОР находятся в маркерных СМ-СТ хромосомах (Ueda, Ojima 1983a, b; Ueda, 1987; Cavender, Kimura, 1989; Frolov, Miller, 1992; рис. 4.7, 4.11). Кариотип североамериканской южной мальмы *S. malma lordi* также $2n = 82$, но $NF = 98$, а ЯОР локализованы в одной паре крупных субметацентрических хромосом (Cavender 1984; Cavender, Kimura 1989; Phillips et al., 1989a; Ueda et al., 1991; рис. 4.11).

Таким образом, различия кариотипов показывают, что таксономическая идентичность как северной, так и южной форм мальмы из разных локальностей требует уточнения. Статус южной *S. malma krascheninnikovi* при сравнении ее с северной *S. malma malma* еще более сомнителен (Frolov, 1994; Фролов и др., 1987). Кариотип *S. malma krascheninnikovi* наиболее близок по всем признакам кариотипу кунджи *S. leucomaenis*, отличаясь от него лишь одной хромосомной перестройкой типа тандемной транслокации или перичентрической инверсии, приведшей к образованию у *S. malma krascheninnikovi* крупной А хромосомы и изменению числа хромосомных плеч с $NF = 100+2$ на $NF = 98+2$. В то же время идентичная локализация ЯОР в крупных СМ хромосомах указывает на филогенетическую близость *S. malma lordi* и *S. taranetzi*, тогда как ЯОР в кариотипе *S. malma malma* Чукотки сходны с таковыми кариотипа *S. alpinus alpinus* Европы (рис. 4.14).

Кариологические различия подвидов S. alpinus

Сходны с рассмотренными у мальмы и таксономические проблемы арктического гольца *S. alpinus*. Этот вид был описан из Швеции, но распространен циркумполярно. Длительное время в северо-западной Америке признавалось существование двух форм этого вида - западной и восточной (McPhail, 1961). Однако затем была показана идентичность западной формы арктического гольца и северной мальмы *S. malma malma* (Черешнев, 1979; Morrow, 1980). Более того, согласно мнению некоторых российских ихтиологов, арктический голец обитает только в западной части арктического бассейна, а в восточной, включая Чукотку и Аляску, он замещен гольцом Таранца *S. taranetzi* (Глубоковский и др., 1979; Глубоковский, Черешнев, 1981; Черешнев, 1982). Американскими исследователями в настоящее время признаются пять форм (подвидов) арктического гольца и три главных центра их происхождения - европейский для *S. alpinus alpinus*, *S. alpinus salvelinus* и близкого к ним *S. alpinus oquassa* северо-востока США, сибирский для *S. alpinus erythrinus* и чукотско-беринговоморский для *S. alpinus* "Taranetz" (Behnke, 1984).

Различия кариотипов разных форм арктического гольца не столь выражены, как у подвидов мальмы. Только один из них, эндемичный *S. alpinus oquassa* из штата Мэн (северо-восток США), отличается от остальных по числу хромосом и числу хромосомных плеч в кариотипе - $2n = 80$, $NF = 100$ (Disney, Wright, 1987). Кариотипы других подвидов - $2n = 78$, $NF = 98$ (Nygren et al., 1971a; Cavender, 1984; Pleyte et al., 1989; Hartley, 1989, 1991).

Несмотря на внешнее сходство кариотипов большинства подвидов (форм) арктического гольца, в них и при тотальном окрашивании можно выявить маркерные хромосомы. Так, в кариотипах большинства исследованных видов гольцов легко идентифицируются две пары мелких метацентрических хромосом, заметно отличающиеся размерами от хромосом стоящей впереди пары. Из общего ряда выпадает лишь кариотип арктического гольца. У этого вида из Шотландии метацентрические хромосомы образуют ряд равномерно уменьшающихся в размерах хромосом, из которых хромосомы последних пар размерами заметно не выделяются (Pleyte et al., 1989: fig. 1; Hartley, 1989: fig. 1, 2.; Hartley, 1991: fig. 2). Однако одна пара мелких метацентрических хромосом имеется в кариотипе арктического гольца из Швеции (Nygren et al., 1971a: fig. 11), а две пары таких хромосом - в кариотипе гольца из Северо-Западных Территорий (СЗТ) Канады (Cavender, 1984: fig. 5), так же как и в кариотипе гольца Таранца (рис. 2.5, 4.9). Две пары мелких метацентрических хромосом можно отметить и в кариотипе южной американской мальмы (см. Cavender, 1984: fig. 4; Cavender, Kimura, 1989: fig. 8; Ueda et al., 1991: figs 1, 2), которую мы сближаем с арктическим гольцом СЗТ и гольцом Таранца.

Еще более заметны различия кариотипов арктического гольца разных популяций при сравнении ЯОР. У европейского гольца из Шотландии и Норвегии ЯОР локализованы приблизительно с одинаковой частотой в теломерных районах акроцентрических, субметацентрических и метацентрических хромосом и в коротких плечах субтелоцентрических хромосом. Североамериканские гольцы СЗТ Канады, п-ова Лабрадор и *S. alpinus oquassa* штата Мэн отличаются отсутствием ЯОР в субтелоцентрических хромосомах и наличием их преимущественно в субметацентрических хромосомах. Наиболее отличен из них голец СЗТ, у которого локализация ЯОР в других хромосомах, кроме субметацентрических, очень редка (Disney, Wright, 1987; Phillips et al., 1988). Очень близок последнему *S. taranetzi*, у которого ЯОР также локализованы почти исключительно в крупных субметацентрических хромосомах (табл. 4.2, рис. 4.15).

Сходную картину подразделенности арктического гольца на подвиды дает и исследование рибосомальной ДНК. Фиксированные различия подвидов были выявлены в участках рДНК, эволюционирующих с умеренной скоростью - 5''ETS, 3''ETS и 28S, которые, по мнению авторов, наиболее пригодны для сравнения не очень отдаленных видов (Phillips, Pleyte, 1991). Согласно этим данным, *S. alpinus alpinus* трех европейских популяций (Норвегии, Швеции и Шотландии) идентичен и имеет три изменчивых участка рестрикции. Единственный, но общий с ним изменчивый уча-

ток выявлен у *S. alpinus oquassa* из штата Мэн. Один отличающийся полиморфный участок выявлен у гольца СЗТ (называемого авторами *S. alpinus erythrinus*) и ни одного у *S. alpinus* "Tarantetz". Только один общий изменчивый участок рестрикции из трех выявленных имеет *S. malma lordi* с *S. alpinus alpinus* и с *S. alpinus oquassa*, а у *S. malma malma* Аляски выявлен единственный и общий только с *S. malma lordi* участок (Phillips, Pleyte, 1991).

Существенность этих различий подтверждает их количественная оценка, полученная при исследовании митохондриальной ДНК. Анализ мтДНК арктического гольца разных популяций Северной Америки и Европы показал разную степень их отличий - дивергенция разных подвидов составляет по разным оценкам 0,25-1,45% (Wilson et al., 1994) или 0,22-1,91% (Grewe et al., 1990). При этом наименьшие различия (0,22-0,25%) отмечены между наиболее удаленными подвидами - *S. alpinus alpinus* (Европа) и *S. alpinus oquassa* (северо-восток США), и этих подвидов с *S. malma* из Британской Колумбии (западное побережье Северной Америки, по-видимому, *S. malma lordi*) - 0,44-0,45% (Grewe et al., 1990). В то же время отличия арктического гольца из СЗТ - *S. alpinus stagnalis*, от всех трех составили соответственно 1,63%, 1,41 и 1,91%, т.е. больше, чем между признаваемыми большинством исследователей как самостоятельные виды *S. alpinus* и *S. malma*. Интересно, что выявленные при этом отличия *S. confluentus* (вида, считающегося близким *S. leucomaenis*) от *S. alpinus alpinus*, *S. alpinus stagnalis* и *S. malma lordi* того же уровня - 1,41-1,91% (Grewe et al., 1990: tabl. 2).

Надо отметить, что оценки степени межпопуляционных различий митохондриальной ДНК у гольцов и других лососевых рыб довольно близки и обычно не превышают 1%. Так, они составляют 0,197-1,177% для *S. namaycush* (Grewe, Hebert, 1988), 0,31-0,47 для *S. fontinalis* (Ferguson et al., 1991; Danzman et al., 1991; Partti-Pellinen et al., 1991), 0,281-0,922% для *P. gairdneri* (Wilson et al., 1985), 0,13-0,81% для *O. tschawytscha* (Wilson et al., 1987). Уровень отличий арктического гольца из СЗТ от подвидов арктического гольца из других районов гораздо выше этих оценок.

Наличие трех различающихся генотипов у арктического гольца разных регионов показано также и при исследовании цитохрома В митохондриального генома (Davidson et al., 1994; Davidson, 1995). Каждый из этих генотипов приурочен к тем же трем регионам - Европе, северо-востоку США и СЗТ, по два из них встречаются в местах симпатричного обитания разных подвидов - на о-ве Ньюфаундленд и п-ве Лабрадор. Считается, что распределение этих генотипов отражает процесс расселения арк-

тического гольца на территории Северной Америки (Davidson et al., 1994, Davidson, 1995).

Представляется, что столь явные в ряде случаев кариологические различия разных подвидов мальмы и арктического гольца, соответствующие подразделенности этих видов, показанной при анализе мДНК и рДНК, не только подтверждают значительную структурированность этих видов, но и ставят вопрос о соответствии статуса некоторых из признаваемых за подвиды форм мальмы и арктического гольца степени отличий их кариотипов и других генетических признаков от типовых форм. Тем не менее в настоящее время нередко большинство гольцов, часто слабо различимых по набору используемых морфологических признаков, рассматриваются как внутривидовые формы чрезвычайно пластичного арктического гольца *S. alpinus* complex. Признаки же, характеризующие лишь одну из форм мальмы или арктического гольца, рассматриваются как видовые.

Я далек от мысли абсолютизировать данные о кариотипах или других генетических маркерах как единственном критерии для выяснения статуса той или иной формы лососевых рыб. Тем более, что неравномерность темпов эволюции морфологических, кариологических и других генетических маркеров общеизвестна.

Наглядным примером такой неравномерности темпов эволюции разных маркеров являются гольцовые рыбы чукотского оз. Эльгыгьтгын, характеризующиеся разной степенью дивергенции морфологических, кариологических и биохимических признаков (Глубоковский и др., 1993, Glubkovskiy, Frolov, 1994). Все три обитающих в озере вида слабо дифференцированы по биохимическим маркерам (изозимам), хотя и являются по этим признакам несомненными биологическими видами. В то же время один из них - длинноперая палия *Salvethymus svetovidovi*, чрезвычайно сильно дифференцирован от других видов как морфологически, так и кариологически - $2n = 56$, $NF = 98$ (Фролов, 1993; Frolov, 1993; рис. 4.6). Малоротая палия *Salvelinus elgyticus* также сильно дифференцирована от других гольцов морфологически, но кариологически очень близка арктическому гольцу *S. alpinus* - $2n = 76-78$, $NF = 98$ (Frolov, 1992a; рис. 2.3). Боганидская палия *S. boganidae* сходна морфологически с описанием данного вида из Сибири, но кариологически практически идентична малоротой палии (Фролов, 1994; рис. 2.4).

Сходная ситуация описана в оз. Кроноцком (Камчатка) (Викторовский, 1975a, б; 1978). В озере и вытекающей из него р. Кроноцкой обитают пять форм гольцов - обитающие только в озере длинноголовый голец *S. kronocius*, носатый голец *S. malma schmidtii* (= *S. schmidtii*) и белый

голец *S. malma* (= *S. albus*), и обитающие только в реке Кунджа *S. taimyrensis* и мальма *S. malma*. Из трех озерных голецов длинноголовый голец имеет наиболее отличающийся кариотип - $2n = 78$, $NF = 100$, кариотипы носатого и белого голецов очень сходны - соответственно, $2n = 78-80$, $NF = 98$ и $2n = 78$, $NF = 98$, но все они отличаются от кариотипа мальмы - $2n = 76$, $NF = 96$, и еще больше от кариотипа Кунджи - $2n = 86$, $NF = 100$ (Викторовский, 1975а, б; 1978).

В обоих случаях предполагается более ранняя дивергенция карิโอлогически максимально отличающихся голецов и более раннее их вселение в озера. Последующие последовательные вселения в озера двух других голецов произошли, вероятно, намного позже, и эти голецы сохранили близкие к исходным и сходные между собой кариотипы. В то же время в обоих озерах все голецы сильно дифференцированы морфологически и достигли высокого уровня специализации.

В заключение повторю, что случаи устойчивого хромосомного полиморфизма/мозаицизма у лососевых рыб, несмотря на их многочисленность, обусловлены в своем большинстве Робертсоновскими перестройками хромосом. Межпопуляционная изменчивость и полиморфизм, выражающиеся в изменении числа хромосомных плеч, крайне редки, а большинство их описаний оказались основанными на артефактах и в дальнейшем не подтвердились. Тем не менее любые различия кариотипов близких форм или внутри одной формы должны являться поводом к более пристальному их исследованию всеми другими методами, в том числе и традиционными морфологическими. Однако зачастую оба подхода в исследовании лососевых рыб - генетический и морфологический - используются независимо один от другого и часто на разных популяциях исследуемых видов, что является одной из основных причин разной трактовки получаемых результатов. Наиболее перспективными при изучении таких сложных в таксономическом отношении групп, как рассмотренные наиболее подробно голецы рода *Salvelinus*, представляются комплексные исследования рыб одних и тех же популяций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Критический анализ позволил показать единство механизмов, лежащих в основе внутривидовой изменчивости и эволюционных преобразований кариотипов лососевых рыб с таковыми других позвоночных животных и полностью отвергнуть гипотезу о широком распространении у лососевых рыб изменчивости кариотипов, выражающейся в изменчивости числа хромосомных плеч и основанной на элиминации и/или нерасхождении отдельных хромосом или их групп. Основными механизмами изменчивости и эволюции кариотипов лососевых рыб являются робертсоновские и тандемные транслокации хромосом, преобразование ядрышкообразующих районов хромосом и формирование систем гетероморфных половых хромосом.

Изменчивость кариотипов, основанная на робертсоновских перестройках хромосом, проявляется в виде межпопуляционной изменчивости, полиморфизма и мозаицизма числа хромосом и является основным и широко распространенным типом изменчивости кариотипов сиговых *Coregoninae* и лососевых *Salmoninae* рыб. Робертсоновский мозаицизм характерен для молодых видов лососевых рыб, кариотипы более древних видов, как правило, стабильны по числу хромосом.

Широко распространенная у лососевых рыб изменчивость ядрышкообразующих районов хромосом выражается в варьировании их числа, морфологии и локализации на хромосомах. Она обусловлена изменением транскрипционной активности рибосомальной ДНК и проявляется в разном числе активных блоков ядрышкообразующих районов. В зависимости от характера изменчивости ядрышкообразующие районы хромосом выступают у лососевых рыб в качестве дифференцирующего или интегрирующего маркера, удобного в популяционных, систематических и филогенетических исследованиях.

Изменчивость выявленных у некоторых видов сигов добавочных хромосом проявляется в виде межпопуляционной изменчивости, полиморфизма и мозаицизма их числа и морфологии. Основным механизмом возникновения добавочных хромосом у сигов являются робертсоновские транслокации, сыгравшие определяющую роль в эволюционном преобразовании их кариотипов.

Показано разнообразие систем половых хромосом у лососевых рыб. Анализ гетероморфных половых хромосом предполагает, что их дифференциация в филогенезе лососевых рыб осуществляется в два этапа. На

первом этапе происходит генетическая дифференциация изоморфных половых хромосом путем закрепления в них разных аллелей определяющих пол генов. На втором этапе половые хромосомы дифференцируются морфологически путем хромосомных перестроек - делсий и робертсоновских или тандемных транслокаций половых хромосом на аутосомы. Следствием случайности этих событий является разнообразие образующихся систем половых хромосом.

Разработана гипотеза о структуре предкового кариотипа лососевых рыб, согласно которой он состоял не только из большого числа хромосом, но и содержал преимущественно субтелоцентрические хромосомы. Она позволяет объяснить различия структуры кариотипов хариусовых рыб *Thymallinae* с одной стороны и сиговых *Coregoninae* и лососевых *Salmoninae* рыб с другой. Дальнейшие эволюционные преобразования кариотипов лососевых рыб в пределах подсемейств и отдельных родов осуществлялись в сторону уменьшения числа хромосом путем робертсоновских транслокаций и незначительного уменьшения числа хромосомных плеч путем перичентрических инверсий или тандемных транслокаций. Единство механизмов эволюционных преобразований кариотипов лососевых рыб проявляется в виде параллельного (но независимого) возникновения сходных по числу и морфологии хромосом кариотипов в разных таксонах.

В эволюции кариотипов сиговых рыб *Coregoninae*, помимо робертсоновских транслокаций и перичентрических инверсий или тандемных транслокаций, большое значение имели структурные перестройки двуплечных (прежде всего субметацентрических) хромосом. Дивергенция кариотипов сигов рода *Coregonus* по размаху сопоставима с таковой наиболее изменчивых таксонов лососевых рыб *Salmoninae*. В противоположность тому эволюционные преобразования кариотипов гольцов рода *Salvelinus* осуществлялись с незначительными изменениями числа и морфологии хромосом. Их дивергенция сопровождалась значительными структурными изменениями ядрышкообразующих и гетерохроматиновых районов хромосом. Признаки эволюционной продвинутости кариотипов гольцов - малые числа хромосом и хромосомных плеч, одиночные ядрышкообразующие районы и малое количество гетерохроматина.

На примере сигов *Coregonus* и гольцов *Salvelinus* показано, что темпы морфологической, кариологической и молекулярной эволюции лососевых рыб часто неравномерны. При этом кариологический анализ эффективен для дифференциации видов и внутривидовых форм в морфологически лабильных и сложных в систематическом отношении таксонах лососевых рыб и должен использоваться при уточнении их таксономического статуса.

Объем исследованного материала

Вид	Локальность	Исследовано			
		Самок	Самцов	Метафаз	
Thymallinae					
<i>Thymallus arcticus mertensi</i>	р. Анадырь	6	7*	2	216
Coregoninae					
<i>Coregonus anaulorum</i>	р. Анадырь	4		4	222
<i>C. lavaletus pidschian</i>	р. Анадырь	6		4	205
<i>C. nasus</i>	р. Анадырь	6		6	243
	р. Пенжина	2		1	625
<i>C. sardinella</i>	р. Анадырь	10		6	483
<i>Prosopium coulteri</i>	оз. Равкэргытгын	9			224
<i>P. cylindraceum</i>	р. Анадырь	3		4	90
<i>Stenodus leucichthys nelma</i>	р. Анадырь		3*		29
Salmoninae					
<i>Hucho taimen</i>	р. Манома			2	50
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	пр. Азабачья	2		2	147
<i>O. kisutch</i>	пр. Азабачья	6		9	1113
<i>O. masou</i>	р. Белая	8		5	307
	р. Единка	5		3	188
<i>O. nerka</i>	ранняя оз. Азабачье	7		10	491
	поздняя оз. Азабачье	3		10	381
<i>Parasalmo mykiss</i>	пр. Азабачья	7		5	330
<i>Salvelinus albus</i>	пр. Азабачья	1			27
<i>S. andriashevi</i>	оз. Эстихед	2			87
<i>S. elgyticus</i>	оз. Эльгыгытгын	3		5	234
<i>S. boganidae</i>	оз. Эльгыгытгын	2		4	151
<i>S. leucomaenis</i>	пр. Азабачья	2		4	99
	р. Белая	2		6	182
	р. Единка	3		4	204
<i>S. levanidovi</i>	р. Яма	8		7	437
<i>S. malma malma</i>	р. Яма	10		7	598
	оз. Аччен	7		6	424
<i>S. malma curilus</i>	р. Белая	11		5	308
<i>S. malma krascheninnikovi</i>	р. Кабанья	6		4	304
<i>S. taranetzi</i>	оз. Аччен	8		9	523
<i>Salvelinus svetovidovi</i>	оз. Эльгыгытгын	6		7	265

Примечание. * - молодь неопределенного пола.

Изменчивость кариотипов лососевых рыб Salmoninae

Вид	Признаки кариотипа*					Автор
	2n	NF	M+CM	CT+A	П	
<i>Hucho</i>						
<i>H. hucho</i>	82	112	30	52	Ип	21
<i>H. taimen</i>	82-84/84	112	28	56	Рп	27, 43
<i>Oncorhynchus</i>						
<i>O. gorbuscha</i>	52-54/52	104	52	0	Рп	18,22,31
					Рп,Ип	30, 33
<i>O. kisutch</i>	60-62/60	104	44	16	Рп	3
	58-62/60	106	46	14	Рп	36
	60-62/60	106	46	14	Рп	37
<i>Parasalmo</i>						
<i>P. aquabonita</i>	56-60/58	104	46	12	Рп	12
<i>P. clarki clarki</i>	68	104	36	32		15
<i>P. clarki lewisi</i>	66	104	38	28		17
<i>P. clarki henshawi</i>	64	104	40	24		15
<i>P. clarki bouvieri</i>	64	104	40	24		17
<i>P. gairdneri</i>	58-65/60	104	44	16	Рп	1, 7
	58,60/60	104	44	16	Рп	5
	59-64/62	104	42	20	Рп	9
	58-64/58	104	46	12	Рп	14, 23
<i>P. mykiss</i>	58-60/60	104	44	16	Рп	9
	58	104	46	12		19, 34
<i>P. pensinensis</i>	60-62/60	108	48	12	Рп	9
<i>Salmo</i>						
<i>S. ischchan</i> - боджак	81-82/82	98	16	66	Рп	20
- зимний ишхан	78-81/80	96	16	64	Рп	20
- гегаркуни	78-82/80	98	18	62	Рп	20
- летний ишхан	80-86/82	100	18	64	Рп	20
<i>S. salar</i> - Европа	56-58/58	74	16	42	Рп	26
	57-59/58	74	16	42	Рп	32
- С. Америка	53-60/56	72	14	42	Рп	2, 4
<i>S. trutta</i>	77-82/80	102	22	58	Рп	13
<i>S. trutta m. fario</i>	80-88/84	100	16	68	Рп	28
<i>Salvelinus</i>						
<i>S. albus</i>	76-80/78	98	20	58	Рп	10, 16
	78-80/78	100	22	56	Рп	38
<i>S. alpinus</i>	77-78/78	98	20	58	Рп	35

Вид	Признаки кариотипа*					Автор
	2n	NF	M+CM	CT+A	П	
<i>S. alpinus oquassa</i>	80	100	20	60		29
<i>S. boganidae</i>	76-78/77	98	21	56	Рп	41
<i>S. elgyticus</i>	76-78/77	98	21	56	Рп	39
<i>S. fontinalis</i>	84-86/84	100	16	68	Рп	6
<i>S. kronocius</i>	78-82/78	100	22	56	Рп	10, 16
<i>S. leucomaenis</i>	84-86/86	100	14	72	Рп	11, 16
	84	100+2	18	66		24, 40
<i>S. malma malma</i>	76-78/76	96	20	56	Рп	11, 16
<i>S. malma curilus</i>	84-86/86	100	14	72	Рп	16
<i>S. malma</i>						
<i>krascheninikovi</i>	82	98+2	16	66		25, 40
<i>S. namaycush</i>	83-87/84	100	16	68	Рп	6
<i>S. schmidtii</i>	78-82/78	98	20	58	Рп	10, 16
<i>S. taranetzi</i>	76-78/78	98	21	56	Рп	42

Примечание. * для 2n над чертой - пределы варьирования, под чертой - модальное значение; числа М+СМ и СТ+А указаны для модального кариотипа. П - тип изменчивости: Рп - робертсоновский полиморфизм/мозаицизм; Ип - инверсионный полиморфизм; М, СМ, СТ, А - метацентрические, субметацентрические, субтелоцентрические и акроцентрические хромосомы.

По данным: 1. Ohno et al., 1965; 2. Roberts, 1968; 3. Ohno et al., 1969; 4. Roberts, 1970; 5. Fukuoka, 1972; 6. Davisson et al., 1973; 7. Кайданова, 1974; 8. Васильев, 1975а; 9. Васильев, 1975б; 10. Викторовский, 1975а; 11. Викторовский, 1975б; 12. Gold, Gall, 1975; 13. Zenzes, Voiculescu, 1975; 14. Thorgaard, 1976; 15. Gold et al., 1977; 16. Викторовский, 1978; 17. Loudenslager, Thorgaard, 1979; 18. Горшков, Горшкова, 1981б; 19. Фролов, 1981; 20. Рухьян, 1982; 21. Rab, Liehman, 1982; 22. Горшкова, Горшков, 1983; 23. Thorgaard, 1983; 24. Ueda, Ojima, 1983а; 25. Ueda, Ojima, 1983б; 26. Hartley, Horne, 1984; 27. Викторовский и др., 1985; 28. Рухьян, 1987; 29. Disney, Wright, 1987; 30. Phillips, Kapuscinski, 1987; 31. Фролов, 1988; 32. Garcia-Vazquez et al., 1988; 33. Phillips, Kapuscinski, 1988; 34. Фролов, 1989; 35. Hartley, 1989; 36. Son, 1989; 37. Kim, Park, 1990; 38. Фролов, 1991а; 39. Frolov, 1992а; 40. Frolov, Miller, 1992; 41. Фролов, 1994; 42. Фролов, 1997; 43. Фролов, Фролова, 2000.

Изменчивость кариотипов сиговых рыб *Coregoninae*

Вид	Признаки кариотипа					Автор
	2n*	NF	M+CM [#]	CT+A [#]	П	
<i>Coregonus</i>						
<i>C. albula</i>	80	96				2
	78-80/80	96	16	64	Рп	6
	♀ 80+B	96+B	16	64	В	21
	♂ 81+B	97+B	16	65	В	21
<i>C. anaulorum</i>	78-80/80	98	18	62	Рп	16
	80±	98	18	62	Рп	20
<i>C. artedi</i>	80	106				4
	79-80/80	100	20	60	Рп	26
<i>C. autumnalis</i>	72, 80	96(98)			Рп	12
	78	104	26	52		23
<i>C. chadary</i>	80-82/80	102	22	58	Рп	23
<i>C. clupeaformis</i>	80	108				4
	80	100	20	60		26
<i>C. hoyi</i>	80	98				4
	80	100	20	60		26
<i>C. lavaretus</i>	80+B	96+B			В	2
<i>C. lavaretus baeri</i>	80	96	16	64		1
<i>C. lavaretus ludoga</i>	80	98	18	62		14
<i>C. lavaretus maraenoides</i>	80	102	22	58		9, 14
	79-81	102	22	58	Рп	13
<i>C. lavaretus pidschian</i>	80-82/80	102	22	58	Рп	15
	76-78/76	96	20	56	Рп	17
	80±	102	22	58	Рп	20
	80+B	98+B	18	62	Рп, В	24
<i>C. muksun</i>	76-80/78	100	22	56	Рп	11
<i>C. nasus</i>	58-60/58	92	34	24	Рп	15
	58	96	38	20	Рп	17
	60+B	98+B	38	22	В	18
<i>C. nigripinnis</i>	80	100	20	60		26
<i>C. peled</i>	80	92				3
	70-76/74	96	22	52	Рп	11, 13
<i>C. reighardi</i>	80	104				4
<i>C. sardinella</i>	♀ 80+B	98+B	18	60	В	19
	♂ 81+B	100+B	19	60	В	19

Вид	Признаки кариотипа					Автор
	2n*	NF	M+CM [#]	CT+A [#]	П	
<i>C. tugun</i>	86-88/86	106	20	66	Рп	16
<i>C. ussuriensis</i>	80-82/80	100	20	60	Рп	10
<i>C. zenithicus</i>	80	98				4
	80	100	20	60		26
<i>Prosopium</i>						
<i>P. abyssicola</i>	72	100	28	44		7
<i>P. coulteri</i>	82	100	18	64		4, 5
	80	102	22	58ст		25
<i>P. cylindraceum</i>	78	100	22	56		4, 5
	78	96	18	60		25
<i>P. gemmiferum</i>	64	100	36	28		7
<i>P. spilonotus</i>	74	100	26	48		7
<i>P. williamsoni</i>	78	100	22	56		5
<i>Stenodus</i>						
<i>S. leucichthys</i>	74	108	34	40		8
<i>S. leucichthys nelma</i>	76	98	22	54		22

Примечание. В - полиморфизм/мозаицизм числа В-хромосом; остальные обозначения как в приложении 2.

По данным: 1. Прокофьева, 1935; 2. Svärdson, 1945; 3. Викторовский, 1964; 4. Booke, 1968; 5. Booke, 1970; 6. Nygren et al., 1971b; 7. Booke, 1974; 8. Booke, 1975; 9. Кайданова, Ефанов, 1976; 10. Викторовский, Максимова, 1978; 11. Кайданова, 1978; 12. Яхненко и др., 1979; 13. Кайданова, 1980; 14. Рухкян, Аракелян, 1980; 15. Викторовский, Ермоленко, 1982; 16. Викторовский и др., 1983; 17. Кайданова, 1983; 18. Фролов, 1986а; 19. Фролов, 1986б; 20. Фролов, 1988; 21. Jankun et al., 1991; 22. Frolov, 1992b; 23. Makoev, 1992; 24. Ершов, Лайус, 1993; 25. Фролов, 1995а; 26. Phillips et al., 1996.

В-хромосомы в кариотипах рыб

Вид	Число рыб*	2n/NF [#]	В-хромосомы			Автор
			Число	Размер	Тип	
Mixiniiformes						
Mixinidae						
<i>Eptatretus burgeri</i> **		36/?	16±			32
<i>E. cirrhatus</i> **	10/10	34/?	38±, 46±	ми, м, кр		32
<i>E. okinoseznus</i> **		34/?	20±			32
<i>E. stoutii</i> **	13/13	34/?	14±	ми, м		26, 32
<i>Mixine glutinosa</i> **	10/10	28/?	16±			32
<i>M. garmani</i> **		14/?	2	ми, м		30
<i>Paramixine atarni</i> **		34/?	14±			31
Cypriniformes						
Cyprinidae						
<i>Alburnus alburnus</i>		50/86	0-2	кр	М	18, 19
	24/3	50/86	2	кр, м	М, А	53
<i>Carassius auratus</i>						
<i> langsdoerffii</i> - ♀		3n=150	-8	м, ми	М, А	50
<i>Rhinichthys cataractae</i>	15/2	50/94	0-1	кр		21
<i>Rutilus rutilus</i>	17/1	50/94	0-1	кр	М	44
Characiformes						
Hemiodontidae						
<i>Apereiodon piracicabae</i>	20/1	54/106	0-1	кр	М	13
Curimatidae						
<i>Cyphocharax modesta</i>	10/1	3n=81	1	м		52
	17/1	54/108	1	ми		51
<i>Prochilodus cearensis</i>	7/5	54/108	0-2	ми		42
<i>P. scrofa</i>	59/58	54/108	0-5	ми		41
	62/61	54/108	0-5	ми		42
		54/108	0-7	м	М	9
<i>P. lineatus</i>		54/108	0-7	ми		37, 38
<i>Steindachneria insulpta</i>	11/3	54/108	0-2	м	М	36
Anostomidae						
<i>Schizodon nasatus</i>	20%		0-1	ми		39
Characidae						
<i>Astyanax scabripinnis</i>	29/3	50/	0-2	м		45
	55/34	50/64	0-4	ми	А	47
	27/8	50/88	0-1	кр	М	27
	32/28	50/88	0-2	кр	М	46

Вид	Число рыб*	2n/NF [#]	В-хромосомы			Автор	
			Число	Размер	Тип		
	74/56	50/88	0-2	кр	М	14	
♀	16/5	50/86	0-1	кр	М	29	
♀	28/9	50/84	0-2	ми		29	
<i>A. eigenmaniorum</i>	3/1	50/	0-1	кр	М	48	
<i>Characidium cf zebra</i>	28/1	50/100	0-1	м	А	28	
<i>Moenkhausia intermedia</i>	14/8	50/100	0-1	м	А	43	
<i>M. sanctafilomenae</i>	30/30	50/98	1-8	ми		17	
<i>Paroligosargus pintoi</i>	19/1	50/84	0-1	кр	М	13	
<i>Piabina argentea</i>	12/1	52/	0-1	м		54	
Siluriformes							
Pimelodidae							
<i>Bergiaria westermanni</i>	7/7	56/98	0-5	ми	А	10, 11	
<i>Pimelodus kronei</i>	5/1	58/102	0-1	ми		7	
<i>Rhamdia hilarii</i>	51/50	58/100	0-5	ср, м	М	16	
<i>Rh. quelen</i>	30/13	58/110	0-2	ср	М	20	
Callichthyidae							
<i>Callichthys callichthys</i>	27/18	58/84	0-16	ср	М/СМ	12	
		58/102	0-5			34	
		58/102				34	
<i>Corydoras aeneus</i>	33/9	60/112	0-3	м	СМ, А	33, 35	
Loricariidae							
<i>Microlepidogaster leucofrenatus</i>	34/9	54/	0-2	кр	М	8	
Salmoniformes							
Coregoninae							
<i>Coregonus albula</i>	♀	3/0	80/96			22	
	♂	8/4	81/97	0-2	ми	22	
<i>C. lavaretus</i>	- Sweden	60%	80/96	0-3	ми	49	
	- Finland	57/31	80/100	0-4	ми	23	
			81/101				
	- Poland	15/3	80/100	0-2	м, ми	М, А	23
			81/101				
	- Poland	33/22	80/100	1-4	ми		25
	- Switzerland	36/?	80/100	1-5	ми		24
	- р. Кереть	32/18	80/98	0-5	ми	М, А	2
<i>C. lavaretus pidschian</i>	?	?/-	76/96				3
	- р. Чаун	11/-	80/102				1
	- р. Анадырь	10/-	80/102				6

Вид	Число рыб*	2n/ NF [#]	В-хромосомы			Автор
			Число	Размер	Тип	
<i>C. nasus</i> ?	30/-	58/96				3
- р. Чаун	7/-	58/92				1
- р. Анадырь ♀	6/6	60/98	0-5	ми	М, А	4
♂	6/6	60/98	1-6	ми	М, А	4
<i>C. sardinella</i> ♀	6/6	80/98	1-7	ми	М, А	5
♂	4/4	81/100	1-6	ми	М, А	5
Cyprinodontiformes						
Belonidae						
<i>Strongylura microps</i>	6/1	50/50	0-2	кр	А	40
Perciformes						
Cichlidae						
<i>Gymnogeophagus balzanii</i>	4/3	48/50	0-4	ми		15

Примечание. * - число исследованных рыб/число рыб с В-хромосомами, ** - В-хромосомы отмечены только в половых клетках, # - 2n указано без В-хромосом; и, м, ср, кр - микро-, мелкие, средние, крупные В-хромосомы. Остальные обозначения как в приложении 2.

по данным: 1. Викторовский, Ермоленко, 1982; 2. Ершов, Лайус, 1993; 3. Кайдаова, 1983; 4. Фролов, 1986а; 5. Фролов, 1986б; 6. Фролов, 1988; 7. Almeida-Toledo et al., 1985b; 8. Andreata, 1991 (Cit. on: Salvador, Moreira-Filho, 1992); 9. Cavallaro, Bertollo, 1990 (Cit. on: Salvador, Moreira-Filho, 1992); 10. Dias, 1987 (Cit. on: Oliveira et al., 1988a); 11. Dias, Foresti, 1993; 12. Erdtmann et al., 1990 (Cit. on: Salvador, Moreira-Filho, 1992); 13. Falcao et al., 1984; 14. Fauaz et al., 1994; 15. Feldberg, Bertollo, 1984; 16. Fenocchio, Bertollo, 1990; 17. Foresti et al., 1989; 18. Hafez et al., 1978; "9. Hafez et al., 1981; 20. Hochberg, Erdtmann, 1988; 21. Howell, Villa, 1976; 22. Jankun et al., 1991; 23. Jankun et al., 1995; 24. Jankun et al., 1998a; 25. Jankun et al., 1998b; 26. Kubota et al., 1994; 27. Maistro et al., 1992; 28. Miyazawa, 1991 (Cit. on: Salvador, Moreira-Filho, 1992); 29. Mizoguchi, Martins-Santos, 1997; 30. Nakai, Kohno, 1982; 31. Nakai et al., 1991; 32. Nakai et al., 1995; 33. Oliveira, 1987 (Cit. on: Oliveira et al., 1988a); 34. Oliveira, 1991 (Cit on: Porto, Feldberg, 1993); 35. Oliveira et al., 1986; 36. Oliveira, Foresti, 1993; 37. Oliveira et al., 1993b; 38. Oliveira et al., 1997; 39. Pastori et al., 1997; 40. Pastori et al., 1998; 41. Pauls, Bertollo, 1983; 42. Pauls, Bertollo, 1990; 43. Portela et al., 1988; 44. Rab, Roth, 1989; 45. Rocon-Stagne, Passamani, 1988 (Cit. on: Salvador, Moreira-Filho, 1992); 46. Salvador, Moreira-Filho, 1992; 47. Stange, Almeida-Toledo, 1993; 48. Stripecke et al., 1985 (Cit. on: Salvador, Moreira-Filho, 1992); 49. Svårdson, 1945; 50. Takai, Ojima, 1990; 51. Venere, 1991 (Cit. on: Salvador, Moreira-Filho, 1992); 52. Venere, Galetti Jr., 1985; 53. Vujosevic et al., 1983; 54. Wasko, 1991 (Cit. on: Salvador, Moreira-Filho, 1992).

Литература

- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Сачко Г.Д., Слынько В.И. О числе мономорфных и полиморфных локусов в популяции кефали *Onchorhynchus keta* Walb. - одного из тетраплоидных видов лососевых. Генетика. 1972. Т. 8, № 2. С. 67-75.
- Анбиндер Е.М. Об основном направлении кариологической эволюции лососевых рыб (Salmoninae) // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб: Тез. Координац. совещ. по лососевид. рыбам. Ленинград, март, 1983. Л.: Наука, 1983. С. 5-6.
- Анбиндер Е.М., Глубоковский М.К., Покозий Н.В. Кариотип сахалинского тайменя. Биология моря. 1982. № 4. С. 59-60.
- Барсуков В.В. Рыбы бухты Провидения и сопредельных вод Чукотского полуострова // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1958. Т. 25. С. 131-163.
- Барсуков В.В. К систематике чукотских гольцов рода *Salvelinus* // Вопр. ихтиологии. 1960. Вып. 14. С. 3-17.
- Баршене Я.В. Изменчивость хромосомных наборов в клетках различных органов и тканей атлантического лосося // Цитология. 1977а. Т. 19, № 7. С. 791-797.
- Баршене Я.В. Кариотип карликовых самцов атлантического лосося // Цитология. 1977б. Т. 19, № 8. С. 906-913.
- Баршене Я.В. Онтогенетическая изменчивость числа хромосом у атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Генетика. 1978. Т. 14, № 11. С. 2029-2036.
- Баршене Я.В. Механизм онтогенетической изменчивости хромосомных наборов атлантического лосося (*Salmo salar* L.) // Кариологическая изменчивость, мутагенез и гиногенез у рыб. Л.: Наука, 1980. С. 3-9.
- Баршене Я.В. Индивидуальный хромосомный полиморфизм у атлантического лосося // Цитология. 1981а. Т. 23, № 6. С. 692-700.
- Баршене Я.В. Межклеточный хромосомный полиморфизм у атлантического лосося // Цитология. 1981б. Т. 23, № 9. С. 1053-1059.
- Бекасова Т.С. В-хромосомы азиатских лесных мышей *Apodemus peninsulae* (Rodentia, Muridae) // Вопросы изменчивости и зоогеографии млекопитающих. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 14-29.
- Беляев Д.К., Волобуев В.Т., Раджабли С.И., Трут Л.Н. Полиморфизм и мозаицизм по добавочным хромосомам у серебристо-черных лисиц // Генетика. 1974а. Т. 10, № 2. С. 58-67.
- Беляев Д.К., Волобуев В.Т., Раджабли С.Н., Трут Л.Н. Исследование природы и роли добавочных хромосом серебристо-черных лисиц. Сообщ. II. Добавоч-

ные хромосомы при селекции животных по поведению // Генетика. 19746. Т. 10, № 8. С. 83-91.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 466 с.

Бирштейн В.Я., Васильев В.П. Ядрышковые организаторы, их функционирование и полиплоидия рыб // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 6. С. 729-747.

Бодали Р.А., Вуоринен Д.А., Решетников Ю.С., Рист Д.Д. Генетические связи пяти видов сиговых рыб // Вопр. ихтиологии. 1994. Т. 34, № 2. С. 195-203.

Борисов Ю.М. Многообразие гетерохроматина и изменчивость кариотипа // Проблемы популяционной и эволюционной цитогенетики растений и животных. Томск, 1980а. С. 105-113.

Борисов Ю.М. Гетерохроматин у крысовидного хомячка *Tscherskia triton* de Winton (Rodentia, Cricetinae). Сообщ. III. Добавочные хромосомы // Цитология и генетика. 1980б. Т. 14, № 2. С. 68-70.

Борисов Ю.М., Кораблев В.П., Ляпунова Е.А. Структурные перестройки и гетерохроматин двух видов грызунов // Молекулярные механизмы генетических процессов: Тез. III Всесоюз. симпоз. М.: Наука, 1976. С. 43-44.

Борисов Ю.М., Кораблев В.П., Картавцева И.В., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н. Добавочные хромосомы у крысовидного хомячка и его систематическое положение // II съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М.: Наука, 1978. С. 13-14.

Борисовец Е.Э. Дискриминантный анализ проходных гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) Чукотки // Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22, вып. 3. С. 365-373.

Босток К., Самнер Э. Хромосома эукариотической клетки. М.: Мир. 1981. 598 с.

Васильев В.П. Кариотипы некоторых форм арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) водоемов Камчатки // Вопр. ихтиологии. 1975а. Т. 15, вып. 3 (92). С. 417-430.

Васильев В.П. Кариотипы различных форм камчатской микижи (*Salmo mykiss* Walbaum) и стальноголового лосося (*Salmo gairdneri* Richardson) // Вопр. ихтиологии. 1975б. Т. 15, вып. 6(95). С. 998-1010.

Васильев В.П. О полиплоидии у рыб и некоторые вопросы эволюции кариотипов лососевых // Журн. общ. биологии. 1977. Т. 38, № 3. С. 380-392.

Васильев В.П. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука, 1985. 300 с.

Викторовский Р.М. Хромосомные наборы пеляди и баунтовского сига // Цитология. 1964. Т. 6, № 5. С. 636-639.

Викторовский Р.М. О возможности полиплоидии в эволюции рыб // Генетика, селекция и гибридизация рыб. М.: Наука, 1969. С. 98-104.

Викторовский Р.М. Хромосомные наборы эндемичных гольцов Кроноцкого озера // Цитология. 1975а. Т. 17, № 4. С. 464-466.

Викторовский Р.М. Хромосомные наборы кунджи (*Salvelinus leucomaenis*) и маль-

- мы (*S. malma*) (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоол. журн. 19756. Т. 54, № 5 (787-789.
- Викторовский Р.М.** Сравнительная кариология, эволюция и видообразование у гольцов рода *Salvelinus* // Экология и систематика лососевидных рыб Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1976. С. 16-19.
- Викторовский Р.М.** Механизмы видообразования у гольцов Кронцкого озера М.: Наука, 1978. 110 с.
- Викторовский Р.М.** Кариологические механизмы дивергенции лососевых, сиговых и хариусовых // III Всесоюз. совещ. по генетике, селекции и гибридизации рыб: Тез. докл. Тарту, 9-11 сент. 1986. М., 1986. С. 37-39.
- Викторовский Р.М., Глубоковский М.К.** Механизмы и темпы видообразования гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae, Pisces) // Докл. АН СССР. 1977. Т. 235, № 4 С. 946-949.
- Викторовский Р.М., Максимова Т.Г.** Хромосомный набор амурского сига и некоторые вопросы эволюции кариотипов сигов // Цитология. 1978. Т. 20, № 8 С. 967-970.
- Викторовский Р.М., Глубоковский М.К., Ермоленко Л.Н., Скопец М.Б.** Гольцы рода *Salvelinus* из озера Эльгыгитхын (Центральная Чукотка) // Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 67-78.
- Викторовский Р.М., Ермоленко Л.Н.** Хромосомный набор чира и пыжьяна и вопросы дивергенции кариотипов сигов // Цитология. 1982. Т. 24, № 7. С. 797-801
- Викторовский Р.М., Ермоленко Л.Н., Макоедов А.Н., Фролов С.В., Шевчишин А.А.** Дивергенция кариотипов сигов // Цитология. 1983. Т. 25, № 11. С. 1309-1315.
- Викторовский Р.М., Макоедов А.Н., Шевчишин А.А.** Хромосомные наборы ленка и сибирского тайменя и дивергенция родов лососевых // Цитология. 1985 Т. 27, № 6. С. 703-709.
- Волобуев В.В., Васильева Е.Д., Савваитова К.А.** О систематическом статусе чукотских проходных гольцов рода *Salvelinus* // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19. вып. 3 (116). С. 408-418.
- Волобуев В.Т.** В-хромосомы млекопитающих // Успехи соврем. биол. 1978. Т. 86. № 3. С. 387-398.
- Воронцов Н.Н.** Значение изучения хромосомных наборов для систематики млекопитающих // Бюл. Моск. о-ва исп. прир., отд. биол. 1958. Т. 63, № 2. С. 5-36
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., Иваницкая Е.Ю., Надлер Ч.Ф., Крал Б., Козловский А.И., Хоффман Р.С.** Изменчивость половых хромосом млекопитающих. Сообщ. 1. Географическая изменчивость строения Y-хромосомы у полевок рода *Clethrionomys* (Rodentia, Microtinae) // Генетика. 1978. Т. 14. № 8. С. 1432-1446.

- Гилева Э.А. Эволюция половых хромосом у млекопитающих // Итоги науки и техники. Сер. общ. генет. 1981. Т. 7 С. 13-78.
- Гилева Э.А. В-хромосомы у копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* Pall. (1779): С-гетерохроматиновая природа и фенотипический эффект // Докл. АН СССР. 1982. Т. 262, № 4. С. 989-992.
- Гилева Э.А. Хромосомная изменчивость и эволюция. М.: Наука, 1990. 141 с.
- Гилева Э.А., Прушинская Н.М., Большаков В.Н. Влияние числа В-хромосом на кра-ниометрические показатели у копытного лемминга // Териология на Урале. Свердловск, 1981. С. 19-24.
- Глубоковский М.К. *Salvelinus albus* sp. n. из бассейна реки Камчатки // Биология моря. 1977. № 4. С. 49-57.
- Глубоковский М.К. Эволюция и классификация лососевых рыб подсемейства Salmoninae // Биологические проблемы Севера: Тез. X Всесоюз. симпоз. Ч.2. Магадан: ДВНЦ АН СССР, 1983. С. 161.
- Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 1995. 343 с.
- Глубоковский М.К., Черешнев И.А., Черненко Е.В., Викторовский Р.М. Распространение гольцов (*Salvelinus*, Salmoniformes) арктической группы на азиатском побережье Тихого океана // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 86-98.
- Глубоковский М.К., Черешнев И.А. Спорные вопросы филогении гольцов рода *Salvelinus* Голарктики. I. Изучение проходных гольцов из бассейна Восточно-Сибирского моря // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21, вып. 5. С. 771-786.
- Глубоковский М.К., Фролов С.В., Ефремов В.В., Рыбникова И.Г., Катугин О.Н. Филогенетические связи и систематика гольцовых рыб озера Эльгыгытгын // Биологические проблемы Севера. Природа впадины озера Эльгыгытгын (проблемы изучения и охраны). Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 1993. С. 149-177.
- Горишков С.А., Горишкова Г.В. Анализ родственных отношений видов тихоокеанских лососей родов *Oncorhynchus* и *Salmo* (Salmoniformes, Salmonidae) // Зоол. журн. 1981а. Т. 60, № 1. С. 84-96.
- Горишков С.А., Горишкова Г.В. Хромосомный полиморфизм горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Цитология. 1981б. Т. 23, № 8. С. 954-960.
- Горишкова Г.В. Некоторые особенности кариотипов тихоокеанских лососей // Цитология. 1978. Т. 20, № 12. С. 1431-1435.
- Горишкова Г.В. Сравнительная кариология тихоокеанских лососей: Автореф. дис. канд. биол. наук. Л.: Ин-т цитологии АН СССР, 1979. 17 с.
- Горишкова Г.В. Кариология и хромосомный полиморфизм тихоокеанских лососей // Кариологическая изменчивость, мутагенез и гиногенез у рыб. Л.: Наука, 1980. С. 29-33
- Горишкова Г.В. Хромосомный полиморфизм тихоокеанских лососей // Морфоло-

гия, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб: Тез. Координац. совещ. по лососевид. рыбам, Ленинград, март, 1983. Л.: Наука, 1983. С. 43-44.

Горшкова Г.В., Горшков С.А. Хромосомный полиморфизм горбуши четных и нечетных лет // Докл. АН СССР. 1983. Т. 273, № 4. С. 1023-1024.

Горшкова Г.В., Горшков С.А. Кариотипы камчатских благородных лососей рода *Salmo* // Вопр. ихтиологии. 1985. Т. 25, вып. 4. С. 553-560.

Горшкова Г.В., Горшков С.А., Кинас Н.И. Хромосомный полиморфизм горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) в смежных поколениях // Генетика. 1988. Т. 24, № 10. С. 1873-1881.

Графодатский А.С., Раджабли С.И. Сравнительная цитогенетика трех видов собачьих (Carnivora, Canidae). Сообщ. I. Структурные перестройки хромосом в эволюции кариотипа // Генетика. 1981а. Т. 17, № 8. С. 1500-1503.

Графодатский А.С., Раджабли С.И. Сравнительная цитогенетика трех видов собачьих (Carnivora, Canidae). Сообщ. II. Распределение в кариотипах С-гетерохроматина // Генетика. 1981б. Т. 17, № 8. С. 1504-1507.

Демин Ю.С., Сафронова Л.Д., Паневина Н.Д. Цитогенетика робертсоновских транслокаций у млекопитающих // Докл. АН СССР. 1983. Т. 272, № 1. С. 204-207

Дорофеева Е.А. Использование данных кариологии для решения вопросов систематики и филогении лососевых рыб // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1977. С. 86-95.

Дорофеева Е.А. Некоторые принципы классификации лососевых рыб (Salmonidae, Salmoninae) // Морфология и систематика лососевидных рыб. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1985. С. 4-12.

Дорофеева Е.А. Лососи и форели Евразии: сравнительная морфология, систематика и филогения: Дис. ... д-ра биол. наук. Санкт-Петербург: СПб Ун-т, 1999. 55 с.

Дорофеева Е.А., Викторовский Р.М. Методики изучения хромосом рыб // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Ч.1. Вильнюс: Минтис, 1974. С. 79-82.

Дорофеева Е.А., Рухкян Р.Г. Дивергенция ишхана *Salmo ischchan* Kessler в свете кариологических и морфологических данных // Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22, вып. 1. С. 36-48.

Дыбан А.П., Баранов В.С. Цитогенетика развития млекопитающих. М.: Наука. 1978. 216 с.

Елисеева К.Г., Плоская М.В., Войтович А.М. Полиморфизм по добавочным хромосомам и пластичность популяций *Rana temporaria* L. // Проблемы изучения и сохранения биологического разнообразия. 12 Объед. пленум сов. и респ. ком по прогн. ЮНЕСКО «Человек и биосфера»: Тез. докл. Фрунзе, 1990. С. 43.

Ермоленко Л.Н. Генетическая изменчивость и межпопуляционные различия сигов

- группы *Coregonus lavaretus* // Генетика. 1989а. Т. 25, № 5. С. 886-893.
- Ермоленко Л.Н. Генетическая изменчивость и межпопуляционные отличия у сибирской ряпушки // Генетика. 1989б. Т. 25, № 6. С. 1081-1088.
- Ермоленко Л.Н. Генетическая изменчивость некоторых ферментных и неферментных белков сиговых рыб Северо-Востока Азии: Автореф. дис. канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1989в. 16 с.
- Ермоленко Л.Н. Генетическая изменчивость и межпопуляционные генетические различия у чира *Coregonus nasus* // Генетика. 1991а. Т. 27, № 2. С. 299-303.
- Ермоленко Л.Н. Генетическая дивергенция сигов рода *Coregonus* // Генетика. 1991б. Т. 27, № 3. С. 515-522.
- Ермоленко Л.Н. Генетическая дивергенция трех родов сиговых рыб (Coregonidae) // Генетика. 1992. Т. 28, № 6. С. 122-128.
- Ермоленко Л.Н., Викторовский Р.М. Дивергенция изоферментов рыб подсемейства Coregoninae // Биология пресноводных животных Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 54-63.
- Ермоленко Л.Н., Викторовский Р.М. Электрофоретическое исследование гемоглобинов рыб подсемейства Coregoninae // Экология и систематика пресноводных организмов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. С. 121-125.
- Ершов П.Н., Лайус Д.Л. Хромосомная изменчивость проходного малотычинкового сига *Coregonus lavaretus pidschian* p. Кереть бассейна Белого моря // Цитология. 1993. Т. 5, № 11/12. С. 86-95.
- Зелинский Ю.П. Структура и дифференциация популяций и форм атлантического лосося. Л.: Наука. 1985. 128 с.
- Иванов В.Н. Методы наблюдения хромосом рыб // Вопр. ихтиологии. 1972. Т. 12, вып. 3(34). С. 430-438.
- Иванков В.Н., Свирский А.Г. Сезонные расы у симы *Oncorhynchus masu* (Brevoort) // Лососевидные рыбы (морфология, систематика, экология). Л.: ЗИН АН СССР, 1976. С. 40-41.
- Кагановский А.Г. Голец из бассейна Берингова моря // Вопр. ихтиологии. 1955. Вып. 3. С. 54-57.
- Кайданова Т.И. Исследование хромосомного полиморфизма в популяциях радужной (*Salmo irideus* G.) и ручьевой (*Salmo trutta m. fario*) форели // Изв. ГосНИОРХ. 1974. Т. 97. С. 155-158.
- Кайданова Т.И. Исследование кариотипов двух видов сиговых рыб // Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 130. С. 50-55.
- Кайданова Т.И. Сравнительный кариологический анализ некоторых видов лососевых и сиговых рыб // Кариологическая изменчивость, мутагенез и гиногенез у рыб. Л.: Наука, 1980. С. 16-23.

- Кайданова Т.И. Сравнительно-кариологический анализ пяти видов сиговых рыб // Генетика промысловых рыб и объектов аквакультуры: Материалы II Всесоюз. совещ. по генетике, селекции и гибридизации рыб, Ростов-на-Дону, 16-20 марта 1981 г. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983. С. 73-78.
- Кайданова Т.И. О состоянии кариологических исследований сиговых рыб // Биология сиговых рыб. М.: Наука, 1988. С. 48-57.
- Кайданова Т.И., Ефанов Г.В. Кариотип чудского сига // Изв. ГосНИОРХ. 1976. Т. 107. С. 94-97.
- Картавец Ю.Ф. Биология и генетика лососей Приморья и Сахалина в связи с вопросами их естественного и искусственного воспроизводства. Отчет о НИР. № 81090861. Владивосток: Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, 1986. 88 с.
- Картавец Ю.Ф., Глубоковский М.К., Черешнев И.А. Генетическая дифференциация и изменчивость двух симпатричных видов голец (*Salvelinus*, Salmonidae) Чукотки // Генетика. 1983. Т. 19, № 4. С. 584-593.
- Кирпичников В.С. Генетические основы селекции рыб. Л.: Наука, 1979. 392 с.
- Китаев С.П. К систематике *Coregonus lavaretus* complex Евразии // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск, 1983. С. 18-42.
- Китаев С.П. К вопросу о систематике и распространении сиговых (Coregoninae) // Популяционная биология лососевидных рыб. Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. Вып. 304. СПб.: ГосНИОРХ, 1992. С. 206-216.
- Китаев С.П. О систематике и распространении сиговых // Биология и биотехника разведения сиговых рыб: Материалы Пятого Всерос. совещ. СПб.: ГосНИОРХ, 1994. С. 69-70.
- Коломиец О.Л., Ляпунова Е.А. Мультиваленты синаптонемальных комплексов у гибридов животных, гетерозиготных по множественным Робертсоновским транслокациям // 5 Съезд Всесоюз. о-ва генет. и селекционеров им. Н.И.Вавилова. Москва 24-28 нояб., 1987. Т.1. Общ. и молекул. генет: Тез. докл. М., 1987. С. 128-129.
- Кораблев В.П. Географическая вариация размеров Y-хромосомы у арктического суслика *Citellus parryi* // Грызуны: Материалы 5 Всесоюз. совещ., Саратов. 1980. М., 1980. С. 69-71.
- Кораблев В.П., Ляпунова Е.А. Полиморфизм гетерохроматиновых участков хромосом у сусликов Палеарктики // Вопросы эволюционной зоологии и генетики млекопитающих. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. С. 60-64.
- Кораблев В.П., Ляпунова Е.А. Изменчивость цитогенетических характеристик у крапчатого суслика *Spermophilus suslicus* Guld. 1770 // Генетика. 1996. Т. 32. № 1. С. 79-82.
- Коробицына К.В., Кораблев В.П., Картавец И.В. Внутривидовой и внутривидовой

ляционный аутосомный полиморфизм малоазийской песчанки *Meriones tristrami* Thomas, 1892 (Gerbillinae, Cricetidae, Rodentia) // Вопросы изменчивости и зоогеографии млекопитающих. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 3-13.

- Куликова Н.И. Внутривидовая изменчивость кариотипов кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) // Вopr. ихтиологии. 1971. Т. 11, вып. 6 (71). С. 1106-1111.
- Куприянова Л.А. Добавочные хромосомы ящериц. Кариологические особенности и систематическое положение малоазиатской ящерицы // Цитология. 1981. Т. 23, № 4. С. 440-447.
- Лайус Д.Л., Ершов П.Н. Хромосомный набор проходного сига р. Керети бассейна Белого моря // Современное состояние исследований лососевидных рыб: Тез. III Всесоюз. совещ. по лососевид. рыбам. Тольятти, март 1988 г. Тольятти, 1988. С. 174-175.
- Линдберг Г.У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Л.: Наука, 1972. 547 с.
- Локшина А.Б. Сравнительный электрофоретический анализ некоторых белков сиговых рыб // Генетика промысловых рыб и объектов аквакультуры: Материалы II Всесоюз. совещ. по генетике, селекции и гибридизации рыб, Ростов-на-Дону, 16-20 марта 1981 г. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983. С. 19-24.
- Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., Надлер Ч.Ф., Борисов Ю.М., Хоффман Р.С. Кораблев В.П., Левинская И.И. Изменчивость половых хромосом млекопитающих. Сообщ. II. Внутри- и межпопуляционная изменчивость Y-хромосомы у арктического суслика // Генетика. 1978. Т. 14, № 8. С. 1447-1452.
- Ляпунова Е.А., Ахвердян М.Р., Воронцов Н.Н. Робертсоновский веер изменчивости хромосом у субальпийских полевок Кавказа (*Pitymus*, Microtinae, Rodentia) // Докл. АН СССР. 1988. Т. 298, № 2. С. 480-483.
- Макоедов А.Н. Хромосомный полиморфизм восточно-сибирского хариуса и некоторые вопросы эволюции кариотипов в подсемействе хариусовых // Цитол. и генет. 1982. Т. 16, № 5. С. 53-56.
- Макоедов А.Н. Проблема стабильности признаков кариотипа хариусовых рыб // Цитология. 1987. Т. 29, № 4. С. 490-496.
- Макоедов А.Н., Фролов С.В., Шевчишин А.А. Некоторые вопросы кариологической эволюции хариусовых рыб // Биологические проблемы Севера: Тез. X Всесоюз. симпози., Магадан, 1983. Ч. 2. Магадан: ДВНЦ АН СССР, 1983. С. 192-193.
- Максимович А.А., Петрова Г.А. Радиационный диплоидный гиногенез у горбуши // Материалы первого международного совещания по биологии тихоокеанских лососей, 1980. М: ВНИРО, 1980. С. 151-155.

- Мошкович А.И. Добавочные хромосомы покрытосеменных растений. Кишинев Штиинца, 1979. 164 с.
- Навашин М.С. Проблемы кариологии и цитогенетики в исследованиях на видах рода *Crepis*. М.: Наука, 1985. 349 с.
- Навашин М.С., Чуксанова Н.А. Число хромосом и эволюция // Генетика. 1970. Т. 6, № 4. С. 71-83.
- Омельченко В.Т., Малинина Т.В., Цыгир В.В. Популяционная структура симы *Oncorhynchus masou* (Brev.): генетико-биохимическое исследование популяций южной части Приморья // Генетика. 1991. Т. 27, № 2. С. 290-298.
- Омельченко В.Т., Политов Д.В., Салменкова Е.А., Малинина Т.В., Фролов С.В. Генетическая дифференциация симпатричных гольцов рода *Salvelinus* р. Яма Генетика. 1996. Т. 32, № 11. С. 1562-1568.
- Омельченко В.Т., Салменкова Е. А., Малинина Т.В., Фролов С.В. Генетическая дифференциация симпатричных популяций гольцов рода *Salvelinus* озера Аччен // Генетика. 1998. Т. 33, № 3. С. 399-405.
- Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир, 1973. 227 с.
- Орлов В.Н., Булатова Н.Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. М.: Наука, 1983. 405 с.
- Полякова Л.А. Рыбоводно-биологическая характеристика первого гиногенетического поколения пеляди (*Coregonus peled* Gm.) // Генетические и экологические проблемы разведения лососевых рыб. Сб. научн. тр. ГосНИОРХ, № 228. Л.: ГосНИОРХ, 1985. С. 34-44.
- Полякова Л.А. Итоги разработки метода индуцированного гиногенеза у пеляди (*Coregonus peled* Gm.) // Генетические методы селекции рыб. Сб. научн. тр. ГосНИОРХ, № 261. Л.: ГосНИОРХ. 1987. С. 4-15.
- Полякова Л.А., Мостовская В.А. Рыбоводно-биологическая оценка второго гиногенетического поколения пеляди (*Coregonus peled* Gm.) // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ, № 274. Л.: ГосНИОРХ. 1988. С. 143-155.
- Прокофьева А.А. Морфология хромосом некоторых рыб и амфибий // Тр. ин-та генетики АН СССР. 1935. № 10. С. 153-176.
- Раджабли С.И. С-гетерохроматин в эволюции кариотипа млекопитающих // Докл. АН СССР. 1977. Т. 234, № 4. С. 935-938.
- Раджабли С.И., Графодатский А.С. Эволюция кариотипа млекопитающих (структурные перестройки и гетерохроматин) // Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция кариотипов. Новосибирск: Наука, 1977. С. 231-248.
- Раджабли С.И., Исаенко А.А., Волобуев В.Т. Исследование природы и роли добавочных хромосом серебристо-черных лисиц. Сообщ. 4. Поведение добавочных хромосом в мейозе // Генетика. 1978. Т. 14, № 3. С. 438-443.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.

- Решетников Ю.С.** Современный статус сиговых рыб и перспективы использования их запасов // Биология сиговых рыб. М.: Наука, 1988. С. 5-17
- Рухкян Р.Г.** Сравнительный анализ кариотипов севанских форелей // Цитология. 1982. Т. 24, № 1. С. 66-77.
- Рухкян Р.Г.** Кариотип форели алабалах // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб: Тез. Координац. совещ. по лососевид. рыбам. Ленинград, март 1983. Л.: Наука, 1983а. С. 183-184.
- Рухкян Р.Г.** Хромосомный полиморфизм у форелей Армении // Генетика промысловых рыб и объектов аквакультуры: Материалы II Всесоюз. совещ. по генетике, селекции и гибридизации рыб, Ростов-на-Дону, 16-20 марта 1981. М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983б. С. 69-72.
- Рухкян Р.Г.** Изменчивость кариотипа форели алабалах (*Salmo trutta m. fario*) // Биол. журн. Армении. 1987. Т. 40, № 10. С. 819-823.
- Рухкян Р.Г., Аракелян Г.Л.** Кариологическое обоснование гибридного происхождения севанских сигов (*Coregonus lavaretus*) // Кариологическая изменчивость, мутагенез и гиногенез у рыб. Л.: Наука, 1980. С. 34-42.
- Рухкян Р.Г., Григорян К.А.** Кариотип исыккульской форели гегаркуни (*Salmo ischchan issykogegarkuni*) // Биол. журн. Армении. 1987. Т. 40, № 10. С. 854-855.
- Савваитова К.А.** Арктические гольцы (структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 1989. 223 с.
- Савваитова К.А., Максимов В.А., Волобуев В.В.** О взаимоотношениях проходных форм чукотских гольцов рода *Salvelinus* // Зоол. журн. 1988. Т. 67, № 10. С. 1498-1508.
- Световидов А.Н., Дорофеева Е.А., Клюканов В.А., Шапошникова Г.Х.** Морфологические основы классификации лососевидных рыб // Зоол. журн. 1975. Т. 54, № 4. С. 559-574.
- Северин С.О.** Хромосомный набор европейского хариуса // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19, вып. 2. С. 246-250.
- Северин С.О.** К сравнительной кариологии хариусов озера Байкал // Биология водоемов Западного Урала: Проблемы воспроизводства и использования ресурсов. Пермь, 1985а. С. 120-130.
- Северин С.О.** Сравнительная кариология и эволюция кариотипов хариусовых рыб // Морфология и систематика лососевидных рыб. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1985б. С. 78-84.
- Северин С.О.** Кариологический анализ трех популяций хариуса *Thymallus thymallus* (L.) бассейна Камы // Зоол. журн. 1985в. Т. 25, № 6. С. 899-910.
- Северин С.О.** Изменчивость кариотипической структуры хариусов в бассейне

- р. Оби // Экология гидробионтов водоемов Западного Урала. Пермь, 1988. С. 114-121.
- Северин С.О. Зиновьев Е.А. Кариотипы изолированных популяций *Thymallus arcticus* (Pallas) бассейна реки Оби // Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22, вып. С. 27-35.
- Северцов А.Н. Генетико-биохимическое исследование популяций сима Приморья и Сахалина // Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевых рыб. Л.: Наука, 1983. С. 193-194.
- Семенченко А.Ю. Приморская сима. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. 192 с.
- Сычевская Е.К. Происхождение сиговых рыб в свете исторического развития лососевидных (Salmonoidea) // Биология сиговых рыб. М.: Наука, 1988. С. 17-28.
- Фролов С.В. Исследование кариотипа микижи методом дифференциального окрашивания хромосом // Биология моря. 1981. № 6. С. 73-75.
- Фролов С.В. Добавочные хромосомы в кариотипе чира // Цитология. 1986а. Т. 28, № 2. С. 215-218.
- Фролов С.В. Полиморфизм и мозаицизм по добавочным хромосомам у сибирской ряпушки // Цитология. 1986б. Т. 28, № 7. С. 740-744.
- Фролов С.В. Полиморфизм ядрышкообразующих районов хромосом кижуча Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана: Тез. докл. 3 Регион. конф. молодых ученых и специал. Дальн. Вост., 19-22 окт. 1986 г. Южно-Сахалинск: ДВНЦ АН СССР, 1986в. С. 69.
- Фролов С.В. Природа вариабельности кариотипов у лососевых рыб: Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: Ин-т биологии моря ДВО АН СССР, 1988. 159 с.
- Фролов С.В. Дифференциация половых хромосом у лососевых рыб. 1. Кариотип и половые хромосомы микижи *Parasalmo mykiss* // Цитология. 1989. Т. 31, № 11. С. 1391-1394.
- Фролов С.В. Дифференциация половых хромосом у лососевых рыб. 2. Кариотип и половые хромосомы нерки *Oncorhynchus nerka* // Цитология. 1990а. Т. 32, № 5. С. 509-514.
- Фролов С.В. Дифференциация половых хромосом у лососевых рыб. 3. Множественные половые хромосомы сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* // Цитология. 1990б. Т. 32, № 6. С. 659-663.
- Фролов С.В. Кариотипы кунджи *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) и белого гольца *S. albus* Glubokovsky из бассейна реки Камчатки // Биология гольцов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО РАН, 1991а. С. 103-111.
- Фролов С.В. Механизмы дифференциации половых хромосом у лососевых рыб // Биология моря. 1991б. № 5. С. 3-17.
- Фролов С.В. Некоторые моменты эволюции кариотипов сиговых рыб // Биологи-

ческие проблемы Севера. Современные проблемы сиговых рыб. Ч. 1. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991в. С. 91-101.

- Фролов С.В. Чрезвычайно своеобразный кариотип эндемичной гольцовой рыбы *Salvelinus svetovidovi* // Докл. РАН. 1993. Т. 329, № 3. С. 363-364.
- Фролов С.В. Изменчивость кариотипа боганидской палии, *Salvelinus bodanidae*, Berg озера Эльгыгьтгын // Генетика. 1994. Т. 30, № 2. С. 261-264.
- Фролов С.В. Субтелоцентрические хромосомы и дивергенция таксонов лососевых рыб // Докл. РАН. 1995а. Т. 345, № 2. С. 283-286.
- Фролов С.В. Ядрышкообразующие районы хромосом как маркер популяций симы *Oncorhynchus masou* (Brevoort) // Генетика. 1995б. Т. 31, № 6. С. 833-838.
- Фролов С.В. Дивергенция кариотипов чукотских гольцов // Докл. РАН. 1997. Т. 357, № 5. С. 703-705.
- Фролов С.В., Фролова В.Н., Молодиченко А.В. Кариотип мальмы *Salvelinus malma* реки Яма и таксономический статус северной и южной мальмы // Биология моря. 1997. Т. 23, № 5. С. 309-313.
- Фролов С.В., Фролова В.Н. Кариологическая дифференциация гольца Леванидова *Salvelinus levanidovi* и мальмы *S. malma* реки Яма // Биология моря. 1997. Т. 23, № 6. С. 376-379.
- Фролов С.В., Фролова В.Н. Ядрышкообразующие районы как филогенетический маркер кариотипов северной мальмы и гольца Леванидова // Биология моря. 1999. Т. 25, № 5. С. 407-409.
- Фролов С.В., Фролова В.Н. Полиморфизм и дивергенция кариотипов тайменей рода *Hucho* // Генетика. 2000. Т. 36, № 2. С. 237-240.
- Хвостова В.В., Ячевская Г.Л. Перестройки хромосом в мейозе // Цитология и генетика мейоза. М.: Наука, 1975. С.232-262.
- Хромосомные числа цветковых растений. Л.: Наука, 1969.
- Черешнев И.А. Систематическое положение гольцов рода *Salvelinus* берингово-морского побережья Чукотского полуострова // Биология моря. 1978а. № 1. С. 36-46.
- Черешнев И.А. Систематическое положение проходного гольца рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson реки Амгуэмы (Чукотка) // Систематика и биология пресноводных организмов северо-востока Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978б. С. 76-89.
- Черешнев И.А. Систематика проходного гольца (род *Salvelinus*) из бассейна реки Ионивеем (Чукотский полуостров) // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 114-125.
- Черешнев И.А. К вопросу о таксономическом статусе симпатрических проходных

гольцов рода *Salvelinus* (Salmonidae) Восточной Чукотки // Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22, вып. 6. С. 922-936.

Черешнев И.А. Фауна, систематика и родственные связи пресноводных рыб Восточной Чукотки // Экология и систематика пресноводных организмов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983а. С. 89-108.

Черешнев И.А. К вопросу о таксономическом статусе симпатрических сигов группы *Coregonus lavaretus* бассейна р. Анадырь // Биологические проблемы Севера: Тез. X Всесоюз. симпози. Ч. 2. Магадан: ДВНЦ АН СССР, 1983б. С. 225-226.

Черешнев И.А. Происхождение пресноводной ихтиофауны районов Берингии. Биогеография Берингийского сектора Субарктики. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 122-145.

Черешнев И.А. Пресноводные рыбы Северо-Востока Азии: фауна, систематика, история расселения: Дис. д-ра биол. наук в форме научного доклада. Владивосток: Ин-т биол. моря ДВО РАН, 1992. 75 с.

Черешнев И.А. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1996а. 198 с.

Черешнев И.А. Аннотированный список рыбообразных и рыб пресных вод Арктики и сопредельных территорий // Вопр. ихтиологии. 1996б. Т. 36, № 5. С. 597-608.

Черешнев И.А. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1998. 131 с.

Черешнев И.А., Скопец М.Б., Гудков П.К. Новый вид гольца *Salvelinus levanidovi* sp. nov. из бассейна Охотского моря // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, вып. 5. С. 691-704.

Черешнев И.А., Скопец М.Б. *Salvelinus svetovidovi* gen. et sp. nova - новая эндемичная рыба из подсемейства лососевых (Salmoninae) из озера Эльгыгытгын (Центральная Чукотка) // Вопр. ихтиологии. 1990. Т. 30, вып. 2. С. 201-213.

Черненко Е.В. Кариотипы карликовой и проходной красной (*Oncorhynchus nerka* (Walb.)) из Дальнего озера (Камчатка) // Вопр. ихтиологии. 1968. Т. 8, вып. 5(52). С. 834-846.

Черненко Е.В. О хромосомном наборе нерки // Науч. сообщ. Ин-та биол. моря. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1971. Вып. 2. С. 228-231.

Черненко Е.В. Хромосомный полиморфизм у нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Кариологическая изменчивость, мутагенез и гиногенез у рыб. Л.: Наука, 1980. С. 24-28.

Чубарева Л.А. В-хромосомы в сперматогенезе кровососущих мошек // Цитология. 1985. Т. 27, № 4. С. 363-367.

Чуксанова Н.А. Гетерохроматин в эволюции хромосом растений // Цитология. 1971. Т. 13, № 6. С. 776-783.

- Шапошникова Г.Х.* Систематические отношения некоторых представителей семейства Salmonidae // Зоол. журн. 1975. Т. 54, № 4. С. 575-582.
- Шапошникова Г.Х.* История расселения сигов полиморфного вида *Coregonus lavaretus* (L.) и некоторые соображения о его внутривидовой дифференциации // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1977. С. 78-86.
- Шеленкова Н.Ю.* Исследование кариотипов двух изолированных популяций камчатской нерки *Oncorhynchus nerka* // Цитология. 1986. Т. 28, № 7. С. 735-739.
- Шеленкова Н.Ю.* Исследование кариотипов двух видов тихоокеанских лососей - *Oncorhynchus nerka* и *O. kisutch* - методом окрашивания на С-блоки // Цитология. 1987а. Т. 29, № 1. С. 100-104.
- Шеленкова Н.Ю.* Структура и изменчивость ядрышкообразующих районов хромосом у трех видов лососей рода *Oncorhynchus* // Цитология. 1987б. Т. 29, № 9. С. 1061-1065.
- Шестаков А.В.* Морфологические особенности молоди сиговых рыб реки Анадырь // Биология и биотехника разведения сиговых рыб: Материалы Пятого Всерос. совещ. СПб.: ГосНИОРХ, 1994. С. 160-163.
- Якименко Л.В., Ляпунова Е.А.* Особенности размножения разнохромосомных слепушонок надвида *Ellobius talpinus* Pallas (с комментарием о хромосомном видообразовании в данной группе) // Вопросы эволюционной зоологии и генетики млекопитающих. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. С. 65-77.
- Яхненко В.М., Мамонтов А.М., Побережный Е.С.* Кариотип байкальского омуля // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. Рос. республ. совещ. Иркутск, 1979. Секция 1. Иркутск, 1979. С. 241.
- Abe S., Muramoto J.I.* Differential staining of chromosomes of two salmonoid species, *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) and *Salvelinus malma* (Walbaum) // Proc. Jap. Acad. 1974. Vol. 50, N 7. P. 507-511.
- Abuin M., Clabby C., Martinez P., Goswami U., Flavin F., Wilkins N.P., Houghton J.A., Powell R., Sanchez L.* A NOR-associated repetitive element present in the genome of two *Salmo* species (*Salmo salar* and *Salmo trutta*) // Genome. 1996a. Vol. 39. P. 671-679.
- Abuin M., Martinez P., Sanchez L.* Localization of the repetitive telomeric sequence (TTAGGG)(n) in four salmonid species // Genome. 1996b. Vol. 39, N 5. P. 1035-1038.
- Ahuja M.R., Lepper K., Anders F.* Sex chromosome aberration involving loss and translocation of tumor-inducing loci in *Xiphophorus* // Experientia. 1979. Vol. 35, N 1. P. 28-30.
- Allendorf F.W., Utter F.M., May B.P.* Gene duplication within the family Salmonidae: detection and determination of the genic control of duplicate loci through

- inheritance studies and examination of populations // Isozymes IV. Genetics and Evolution. N.Y. etc.: Acad. Press, 1975. P. 415-432.
- Allendorf F.W., Thorgaard G.H.* Tetraploidy and the evolution of salmonid fishes // Evolutionary genetics of fishes. N.-Y.: Plenum Press, 1984. P. 1-53.
- Almeida-Toledo L.F., Foresti F., Toledo-Filho S.A.* Constitutive heterochromatin and nucleolus organizer region in the knifefish, *Apteronotus albifrons* (Pisces, Apteronotidae) // Experientia. 1981. Vol. 37, N 9. P. 953-954.
- Almeida-Toledo L.F., Foresti F., Toledo-Filho S.A.* Complex sex chromosome system in *Eigenmannia* sp. (Pisces, Gymnotiformes) // Genetica. 1984. Vol. 64, N 3. P. 165-169.
- Almeida-Toledo L.F., Foresti F.* As regioes organizadoras do nucleolo em peixes // Cienc. Cult. 1985. Vol. 37, N 3. P. 448-453.
- Almeida-Toledo L.F., Foresti F., Toledo-Filho S.A.* Spontaneous triploidy and NOR activity in *Eigenmannia* sp. (Pisces, Sternopygidae) from the Amazon basin // Genetica. 1985a. Vol. 66, N 2. P. 85-88.
- Almeida-Toledo L.F., Trajano E., Toledo-Filho S.A., Foresti F.* Analise citogenetica comparativa entre o peixe cego, *Pimelodus kronei*, das grutas de Iporanga (SP) e seu possivel ancestral, *Pimelodella transitoria* // Cienc. Cult. 1985b. Vol. 37. P. 777.
- Amemiya C.T., Bickham J.W., Gold J.R.* A cell culture technique for chromosome preparation in cyprinid fishes // Copeia. 1984. N 1. P. 232-235.
- Amemiya C.T., Gold J.R.* Chromomycin A₃ stains nucleolar organizer regions of fish chromosomes // Copeia. 1986. N 1. P. 226-231.
- Amemiya C.T., Gold J.R.* Chromosomal NORs as taxonomic and systematic characters in North American cyprinid fishes // Genetica. 1988. Vol. 76, N 2. P. 81-90.
- Amemiya C.T., Gold J.R.* Cytogenetic studies in North American minnows (Cyprinidae). XVII. Chromosomal NOR phenotypes of 12 species, with comments on cytostematic relationships among 50 species // Hereditas. 1990. Vol. 112, N 3. P. 231-247.
- Amores A., Giles V., Thode G., Alvarez M.C.* A tandem fusion in the fish *Gobius paganellus* (Gobiidae, Perciformes), a karyotypically polymorphic species // Genome. 1990. Vol. 33, N 1. P. 57-59.
- Amores A., Martinez G., Reina J., Alvarez M.C.* Karyotype, C-banding, and Ag-NOR analysis in *Diplodus bellottii* (Sparidae, Perciformes). Intra-individual polymorphism involving heterochromatic regions // Genome. 1993. Vol. 36. N 4. P. 672.
- Ansari H.A., Tagaki N., Sasaki M.* Interordinal conservation of chromosome banding patterns in *Gallus domesticus* (Galliformes) and *Melopsittacus undulatus* (Psittaciformes // Cytogenet. and Cell Genet. 1986. Vol. 43, N 1-2. P. 6-9.
- Arai K.* Developmental genetic studies on salmonids: morphogenesis, isozyme phenotypes

- and chromosomes in hybrid embryos // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1984. Vol. 31, N 1, 2. P. 1-94.
- Armstrong R.H., Morrow J.E.** The dolly varden charr, *Salvelinus malma* // Charrs, salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. The Hague: Dr. W. Junk, 1980. P. 99-140.
- Baker R.J., Bickham J.W.** Speciation by monobrachial centric fusions // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1986. Vol. 83, N 21. P. 8245-8248.
- Baksi S.M., Means J.C.** Preparation of chromosomes from early stages of fish for cytogenetic analysis // J. Fish. Biol. 1988. Vol. 32. P. 321-325.
- Banerjee S.K.** Induction of fish mitotic division in vivo by concavalin A // Indian J. Exp. Biol. 1987. Vol. 25, N 8. P. 556-558.
- Baruffaldi A., Lanzara V., Cucchi C.** Utilization of phytoagglutinin for in vivo karyological studies in teleost fish // Cytobios. 1992. Vol. 70. P. 49-52.
- Battaglia E.** Cytogenetics of B-chromosomes // Caryologia. 1964. Vol. 17, N 1. P. 245-299.
- 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.
- Behnke R.J.** The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes // J. Fish. Res. Board Can. 1972. Vol. 29, N 6. P. 639-671.
- Behnke R.J.** A systematic review of the genus *Salvelinus* // Charrs, salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. The Hague: Dr. W. Junk, 1980. P. 441-481.
- Behnke R.J.** Organizing the diversity of the Arctic charr complex // Biology of the Arctic charr: Proc. Int. Simp. on Arctic charr, Winnipeg, Manitoba, May 1981. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1984. P. 3-21.
- Behnke R.J.** Interpreting the phylogeny of *Salvelinus* // Physiol. Ecol. Japan. 1989. Spec. Vol. 1. P. 35-48.
- Bernatchez L., Colombani F., Dodson J.J.** Phylogenetic relationships among the subfamily Coregoninae as revealed by mitochondrial DNA restriction analysis // J. Fish. Biol. 1991. Vol. 39, Suppl. A. P. 283-290.
- Bernatchez L., Dodson J.J.** Phylogenetic relationships among Palearctic and Nearctic whitefish (*Coregonus* sp.) populations as revealed by mitochondrial DNA variation // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. Vol. 51, Suppl. 1. P. 240-251.
- Bertollo L.A.C., Moreira O.F., Galetti P.M., Jr.** Cytogenetics and taxonomy: considerations based on chromosome studies of freshwater fish // J. Fish. Biol. 1986. Vol. 28. P. 153-159.
- Bertollo L.A.C., Cavallaro Z.I.** A highly differentiated ZZ/ZW sex chromosome system in a Characidae fish, *Tripoptheus guentheri* // Cytogenet. and Cell Genet. 1992. Vol. 60, N 1. P. 60-63.
- Bidau C.J.** Causes of chiasma repatterning due to centric fusion // Rev. brasil. genet. 1993. Vol. 16, N 2. P. 283-296.

- Black D.A., Howell W.M.* The North American mosquito fish, *Gambusia affinis*: A unique case in sex chromosome evolution // *Copeia*. 1979. N 3. P. 509-513.
- Blaxhall R.C.* Lymphocyte culture for chromosome preparation // *J. Fish. Biol.* 1983 Vol. 22, N 3. P. 279-282.
- Bodaly R.A., Vuorinen J., Ward R.D., Luczynski M., Reist J.D.* Genetic comparisons of New and Old World coregonid fishes // *J. Fish. Biol.* 1991. Vol. 38, N 1. P. 37-51
- Booke H.E.* Cytotaxonomic studies of the Coregoninae 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.* Speciation parameters in coregoninae fishes: I. Egg-size. II. Karyotype Biology of coregonid fishes. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970. P. 61-66.
- Booke H.E.* A cytotaxonomic study of the round whitefishes, 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. 295-296.
- Boothroyd E.R.* Cytological studies on three Canadian populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* // *Can. J. Genet. and Cytol.* 1959. Vol. 1, N 2. P. 161-172.
- Bouvet A., Cribiu E.P.* Synaptonemal complex behaviour in a bull homozygotes for the 1;29 Robertsonian translocation // *Genet. Selec. Evol.* 1990. Vol. 22, N 3. P. 361-366.
- Buckton K.E., Cunningham C.* Variation of the chromosome number in the red fox (*Vulpes vulpes*) // *Chromosoma*. 1971. Vol. 33, N 3. P. 268-278.
- Bull J.J.* Sex chromosomes in haploid dioecy: a unique contrast to Muller's theory for dipliod dioecy // *Amer. Natur.* 1978. Vol. 112, N 983. P. 245-250.
- Bull J.J., Moon R.J., Legler J.M.* Male heterogamety in kinosternid turtles (genus *Staurotypus*) // *Cytogenet. and Cell Genet.* 1974. Vol. 13. P. 419-425.
- Bundenberg de Jong C.M.* Cytological studies on *Salmo irideus* // *Genetics*. 1955. Vol. 27, N 5-6. P. 472-483.
- Camacho J.P.M.* Polymorphism and geographic distribution // 1-st B-chromosome Conference, Spain, 21-25 September 1993: Abstr. Madrid, 1993. P. 2-3.
- Campos H.H., Hubbs C.* Cytomorphology of six species of Gambusiinae fishes // *Copeia*. 1971. N 3. P. 566-569.
- Capanna E.* Chromosomal rearrangement and speciation in progress in *Mus musculus* // *Folia zool.* 1980. Vol. 29, N 1. P. 43-57.
- Capanna E.* Robertsonian numerical variation in animal speciation: *Mus musculus*, an emblematic model // *Mechanisms of speciation*. N.-Y.: Liss, 1982. P. 155-177
- Capanna E., Cataudella S., de Fronza T.G.* Some remarks on the karyotype of an intergeneric hybrid, *Salmo trutta* x *Salvelinus fontinalis* (Pisces: Salmoniformes) // *Genetica*. 1973. Vol. 44. P. 194-206.
- Castro J., Sanchez L., Martinez P.* Analysis of the inheritance of NOR size variants in brown trout (*Salmo trutta*) // *J. Hered.* 1998. Vol. 89, N 3. P. 264-266.

- Cavender T.M.* Taxonomy and distribution of the bull trout, *Salvelinus confluentus* (Suckley), from the American Northwest // Calif. Fish and Game. 1978. Vol. 64, N 3. P. 139-174.
- Cavender T.M.* Systematics of *Salvelinus* from the north Pacific basin // Charrs: salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. The Hague: Dr. W. Junk, 1980. P. 295-322.
- Cavender T.M.* Cytotaxonomy of North American *Salvelinus* // Biology of the Arctic charr: Proc. Int. Simp. on Arctic charr, Winnipeg, Manitoba, May 1981. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1984. P. 431-445.
- Cavender T.M., Kimura S.* Cytotaxonomy and interrelationships of the Pacific basin *Salvelinus* // Physiol. Ecol. Japan. 1989. Spec. Vol. 1. P. 49-68.
- Cestari M.M., Galetti P.M., Jr.* Chromosome evolution in the genus *Serrasalmus* and cytotaxonomic considerations about Serrasalminae (Characidae, Pisces) // Rev. brasil. genet. 1992. Vol. 15, N 3. P. 555-567.
- Chen T.R.* Karyological heterogamety of deep sea fishes // Postilla. 1969. N 130. P. 1-29.
- Chevassus B., Devaux A., Chourrout D., Jalabert B.* Production of YY rainbow trout males by self-fertilization of induced hermaphrodites // J. Hered. 1988. Vol. 79. P. 89-92.
- Colombo P.C.* Effect of centric fusion on a chiasma frequency and position in *Leptisma argentina* (Acrididae: Orthoptera). I. Spontaneous and stable polymorphic centric fusion // Genetica. 1987. Vol. 72, N 3. P. 171-179.
- Comings D.E., Okada T.A.* Whole-arm electron microscopy of the centromere region of metacentric and telocentric mammalian chromosomes // Cytogenetics. 1970. Vol. 9, N 6. P. 436-499.
- Comings D.E., Avelino E.* DNA loss during Robertsonian fusion in studies of the tobacco mouse // Nature, New Biol. 1972. Vol. 237. P. 199.
- Crane P.A., Seeb L.W., Seeb J.E.* Genetic relationships among *Salvelinus* species inferred from allozyme data // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. Vol. 51, suppl. 1. P. 182-197.
- Cucchi C., Baruffaldi A.* La fenilidrazina come mitotico stimolante // Boll. Soc. Ital. Biol. Sper. 1988. Vol. 64, N 5. P. 419-423.
- Cucchi C., Baruffaldi A.* A simple in vivo method for increasing mitoses in teleost fish // Cytobios. 1989. Vol. 60. P. 165-169.
- Cucchi C., Baruffaldi A.* A new method for karyological studies in teleost fishes // J. Fish. Biol. 1990. Vol. 37, N 1. P. 71-75.
- Cytotaxonomy and vertebrate evolution. London: Acad. Press, 1973. 783 pp.
- Danzmann R.G., Ihssen P.E., Hebert P.D.N.* Genetic discrimination of wild and hatchery populations of brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), in Ontario using mitochondrial DNA analysis // J. Fish. Biol. 1991. Vol. 39, suppl. A. P. 69-77.
- Davidson W.S.* Post-glacial colonization of Newfoundland by salmonids: intra-specific

- hybrid zones // 75th Ann. Meet. Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol., June 15-19, 1995. Abstr. Edmonton, Canada, 1995. P. 93.
- Davidson W.S., Dempson J.B., Bortlett S.E. Distribution of mitochondrial cytochrome b genotypes in Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) populations // Intern. Char. Symp. 1994: Book of abstracts. Trondheim: Norw. Inst. Nat. Res. Publ., 1994
- Davisson M.T., Wright J.E., Atherton L.M. Cytogenetic analysis of pseudolinkage of LDH loci in the teleost genus *Salvelinus* // Genetics. 1973. Vol. 73, N 4. P. 645-658.
- De Lucca E.J. Chromosomal evolution of South American Colimbiformes (Aves) Genetica. 1984. Vol. 62, N 3. P. 177-185.
- Denton T.E., Howell W.M. A technique for obtaining chromosomes from the scale epithelium of teleost fishes // Copeia. 1969. N 2. P. 392-393.
- Devlin R.H., McNeil B.K., Groves T.D.D., Donaldson E.M. Isolation of a Y-chromosomal DNA probe capable of determining genetic sex in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. Vol. 48, N 9. P. 1606-1612.
- Devlin R.H., Donaldson E.M., Stone G.W. Development of sex-specific DNA probes for management of chinook salmon monosex cultures // Application of DNA technology to the management of Pacific salmon: Proc. of the Workshop. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. NMFS-NWFSC-17. 1994. P. 101-106.
- Dias A.L., Foresti F. Cytogenetic studies on fishes of the family Pimelodidae (Siluroidei) Rev. brasil. genet. 1993. Vol. 16, N 3. P. 585-600.
- Disney J.E., Wright J.E., Jr. Cytogenetic analysis of a *Salvelinus* hybrid reveal an evolutionary relationship between the parental species // Cytogenet. and Cell Genet. 1987. Vol. 45, N 3-4. P. 196-205.
- 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.
- Doucette A.J., Fitzsimons J.M. Karyology of elopiform and clupeiform fishes // Copeia. 1988. N 1. P. 124-130.
- Du S.J., Devlin R.H., Hew C.L. Genomic structure of growth hormone genes in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*): Presence of two functional genes, GH-I and GH-II, and a male-specific pseudogene, GH-psi // DNA Cell Biol. 1993. Vol. 12. P. 739-751.
- Duffey P.A. Chromosome variation in *Peromyscus*: a new mechanism // Science. 1972. Vol. 176. P. 1333-1334.
- Dutrillaux B., Prieur M., Aurias A. Theoretical study of inversions affecting human chromosomes // Ann. Genet. 1986. Vol. 29, N 3. P. 184-188.
- Ebeling A.W., Chen T.R. Heterogamety in teleostean fishes // Trans. Amer. Fish. Soc. 1970. Vol. 99, N 1. P. 131-138.
- Ellenton J.A., Basrur P.K. Microchromosomes of the Ontario Red Fox (*Vulpes vulpes*):

Distribution of chromosome numbers and relationship with physical characteristics
Genetica. 1981. Vol. 57, N 1. P. 13-19.

- Engel W., Schmidtko J., Wolf U.* Diploid-tetraploid relationships in teleostean fishes // Isozymes IV. Genetics and Evolution. N.-Y. etc.: Acad. Press, 1975. P. 449-462.
- Ermolenko L.N.* Genetic divergence in the family Coregonidae // Biology and Management of Coregonid Fishes (T.N. Todd, M. Luczynski, eds). Pol. Arch. Hydrobiol. 1992. Vol. 39, N 3-4. P. 533-539.
- Falcao N.J., Moreira-Filho O., Bertollo L.A.C.* An additional chromosomes in two fish species // *Rev. brasil. genet.* 1984. Vol. 7, N 1. P. 109-118.
- Fauaz G., Vicente V.E., Moreira-Filho O.* Natural triploidy and B chromosomes in the neotropical fish genus *Astyanax* (Characidae) // *Rev. brasil. genet.* 1994. Vol. 17, N 2. P. 157-163.
- Feldberg E., Bertollo L.A.C.* Discordance in chromosome number among somatic and gonadal tissue cells of *Gymnogeophagus balzanii* (Pisces: Cichlidae) // *Rev. brasil. genet.* 1984. Vol. 7, N 4. P. 639-645.
- Feldberg E., Bertollo L.A.C., Almeida-Toledo L.F., Foresti F., Moreira-Filho O., Santos A.F.* Biological aspects of Amazonian fishes. IX. Cytogenetic studies in two species of the genus *Semaprochilodus* (Pisces, Prochilodontidae) // *Genome*. 1987. Vol. 29, N 1. P. 1-4.
- Fenocchio A.S., Bertollo L.A.C.* Supernumerary chromosome in a *Rhamdia hilarii* population (Pisces, Pimelodidae) // *Genetica*. 1990. Vol. 81. P. 193-198.
- Fenocchio A.S., Venere P.C., Cesar A.C.G., Dias A.L., Bertollo L.A.C.* Short term culture from solid tissues of fishes // *Caryologia*. 1991. Vol. 44, N 2. P. 161-166.
- Ferguson A., Himberg K.-J.M., Svärdsön G.* Systematics of the Irish pollan (*Coregonus pollan* Thompson): an electrophoretic comparison with other Holarctic Coregoninae // *J. Fish. Biol.* 1978. Vol. 12. P. 221-233.
- Ferguson M.M., Danzmann R.G., Hutchings J.A.* Incongruent estimates of population differentiation among brook charr, *Salvelinus fontinalis*, from Cape Race, Newfoundland, Canada, based upon allozyme and mitochondrial DNA analysis // *J. Fish. Biol.* 1991. Vol. 39, suppl. A. P. 79-85.
- First International Workshop on Fish Cytogenetic Techniques. Draft Report and Contributions. Concarneau, France, 1992. 131 pp.
- Foerster W., Anders F.* Zytogenetischer vergleich der karyotypen verschiedener rassen und arten lebendgebarender zahnkarpfen der gattung *Xiphophorus* // *Zool. Anz.* 1977. B. 198, N 3-4. S. 167-177.
- Fontana F.* Chromosomal nucleolar organizer regions in four sturgeon species as markers of karyotype evolution in Acipenseriformes (Pisces) // *Genome*. 1994. Vol. 37, N 5. P. 888-892.
- Fontana F., Lamberti L., Monchietto M.* Un metodo rapido per ottenere cromosomi

- somatici dall'epitelio delle scaglie di pesci // Boll. Soc. Ital. Biol. Sper. 1970. Vol. 46, N 21. P. 876-878.
- Forbes S.H., Knudson K.L., Noeth T.W., Allendorf F.W.* One of two growth hormone genes in coho salmon is sex-linked // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1994. Vol. 91 P. 1628-1631.
- Ford C.E., Hamerton I.L.* A colchicine hypotonic citrate squash for sequence for mammalian chromosomes // Stain Technol. 1956. Vol. 31. P. 147-251.
- Foresti F., Almeida-Toledo L.F., Almeida-Toledo S.* Supernumerary chromosome system, C-banding pattern characterization and multiple nucleolus organizer regions in *Moenkausia sanctaefilomenae* (Pisces, Characidae) // Genetica. 1989. Vol. 79, N 2. P. 107-114.
- Foresti F., Oliveira C., Almeida-Toledo L.F., Maistro E.L.* A survey on B-chromosome occurrence in neotropical fishes // 1st B-chromosome Conference, Spain, 21-25 September 1993: Abstr. Madrid, 1993. P. 9.
- Formacion M.J., Uwa H.* Cytogenetic studies on the origin and species differentiation of the Philippine medaka, *Oryzias luzonensis* // J.Fish. Biol. 1985. Vol. 7, N 3. P. 285-291.
- Fredga K.* Chromosomes and taxonomy // Zool. scr. 1976. Vol. 5, N 3-4. P. 187.
- Frolov S.V.* Karyotype and chromosomal variability in smallmouth char, *Salvelinus elgyticus*, from Lake Elgygytgyn // J. Ichthyol. 1992a. Vol. 32, N 1. P. 61-66.
- Frolov S.V.* Karyotype of *Stenodus leucichthys nelma* from Anadyr' River // Chromos. Inform. Serv. 1992b. N 52. P. 11-12.
- Frolov S.V.* Some aspects of karyotype evolution in the Coregoninae // Biology and Management of Coregonid Fishes (T.N. Todd, M. Luczynski, eds). Pol. Arch. Hydrobiol. 1992c. Vol. 39, N 3-4. P. 509-515.
- Frolov S.V.* Unique karyotype and constitutive heterochromatin in the endemic salmonine fish *Salvethymus svetovidovi* // J. Ichthyol. 1993. Vol. 33, N 6. P. 42-49.
- Frolov S.V.* Karyologist's view on North Pacific chars and whitefishes taxonomy // Bridges of science between North America and the Russian Far East: Proc. 45th Arctic Sc. Conf. 1994. P. 107-111.
- Frolov S.V.* Comparative karyology and karyotype evolution of chars // J. Ichthyol. 1995. Vol. 35, N 8. P. 14-23.
- Frolov S.V., Miller I.N.* Karyotypes of *Salvelinus malma* and *S. leucomaenis* from North Primorye // Chromos. Inform. Serv. 1992. N 52. P. 12-14.
- Frolov S.V., Miller I.N.* Karyotype uniformity in *Salvelinus leucomaenis* // Chromos. Inform. Serv. N 57. P. 14-17.
- Frolov S.V., Frolova V.N.* Karyotype of a Chikchi char from Lake Estiched (east Chukotka) // Biology and evolution of chars of the Northern Hemisphere. Abstr. ISACF Workshop 2-10 Sept. 1998, Kamchatka, Russia. Vladivostok: Dalnauka. 1998. P. 14.
- Frolov S., Sakai H., Ida H., Yamazaki Y., Takahashi H.* Karyotype of Siberian taimen

- Hucho taimen* from Amur River Basin // Chromosome Sci. 1999. Vol. 3, N 1. P. 33-35.
- Fukuoka H.* Chromosome-number variations in the rainbow trout (*Salmo gairdneri irideus* (Gibbons)) // Jap. J. Genet. 1972. Vol. 47, N 6. P. 455-458.
- Galetti P.M., Jr., Foresti F., Bertollo L.A.C., Moreira-Filho O.* Heteromorphic sex chromosomes in three species of the genus *Leporinus* (Pisces, Anostomidae) // Cytogenet. and Cell Genet. 1981. Vol. 29, N 3. P. 138-142.
- Galetti P.M., Jr., Foresti F., Bertollo L.A.C., Moreira-Filho O.* Characterization of eight species of Anostomidae (Cypriniformes) fish on the basis of the nucleolar organizer region // Caryologia. 1984. Vol. 37, N 4. P. 401-406.
- Galetti P.M., Jr., Foresti F.* Evolution of the ZZ/ZW system in *Leporinus* (Pisces, Anostomidae). Role of constitutive heterochromatin // Cytogenet. and Cell Genet. 1986. Vol. 43, N 1-2. P. 43-46.
- Galetti P.M., Jr., Foresti F.* Two new cases of ZZ/ZW heterohamety in *Leporinus* (Anostomidae, Characiformes) and their relationships in the phylogeny of the group // Rev. brasil. genet. 1987. Vol. 10, N 1. P. 135-140.
- Garagna S., Broccoli D., Redi C.A., Searle J.B., Cooke H.J.* Robertsonian metacentrics of the house mouse lose telomeric sequences but retain some minor satellite DNA in the pericentromeric area // Chromosoma. 1995. Vol. 103, N 10. P. 685-692.
- Garcia-Vazquez E., Linde A.R., Blanco G., Sanchez J.A., Vazquez E., Rubio J.* Chromosome polymorphism in farm fry stocks of Atlantic salmon from Asturias // J. Fish. Biol. 1988. Vol. 33, N 4. P. 581-587.
- Garcia-Vazquez E., Pendas A.M., Moran P.* Chromosome polymorphism in wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L., from Asturias, northern Spain // Aquacult. and Fish. Manag. 1992. Vol. 23, N 1. P. 95-101.
- Garcia-Vazquez E., Pendas A.M., Moran P., Izquierdo J.I.* Intra-individual Robertsonian polymorphism in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) somatic cells // Cytobios. 1993. Vol. 73, N 292. P. 31-38.
- Gervai J., Marian T., Krasznai Z., Nagy A., Csanyi V.* Occurrence of aneuploidy in radiation gynogenesis of carp, *Cyprinus carpio* L. // J. Fish. Biol. 1980. Vol. 16. P. 435-439.
- Glubokovskiy M.K., Frolov S.V.* Phylogenetic relationships and classification of chars of Lake El'gygytyn // J. Ichthyol. 1994. Vol. 34, N 4. P. 128-147.
- Gold J.R.* A fast and easy method for chromosome karyotyping in adult teleosts // Progr. Fish-Cult. 1974. Vol. 36, N 3. P. 169-171.
- Gold J.R.* Systematics of Western North American trout (*Salmo*), with notes on the redband trout of Sheepheaven Creek, California // Can. J. Zool. 1977. Vol. 55, N 11. P. 1858-1873.
- Gold J.R.* Cytogenetics // Fish physiology. Vol. 8. L.; N.Y.: Acad. Press, 1979. P. 353-405.
- Gold J.R., Gall G.A.E.* Chromosome cytology and polymorphism in the California

- High Sierra golden trout (*Salmo aguabonita*) // Can. J. Genet. and 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., Amemiya C.T., Ellison J.R. Chromosomal heterochromatin differentiation in North American cyprinid fishes // Cytologia. 1986. Vol. 51, N 3. P. 557-566.
- Gold J.R., Li Y.C., Shipley N.S., Powers P.K. Improved methods for working with fish chromosomes with a review of metaphase chromosome banding // J. Fish. Biol. 1990. Vol. 37, N 4. P. 563-575.
- Grao P., Ponza M., Coll M.D., Egozcue J. Synaptonemal complexes in mouse male heterozygous for three Robertsonian translocations. An electron microscopic study // Cienc. Biol. Mol. and Cell Biol. 1989. Vol. 14, N 3-4. P. 148-149.
- Green D.M. Cytogenetics of the endemic New Zealand frog, *Leiopelma hochstetteri*: extraordinary supernumerary chromosome variation and a unique sex-chromosome system // Chromosoma. 1988a. Vol. 97, N 1. P. 55-70.
- Green D.M. Heteromorphic sex chromosomes in the rare and primitive frog *Leiopelma hamiltoni* from New Zealand // J. Hered. 1988b. Vol. 79, N 3. P. 165-169.
- Green D.M. Muller's Ratchet and the evolution of supernumerary chromosomes // Genome. 1990. Vol. 33, N 6. P. 818-824.
- Greenwood P.H., Rosen D.E., Weitzman S.H., Myers G.S. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1966. Vol. 131, N 4. P. 339-456.
- Grewe P.M., Hebert P.D.N. Mitochondrial DNA diversity among broodstocks of the lake trout, *Salvelinus namaycush* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1988. Vol. 45, N 12. P. 2114-2122.
- Grewe P.M., Billington N., Hebert P.D.N. Phylogenetic relationships among members of *Salvelinus* inferred from mitochondrial DNA divergence // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1990. Vol. 47, N 5. P. 984-991.
- Gropp A. Robertsonian chromosome translocation in the mouse: effect of heterozygosity and use for model systems in reproductive and developmental biology // Biol. Cell. 1982. Vol. 45, N 3. P. 350.
- Gropp A., Winking H. Robertson'sche Karyotypvariationen bei der Maus (*Mus musculus*) // Proc. Int. Symp. Spec. Zoogeogr. Eur. Mammals. Praha: Academia, 1974. P. 217-222.
- Gunn S.J. Chromosomal variation and differentiation among insular populations of *Peromyscus* from the Pacific Northwest // Can. J. Zool. 1988. Vol. 66, N 12. P. 2726-2733.
- Haaf H., Schmid M. An early stage of ZW/ZZ sex chromosome differentiation in *Poecilia sphenops* var. *melanistica* (Poeciliidae, Cyprinodontiformes) // Chromosoma. 1984. Vol. 89, N 1. P. 37-41.

- Haas G.R., McPhail J.D.** Systematics and distribution of Dolly Varden (*Salvelinus malma*) and bull trout (*Salvelinus confluentus*) in North America // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. Vol. 48, N 11. P. 2191-2211.
- Hafez R., Labat R., Quillier R.** Aneuploidie observee chez les populations de gardons *Rutilus rutilus* L. et d'ablettes (*Alburnus alburnus* L.) de la region Midi-Pyrenees // Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse. 1978. Vol. 144, N 1-2. P. 85-92.
- Hafez R., Labat R., Quillier R.** Recherches sur les chromosomes supernumeraires de l'ablette (*Alburnus alburnus* L.) // Cybium. Ser. 3. 1981. Vol. 5, N 1. P. 81-88.
- Hartley S.E.** The chromosomes of salmonid fishes // Biol. Rev. 1987 Vol. 62, N 3. P. 197-214.
- Hartley S.E.** Cytogenetic studies of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Scotland // J. Fish. Biol. 1988. Vol. 33, N 5. P. 735-740.
- Hartley S.E.** Chromosomes and constitutive heterochromatin distribution in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) (Pisces: Salmonidae) // Genetica. 1989. Vol. 79, N 3. P. 161-166.
- Hartley S.E.** C, Q, and restriction enzyme banding of the chromosomes in brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) // Hereditas. 1991. Vol. 114. P. 253-261.
- Hartley S.E., Horne M.T.** A method for obtaining chromosome preparations from leucocyte cultures of rainbow trout, *Salmo gairdneri* // J. Fish. Biol. 1983. Vol. 22. P. 77-82.
- Hartley S.E., Horne M.T.** Chromosome polymorphism and constitutive heterochromatin in the Atlantic salmon, *Salmo salar* // Chromosoma. 1984a. Vol. 89, N 1. P. 377-380.
- Hartley S.E., Horne M.T.** Chromosome relationships in the genus *Salmo* // Chromosoma. 1984b. Vol. 90, N 3. P. 229-237.
- Hayman D.L., Martin P.G.** Supernumerary chromosomes in the marsupial *Schoinobates volans* (Kerr) // Austral. J. Biol. Sci. 1965. Vol. 18, N 5. P. 1081-1082.
- Heckman J.R., Brubaker P.E.** Chromosome preparation from fish blood leucocytes // Progr. Fish-Cult. 1970. Vol. 32. P. 206-208.
- Hewitt G.M.** The integration of supernumerary chromosomes into the Orthopteran genome // Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology. 1973. N 38. P. 183-194.
- Hochberg V.B.M., Erdtmann B.** Cytogenetical and morphological considerations on *Rhamdia quelen* (Pisces, Pimelodidae) - the occurrence of B chromosomes and polymorphic NOR regions // Rev. brasil. genet. 1988. Vol. 11, N 3. P. 563-576.
- Hollenbeck P.J., Chrisman C.L.** Kidney preparations for chromosomal analyses of Ictaluridae // Copeia. 1981. N 1. P. 216-217.
- Howell W.M., Villa I.** Chromosomal homogeneity in two sympatric cyprinid fishes of the genus *Rhinichthys* // Copeia. 1976. N 1. P. 112-116.
- Howell W.M., Black D.A.** Controlled silver-staining of nucleolus organizer regions

- with a protective colloidal developer: a 1-step method // *Experientia*. 1980. Vol. 36. P. 1014-1015.
- Hsu T.C., Spirito S.E., Pardue M.L. Distribution of 18S and 28S ribosomal genes in mammalian genomes // *Chromosoma*. 1975. Vol. 53. P. 25-36.
- Hunter G.A., Donaldson E.M., Goets F.M., 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. P. 367-372.
- Hunter G.A., Donaldson E.M., Stoss J., Baker I. 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. P. 355-364.
- Imai H.T. Further evidence and biological significance for non-random localization of the centromere on mammalian chromosomes // *J. Theor. Biol.* 1976. Vol. 61, N 1. P. 195-203.
- Imai H.T. Modes of species differentiation and karyotype alteration in ants and mammals // *Annu. Rept. Nat. Inst. Genet. Jap.* 1985. N 36. P. 58-59.
- Imai H.T., Crozier R.H. Quantitative analysis of directionality in mammalian karyotype evolution // *Amer. Natur.* 1980. Vol. 116, N 4. P. 573-569.
- Inokuchi T., Abe S., Yamahara E., Yamazaki F. A preliminary study on BrdU replication banding in the chromosomes of chum salmon, *Oncorhynchus keta* // *Chromos. Inform. Serv.* 1993. N 54. P. 30-32.
- Jagiello G.M., Fang J.-S., Ducayen M.B. Effect of structural rearrangements on chiasma frequency in mouse oocytes // *Cytologia*. 1991. Vol. 56, N 1. P. 79-82.
- Jankun M., Rab P., Vuorinen J. A karyotype study of vendace, *Coregonus albula* (Pisces, Coregoninae) // *Hereditas*. 1991. Vol. 115. P. 291-294.
- Jankun M., Klinger M., Woznicki P. Chromosome variability in European vendace (*Coregonus albula* L.) from lake Ukiel, Poland // *Fishes and their environment: Abstr. VIII Congr. Soc. Europ. Ichthyol. Oviedo, Spain, 1994*. P. 53.
- Jankun M., Rab P., Vuorinen J., Luczynski M. Chromosomal polymorphism in *Coregonus lavaretus* populations from two locations in Finland and Poland // *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 1995a. Vol. 46. P. 1-11.
- Jankun M., Klinger M., Woznicki P. Chromosome variability in European vendace (*Coregonus albula* L.) from Poland // *Caryologia*. 1995b. Vol. 48, N 2. P. 165-172.
- Jankun M., Ocalewicz K., Woznicki P. Replication, C- and fluorescent chromosome banding patterns in European whitefish, *Coregonus lavaretus* L. // *Hereditas*. 1998. Vol. 128, N 3. P. 195-199.
- John B., Freeman M. Cases and consequences of Robertsonian exchange // *Chromosoma*. 1975. Vol. 52. P. 123-136.

- Johnstone R., Simpson T.H., Youngson A.F., Whitehead C. Sex reversal in salmonid culture part II. The progeny of sex-reversed rainbow trout // Aquaculture. 1979. Vol. 18, N 1. P. 13-19.
- Johnston R., Youngson A.F. The progeny of sex-inverted female Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Aquaculture. 1984. Vol. 37. P. 179-182.
- Johnston R., MacIachlan P.M. Further observations on the sex inversion of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., using 17 α methyltestosterone // Aquacult. and Fish. Manag. 1994. Vol. 25, N 8. P. 855-859.
- Johnston R., Stet R.J.M. The production of gynogenetic Atlantic salmon, *Salmo salar* L. // Theor. and Appl. Genet. 1995. Vol. 90, N 6. P. 819-826.
- Jones K. Aspects of chromosome evolution in higher plants // Adv. Bot. Res. Vol. 6. London, e.a., 1978. P. 119-194.
- Jones R.N. B-chromosome systems of flowering plants and animal species // Int. Rev. Cytol. 1975. Vol. 40. P. 1-100.
- Jones R.N., Rees H. B-chromosomes. London: Academic Press, 1982. 266 pp.
- Jotterand M. Un nouveau systeme polymorphe chez une nouvelle espece de Leggada (*Mus goundae* Petter) // Experientia. 1970. Vol. 26. P. 1360-1361.
- Kallman K.D. The sex-determining mechanism of the platyfish, *Xiphophorus maculatus* // Genetics and matagenesis of fish. N.-Y.: Springer, 1973. P. 19-28.
- Kallman K.D. The sex determining mechanism of the Poeciliid fish *Xiphophorus montezumae* and the genetic control of the sexual maturation process and adult size // Copeia. 1983. N 3. P. 755-769.
- Kang Y.S., Park E.-H. Somatic chromosomes of the Manchurian trout, *Brachymystax lenok* (Salmonidae) // Chromos. Inform. Serv. 1973. N 15. P. 10-11.
- Kendall A.W., Behnke R.J. Salmonidae: development and relationships // Ontogeny and systematics of fishes. Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. 1984. N 1. P. 142-149.
- Khuda-Bukhsh A.R. Chromosomes of three species of fishes, *Aplocheilichthys panchax* (Cyprinodontidae), *Lates calcelifer* (Percidae) and *Gadus chapa* (Clupeidae) // Caryologia. 1979. Vol. 32, N 2. P. 161-169.
- Kim D.S., Park I.-S. Chromosomal polymorphism of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* // Korean J. Ichthyol. 1990. Vol. 2, N 2. P. 211-216.
- King M. Chromosomal rearrangements, speciation and the theoretical approach // Heredity. 1987a. Vol. 59, N 1. P. 1-6.
- King M. Chromosomal evolution in the Diplodactylinae (Gekkonidae: Reptilia. I. Evolutionary relationships and patterns of change // Austr. J. Zool. 1987b. Vol. 35. P. 507-531.
- King M. Monophyleticism and polyphyleticism in the Gekkonidae: a chromosomal perspective // Austr. J. Zool. 1987c. Vol. 35. P. 641-654.

- King M. A dual level model for speciation by multiple pericentric inversions // *Heredity*. 1992. Vol. 68. P. 437-440.
- Kirpichnikov V.S. Genetic basis of fish selection. Berlin: Springer Verlag, 1981. 410 pp.
- Kitada J., Tatewaki R., Tagawa M. Chromosomes of the pond smelt *Hypomesus transpacificus nipponensis* M. // *Chromos. Inform. Serv.* 1980. N 28. P. 8-9.
- Kleczkowska A., Fryns J.P., Van den Berghe H. Pericentric inversions in man: personal experience and review of the literature // *Hum. Genet.* 1987. Vol. 75, N 4. P. 333-338.
- Kligerman A.D., Bloom S.E. Rapid chromosome preparation from solid tissues of fishes // *J. Fish. Res. Board Can.* 1977. Vol. 34, N 2. P. 266-269.
- Klose J., Wolf U., Hitzeroth H., Ritter H., Atkin N.B., Ohno S. Duplication of the LDH gene loci by polyploidization in the fish order Clupeiformes // *Humangenetik*. 1968. Vol. 5, N 3. P. 190-196.
- Koehler M.R., Neuhaus D., Engel W., Scharl M., Schmid M. Evidence for an unusual ZW/ZW'/ZZ sex-chromosome system in *Scardinius erythrophthalmus* (Pisces, Cyprinidae), as detected by cytogenetic and H-Y antigen analyses // *Cytogenet. and Cell Genet.* 1995. Vol. 71, N 4. P. 356-362.
- Korobitsyna K.V., Korablev V.P. The intraspecific autosome polymorphism of *Meriones tristrami* Thomas, 1892 (Gerbillinae, Cricetidae, Rodentia) // *Genetica*. 1980. N 52-53. P. 209-221.
- 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.
- Levan A., Fredga K., Sandberg A.A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes // *Hereditas*. 1964. Vol. 52. P. 201-220.
- Lin Y.-H. A PHA injection method in vivo for the rapid obtainment of large number of metaphase figers from kidney cells of teleosts // *J. Fish. China*. 1982. Vol. 3. P. 201-208.
- Lindsey C.C. Stocks are chameleons: plasticity in gill rakers in coregonid fishes // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1981. Vol. 38, N 12. P. 1497-1506.
- Lockwood S.F., Derr J.N. Intra- and interspecific genome-size variation in the Salmonidae // *Cytogenet. and Cell Genet.* 1992. Vol. 59, N 4. P. 303-306.
- Loudenslager E.J., Thorgaard G.H. Karyotypic and evolutionary relationships of the Yellowstone (*Salmo clarki bouvieri*) and West-Slope (*S. c. lewisi*) cutthroat trout // *J. Fish. Res. Board Can.* 1979. Vol. 36, N 6. P. 630-635.
- Lozano R., Ruiz R.C., Ruiz R.M. A comparative analysis of NORs in diploid and triploid salmonids: implications with respect to the diploidization process occurring in this fish group // *Heredity*. 1992. Vol. 69, N 5. P. 450-457.
- Lyapunova E.A., Vorontsov N.N., Korobitsita K.V., Ivanitskaya E.Yu., Borisov Yu.M., Yakimenko L.V., Dovgal V.Ye. Robertsonian fan in *Ellobius talpinus* // *Genetica*. 1980. N 52-53. P. 239-247.

- Maistro E.L., Foresti F., Oliveira C., Almeida-Toledo L.F. Occurrence of macro B chromosomes in *Astyanax scabripinnis paranae* (Pisces, Characiformes, Characidae) // *Genetica*. 1992. Vol. 87, N 2. P. 101-106.
- Maistro E.L., Foresti F., Oliveira C. New occurrence of macro B-chromosome in *Astyanax scabripinnis paranae* (Pisces, Characiformes, Characidae) // *Rev. brasil. genet.* 1994. Vol. 17, N 2. P. 153-156.
- Makoedov A.N. Relationships of coregonid fishes: karyological aspect // *Biology and Management of Coregonid Fishes* (T.N. Todd, M. Luczynski, eds). Pol. Arch. Hydrobiol. 1992. Vol. 39, N 3-4. P. 517-522.
- Manjunatha K.R., Aswathanarayana N.W. Studies on the chromosome of the genus *Mus*. Autosomal polymorphism in the Indian pygmy mouse *Mus dunni* (Wroughton) // *Curr. Sci.* 1979. Vol. 48, N 14. P. 657-659.
- Martinez P., Vinas A., Bouza C., Arias J., Amaro R., Sanchez L. Cytogenetical characterization of hatchery stocks and natural populations of sea and brown trout from northwestern Spain // *Heredity*. 1991. Vol. 66. P. 9-17.
- Matthey R. L'éventail robertsonien chez les *Mus* (*Leggada*) africains du groupe minutoides-musculoides // *Revue suisse Zool.* 1970. Vol. 3. P. 625-629.
- Matthey R. The chromosome formule of euterian mammals // *Cytotaxonomy and vertebrate evolution*. London: Acad. Press, 1973. P. 531-616.
- Mayr B., Kalat M., Rab P. Heterochromatins and band karyotypes in three species of salmonids // *Theor. and Appl. Genet.* 1988. Vol. 76. P. 45-53.
- McKenzie W.H., Lubs H.A. An analysis of the technical variables in the production of C bands // *Chromosoma*. 1973. Vol. 41. P. 175-182.
- McPhail J.D. A systematic study of the *Salvelinus alpinus* complex in North America // *J. Fish. Res. Board Can.* 1961. Vol. 18, N 5. P. 793-816.
- McPhail J.D., Jones R. A simple technique for obtaining chromosomes from teleosts fishes // *J. Fish. Res. Board Can.* 1966. Vol. 23, N 5. P. 767-768.
- McPhail J.D., Lindsey C.C. Freshwater fishes of North-western Canada and Alaska // *Bull. Fish. Res. Board Can.* 1970. N 173. P. 1-385.
- Mercer S.J., Wallace B.M.N., Searle J.B. Male common shrews (*Sorex araneus*) with long meiotic chain configurations can be fertile: implications for chromosomal models of speciation // *Cytogenet. and Cell Genet.* 1992. Vol. 60, N 1. P. 68-73.
- Meyne J., Ratliff R.L., Moyzis R.K. Conservation of the human telomeric sequence (TTAGGG)_n among vertebrates // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 1989. Vol. 89. P. 7049-7053.
- Meyne J., Baker R.J., Hobart H.H., Hsu T.C., Ryder O.A., Ward O.G., Willey J.E., Wurster-Hill D.H., Yates T.L., Moyzis R.K. Distribution of nontelomeric sites of (TTAGGG)_n telomeric sequences in vertebrate chromosomes // *Chromosoma*. 1990. Vol. 99. P. 3-10.

- 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.
- Mindell D.P., Honeycutt R.L. Ribosomal RNA in vertebrate evolution and phylogenetic applications // Annual review of ecology and systematics. 1990. Vol. 21. P. 541-566.
- Mirol P.M., Bidau C.J. Meiotic behaviour of Robertsonian heterozygotes in populations of *Dichroplus pratensis* (Acrididae) with different fusion frequencies // Genetica. 1991. Vol. 84, N 3. P. 171-178.
- Mizoguchi S.M.H.N., Martins-Santos I.C. Macro- and microchromosomes B in females of *Astianax scabripinnis* (Pisces, Characidae) // Hereditas. 1997. Vol. 127 P. 249-253.
- Moran P., Garcia-Vazquez E., Verspoor E. Chromosome polymorphism in the Atlantic salmon *Salmo salar*: differences between pure and mixed origin fish // Cytobios. 1993. Vol. 76, N 305. P. 113-116.
- Moreira-Filho O., Bertollo L.A.C., Galetti P.M., Jr. Distribution of sex chromosome mechanisms in neotropical fish and distribution of a ZZ/ZW system in *Parodon hilarii* (Parodontidae) // Caryologia. 1993. Vol. 46, N 2-3. P. 115-125.
- Morescalchi A. The karyotype of two specimens of *Leopelma hochstetteri* (Amphibia Salientia) // Caryologia. 1967. Vol. 21. P. 37-46.
- Morescalchi A. Amphibia // Cytotaxonomy and vertebrate evolution. L.: Acad. Press, 1973. P. 233-348.
- Morescalchi A. Chromosome evolution in the caudate amphibia // Evolut. Biol. Vol. 8. N.Y.; L., 1975. P. 339-387.
- Morescalchi A. New developments in vertebrate cytotaxonomy. I. Cytotaxonomy of the amphibians // Genetica. 1977a. Vol. 50, N 3. P. 179-193.
- Morescalchi A. Adaptation and karyotype in Amphibia // Boll. zool. 1977b. Vol. 44, N 3. P. 287-294.
- Morrow J.E. A new species of *Salvelinus* from the Brooks Range // Biol. Pap. Univ. Alaska. 1973. Vol. 13. P. 1-18.
- Morrow J.E. Analysis of the Dolly varden charr, *Salvelinus malma*, of northwestern North America and northeastern Siberia // Charrs, salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. The Hague: Dr. W. Junk, 1980. P. 323-338.
- Moyzis R.K., Buckingham J.M., Cram L.S., Dani M., Deaven L.L., Jones M.D., Meyne J., Ratliff R.L., Wu J.R. A highly conserved repetitive DNA sequence, (TTAGGG)_n, present at the telomeres of human chromosomes // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 1988. Vol. 85. P. 6622-6626.
- Muramoto J., Azumi J., Fukuoka H. Karyotypes of 9 species of the Salmonidae // Chromos. Inform. Serv. 1974. N 17. P. 20-23.
- Muller H.J. A gene for the fourth chromosome of *Drosophila* // J. Exp. Zool. 1914. Vol. 17, N 3. P. 324-336.

- Muthu S.P. Evidence for the "dissociation" hypothesis of M.J.D. White // *Curr. Sci.* 1987 Vol. 56, N 19. P. 1013-1015.
- Nachman M.W. Meiotic studies of Robertsonian polymorphism in the South American marsh rat, *Holichilus brasiliensis* // *Cytogenet. and Cell Genet.* 1992. Vol. 61, N 1. P. 17-24.
- Nachman M.W., Boyer S.N., Searle J.B., Aquadro Ch.F. Mitochondrial DNA variation and the evolution of Robertsonian chromosomal races of house mice, *Mus domesticus* // *Genetics.* 1994. Vol. 136. P. 1105-1120.
- Nakai Y., Kubota S., Goto Y., Ishibashi T., Davison W., Kohno S. Chromosome elimination in three Baltic, south Pacific and north-east Pacific hagfish species // *Chromosome Res.* 1995. Vol. 3, N 5. P. 321-330.
- Nanda I., Schmid M. Localization of the telomeric (TTAGGG)_n sequence in chicken (*Gallus domesticus*) chromosomes // *Cytogenet. Cell Genet.* 1994. Vol. 65. P. 190-193.
- Nash W.G., O'Brien S.L. A comparative chromosome banding analysis of the Ursidae and their relationship to other carnivores // *Cytogenet. and Cell Genet.* 1987. Vol. 45, N 3-4. P. 206-212.
- Nelson J.S. *Fishes of the World.* N.-Y. etc.: John Wiley & Sons, 1984. 524 pp.
- Nevo E., Filippucci M.G., Redi C., Korol A., Beiles A. Chromosomal speciation and adaptive radiation of mole rats in Asia Minor correlated with increased ecological stress // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1994. Vol. 91, N 17. P. 8160-8164.
- Norden C.R. Comparative osteology of representative salmonid fishes, with particular reference to the grayling (*Thymallus arcticus*) and its phylogeny // *J. Fish. Res. Board Can.* 1961. Vol. 18, N 5. P. 679-791.
- Norden C.R. Evolution and distribution of the genus *Prosopium* // *Biology of coregonid fishes.* Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 1970. P. 67-80.
- Nygren A., Nilsson B., Jahnke M. Cytological studies in Atlantic salmon (*Salmo salar*) // *Ann. Acad. Reg. Sci. Upsaliensis.* 1968. Vol. 12. P. 21-52.
- Nygren A., Nilsson B., Jahnke M. Cytological studies in *Salmo trutta* and *Salmo 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., Leijon U., Nilsson B., Jahnke M. Cytological studies in *Coregonus* from Sweden // *Ann. Acad. Reg. Sci. Upsaliensis.* 1971d. N 15. P. 5-20.
- Ohno S. The enormous diversity in genome sizes of fish as a reflection of nature's extensive experiments with gene duplication // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1970. Vol. 99, N 1. P. 120-132.

- Ohno S.* Major sex-determining genes. Berlin: Springer, 1979. 140 pp.
- Ohno S., Stenius C., Faisst E., Zenzes M.T.* Post-zygotic chromosomal rearrangements in rainbow trout (*Salmo irideus* Gibbons) // Cytogenetics. 1965. Vol. 4, N 2. P. 117-129.
- Ohno S., Muramoto J., Klein J., Atkin N.B.* Diploid-tetraploid relationship in clupeoid and salmonoid fish // Chromosomes Today. Vol. 2. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1969. P. 139-147.
- Ojima Y.* Evolution of the sex chromosomes in Pisces. A review // La Kromosomo. 1982. N 27-28. P. 849-859.
- Ojima Y.* Fish cytogenetics // Chromosomes and evolution of eucaryotic groups. 1. Boca Paton: CRC Press Inc., 1983. P. 111-145.
- Ojima Y., Ueno K., Hayashi M.* A review of the chromosome number in fishes // La Kromosomo. 1976. N 2. P. 19-47.
- Ojima Y., Takai A.* Further cytogenetical studies on the origin of the gold-fish // Proc. Jap. Acad. 1979. Vol. B55, N 7. P. 346-350.
- Ojima Y., Yamano T.* The assignment of the nucleolar organizer in the chromosomes of the funa (*Carassius*, Cyprinidae, Pisces) // Proc. Jap. Acad. 1980. Vol. B56, N 9. P. 551-556.
- Ojima Y., Kurishita A.* A new method to increase the number of mitotic cells in the kidney tissue for fish chromosome studies // Proc. Jap. Acad. 1980. Vol. B56, N 10. P. 610-615.
- Ojima Y., Ueda H.* A karyotypical study of the conger eel (*Conger myriaster*) in in vitro cells, with special regard to the identification of the sex chromosome // Proc. Jap. Acad. 1982. Vol. B58, N 3. P. 56-59.
- Ojima Y., Nakanishi Y., Takai A.* Chromosomal studies of cultured cells from the hybrids between *Huso huso* and *Acipenser ruthenus* // Proc. Jap. Acad. 1986. Vol. B62, N 3. P. 87-90.
- Okada H., Matsumoto H., Yamazaki F.* Functional masculinization of genetic females in rainbow trout // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1979. Vol. 45. P. 413-419.
- Oliveira C., Almeida-Toledo L.F., Toledo-Filho S.A., Foresti F.* Ocorrência de rearranjos robertsonianos e cromossomos B em *Corydoras aeneus* (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae) // Cienc. Cult. 1986. Vol. 38, suppl. P. 881.
- Oliveira C., Almeida-Toledo L.F., Foresti F., Britski H.A., Toledo-Filho S.A.* Chromosome formulae of neotropical freshwater fishes // Rev. brasil. genet. 1988a. Vol. 11, N 3. P. 577-624.
- Oliveira C., Almeida-Toledo L.F., Foresti F., Toledo-Filho S.A.* Supernumerary chromosomes, robertsonian rearrangement and multiple NORs in *Corydoras aeneus* (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae) // Caryologia. 1988b. Vol. 41. P. 227-236.
- Oliveira C., Foresti F.* Occurrence of supernumerary microchromosomes in *Steindach-*

- nerina insulpta* (Pisces, Characiformes, Curimatidae) // Cytobios. 1993. Vol. 76, N 306-307. P. 183-186.
- Oliveira C., Almeida-Toledo L.F., Mori L., Toledo-Filho S.A. Cytogenetic and DNA content studies of armoured catfishes of the genus *Corydoras* (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae) from the southeast coast of Brazil // Rev. brasil. genet. 1993a. Vol. 16, N 3. P. 617-629.
- Oliveira C., Saboya S.M.R., Foresti F. B-chromosome inheritance in *Prochilodus lineatus* (Pisces, Characiformes, Prochilodontidae) // Abstr. 1st B-chromosome Conf., Spain, 21-25 Sept., 1993. 1993b. P. 34.
- Oliveira C., Saboya S.M.R., Foresti F., Senhorini J.A., Bernardino G. Increased B chromosome frequency and absence of drive in the fish *Prochilodus lineatus* // Heredity. 1997. Vol. 79, N 5. P. 473-476.
- Onozato H. Androgenesis in masu salmon // Phisiol. Ecol. Jap. 1989. Spec. Vol. 1. P. 543.
- Onozato H. Direct production of the super male (YY) by androgenesis in amago salmon // IUBS Symp. Biotechnol. Aquat. Anim., Toba City, 25-27 Nov., 1991. Biol. Int. 1993. Spec. Issue N 29. P. 69-71.
- Orzack S.H., Sohn J.J., Kallman K.D., Levin S.A., Johnston R. Maintenance of the three sex chromosome polymorphism in the platyfish, *Xiphophorus maculatus* // Evolution. 1980. Vol. 34, N 4. P. 663-672.
- Park E.-H. A list of the chromosome numbers of fishes // Rev. Coll. Libr. Arts and Sci. Seoul Natur. Univ. 1974. Vol. 20, N 1-2. P. 346-372.
- Park E.-H., Park S.D. A culture technique using marine fish kidney to obtain chromosomes // J. Fish. Res. Board Can. 1979. Vol. 36, N 4. P. 458-461.
- Park E.-H., Grimm H. Distribution of C-band heterochromatin in the ZW sex chromosomes of European and American eels (Anguillidae, Teleostomi) // Cytogenet. and Cell Genet. 1981. Vol. 31, N 3. P. 167-174.
- Partti-Pellinen K.A., Elo K., Palva T.K., Tuunainen P., Hakumaki M.O.K. Mitochondrial DNA variation of *Salvelinus* species found in Finland // J. Fish. Biol. 1991. Vol. 39, suppl. A. P. 87-92.
- Pastori M.C., Fenocchio A.S., Lopez P.A. First description of microchromosome in the Anostomidae fish *Schizodon nasutus* from Argentina // Braz. J. Genet. 1997. Vol. 20, N 3. P. 425-427.
- Pauls E., Bertollo L.A.C. Evidence for a system of supernumerary chromosomes in *Prochilodus scrofa* Steindachner, 1881 (Pisces, Prochilodontidae) // Caryologia. 1983. Vol. 36, N 4. P. 307-314.
- Pauls E., Bertollo L.A.C. Distribution of a supernumerary chromosome system and aspects of karyotypic evolution in the genus *Prochilodus* (Pisces, Prochilodontidae) // Genetica. 1990. Vol. 81, N 2. P. 117-123.

- Pegington C.J., Rees H. Chromosome size in salmon and trout // *Chromosoma*. 1967. Vol 21, N 4. P. 475-477.
- Pendas A.R., Moran P., Garcia-Vazquez E. Multichromosomal location of ribosomal RNA genes and heterochromatin association in brown trout // *Chromosome Res*. 1993. Vol. 1. P. 63-67.
- Pericentric inversions in man. A French collaborative study // *Ann. Genet.* 1986 Vol. 29, N 3. P. 159-168.
- Phillips R.B. Relationships among charrs based on ribosomal DNA sequences // Intern. Charr Symp. 1994: Book of abstracts. Trondheim: Norw. Inst. Nat Res. Publ., 1994.
- Phillips R.B., Zajicek K.D. Q-band chromosomal polymorphism in lake trout (*Salvelinus namaycush*) // *Genetics*. 1982. Vol. 101, N 2. P. 227-234.
- Phillips R.B., Ihssen P.E. Identification of sex chromosomes in lake trout (*Salvelinus namaycush*) // *Cytogenet. and Cell Genet.* 1985. Vol. 39, N 1. P. 14-18.
- Phillips R.B., Zajicek K.D., Utter F.M. Q-band chromosomal polymorphism in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) // *Copeia*. 1985. N 2. P. 273-278.
- Phillips R.B., Ihssen P.E. Inheritance of the Q band chromosomal polymorphisms in lake trout // *J. Hered.* 1986. Vol. 77, N 2. P. 93-97.
- Phillips R.B., Zajicek K.D., Utter F.M. Chromosome banding in salmonid fishes: nucleolar organizer regions in *Oncorhynchus* // *Can. J. Genet. and Cytol.* 1986. Vol. 28. P. 502-510.
- Phillips R.B., Kapuscinski A.R.D. A Robertsonian polymorphism in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) involving the nucleolar organizer region // *Cytogenet. and Cell Genet.* 1987. Vol. 44, N 2-3. P. 148-152.
- Phillips R.B., Hartley S.E. Fluorescent banding patterns of the chromosomes of the genus *Salmo* // *Genome*. 1988. Vol. 30, N 2. P. 193-197.
- Phillips R.B., Kapuscinski A.R.D. High frequency of translocation heterozygotes in odd year populations of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // *Cytogenet. and Cell Genet.* 1988. Vol. 48, N 3. P. 178-182.
- Phillips R.B., Pleyte K.A., Hartley S.E. Stock-specific differences in the number and chromosomal position of the nucleolar organizer regions (NORs) in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) // *Cytogenet. and Cell Genet.* 1988. Vol. 48, N 1. P. 9-12.
- Phillips R.B., Pleyte K.A., Ihssen P.E. Patterns of chromosomal nucleolar organizer region (NOR) variation in fishes of the genus *Salvelinus* // *Copeia*. 1989a. N 1. P. 47-53.
- Phillips R.B., Zajicek K.D., Ihssen P.E. Population differences in chromosome-banding polymorphisms in lake trout // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1989b. Vol. 118. P. 64-73.
- Phillips R.B., Pleyte K.A. Nuclear DNA and salmonid phylogenetics // *J. Fish. Biol.* 1991, Vol. 39, suppl. 1. P. 259-275.
- Phillips R.B., Manley S.A., Daniels T.J. Systematics of the salmonid genus *Salvelinus*

- inferred from ribosomal DNA sequences // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. Vol. 51, suppl. 1. P. 198-204.
- Phillips R.B., Reed K.M., Rab P.* Revised karyotypes and chromosome banding of coregonid fishes from the Laurentian Great Lakes // Can. J. Zool. 1996. Vol. 74. P. 323-329.
- Pleyte K.A., Phillips R.B., Hartley S.E.* Q-band chromosomal polymorphism in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) // Genome. 1989. Vol. 32, N 1. P. 129-133.
- Portella A.L.B.S., Galetti P.M., Jr., Bertollo L.A.C.* Considerations of the chromosome evolution of Tetragonopterinae (Pisces, Characidae) // Rev. brasil. genet. 1988. Vol. 11, N 2. P. 307-316.
- Porto J.I.R., Feldberg E., Nakayama C.M., Falcao J.N.* A checklist of chromosome numbers and karyotypes of Amazonian freshwater fishes // Rev. hydrobiol. trop. 1992. Vol. 25, N 4. P. 287-299.
- Porto J.I.R., Feldberg E.* Is *Callichthys* Linne (Ostariophisy, Siluriformes, Callichthyidae) a monotypic genus? // Acta Amazonica. 1993. Vol. 23, N 2-3. P. 311-314.
- Qumsiyeh M.B., Hamilton M.J., Schlitter D.A.* Problems in using Robertsonian rearrangements in determining monophyly: examples from the genera *Tatera* and *Gerbillurus* // Cytogenet. and Cell Genet. 1987. Vol. 44. P. 198-208.
- Rab P.* Chromosome study of four poeciliid fishes from Cuba // Folia zool. 1984. Vol. 33, N 3. P. 229-234.
- Rab P., Liehman P.* Chromosome study of the Danube salmon *Hucho hucho* (Pisces, Salmonidae) // Folia zool. 1982. Vol. 31, N 2. P. 181-190.
- Rab P., Roth P.* Chromosome studies in European leuciscine fishes (Pisces, Cyprinidae). Aneuploidy due to a B-chromosome in *Rutilus rutilus* // Folia zool. 1989. Vol. 38, N 4. P. 333-337.
- Rab P., Jankun M.* Chromosome studies of coregonine fishes: a review // Biology and Management of Coregonid Fishes (T.N. Todd, M. Luczynski, eds). Pol. Arch. Hydrobiol. 1992. Vol. 39, N 3-4. P. 523-532.
- Rab P., Reed K.M., de Leon F.A.P., Phillips R.B.* A new method for detecting nucleolus organizer regions in fish chromosomes using denaturation and propidium iodide staining // Biotech. Histochem. 1996. Vol. 71, N 3. P. 157-162.
- Ramirez S.A.* A modified technique for fish karyotype analysis using scale epithelium // Copeia. 1980. N 3. P. 543-545.
- Rattner J.B., Lin C.C.* Centromere organization in chromosomes of the mouse // Chromosoma. 1985. Vol. 92. P. 325-329.
- Redi C.A., Beltrami L., Capanna E., Ferri E., Noack G., Winking H.* New data on the karyotype variability of mouse // Ric. sci. ed. educ. perm. 1979, suppl. N 6. P. 188-189.
- Redi C.A., Garagna S., Mazzini G., Winking H.* Pericentromeric heterochromatin and

- A-T contents during Robertsonian fusion in the house mouse // *Chromosoma*. 1986. Vol. 94, N 1. P. 31-35.
- Reed K.M., Phillips R.B. Molecular characterization and cytogenetic analysis of highly repeated DNAs of lake trout, *Salvelinus namaycush* // *Chromosoma*. 1995. Vol. 101. P. 242-251.
- Reed K.M., Bohlander S.K., Phillips R.B. Microdissection of the Y chromosome and fluorescence in situ hybridization analysis of the sex chromosomes of lake trout, *Salvelinus namaycush* // *Chromosome Res.* 1995. Vol. 3. P. 221-226.
- Rees H. The question of polyploidy in the Salmonidae // *Chromosoma*. 1964. Vol. 15, N 3. P. 275-279.
- Rees H. The chromosomes of *Salmo salar* // *Chromosoma*. 1967. Vol. 21, N 4. P. 472-474.
- Refstie T., Stoss J., Donaldson E.M. Production of all female coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) by diploid gynogenesis using irradiated sperm and cold shock // *Aquaculture*. 1982. Vol. 29. P. 67-82.
- Reshetnikov Yu.S. An overview of research on coregonids in the USSR // *Biology and Management of Coregonid Fishes* (T.N. Todd, M. Luczynski, eds). Pol. Arch. Hydrobiol. 1992. Vol. 39, N 3-4. P. 587-598.
- Rishi K.K. A preliminary report on the karyotypes of eighteen marine fishes // *Res. Bull. Punjab Univ. (N.S.)*. 1973. Vol. 24, N 3-4. P. 161-162.
- 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. Current status of fish cytogenetics // *Fish genetics in India*. New Delhi: Noday & Tomorrow's Printers and Publishers, 1989. P. 1-20.
- Rishi K.K., Gaur P. Cytological female heterogamety in jet-black molly, *Mollienesia sphenops* // *Curr. Sci.* 1976. Vol. 45, N 18. P. 669-670.
- Roberts F.L. Chromosomal polymorphism in North American landlocked *Salmo salar* // *Can. J. Genet. and Cytol.* 1968. Vol. 10, N 4. P. 865-875.
- Roberts F.L. Atlantic salmon (*Salmo salar*) chromosomes and speciation // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1970. Vol. 99, N 1. P. 105-111.
- Robinson J.A., Bickton K.E. Quinacrine fluorescence of variant and abnormal human Y-chromosomes // *Chromosoma*. 1971. Vol. 35. P. 342-352.
- Romera F., Vega J.M., Diez M., Puertas M.J. B chromosome polymorphism in Korean rye populations // *Heredity*. 1989. Vol. 62, N 1. P. 117-121.
- Rounsefell G.A. Relationships among North American Salmonidae // *Fish. Bull. Fish Wildlife Serv.* 1962. Vol. 62, N 209. P. 235-269.
- Ryttman H., Tegelstrom H. Avian speciation. Investigations of chromosomes and proteins in relation to speciation in birds // *Acta Univ. Uppsal. Abstr. Uppsala Diss. Fac. Sci.* 1981. N 603. 20 pp.
- Sajdak S.L., Phillips R.B. Phylogenetic relationships among *Coregonus* species inferred

- from the DNA sequence of the first internal transcribed spacer (ITS1) of ribosomal DNA // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1997. Vol. 54, N 7 P. 1494-1503.
- Salceda V.M., Anderson W.W.* Rare male mating advantage in a natural population of *Drosophila pseudoobscura* // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1988. Vol. 85, N 24 P. 9870-9874.
- Salvador L.B., Moreira-Filho O.* B chromosomes in *Astianax scabripinnis* (Pisces, Characidae) // Heredity. 1992. Vol. 69, N 1. P. 50-56.
- Sanford C.P.J.* The phylogenetic relationships of salmonoid fishes // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool). 1990. Vol. 56, N 2. P. 145-153.
- 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 4. P. 389-394.
- Savvaitova K.A.* Taxonomy and biogeography of charrs in the Palearctic // Charrs, Salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. The Hague: Dr. W.Junk, 1980. P. 281-294.
- Savvaitova K.A.* Structure of fish species in high latitudes and high altitudes // 75th Ann. Meet. Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol., June 15-19, 1995: Abstr. Edmonton, Canada. 1995. P. 175.
- Schmid M., Sims S.H., Haaf T., Macgregor H.C.* Chromosome banding in Amphibia. X. 18S and 28S ribosomal RNA genes, nucleolus organizers and nucleoli in *Gastrotheca riobambae* // Chromosoma. 1986. Vol. 94, N 2. P. 139-145.
- Schmid M., Vitelli L., Batistoni R.* Chromosome banding in Amphibia. XI. Constitutive heterochromatin, nucleolus organizers, 18S+28S and 5S ribosomal RNA genes in Ascaphidae, Pipidae, Discoglossidae and Pelobatidae // Chromosoma. 1987. Vol. 95, N 4. P. 271-284.
- Schmid M., Steinlein C., Feichtinger W., Almeida C.G., Duellman W.E.* Chromosome banding in Amphibia. XIII. Sex chromosomes, heterochromatin and meiosis in marsypial frogs (Anura, Hylidae) // Chromosoma. 1988. Vol. 97, N 1. P. 33-42.
- Schmid M., Steinlein C., Feichtinger W.* Chromosome banding in Amphibia. XVII. First demonstration of multiple sex chromosomes in amphibians: *Eleutherodactylus maussii* (Anura, Leptodactylidae) // Chromosoma. 1992. Vol. 101, N 5-6. P. 284-292.
- Schmidtke J., Atkin N.B., Engel W.* Gene action in fish of tetraploid origin. II. Cellular and biochemical parameters in clupeoid and salmonoid fish // Biochem. Genet. 1975. Vol. 13. P. 301-309.
- Schmidtke J., Zenzes M.T., Weiler C., Bross K., Engel W.* Gene action in fish of tetraploid origin. IV. Ribosomal DNA ammount in clupeoid and salmonoid fish // Biochem. Genet. 1976. Vol. 14, N 3/4. P. 293-297.
- Schmidtke J., Schmitt E., Matzke E., Engel W.* Non-repetitive DNA sequence in phylogenetically diploid and tetraploid teleostean species of the family Cyprinidae and the order Isospondyli // Chromosoma. 1979. Vol. 75. P. 185-198.

- Schmidtke J., Kandt I. Single-copy DNA relationships between diploid and tetraploid teleostean fish species // *Chromosoma*. 1981. Vol. 83. P. 191-197.
- Schubert I., Rieger R. Alteration by centric fission of the diploid chromosome number in *Vicia faba* L. // *Genetica*. 1990. Vol. 81, N 1. P. 67-69.
- Sharma T., Garg G.S. Constitutive heterochromatin and karyotype variation in Indian pygmy mouse, *Mus dunni* // *Genet. Res.* 1975. Vol. 25, N 2. P. 189-191.
- 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. 77-97.
- Simon R.C., Dollar A.M. Cytological aspects of speciation in two North American teleosts, *Salmo gairdneri* and *Salmo clarki lewisi* // *Can. J. Genet. and Cytol.* 1963. Vol. 5, N 1. P. 43-49.
- Singh L., Purdom I.F., Jones K.W. Sex chromosome associated satellite DNA: evolution and conservation // *Chromosoma*. 1980. Vol. 79, N 2. P. 137-157.
- Sites J.W., Bickham J.W., Haiduk M.W. Derived X chromosome in the turtle genus *Staurotypus* // *Science*. 1979. Vol. 206. P. 1410-1412.
- Sljepcevic P. Telomeres and mechanisms of Robertsonian fusion // *Chromosoma*. 1998. Vol. 107. P. 136-140.
- Smith G.R., Todd T.N. Morphological cladistic study of coregonine fishes // *Biology and Management of Coregonid Fishes* (T.N. Todd, M. Luczynski, eds). *Pol. Arch. Hydrobiol.* 1992. Vol. 39, N 3-4. P. 479-490.
- Sola L., Cataudella S., Capanna E. New developments in vertebrate cytotaxonomy. III. Karyology of bony fishes: A review // *Genetica*. 1981. Vol. 54, N 3. P. 285-328.
- Sola L., Camerini B., Cataudella S. Cytogenetics of Atlantic eels: C- and G-banding, nucleolus organizer regions and DNA content // *Cytogenet. and Cell Genet.* 1984. Vol. 38, N 3. P. 206-210.
- Sola L., Arcangeli R., Cataudella S. Nucleolus organizer chromosomes in teleostean species of tetraploid origin, *Cyprinus carpio* // *Cytogenet. and Cell Genet.* 1986. Vol. 42, N 4. P. 183-186.
- Sola L., Natili G.L., Cataudella S. Chromosome variability in introduced whitefishes (genus *Coregonus*) from two lakes in central Italy // *Copeia*. 1989. N 1. P. 189-192.
- Sola L., Monaco P.J., Rasch E.M. Cytogenetics of bisexual/unisexual species of *Poecilia*. I. C-bands, Ag-NOR polymorphisms, and sex chromosomes in three populations of *Poecilia latipinna* // *Cytogenet. and Cell Genet.* 1990. Vol. 53, N 2-3. P. 148-154.
- Sola L., Rossi A.R., Iaselli V., Rasch E.M., Monaco P.J. Cytogenetics of bisexual/unisexual species of *Poecilia*. II. Analysis of heterochromatin and nucleolar organizer regions in *Poecilia mexicana mexicana* by C-banding and DAPI, chromomycin A₃, and silver staining // *Cytogenet. and Cell Genet.* 1992a. Vol. 60. P. 229-235.

- Sola L., Iaselli V., Rossi A.R., Rasch E.M., Monaco P.J.* Cytogenetics of bisexual/unisexual species of *Poecilia*. III. The karyotype of *Poecilia formosa*, a gynogenetic species of hybrid origin // Cytogenet. and Cell Genet. 1992b. Vol. 60. P. 236-240.
- Sola L., Cordisco C., Bressanello S., Cataudella S.* Cytogenetic characterization of the North American white sturgeon *Acipenser transmontanus* (Pisces, Acipenseridae) // Fishes and their environment. VIII Congr. Soc. Europ. Ichthyol.: Abstr. Oviedo, Spain, 1994. P. 64-65.
- Son J.K.* Cytogenetic studies of polyploidy manipulation // Korean J. Anim. Reprod. 1989. Vol. 13, N 1. P. 49-55.
- Stange E.A.R., Almeida-Toledo L.F.* Supernumerary B chromosomes restricted to males in *Astyanax scabripinnis* (Pisces, Characidae) // Rev. brasil. genet. 1993. Vol. 16, N 3. P. 601-615.
- Stearley R.F., Smith G.R.* Phylogeny of the Pacific trout and salmon (*Oncorhynchus*) and genera of the family Salmonidae // Trans. Amer. Fish. Soc. 1993. Vol. 122, N 1. P. 1-33.
- Stubblefield E., Wray W.* Architecture of the chinese hamster metaphase chromosome // Chromosoma. 1971. Vol. 32, N 3. P. 262-294.
- Sumner A.T.* A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin // Exp. Cell Res. 1972. Vol. 75. P. 304-306.
- Svärdson G.* Chromosome studies on Salmonidae // Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm. 1945. N 23. P. 3-151.
- Svärdson G.* The coregonid problem. VI. The Palearctic species and their intergrades // Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm. 1957. N 38. P. 267-356.
- Svärdson G.* Speciation of Scandinavian *Coregonus* // Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm. 1979. N 57. P. 3-95.
- Switonski M., Gustavsson I., Höjer K., Plöen L.* Synaptonemal complex analysis of the B-chromosomes in spermatocytes of the silver fox (*Vulpes fulvus* Desm.) // Cytogenet. and Cell Genet. 1987. Vol. 45, N 2. P. 84-92.
- Switonski M., Gustavsson I.* Centric-fusion translocation and whole arm heterochromatin in the karyotype of the blue fox (*Alopex lagopus* L.): Synaptonemal complex analysis // Cytogenet. and Cell Genet. 1991. Vol. 57, N 1. P. 1-8.
- Takai A., Ojima Y.* Some features on the nucleolus organizer regions in the chromosomes of the cyprinid fishes. A preliminary report // Proc. Jap. Acad. 1984. Vol. B60, N 10. P. 410-413.
- Takai A., Ojima Y.* Characteristics of chromosomes and electrophoretic patterns of muscle protein and lactate dehydrogenase in fish of genus *Carassius* (Cypriniformes) // Cytologia. 1990. Vol. 55, N 2. P. 255-263.
- Taniguchi N., Kijima A., Fukai J., Inada Y.* Conditions to induce triploid and

- gynogenetic diploid in ayu *Plecoglossus altivelis* // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1986. Vol. 52, N 1. P. 49-53.
- Tegelström H., Rytman H. Chromosomes in birds (Aves): evolutionary implications of macro- and microchromosome numbers and lengths // Hereditas. 1981. Vol. 94, N 2. P. 225-233.
- Therman E., Susman B., Denniston C. The non-random participation of human acrocentric chromosomes in Robertsonian translocations // Ann. Hum. Genet. 1989. Vol. 53, N 1. P. 49-65.
- Thorgaard G.H. Robertsonian polymorphism and constitutive heterochromatin distribution in chromosomes of the rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // Cytogenet. and 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. and Cytol. 1978. Vol. 20, N 3. P. 349-354.
- Thorgaard G.H. Chromosome 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. 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. P. 546-550.
- Todd N.B. Karyotypic fissioning and canid phylogeny // J. Theor. Biol. 1970. Vol. 26. P. 445-448.
- Toledo-Filho S.A. Chromosome formulae of neotropical freshwater fishes // Rev. brasil. genet. 1988. Vol. 11, N 3. P. 577-624.
- 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.
- Turner B.J., Grudzien T.A., Adkisson K.P., Worrell R.A. Extensive chromosomal divergence within a single river basin in the goodeid fish *Ilyodon furcidens* // Evolution. 1985. Vol. 39, N 1. P. 122-134.
- Ueda T. Cytogenetical characters of 4 species of the salmonid fishes // Bull. Fac. Educ. Utsunomiya Univ. 1983. N 34. P. 53-61.
- Ueda T. The nucleolus organizer regions in the chromosomes of three species in the genus *Salvelinus* (Salmonidae) // Bull. Fac. Educ. Utsunomyia Univ. 1987. N 37. P. 67-73.
- Ueda T., Ojima Y. Geographic and chromosomal polymorphism in the iwana (*Salvelinus leucomaenis*) // Proc. Jap. Acad. 1983a. Vol. B59, N 8. P. 259-262.
- Ueda T., Ojima Y. Karyotypes with C-banding patterns of two species in the genus

- Salvelinus* of the family Salmonidae // Proc. Jap. Acad. 1983b. Vol. B59, N 10. P. 343-346.
- Ueda T., Ojima Y. Karyological characteristics of the brown trout, the Japanese char and their hybrids // Proc. Jap. Acad. 1984a. Vol. B60, N 7. P. 249-252.
- Ueda T., Ojima Y. Sex chromosomes in the kokanee salmon *Oncorhynchus nerka* Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1984b. Vol. 60, N 9. P. 1495-1498.
- Ueda T., Ojima Y. Sex chromosomes in the rainbow trout *Salmo gairdneri* // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1984c. Vol. 60, N 9. P. 1499-1504.
- Ueda T., Ojima Y., Sato R., Fukuda Y. Triploid hybrids between female rainbow trout and male brook trout // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1984 Vol. 50. P. 1331-1336.
- Ueda T., Ojima Y., Naka K. Chromosomal polymorphisms in the Biwa trout (Salmonidae) with the increase or decrease in constitutive heterochromatin // Proc. Jap. Acad. 1985. Vol. B61, N 10. P. 483-485.
- Ueda T., Sato R., Kobayashi J. Silver-banded karyotypes of the rainbow trout and the brook trout and their hybrids: disappearance in allotriploids of Ag-NORs originated from the brook trout // Jap. J. Genet. 1988. Vol. 63, N 3. P. 219-226.
- Ueda T., Kobayashi J. Disappearance of Ag-NORs originated from maternal species in hybrids between female Atlantic salmon and male brown trout // Chromos. Inform. Serv. 1990. N 49. P. 25-26.
- Ueda T., Fukuda H., Kobayashi J. Karyological study of the Dolly varden *Salvelinus malma* from Alaska // Jap. J. Ichthyol. 1991. Vol. 37, N 4. P. 354-357
- Van Delden W., Kamping A. The association between the polymorphism at the Adh and aGpdh loci and the In(2L)t inversion in *Drosophila melanogaster* in relation to temperature // Evolution. 1989. Vol. 43, N 3. P. 775-793.
- Venere P.C., Galetti P.M., Jr. Natural triploidy and chromosome B in the fish *Curimata modesta* (Curimatidae, Characiformes) // Rev. brasil. genet. 1985. Vol. 8, N 4. P. 681-687.
- Vitturi R., Carbone P., Catalano E., Macaluso M. Chromosome polymorphism in *Gobius paganellus* Linneo 1758 (Pisces, Gobiidae) // Biol. Bull. 1984. Vol. 167, N P. 658-668.
- Vitturi R., Colombero D., Catalano E. Intra-populational chromosome polymorphisms in four teleost species // Cytobios. 1993. Vol. 75, N 302-303. P. 171-182.
- Volobuev V.T. B-chromosomes system of the mammals // Caryologia. 1981. Vol. 34, N 1. P. 1-23.
- Vorontsov N.N. The evolution of the sex chromosomes // Cytotaxonomy and vertebrate evolution. L.: Acad. Press, 1973. P. 619-657.
- Vorontsov N.N., Lyapunova E.A., Borisov Yu.M., Dovgal V.Ye. Variability of sex chromosomes of mammals // Genetica. 1980. Vol. 52-53. P. 361-372.

- Vujosevic M., Zivkovic S., Rimsa D., Jurisic S., Cakic P. The chromosomes of 9 fish species from Dunav basin in Yugoslavia // Acta biol. Jugosl.-Ichthyol. 1983. N 15. P. 29-40.
- Wada M.Y., Lim Y., Wurster-Hill D.H. Banded karyotype of a wild-caught male Korean raccoon dog, *Nyctereutes procyonoides koreensis* // Genome. 1991. Vol. 34, N 2. P. 302-306.
- Wahl R.W. Chromosome morphology in lake trout *Salvelinus namaycush* // Copeia. 1960. N 1. P. 16-20.
- Walbaum J.J. Petri Artedi sueci Genera Piscium. Ichthyologiae pars III. Ant. Ferdin. Rose, Grypeswaldiae. 1792. 723 pp.
- Wall W.J., Butler L.J. Classification of Y chromosome polymorphisms by DNA content and C-banding // Chromosoma. 1989. Vol. 97. P. 296-300.
- Wallace B.M.N., Searle J.B., Everett C.A. Male meiosis and gametogenesis in wild house mice (*Mus musculus domesticus*) from a chromosomal hybrid zone: a comparison between «simple» Robertsonian heterozygotes and homozygotes // Cytogenet. and Cell Genet. 1992. Vol. 61, N 3. P. 211-220.
- Walsh J.B. Rate of accumulation of reproductive isolation by chromosome rearrangements // Amer. Natur. 1982. Vol. 120, N 4. P. 510-532.
- Ward O.G. Chromosome studies in Japanese raccoon dogs: X-chromosomes, supernumeraries, and heteromorphism // Mammal. Chromosomes Newslett. 1984. Vol. 25, N 1-2. P. 34.
- Ward O.G., Wurster-Hill D.H., Ratty F.J., Song Y. Comparative cytogenetics of Chinese and Japanese raccoon dogs, *Nyctereutes procyonoides* // Cytogenet. and Cell Genet. 1987. Vol. 45. P. 177-186.
- Wayne P.K., Nash W.G., O'Brien S.J. Chromosomal evolution of the Canidae. I. Species with high diploid numbers // Cytogenet. and Cell. Genet. 1987a. Vol. 44, N 2-3. P. 123-133.
- Wayne P.K., Nash W.G., O'Brien S.J. Chromosomal evolution of the Canidae. II. Divergence from the primitive carnivore karyotype // Cytogenet. and Cell. Genet. 1987b. Vol. 44, N 2-3. P. 134-141.
- White M.J.D. Models of speciation // Science. 1968. Vol. 159, N 3819. P. 1065-1070.
- White M.J.D. Animal cytology and evolution. Cambridge: Univ. Press, 1973. 961 pp.
- Wilson C.C., Hebert P.D.N., Reist J.D. Phylogeography and postglacial dispersal of arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in North America // Intern. Charr Symp. 1994: Book of Abstracts. Trondheim: Norw. Inst. Nat. Res. Publ., 1994.
- Wilson G.M., Thomas W.K., Beckenbach A.T. Intra- and inter-specific mitochondrial DNA sequence divergence in *Salmo*: rainbow, steelhead, and cutthroat trouts // Can. J. Zool. 1985. Vol. 63, N 9. P. 2088-2094.
- Wilson G.M., Thomas W.K., Beckenbach A.T. Mitochondrial DNA analysis of pacific

- northwest populations of *Oncorhynchus tshawytscha* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1987. Vol. 44, N 7. P. 1301-1305.
- Woznicki P., Jankun M. Chromosome polymorphism of Atlantic salmon (*Salmo salar*) from the River Dzwina, Baltic Sea Basin: arm length and NOR location variation of the eight chromosome // Can. J. Zool. 1994. Vol. 72, N 2. P. 364-387
- Woznicki P., Rab P., Jankun M. New cytotype of a highly polymorphic NOR bearing chromosome pair in Atlantic salmon *Salmo salar* // Cytobios. 1994. Vol. 79, N 316. P. 59-62.
- Woznicki P., Jankun M., Luczynski M. Chromosome studies in brown trout (*Salmo trutta* m. *fario*) from Poland: hypothetical evolution of the 11th, 12th and 14th chromosome pairs in the *Salmo* karyotype // Cytobios. 1997. Vol. 91. P. 207-214.
- Woznicki P., Jankun M., Luczynski M. Chromosome polymorphism in *Salmo trutta* morpho *lacustris* from Poland, Wdzydze Lake population: Variation in the short arm length of chromosome eleven // Aquat. Sci. 1998. Vol. 60, N 4. P. 367-375.
- Wright J.E. Chromosome number in trout // Progr. Fish-Cult. 1955. Vol. 17, N 2. P. 172-176.
- Yamamoto K., Ojima Y. A PHA-culture method for cell from renal tissue of teleosts // Jap. J. Genet. 1973. Vol. 3. P. 235-238.
- Yamazaki F. A chromosome study of the ayu, a salmonid fish // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1971. Vol. 37, N 8. P. 707-710.
- Yamazaki F. Sex control and manipulation in fish // Aquaculture. 1983. Vol. 33, N 1-4. P. 329-354.
- Yamazaki F., Onozato H., Arai K. The chopping method for obtaining permanent chromosome preparation from embryos of teleost fishes // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1981. Vol. 47, N 7. P. 963.
- Yosida T.H. The karyotype of *Rattus villosissimus* resulted from Robertsonian fission of small metacentrics // Proc. Jap. Acad. 1979. Vol. B55, N 10. P. 497-501.
- Yosida T.H., Wada M.Y., Ward O.Y. Karyotype of a Japanese raccoon dog with 40 chromosomes including two supernumeraries // Proc. Jap. Acad. 1983. Vol. B59, N 8. P. 267-270.
- Yosida T., Wada M. Cytogenetical studies on the Japanese raccoon dog. IV. Robertsonian fission of three chromosome pairs, nos. 5, 8, and 11, found in a specimen collected from Kanagawa-ken, with regard to the numerical variation of B-chromosomes // Proc. Jap. Acad. 1984. Vol. B60, N 8. P. 293-296.
- Zenzes M.T., Voiculescu I. C-banding patterns in *Salmo trutta*, a species of tetraploid origin // Genetica. 1975. Vol. 45, N 4. P. 531-536.
- Zouros E. On the role of chromosomal inversions in speciation // Evolution. 1982. Vol. 36, N 2. P. 414-416.

ОГЛАВЛЕНИЕ

<i>Введение</i>	5
<i>Глава 1. Методы исследования кариотипов применительно к лососевым рыбам</i>	8
<i>Глава 2. Изменчивость кариотипов лососевых рыб</i>	15
2.1. <i>Изменчивость числа хромосом на основе робертсоновских перестроек</i>	17
2.2. <i>Изменчивость числа хромосомных плеч</i>	33
2.3. <i>Изменчивость ядрышкообразующих районов хромосом</i>	45
2.4. <i>Изменчивость гетерохроматиновых районов хромосом</i>	58
2.5. <i>Добавочные (В-) хромосомы</i>	62
<i>Глава 3. Половые хромосомы в кариотипах лососевых рыб</i>	81
3.1. <i>Генетическая дифференциация половых хромосом лососевых рыб</i>	84
3.2. <i>Морфологическая дифференциация половых хромосом лососевых рыб</i>	89
3.3. <i>Механизмы дифференциации половых хромосом лососевых рыб</i>	105
<i>Глава 4. Эволюция кариотипов лососевых рыб</i>	107
4.1. <i>Полиплоидное происхождение и предковый кариотип лососевых рыб</i>	107
4.2. <i>Направление и механизмы эволюции кариотипов лососевых рыб</i>	118
4.3. <i>Дивергенция кариотипов сиговых рыб</i>	124
4.4. <i>Дивергенция и эволюция кариотипов гольцовых рыб</i>	141
4.5. <i>Кариология и таксономия лососевых рыб</i>	163
<i>Заключение</i>	176
<i>Приложение 1. Объем исследованного материала</i>	178
<i>Приложение 2. Изменчивость кариотипов лососевых рыб Salmoninae</i>	179
<i>Приложение 3. Изменчивость кариотипов сиговых рыб Coregoninae</i>	181
<i>Приложение 4. В-хромосомы в кариотипах рыб</i>	183
<i>Литература</i>	186

CONTENTS

<i>Chapter 1</i>	Methods of karyotype research with reference to salmonid fishes	5
<i>Chapter 2.</i>	Karyotype variability in salmonid fishes	8
	2.1. <i>Variability of chromosome number on the basis of Robertsonian rearrangements</i>	17
	2.2. <i>Variability of chromosome arm number</i>	33
	2.3. <i>Variability of nuclear organizer regions of chromosomes</i>	45
	2.4. <i>Variability of heterochromatic regions of chromosomes</i>	58
	2.5. <i>Additional (B-) chromosomes</i>	62
<i>Chapter 3.</i>	Sex chromosomes in karyotypes of salmonid fishes	81
	3.1. <i>Genetic differentiation of sex chromosomes in salmonid fishes</i>	84
	3.2. <i>Morphological differentiation of sex chromosomes in salmonid fishes</i>	89
	3.3. <i>Mechanisms of sex chromosome differentiation in salmonid fishes</i>	105
<i>Chapter 4.</i>	Karyotype evolution in salmonid fishes	107
	4.1. <i>Polyploid origin and ancestral karyotype of salmonid fishes</i>	107
	4.2. <i>Direction and mechanisms of karyotype evolution in salmonid fishes</i>	118
	4.3. <i>Divergence of karyotypes in coregonid fishes</i>	124
	4.4. <i>Divergence and evolution of karyotypes in char fishes</i>	141
	4.5. <i>Karyology and taxonomy of salmonid fishes</i>	163
	Conclusion	176
	Appendix 1. Material studied	178
	Appendix 2. Karyotype variability in salmonid fishes	179
	Appendix 3. Karyotype variability in coregonid fishes	181
	Appendix 4. B-chromosomes in karyotypes of fishes	183
	Literature	186

Сергей Владимирович ФРОЛОВ

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЭВОЛЮЦИЯ
КАРИОТИПОВ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ**

Научное издание

Отпечатано с оригинал-макета, изготовленного в
Институте биологии моря ДВО РАН
С.В. Фроловым, минуя редподготовку

Изд. лиц. ЛР № 040118 от 15.10.96 г.
Подписано к печати 05.10.2000 г.
Формат 60х90/16. Печать офсетная.
Усл.п.л.14,31. Уч.-изд.л. 13,89.
Тираж 300. Заказ 206

Отпечатано в типографии издательства «Дальнаука»
ДВО РАН, 690041, Владивосток, ул. Радио, 7