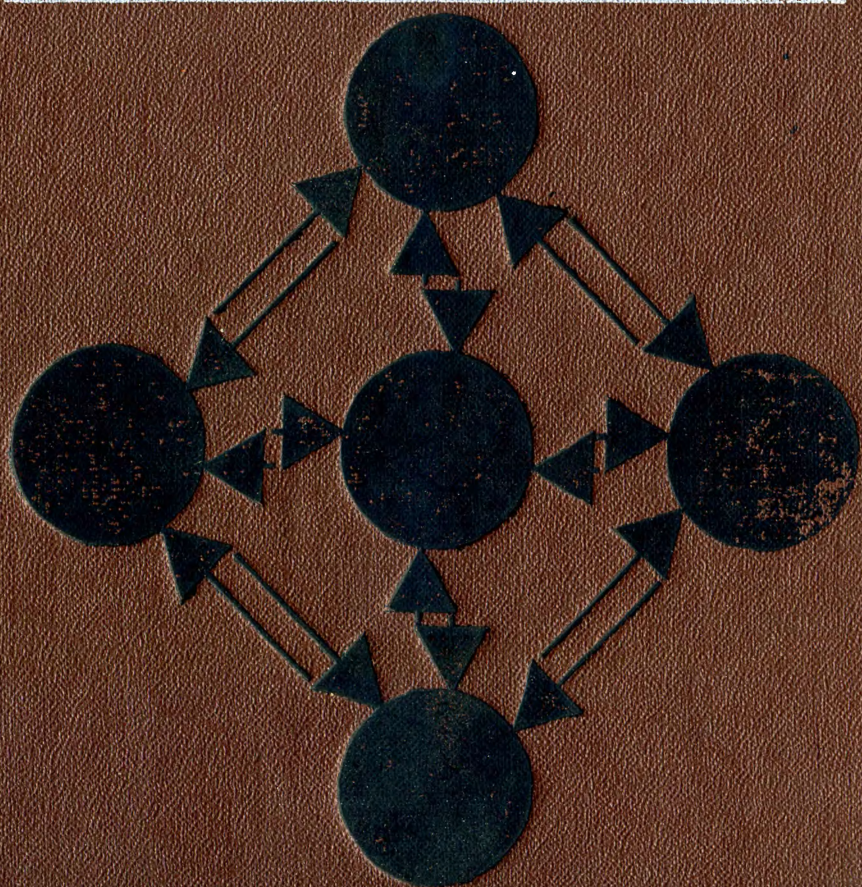


Ю. П. АЛТУХОВ

ПОПУЛЯЦИОННАЯ
ГЕНЕТИКА РЫБ



Ю П АЛТУХОВ

ПОПУЛЯЦИОННАЯ
ГЕНЕТИКА РЫБ

МОСКВА
ПИЩЕВАЯ ПРОМЫШЛЕННОСТЬ
1974

Популяционная генетика рыб. Алтухов Ю. П., 1974

В книге рассматриваются оригинальные данные, полученные в ходе многолетних исследований дивергенции вида у рыб с позиций и методами популяционной и биохимической генетики. На сравнительном материале доказывается, что в популяционной организации вида безотносительно к его экологическим особенностям возможно вычленение двух качественно отличающихся уровней структуры. Во-первых, исторически сложившихся, генетически стабильных популяционных систем, соответствующих математическим моделям подразделенных популяций и, во-вторых, структурных компонентов таких систем — более элементарных, подчас весьма изменчивых популяционных единиц, формально соответствующих модели «менделевской популяции».

Значение такой организации вида обсуждается в связи с проблемами рационального рыбного хозяйства и в эволюционном аспекте.

Таблиц 39. Рисунков 70. Список литературы — 474 названия.

Рецензенты: *д-р биол. наук В. С. КИРПИЧНИКОВ,*
канд. биол. наук С. М. КОНОВАЛОВ.

© Издательство «Пищевая промышленность», 1974 г.

А $\frac{31705-133}{044(01)-74}$ 133—74

ВВЕДЕНИЕ

Все бисексуальные виды растений и животных представлены более или менее изолированными, воспроизводимыми в поколениях группировками — популяциями, биологические особенности которых нельзя свести к простой сумме свойств слагающих их организмов. Как аксиома воспринимается теперь утверждение о том, что популяция — основная единица эволюционного процесса. Необходимо еще учесть, что она же — основной объект практической деятельности человека, особенно в таких ее сферах, как охотничье, лесное и рыбное хозяйство.

Экономическое значение рыбных популяций достаточно велико. Так, если в 1938 г. во всем мире было добыто 16,4 млн. т рыбы, то в 1960 г. улов почти удвоился, а к 1969 г. вырос примерно в 3 раза. Такая тенденция развития рыболовства диктуется возрастающей потребностью человечества в белковой пище. Однако уже сейчас запасы многих рыб находятся «на пределе», а для отдельных видов характерно катастрофическое снижение численности.

Почему же уменьшаются казалось бы неисчерпаемые запасы? На первый взгляд, ответ прост: чрезмерно возросло давление промысла или изменились исторически сложившиеся условия жизни. Однако накапливается все больше данных, свидетельствующих о том, что сокращение численности рыб может быть связано и с недоучетом структурной организации промысловых видов — их расчлененности на изолированные популяции.

Следовательно, в той мере, в какой хозяйственно-важные свойства популяций являются производными от их генных фондов, соответствующий подход к распознаванию и идентификации таких сообществ, а также к выяснению факторов их устойчивости и изменчивости может иметь решающее значение в создании научных основ рационального рыбного хозяйства. Этот же подход имеет и общебиологический аспект, так как популяционно-генетические данные уже сами по себе требуют оценки под углом зрения современных представлений по проблеме вида и видообразования.

Тем не менее, несмотря на большие успехи, достигнутые популяционной генетикой как в части разработки математиче-

ского аппарата, так и в исследованиях природных и лабораторных популяций, вопросы генетики популяций рыб до недавних пор разрабатывались лишь фрагментарно, будучи ограниченными двумя-тремя полиморфными непромысловыми видами. В последние годы благодаря успехам иммунологической и биохимической генетики произошли существенные перемены: практически у всех экономически ценных видов рыб открыты генетически полиморфные системы групп крови и различных белков, что дало возможность вплотную подойти к решению многих важных вопросов популяционной биологии рыб с позиций и методами генетики.

Настоящее исследование посвящено сравнительному генетико-биохимическому анализу популяционной структуры вида. При организации и проведении исследований мы стремились:

1) выявить наследственную изменчивость у различных по экологии видов и на пути широкого геногеографического анализа использовать соответствующие маркёры для решения ряда конкретных задач распознавания и идентификации изолированных популяций, так называемых локальных стад или рас;

2) выяснить особенности внутренней организации таких сообществ и на этой основе попытаться охарактеризовать популяцию рыб как объект генетического исследования и хозяйственной деятельности;

3) оценить значение генетической дивергенции вида у рыб с точки зрения современной эволюционной теории.

Получены материалы по генетике и биологии популяций морского окуня, европейского анчоуса и тихоокеанских лососей.

Европейский анчоус *Engraulis encrasicolus* L. представлен в нашем материале двумя географическими расами: азовской (*E. e. maeoticus* Pusanov) и черноморской (*E. e. ponticus* Alex.). Иммуногенетические исследования проводились на экспедиционных судах Азовско-Черноморского научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (АзчерНИРО). В январе—марте 1963 г. (Черное море) и в июле 1963 г. (Азовское море) в работах участвовал автор. В этих экспедициях у анчоуса были обнаружены группы крови. Остальные работы свелись к серии детальных съемок пространственно-временного распределения фенотипов в основном в Азовском море (1964—1966 гг.) и проводились под нашим руководством сотрудником АзчерНИРО В. В. Лиманским.

Материал, отражающий изменчивость антигенных свойств красных кровяных клеток клюворылого окуня, собран в Нью-

фаундлендском районе в экспедициях в Северо-Западную Атлантику (в июле — октябре 1964 и 1965 гг.).

Исследования особенностей стад тихоокеанских лососей в отношении разнообразных генетических маркеров — электрофоретических вариантов белков и изоферментов — выполнены при непосредственном участии автора в экспедициях лаборатории генетики Института биологии моря Дальневосточного научного центра АН СССР на Сахалин, Камчатку и Курильские острова (1968—1972 гг.). Работа с лососями еще далека от завершения, поэтому в настоящем исследовании будет представлена лишь часть информации о нескольких стадах кеты и одном стаде нерки; этот раздел работы носит законченный характер, соответствуя поставленным задачам.

В последней главе мы рассматриваем межвидовую изменчивость белков, генетически мономорфных внутри вида. Эта линия анализа, логически обусловленная некоторыми общими следствиями из популяционно-генетического раздела работы, опирается главным образом на собственные материалы автора и сотрудников лаборатории генетики ИБМ ДВНЦ АН СССР.

Понятно, что вся эта работа могла быть выполнена лишь коллективом исследователей, и автор сердечно благодарит своих ближайших сотрудников и коллег, внесших важный экспериментальный вклад в разработку проблемы, — В. В. Лиманского, А. Н. Паюсову, Г. Н. Нефедова, Е. А. Салменкову, В. Т. Омельченко, Л. Г. Волохонскую, Г. Д. Сачко и В. И. Слынько.

Настоящее исследование на различных его этапах пользовалось постоянной поддержкой директора ВНИРО А. С. Богданова и его заместителя П. А. Моисеева, директора ПИНРО А. П. Алексева и сотрудников того же института К. Г. Константинова и Г. П. Захарова. Большую помощь в организации и проведении работ на тихоокеанских лососях нам оказали начальник Главрыбвода И. В. Никоноров, заведующий рыбоводным отделом Главрыбвода Л. В. Поликашин, начальник Сахалинрыбвода С. А. Угрюмов, зав. рыбоводным отделом Сахалинрыбвода И. М. Золотарева и директора сахалинских рыбоводных заводов В. Т. Петренко и Т. Т. Кочетков. Автор пользуется случаем, чтобы выразить всем указанным лицам свою искреннюю благодарность.

Хотелось бы также подчеркнуть то большое значение, которое имело для формирования представлений автора его общение с Ю. Г. Рычковым как в процессе непосредственного сотрудничества, так и при обсуждении общих проблем популяционной генетики.

Глава I. ПРОБЛЕМА ПОПУЛЯЦИОННОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ВИДА У РЫБ. НЕОБХОДИМОСТЬ ГЕНЕТИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ

В настоящее время кажется бесспорным представление о дифференциации широко расселенных видов рыб на множество популяций, отличающихся численностью, особенностями биологии и характером соподчинения. Однако в ихтиологии пока еще нет единой популяционной концепции, о чем свидетельствует многообразие терминов и понятий, которые обычно встречаются в работах, посвященных структуре вида. Можно насчитать до десятка названий, относящихся к различного рода внутривидовым группировкам ниже подвида: «раса», «племя», «морфа», «стадо», «популяция», «группировка», «сезонная раса», «внутривидовая биологическая группировка» и т. д.

Такого рода неопределенность существует даже в новейших работах, преследующих цели создания универсальной классификации популяционной структуры вида.

Например, по Н. В. Лебедеву (1967) популяционная иерархия вида у рыб слагается (сверху вниз) из подвидов (=географических рас) — экологических рас — стад — элементарных популяций.

Г. В. Никольский (1968, 1971) выделяет четыре типа внутривидовых группировок:

- 1) географические расы, или подвиды;
- 2) экологические группировки, или экотипы;
- 3) сезонные формы;
- 4) временные расы, или субфоссильные подвиды.

Одновременно автор высказывает предположение о ненаследственной природе большинства внутривидовых группировок у рыб, хотя и подчеркивает важность всестороннего изучения популяционной структуры вида как для дальнейшей разработки теории динамики популяций, так и для организации рационального рыбного хозяйства.

Прикладные аспекты популяционной биологии рыб всесторонне обсуждаются в монографии Н. В. Лебедева (1967), однако в отличие от Г. В. Никольского Н. В. Лебедев считает ненаследственным подразделением вида только элементарную популяцию.

Между тем ответ на вопрос о вкладе наследственности и среды в формирование биологических особенностей популяций имеет принципиальное значение для практической деятельности: если вид подразделяется на изолированные популяционные единицы, то без четкого представления о специфических чертах их биологии немыслима организация рационального промысла, равно как и проведение соответствующих рыбоводных мероприятий.—

Оценка глубины генетической дивергенции вида должна также представлять интерес и для эволюционной теории, поскольку изоляция еще со времени М. Вагнера считается одним из важнейших условий видообразования.

В новой трактовке Э. Майра (1968) проблема видообразования — проблема изолятов.

Представляется целесообразным кратко рассмотреть историю формирования этого направления в ихтиологии.

НЕКОТОРЫЕ ТРАДИЦИОННЫЕ ПОДХОДЫ К АНАЛИЗУ ВНУТРИВИДОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ РЫБ

Первая работа в этом плане принадлежит немецкому ихтиологу Ф. Гейнке (Heincke, 1898). В своей монографии по дивергенции сельди *Clupea harengus* он подчеркнул приверженность концепции Ч. Дарвина в трактовке внутривидовой изменчивости. Автор ввел метод комбинированных признаков, позволивший выделить в пределах вида до тридцати мелких группировок, которые были названы им расами и определены как группы особей, «...живущих в одном районе, при одинаковых условиях, обладающих одинаковыми привычками и находящиеся в теснейшем кровном родстве; отличительные признаки рас наследственны».

Со времен Гейнке исследования рас в ихтиологии ведутся главным образом на основании анализа морфологических признаков. Мы не будем здесь разбирать всю огромную литературу по данной теме, поскольку имеется несколько обобщающих публикаций (Кирпичников, 1933, 1935, 1943; Алтухов, 1969а), а укажем лишь на занимающие особое место в этом цикле работ обширные исследования внутривидовой дивергенции у бельдюги и трески (Schmidt, 1917, 1930), корюшки (Кирпичников, 1935) и нерки (Gilbert, 1914—1925, по Коновалову, 1972),

приведшие к открытию множества морфологически отличающихся локальных рас. Так, например, описание и картирование ареалов рас трески дано по результатам анализа изменчивости числа позвонков и плавниковых лучей примерно у 20 000 рыб со 114 станций, охватывающих большую часть видового ареала в Атлантике. Не менее детально были изучены и другие виды.

Следует, однако, признать, что несмотря на значительный вклад в проблему, это направление столкнулось с рядом серьезных трудностей в интерпретации данных, причем одним из наиболее важных ограничений явилось установление широкой зависимости особенностей внешнего строения рыбы от изменений окружающей среды, сказывающихся как на пластических, так и на меристических признаках (Schmidt, 1917, 1930; Hubbs, 1922, 1925, 1926; Кирпичников, 1933, 1935, 1943; Vladykov, 1934; Dannevig, 1932, 1933; Mottley, 1934, 1937; Hile, 1938; Wunder, 1939; Gabriell, 1944). Все эти широко известные работы, а также относительно новые материалы, полученные при исследовании различных видов (Taning, 1952; Wilder, 1952; McHough, 1954; Lindsey, 1954, 1958, 1962; Hampell, Blaxter, 1961; Templeman a. Pitt, 1961; Ben-Tuvia, 1963 и др.), наглядно показали, что внешнее выражение того или иного мерного либо счетного признака зависит от ряда факторов внешней среды (температура, соленость, газовый и световой режимы), оказывающих наиболее существенное воздействие в ранние периоды онтогенеза (Fowler, 1970).

При изучении такой модификационной изменчивости очень трудно решить, с чем связана дифференцировка морфологически или биологически различающихся популяций; является ли она действительно показателем их репродуктивной изоляции или же просто отражает влияние внешних условий на икру, эмбрионы или личинок рыб в географически или экологически разобщенных участках ареала?

Неудивительно поэтому, что за периодом всеобщего увлечения описанием новых рас наступило время, когда открытые ранее расы стали «закрывать». Так, например, Т. Ф. Дементьева с соавторами (1931) и Е. В. Месяцева (1937), исследуя баренцевоморскую треску, описали у нее от четырех до семи рас, которые впоследствии выявить не удалось (Дементьева и Танасийчук, 1935). Аналогичная ситуация была и с каспийской воблой (Петров, 1930; Морозов, 1932; Зернов, 1938; Караваяев, 1939; Сергеева, 1963). Число примеров можно было бы значительно умножить.

В 30-е годы появилось направление, получившее название «экспериментальной систематики» (Schmidt, 1930; Huxley, 1942; Кирпичников, 1943), которое рассматривало проблему распознавания репродуктивно изолированных рас рыб прежде всего как проблему генетическую. В этих работах подчеркнута важность строгого разграничения наследственной и модификационной изменчивости расовых признаков и показано, что многие из морфологических особенностей, несмотря на модифицирующее влияние на них внешней среды, имеют наследственную природу. Классическим примером исследований, выполненных под этим углом зрения, может служить работа В. С. Кирпичникова (1943) по систематике сазана (географически отдаленные расы этой рыбы и их гибриды были подвергнуты детальному морфобиологическому анализу практически в одинаковых условиях обитания).

Однако подобные исследования трудно осуществлять на морских рыбах, принимая во внимание известные особенности их экологии и трудности, связанные с содержанием в аквариумах. Подобные трудности нередко возникают и при исследовании многих полупроходных или даже пресноводных рыб.

По этим причинам существенное развитие в ихтиологии получили мечение рыб и анализ их паразитов. Такие исследования дали много нового для понимания закономерностей миграций рыб и дифференцировки различных внутривидовых групп (Догель и Быховский, 1939; Шульман и Шульман, 1953; Templeman, 1953, 1962; Стрелков, 1956; Полянский, 1958; Шульман, 1956, 1959; Hargis, 1958; Fleming, 1960; Sindermann, 1961a; Szidat, 1961; Templeman a. Squires, 1960; Янулов, 1962b; Коновалов, 1963, 1971), но они же вскрыли и ограниченность этих приемов анализа. Выяснилось, что мечение дорого стоит, а для ряда глубоководных и пелагических рыб¹ вообще невозможно.

Для успешного паразитологического анализа необходимо, чтобы паразит удерживался в организме рыбы, по крайней мере, в течение нескольких лет, не приводил ее к гибели и характеризовался постоянством географической локализации (Sindermann, 1961a).

Следовательно, становится очевидным, что оба эти подхода не могут рассматриваться как универсальные при анализе популяционной структуры вида. Чтобы не быть голословным, сошлюсь хотя бы на все те общеизвестные осложнения, с которыми постоянно приходится сталкиваться при изучении внутри-

¹ Например, массовое мечение сельдей и тунцов дает возвраты меток порядка 0.01—0.03 (Roedel, 1954; Dragesund, 1964).

видовой дифференцировки дальневосточных лососей, сельдей Белого моря, трески, пикши и окуня Северо-Западной Атлантики и Баренцева моря и т. п. Аналогичные проблемы возникают и при освоении промыслом скумбрии, сардин и тунцов в водах Атлантического и Индийского океанов. Более того, даже вопрос о дифференцировке запаса атлантической сельди, изучаемой чуть ли не столетие, до сих пор все еще не решен и служит предметом непрекращающихся дискуссий (Blaxter, 1958; Einarsson, 1958; de Ligny, 1969).

Не будет преувеличением сказать, что проблема распознавания и идентификации репродуктивно изолированных группировок в пределах вида у рыб и в наши дни стоит, пожалуй, не менее остро, чем на заре соответствующих исследований в ихтиологии. В зарубежной литературе теперь ее часто называют проблемой субпопуляций (Magg, 1957); отечественные ихтиологи предпочитают говорить о локальных стадах или расах, причем в ряде работ эти понятия отождествляются (Крыхтин, 1958; Янулов, 1962 а).

НОВАЯ РЕДАКЦИЯ СТАРОЙ «РАСОВОЙ» ПРОБЛЕМЫ. НАСЛЕДСТВЕННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ КАК ОСНОВА АНАЛИЗА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ

По Марру (1957 а, с. 1) субпопуляции представляют собой «наименьшие естественные самовоспроизводящиеся единицы, синонимом которых может служить термин «дем», употребляемый систематиками. Различия между субпопуляциями бывают незначительными, однако они наследуемы». Члены субпопуляции сегрегируются в нерестовый период и, следовательно, скрещивания внутри нее идут в любых возможных направлениях, тогда как генный обмен между разными субпопуляциями в той или иной мере затруднен. Вследствие этого каждая субпопуляция характеризуется специфическими чертами пополнения; роста, естественной смертности, миграций, поведения и т. п., которые в большей или меньшей степени независимы от аналогичных биологических показателей других субпопуляций внутри того же самого вида. Таким образом, наибольшая степень генетической близости индивидуумов внутри субпопуляции — важнейший признак, отличающий ее от «стада» и «группы» — еще двух нетаксономических единиц, выделяемых Марром. Но, как указывает автор, эти последние понятия характеризуются значительной неопределенностью; близость членов стада не наследственна, а вызвана условиями существования; характер отличия между группами вообще неясен.

Иначе расшифровывается термин «стадо» К. П. Януловым: «Стадо — группа рыб, в достаточной степени обособленная в отношении района обитания, морфоанатомических и биологических особенностей. Особи, образующие стадо, должны иметь более или менее ярко выраженное родство, которое может поддерживаться, с одной стороны, путем обмена наследственными признаками между отдельными мелкими биологическими единицами (популяциями), входящими в его состав, а с другой — в результате отсутствия значительного потока наследственных признаков со стороны других генетических группировок. Существенной чертой стада является то, что его обилие (численность и биомасса) определяются факторами среды (биогенной и абиогенной), действующими в пределах границ стада и, следовательно, влияющими на пополнение запасов, рост и смертность внутри него» (Янулов, 1962 а, с. 285—286). Таким образом, «стадо» в понимании Янулова «вбирает» в себя «субпопуляцию» Марра.

С другой стороны, определение субпопуляции сходно с определением расы, данным еще Гейнке, и почти тождественно тому, что писал в 30-е годы по этому поводу В. С. Кирпичников, рассматривая расу рыб как «...свободно размножающееся, изолированное (по крайней мере в период размножения) сообщество, представляющее смесь генотипов» (Кирпичников, 1933, с. 618). «Мы считаем расы наименьшими возможными популяциями, в основном не смешивающимися с другими популяциями: вполне свободное размножение возможно в общем только внутри каждой расы, если же смешивание при размножении происходит в значительных размерах, отличия рас друг от друга не являются достаточно постоянными» (Кирпичников, 1935, с. 181; разрядка автора — Ю. А.).

Таким образом, только что разобранные определения репродуктивно изолированных группировок в пределах вида у рыб показывают, что старая «расовая» проблема предстает сейчас перед нами, хотя и в неизменном по сути виде, но уже в иной редакции: если в 30—40-е годы расы рыб были предметом исследования экспериментальной систематики, то теперь в определение расы привнесены такие черты, которые обозначают эту проблему как генетико-популяционную.

В последние годы этот аспект особенно подчеркнут в цикле работ, поощряемых FAO (Отдел ООН по вопросам продовольствия) и IKES (Международный совет по изучению морей) и направленных на генетико-биохимическое исследование популяционной структуры экономически ценных видов рыб.

Так, в 1964 г. Пэрришем (Parrish) было сформулировано представление об «основном популяционном подразделении у рыб», распространенное в качестве технического рыбохозяйственного документа ФАО. В этой работе субпопуляция (или отдельное стадо — «unit stock») определяется как «...относительно гомогенная и самовоспроизводящаяся популяция, потерями которой в результате эмиграции и приобретениями в результате иммиграции, если таковые имеются, можно пренебречь при оценке скорости роста и смертности».

Автор сознает условность такого определения, однако для большинства видов рыб предлагает универсальную концепцию, выделяющую два типа популяций:

1) географически изолированные группы, которые предохраняются от свободного перемешивания и интёрбридинга с членами соседних групп миграционными барьерами;

2) репродуктивно изолированные группы, которые составляют общую локальность и встречаются и эксплуатируются вместе в течение части (или всего) их жизненного цикла.

Считается, что первая категория популяций хорошо очерчена экологически, например, у донных видов, чьи стада, обитая на различных банках, оказываются изолированными друг от друга глубокими желобами и (или) особенностями течений («water types barriers»). Вторая категория популяций, характерная по Пэрришу, для пелагических видов, идентифицируется с трудом, так как ареалы отдельных стад перекрываются на протяжении большей части их жизни, а морфологические различия между ними не поддаются однозначной оценке. В связи с этим Пэрриш подчеркивает необходимость поиска новых, строго генетически детерминированных признаков.

Несколько забегаая вперед, укажем, что уже к 1969 г. появилась возможность продолжить эту линию обсуждения в терминах генетики популяций. На специальном семинаре ИКЕС «Serological and Biochemical Identification of Fish Stocks», состоявшемся в Дублине в 1969 г., было предложено (Möller, 1971) вместо термина «unit stock» использовать «популяцию», определенную Добжанским (Dobzhansky, 1951) как «репродуктивное сообщество организмов с общим геномным фондом».

Это очень важное обстоятельство, ибо только в популяционной генетике создана и продолжает совершенствоваться количественная теория, описывающая закономерности изменчивости и устойчивости популяций во времени и в пространстве и вместе с тем служащая рабочим инструментом исследования популяций в природе путем их сопоставления с теоретически по-

стулированными моделями. Последовательное изложение этих принципов, сформулированных в трудах Дж. Харди, Вейнберга, С. С. Четверикова, Н. П. Дубинина, Д. Д. Ромашова, С. Райта, Дж. Холдейна, Р. Фишера, дается в монографии Ли (Li, 1966), на которую в дальнейшем мы будем неоднократно ссылаться.

Здесь же подчеркнем, что для того, чтобы изучать генотипический состав популяций, нельзя ограничиваться внешними полигенными особенностями с неясным механизмом генного контроля и с подчас неотделимой паратипической компонентой в их выражении, а следует изучать качественные признаки с простой наследственной основой, наиболее соответствующие, по нашему мнению, целям и методам популяционной генетики. Такого рода внутривидовая изменчивость является основой генетического полиморфизма — наличия в популяции «...двух или более хорошо обозначенных форм, способных появляться в потомстве одной самки и встречающихся с частотой достаточно высокой для того, чтобы исключить поддержание самой редкой из них повторным мутированием» (Ford, 1940, p. 493).

Подобная изменчивость у рыб была впервые исследована М. Гордоном (Gordon, 1947) на пецилиях (*Xiphophorus maculatus*), живущих в реках Центральной Америки и Мексики. У этих диких родичей наших аквариумных рыб имеется целая серия альтернативных состояний одного и того же гена (так называемые множественные аллели), отвечающего за синтез пигмента меланина, концентрирующегося в специальных клетках — меланофорах на хвосте; удалось обнаружить восемь частых и пять редких типов, резко отличающихся друг от друга характером рисунка (рис. 1). Доказав наследственную природу полиморфизма в скрещиваниях разных пецилий между собой, М. Гордон затем исследовал более 5 тыс. рыб в четырех крупных реках, впадающих в Мексиканский залив, и показал, что для каждой реки характерна «своя» популяция, отличающаяся от остальных как частотой встречаемости общих генов, так и частными генами, свойственными только ей одной. Было также установлено, что помимо больших популяций пецилии образуют маленькие локальные популяции, обитающие в ручьях, притоках или временных озерах, отшнуровывающихся от основного речного русла в период засухи. Различия между малыми популяциями были менее значительными, чем между крупными, но достоверными.

Гордон учел это обстоятельство и, когда создавал «ключ» для определения больших популяций, указал, что «ключ этого типа

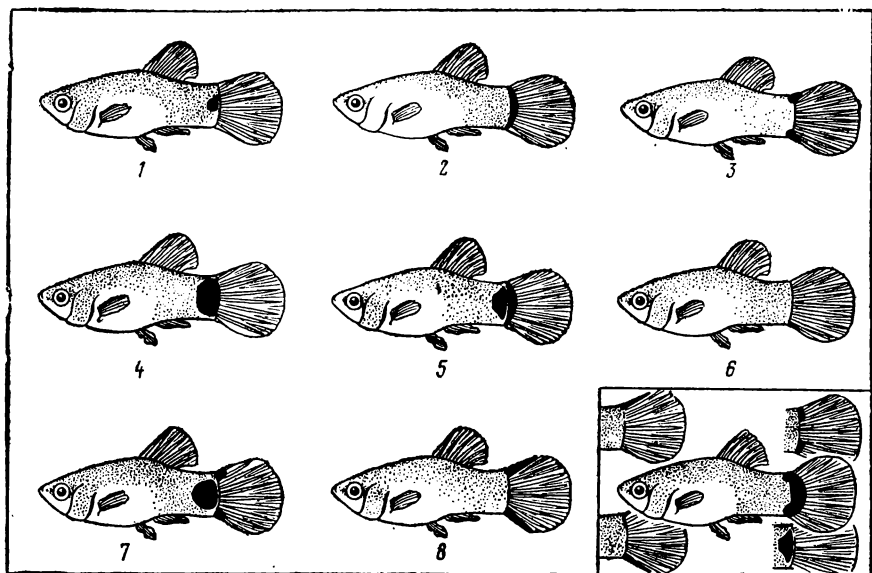


Рис. 1. Наследственный полиморфизм окраски хвоста у пецилий *Xiphophorus maculatus* (самцы), обусловленный серией аллельных генов:

1—8 — различные наследственные морфы пецилий. В правом нижнем углу — редкие типы (по Gordon, 1947; с изменением).

работает только в том случае, если учтены пробы, взятые в разных точках речной системы».

Поскольку пятна не выцветали в формалине, автор смог сопоставить собственные сборы с коллекционными за 70 лет и показать постоянство частот четырех из семи генов, отвечающих за характер рисунка на хвосте. Опираясь на эти данные, М. Гордон установил, что пецилии, завезенные в Европу в 1909—1911 гг. и ставшие излюбленным объектом аквариумистов, произошли от гондурасских популяций, живущих в реке Рио-Коатцокоалкос. При этом они могли быть выловлены в свое время только близ порта Пуэрто-Мехико, так как ни в каких других местах такие типы (1, 3, 5 и 7 на рис. 1) больше не встречаются.

Таким образом, впервые в ихтиологических «расовых» исследованиях была доказана дифференциация изолированных популяций по частоте генов, т. е. так, как это обычно делается в популяционно-генетических работах. Далее на примере со стабильностью полиморфизма установлена воспроизводимость в поколениях популяций при отсутствии сколько-нибудь существ-

венного генетического обмена между ними. Ч, наконец, показана расчлененность больших популяций на изоляты второго порядка — локальные, подчас временные популяции.

Такой прямой генетический подход, основанный на быстром и точном сравнении больших проб, позволяет наиболее полно разобраться в популяционной структуре вида, однако из-за поразительного внешнего единообразия многих рыб (треска, сайра, лососи) выполнить такую работу не представлялось возможным. Поэтому исследования на пещилях и еще на двух-трех непromысловых видах (Kosswig, 1964, 1966; Кирпичников, 1969) долго оставались единственными в своем роде.

Лишь в конце 50-х годов, когда в ихтиологию начали проникать идеи и методы иммунологической и биохимической генетики, открылись возможности популяционно-генетического исследования любых видов на основе их изменчивости по группам крови и различным белкам.

Глава II. ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Стремясь к получению достаточно полных сведений о генетико-популяционной организации вида, мы выбрали в качестве объектов исследования представителей донных (морской окунь), пелагических (европейский анчоус) и проходных (лососи) рыб.

Наш выбор в значительной мере определялся и тем, что у названных видов достаточно полно изучены важнейшие биологические черты, включая особенности внутренней подразделенности на изолированные сообщества, отделенные друг от друга различными природными границами и особенностями репродуктивного поведения. Единство ареала, целостность морфобиологических и экологических свойств таких стад позволяют рассматривать их как исторически сложившиеся группы особей, подлежащие такому же изучению с позиций популяционной генетики, как они обычно исследуются экологами.

Общее представление о районах работ дает рис. 2.

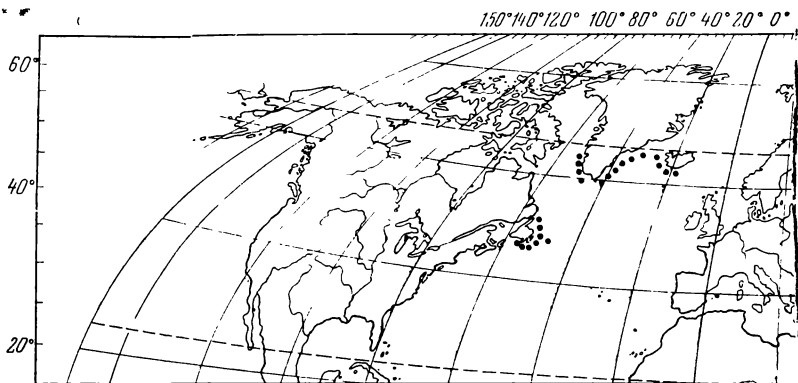


Рис. 2. Районы работ по

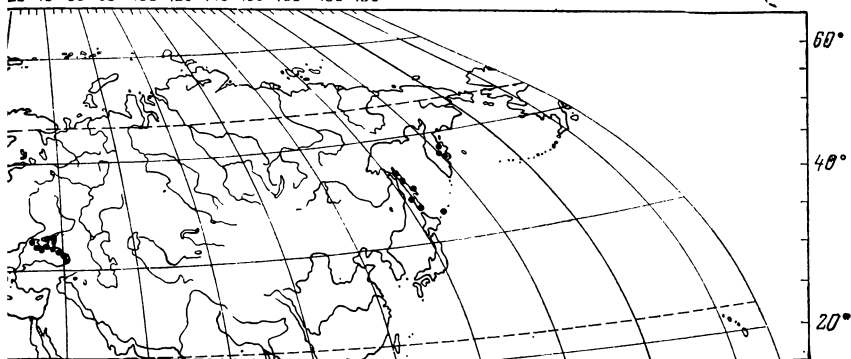
СИСТЕМАТИКА И БИОЛОГИЯ АЗОВСКОЙ И ЧЕРНОМОРСКОЙ РАС ЕВРОПЕЙСКОГО АНЧОУСА

Систематика и филогения. Семейство анчоусовых (*Engraulidae*) охватывает 9 родов с 40 видами, обитающими в водах Атлантического и Тихого океанов. Европейский анчоус широко распространен в морях умеренного пояса, доходя на севере с Гольфстримом до 62° с. ш., а на юге — до западного побережья Африки и в ограниченном количестве до Канарских островов. В этом обширном ареале обитает, по крайней мере, четыре географические расы (подвиды) анчоуса. Их характеристика известна благодаря работам Фажа (Fage, 1920), А. И. Александрова (1927), И. И. Пузанова (1936), Демира (Demir, 1968) и других авторов.

Расы европейского анчоуса отличаются друг от друга морфологическими признаками и географическим распространением. Сроки размножения фактически совпадают, однако это не нарушает репродуктивной изоляции, поскольку, как считается, каждый из подвидов строго локализован географически.

Вопрос о филогенетических отношениях рас европейского анчоуса также рассматривался. По Фажу, эволюция анчоусов шла от предков, эмигрировавших из тропиков. При этом увеличивалось число позвонков и лучей в спинном плавнике, последний вместе с тем передвигался ближе к голове. Из современных представителей *Engraulidae* наибольшее число примитивных признаков свойственно тропическим видам, и в частности, роду *Stolephorus*, отличающемуся от рода *Engraulis*

20° 40° 60° 80° 100° 120° 140° 160° 180° 160° 150°



генетике популяций рыб.

небольшими размерами тела, меньшим числом позвонков, положением спинного плавника позади середины тела, остатками зубчатости на брюхе и наличием узкой серебристой полоски по бокам тела.

Ссылаясь на описание ископаемого *E. evolans* Агассицем, Фаж считает средиземноморского анчоуса тропической реликтовой расой и относит ее появление в Средиземном море к эоцену — миоцену. Группу анчоусов восточного Средиземноморья (включая и черноморского анчоуса) Фаж выводит из группы западного Средиземноморья, начиная с четвертичного периода, когда произошел провал Эгеиды и образовались Дарданеллы.

Схема эволюции европейских анчоусов, предложенная А. И. Александровым (1927), выглядит следующим образом. Анчоус *E. evolans* Agassiz, проникший из океана в эоценовое Средиземное море, тогда же или в начале миоцена заселил Южно-Русское море и, в частности, его юго-восточную часть. Это был обширный водоем, теплый и соленый, со сходными внешними условиями в его западной и восточной частях. В сарматское время восточная часть водоема оказалась надолго отрезанной от океана и переживала ряд сокращений и опреснение. Западная же часть Средиземного моря, за исключением короткого периода, все время сообщалась с океаном. Так образовались две группы анчоусов, эволюционировавших в несходной обстановке: эволюция восточной группы протекала более медленным темпом, чем западной, что и определило сохранение азовским анчоусом более примитивного облика.

А. И. Александров делает вывод, что со времени верхнего миоцена существовали два центра эволюции вида *Engraulis encrasicolus*: в западной части Средиземного моря и в восточной части древнего Понтического бассейна. Эти изолированные группы анчоуса и явились исходными для остальных европейских подвидов. Из западсредиземноморской группы выделится атлантический анчоус, а из восточной — черноморский.

И. И. Пузанов (1936), принимая общую схему эволюции анчоусов, представленную А. И. Александровым, не согласен с ним в отношении филогенетических связей азовской и черноморской форм. Он полагает, что в конце ледникового периода, когда восстановилась связь Понтического бассейна со Средиземным морем, т. е. образовалось современное Черное море, обитавшие в нем полупресноводные организмы, в том числе и анчоус, под натиском соленых средиземноморских вод, хлынувших через Босфор, были оттеснены в опресненные участки черноморского бассейна — в лиманы и в Азовское море. Среди новых средиземноморских пришельцев, заселивших Черное море, был и анчоус средиземноморской расы. Под влиянием опресненной воды, низкой температуры и, возможно, частичного смешения с азовской расой он образовал современную черноморскую расу.

Таким образом, вопрос о филогенетических отношениях азовской и черноморской рас европейского анчоуса, как нам думается, остается открытым. Вместе с тем их таксономическая обособленность ни у кого не вызывает сомнений и подвидовая самостоятельность принимается всеми ихтиологами. Достаточно детально изучена и их экология. Мы здесь рассмотрим основные данные, имеющие непосредственное отношение к пониманию дальнейшего материала.

Экологические особенности азовской и черноморской рас анчоуса. Анчоус — пелагическая рыба, обитающая при температуре от 6 до 29°С и солености от 5 до 41,5‰, относится к рыбам с коротким жизненным циклом. Продолжительность его жизни не более трех-четырёх лет (Майорова и Чугунова, 1954; Корнилова, 1960). Основная часть стада азовского анчоуса (60%) состоит из годовиков (Корнилова, 1960; Тараненко, 1966). Анчоус впервые созревает и размножается на второе лето жизни, причем его нерест очень растянут и продолжается нередко в течение 4—5 летних месяцев. Оплодотворение икринок наружное, немедленно после нереста. Инкубационный период длится не более трех суток. Выклюнувшиеся из икры личинки встречаются там же, где была выметана икра, а затем они рассеиваются по акватории. Небольшая продолжительность жизни и

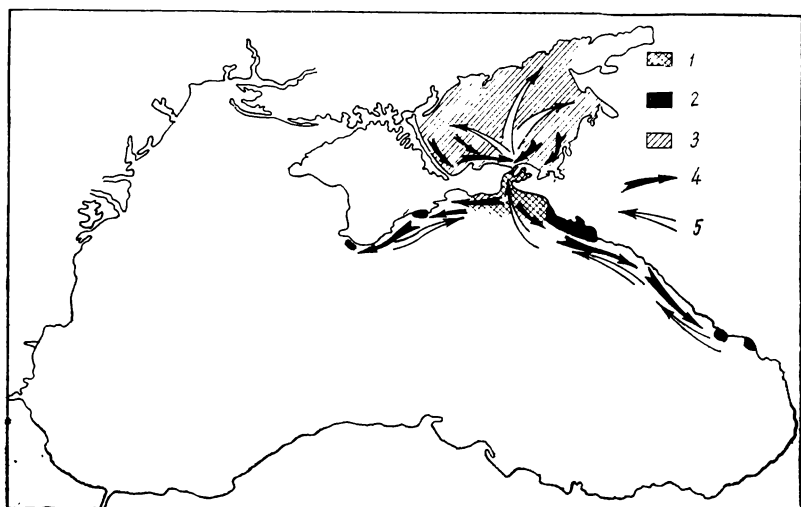


Рис. 3. Распространение и схема миграций азовского анчоуса (по Майоровой и Чугуновой, 1954):

1 — осенние скопления; 2 — зимние скопления; 3 — летнее распределение; 4 — пути осенних миграций; 5 — пути весенних миграций.

раннее созревание приводят к быстрому обновлению стада анчоуса, практически через каждые два года.

Здесь приведена общая характеристика европейского анчоуса. В экологии же азовской и черноморской рас есть много отличий принципиального характера.

~~В~~ жизненном цикле азовской расы Н. В. Лебедев (1939, 1940) различает шесть периодов: зимовку, весеннюю миграцию, преднерестовый нагул, нерест, предмиграционный нагул и зимовальную миграцию.

После зимовки в Черном море азовский анчоус совершает весенние нерестово-кормовые миграции в Азовское море. Общая схема миграций представлена на рис. 3. Снявшись с мест зимовки, анчоус начинает усиленно питаться еще в Черном море, на пути к Азовскому и в самом Азовском море. На пути к Азовскому морю половые железы из II стадии зрелости переходят в стадию III. Нерест анчоуса происходит на всей акватории Азовского моря, за исключением сильно опресненного Таганрогского залива. Сразу после нереста начинается предмиграционный нагул, во время которого анчоус держится разреженно, не образуя плотных скоплений. По окончании нагула, обычно в сентябре, анчоус прекращает питание, собирается в боль-

шие косяки и пачинает подтягиваться к Керченскому проливу.

При выходе из Керченского пролива анчоус скапливается в северной части Черного моря, прилегающей к проливу, и остается здесь некоторое время. Дальнейшее направление движения к кавказским или крымским берегам определяется преобладанием одного из течений: черноморского или азовского. Черноморское течение, более теплое и постоянное, направляется к кавказским берегам; азовское — более холодное, поверхностное и менее соленое — к крымским. Попадание рыбы в то или иное течение зависит от времени ее выхода из Керченского пролива, удаленности от берегов, от глубины погружения и от пространственного положения того или другого течения. Поэтому в разные годы количество анчоуса, зимующего у кавказских и крымских берегов, неодинаково. Чаще всего анчоус направляется к берегам Кавказа, так как осеннее похолодание заставляет рыб погружаться в приглубые слои воды, где проходит черноморское течение, температура которого на 1—2° выше, чем азовского. В некоторые годы анчоус зимует у берегов Крыма или же у кавказских и крымских берегов. Иногда после продолжительной задержки у крымских берегов анчоус переходит на зимовку к кавказским. Таким образом, места зимовки азовского анчоуса в Черном море не остаются строго постоянными: в более теплые годы они располагаются севернее, в более холодные — южнее (до Сухуми).

Осенью и в начале зимы (ноябрь — декабрь) рыбы совершают суточные вертикальные миграции, прекращающиеся, обычно, к январю. В это время анчоус опускается глубже (в холодные зимы — в так называемые ямы глубиной до 150 м), где и зимует не питаясь. С потеплением (в марте) он поднимается с глубин, но еще длительное время держится на местах зимовки. В апреле анчоус подходит к берегам и, усиленно питаясь, мигрирует к Керченскому проливу.

Помимо рассмотренных особенностей распространения и миграций, у азовской расы анчоуса обнаружена биологическая гетерогенность скоплений в периоды нереста и нагула в Азовском море — факт, имеющий принципиальное значение в дальнейшем анализе. Детально исследуя биологические признаки азовского анчоуса, Н. В. Лебедев (1946) обратил внимание на то, что разные группы рыб не одновременно заканчивают предмиграционный нагул в Азовском море и начинают зимовальную миграцию. При этом оказалось, что мигрирующий анчоус значительно отличается по своему биологическому состоянию от рыб, остающихся в Азовском море. Так, если у мигрирующего анчоуса упитанность (по Фультону) близка к единице и про-

цент содержания гемоглобина в крови высокий, то у немигрирующего упитанность меньше единицы и процент гемоглобина в крови значительно более низкий. Если первый не питается и распределен в предпроливном пространстве моря в виде стай, то второй в это же время интенсивно питается и находится в разреженном состоянии.

В результате анализа распределения анчоуса выяснилось, что его биологическое состояние в одно и то же время и в условиях единообразия внешней среды на всем ареале характеризуется значительной пестротой. Вместе с тем оказалось, что анчоус в Азовском море распределен не беспорядочно, а обособленными, ясно различающимися группировками. Было установлено также, что кроме сходного биологического состояния, особи одной группировки сходны и в отношении линейных размеров (сходное их варьирование). Отражая темп роста особей, линейные размеры также являются признаками физиологического сходства.

При изучении внутренней структуры обнаруженных группировок оказалось, что рыбы в них встречаются как в разреженном состоянии, так и в состоянии высокой концентрации. Рассеяние группировки может изо дня в день то увеличиваться, то уменьшаться, при этом изменяется и площадь, занимаемая группировкой: чем меньше концентрация рыб в группировке, тем большую площадь она занимает. Однако и в состоянии максимального разрежения группировка сохраняет свою пространственную обособленность и может быть оконтурена и картирована наряду с другими группировками.

Давая определение обнаруженным сообществам, Н. В. Лебедев сравнивал их со стаями, косяками, возрастными группами, стадами, расами и заключил, что они не тождественны ни одной из названных группировок. Действительно, представление о косяке и стае всегда связано с наличием плотной массы рыб. Косяки и стаи перестают быть таковыми, если составляющие их особи рассеиваются поодиночке. Обнаруженные же группировки отличаются не величиной концентрации рыб, а их биологическим состоянием; рыбы в них могут находиться как в разреженном состоянии, так и в виде стай и косяков. Они не идентичны также ни стадам, ни расам, поскольку не представлены всеми возрастными группами. В то же время эти популяционные единицы не могут быть названы и возрастными (за исключением группировок молоди), так как состоят из рыб разного возраста, хотя и с преобладанием одного из них. Таким образом, автор не мог назвать обнаруженные им группировки ни одним из существовавших в ихтиологии наименований и, по-

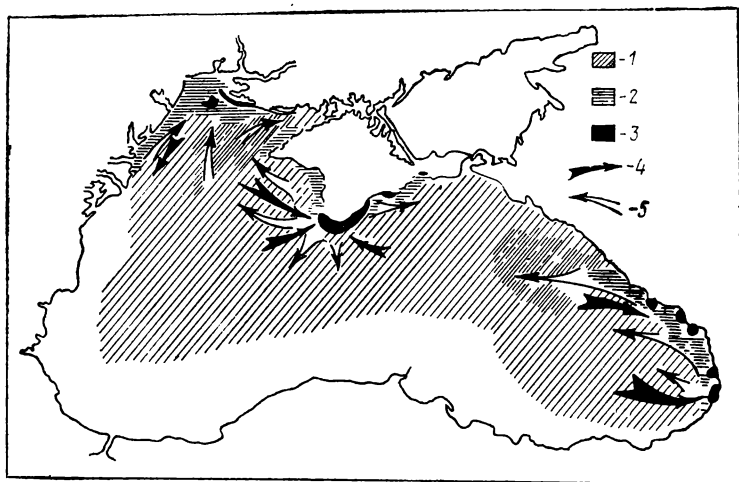


Рис. 4. Распространение и схема миграций черноморского анчоуса (по Майоровой и Чугуновой, 1954):

1 — летнее распределение; 2 — весенние и летние скопления. Позиции 3—5 те же, что и на рис. 3.

сколько они отличались от всех известных внутривидовых сообществ прежде всего физиологической однородностью, дал им название элементарных популяций.

Годовой жизненный цикл черноморского анчоуса А. Н. Майорова и Н. И. Чугунова (1954) подразделяют на два периода — летний и зимний. В теплое время года (с мая по сентябрь) анчоус широко распространяется по Черному морю, размножаясь и нагуливаясь, а зимой ведет пассивный образ жизни. Общая схема распространения и миграций черноморского анчоуса представлена на рис. 4. В пределах черноморской расы анчоуса авторы выделяют два стада — восточное и западное¹ с несовпадающими путями миграций. Анчоус восточного стада, зимующий в районе Потти — Батуми, мигрирует на север вдоль кавказских берегов и нерестится вблизи Крыма и Керченского пролива. Миграции анчоуса западного стада, зимующего у Южного берега Крыма, ограничиваются, как правило, районами Крымского полуострова и северо-западной частью Черного моря. Основная часть анчоуса западного

¹ Анчоус восточного стада отличается от западного более ранними сроками наступления и окончания нереста; он несколько мельче западного; обладает более медленным темпом роста, что особенно ярко выражено на первом году жизни.

стада в это время заходит в наиболее мелководный, хорошо прогреваемый и богатый планктоном северо-западный район моря, где нерестится, а затем нагуливается в районе от Днестровской банки до Каркинитского залива.

Представленная здесь схема миграций черноморского анчоуса на самом деле, по-видимому, сложнее. Имеются сведения, что много черноморского анчоуса зимует у болгарских и, особенно, у турецких берегов в районе Синопского полуострова. От болгарских берегов — полностью и от Анатолийского побережья — частично — анчоус уходит весной в северо-западный район моря для размножения и нагула. Другая часть скоплений, зимовавших у побережья Турции, мигрирует к берегам Кавказа, а третья — к Босфору и в Мраморное море. Осенью анчоус возвращается обратно (Пузанов, 1936; Данилевский, 1960). По данным И. И. Пузанова (1936), анчоус, зимующий у Синопа и весной мигрирующий вдоль западного побережья Черного моря, сначала доходит до Крыма, а затем поворачивает как в северо-западную часть моря, так и в восточную, к Керченскому проливу. Отмечено также, что черноморский анчоус восточного и западного стад не всегда зимует у берегов Кавказа и Крыма, а часто весь уходит к Анатолийским берегам. Демир (1968) приводит данные о весенней миграции в Черное море анчоуса, зимующего в Мраморном море. Более того, есть указания, что значительная часть черноморской расы, особенно годовики, заходит для перероста и нагула в Азовское море (Данилевский, 1958, 1960, 1964; Тараненко, 1966). Имеются также сведения о заходе азовского анчоуса в северо-западную часть Черного моря. В свое время А. И. Александров (1927) указывал, что те косяки, которые в феврале — апреле и октябре — ноябре ловятся в Севастополе и Балаклаве под названием «азовской хамсы», следует считать косяками годовиков черноморского, а не азовского анчоуса, так как в этом возрасте обе формы трудно различаются по окраске и размерам. Однако позже опять появились высказывания о миграции части азовского анчоуса, зимующего у берегов Крыма, не к Керченскому проливу, а в северо-западный угол Черного моря, куда вслед за ним перемещаются и азовские дельфины, питающиеся им (Виноградов, 1956).

Рассмотренные материалы показывают, что к настоящему времени экологическая обособленность азовской и черноморской рас анчоуса аргументирована достаточно обстоятельно, однако узловой вопрос об их генетических взаимоотношениях в репродуктивный период, по сути, остается открытым. Тем более не исследована генетика так называемых элементарных популяций.

СИСТЕМАТИКА И БИОЛОГИЯ МОРСКОГО ОКУНЯ И ЕГО ЛОКАЛЬНЫХ СТАД

Морские окуни рода *Sebastes* (сем. Scorpaenidae) — типичные донные виды, обитающие на обширных пространствах Северной Атлантики — от Баренцева моря на востоке до побережья Северной Америки на западе. Долгое время систематически различали два вида морских окуней — малого, *Sebastes viviparus* Kröyer, 1845 и большого — *Sebastes marinus* Linne, 1758. При более детальном исследовании обнаружилось, что большой окунь также может быть подразделен на две формы (Lundbeck, 1940, по Kotthaus, 1950); немецкие рыбаки их издавна различают, называя золотистым (goldbarsch) и клюворылым (schnabelbarsch) окунями (Kotthaus, 1950).

В. И. Травин (1951) исследовал обе формы окуня из Баренцева моря и пришел к заключению, что они различаются настолько, что возможно выделение клюворылого окуня в самостоятельный вид *Sebastes mentella* Travin sp. nov. Так, клюворылый окунь отличается значительным развитием «клюва» — костного придатка на нижней челюсти, — величиной глаз, большим размером головы, более высоким и более уплощенным телом. Хотя обе формы симпатричны, однако их ареал разобщен по глубине: золотистый окунь обитает в зоне относительно малых глубин (до 300 м), а клюворылый — до 700 м, а возможно и глубже.

Аналогичные доказательства дифференциации были получены и для окуней из районов Гренландии, Лабрадора и Ньюфаундленда (Бородатов и Травин, 1960; Травин и Печеник, 1962). В пользу видовой самостоятельности клюворылого окуня свидетельствует и недавнее морфологическое исследование В. В. Барсукова (1968). Генетическое своеобразие обеих форм окуня подтверждается и некоторыми серологическими (O'Rourke, 1961), биохимическими (Schaeffer, 1961) и паразитологическими (Sindermann, 1961a; Янулов, 1962a) данными.

Тем не менее видовая самостоятельность клюворылого окуня все еще вызывает сомнения у ряда авторов, что наиболее отчетливо сформулировано А. П. Андрияшевым (1954), диагностировавшим его как подвид *Sebastes marinus infraspecies mentella* Travin. Некоторые авторы также предпочитают говорить о разных подвидах или даже «типах», т. е. так, как это было принято на заседании Международной комиссии по рыболовству в Северо-Западной Атлантике (ИКНАФ), состоявшемся в Биаррице в марте 1959 г. Основанием этому послужило прежде всего то, что в ряде районов Северной Атлантики, за исключением банки

Флемиш-Кап и южного склона большой Ньюфаундлендской банки, встречаются окуни, по морфологическим признакам занимающие промежуточное положение между золотистым и клюворылым окунями («intermediate types» по Kotthaus, 1961b; Бараненкова, 1967; Kotthaus a. Kreffit, 1957; Травин и Печеник, 1962; Бородатов и Травин, 1960). Кроме того, на больших глубинах встречаются очень крупные окуни длиной от 55 до 85 см, по внешнему виду напоминающие золотистых окуней и получившие название гигантов (Kotthaus, 1961b).

Мы остановились так подробно на спорных вопросах проблемы таксономических взаимоотношений золотистого и клюворылого окуней, чтобы показать, что наши собственные исследования популяционной структуры у этих рыб зависели от такого рода неясностей — популяционная генетика по сути своей ограничена рамками вида. Поэтому, прежде чем появилась возможность дать настоящему разделу работы заголовок, подчеркивающий видовую самостоятельность клюворылого окуня, нами были выполнены таксономические исследования.

Основные выводы из этих работ могут быть суммированы следующим образом.

1. Золотистый и клюворылый окуни отличаются по частотам электрофоретических вариантов в локусах альбумина (Altukhov a. Nefyodov, 1968) и гаптоглобина (Nefyodov, 1971) сыворотки, т. е. относятся к генетически разным популяциям.

2. При исследовании изменчивости таксономически значимых для рыб олиго- и полигенных признаков — электрофореграмм гемоглобина (Алтухов, 1969б) и теплоустойчивости изолированных клеток (Ушаков, 1958; 1959а, б; Ushakov, 1964; Алтухов и Ратькин, 1968) обнаружено, что золотистый и клюворылый окуни отличаются друг от друга как самостоятельные виды в пределах рода (Алтухов и др., 1967, Altukhov et al., 1968а; Паюсова и Нефедов, 1968).

3. Гигантские и промежуточные формы окуня характеризуются рядом признаков и свойств, позволяющих сделать вывод об их гибридной природе (Altukhov, 1970). При этом у гигантов самки оказываются полностью стерильными, что наиболее ярко демонстрируется при иммунохимическом исследовании их овоцителлинов (Altukhov et al., 1968b), а самцы обнаруживают лишь частичную плодовитость (Захаров, 1962; Алтухов и др., 1967) — картина, весьма обычная для межвидовых гибридов F_1 с женской гетерогаметностью. Это свидетельствует о наличии между золотистым и клюворылым окунями существенной репродуктивной изоляции, нарушаемой, очевидно, лишь локально. Вследствие этого и появляются так называемые промежуточные

формы, ведущие себя в отношении изменчивости признака теплоустойчивости клеток как типичные бэкрессы (Алтухов и др., 1967).

По нашим наблюдениям, а также по литературным данным (Травин и Печеник, 1962), промежуточные окуни практически отсутствуют на банке Флемиш-Кап и на южных склонах Большой Ньюфаундлендской банки. Не встречали мы их и на ее северо-восточном склоне, по крайней мере южнее 50° с.ш. Таким образом, в этих районах Северо-Западной Атлантики практически нет межвидовой интрогрессии генов, и скопления окуня, чья популяционная структура была исследована, представлены лишь одним видом — клюворылым окунем¹.

Эти скопления, локализованные главным образом в зонах ИКНАФ 3L, 3M, 3N, 3O и 3P, по данным морфобиологических и паразитологических исследований К. П. Янулова (1962 а, б), подразделяются на три локальных стада (рис. 5), изоляция которых обеспечивается гидрологическими условиями этого района, подробно изученного советскими и зарубежными авторами (Буздалин и Елизаров, 1962; Травин и Печеник, 1962; см. также Янулов, 1962а). Ниже дается краткая характеристика стад по К. П. Янулову).

1. Первое стадо включает популяции, обитающие в зонах 2I, 3K, 3L. Основной изолирующий фактор — теплая составляющая Лабрадорского течения, ибо дрейф личинок происходит из зон 2I и 3K по внешнему краю Ньюфаундлендского шельфа на юг, затем вдоль северо-восточного склона Большой банки почти на восток и далее, с поворотом струи, — на север, в зоны 2I и 3K.

2. Стадо банки Флемиш-Кап (зона 3M) наиболее обособленное, так как личинки вовлекаются в дрейф вокруг банки слабым круговым течением, а сама банка отделяется от Ньюфаундлендского района океаническими глубинами.

3. Третье стадо обитает на юге Ньюфаундлендского района и на банках Новой Шотландии и Новой Англии. Распространение стада ограничивается Гольфстримом.

¹ Когда настоящая работа была закончена, вышло в свет исследование В. В. Барсукова и Г. П. Захарова (1972), которые считают, что в этом районе обитает еще один вид окуня — *Sebastes fasciatus*, который, по мнению авторов, по отношению к *S. mentella* является видом-двойником. Эта форма, тождественная так называемому Rose fish канадских авторов, встречалась и нам, однако мы не всегда отделяли ее от *S. mentella*.

Закключение В. В. Барсукова и Г. П. Захарова по ряду фактов и соображений представляется спорным, но все же мы пересмотрели наш материал и еще раз убедились, что почти весь он представлен особями *S. mentella*. Только в шести из 72 выборок, исследованных иммуногенетически, Rose fish встречался в виде примеси, что не могло оказать существенного влияния на результаты анализа.

Хотя на рисунке, заимствованном нами, нет расшфровки легенды, разная штриховка (см. рис. 5) указывает на неоднородность стад, отдифференцированных К. П. Януловым по морфобиологическим и паразитологическим признакам. В тексте статьи такое членение аргументировано лишь упоминанием об обитании здесь следующих популяций: 1) популяция зон 2I и 3K; 2) популяция зоны 3L; 3) популяция, локализованная в зоне 3N; 4) популяция зоны 3O и, наконец, 5) популяция банки Флемиш-Кап.

Эти популяции, скорее «ощущаются», чем изучаются автором. В самом деле, популяция банки Флемиш-Кап приравнивается стаду, а последнее согласно определению К. П. Янулова (см. с. 11), представляет совокупность популяций. Но все же характер штриховки указывает на наличие в Ньюфаундлендском районе цепи популяций, более мелких, чем стадо, и переходящих одна в другую (или локализованных в одном месте, но на разных глубинах); в таком случае непонятно, где следует проводить границу между стадами, локализованными на Большой Ньюфаундлендской банке. Видимо, поэтому статус окуня, облавливаемого в зоне 3N, никак не оговаривается, а лишь подчеркивается смешанный характер этих скоплений. По числу позвонков они оказываются близки окуню банки Флемиш-Кап, по паразитарным меткам (зараженность веслоногим рачком *Shyriion lumpei*) — окуню Южного Лабрадора. По некоторым другим признакам наблюдается очевидное их сходство с окунями из зоны 3O.

Создается впечатление, что, в общем, нет особых оснований выделять два изолированных стада в этом районе, а надо говорить о существовании единого стада, представленного цепью популяций, в той или иной мере обменивающихся друг с дру-

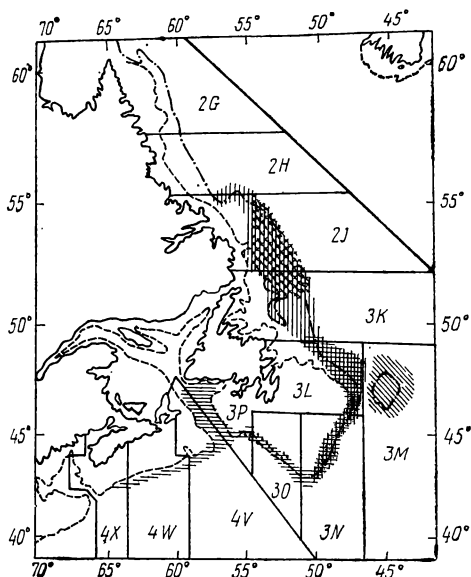


Рис. 5. Ареалы локальных стад окуня-клевача в Ньюфаундлендском районе Северо-Западной Атлантики (по Янулову, 1962а). Объяснения в тексте.

гом. Вместе с тем целесообразность выделения флешискапских скоплений окуня в самостоятельное стадо представляется обоснованной — К. П. Януловым собран и обработан громадный материал, свидетельствующий о резкой обособленности этих рыб от всех скоплений окуня, локализованных на Большой банке.

Важными биологическими особенностями морских окуней является то, что они живородящи, медленно растут и поздно достигают половой зрелости — на 7—12 году жизни при длине около 30—40 см.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ (р. *ONCORHYNCHUS*)

Лососевые, вообще, и тихоокеанские лососи, в частности, относятся к наиболее хорошо изученным во всех отношениях видам рыб. Среди биологических особенностей тихоокеанских лососей (по данным Neave, 1958; Foerster, 1968; Леванидов, 1969; Крогиус и др., 1970; Коновалов, 1971; Вранпон, 1972) необходимо подчеркнуть следующие.

1. Все тихоокеанские виды рода *Oncorhynchus*, распространенные на громадном ареале (рис. 6), моноцикличны. Они размножаются один раз и погибают вскоре после нереста.

2. В своем жизненном цикле они сочетают морской и пресноводный периоды, с легкостью меняя среду обитания. У нерки *Oncorhynchus nerka* Walb., симы *O. masu* Brevoort и, вероятно, у кижуча *O. kisutch* W. имеются, кроме того, пресноводные формы, из жизни которых полностью исключен морской период. Эти популяции, оказавшись отрезанными от моря тем или иным изолирующим фактором, характеризуются меньшими размерами,

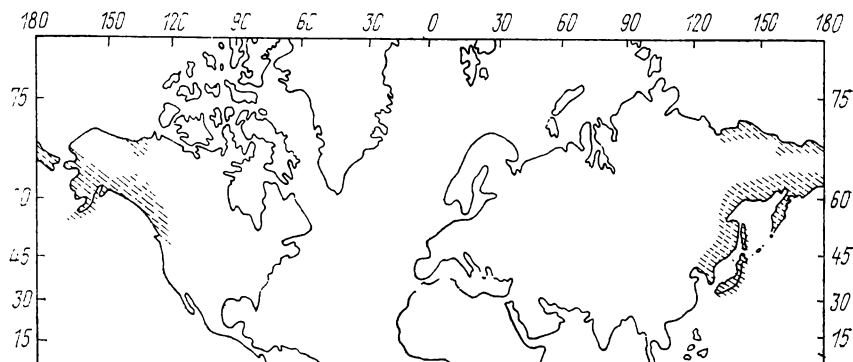


Рис. 6. Ареал тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* (по Vladykov, 1963).

но способности к размножению не утрачивают. У проходных популяций этих же и других видов народившаяся в нерестовых буграх молодь, проведя в пресной воде от нескольких недель (кета *Oncorhynchus keta* Walb.; горбуша *O. gorbusha* Walb.) до года и более (нерка, кижуч и др.), скатывается затем в море.

3. Совершая громадные по протяженности миграции из нерестовых рек в море и обратно, поднимаясь вверх по рекам на десятки, сотни и даже тысячи километров, нерестовые стада строго приурочены к одному и тому же нерестовому водоему или даже отдельному нерестилищу.

Такого рода «инстинкт дома» создает очевидные предпосылки для внутривидовой дивергенции соответственно географическим особенностям нерестового ареала. Эта изоляция, в еще большей степени усиленная сложным репродуктивным поведением, способствует формированию у отдельных видов, как, например, у нерки, бесчисленного множества репродуктивных сообществ, рассеянных на громадном видовом ареале. Среди этих популяций есть и полностью изолированные.

4. Столь удивительные возможности адаптации лососей, к широкому спектру факторов внешней среды при неперемennom условии гибели отнерестовавших производителей — не разрешенная до сих пор биологическая загадка — находят неожиданную параллель с их происхождением. Цитогенетическими и генетико-биохимическими исследованиями

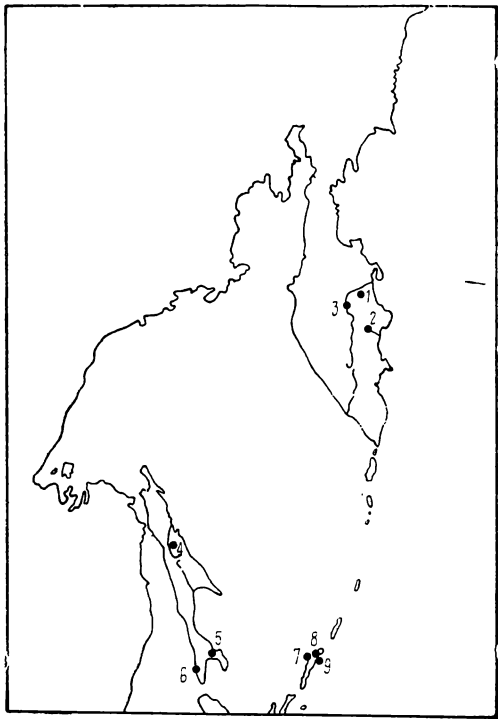


Рис. 7. Районы популяционно-генетических работ, проводившихся на тихоокеанских лососях:

1 — оз. Азабачье; 2 — оз. Кроноцкое; 3 — оз. Ушковское; 4 — р. Тымь; 5 — р. Найба; 6 — р. Калининка; 7—9 — реки о. Итуруп.

последних лет показана (в сравнении с другими семействами отряда Clupeiformes) тетраплоидия лососевых (Ohno, 1970a, 1970b; Ohno et al., 1968), причем имеются веские основания считать их амфидиплоидами¹ (Алтухов и др., 1972; Massaro a. Markert, 1968; Wilkins, 1970). По-видимому, именно с учетом этого обстоятельства будет в конце концов, понята причина посленерестовой гибели некоторых видов.

Сильно выраженный инстинкт дома явился предпосылкой для поддержания и даже увеличения численности стад лососей путем инкубации искусственно оплодотворенной икры в цехах рыбоводных заводов. Среди тихоокеанских видов наиболее подходящий для этих целей объект — кета. Ее стада стали впервые поддерживаться японцами на Хонсю и Хоккайдо со второй половины прошлого века.

Для целей дальнейшего изложения к этой краткой характеристике тихоокеанских лососей необходимо добавить конкретные сведения об объектах наших собственных исследований.

Поскольку мы стремились прежде всего к тому, чтобы популяционно-генетические данные могли быть учтены в рыбоводной деятельности, охарактеризуем кратко стада кеты сахалинских рек Калининки и Найбы, поддерживаемые исключительно (первое — всегда; второе — на нескольких поколениях последних лет) за счет деятельности рыбоводных заводов, а также стадо нерки оз. Азабачьего, где обитает естественная самоподдерживающаяся популяция.

Места проведения популяционно-генетических работ с лососями показаны на рис. 7.

Основные сведения о калининском и найбинском стадах кеты

Найбинское стадо кеты, идущее на нерест в р. Большую — приток р. Найбы, поддерживается двумя рыбоводными заводами — Березняковским, вступившим в строй в 1924 г., и Соколовским, построенным в 1939 г. Половые продукты собирают у ловушки, установленной в 80 км от устья Найбы. Ход производителей растянут: обычно первые производители кеты появляются у ловушки 15/VIII, период массового хода 15/IX—31/XI, а заканчивается нерестовая миграция в декабре — январе.

Максимальная численность кеты (с 1960 по 1971 гг.) — 659 тыс. шт. была отмечена в 1968 г., а в последние годы наблю-

¹ Для всех изученных нами полиморфных генов мы ни разу не наблюдали тетрасомии, неизбежной для автотетралоида, находящегося в процессе диплоидизации.

дается резкое падение мощности нерестовых подходов. Так, например, в 1970 г. учтено 230 тыс. производителей, а в 1971 г. всего 57 тыс. шт. Только в 1966 г. возврат был такой же низкий, но от 31 млн. шт. выпущенной молоди, тогда как в 1967 и 1968 гг., обеспечивших возвраты 1970 и 1971 гг. молоди было выпущено соответственно 89 и 46 млн. шт.

Хотя данные о численности производителей, возвращающихся в Найбу, могут включать некоторые ошибки, тем не менее дифференциация отдельных поколений по признаку «много рыбы — мало рыбы» не составляет труда, и падение численности в последние годы бесспорно. В соответствии с этим при нехватке «своей» рыбы икру собирают от производителей других стад и, прежде всего, на Калининском заводе. Так, в 1966 г. было выпущено «чужой» молоди 65 млн. шт., в 1967 г. — 25 млн. шт., в 1970 г. — 102 млн. шт.

Напротив, в годы высокой численности после выполнения производственных планов по сбору икры Соколовским и Березняковским заводами икру найбинской кеты вывозили на самолетах на Амурский рыболовный завод, как это было, например, в 1967—1969 гг., а затем оставшихся производителей изымали промыслом.

Среди возможных причин сокращения численности стада можно назвать три: перелов производителей в море; влияние стихийных факторов; несовершенство биотехники (например, плохое кормление молоди). Два последних утверждения не всегда легко обосновать, так как возврат разных поколений оказывается различным при неизменной биотехнике и относительном единообразии среды. Что же касается первой причины, то она не вызывает никаких сомнений.

Существенное значение приобретает также анализ биологии самой популяции в наиболее критический для нее репродуктивный период.

Ситуация со стадом кеты, идущим на нерест в Калининку — небольшую, протяженностью около 4 км, речку западного побережья Сахалина — диаметрально противоположна только что рассмотренной. Калининский рыболовный завод начал свою деятельность в 1951 г., когда численность стада составляла 5494 шт., а в 1971 г. численность этого поколения, учтенного только в реке, составила более 240 тыс. производителей. В целом производственная мощность завода резко возросла, а для стада характерен непрерывный рост численности с уменьшением колебаний в последние годы (рис. 8).

Высокая эффективность деятельности завода находит отражение в положительной прямолинейной корреляции между ко-

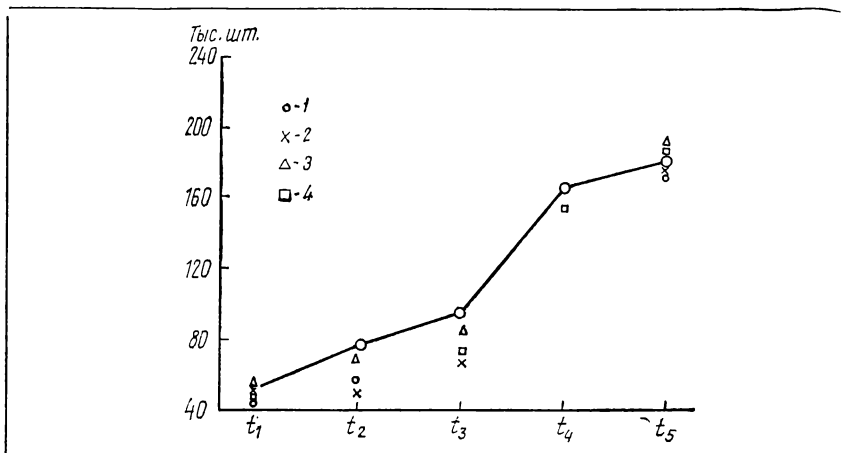


Рис. 8. Рост численности четырех смежных поколений, слагающих возрастную структуру калининского стада кеты:

1 — поколение 1947 г. рождения; 2 — поколение 1948 г. рождения; 3 — поколение 1949 г. рождения; 4 — поколение 1950 г. рождения. По оси абсцисс — последовательные четырехлетние интервалы; по оси ординат — численность производителей, учтенных в реке.

личеством выпускаемой молоди и величиной соответствующего возврата производителей (рис. 9).

Помимо калининской и найбинской популяций мы исследовали кету тымовского стада (Северный Сахалин), а также стада курильских рек, поддерживаемые Курильским и Рейдовым рыбодными заводами на о-ве Итуруп; небольшая выборка получена из стада кеты, поддерживаемой Ушковским рыбодным заводом на Камчатке.

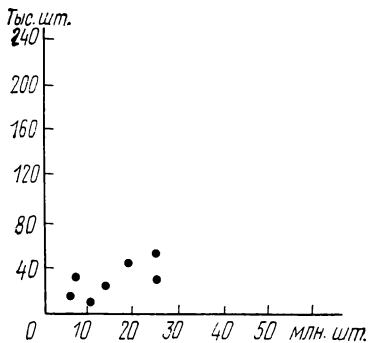
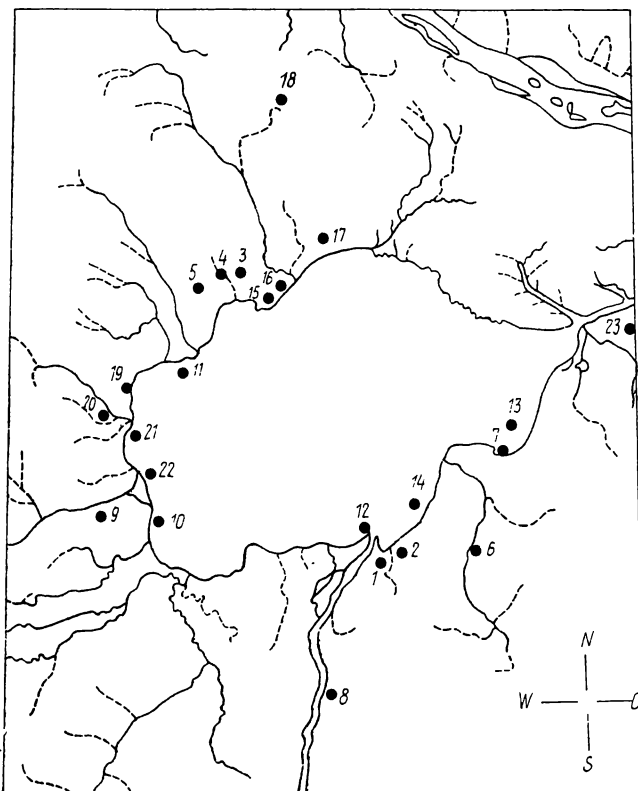
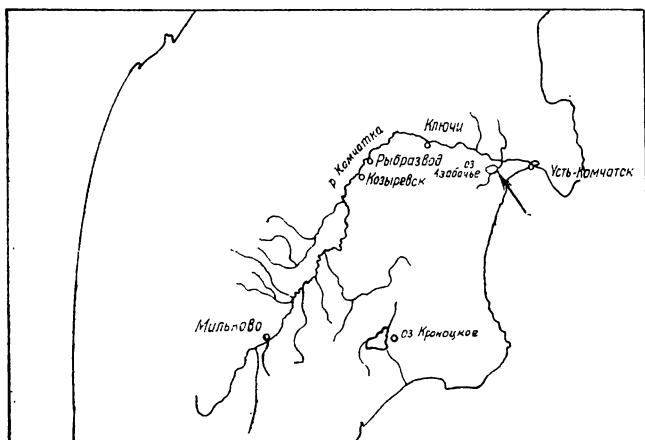


Рис. 9. Корреляция между количеством выпущенной молоди (млн. шт.) и числом производителей, возвратившихся через четыре года (тыс. шт.) в р. Калининку ($r=0,799$; $P \leq 0,001$).

Значительный материал относительно изменчивости в локусах малатдегидрогеназы и сывороточной лактатдегидрогеназы собран в популяциях горбуши рек Лесной, Белой и Лютоги (Южный Сахалин), однако эти данные, ничем принципиально не отличающиеся от других аналогичных результатов, здесь почти не рассматриваются. Это вы-



а



б

Рис. 10. Пространственная локализация нерестовых популяций нерки (1—23) в озере Азабачьем (а); местоположение озера (отмечено стрелкой) в системе реки Камчатки (б).

звано тем обстоятельством, что в поддержании стада горбуши заводской способ сочетается с пропусками производителей на естественные нерестилища и, следовательно, нельзя оценить эффективность рыбоводного процесса. Вместе с тем мы приводим факты, касающиеся электрофоретических свойств мономорфных белков, отличающих этот вид от других видов лососевых. В этом же сравнительно-генетическом плане исследованы сима, *O. masu* — вид невысокой численности, ограниченный в своем распределении самой южной частью ареала, и кижуч — *O. kisutsch* Walb. — один из наиболее холодолюбивых видов.

Характеристика азабачинского стада нерки

Локальные стада нерки практически не затронуты рыбоводным процессом, и азабачинское стадо (бассейн р. Камчатки) — типичное самоподдерживающееся сообщество, чья структура пока еще не разрушена морским и речным промыслом.

Эта структура, по данным эколого-морфологических исследований (Коновалов, 1972), представлена совокупностью нерестовых популяций, группируемых в две расы — «весеннюю» и «летнюю». Считается, что весенняя раса нерестится в ручьях и речках, выпадающих в озеро, а летняя — в его прибрежной зоне. По предварительной оценке в Азабачьем озере может размножаться около трех десятков элементарных популяций; в 23 из них (рис. 10) нами исследовалась генетическая изменчивость. Кроме того, сотрудники лаборатории популяционной экологии Института биологии моря (С. М. Коновалов с сотрудниками) одновременно собирали материал по экологии и морфологии популяций. Частью этих данных, с любезного разрешения С. М. Коновалова, мы здесь воспользуемся.

Глава III. МЕТОДЫ ВЫЯВЛЕНИЯ И ПРИНЦИПЫ ТРАКТОВКИ БИОХИМИЧЕСКОЙ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

В качестве генетических маркеров в настоящей работе использованы группы крови и электрофоретические варианты белков, выявляемые соответственно методами иммунологической и биохимической генетики.

Такого рода полиморфизм ничем принципиально не отличается от рассмотренного на примере пецилий, однако, чтобы сделать дальнейшее изложение ясным, необходимо познакомиться с общими принципами выявления этой изменчивости и с соответствующей терминологией.

НАСЛЕДСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ АНТИГЕННЫХ СВОЙСТВ КРАСНЫХ КРОВЯНЫХ КЛЕТОК

Наследственная изменчивость антигенных свойств эритроцитов доступна наблюдению благодаря иммуногенетическим методам, чаще всего основанным на специфическом склеивании (агглютинации) клеток при взаимодействии их антигенов или факторов — веществ мукополисахаридной природы с соответствующими антителами — агглютинидами. Смешивая на стекле или в пробирке эритроциты и сыворотки, содержащие такие антитела, можно наблюдать быстро формирующиеся агглютинаты, отчетливо видимые под небольшим увеличением лупы, микроскопа или даже просто невооруженным глазом (рис. 11).

Гемагглютинирующие антитела бывают как естественного, так и иммунного происхождения. В первом случае они встречаются в норме, а во втором — вырабатываются подопытным животным (реципиентом) в ответ на введение в его кровяное русло эритроцитов донора. Донор и реципиент могут быть представителями одного и того же вида (тогда говорят об изоантителах и изоагглютинации) или принадлежать разным видам (в этом случае говорят о гетероантителах и гетероагглютинации).

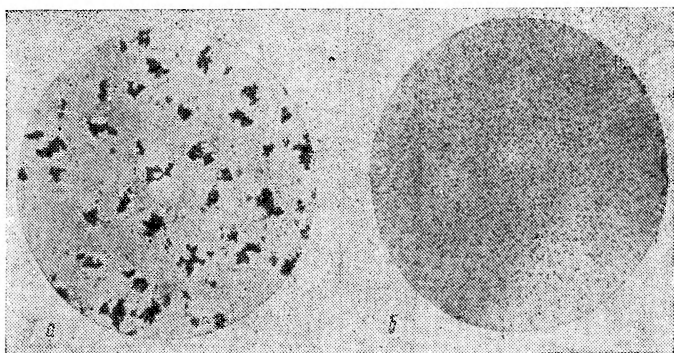


Рис. 11. Агглютинация эритроцитов черноморской ставриды нормальной сывороткой человека:

а — положительная реакция; *б* — отрицательная. Малое увеличение микроскопа (об. $\times 8$ ок. $\times 10$) (по Алтухову, Апекину и Лиманскому, 1964).

Кроме того, установлено (Boyd a. Regueira, 1949; Bird, 1953), что способностью дифференцировать эритроциты по их антигенным свойствам обладают некоторые вещества растительного происхождения, экстрагируемые главным образом из семян бобовых, — так называемые фитагглютинины или лектины (Бойд, 1963). Природа их до конца еще не изучена, хотя и известно, что они представляют собой водорастворимые белки, транспортирующие в растении вещества углеводной природы, по своему химическому строению близкие к детерминантным группам эритроцитарных антигенов.

Нормальные или иммунные изогемагглютинирующие сыворотки способны обнаруживать только одну какую-либо антигенную особенность эритроцитов. Сыворотка А-группы человека взаимодействует лишь с эритроцитами групп крови В и, следовательно, является моноспецифической. Такие сыворотки обозначают большой латинской буквой соответствующего антигена, ставя после нее слово реагент, либо перед ней приставку анти. В данном случае можно говорить об анти-В или о В-реагенте.

Нормальные или иммунные гетеросыворотки, как правило, являются полиспецифическими, что вызывает определенные затруднения при выявлении особенностей индивидуальной антигенной дифференцировки, однако они преодолимы, если проводить специфическую абсорбцию (истощение) сыворотки теми антигенами, антитела к которым стремятся исключить.

Существуют два равноценных эмпирических варианта выявления индивидуальной антигенной дифференцировки эритроцитов. Можно, например, начать работу с поиска у того или иного вида естественных изоантител, затем перейти к исследованию его эритроцитов с различными естественными гетероантителами и лектинами, и в случае обнаружения индивидуальных вариаций провести заключительные опыты с иммунными сыворотками. Но с учетом того обстоятельства, что изоантитела встречаются не столь уж часто, возможна схема, обратная только что рассмотренной: сначала стремятся выявить заведомо антигенные отличия при помощи иммунных гемагглютинирующих сывороток, а затем, используя естественные антитела или лектины, подбирают соответствующие реагенты. Оказывается, что там, где иммунная сыворотка выявляет лишь количественное различие в антигенном составе эритроцитов отдельных особей, нормальные сыворотки животных или лектины ведут себя как реагенты.

Строго доказано, что эритроцитарные антигены рано закладываются в онтогенезе, не меняются в постнатальный период и определяются наследственностью таким образом, что отдельный ген отвечает за продукцию одного отдельного антигена (Irwin,

1947, 1952; Cushing a. Campbell, 1957; Вагнер и Митчелл, 1958; Нил и Шелл, 1958; Штерн, 1965; Race a. Sanger, 1962; Эфроимсои, 1964; Тихонов, 1966; Wiener, 1966). С учетом данных этих и многих других работ группу крови можно определить как более или менее сложный антиген, состоящий из одного или нескольких факторов, наследующихся как единое целое. Соответственно система групп крови представляет их совокупность, связанную с той или иной взаимообусловленной комбинацией антигенов, находящихся под контролем аллелей одного и того же локуса или в случае сцепления — нескольких локусов (Алтухов, 1969а).

При анализе групп крови довольно часто приходится сталкиваться с явлением множественного аллелизма, когда генный локус, ответственный за синтез специфических антигенов, встречается более чем в двух альтернативных состояниях. Следует также подчеркнуть, что в наследовании групп крови имеют место как доминирование, так и кодоминантность. В этом случае, когда каждый из антигенов получает полное выражение у гетерозигот, можно говорить о точном соответствии генотипа фенотипу.

В принципе при анализе отношений доминантности — рецессивности по группам крови обнаруживаются следующие зависимости: во-первых, полное доминирование (у гибридов иммунологически выявляется один антиген); во-вторых, кодоминантность; в-третьих, новообразование, когда гетерозиготы дают фенотип, не сводимый к простому наследованию родительских антигенов. Примером здесь может служить обнаружение «вещества гибридов» в эритроцитах и сыворотках животных (Соколовская, 1936, 1938; Талиев, 1946; Irwin, 1947, 1952). Этот тип наследования, представляющий собой, очевидно, результат межаллельной комплементации, сопутствует гетерозису.

В последнее время для групп крови животных обнаружены и такие генетические явления, как частичное доминирование и эпистаз, выражающийся в неполном подавлении эффекта одного гена другим. Частичное доминирование, или эффект дозы, имеет место в пределах данной пары аллелей; эпистаз вызывается присутствием аллеля из другой аллельной пары той же самой или иной системы (Тихонов, 1966). В сериях множественных аллелей могут сочетаться как первый, так и второй типы наследования и эффект дозы.

Эти и некоторые другие открытия были сделаны на человеке, а затем подтверждены на многих зоологических видах, и они составляют теперь прочный фундамент иммуногенетики. Иммуногенетика стала основным методическим аппаратом в популяционной генетике человека вскоре после того, как военными

врачами К. и Л. Гиршфельдами были обнаружены различия в частотах групп крови между представителями различных народностей Европы, Азии и Африки (Hirszfeld a. Hirszfeld, 1919). Впоследствии этот факт, в иной редакции свидетельствующий о различиях в генных частотах между репродуктивно изолированными популяциями, обрел ранг универсальной популяционно-генетической закономерности; такого рода отличия мы наблюдали ранее в примере с пецилиями.

В последние 10—15 лет накоплен значительный материал и по групповой изменчивости эритроцитарных антигенов рыб. Примерно у 30 видов, в том числе и у таких ценных, как камбала, тунцы, анчоус, найдены генетические системы групп крови (приложение 1), а еще у нескольких десятков видов, не включенных в настоящую таблицу, целый ряд индивидуальных антигенных факторов (Алтухов, 1969а; de Ligny, 1969).

На рис. 12 показана схема одного из исследований, приведших к открытию у колючей акулы *Squalus acanthias* трехаллельной изогемагглютинационной S-системы групп крови, аналогичной ABO-системе человека и представленной четырьмя

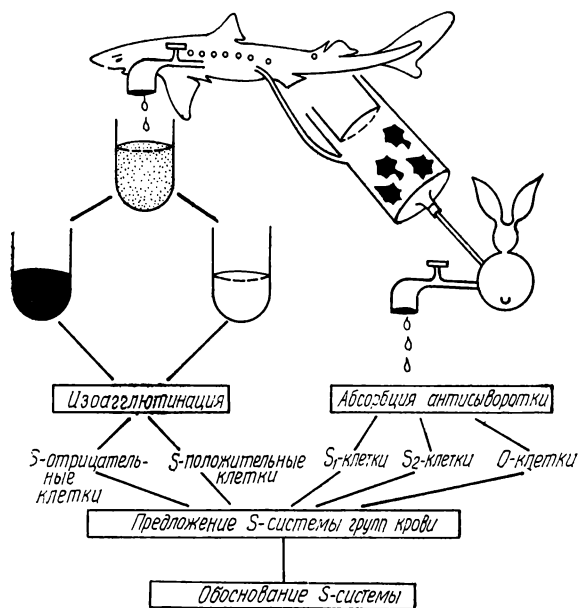


Рис. 12. Диаграмма, показывающая ход иммуногенетического исследования колючей акулы (по Sindermann, 1961).

1. Тесты на воспроизводимость
2. Сравнение самок и нерожденного потомства (генетический анализ)
3. Изоиммунизация

группами S_1 , S_2 , $S_{1,2}$ и S_0 . Они обнаруживаются в изогемагглютинационных тестах как с иммунными, так и с естественными антителами, а также при использовании гетероагглютининов, выработанных на эритроциты акулы кроликом (Sindermann, 1961b).

Сравнение самок и нерожденного потомства (генетический анализ) свидетельствует о наследовании антигенов S_1 , S_2 и S_0 строго в соответствии с законами Менделя (рис. 13): потомство всегда оказывалось тождественным по материнскому антигену и в ряде случаев обнаруживало новый антиген, унаследованный от отца.

Эти данные особенно интересны потому, что получены на морском виде; для большинства же из них методика длительного аквариального содержания не разработана и поэтому традиционный генетический анализ невозможен. Такой анализ

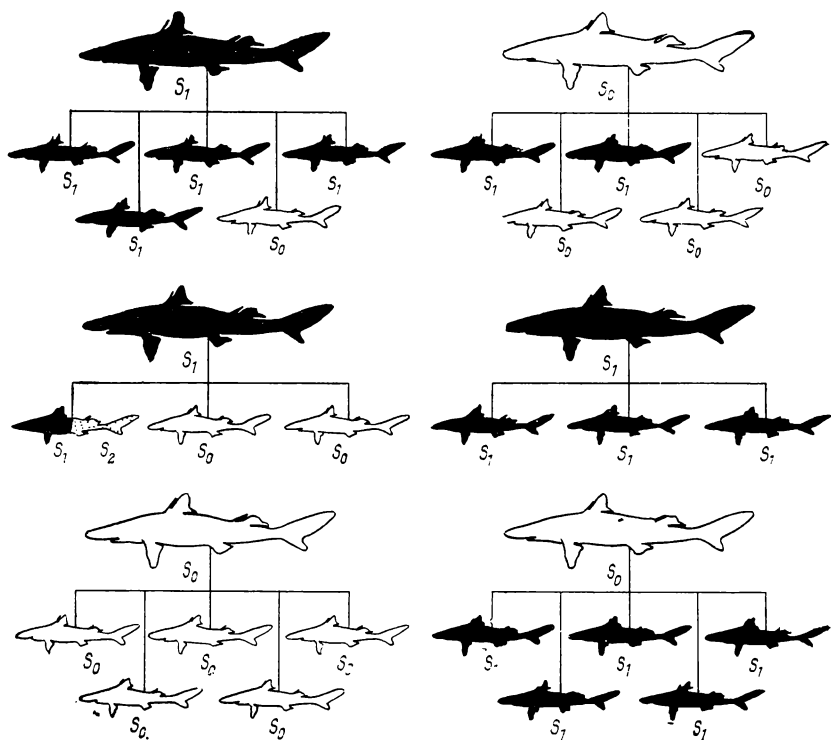


Рис. 13. Распределение групп крови S-системы среди самок и нерожденного потомства колючей акулы (по Sindermann, 1964).

осуществим на менее прихотливых пресноводных рыбах, что и было проделано Б. Сандерсом и Дж. Райтом (Sanders a. Wright, 1962) на радужной форели *Salmo gairdneri*. При помощи иммунной кроличьей сыворотки выявлены два антигена *R-1* и *R-2*, дающие три группы крови *R-1*, *R-2* и *R-1-2*, которые так же показывают меделевские закономерности расщепления в потомстве двух кодоминантных генов в соотношении 1:2:1 (табл. 1).

Таблица 1. Наследование эритроцитарных антигенов у радужной форели

Фенотипы родителей	Фенотипы потомства, экз.			Тест ХИ-квадрат на гетероген- ность	Вероятность
	<i>R-1</i>	<i>R-2</i>	<i>R-1-2</i>		
<i>R-1</i> × <i>R-1</i>	99	0	0	—	—
<i>R-1</i> × <i>R-2</i>	0	0	90	—	—
<i>R-1-2</i> × <i>R-1</i>	91	0	115	1,1660	0,80—0,70
<i>R-1-2</i> × <i>R-1-2</i>	49	42	91	3,6389	0,80—0,70
<i>R-2</i> × <i>R-1-2</i>	0	66	58	1,4530	0,50—0,30
<i>R-2</i> × <i>R-2</i>	0	91	0	—	—

Существует еще один путь проверки генетических гипотез наследования групп крови или любых других альтернативных признаков — несложные математические расчеты непосредственно на выборках из природных популяций, минуя посемейный анализ. Этот прием учитывает основное положение популяционной генетики — закон Харди — Вайнберга: если в какой-либо большой панмиктической популяции наблюдать за поведением пары аллельных генов, то уже в следующем за свободным переkreщиванием поколении можно установить определенную зависимость между частотами этих генов и относительными долями гомо- и гетерозиготных по ним особей — а именно в соответствии с коэффициентами разложения бинома Ньютона. При отсутствии существенного давления отбора или притока иммигрантов из соседних популяций эти пропорции будут устойчиво передаваться от поколения к поколению, т. е. популяция окажется в состоянии генотипического равновесия, характеризуясь постоянством генных частот.

В самом деле, если обозначить символами *p* и *q* частоты соответствующих аллельных генов, случайно расходящихся в мейозе по половым клеткам самцов и самок, то все равновероятные

скрещивания в данном поколении можно записать следующим образом:

Самки	Самцы	
	p	q
p	p^2	pq
q	pq	q^2

или $p^2 + 2pq + q^2 = 1$. А если учесть, что скрещивания происходят в популяции из N особей, то доли гомо- или гетерозигот легко могут быть найдены из выражения

$$p^2N + 2pqN + q^2N = N.$$

Соответствие эмпирических данных этой простейшей популяционно-генетической модели установлено, за небольшим исключением, на всех видах рыб, исследованных генетическими методами (de Ligny, 1969 и др.).

То, что все принципы генетики менделирующих, не сцепленных с полом признаков приложимы к эритроцитарным антигенам рыб, установлено и другими исследованиями как в экспериментах скрещивания (семейный анализ), так и при сопоставлении фактических частот с ожидаемыми из уравнения Харди — Вейнберга. Обнаружены следующие закономерности (см. также приложение 1).

1. Полное доминирование — например, Tg -система групп крови тунцов; S -система колючей акулы; A -система европейского анчоуса.

2. Кодоминантность: R -система у радужной форели; Tg -система у тунцов; S -система колючей акулы.

3. Эффект дозы: A -система групп крови нерки; A -система европейского анчоуса.

НАСЛЕДСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СЫВОРОТОЧНЫХ И ВНУТРИКЛЕТОЧНЫХ БЕЛКОВ

Генетический полиморфизм белков, растворимых в воде или в водно-солевых растворах с низкой ионной силой, лучше всего улавливается методом зонального электрофореза, а наследственная природа изменчивости легко расшифровывается на основе

как принципов этого метода, так и достижений в области теории гена и механизма генного действия (Henning a. Janofski, 1963; Shaw a. Barto, 1963; Shaw, 1965; Hubby a. Lewontin, 1966; Lewontin a. Hubby, 1966). В основных своих чертах на этом уровне анализа сохраняют силу и изложенные выше иммуногенетические принципы.

Электрофоретические методы в различных опорных средах — нейтральных мелкопористых гелях — фракционируют белковые макромолекулы на основе их различий в суммарном электростатическом заряде и (или) в молекулярном весе. Специальное окрашивание гелей: неспецифическое на белок вообще или же специфическое на определенную группу белков (например, сочетание электрофореза с методами гистохимии позволяет идентифицировать многие ферменты) дает возможность получить электрофореграмму — полосу геля с хорошо заметными на ней, расположенными на различном расстоянии от старта, дискретными темноокрашенными полосами. Эти полосы соответствуют индивидуальным, обычно водорастворимым белкам, присутствовавшим до опыта в крови, клеточных экстрактах или в любых других биологических жидкостях, доступных для исследования. В иммуноэлектрофоретическом варианте метода отдельные белковые компоненты фиксируются в местах реакции «антиген — антитело» в виде мутных беловатых дуг нерастворимого осадка — преципитата.

При исследовании таких образцов от нескольких представителей одного и того же вида обнаруживаются индивидуальные вариации в подвижности и числе полос (всех или отдельных) на электрофореграмме, определяемые наличием или отсутствием соответствующего структурного гена либо существованием аллелей в таком генетическом локусе, кодирующем отдельную полипептидную цепь. Полипептидные цепи (субъединицы) слагают структуру белковых молекул, которые могут быть как мономерами, т. е. состоять из единичных цепей, так и мультимерами, т. е. слагаться из двух или более субъединиц, синтезирующихся под контролем одного, двух или более локусов, независимых или сцепленных. Контроль одной и той же биохимической функции множественными генами приводит к соответствующей множественности белковых зон на электрофореграмме. И хотя известны случаи, когда достаточно большое число белковых фракций может быть связано лишь с разными степенями полимеризации одной и той же субъединицы, чаще всего такого рода картина определяется наличием двух или более генетических локусов, контролирующих соответствующее звено того или иного биохимического цикла в организме.

Проблема генетических и биохимических основ множественных молекулярных форм белков, на уровне ферментов получивших название **изозимов**, подробно рассматривается в специальных работах (Уилкинсон, 1968; Яковлева, 1968; Markert

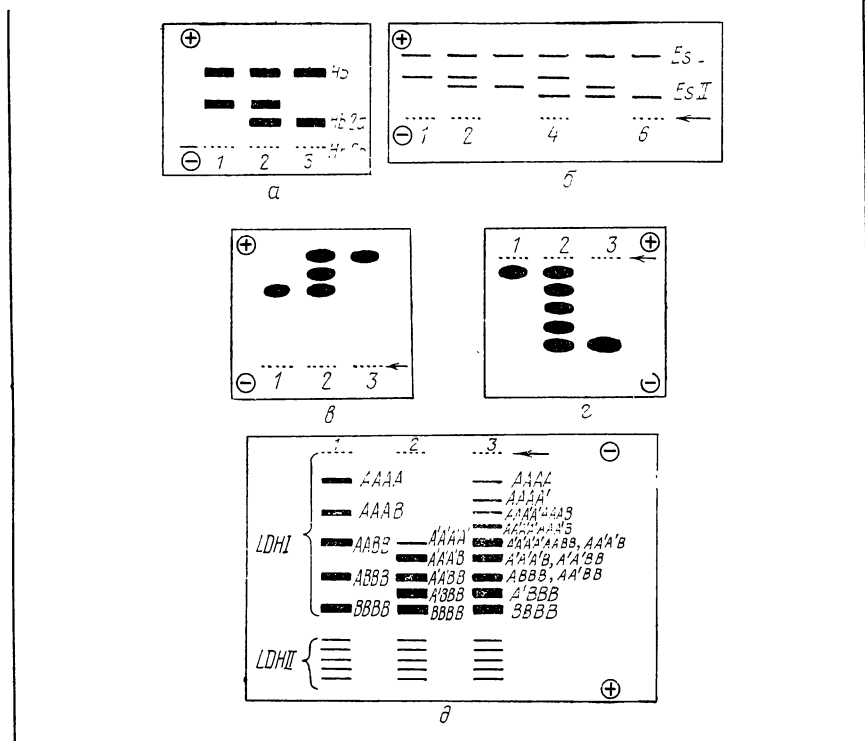


Рис. 14. Схематическое изображение наследственных электрофоретических вариантов белков у разных видов животных:

a — гемоглобин мерланга *Odontogadus merlangus*; 1 и 3 — гомозиготные генотипы; 2 — гетерозигота. Локус *Hb1* мономорфен. Электрофорез в агаровом геле (по Sick, 1961); *б* — эстераза ракообразного *Mysis relicta*; 1, 3, и 6 — гомозиготы; 2, 4, 5 — гетерозиготы.

Локус *EsI* мономорфен. Электрофорез в крахмальном геле (по Furst a. Nyman, 1969); *в* — 6-фосфоглюконатдегидрогеназа перепела *Coturnix coturnix*; 1 и 3 — гомозиготы; 2 — гетерозигота. Фермент имеет димерную структуру, поэтому в гетерозиготе выявляются три зоны активности, т. е. формируются гибридные молекулы, представленные средней полосой. Электрофорез в крахмальном геле (по Manwell a. Backer 1970); *г* — малатдегидрогеназа мыши *Mus musculus*. Этот фермент у данного вида является тетрамером, слагаемым двумя субъединицами, представленными по одной («быстрой» или «медленной») у гомозигот (1 и 3). В гетерозиготе (№ 2) активны оба гена, и свободное комбинирование по четыре синтезируемых под их контролем субъединиц дает пять изоформ. Электрофорез в крахмальном геле (по Shows a, Ruddle, 1968); *д* — изоцимы мышечной лактатдегидрогеназы у кеты, *Oncorhynchus keta*. Выявляются две группы изоцимов, показанные фигурными скобками. В каждой группе тетрамерные молекулы фермента кодируются парами независимых генетических локусов, одна из которых инвариантна (L.DHII), тогда как во второй обнаруживается мутация по локусу *A*. Так как в этой методике подвижность ряда изоцимов перекрывается (см. буквенные обозначения), в гетерозиготе (3) обнаруживается девять полос активности вместо пятнадцати, предсказываемых теорией (Shaw a. Barto, 1963). Электрофорез в акриламидном геле (по Алтухову и др. 1970, с дополнениями). Стрелка указывает стартовую позицию.

a. Whitt, 1968; Massaro a. Markert, 1968; Vessel, 1968; Салменкова, 1973 и др.). В последнее время у высших организмов выявлено, что множественность одноименных белков адекватна множественности соответствующих структурных генов. Следовательно, в организации генетического материала имеется двойственность: с одной стороны, существуют единичные локусы; с другой — множественные гены, объединенные в системы, единые в функциональном отношении.

Недостаток электрофоретического метода состоит в том, что только пять из двадцати аминокислотных остатков, слагающих первичную структуру белковых молекул, влияют на их суммарный электрический заряд. Поэтому удается обнаружить только часть нуклеотидных замен в ДНК, приводящих к аминокислотным заменам. Тем не менее мировая литература вообще и ихтиологическая, в частности, переполнена примерами успешного выявления индивидуальных электрофоретических вариаций белков (см. приложение 1), наследующихся строго в соответствии с законами Менделя, причем наследование в отличие от эритроцитарных антигенов в большинстве случаев реализуется по кодоминантному типу — в гетерозиготе активны оба гена.

Изложенное можно иллюстрировать несколькими примерами (рис. 14). Подписи под рисунком поясняют чтение электрофореграмм.

МЕТОДИЧЕСКИЕ ПРИЕМЫ ОБНАРУЖЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Иммунологические тесты

Схема выявления групп крови у окуней и анчоусов сводилась к испытанию в гемагглютинационных тестах кровяных клеток этих видов с иммунными и естественными антителами и лектинами. Поскольку в предварительных опытах было установлено отсутствие естественных изоантител, все реакции поставлены с гетероантителами.

Изменчивость антигенных свойств эритроцитов морского окуня исследована с иммунными сыворотками, выработанными кроликами на эритроциты окуня и трески *Gadus morhua* [ее эритроцитарные антигены весьма близки антигенам окуня (Sindermann, 1962)], так как фитагглютинины различного происхождения и нормальные антитела, обнаруженные у разных видов животных, не дали четкой и воспроизводимой групповой дифференциации клеток окуней.

Кровь у рыб брали стерильной пастеровской пипеткой из луковицы аорты и переносили в изотоничный физиологический раствор с антикоагулянтом [3% трехзамещенного лимоннокислого натрия и 0,28% хлористого натрия (Sick, 1961)]. Для получения «рабочей» взвеси эритроцитов к 2 см³ физиологического раствора добавляли 2 капли цельной крови.

Когда клетки запасали впрок для иммунизации, то к 1 части раствора добавляли 3 части цельной крови, а затем эритроциты трижды отмывали в десятикратном объеме изотонического раствора и готовили 50%-ную суспензию.

Такую смесь клеток от нескольких окуней, пойманных на банке Флемиш-Кап, на юге Большой Ньюфаундлендской банки и в районе Южной Исландии, вводили (по 1 см³ внутривенно) кроликам, жившим на борту экспедиционного судна. Четыре кролика были иммунизированы в 1964 г. и четыре в 1965 г. По окончании иммунизации (3—4 инъекции) у кролика брали пробу крови и сыворотку испытывали на высоту титра агглютининов. Так были отобраны три антисыворотки: одна «антиокунь» и две — «антитреска» (одна получена в октябре 1964 г. и абсорбирована клетками трески, пойманной в исландских водах).

Антисыворотки, законсервированные мертиолатом (1 10 000), хранили в замороженном состоянии в ампулах, а перед постановкой реакций подвергали получасовому прогреванию при 56°С для разрушения комплемента.

На предметных стеклах смешивали два объема сыворотки (петля из нихромовой проволоки диаметром 1 мм) с одним объемом рабочей взвеси эритроцитов. Реакции проходили во влажных камерах при комнатной температуре и степень агглютинации оценивали под малым увеличением микроскопа (об. 8X; ок. 10X). Различные степени агглютинации от полного склеивания всех клеток до полного ее отсутствия, как это наблюдали в контроле (только рабочая взвесь эритроцитов), отражали значками «++++», «+++», «++», «+» и «—». Предварительные наблюдения показали, что для полного формирования агглютината продолжительность инкубации должна быть не менее 1 ч.

Для удаления из сыворотки гетерофильных антител проводили специфическую абсорбцию: к четырем частям разведенной (1:3) иммунной сыворотки добавляли одну часть трижды отмытых уплотненных эритроцитов от отдельных, предварительно выбранных рыб и инкубировали смесь, постоянно ее встряхивая, при комнатной температуре в течение 1,5—2 ч. Затем клетки отделяли центрифугированием и испытывали сыворотку на полноту абсорбции. В случае сохранения у сыворотки способности

агглютинировать клетки, используемые для абсорбции, процедуры повторяли, но добавляли вдвое меньшее количество клеток.

Принципиально эта же методика (Алтухов, Апекин, Лиманский, 1964) использована в опытах с клетками анчоуса. Разница состояла лишь в том, что группы крови были выявлены сначала в опытах с нормальными лошадиной и свиной сыворотками, давшими очень четкие и воспроизводимые результаты независимо от индивидуальной принадлежности сывороток, а затем подтверждена гемагглютинацией с иммунными антителами, выработанными на эритроциты анчоуса кроликами (Лиманский, 1966; Алтухов и др., 1969).

Наши попытки обнаружить группы крови у тихоокеанских лососей (кета, горбуша) оказались неудачными. Следует заметить, что и американские авторы (Ridgway, Cushing, Durall, 1958), хотя и наблюдали некоторые антигенные вариации у данных видов, не смогли приспособить эти маркеры для популяционно-генетических целей; только у нерки в опытах с нормальной свиной сывороткой обнаружена двуаллельная система групп крови с частичным доминированием (Ridgway et al., 1958). Поэтому основные усилия были направлены на обнаружение у лососей генетической изменчивости по водорастворимым белкам при исследовании их различными электрофоретическими методами в сочетании со специфическим окрашиванием на энзиматическую активность и общий белок.

Изучены следующие белки: альбумины сыворотки (*Alb*); лактатдегидрогеназа (*Ldh*) различных тканей; цитоплазматическая малатдегидрогеназа (*Mdh*), эстераза сыворотки (*Es*), глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа (*G-6-Pdh*) эритроцитов; α -глицерофосфатдегидрогеназа (α -*Gdh*) мышц; фосфоглюкомутаза (*Pgm*) мышц; гемоглобины (*Hb*), а также кристаллины и миогены — водорастворимые белки соответственно хрусталика глаза и мышц.

Электрофорез белков

1. Подготовка белковых растворов для электрофореза. Чтобы получить сыворотку, у рыбы отсекали хвостовой плавник, и кровь, свободно вытекающую из хвостовой артерии, быстро собирали в тщательно отмытые стеклянные сосуды. Через несколько часов после ретракции фибринового сгустка отделяли сыворотку центрифугированием или отсасыванием.

Измельченные белые скелетные мышцы гомогенизировали в стеклянном гомогенизаторе с тефлоновым пестиком (либо в фарфоровой ступке) с равным объемом ледяной дистиллированной воды и центрифугировали на холоду в течение 1 ч (10 000 или

16 000 об/мин); в отдельных случаях центрифугирование повторяли до получения прозрачного супернатанта.

Хрусталики глаза растирали в фарфоровой ступке с равным объемом дистиллированной воды и центрифугировали 20—30 мин (5000 об/мин). Эритроциты отмывали 4 раза охлажденным изотоническим раствором Alsever'a (Hodgins a. Ridgway, 1964), гемолизировали, добавляя равный объем ледяной дистиллированной воды, и удаляли струму 15—30-минутным центрифугированием (8000—10 000 об/мин).

2. **Электрофорез в агаровом геле.** Использованы самодельные изготовленные из органического стекла аппараты с платиновыми электродами и рядом вспомогательных приспособлений, предназначенных для прорезания траншей в геле, для нанесения расплавленного геля на стеклянную пластинку (размером 9×12 или 13×18 см), для высушивания электрофореграмм и окраски их на общий белок либо на ферментативную активность. Конструкция аппаратов позволяла исследовать одновременно 10 или 16 образцов в мединал-вероналовом буферном растворе с рН 8,6 и ионной силой (μ) 0,25—0,05; напряженность электрического поля составляла ~ 7 В/см.

В целом применявшаяся методика детально описана у Грабара и Буртэна (1963), наши сотрудники В. И. Слынько и Г. Н. Нефедов внесли ряд конструктивных улучшений.

а) **Буферные растворы.** Буферные растворы для геля: веронал — 1,68 г; мединал — 10,6; дистиллированная вода — до 1 л; $\mu = 0,1$. Буферные растворы для электродных сосудов: веронал — 1,38 г; мединал — 8,76 г; дистиллированная вода — до 1 л; $\mu = 0,05$.

б) **Агаровый гель.** К 2%-ному бактоагару Difco, приготовленному на дистиллированной воде, добавляли равный объем гелевого буфера, получая таким образом 1%-ный гель с тем же значением рН и с ионной силой 0,05. В некоторых опытах, например, для выявления изозимов лактатдегидрогеназы мышц использовали гель с $\mu = 0,025$, приготовленный из 2%-ного геля, предварительно в течение нескольких суток отмывавшегося в дистиллированной воде с целью удаления из него низкомолекулярных пектиноподобных веществ. Это улучшало дифференцирующие свойства геля.

Однопроцентный расплавленный гель консервировали мертиолом (1 : 5000—1 : 10 000) и расфасовывали по 50 см³ в плоскодонные колбочки. Непосредственно перед опытом гель расплавляли на водяной бане и 40 см³ наносили на тщательно отмытую, обезжиренную фотопластинку (размером 13×18 см), находившуюся на строго горизонтальной плоскости.

В застывшем геле специальным резцом пробивали траншеи длиной 7 мм и шириной 1 мм, помещали пластинку в аппарат и расплавленным гелем соединяли гель на пластинке с гелевыми мостами аппарата. Затем в траншеи вносили белковые растворы и разделяли их в поле постоянного тока в течение 2 ч 15 мин в комбинированном режиме: вначале до вхождения молекул в гель подавали в течение 15 мин напряжение в 55 В, а затем увеличивали его до 90 В (на концах пластинки) и вели опыт в течение 2 ч в холодильнике при температуре 4° С.

По окончании опыта пластинку помещали на 30 мин в 10%-ный раствор уксусной кислоты для денатурации белковых молекул, после чего накрывали гель хроматографической бумагой и высушивали под струей теплого воздуха. Зафиксированные таким образом белковые фракции окрашивали.

3. Электрофорез в крахмально-агаровом геле. Методика принципиально ничем не отличается от вышеизложенной, кроме состава геля, содержащего 2% гидролизованного крахмала и 0,8% бактоагара Difco в мединал-верональном буферном растворе с рН 8,6 и ионной силой 0,025.

4. Электрофорез в крахмальном геле. Применялась методика горизонтального электрофореза в аппарате Цуюки с небольшими конструктивными изменениями, внесенными нашим сотрудником В. Т. Омельченко. Аппарат позволяет анализировать одновременно 35—70 образцов.

а) Буферные растворы. Используются две буферные системы: боратная Цуюки и прерывистая Пулика (Poulick, 1957). В первом случае для геля — 0,023 М H_3BO_3 и 0,025% Na_2 -ЭДТА, титрованные раствором NaOH до рН 8,5; для электродных отсеков — 0,3 М H_3BO_3 , титрованная раствором NaOH до рН 8,5. Во втором случае в геле — 0,076 М трис- HCl и 0,005 М лимонной кислоты; в электродных отсеках — 0,3 М H_3BO_3 и 0,06 М NaOH , рН 8,6.

б) Приготовление геля. Использован 13%-ный гель, получаемый после нагревания суспензии гидролизованного крахмала примерно до 80° С. Смесь загустевала через 3—4 с, а затем через 15—20 с разжижалась, после чего ее быстро выливали в кювету и равномерно распределяли по всей поверхности. Конструкция кюветы позволяла избежать применения бумажных мостов, используемых для соединения геля с буферным раствором в отсеках; этот контакт осуществлялся непосредственно при погружении обоих краев крахмального блока в буферный раствор.

Разделение проходило 5—6 ч в холодильнике при 2—4° С.

5. **Электрофорез в акриламидном геле.** Использован вариант метода, позволяющий разделять белки в вертикальном блоке геля, постоянно охлаждаемого льдо-солевой смесью.

а) Буферная система — трис-ЭДТА — боратная, рН 8,3 (Reacock et. al., 1965).

б) Приготовление геля. Разделение изоферментов во всех случаях лучше всего происходит в 5,5%-ном геле с использованием в качестве катализаторов ТЕМЕД и персульфата аммония. Концентрация метиленбисакриламида — 4%.

Гель полимеризуется в аппарате 40 мин, а надсернистый аммоний удаляется из геля за 20 мин при 200 В. Конструкция аппарата позволяет исследовать одновременно 22—70 проб.

6. **Окрашивание гелей на общий белок.** Для выявления фракций альбуминов, кристаллинов, гемоглобинов и миогенов гели после электрофореза окрашивали 0,1%-ным раствором амидо-черного 10Б в 10%-ной уксусной кислоте (агаровый и крахмально-агаровый вариант метода) либо 0,025%-ным раствором ку-масси голубого *GL* в 12,5%-ной трихлоруксусной кислоте (акриламидный вариант метода).

Окрашивание на ферменты осуществляли в соответствии с принципами гистохимии (Берстон, 1965), инкубируя гели при 37—40° С в специальных красящих смесях следующего состава:

а) для *Ldh* сыворотки крови (проявление в агаровом геле): 6 мл 1 М лактата Na; 3,5 мл 1%-ного водного раствора никоти-намидадениндинуклеотида (НАД); 12 мл 0,1 М KCl; 6 мл 0,005 М $MgCl_2$; 1,5 мл 0,1%-ного водного раствора феназинмето-сульфата (ФМС); 2 мл 1%-ного водного раствора нитросинего тетразолия (НСТ); 90 мл 0,1 М фосфатного буфера, рН 7,6; инкубация в течение 1—2 ч;

б) для *Ldh* сыворотки крови и мышц в акриламидном геле: 15 мл 1 М лактата Na; 12 мл 1%-ного водного раствора НАД; 12 мл 0,1 М NaCl; 12 мл 0,005 $MgCl_2$; 10 мл 1%-ного НСТ; 30 мл 0,5 М фосфатного буфера рН 7,6; 2,5 1%-ного водного рас-твора ФМС; проявление идет около 3 ч;

в) для *Mdh*: 6 мл 2 М Na-*L*-малата; 6 мл 1%-ного НАД; 5 мл 1%-ного НСТ; 0,3 мл 0,1%-ного ФМС; 80 мл 0,1 М трис-НСl буферного раствора, рН 8,4; инкубация 2—3 ч;

г) для эстеразы сыворотки: 10 мл 0,2 М трисмалеатного бу-фера, рН 7,4 и 9,8 мл 0,2 М NaOH доводили водой до 40 мл, добавляли 1 мл 1%-ного раствора α -нафтилацетата в смеси рав-ных объемов воды и ацетона и 40 мл краски «Прочный синий РР». Перед погружением в эту смесь гель непосредственно после электрофореза выдерживали 30 мин в 0,5 М H_2BO_3 при 4° С для снижения рН геля; инкубация в субстратной смеси 2 ч;

д) для α -*Gdh*: 100 мг α -глицерофосфата Na в 100 мл 0,1 М трис-НСl буфера, рН 8,3; 3 мл 1%-ного НАД; 2 мл 1%-ного НСТ; 2 мл 0,1%-ного ФМС; инкубация 3—4 ч;

е) для *G-6-Pdh*: 5 мл 1%-ного глюкозо-6-фосфата Na; 12 мл 0,1%-ного никотинамидадениндинуклеотидфосфата (НАДФ); 5 мл 1%-ного НСТ; 5 мл 0,01 М $MgCl_2$; 1 мл 0,1 М NaCl; 60 мл 0,05 М трис-НСl буфера, рН 8,5; 3 мл 0,1%-ного ФМС добавляли через 30 мин после начала инкубации, продолжавшейся затем 2 ч. Гелевый и электродный буферные растворы в этих опытах содержали 20 мг/л НАДФ;

ж) для *Pgm*: 120 мг глюкозо-1-фосфата K_2 в 100 мл 0,05 трис-НСl буфера, рН 8,0; 3 мл 1%-ного раствора НАДФ; 2 мл 1%-ного НСТ; 0,2 мл суспензии глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы, содержащей 0,1 г фермента в 25 мл; 1 мл 0,01 М $MgCl_2$; 2 мл 0,1% ФМС; инкубация 2 ч.

Специфичность полос каждого фермента на электрофореграммах устанавливали в предварительных экспериментах, инкубируя параллельно гели в окрашивающих смесях с субстратом и без субстрата.

Заканчивая главу, необходимо отметить те отклонения от простейших генетических ситуаций, с которыми пришлось столкнуться в последнее время при анализе полиморфизма групп крови и некоторых белков в популяциях рыб. Это, во-первых, онтогенетические регуляции (Sanders, a. Wright, 1962; Vanstone et. al., 1964; Wilkins, 1966; de Ligny, 1968), во-вторых, ограниченное полом наследование (Utter a. Ridgway, 1967a, b; Altukhov et. al., 1968b), в-третьих, несбалансированность мейоза у некоторых тетраплоидных видов, создающая ложное впечатление сцепления генов (Morrison, 1970) и, наконец, в-четвертых, пониженная приспособленность или даже летальность гомозиготных генотипов (Fujino a. Kang, 1968, a, b).

Среди всех этих примеров только ограниченные полом различия в синтезе ововителлинов должны постоянно учитываться в исследовании полиморфизма сывороточных белков рыб. Другие же случаи затрагивают лишь пять-шесть видов из десятков изученных и, кроме того, некоторые ситуации допускают возможность иной трактовки, нежели та, что дается авторами.

Например, возрастные различия в частотах генов групп крови у камбалы *Pleuronectes platessa* и трансферринов у тунца *Katsuwonus pelamis* вполне можно объяснить неадекватностью сравниваемых проб, когда производителей брали из одной популяции, а молодь из другой. В. де Линьи (de Ligny, 1969), подробно рассматривающая эти случаи, и сама не исключает указанную возможность.

Вероятно, что об этом же говорит и пример с половыми различиями в частотах эстеразных типов у хека *Merluccius productus* из Паджет-Саунд (Utter et. al., 1970): у самок и молоди фактическое распределение генотипов соответствует ожидаемому по Харди — Вейнбергу, тогда как у самцов в возрасте от двух лет и старше наблюдается заметный дефицит гетерозигот.

Напротив, разница в числе фенотипов групп крови В-системы среди производителей и молоди радужной форели поддается однозначной оценке.

В этом случае отсутствие взаимодействия эритроцитов взрослых рыб с одним из реагентов, эффективных для клеток молоди, действительно вызвано активацией в онтогенезе фактора, покрывающего эритроцитарную оболочку и ведущего себя как меделевский доминант (de Ligny, 1969).

Когда мы начинали наши исследования, такого рода данные практически отсутствовали. Однако подобные ограничения учтены нами везде, где это было возможно. Во всяком случае, все опыты поставлены на рыбах, достигших репродуктивного возраста, и с учетом их пола.

Глава IV. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ

АНТИГЕННЫЕ ФАКТОРЫ В ЭРИТРОЦИТАХ МОРСКОГО ОКУНЯ

В табл. 2 показан характер реакций с кроличьими гемагглютинирующими сыворотками «антиокунь» и «антитреска» эритроцитов 6 экз. окуня, пойманных 3/IX 1965 г. на юго-восточном склоне Большой Ньюфаундлендской банки.

При рассмотрении этих данных видны однонаправленные различия в характере реакций клеток отдельных рыб с обеими гемагглютинирующими сыворотками: в самом высоком титре агглютинины содержатся лишь в отношении эритроцитов окуня № 4 (1 : 256 — 1 : 512); титры всех других реакций на один-два порядка ниже (1 : 64—1 : 128). Эта разница еще более демонстративна в абсорбционных опытах, поставленных с антитресковой сывороткой (табл. 3).

Таблица 2. Агглютинация эритроцитов окуня-клевача иммунными сыворотками

Номер рыбы	Разведения антисывороток									Контроль (физиологический раствор)
	«антиокунь»				«антитреска»					
	1:64	1:128	1:256	1:512	1:64	1:128	1:256	1:512	1:1024	
1	+	±	—	—	+	+	—	—	—	—
2	+	—	—	—	++	—	—	—	—	—
3	++	+	—	—	+	±	—	—	—	—
4	++++	+++	+	—	++	+++	+	±	—	—
5	++	—	—	—	+	—	—	—	—	—
6	++	—	—	—	++	±	—	—	—	—

Таблица 3. Агглютинация эритроцитов окуня абсорбированной кроличьей сывороткой «антитреска»

Сыворотка «антитреска», абсорбированная клетками рыб, номер	Номер рыбы					
	1	2	3	4	5	6
1	—	—	—	+++	—	—
2	—	—	—	+++	—	—
3	—	—	—	+++	—	—
4	—	—	—	—	—	—

Истощение иммунной сыворотки эритроцитами рыбы № 4 снимает реакции во всех случаях, а абсорбция клетками рыб № 1—3 устраняет гомологичные реакции и реакции с клетками рыб № 5, 6, тогда как эритроциты окуня № 4 продолжают склеиваться с интенсивностью +++.

Следовательно, перекрестные абсорбционные тесты также выявляют два типа рыб, различающихся по антигенным свойствам их эритроцитов. Первый тип — окуни № 1, 2, 3, 5 и 6, чьи клетки не склеиваются во всех вариантах абсорбции; второй тип — окунь № 4, его эритроциты агглютинируют во всех случаях. Опираясь на эти данные, можно выделить два близкородственных антигена, находящихся в подгрупповом соподчинении: A₁ (клетки окуня № 4) и A₂ (клетки остальных рыб)¹ и коди-

¹ Некоторые вариации титров в пределах этой группы отражают, возможно, количественные вариации в содержании антигена или, скорее, допустимые погрешности методики.

руемых, по-видимому, парой аллелей с доминированием A_1 над A_2 (Алтухов, 1969а).

Иммунная антиокуневая сыворотка (см. табл. 2) дифференцирует клетки шести исследованных рыб однозначно с сывороткой «антитреска»; это подтверждается абсорбционными опытами, в которых для истощения взяты клетки окуня № 3. Еще один реагент точно такой же специфичности был получен нами ранее в исландском районе (табл. 4).

Таблица 4. Взаимодействие трех реагентов с эритроцитами окуней

Абсорбированные гемагглютинирующие сыворотки (реагенты)	Номер рыбы						Контроль (физиологический раствор)
	1	2	3	4	5	6	
«Антитреска» № 1, 1964 г.	—	—	—	++	—	—	—
«Антитреска» № 2, 1965 г.	—	—	—	+++	—	—	—
«Антиокунь»	—	—	—	+++	—	—	—

Из данных табл. 4 следует, что эти три реагента можно рассматривать как тождественные по специфичности, однако выборка в 6 экз. явно недостаточна, чтобы принять это утверждение как окончательное. Поэтому мы исследовали одновременно все реагенты еще с двумя выборками (30 и 26 экз.) окуня (два траловых улова на банке Флемиш-Кап) и убедились в однозначности поведения реагентов, маркировавших рыб в этом районе исключительно как носителей фактора A_2 в отличие от крайне

Таблица 5. Распределение антигенных факторов A_1 и A_2 среди самцов и самок клюворылого окуня, выловленного на Большой Ньюфаундлендской банке 2—4/X 1965 г.

Пол рыбы	Фенотип		Итого
	A_1	A_2	
Самцы	20	29	49
Самки	16	25	41
Всего	36	54	90

гетерогенных рыб, локализованных на Большой Ньюфаундлендской банке (см. главу V).

Поскольку в наибольшем объеме нам удалось получить реагенты «антитреска» № 1 и «антитреска» № 2, все съемки распределения групп крови в пространстве проделаны с этими реагентами. Заканчивая рассмотрение особенностей индивидуальных антигенных вариаций эритроцитов у морского окуня, укажем, что выявленная изменчивость не связана с полом: равномерное распределение факторов среди самцов и самок ($\chi^2=0,33$; $p>0,05$) иллюстрируется табл. 5.

ГРУППЫ КРОВИ ЕВРОПЕЙСКОГО АНЧОУСА

Мы уже отмечали, что индивидуальная изменчивость антигенных свойств эритроцитов анчоуса была обнаружена при агглютинации их нормальными сыворотками животных. Результаты опытов, поставленных в июле 1963 г. в Азовском море, приведены в табл. 6 и схематически на рис. 15.

Таблица 6. Особенности агглютинации эритроцитов анчоуса нормальными сыворотками животных (по Алтухову и др., 1969а с дополнением)

Сыворотка	Номер рыбы				
	1	2	3	4	5
Лошадиная	++++	++++	+++	+++	—
Свиная	++++	++++	++++	++++	++++
Контроль (физиологический раствор)	—	—	—	—	—

Продолжение табл. 6

Сыворотка	Номер рыбы						
	6	7	8	9	10	11	12
Лошадиная	—	—	—	—	—	—	—
Свиная	++++	++	—	—	—	—	—
Контроль (физиологический раствор)	—	—	—	—	—	—	—

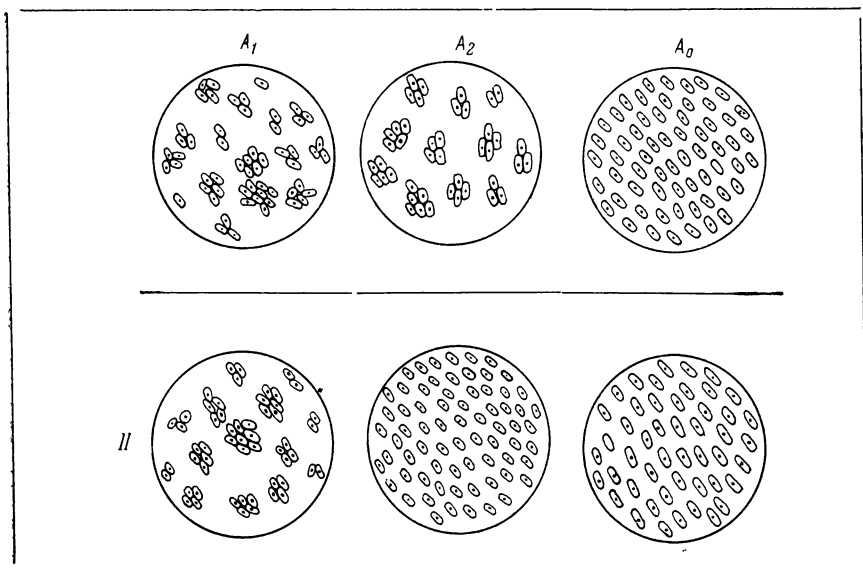


Рис. 15. Индивидуальная изменчивость антигенных свойств эритроцитов анчоуса в опытах гемагглютинации с нормальными сыворотками крови животных:

I — свиньи; II — лошади.

Прослежена отчетливая дифференцировка исследованных рыб на три группы: эритроциты первой из них склеиваются обеими сыворотками (№ 1—4); эритроциты второй — только свиными сыворотками (№ 5—7); клетки третьей группы вообще не дают реакции. Выявленные отличия столь же наглядны при агглютинации клеток тех же 12 рыб абсорбированной свиной сывороткой (табл. 7).

Таблица 7. Особенности агглютинации эритроцитов анчоуса абсорбированной свиной сывороткой (по Алухову и др., 1969а)

Свиная сыворотка, абсорбированная клетками, номер	Номер рыбы											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	++++	++++	++++	++++	—	—	—	—	—	—	—	—
8	+++++	++++	++++	++	+++	++	++++	—	—	—	—	—

Истощение сыворотки эритроцитами рыбы № 2 (первая группа) «снимает» реакции со всеми клетками; эритроциты рыбы № 5 (вторая группа) связывают антитела по отношению к себе самим и к эритроцитам двух других анчоусов той же группы; абсорбция негативными эритроцитами (третья группа) вообще не дает никакого эффекта.

Доказательством антигенного характера обнаруженной изменчивости служат серологические реакции, ставившиеся одновременно с нормальными сыворотками и иммунными кроличьими антителами, что подробно рассмотрено в диссертации В. В. Лиманского (1969). Мы ограничиваемся демонстрацией лишь одной таблицы, содержащей типичные результаты (табл. 8)

Таблица 8. Характер реакций трех феногрупп анчоуса, выявленных в опытах нормальной агглютинации, с иммунной сывороткой кролика (по Алтухову и др. 1969а)

Номер рыбы	Нормальная сыворотка		Иммунная кроличья сыворотка в разведениях		
	лошадиная		1:2	1:4	1:8
1.	+++++	+++++	+++++	+++++	+++++
2	+++++	+++++	+++++	+++++	+++++
3	—	++	+++++	+++++	++
4	—	+++	+++++	+++	+++
5	—	—	—	—	—
6	—	—	—	—	—
7	—	—	—	—	—

Продолжение табл. 8

Номер рыбы	Иммунная кроличья сыворотка в разведениях				
	1:16	1:32	1:64	1:128	1:256
1	+++++	+++++	+++	+++	—
2	+++++	+++++	+	+	—
3	±	—	—	—	—
4	++	—	—	—	—
5	—	—	—	—	—
6	—	—	—	—	—
7	—	—	—	—	—

и показывающей полное соответствие результатов реакций нормальной и иммунной агглютинации. Так, если эритроциты рыб первой группы (№ 1, 2) склеиваются кроличьей антисывороткой вплоть до максимального ее разведения (1 : 128), то титры реакций с клетками второй группы (№ 3, 4) на три порядка ниже. Негативные клетки (№ 5—7) вовсе не взаимодействуют с иммунной сывороткой в ряду испытывавшихся разведений. С другими антисыворотками реакция негативных эритроцитов может проходить лишь в титрах 1 : 8—1 : 16, при агглютинации клеток двух других групп в титрах 1 : 32—1 : 64 и 1 : 64—1 : 128 соответственно.

Столь же наглядны и результаты абсорбционных тестов (табл. 9).

Таблица 9. Агглютинация эритроцитов анчоуса иммунной кроличьей сывороткой после абсорбции (по Алгухову и др., 1969а)

Иммунная сыворотка, абсорбированная клетками, номер	Номер рыбы						
	1	2	3	4	5	6	7
1	—	—	—	—	—	—	—
4	+++	++++	—	—	—	—	—
5	+++	++++	++	+++	—	—	—

Необходимо подчеркнуть, что такие опыты ставились неоднократно, и во всех случаях картина была одинаковая — обнаруживались только три группы анчоусов по антигенным свойствам их эритроцитов. За весь период исследований, проводившихся как в Азовско-Черноморском бассейне, так и в Атлантическом океане у побережья Африки (Лиманский, 1966), ни разу не было обнаружено четвертой группы, чьи эритроциты взаимодействовали бы с лошадиной сывороткой и одновременно не склеивались бы свиной. Особенности этих реакций можно объяснить, лишь допустив, что свиная сыворотка является полиспецифической по отношению к комплексному антигену, который можно обозначить как антиген A , а лошадиная — реагентом к фактору A_1 . Эритроциты, склеиваемые только свиной сывороткой, содержат подгрупповой фактор A_2 , вследствие чего лошадиная сыворотка с такими клетками не взаимодействует. Следовательно, комбинаторика пары антигенов должна дать три группы крови: A_1 , A_2 и A_1A_2 . Однако при качест-

венной оценке реакций мы обнаруживаем лишь два фенотипа: A_1 («++») и A_2 («+ —»). Между тем внимательное рассмотрение интенсивности реакций в пределах фенотипа позитивных клеток вскрывает его гетерогенность, как это видно в специальных опытах, поставленных с нормальными сыворотками (табл. 10—11).

Таблица 10. Вариабельность реакций эритроцитов анчоуса первой группы в опытах с нормальными антителами (по Алтухову и др., 1969а)

Сыворотка	Номер рыбы					
	1	2	3	4	5	6
Лошадиная	++++	+++	++++	++++	+++	+++
Свиная	++++	++++	++++	++++	+++	++++

Продолжение табл.10

Сыворотка	Номер рыбы									
	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
Лошадиная	++++	+++	+++	++	++	++	++	++	++	
Свиная	+++	+++	++	++++	++	++	++	++	++	

Таблица 11. Агглютинация эритроцитов анчоуса абсорбированной свиной сывороткой (по Алтухову и др., 1969а)

Свиная сыворотка, абсорбированная клетками, номер	Номер рыбы						
	1	2	3	4	5	6	7
1	--	-	-	-	-	-	-
11	+++	+++	++	++	+	++	++

Свиная сыворотка, абсорбированная клетками, номер	Номер рыбы							
	8	9	10	11	12	13	14	15
1	—	—	—	—	—	—	—	—
11	+	—	—	—	—	—	—	—

Данные, приведенные в табл. 10 и 11, показывают, что эритроциты положительной группы анчоуса отличаются друг от друга интенсивностью реакций. Наряду с клетками, агглютинируемыми на «+++» и «++++» (№ 1—8), есть клетки, показывающие существенно ослабленные реакции (№ 11—15). Эти отличия подтверждаются и абсорбционными опытами, вносящими некоторые уточнения в результаты определений с цельными сыворотками. Так, оказывается, истощение клетками типа «++» (№ 11) устраняет антитела к эритроцитам, несколько более сильно взаимодействующими с каким-либо одним реагентом (№ 9, 10). В то же время все эритроциты, склеиваемые обеими сыворотками с интенсивностью в три и четыре балла, сохраняют свои реакции. Таким образом, выясняется дополнительная дифференциация положительной группы и вместе с клетками, агглютинируемыми одной лишь свиной сывороткой, выявляются три фенотипа, как мы предположили выше. Несколько забегаая вперед, укажем, что этими группами крови представлена черноморская раса анчоуса, тогда как у азовской со значительной частотой встречаются негативные рыбы, чьи клетки не агглютинируются ни лошадиной, ни свиной сывороткой (третья группа).

Серологические данные в отношении черноморского анчоуса наводят на мысль о дуаллельной детерминации его эритроцитарных антигенов, причем ослабленные реакции в пределах группы «положительных» клеток, обусловленные, скорее всего, эффектом дозы, должны соответствовать гетерозиготам A_1A_2 .

Предполагаемая структура этого генетического локуса точно могла бы быть доказана посемейным анализом, однако он практически неосуществим, так как методика длительного аквариального содержания анчоуса не разработана. Поэтому остается только один путь — проверка гипотезы непосредственно на выборках из природных популяций.

Отнеся к предполагаемым гетерозиготам A_1A_2 тех положительных рыб, чьи клетки слабо склеивались лошадиной и свиной сы-

воротками (эритроциты типа № 9—15 в табл. 11), мы выполнили соответствующие расчеты на пяти достаточно представительных пробах черноморского анчоуса, пойманного в разное время и в разных точках ареала, и убедились в отсутствии сколько-нибудь существенных расхождений между гаметическими и зиготическими частотами, ожидаемыми по Харди — Вейнбергу. Столь же однозначный ответ, свидетельствующий о справедливости гипотезы пары аллелей, получен при обработке суммарной черноморской выборки без проб с негативными рыбами ($\chi^2 < 3,84$; $df = 1$; $p > 0,05$; табл. 12).

Таблица 12. Проверка гипотезы о двуаллельном контроле групп крови черноморского анчоуса (по Алтухову и др., 1969а)

Место и дата взятия проб	N	Частоты		
		фенотипические		
		A_1	A_1A_2	A_2
Сочи, 10—13/VI 1963 . .	80	0,5750	0,3625	0,0625
Батуми, 14—16/VI 1963 .	65	0,3539	0,4922	0,1539
Одесса, VIII 1963 . .	168	0,8216	0,1666	0,0118
Кабулетти, 23/II 1964 .	40	0,7500	0,2250	0,0250
Тобечик, 12/V 1965 . .	40	0,6250	0,3500	0,0250
Суммарная выборка по Черному морю за 1963—1966 гг. .	633	0,6746	0,2859	0,0395

Продолжение табл. 12

Место и дата взятия проб	N	Частоты		χ^2
		генные		
		pA_1	qA_2	
Сочи, 10—13/VI 1963 . .	80	0,7500	0,2500	0,22
Батуми, 14—16/VI 1963 .	65	0,6077	0,3923	0,63
Одесса, VIII 1963 . .	168	0,8909	0,1091	0,39
Кабулетти, 23/II 1964 .	40	0,8419	0,1581	0,90
Тобечик, 12/V 1965 . .	40	0,8419	0,1581	1,13
Суммарная выборка по Черному морю за 1963—1966 гг. .	633	0,8013	0,1987	3,14

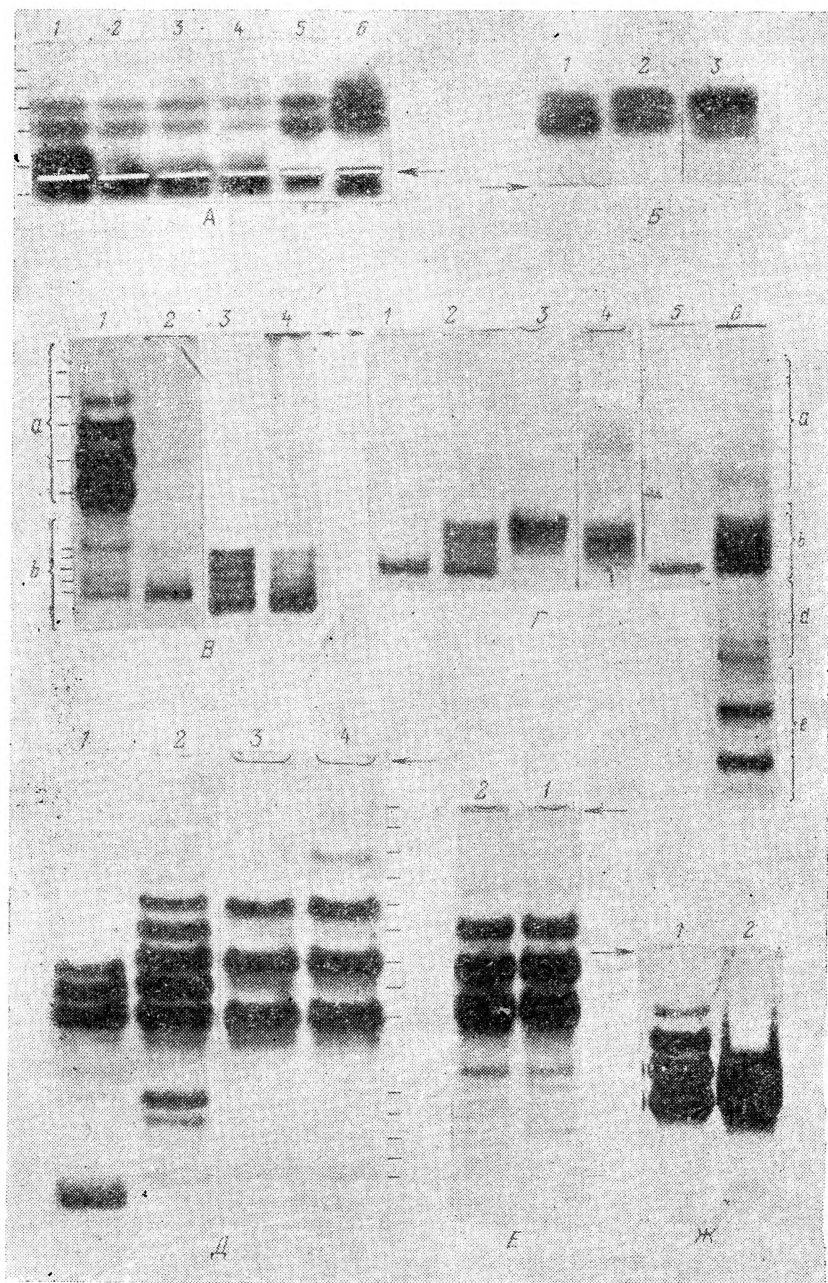
У азовской расы, как указывалось, часто встречаются и негативные рыбы (этот фенотип можно обозначить как A_0) и, следовательно, здесь мы вправе предположить трехаллельную детерминацию, известную, например, для P -системы групп крови человека (Sanger, 1955) и для M -системы групп крови крупного рогатого скота (Rendel, 1958). В таком случае, взаимоотношения между предполагаемыми аллелями, гено- и фенотипами групп крови европейского анчоуса укладываются в стройную систему, адекватную особенностям серологических реакций (табл. 13).

Таблица 13. Группы крови европейского анчоуса

Аллель	Ген	Фенотип	Характер реакций с реагентами	
			анти- A (свиная сыворотка)	анти- A_1 (лошадиная сыворотка)
A_1	A_1A_1 A_1A_2 A_1a	A_1	+	+
A_2	A_2A_2 A_2a	A_2	+	—
a	aa	A_0	—	—

Если эта схема справедлива, то у азовского анчоуса группа A_1 по интенсивности серологических реакций должна быть более гетерогенна, чем у черноморского, так как у последнего аллель A_0 отсутствует (см. табл. 12). То же следует ожидать и для фенотипа A_2 . В самом деле, мы неоднократно наблюдали гетерогенность, близкую к предполагаемой, однако не во всех случаях удается с такой же легкостью, как у черноморского анчоуса, отделить предполагаемые гомозиготы от гетерозигот A_1A_2 , так как реакции этих клеток, возможно, перекрываются по интенсивности. Тем не менее на выборке численностью 1056 экз. (1964 г.) наблюдалось хорошее соответствие фактических и ожидаемых по Харди—Вейнбергу частот фенотипов ($\chi^2=2,39$; $df=1$). На пяти других выборках фактическая частота предполагаемых гетерозигот A_1A_2 была намного ниже ожидаемой (колебания χ^2 от 13,36 до 43,51) при одновременном резком возрастании для водоема в целом концентраций фенотипов A_1 и A_2 и падении по группе A_0 (Алтухов и др., 1969а).

Возможные причины таких сдвигов будут обсуждаться ниже. Здесь мы лишь подчеркнем допустимость предлагаемых генетических гипотез, указав одновременно на необходимость разра-



ботки экспериментального подхода к обоснованию генетической структуры этого локуса в посемейном анализе.

Наследование антигенов *A*-системы групп крови анчоуса достаточно строго доказывается при сравнении трех последовательных поколений азовской расы как целого (см. гл. V).

Укажем также, учитывая весь громадный материал, собранный В. В. Лиманским за четыре года полевых работ, на аутосомный тип этого наследования.

ЭЛЕКТРОФОРЕТИЧЕСКИЕ ВАРИАНТЫ БЕЛКОВ У ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ

1. Лактатдегидрогеназа (КФ 1.1.1.27) *l-lactate*: *NAD*-oxydo-reductase. Далее сокращенно ЛДГ, *Ldh*.

Результаты исследований иллюстрируются серией фотоснимков (рис. 16).

На фотоснимках *A* и *B* представлены «агаровые» зимограммы соответственно для ЛДГ мышц и сыворотки крови кеты, а на последующих — изозимные спектры, выявляемые методом акриламидного электрофореза в различных тканях кеты, а также в некоторых тканях горбуши, симы и кижуча. Поскольку «слабые» полосы активности, появляющиеся вследствие разницы в количестве синтезируемых субъединиц, неизбежно теряются при фоторепродукции или, напротив, из-за высокой активности фермента происходит слияние изозимов, их местоположение мы отмечаем в таких случаях черточками.

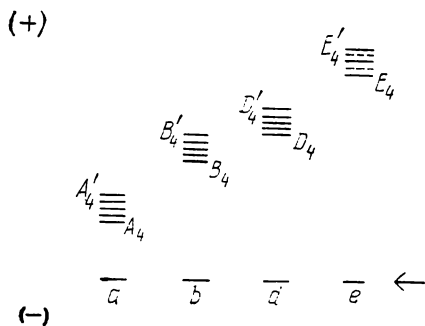
Как видно на снимках, в экстрактах скелетной мускулатуры кеты агаровый электрофорез выявляет две группы изозимов ЛДГ: одну, наименее отрицательно заряженную, состоящую из четырех-пяти полос с ослабевающей интенсивностью окраски, и вторую — наиболее отрицательно заряженную и представленную

Рис. 16. Изоферментные спектры лактатдегидрогеназы у тихоокеанских лососей:

A — скелетная мускулатура кеты: 1—5 — гомозиготы *AA*; 6 — гетерозигота *A'A* (электрофорез в агаровом геле, 120 мин при 6 В/см); *B* — сыворотка крови кеты: 1 и 3 — гомозиготы *FF* и *SS* соответственно; 2 — гетерозигота *FS* (электрофорез в агаровом геле, 75 мин, 7 В/см); *B* — скелетная мускулатура и сыворотка крови от одного и того же экземпляра кеты (1, 2 — электрофорез в полиакриламидном геле, 180 мин при 200 В); 3, 4 — сыворотка крови «агаровых» типов 2 и 1 соответственно (электрофорез в полиакриламидном геле 180 мин при 200 В, 20 мин при 250 В); *Г* — разные ткани кеты: 1 — печень; 2 — кишечник; 3 — сердце; 4 — хрусталик глаза; 5 — эритроциты; 6 — глаз (электрофорез в полиакриламидном геле 140 мин при 200 В, 10 мин при 250 В); *Д* — скелетная мускулатура симы и кеты: 1 — сима; 2 — гетерозиготная кета *A'A*; 3, 4 — гомозиготная кета *AA* (электрофорез в полиакриламидном геле, 200 мин при 220 В); *Е* — скелетные мышцы кеты; гомозиготная (1) и гетерозиготная (2) особи по генам изозимной группы *b* (электрофорез в полиакриламидном геле, 165 мин при 200 В, 15 мин при 250 В); *Ж* — скелетная мускулатура горбуши (1) и кижуча (2) (электрофорез в полиакриламидном геле, 165 мин при 200 В). На всех снимках анод снизу, катод — сверху. Стрелками указана стартовая позиция. Остальные объяснения в тексте.

максимально двумя полосами, остающимися на старте (см. рис. 16, А, 1—6). Эта вторая группа изозимов обнаруживается и в сыворотке крови, причем в несколько иных методических условиях эти белки также двигаются к катоду (см. рис. 16, Б, 1—3).

В ряде исследований (Massaro a. Markert, 1968; Bouck a. Ball, 1968) методом крахмально-гелевого электрофореза удалось обнаружить в скелетных мышцах некоторых представителей семейства Salmonidae, в частности у форели *Salmo gairdneri*, две группы изозимов ЛДГ, состоящих из пяти полос каждая. В порядке уменьшающейся катодной подвижности они обозначены Массаро и Маркертом, как *a* и *b*. Кроме того, еще две группы — *d* и *e* — найдены в кишечнике и в глазу (рис. 17). Очень близкая картина получена также Боуком и Боллом, применившим электрофорез в блоке акриламидного геля к исследованию изозимного состава ЛДГ в различных тканях двух видов гольцов: *Salvelinus fontinalis* и *S. namaycush* и форели *S. gairdneri*. Еще раньше дупликация генов в локусах *A* и *B* для ЛДГ лососевых была показана Оно с сотрудниками (Klose et. al., 1968).



Что же касается кеты, то уже результаты электрофореза в агаровом геле позволяют считать, что в мышечной ткани этого вида нами выявлены те же изозимные группы, что и у других членов сем. Salmonidae. Это подтверждается в опытах с акриламидным электрофорезом. Так, зимограммы ЛДГ сыворотки крови и мышц от одной и той же рыбы показаны на рис. 16, В, 1—2; изозимы, выявляемые в других исследованных тканях, — на рис. 16, Г, 1—6. Отчетливо видно, что для тех тканей, которые исследовались нами и другими авторами (loc. cit.), число изозимных групп и их соотносительные подвижности совпадают (см. подпись под рис. 17). Разница замечена только в отношении ЛДГ ки-

Рис. 17. Схематическое изображение четырех изоферментных групп лактатдегидрогеназы, выявляемых методом крахмально-гелевого электрофореза в различных тканях радужной форели.

Группа *a* — скелетные мышцы; *b* — скелетные мышцы и сердце; *d* — кишечник; *e* — изоферменты, специфичные для тканей глаза; в нем обнаруживаются также и три другие группы (по Massaro a. Markert, 1968).

щечника: у кеты эти изоцимы относятся к группе *b*, а не к *d*, как у форели.

У горбуши мы подробно исследовали изоцимные спектры ЛДГ мышц, сыворотки крови, эритроцитов и хрусталика глаза, и ни по одной из этих тканей отличий от кеты не нашли. У кижуча (7 экз. с Сахалина и 100 экз. с Камчатки) исследована только ЛДГ мышц и сыворотки крови. Оказалось, что число и подвижности сывороточных изоцимов у него те же, что и у двух предыдущих видов, тогда как пять изоцимов группы *a* отличаются по подвижности (см. рис. 16, Ж, 1—2). Сима по характеру ЛДГ мышц — единственной ткани, пока что исследованной у этого вида, — резко отличается от кеты, горбуши и кижуча, но так же, как и они, имеет две группы изоцимов. Таким образом, у всех исследованных нами видов рода *Oncorhynchus* отчетливо прослеживается дупликация генов лактатдегидрогеназы, отражающая их тетраплоидность.

С учетом этого обстоятельства должна быть рассмотрена и индивидуальная изменчивость зимограмм у кеты, горбуши и нерки. Эта изменчивость детально исследована на мышечной и сывороточной группах изоцимов.

На рис. 16. А видно, что кета № 6 отличается от остальных рыб по мышечной группе ЛДГ, однако сделать вывод о числе полос невозможно из-за их слияния. Ясность вносит акриламидный электрофорез: агаровый тип № 6 оказывается представленным девятью сближенными полосами (см. рис. 16, Д, 2), а в экстрактах рыб агаровых типов А, 1—5 выявляются лишь 5 полос, далеко отстоящих друг от друга (см. рис. 16, Д, 3—4). Такого рода изменчивость в согласии с теорией (см. рис. 14) и данными посемейных обследований (Shaw a. Barto, 1963; Odense et. al., 1966; Goldberg, 1966; Morrison a. Wright, 1966) свидетельствует о наличии мутации в локусе А для ЛДГ. Следовательно, особи, представленные пятью далеко отстоящими изоцимами, должны иметь гомозиготный генотип АА; рыбы, имеющие девять изоцимов, соответствуют гетерозиготам А'А; гомозиготы А'А', характеризующиеся пятью сближенными полосами (см. рис. 14), крайне редки на Сахалине, но достаточно часто встречаются на Курильских островах.

Проверка гипотезы показывает точное соответствие фактических численностей генотипов ожидаемым из уравнения Харди-Вейнберга ($\chi^2=0,32$; $df=1$; табл. 14).

Эти данные теперь могут быть дополнены проведенным нами посемейным анализом. Поскольку частоты двух фенотипов по ЛДГ низки среди стад кеты, а скрещивания осуществлялись вслепую, нам в более чем пятидесяти случайных сочетаниях пар

Таблица 14. Распределение электрофоретических вариантов

Сроки сбора материала	Постулированные			
	для мышечной группы изоферментов			N
	ВВАА	ВВА'А	ВВА'А'	
Октябрь, 1968 г.	130 (129,96)	14 (13,68)	0 (0,36)	144
Октябрь—ноябрь 1969 г.	455 (451,59)	35 (37,63)	0 (0,78)	490

Примечание. Здесь и в последующих аналогичных таблицах в скобках приводится

встретились только три из шести возможных генотипических комбинаций. Тем не менее эти данные (табл. 15) вполне определенно указывают, как и следовало ожидать, на кодоминантный тип наследования.

Рыба, девятиизозимная по сывороточной группе ЛДГ, обнаружена на Сахалине только 1 раз в выборке ($N=250$) из популяции р. Тымь (см. рис. 16, *Е*, 2). Что же касается сотен других рыб из разных сахалинских, курильских и камчатских рек, то у них ЛДГ сыворотки на акриламидных зимограммах бывает представлена только пятью полосами (см. рис. 16, *В*, 2—4). В агаровом варианте метода эти фенотипы содержат две полосы равной интенсивности (см. рис. 16, *Б*, 2) или могут давать ослабленное окрашивание с катодной и с анодной сторон зимограммы (сравни рис. 16, *Б*, 1 и 3). Вместе с тем при исследовании сыворотки таких рыб в акриламидном геле всегда выявляются пять изозимов, о чем только что говорилось, и ослабление окрашивания параллельно наблюдаемому на агаровых зимограммах (сравни рис. 16, *Б*, 1 и *В*, 4; *Б*, 2 и *В*, 3). Ясно, что такая изменчивость имеет количественную, а не качественную природу, но наблюдаемые вариации настолько дискретны и всегда воспроизводимы, что также поддаются формальной генетической интерпретации (см. табл. 14). Расчеты свидетельствуют об отсутствии противоречия между реально наблюдаемым распределением и нашей генетической гипотезой, согласно которой тип, показывающий две (на агаре) или пять (на полиакриламиде) равноактивных полос, должен рассмат-

лактадегидрогеназы в найбинской популяции кеты

генотипы			Частота гена		
для сывороточной группы изоферментов			N	Ldh ^A	F
FF	FS	SS			
.88 (87,04)	26 (26,02)	1 (1,94)	115	0,95	0,87
213 (210,25)	71 (74,20)	7 (6,55)	291	0,96	0,85

ожидаемая численность.

Т а б л и ц а 15. Наследование типов мышечной ЛДГ у кеты

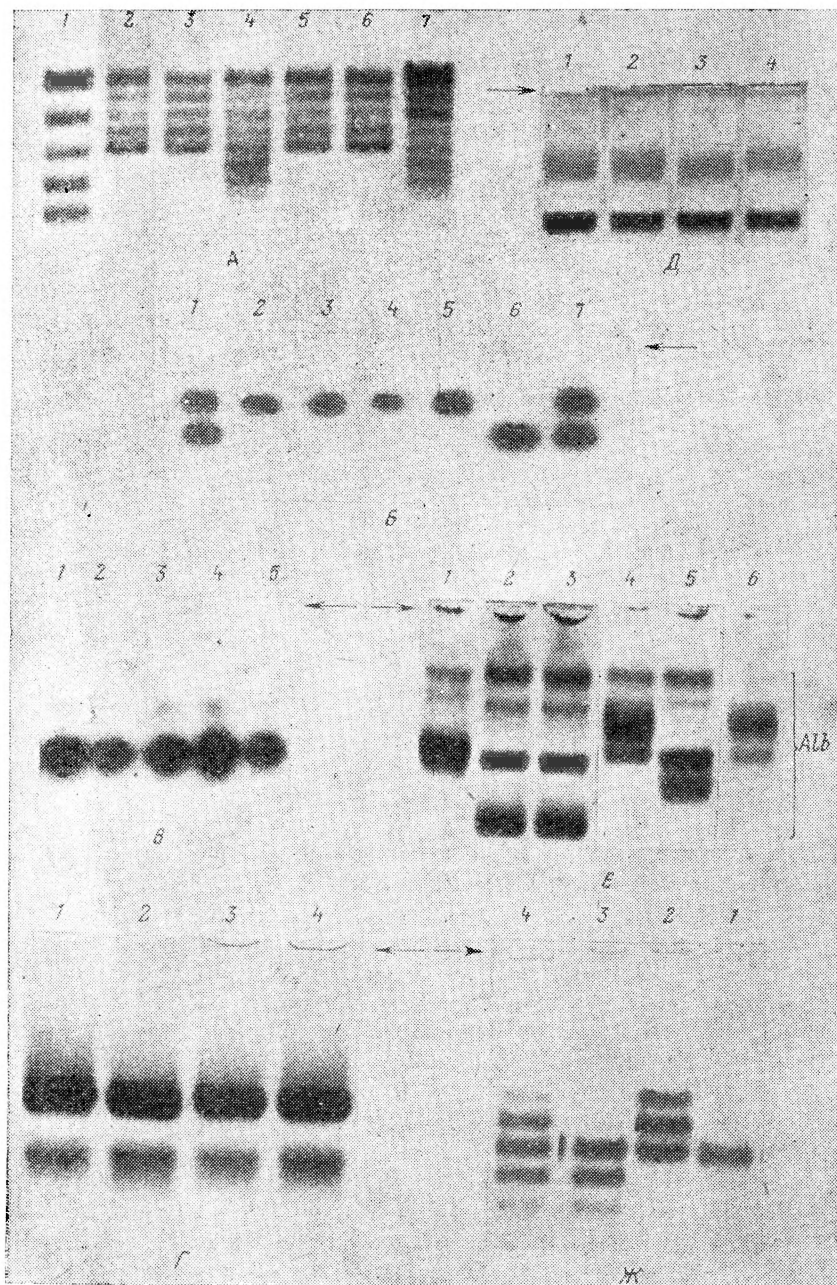
Генотипы родителей	Генотипы потомства			
	AABB	A'ABB	A'A'BB	N
AABB × AABB	80	—	—	80
AABB × A'A'BB	—	45	—	45
AABB × A'ABB	39	39	—	78

риваться как гетерозиготный (условно обозначаем как FS), а два других — как гомозиготы FF и SS¹.

Следовательно, как по мышечной, так и по сывороточной группам изоформ ЛДГ кеты выявляется полиморфизм. Но если в случае с мышечной ЛДГ его генетическая природа связана с наличием третьей субъединицы у гетерозигот, то для изоформ сыворотки крови, за исключением одного случая (см. рис. 16, E, 2), такой вывод неприемлем. В то же время на основании популяционных данных (см. табл. 14) и эту изменчивость можно трактовать как наследственную, отражающую полиморфизм соответствующего гена-регулятора.

Аналогичная изменчивость сывороточной ЛДГ наблюдается и у горбуши (Алтухов и др., 1968) и у кижуча. Однако по мышечной группе изоформ у этих видов полиморфизма не найде-

¹ Название дается от начальных букв английских слов fast и slow.



но, хотя исследовано более 500 экз. горбуши из разных рек Сахалина, Камчатки и Курильских островов, а кижуча больше 100.

Наследственная изменчивость в ауточном локусе сывороточной ЛДГ у нерки открыта американскими исследователями (Hodgins a. Utter, 1969), применившими метод электрофореза в крахмальном геле. Полиакриламидный вариант методики, принятый в нашей лаборатории, позволяет получить данные, вполне согласующиеся с результатами Аттера и Ходжинса (рис. 18, А). Разница состоит лишь в том, что в нашей методике удается выявить в мышцах нерки, как и у других лососевых, еще одну, инвариантную изоферментную группу ЛДГ.

2. Фосфоглюкомутаза (α -Д-глюкозо-1,6-дифосфат: α -Д-глюкозо-1-фосфат фосфотрансфераза; КФ 2.7.5.1; далее сокращенно *Pgm*).

Дуаллельный полиморфизм ауточного гена *Pgm* мышц, описанный у нерки Аттером и Ходжинсом (Utter a. Hodgins, 1970), обнаружен почти одновременно и в нашей лаборатории Е. А. Салменковой в несколько иных методических условиях (рис. 18, Б).

У кеты локус *Pgm* во всех исследованных популяциях представлен двумя полосами, движущимися к аноду. Это соответствует константно-гетерозиготному состоянию, отражая дубликацию соответствующих аллелей (рис. 18, В).

3. Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа (Д-глюкозо-6-фосфат: надоксидоредуктаза, КФ 1.1.1.49) исследована в эритроцитах кеты, горбуши и нерки (сотни особей) из различных популяций. Во всех случаях поддерживается константная гетерозиготность, что позволяет говорить о механизме дубликации, аналогичном наблюдаемому в отношении локуса *Pgm* (рис. 18, Г).

4. Эстераза сыворотки крови и мышц (далее сокращенно *Es*) может быть отнесена к группе неспецифических ферментов, о

Рис. 18. Электрофоретические варианты белков у тихоокеанских лососей;

А — сывороточная лактатдегидрогеназа нерки:

1 — гомозигота *AAB'V'*; 2, 3, 5, 6 — гомозиготы *AABB*; 4, 7 — гетерозиготы *ABB'V* (Э/ф в полиакриламидном геле); Б — фосфоглюкомутаза мышц нерки: 1, 7 — гетерозиготы *AB*; 6 — гомозигота *AA*; 3—5 — гомозиготы *BB* (Э/ф в крахмальном геле); В — фосфоглюкомутаза мышц кеты. Мономорфизм (Э/ф в крахмальном геле); Г — эритроцитарная глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа кеты. Мономорфизм (Э/ф в полиакриламидном геле); Д — сывороточная эстераза кеты. Мономорфизм (Э/ф в полиакриламидном геле); Е — сывороточные альбумины кеты: 1 и 6 — гомозиготы *CC* и *DD* соответственно; 2, 3 — гетерозиготы *AC*; 4 — гетерозиготы *CD*; 5 — гетерозигота *BC* (Э/ф в крахмально-агаровом геле); Ж — малатдегидрогеназа мышц кеты (Э/ф в полиакриламидном геле). На всех снимках анод снизу, катод сверху.

молекулярных основах множественности которых почти ничего не известно (Салменкова, 1973), хотя в соответствии с общими принципами биохимической генетики, логично трактовать каждую зону активности на электрофореграмме как соответствующую единичному локусу.

Эстеразы, исследованные у кеты и нерки, оказались мономорфными и представленными двумя и более фракциями. В качестве примера приводится фотоснимок электрофореграммы эстеразы кеты (рис. 18, Д).

5. α -Глицерофосфатдегидрогеназа мышц (*L*-глицерол-3-фосфат: НАД-оксидоредуктаза, КФ 1.1.1.8), исследованная у кеты, дает на наших электрофореграммах не менее двух групп отличающихся по интенсивности фракций. Принимая так же, как и в предыдущих случаях, наиболее подходящую для данной ситуации схему «одни ген — одна полоса на зимограмме», можно считать, что фермент кодируется, как минимум, двумя локусами. В одном из них наблюдается редкая, вероятно аллельная, вариация (Алтухов и др., 1972). У нерки этот локус мономорфен.

6. Альбумины сыворотки крови. Метод электрофореза в крахмально-агаровом геле выявляет в сыворотке крови кеты полиморфизм самой быстрой белковой фракции, сопоставимой по подвижности с очищенными альбуминовыми препаратами различного происхождения. Наличие в этой зоне пяти электрофоретических вариантов, представленных одной или двумя полосами с разной подвижностью и не обнаруживающих в своем

Т а б л и ц а 16 Распределение генотипов альбумина в найбинской популяции кеты ($F = 0,114$)

Номер пробы	Дата взятия проб	<i>Alb^{CC}</i>			<i>Alb^{CD}</i>		
		N_0	N_E		N_0	N_E	
			$F = 0$	$F = 0,11$		$F = 0$	$F = 0,11$
1	20/X	56	53,62	54,94	19	23,75	21,14
2	27/X	23	22,56	24,26	30	30,87	27,48
3	2/XI	20	20,25	21,98	32	31,50	28,03
4	9/XI	52	48,23	51,01	43	50,53	44,98
5	13/XI	32	32,40	34,78	44	43,20	38,45
6	23/XI	65	63,38	64,98	26	29,25	26,03
1—6	20/X— 23/XI	248	235,22	247,18	194	219,55	193,79

Примечание. N_0 — фактическая численность генотипов; N_E — ожидаемая численность.

распределении связи с полом, заставляет предположить либо двухлокусную структуру этой системы (учитывая, что тихоокеанские лососи тетраплоиды) с несколькими аллелями в каждом локусе, либо однолокусную с четырьмя аллелями, как представлено на рис. 18, E.

Необходимо указать, что типы, обозначенные здесь, как *AC* и *BC*, сравнительно редко встречались в обследованных популяциях¹, а наиболее частые варианты с универсальным распространением — *C*, *CD* и *D*; последний тип всегда имеет минорную зону, почти совпадающую по подвижности с зоной *C*.

Поскольку для электрофоретического анализа альбуминов необходим достаточно большой объем крови, невозможно выяснить предполагаемый механизм генного контроля над этой изменчивостью в посемейном анализе — мальки кеты выращиваются на сахалинских заводах до нескольких сот миллиграммов, а затем скатываются в море. Допуская, однако, вероятность панмиксии в популяциях кеты, нашу гипотезу можно проверить на отдельных выборках сопоставлением фактического распределения фенотипов с ожидаемым из биномиального закона Харди — Вейнберга. На данном этапе мы сознательно упрощаем схему анализа, беря в расчет лишь типы *D* (медленная гомозигота), *CD* (гетерозигота) и *C* (быстрая гомозигота), т. е.

¹ За три полевых сезона фенотип *AC* встречен у 21 из 1275 исследованных особей найбинской кеты, у 1 из 329 экз. тымовской кеты, у 2 из 346 экз. курильской кеты и ни разу в калининском стаде ($N=526$ экз.).

в предположении панмиксии ($F = 0$) и с поправкой на подразделенность $\pm 0,02$)

<i>AibDD</i>			<i>N</i>	χ^2		<i>qAibC</i>
<i>N_o</i>	<i>N_E</i>			<i>F = 0</i>	<i>F = 0,11</i>	
	<i>F = 0</i>	<i>F = 0,11</i>				
5	2,63	3,60	80	2,14	0,78	0,8187
11	10,57	12,26	64	0,05	0,42	0,5937
12	12,25	13,98	64	0,02	1,02	0,5625
17	13,24	16,02	112	2,45	0,17	0,6562
14	14,40	16,73	90	0,03	1,48	0,6000
5	3,37	4,98	96	1,17	0,01	0,8125
64	51,23	65,05	506	7,12	0,02	0,6818

предполагаем однолокусную дуаллельную систему¹ (табл. 16).

Как видно из табл. 16, ни в одной из исследованных выборок и ни по одному фенотипическому классу нет достоверных различий между теоретическим и эмпирическим распределением и, таким образом, реальная картина не противоречит принятой нами генетической гипотезе.

Вместе с тем отдельные выборки отличаются фенотипическими и генными частотами, а для стада как целого характерен статистически значимый дефицит гетерозигот. Эти факты подробно обсуждаются в следующей главе.

7. Малатдегидрогеназа (*L*-малат; НАД — оксидоредуктаза; КФ 1.1.1.37; далее *Mdh*).

Полиморфизм в аутомсомном локусе цитоплазматической формы малатдегидрогеназы у кеты и горбуши, обнаруженный В. И. Слынько (1971), представлен четырьмя электрофоретическими вариантами (рис. 18, Д). Два типа из четырех описаны позднее Нумачи с сотрудниками (Numachi et al., 1972).

Поскольку у других лососевых МДГ является димером (Bailey et al., 1969), можно считать, что наблюдаемая изменчивость у кеты обусловлена двумя, вероятно, несцепленными локусами с парой аллелей в каждом, причем некоторые гомодимеры перекрываются по электрофоретической подвижности. При такой трактовке тип 1 гомозигота *AA*; тип 2 — гетерозигота *AB*; тип 3 — гетерозигота *AC*, а тип 4 — дигетерозигота. Справедливость гипотезы для соответствующих пар аллелей подтверждается результатами скрещивания (табл. 17).

Т а б л и ц а 17. Наследование типов малатдегидрогеназы у кеты

Фенотипы родителей	Фенотипы потомства			N
	A	AB	AC	
<i>A</i> × <i>A</i>	50	—	—	50
<i>A</i> × <i>AB</i>	57	57	—	114
<i>A</i> × <i>AC</i>	23	—	23	46

Впредь до полной расшифровки генетической структуры локусов малатдегидрогеназы мы будем опираться на изложенную

¹ При других расчетах оказалось, что гипотеза о двухлокусной структуре альбуминового полиморфизма с двумя аллелями в одном, как обсуждалось выше, и с тремя в другом локусе (причем зона *C* рассматривается как общая для обеих систем) находится в соответствии с эмпирическими распределениями.

схему, полагая, что, по крайней мере, генетическая природа этого полиморфизма бесспорна. Среди исследованных рыб нам ни разу не встречались гомозиготы *ВВ* и *СС*, что, вероятно, указывает на летальность соответствующих аллелей, либо на их крайне редкую встречаемость в изученных популяциях. Тип № 4 также имеет низкую частоту (1:1500). Поэтому для популяционных сравнений эту систему можно рассматривать как двуаллельную, находя частоту одного, наиболее частого гена извлечением корня квадратного из относительной численности фенотипа *A*, а частоту другого гена — дополнением найденного значения до единицы.

У нерки локус МДГ в исследованиях Бейли и Вильсона и наших оказался мономорфным.

Мономорфны или крайне слабо изменчивы в популяциях различных видов лососей и такие разные по локализации и функциям белки, как аспартатаминотрансфераза, тетразолиевая оксидаза, миогены — водорастворимые белки мышц, кристаллины — водорастворимые белки хрусталика глаза и гемоглобины. Понятно, что инвариантные признаки ничего не дают для изучения генетики популяций. Напротив, такого рода анализ осуществим на основе тех генетических систем, которые оказались полиморфными. Опираясь на эти данные, мы можем перейти к рассмотрению изменчивости частот соответствующих фенотипов, генотипов и генов в пределах и на уровне различных локальных стад (или рас), выбранных в качестве объектов настоящего исследования.

Глава V. ЛОКАЛЬНЫЕ СТАДА КАК РЕПРОДУКТИВНО-ИЗОЛИРОВАННЫЕ, ГЕНЕТИЧЕСКИ НЕОДНОРОДНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ

Уже из морфобиологических и экологических особенностей популяций, выбранных для анализа, можно говорить об их пространственной изоляции. Особенно существенно то обстоятельство, что помимо изоляции, вызываемой очевидными физико-географическими барьерами либо особенностями репродуктивного поведения, локальная дифференциация оказывается математически неизбежной по той простой причине, что две особи противоположного пола имеют гораздо больше шансов встретиться и оставить потомство, когда они находятся по-соседству,

нежели на расстоянии, превышающем радиус их активности — так называемая изоляция расстоянием (Wright, 1943)

Поскольку математическая модель отражает некую общую закономерность, мы вправе ожидать известного единообразия генетико-популяционной структуры у самых различных видов в природе. И, действительно, в полевых исследованиях были получены соответствующие факты, по крайней мере, в части демонстрации дисперсии генных частот на сплошном ареале и отсутствие каких бы то ни было географических преград.

Такого рода «эффект ареала» (Cain, Currey, 1963a, b), во многом отвечающий модели при анализе какого-нибудь малоподвижного, состоящего из небольших колоний вида вроде наземного моллюска *Seraxea nemoralis* представляется менее вероятным для рыб, чьи виды подчас крайне подвижны, многочисленны и характеризуются внешним оплодотворением.

И тем не менее в первом же исследовании нерестовых скоплений анчоуса, рассеянного по всей акватории Азовского моря, мы столкнулись с сильной пространственной изменчивостью частот факторов групп крови. Обнаружение такой гетерогенности, на первый взгляд, казалось бы, панмиксной популяции, порождает два следствия, предопределяющие характер дальнейшей работы.

Во-первых, становится очевидным, что, для того чтобы характеризовать стадо (или расу) как целое, нельзя ограничиваться анализом случайных выборок, а необходимо исследовать достаточно большое число проб, более или менее равномерно распределенных в пространстве или во времени.

Во-вторых, само генетическое единство расы или стада как исходная посылка выбора его в качестве объекта популяционно-генетического исследования может быть поставлена под сомнение, требуя специальной аргументации.

Эту аргументацию мы выносим, в основном, в заключение работы, а в настоящей главе представим доказательства репродуктивной изоляции стад и покажем их генетическую неоднородность, обнаруживаемую при широком геногеографическом исследовании. Понятно, что в подобный анализ составной частью входит одновременное выяснение с позиций и методами генетики ряда ранее неясных черт биологии этих популяций.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТЛИЧИЯ ЛОКАЛЬНЫХ СТАД ОКУНЯ. НЕОДНОРОДНОСТЬ ОТДЕЛЬНОГО СТАДА

Особенности пространственного распределения фактора группы крови A_2 в скоплениях окуня на банках Флемиш-Кап и Большой Ньюфаундлендской видны из табл. 18 и соответствующей

Таблица 18. Частота группы крови A_2 в выборках из скоплений морского окуня на банках Ньюфаундлендского района Атлантики (1965 г.)

Номер проб	Дата вылова	N	qiA_2	Номер проб	Дата вылова	N	qiA_2
1	3/IX	40	0,97	37	21/IX	60	0,86
2	3/IX	38	0,51	38	22/IX	40	0,67
3	4/IX	40	1,00	39	23/IX	40	0,77
4	5/IX	20	1,00	40	24/IX	40	0,95
5	5/IX	60	1,00	41	25/IX	40	0,95
6	5/IX	40	0,97	42	25/IX	40	0,89
7	5/IX	20	1,00	43	26/IX	40	0,59
8	5/IX	40	0,92	44	27/IX	60	0,63
9	6/IX	40	1,00	45	27/IX	32	0,71
10	6/IX	80	1,00	46	28/IX	40	0,50
11	6/IX	60	1,00	47	28/IX	60	0,48
12	6/IX	60	1,00	48	28/IX	60	0,45
13	6/IX	60	1,00	49	2/X	60	0,88
14	7/IX	50	1,00	50	3/X	60	0,75
15	7/IX	80	1,00	51	4/X	60	0,71
16	7/IX	100	0,99	52	4/X	60	0,73
17	7/IX	58	1,00	53	5/X	60	0,61
18	7/IX	60	0,95	54	5/X	60	0,52
19	8/IX	78	0,99	55	6/X	60	0,68
20	8/IX	40	0,97	56	6/X	60	0,76
21	9/IX	40	1,00	57	6/X	60	0,77
22	12/IX	60	0,96	58	7/X	60	0,73
23	12/IX	60	0,91	59	7/X	60	0,63
24	13/IX	60	0,93	60	8/X	60	0,77
25	15/IX	40	0,81	61	10/X	60	0,73
26	15/IX	40	0,95	62	10/X	60	0,84
27	15/IX	40	0,87	63	10/X	60	0,85
28	16/IX	60	0,89	64	11/X	60	0,84
29	16/IX	60	0,85	65	11/X	60	0,84
30	16/IX	60	0,71	66	15/X	60	0,73
31	16/IX	60	0,83	67	15/X	60	0,89
32	19/IX	60	0,79	68	16/X	60	0,89
33	19/IX	60	0,79	69	17/X	60	0,35
34	20/IX	60	0,71	70	17/X	60	0,71
35	20/IX	40	0,63	71	17/X	60	0,68
36	20/IX	40	0,84	72	17/X	52	0,68

щих рисунков. Таблица построена таким образом, чтобы можно было составить суждение о времени вылова рыбы, числе рыб, взятых для анализа, и частоте гена в каждой выборке. Пространственная локализация траловых станций показана на рис. 19. Полученные данные свидетельствуют о существенных генетических отличиях всех проб с банки Флемиш-Кап от большинства проб с Большой Ньюфаундлендской банки: в первом

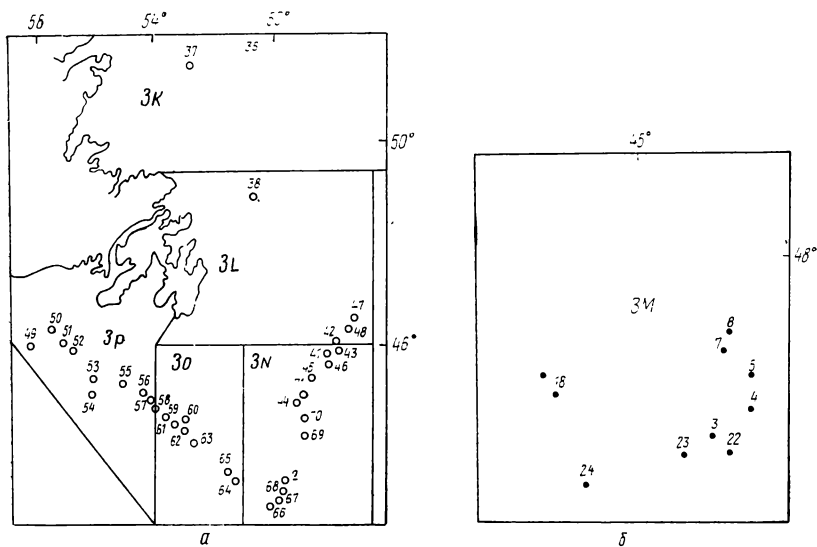


Рис. 19. Пространственная локализация траловых уловов окуня, исследованного иммуногенетически на Ньюфаундлендской банке (а) и на банке Флеминг-Кап (б). Нумерация станций соответствует принятой в табл. 18.

случае фактор A_2 , близок к фиксации (колебания по отдельным пробам от 0,91 до 1,00; $\bar{q} = 0,95 \pm 0,02$); во втором наблюдается значительная дисперсия генных частот (от 0,35 до 0,95; $\bar{q} = 0,73 \pm 0,01$). Если в довольно грубых и, следовательно, досто-

верных интервалах частот представить геногеографию фактора A_2 на Большой Ньюфаундлендской банке, то видна мозаичность его пространственного распределения (рис. 20). Достоверные различия частот регистрируются и на уровне отдельных выборок (рис. 21).

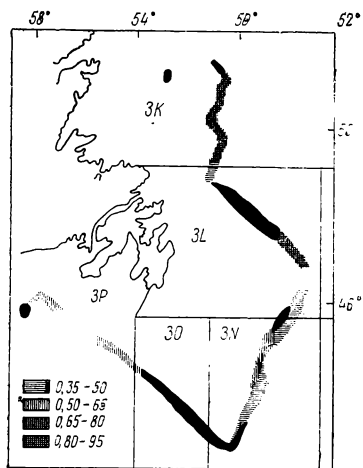


Рис. 20. Пространственная локализация группы крови A_2 в скоплениях клюворылого окуня на Ньюфаундлендской банке. Штриховка указывает частоту встречаемости гена группы крови A_2 в %.

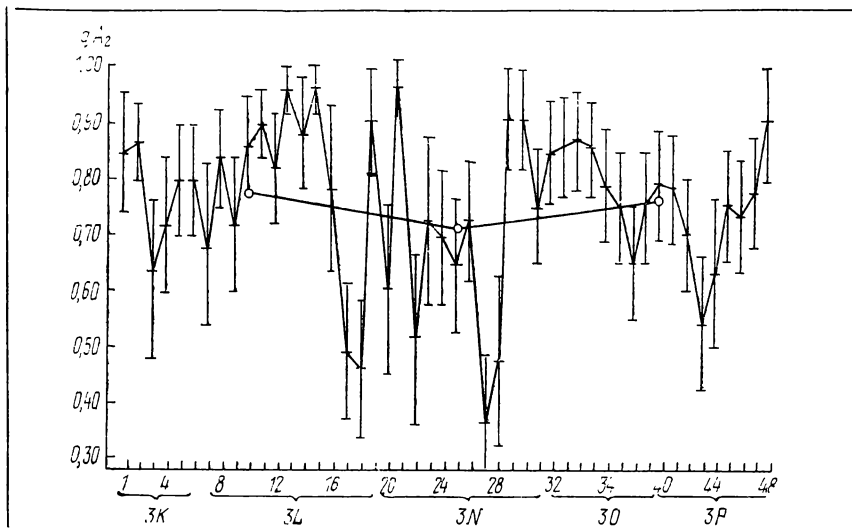


Рис. 21. Колеблемость частоты гена группы крови A_2 в выборках из скоплений окуня на Большой Ньюфаундлендской банке.

Черточки с доверительными интервалами — генные частоты в отдельных выборках; светлые кружки — частота гена в предполагаемых стадах (соответственно зоны 3К и 3Л — с одной стороны, и 3О и 3Р — с другой) и в зоне 3N.

По оси абсцисс — нумерация проб.

Для банки Флемиш-Кап аналогичную карту надо было бы закрасить лишь одним цветом.

При формальной оценке рассмотренных материалов следует сделать вывод о генетической гомогенности окуня банки Флемиш-Кап и о значительной гетерогенности населения Большой Ньюфаундлендской банки. Такая трактовка бесспорна лишь в своей последней части, поскольку отсутствие вариаций по единичному локусу не может служить доказательством однородности исследуемой популяции; к этому мы еще вернемся, а здесь укажем на хорошую согласованность иммуногенетических данных с результатами морфобиологических исследований К. П. Янулова в отношении его вывода о резкой обособленности флемиш-капского стада. Что же касается вывода относительно обитания нескольких генетически обособленных стад на Большой Ньюфаундлендской банке, то уже при беглом взгляде на распределение частот фактора A_2 в выборках из скоплений окуня видна нерегулярность этой изменчивости и ее сопоставимость в различных ареалах. Если рассчитать значения признака для предполагаемого стада, локализованного на севере банки

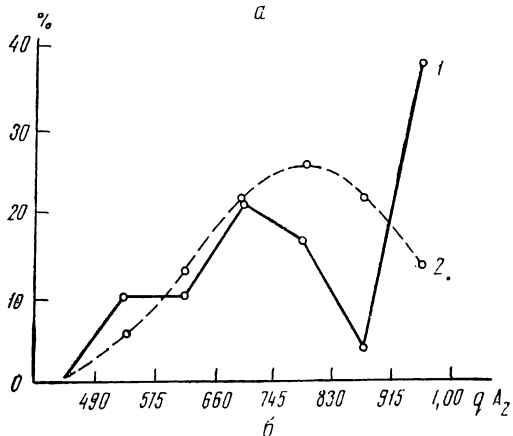
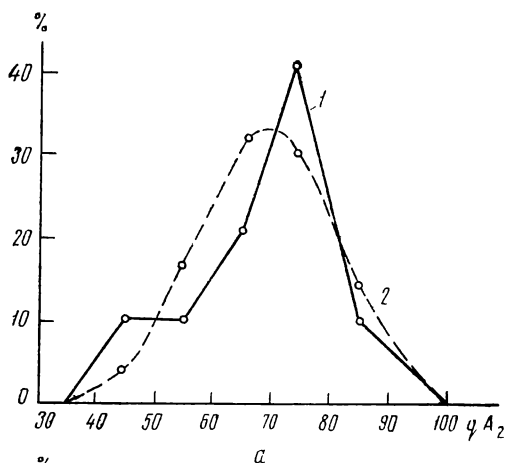


Рис. 22. Пространственные распределения генных частот на Большой Ньюфаундлендской банке (а) и на всем исследованном ареале (б):

1 — эмпирический ряд; 2 — теоретическая кривая нормального закона распределения.

Для вида а: $n=48$, $\chi^2=5,73$, $df=3$; для вида б: $n=72$, $\chi^2=22,38$, $df=3$.

(пробы № 1—9; зоны 3К и 3L), для стада на ее юго-западном склоне (пробы № 32—48; зоны 3О, 3Р) и одновременно для детально не исследованных и почти не обсуждавшихся К. П. Януловым скоплений окуня в зоне 3N (пробы № 20—31), то нерегулярность этой изменчивости становится еще очевидней. По данному признаку (см. рис. 21) нет достоверных отличий между выделенными здесь стадами; слабо отличается и скопление в зоне 3N.

На то же самое указывают и вариационно-статистические распределения частот фактора A_2 : при объединении проб, взятых на Большой Ньюфаундлендской банке, образуется единый ряд удовлетворительно следующий закону нормального распределения, тогда как добавление проб с банки Флемиш-Кап резко его деформирует (рис. 22).

Кроме того, по числу позвонков, рассматриваемом К. П. Януловым в качестве наиболее важ-

ного дифференцирующего признака, на Ньюфаундлендской банке наблюдается явная клинальная изменчивость от зон 2I и 3К через зоны 3L, 3N, 3О, 3Р к зонам 4V, 4W, 4X; небольшое нарушение клины, обусловленное, вероятно, случайностью выборки, отмечено лишь в зоне 3N. Между тем скопления рыб на банке Флемиш-Кап резко отличаются по данному признаку.

Ниже мы приводим среднее число позвонков у рыб в разных зонах ИКНАФ (по Янулову, 1962 а).

Зоны ИКНАФ	Среднее число позвонков $M \pm m$	Зоны ИКНАФ	Среднее число позвонков $M \pm m$
<i>2I</i>	$30,54 \pm 0,032$	<i>3O</i>	$30,17 \pm 0,015$
<i>3K</i>	$30,62 \pm 0,027$	<i>3P</i>	$30,17 \pm 0,034$
<i>3L</i>	$30,25 \pm 0,015$	<i>4V</i>	$30,16 \pm 0,040$
<i>3M</i>	$31,05 \pm 0,015$	<i>4W</i>	$30,11 \pm 0,031$
<u><i>3N</i></u>	<u>$30,39 \pm 0,019$</u>	<i>4X</i>	$30,04 \pm 0,019$

Примечание. Значение, характерное для банки Флемиш-Кап, подчеркнуто.

Наконец, помимо изменчивости по группам крови, мы исследовали одновременно полигенный признак l/d — отношение длины отолита к его ширине. Диагностическое значение этого признака для рыб демонстрировалось в ряде исследований (Mogovič, 1955; Kotthaus, 1961 а; Сказкина, 1965; Алтухов и Михалев, 1964 *; Нефедов, 1969); приводимые здесь материалы свидетельствуют о том же (рис. 23). На рисунке видно, что генетически изолированное флемиш-капское стадо окуня резко отличается как по среднему значению индекса, так и по пределам его вариаций от скоплений окуня на Большой Ньюфаундлендской банке ($P < 0,001$), где дифференциация предполагаемых стад не обнаруживается. Одновременно изменчивость этого признака в отдельных выборках так же, как и соответствующие данные относительно групп крови, указывает на гетерогенность изучаемых скоплений рыб не только в Ньюфаундлендском районе, но и на банке Флемиш-Кап.

Следовательно, факты свидетельствуют о существенной генетической общности ньюфаундлендского стада окуня, очевидно представляющего собой (как уже подчеркивалось) совокупность в той или иной мере обменивающихся более элементарных популяций. В самом деле, по паразитарным «меткам» К. П. Янулову удавалось идентифицировать рыб, мигрировавших из зон *2I* и *3K* в зону *3L*. В зоне *3N* обнаруживалась также примесь рыб, имеющих общие черты с окунями зоны *3O* и даже с окунями Южного Лабрадора; к сожалению, этот район ни К. П. Януловым, ни нами достаточно детально не исследовался.

* Т. Е. Сафьянова и Н. И. Ревина (1965) оспаривают выводы этой работы, однако их критика никак не затрагивает опубликованные нами факты, а потому и не может быть принята. Собственный же материал авторов вызывает законное недоумение, так как ими не расшифровывается метод дифференциации «крупной» и «мелкой» форм черноморской ставриды в смешанной выборке.

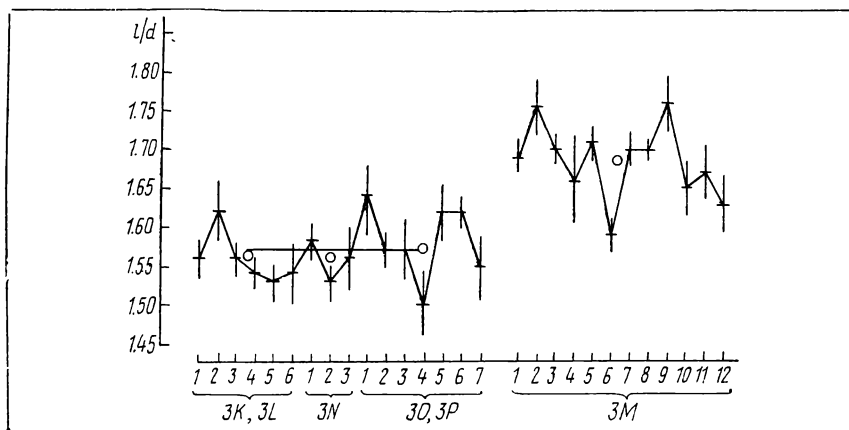


Рис. 23. Колеблемость индекса l/d отолитов окуня на уровне локальных стад как целого (светлые кружки) в сравнении с изменчивостью внутри стада (черточки с доверительными интервалами).

В то же время обмен между стадами представляется значительно менее интенсивным, чем между выявляемыми пока косвенным путем популяциями внутри стад. Об этом в первую очередь свидетельствуют резкие различия между стадами по ряду признаков.

Наши собственные результаты устанавливают крайне ограниченную примесь ньюфаундлендских рыб на банке Флемиш-Кап (см. табл. 18, проба № 72), что хорошо согласуется с данными К. П. Янулова. Во время его исследований, выполнявшихся за 4—5 лет до наших, на том же южном склоне банки Флемиш-Кап также изредка облавливался окунь с 30 позвонками и, что особенно важно, самки здесь имели III, IV и V стадии зрелости половых желез, тогда как в остальных частях банки Флемиш-Кап гонады всех самок находились в VI—VII посленерестовых стадиях. Таким образом, репродуктивная изоляция между стадами налицо и по этому основному признаку.

На основании изложенного мы делаем следующие выводы.

1. В согласии с морфобиологическими данными в Ньюфаундлендском районе Северо-Западной Атлантики иммуногенетическое исследование выявляет два репродуктивно изолированных стада окуня — флемиш-капское и ньюфаундлендское. Фактор группы крови A_2 , близкий к фиксации на банке Флемиш-Кап, встречается на большой Ньюфаундлендской банке реже.

2. Резкая и разнонаправленная изменчивость частоты фактора A_2 в ареале окуня на Большой Ньюфаундлендской банке может служить указанием, что это стадо подразделено на более

мелкие, генетически отличающиеся популяционные единицы. В популяции, локализованной на банке Флемиш-Кап, такие субпопуляции не обнаружены при исследовании этого генетического локуса. Однако такая подразделенность улавливается по изменчивости количественного признака — отношения длины отолита к его ширине.

3. Характер изменчивости окуня по иммуногенетическому признаку и некоторым полигенным морфологическим особенностям с учетом экологических данных позволяет предположить, что подразделенность стад отражает не собрание каких-то разнородных популяций, а происходит в пределах единой совокупности.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ АЗОВСКОЙ И ЧЕРНОМОРСКОЙ РАС ЕВРОПЕЙСКОГО АНЧОУСА. ГЕТЕРОГЕННОСТЬ АЗОВСКОЙ РАСЫ

Пространственно-временное распределение групп крови А-системы в скоплениях анчоуса отражено в табл. 19, 20 и на геногеографических картах (рис. 24—27).

Между азовской и черноморской расами, когда они репродуктивно изолированы и, следовательно, в наибольшей мере соответствуют тому, что описано в качестве географических рас (= подвидов), имеется существенная разница (см. табл. 19). Особенно важно то обстоятельство, что помимо чисто количественных различий в частотах одних и тех же фенотипов, обе расы отличаются и качественно. Эти данные, согласующиеся с самыми первыми фактами, установленными лишь в ограниченном эксперименте (см. гл. IV), дают веские основания считать реальностью полное отсутствие у черноморского анчоуса группы крови A_0 , постоянно встречаемой в Азовском море. Этот фенотип найден в Черном море в основном зимой (выборки № 14, 21) либо осенью (№ 22, 23) и вблизи именно тех участков Кавказского побережья, которые известны как места зимовки анчоуса азовской расы. Только 1 раз, в период размножения в районе Одессы, ловили рыбу, представленную всеми тремя фенотипами (выборка № 17). Сопоставление этой пробы с пробами анчоуса, облавливаемого во время нереста и нагула в Азовском море, свидетельствует об их значительной близости, хотя довольно высокая частота первой группы (0,8648) может указывать на смешанный состав популяции. Из других черноморских выборок такого же типа к азовской расе относятся, скорее всего, только № 14 и 21; в выборках № 22 и 23 группа A_0 содержится как незначительная примесь. Остальные пробы, взятые в Черном море, представлены лишь двумя фенотипами:

Таблица 19. Частота групп крови в выборках анчоуса из Азовского и Черного морей

Море	Номер выбо- рок	Место взятия проб и дата	Частоты						
			фенотипические			генные ¹			
			A ₁	A ₂	A ₀	p	q	q	
Азовское	1	Июль, август 1963 г.	551	0, 5699	0, 1379	0, 2922	0, 3442	0, 1152	0, 5406
	2	Июль, сентябрь 1964 г.	1056	0, 4384	0, 0966	0, 4650	0, 2513	0, 0678	0, 6809
	3	Июнь 1965 г.	848	0, 5993	0, 1751	0, 2256	0, 3668	0, 1582	0, 4750
	4	Август 1965 г.	810	0, 5234	0, 2383	0, 2383	0, 3097	0, 2021	0, 4882
	5	Сентябрь 1965 г.	736	0, 5636	0, 2856	0, 1508	0, 3396	0, 2721	0, 3883
	6	Август 1966 г.	1932	0, 7914	0, 1775	0, 0311	0, 5432	0, 2804	0, 1764
Итого по Азовскому морю 1963—1966 гг. Черное	7	Ялта, 18 марта 1963 г.	5936	0, 6157	0, 1808	0, 2035	0, 3240	0, 2248	0, 4512
	8	Поти, 12 мая 1963 г.	16	0, 8750	0, 1250	—	0, 6465	0, 3535	—
	9	Ольгинка, 23, 25 мая 1963 г.	20	0, 9500	0, 0500	—	0, 7760	0, 2240	—
	10	Сочи, 10—13 июня 1963 г.	39	0, 9500	0, 0500	—	0, 7760	0, 2240	—
	11	Батуми, 14—16 июня 1963 г.	80	0, 9375	0, 0625	—	0, 7500	0, 2500	—
	12	Сулина, 26—28 июня 1963 г.	65	0, 8461	0, 1539	—	0, 6077	0, 3923	—
	13	Одесса, август 1963 г.	30	0, 9000	0, 1000	—	0, 6840	0, 3160	—
			168	0, 9882	0, 0118	—	0, 8909	0, 1091	—

Продолжение табл. 19

Море	Номер выбо-рок	Место взятия проб и дата	n	Частоты						
				фенотипические			генные ¹			
				A ₁	A ₂	A ₀	p	q		
Черное	14	Новороссийск, 27—29 февраля 1964 г.	90	0,7111	0,0111	0,2778	0,4620	0,0100	0,5280	
	15	Кабулети, 23 февраля 1964 г.	40	0,9750	0,0250	—	0,8419	0,1581	—	
	16	Балаклава, 6 августа 1964 г.	45	1,000	—	—	—	—	—	
	17	Одесса, 21—27 июня 1964 г.	108	0,8148	0,0555	0,1297	0,5697	0,0701	0,3602	
	18	Тобечик, 12 мая 1965 г.	40	0,9750	0,0250	—	0,8419	0,1581	—	
	19	Новороссийск, 13 мая 1965 г.	20	1,000	—	—	—	—	—	
	20	Новый Афон, 19 мая 1965 г.	40	1,000	—	—	—	—	—	
	21	Сочи, 9 декабря 1965 г.	80	0,5625	0,3250	0,1125	0,3385	0,3261	0,3354	
	22	Сочи, 8—16 октября 1966 г.	67	0,9552	0,0149	0,0299	0,7883	0,0388	0,1729	
	23	Новороссийск, 17—18 октября 1966 г.	20	0,9092	0,0454	0,0454	0,6972	0,0895	0,2135	
	24	Мыс Такиль, 20 октября 1966 г.	30	1,000	—	—	—	—	—	
	Итого по Черному морю 1963—1966 гг.			998	0,8890	0,0600	0,0510	0,6668	0,1074	0,2258

¹ Частота генов определена по формулам: $r = \sqrt{A_0}$; $q = \sqrt{A_2 + A_0} - \sqrt{A_0}$; $p = 1 - (q + r)$.

Т а б л и ц а 20. Частота гена группы крови A_0 в выборках из скоплений азовского анчоуса (июнь, 1965 г.)

Номер проб	Дата	Промысловый квадрат	$2N$	qA_0
1	11 июня	26ц	56	0,707
2	11 июня	36ч	60	0,516
3	12 июня	33х	58	0,491
4	12 июня	34у	40	0,224
5	12 июня	37т	40	0,224
6	12 июня	38р	40	0,316
7	12 июня	32р, 33о	100	0,245
8	13 июня	37о, 36н	80	0,274
9	13 июня	40н	40	0,00
10	14 июня	39л	56	0,00
11	14 июня	36к	32	0,00
12	14 июня	33л, 34к	76	0,283
13	15 июня	31л	82	0,412
14	15 июня	34е	34	0,245
15	19 июня	27к	58	0,454
16	19 июня	24н	32	0,249
17	19 июня	27з	42	0,219
18	19 июня	21к	52	0,332
19	20 июня	18о, 17н	46	0,548
20	20 июня	10л	28	0,374
21	21 июня	8п	80	0,612
22	21 июня	5р7у8ф	160	0,742
23	21 июня	12х	36	0,574
24	21 июня	32р	80	0,689
25	21 июня	11н	80	0,224
26	21 июня	12р	60	0,316
27	22 июня	8ц	80	0,725
28	22 июня	17у	40	0,548
29	22 июня	23т	28	0,654

A_1 и A_2 со средней частотой 0,96 и 0,04 соответственно, хотя и есть указание на подразделенность черноморского анчоуса на две подгруппы с частотой A_1 , близкой к 100%, и с частотой около 85% (сравнить пробы № 7, 11 с остальными).

Таким образом, различие двух рас анчоуса, установленное на основании анализа морфологических и биологических особенностей, соответствует их дифференцировке, обнаруживаемой и при иммуногенетическом подходе. При этом филогенетически более древняя, согласно И. И. Пузанову, азовская раса, будучи представлена всеми тремя группами крови, оказывается и более гетерогенной. Ее гетерогенность выражается еще и в сильной изменчивости фенотипических и генных частот по годам, причем особенно аномальны в этом отношении суммарные выборки

1964 и 1966 гг. В Черном море колебания частот менее значительны.

Для выяснения причин таких сдвигов (случайный дрейф генов, миграция или естественный отбор) необходимо провести более детальный анализ пространственной локализации группы крови в Азовском море.

Рассмотрим тот же материал, что и в табл. 19, но не в усредненном виде, а по каждой отдельной пробе, как это было сделано в отношении морского окуня. В качестве примера рассмотрим июньскую съемку 1965 г., включающую результаты анализа 36 траловых уловов, более или менее равномерно распределенных по акватории Азовского моря.

Так как выделение гетерозиготных особей по эффекту дозы не всегда легко осуществить, мы оперируем здесь только **тремя** основными группами крови, безошибочно выявляемыми при качественной оценке реакций. Соответственно генная частота определяется для предположительно рецессивного фактора A_0 путем извлечения корня квадратного из относительных численностей этого фенотипа в выборках. Учитывая небольшой объем

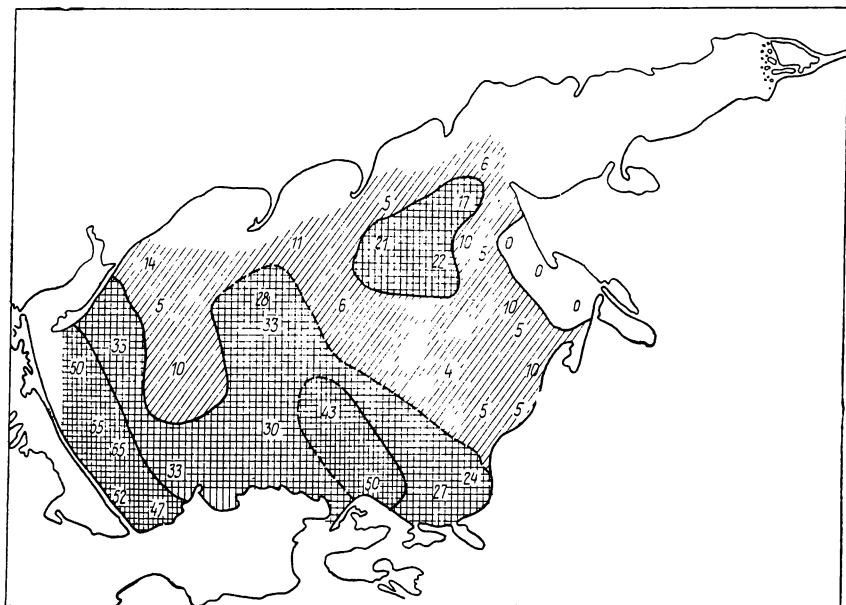


Рис. 24. Геногеография фактора группы крови A_0 анчоуса в Азовском море в июне 1965 г. (по В. В. Лиманскому). Оконтурены различные частоты группы крови A_0 в %.

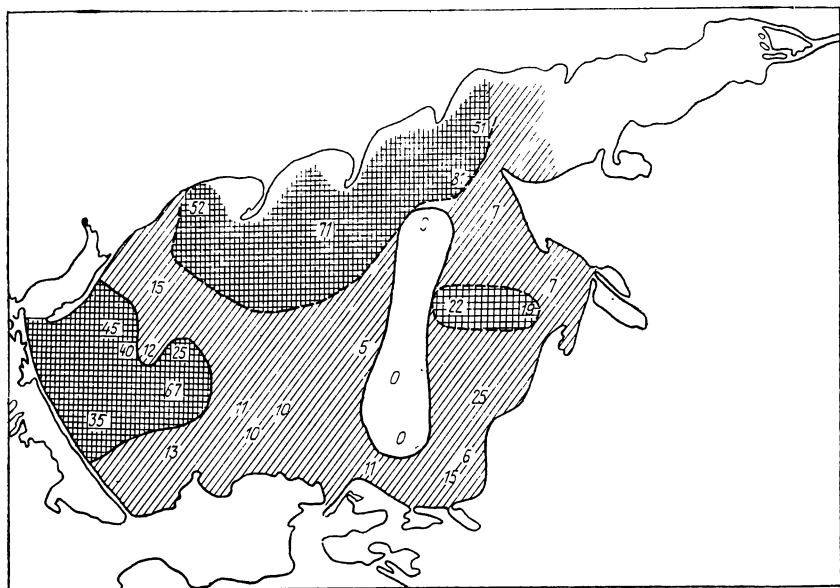


Рис. 25. Геногеография фактора группы крови A_0 анчоуса в Азовском море в августе 1965 г. (по данным В. В. Лиманского); условные обозначения те же, что и на рис. 24.

проб, исследованных иммуногенетически, ряд траловых станций, локализованных в одном и том же промысловом квадрате или в соседних квадратах и сделанных практически в одно и то же время, целесообразно объединить (см. табл. 20).

Материалы, представленные в этой таблице, отражают значительную гетерогенность траловых уловов по частоте гена A_0 , вплоть до его отсутствия (пробы № 9—11). Но такая особенность характерна для черноморской расы, и, следовательно, возникает вопрос, не отражают ли эти выборки присутствие черноморского анчоуса в Азовском море?

Для ответа на поставленный вопрос обратимся к данным наиболее полных и равномерных съемок 1965 г., картируя местоположение каждой отдельной выборки (рис. 24—26). Хорошо видно пространственное сопряжение проб: рыбы без A_0 -группы крови оказываются локализованными в июне на востоке в прибрежной зоне моря (см. рис. 24), в августе они уже смещаются к западу (см. рис. 25), а в сентябре оказываются еще западнее (см. рис. 26). То, что здесь мы имеем дело с одной и той же рыбой, доказывается совпадением частоты фенотипа A_1 . В июне

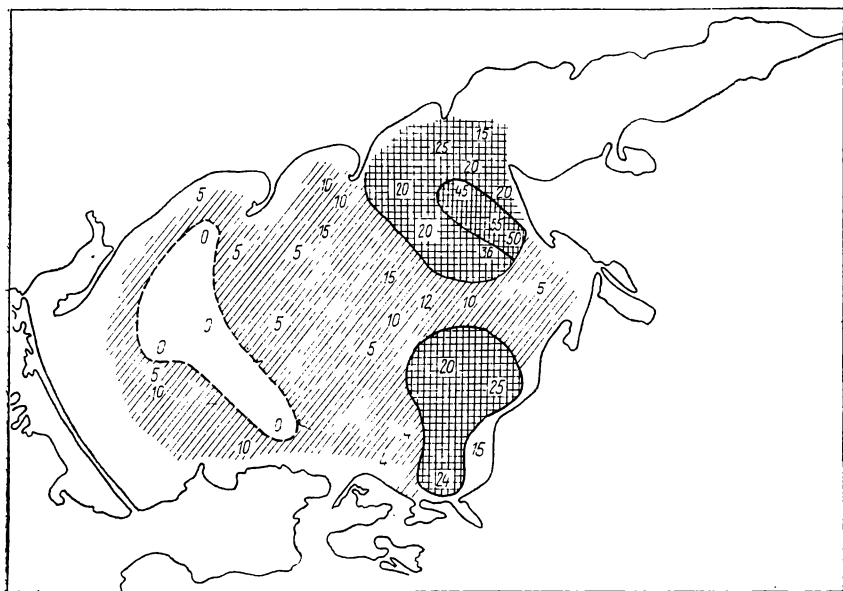


Рис. 26. Геногеография фактора группы крови A_0 анчоуса в Азовском море в сентябре 1965 г. (по данным В. В. Лиманского). Условные обозначения те же, что и на рис. 24.

она составила 72% ($N=64$), в августе 75 ($N=83$) и в сентябре снова 72% ($N=54$).

На остальной акватории локализованы скопления рыб азовской расы, представленной всеми тремя группами крови; пестрота пространственного распределения гена A_0 в них столь же демонстративна (рис. 27), как и на ареале ньюфаундлендского стада окуня.

Рассматривая динамику этих полей различных генных концентраций, видим их быстрые перемещения во времени и в пространстве. Следовательно, в данном случае также необходимо исследовать вопрос о единстве азовской популяции. Материалы съемок за ряд лет, которыми мы располагаем, позволяют рассмотреть изменчивость фенотипических и генных частот групп крови в ряду последовательных поколений. Обнаружение генетической стабильности при таком рассмотрении могло бы явиться более строгим, нежели данные табл. 19, аргументом в пользу принадлежности этих скоплений анчоуса именно к его азовской расе как к целостному сообществу. Способ доказательства этого нуждается в пояснениях.

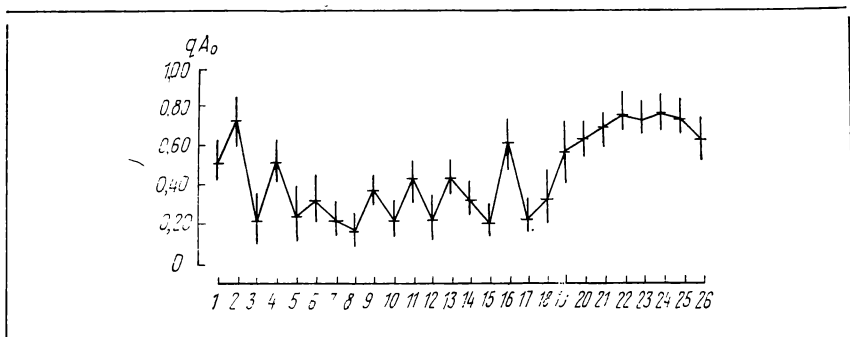


Рис. 27. Пространственная изменчивость частоты гена группы крови A_0 в выборках из скоплений азовского анчоуса в июне 1965 г.

1. Анчоус крайне подвижная пелагическая рыба. Проводя съемку в разные периоды одного и того же нерестово-нагульного сезона, мы не гарантированы, что одни генотипы не окажутся более представлены в нашем материале, чем другие, — скопления анчоуса отличаются в это время крайне диффузным распределением в пространстве и неодинаковой популяционной плотностью. Поэтому тождество результатов июньской и августовской съемок 1965 г. (см. табл. 19) неудивительно.

2. Если принять двухлетний цикл смены поколений, а такого рода допущение можно сделать на основании данных о биологии анчоуса, то, сравнивая материалы соседних лет, мы также не гарантированы от искусственного завышения или занижения частот отдельных фенотипов и генов.

Учитывая эти соображения, для точной иммуногенетической характеристики собственно азовского анчоуса следует воспользоваться данными июльской съемки 1963 г., июньской 1965 г. и сентябрьской 1965 г., когда В. В. Лиманским было проведено важное исследование недавно народившейся молодежи. Исключив из материала пробы без A_0 -группы, мы действительно получаем возможность сравнить три последовательных, неперекрывающихся во времени поколения. Их почти полное генетическое сходство не нуждается в дополнительной аргументации (табл. 21), а соответствующие значения частот и должны быть приняты за характеристику собственно азовской расы¹.

Но уже в августе 1966 г. обнаруживаются разительные перемены в пространственной локализации анчоуса различных групп

¹ Это должно учитываться и при обращении к данным, опубликованным ранее и, следовательно, менее строгим (Алтухов и др., 1969 а).

Таблица 21. Фенотипические и генные частоты А-системы групп крови в трех последовательных поколениях азовской расы анчоуса (по данным В. В. Лиманского)

Поколения	N	Частоты		
		фенотипические		
		A ₁	A ₂	A ₀
1	357	0,60±0,05	0,17±0,04	0,23±0,05
2	784	0,65±0,03	0,15±0,02	0,20±0,03
3	604	0,63±0,04	0,16±0,03	0,21±0,03

Продолжение табл. 21

Поколения	N	Частоты		
		генные		
		p	q	
1	357	0,43±0,04	0,09±0,02	0,48±0,04
2	784	0,47±0,03	0,08±0,01	0,45±0,03
3	604	0,45±0,03	0,09±0,02	0,46±0,03

в Азовском море: значительная часть ареала оказывается занятой скоплениями, представленными только группами крови A₁ и A₂, и лишь на периферии, на западе и на востоке, оконтуривается рыба с группой крови A₀ (рис. 28). Для моря в целом характерно резкое возрастание концентрации фенотипа A₁ и столь же резкое падение концентрации фенотипа A₀ (см. табл. 19).

Невероятно, чтобы столь резкие перемены в генетической структуре громадной популяции азовской расы к 1966 г. (а сравнивать надо с данными за 1964 г.) явились следствием отбора или случайного дрейфа генов. Причина такой перестройки может быть только одна — мощная, не наблюдавшаяся ранее миграция в Азовское море черноморского анчоуса.

Частота гена pA₁ для него равна 0,8013 (см. табл. 12), а в скоплении, занявшем центральную часть Азовского моря, она составляет 0,72 (N=980). Для водоема в целом pA₁=0,5432 (см. табл. 19). Следовательно, учтя соответствующую среднюю частоту в азовской расе (pA₁=0,463; табл. 21), можно опреде-

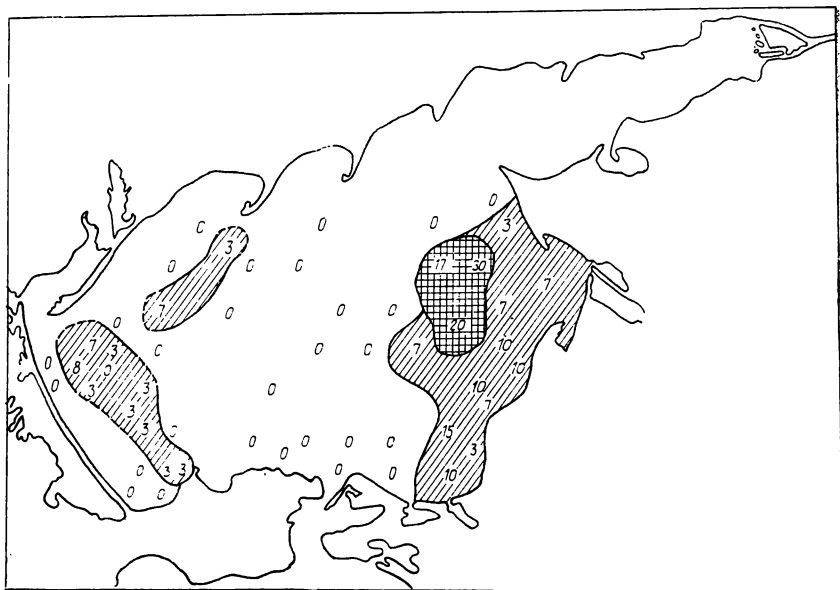


Рис. 28. Геноеография фактора группы крови A_0 анчоуса в Азовском море в августе 1966 г. (по данным В. В. Лиманского). Условные обозначения те же, что и на рис. 24.

лить относительную долю черноморского анчоуса. Такой расчет (Ниль и Шэлл, 1958) осуществляется по формуле

$$\frac{c}{c+d} = \frac{q_n - q_d}{q_c - q_d}$$

где q_n — окончательная частота гена в смешанной популяции;
 q_c — частота гена в черноморской популяции;
 q_d — частота гена в азовской популяции;
 c и d — соответствующие доли в смешанной популяции.

Получается, что в августе 1966 г. в Азовском море могло находиться до 45% черноморского анчоуса. Так же можно дать оценку и по фактору A_0 , совсем не представленному в черноморской расе; результат оказывается близким (~40%).

Разумеется, выполненный расчет представляет собой не законченное решение проблемы, а лишь намечает путь к ее дальнейшему анализу. Чтобы достаточно полно разобраться в вопросе о масштабах проникновения черноморской расы в Азовское море, а также о периодичности самого явления, надо оперировать с фактами, полученными не за четыре года, а за более продолжительный отрезок времени.

Соответствующая попытка была предпринята сотрудниками АзчерНИРО (Л. М. Кокоз, В. В. Лиманский и Н. Ф. Тараненко), которые связали иммуногенетические данные с биологической обстановкой (увеличение численности рыб, их размеры, процент годовиков в уловах), сопутствовавшей этому массовому проникновению черноморского анчоуса в Азовское море. Авторы показали, что аналогичные миграции имели место и в прошлые годы, например, в 1933, 1937, 1947, 1951 и 1958 гг., однако никакой регулярности таких вторжений установить не удалось и, следовательно, условий для их прогнозирования нет.

Вместе с тем разобранные в настоящем разделе факты показывают, что между азовской и черноморской расами анчоуса существуют ярко выраженные генетические отличия. Особенно важно то, что помимо количественных различий в частотах общих генов имеется и качественное отличие, выражающееся в генетической замкнутости черноморской расы — отсутствии у нее гена A_0 . Это обстоятельство вместе с данными о качественных антигенных различиях между расами по водорастворимым белкам мышц (Лиманский, 1964), обычно нагруженных свойством видоспецифичности (Алтухов, Рычков, 1972), заставит, очевидно, признать ошибочным наш прежний вывод о генном обмене между расами (Алтухов и др., 1969 а), а сами расы после проведения дополнительных исследований описать как виды-двойники, образующие лишь механические смеси в зоне симпатрии.

Но как бы там ни было, детальный анализ распределения групп крови в Азовском море позволяет безошибочно обнаружить миграцию черноморского анчоуса и, более того, вскрыть наследственную разнородность собственно азовской расы, что позволяет сделать предположение о ее подразделенности на более мелкие, генетически отличающиеся популяционные единицы. Таким образом, несмотря на крайнюю подвижность анчоуса, вырисовывается такая же картина, как и с донным морским окунем, ведущим ярко выраженный оседлый образ жизни.

Гетерогенность черноморской расы анчоуса плохо улавливается по изученным маркерам, хотя и обнаруживаются достоверные отличия некоторых проб. Это находится в согласии с мнением ряда авторов (см. главу II) склонных подразделять черноморскую расу на несколько локальных стад. Однако этот вопрос, требующий дальнейших исследований, мы здесь не обсуждаем.

Важно лишь еще раз подчеркнуть факт устойчивой воспроизводимости в поколениях азовской расы. Это является показа-

телем ее генетической целостности, несмотря на внутреннюю подразделенность, обнаруживаемую при геногеографическом анализе.

РЕПРОДУКТИВНАЯ ИЗОЛЯЦИЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ ЛОКАЛЬНЫХ СТАД ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ

Из-за трудностей с выделением гетерозиготных особей у окуня и анчоуса мы смогли провести иммунологический анализ изменчивости популяций и их взаимоотношений только на основе сопоставления фенотипических или, в лучшем случае, генных частот. Однако с переходом на генетико-биохимический уровень исследования, позволяющего обнаружить кодоминантно наследуемые электрофоретические варианты белков, открываются возможности более строгого популяционно-генетического подхода. Эти возможности расширяются и потому, что генетическая изменчивость популяций может теперь оцениваться сразу по совокупности нескольких независимых генных локусов.

По частотам всех полиморфных маркеров генов проведено сравнение популяций кеты ряда рек Сахалина, Курильских островов и Камчатки (табл. 22—25). Из представленных материалов видно, что по генам мышечной ЛДГ курильские популяции достоверно отличаются друг от друга и одновременно значительно разнятся со всеми сахалинскими популяциями, практически неотличимыми по этому признаку.

При генотипическом равновесии в каждом отдельном случае в суммарной выборке наблюдается значимый на третьем уровне дефицит гетерозигот. По регуляторному гену сывороточной ЛДГ наиболее сильно от всех других отличаются камчатская и тымовская кета, исследованная в сентябре 1968 г. В остальных случаях наблюдаются небольшие различия между реками (сравните Найбу в 1968 и 1969 гг. с Тымью и Калининкой) или значительное единообразие генных частот. Видны также изменения в генетической структуре отдельных популяций: в 1968—1969 гг. найбинское стадо было равновесным, а в 1970—1971 гг. оно характеризовалось резкой нехваткой гетерозигот. Для калининской популяции, подробно изученной в 1970—1971 гг., и для одной пробы из р. Курилки характерно то же. Напротив, для Тымы в 1968 и 1971 гг. наблюдалась нехватка гомозигот по гену S. Этому факту, однако, вряд ли можно придавать серьезное значение, так как отклонения ожидаемых величин от фактических падают на самый редкий фенотипический класс, что может быть связано либо с ошибкой выборки, либо с ошибкой в классификации электрофоретических вариантов. Напомним

Т а б л и ц а 22. Распределение генотипов и генов сывороточного альбумина в различных популяциях кеты

Локализация проб (река)	Время сбора материала	N	Постулированные генотипы			χ ²	Частота гена				
			A ₁ B ₁ C ₁ C	A ₁ B ₁ C ₁ D	A ₁ B ₁ D ₁ D		p _{A₁B₁C}	q _{A₁B₁D}			
Найба	Октябрь — ноябрь 1969 г.	506	248 (235,22)	194 (219,55)	64 (51,23)	7,12	0,6818	0,3182			
	Сентябрь — ноябрь 1970 г.		75 (55,38)	190 (229,26)	257 (237,36)				13,70	0,3257	0,6743
	Октябрь — ноябрь 1971 г.		44 (21,0)	59 (105,0)	154 (131,0)				49,23	0,2860	0,7140
	Сентябрь — октябрь 1970 г.		4 (5,75)	82 (78,47)	266 (267,78)				0,704	0,1280	0,8720
Тынь	Сентябрь — октябрь 1971 г.	176	9 (2,41)	24 (36,36)	143 (137,22)	22,471	0,1170	0,8830			
	Сентябрь — октябрь 1970 г.	280	5 (9,11)	91 (82,80)	184 (188,09)	2,76	0,1804	0,8196			
Сахалинские пробы, суммарно	1970 г.	1154	84 (61,79)	366 (410,49)	704 (681,72)	13,53	0,2314	0,7686			
	1971 г.	433	53 (20,62)	83 (147,73)	297 (264,65)	83,16	0,2182	0,7818			
Рейдовая (о-в Итуруп)	Октябрь 1970 г.	60	4 (45,07)	16 (13,86)	— (1,07)	1,425	0,8667	0,1333			
	Октябрь 1971 г.	45	18 (14,4)	15 (22,1)	12 (8,4)	4,724	0,567	0,433			
Курилка (о-в Итуруп)	Октябрь 1970 г.	95	14 (12,89)	42 (44,21)	39 (37,90)	0,238	0,3684	0,6316			
	Октябрь — ноябрь 1971 г.	98	16 (9,80)	30 (42,39)	52 (45,81)	8,379	0,3163	0,6837			
Курильские пробы, суммарно	1971 г.	155	58 (48,83)	58 (76,33)	39 (29,83)	8,94	0,5613	0,4387			
	1970 г.	143	34 (22,32)	45 (68,36)	64 (52,32)	16,70	0,3951	0,6049			
Все пробы, суммарно	1970 г.	1309	142 (95,71)	424 (516,49)	743 (696,80)	42,02	0,2704	0,7296			
	1971 г.	576	87 (39,57)	128 (22,80)	361 (313,63)	102,67	0,2621	0,7379			
Камчатка	10 октября 1970 г.	32	17 (18,00)	14 (12,00)	1 (2,00)	0,86	0,7500	0,2500			
	1969 — 1971 гг.	2423	494 (314,02)	757 (1116,52)	1172 (992,460)	251,4	0,3601	0,6399			

Примечание. Здесь и на последующих таблицах в скобках указана ожидаемая численность фенотипов (из уравнения Харди-Вейнберга).

Локализация проб (река)	Время сбора материала	N	Постулированные генотипы			χ^2	Частота гена	
			Ldh^{FF}	Ldh^{FS}	Ldh^{SS}		$pLdh^F$	$qLdh^S$
Сахалинские пробы, суммарно Рейдовка	1971 г.	509	410 (397,02)	80 (101,80)	19 (10,18)	13,9	0,8841	0,1159
	Октябрь 1970 г.	78	62 (62,81)	16 (14,37)	0 (0,82)	1,02	0,8974	0,1026
Курилка	Октябрь 1971 г.	47	40 (39,26)	6 (7,39)	1 (0,35)	1,48	0,914	0,086
	Октябрь 1970 г.	100	85 (79,21)	7 (19,58)	8 (1,22)	46,18	0,89	0,11
Глушь	Октябрь 1971 г.	100	88 (87,42)	11 (12,15)	1 (0,42)	0,914	0,935	0,065
	Ноябрь 1971 г.	47	41 (41,0)	6 (5,8)	0 (0,3)	0,22	0,935	0,065
Курильские пробы, суммарно	1970 г.	178	147 (140,62)	23 (35,60)	8 (1,78)	26,3	0,8904	0,1096
	1971 г.	194	169 (166,84)	23 (25,22)	2 (1,94)	0,23	0,9304	0,0696
Сахалино-курильские пробы, суммарно	1970 г.	1395	1090 (1060,2)	253 (306,9)	52 (27,9)	31,11	0,8720	0,1280
	1971 г.	703	579 (569,43)	103 (126,54)	21 (7,03)	32,53	0,8969	0,1031
Камчатка (оз. Ушковское)	Октябрь 1970 г.	42	25 (24,38)	14 (15,42)	3 (2,28)	0,31	0,7619	0,2381
Все пробы, суммарно	1968—1971 г.	2693	2093 (2046,68)	513 (592,46)	87 (53,86)	32,05	0,8724	0,1276

Т а б л и ц а 24. Распределение фенотипов малагдгидрогеназы в различных популяциях кеты

Локализация проб (река)	Дата сбора материала	N	Фенотипы				Частота генов	
			Фенотипы					
			1	2	3	4		pA
Найба	Октябрь—ноябрь 1969 г. Сентябрь—ноябрь 1970 г.	602 466	542 396	33 21	25 49	2	0,9488 0,9210	0,0512 0,0790
Калининка	Октябрь—ноябрь 1971 г. Октябрь 1969 г.	281 201	246 124	9 4	25 72	1	0,9354 0,81	0,0646 0,19
Тынь	Сентябрь—октябрь 1970 г. Сентябрь—октябрь 1971 г.	349 187	238 130	1 —	110 57	—	0,8410 0,8476	0,1590 0,1524
Сахалинские пробы, суммарно	Октябрь 1969 г.	200	198	2	—	—	0,995	0,005
	Октябрь 1970 г.	263	258	2	3	—	0,9905	0,0095
	Сентябрь 1971 г.	106	105	1	—	—	0,9953	0,0047
	1969 г.	1003	864	39	97	3	0,9281	0,0719
Рейдовка	1970 г.	1078	892	24	162	—	0,9097	0,0903
	1971 г.	574	481	10	82	2	0,9154	0,0846
	Октябрь 1970 г.	97	92	5	—	—	0,9742	0,0258
	Октябрь 1971 г.	50	44	6	—	—	0,9400	0,0600
Курилка	Октябрь 1970 г.	95	87	8	—	—	0,9580	0,0420
	Октябрь—ноябрь 1971 г.	81	76	5	—	—	0,9691	0,0309
Глушь	Октябрь—ноябрь 1971 г.	47	44	3	—	—	0,9681	0,0319
	1970 г.	192	179	13	—	—	0,9656	0,0344
	1971 г.	178	164	14	—	—	0,9598	0,0402
Все пробы, суммарно	1968—1971 гг.	3025	2580	100	341	4	0,9235	0,0765

4 Таблица 25. Распределение генотипов и генов мышечной лактатдегидрогеназы в различных популяциях кеты

Локализация проб (река)	Дата сбора материала	N	Постулированные генотипы			χ²	Частота гена	
			BBA	BBA'A	BBA'A'		pA	qA'
Найба	Октябрь 1968 г.	144	130 (129,96)	14 (13,68)	0 (0,36)	0,95	0,05	
	Октябрь—ноябрь 1969 г.	641	591 (591,48)	50 (48,05)	0 (0,97)	0,961	0,039	
	Ноябрь 1970 г.	101	88 (87,49)	12 (13,03)	1 (0,48)	0,9307	0,0693	
Калининка	Октябрь—ноябрь 1971 г.	276	256 (252,77)	19 (22,72)	1 (0,51)	0,957	0,043	
	Октябрь 1969 г.	146	137 (137,14)	9 (8,72)	0 (0,14)	0,9682	0,0308	
	Сентябрь—октябрь 1971 г.	161	156 (155,92)	5 (4,94)	0 (0,04)	0,984	0,016	
Тынь	Октябрь 1969 г.	250	220 (220,90)	30 (28,20)	0 (0,90)	0,94	0,06	
	Октябрь 1971 г.	64	58 (58,16)	6 (5,70)	0 (0,14)	0,957	0,043	
	1969 г.	1037	948 (949,68)	89 (85,45)	0 (1,87)	0,957	0,043	
Сахалинские пробы, суммарно	1971 г.	501	470 (469,48)	30 (31,01)	1 (0,51)	0,968	0,032	
	Октябрь 1970 г.	96	53 (51,77)	35 (37,46)	8 (6,77)	0,7344	0,2656	

Локализация проб (река)	Дата сбора материала	N	Постулированные генотипы			χ^2	Частота гена	
			ВВАА	ВВА ¹ А	ВВА ¹ А ¹		pA	qA ¹
Рейдовка	Октябрь 1971 г.	48	29 (27,0)	14 (18,0)	5 (3,0)	2,37	0,75	0,25
Курилка	Октябрь 1970 г.	100	73 (71,40)	23 (26,20)	4 (2,40)	1,49	0,845	0,155
Глушь	Октябрь—ноябрь 1971 г.	87	58 (57,0)	25 (26,85)	4 (3,15)	0,37	0,810	0,190
	Ноябрь 1971 г.	49	35 (35,20)	13 (12,70)	1 (1,14)	0,025	0,847	0,153
Курильские пробы, суммарно	1970 г.	196	126 (122,57)	58 (64,85)	12 (8,58)	2,18	0,7908	0,2092
	1971 г.	184	122 (119,03)	52 (57,92)	10 (7,05)	1,91	0,8043	0,1957
Все пробы, суммарно	1970 г.	297	214 (208,76)	70 (80,49)	13 (7,75)	4,93	0,8384	0,1616
	1971 г.	685	592 (584,96)	82 (96,09)	11 (3,95)	14,73	0,9241	0,0759
Камчатка, оз. Ушкское	Октябрь 1970 г.	100	89 (88,36)	10 (11,28)	1 (0,36)	2,28	0,94	0,06
Все пробы, суммарно	1968—1971 гг.	2263	1973 (1958,90)	265 (293,15)	25 (10,95)	20,58	0,9304	0,0696

также, что в тымовской популяции с низкой частотой (1:250) встречается в гетерозиготном состоянии редкая мутация одного из структурных генов, отвечающих за синтез ЛДГ сыворотки (см. рис. 16). В целом для всего исследованного Сахалино-Курильского района так же, как и в случае с ЛДГ мышц, характерен высоко достоверный дефицит гетерозигот.

По генным частотам сывороточного альбумина различия наблюдаются как между стадами, так и между разными поколениями найбинской кеты и между выборками 1970 и 1971 гг. из популяции р. Рейдовки на о-ве Итуруп. Только между кетой из рек Калининки и Тыми разница несущественна, однако эти популяции достоверно отличаются частотами генов малатдегидрогеназы. Этот же локус отличает калининскую популяцию от всех остальных, практически не показывающих межпопуляционной изменчивости.

Дефицит гетерозигот в альбуминовой системе, отмечавшийся ранее при объединении отдельных проб, взятых в разное время нерестового хода в одну и ту же реку (см. табл. 16), еще более выражен в тотальных выборках разных лет, характеризующих сахалино-курильский район как целое.

Используя графический способ сравнения популяций (Серебровский, 1970), покажем межпопуляционные различия сразу по всем четырем полиморфным локусам (рис. 29). Взаимное положение этих популяций по совокупности трех систем — альбумина, лактатдегидрогеназы мышц и малатдегидрогеназы — может быть оценено и методом «обобщенных расстояний» (Рычков, 1969) при определении D как среднего различия между популяциями по аллелям каждого локуса

$$D = \frac{\sum |p_i - p_j| \bar{p}}{S_p \cdot f},$$

где P_i и P_j — частота гена в сравниваемых популяциях i и j ;

S_p — квадратическая ошибка частоты гена \bar{p} в тотальной сахалино-курильской совокупности популяций;

f — число генов, равное числу аллелей в системе без одного.

Графическая интерпретация результатов вычислений, выполненных относительно калининского стада, дана на рис. 30. Положение популяции по отношению ко всем другим определяется одновременно тремя полиморфными системами, представляющими соответствующие координаты. Точка их пересечения отражает среднюю величину различий между какой-либо одной популяцией и остальными по генным частотам каждого локуса. Исходная калининская популяция локализуется в центре равно-

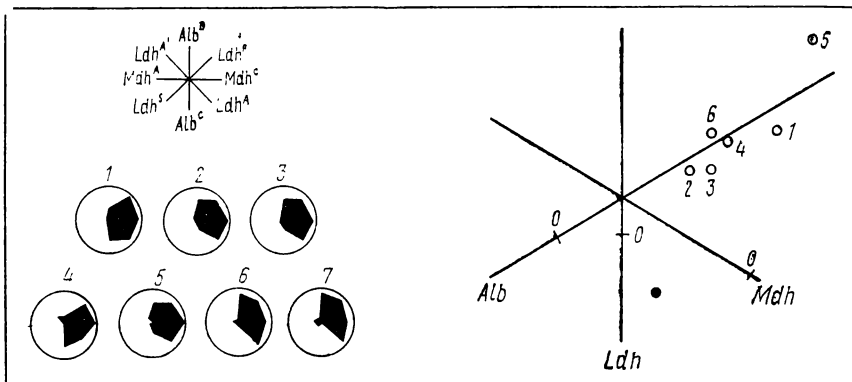


Рис. 29. Графическое изображение популяций кеты, охарактеризованных по аллелям четырех генетических локусов (см. обозначения векторов):

1 — найбинское стадо, 1969 г.; 2 и 3 — то же, для 1970 и 1971 гг.; 4 — стадо о-ва Итуруп, поддерживаемое Рейдовым рыболовным заводом, 1970, 1971 гг.; 5 — стадо р. Тымь, 1970 г.; 6 — стадо р. Калининки, 1970 г.; 7 — то же, 1971 г.

Рис. 30. Обобщенные расстояния между стадами кеты относительно калининского стада (обозначено черным кружком):

1, 2, 3 — найбинское стадо в 1969 г., 1970 и 1971 гг. соответственно; 4 — стадо р. Тымь; 5 — стадо р. Рейдовка; 6 — стадо р. Курялка.

стороннего треугольника у нулевых значений координат; аналогично находят положения и для других популяций.

Кроме очевидных межпопуляционных различий особенно важно то обстоятельство, что калининская популяция, исследованная по всем локусам дважды (1970—1971 гг.), а по генам малатдегидрогеназы трижды (1969—1971 гг.), характеризуется устойчивостью, тогда как у найбинской популяции такой устойчивости нет: в 1970 и 1971 гг. она оказывается сдвинутой, в выбранной системе координат по направлению к калининской кете. Это легко объясняется тем, что в 1966 и 1967 гг. на Соколовский рыболовный завод с Калининского было перевезено соответственно 65 и 25 млн. икринок, а «своей» икры заложено на инкубацию также соответственно 24 и 21 млн. шт.

Можно, следовательно, утверждать, что так называемый инстинкт дома (homing американских и канадских авторов) у кеты имеет эпигенетическую природу, коль скоро удастся ее акклиматизация за пределами естественного ареала. Однако мы получаем теперь возможность дать количественную оценку успешности такой акклиматизации, определив долю калининской кеты в найбинской популяции. Соответствующий расчет, осно-

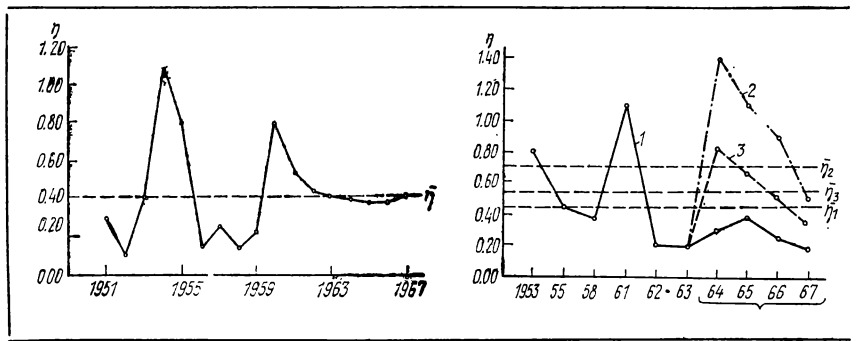


Рис. 31. Колебание коэффициентов промыслового возврата (η_i в %) для неперекрывающихся поколений стада кеты, поддерживаемого Калининским рыболовным заводом, относительно среднего уровня ($\bar{\eta}$) (пунктирная линия).

Рис. 32. Колебание коэффициентов промыслового возврата (η_i , %) для ряда перекрывающихся поколений найбинской кеты, поддерживаемой Соколовским и Березняковским рыболовными заводами. Фигурной скобкой отмечены перевозки икры калининской кеты:

ванных на данных для аллеля Alb^c альбуминового локуса¹ может быть осуществлен так же, как и в случае с анчоусом; доля калининской рыбы в р. Найбе составляет примерно 39%.

Чтобы оценить успешность этих перевозок, определим коэффициенты промыслового воз-

врата ($\eta = \frac{n_1}{n_2}$, где n_1 — число вернувшихся производителей, а n_2 — количество выпущенной молоди) для калининского и найбинского стад (рис. 31, 32).

Из полученных данных следует:

1) если для калининской популяции в последние годы отмечается стабилизация коэффициентов возврата, группирующихся около среднего уровня, характерного для стада как целого, то в популяции найбинской кеты такой устойчивости нет;

¹ Есть основания рассматривать этот локус как селективно нейтральный, что существенно для такого расчета.

тем не менее средний возврат все же более высокий у найбинского стада;

2) с перевозками калининской кеты на Соколовский и Березняковский заводы коэффициенты промыслового возврата для найбинского стада как целого оказываются ниже среднего за предыдущие годы;

3) рассчитав соответствующие коэффициенты для найбинской и калининской популяций отдельно, легко убедиться в невысоком возврате калининской кеты в Найбу ($\eta=0,1\%$ в 1970 г. и $0,05\%$ — в 1971 г.), что ниже среднего уровня, характерного для калининской популяции в своей реке ($\eta=0,4\%$). Напротив, возврат в эти же годы той доли, которую мы на основании популяционно-генетических данных относим к собственно найбинской, вполне соизмерим с возвратом от поколений тех лет, когда никаких перевозок не осуществлялось, хотя и наблюдается снижение эффективности работы завода.

Таким образом, возврат производителей в чужую реку оказывается намного ниже, чем в свою уже в первом поколении. Вероятно, в ряде случаев перевозки вообще не приносят успеха. Например, в 1965 г. на Березняковский завод был перевезен 71 млн. икринок калининской кеты, однако «своей» икры было собрано 64 млн. шт. и, видимо, соответственно этому генетическая характеристика поколения, возвратившегося в 1969 г., оказалась резко отличной от явно смешанных по составу поколений 1966—1967 гг. Нельзя, правда, исключить и возможность того, что небольшой возврат калининской кеты в р. Найбу в 1969 г. все же был, но остался незамеченным, так как мы взяли первую пробу из нерестовых скоплений лишь 20 октября.

И тем не менее все вышеизложенное показывает относительную успешность акклиматизации кеты даже в пределах видового ареала. Подтверждает этот вывод и еще один важный факт — устойчивая воспроизводимость в поколениях генетических черт, характеризующих калининское стадо как целое и отличающих его от стад, поддерживаемых Адо-Тымовским и Курильскими **рыбоводными** заводами. Так как на Калининский **рыбоводный** завод перевозок икры от производителей этих стад никогда не было, полученные нами данные свидетельствуют об отсутствии сколько-нибудь заметного естественного обмена между стадами разных рек. Мы можем, таким образом, рассматривать эти стада как генетически независимые, репродуктивно изолированные популяции.

На это же указывает и отмечавшийся выше дефицит гетерозигот в суммарных выборках, что, однако, требует более тщательного рассмотрения в связи с генетическими отличиями,

регистрируемыми при детальном исследовании отдельного стада в разное время нерестового хода. Один пример был приведен раньше в отношении частот аллеля *Alb^c* в пробах из найбинской популяции (см. табл. 16). Тест *XI*-квадрат на гомогенность показывает высокодостоверную дисперсию генных частот от выборки к выборке ($\chi=41,5$ при $df=5$) и соответственно в стаде как в целом наблюдается достоверная нехватка гетерозигот. То же самое характерно и для отдельных поколений калининской популяции при исследовании генных частот в локусах альбумина и сывороточной ЛДГ (см. табл. 22 и 23).

Нехватка гетерозигот может наблюдаться и в панмиксной популяции, но тогда придется допустить, что либо отбор направлен против гетерозигот, либо имеет место положительное ассортативное скрещивание. Однако стабильность полиморфизмов в поколениях отвергает первое допущение, а второе не увязывается с тем фактом, что исследуемая здесь биохимическая изменчивость никак не выражена внешне. Следовательно, и в объяснении генетической разнородности отдельного стада приходится прибегнуть к наиболее простой и естественной причине — подразделенности его на изолированные, генетически отличающиеся популяции. Такая трактовка отвечает известной популяционно-генетической модели, согласно которой «подразделение популяции на отдельные скрещивающиеся группы эквивалентно существованию инбридинга внутри всей популяции» [так называемый эффект Валунда (Li, 1966)]. Соответствующий коэффициент инбридинга, фактически отражающий корреляцию гамет, может быть найден из выражения

$$F = \frac{H_e - H_o}{H_e}$$

где H_e — частота гетерозигот, ожидаемая из распределения Харди — Вейнберга;

H_o — фактическая пропорция гетерозигот.

Расчет ошибки F дан Расмуссеном (Rasmussen, 1964).

С введением найденной поправки ($F=0,114 \pm 0,02$) соответствие фактического и ожидаемого распределений для ряда выборок показывает тенденцию к улучшению.

Таким образом, на основании анализа распределения частот генов и генотипов во времени и в пространстве можно утверждать, что так называемые локальные стада рыб представляют собой репродуктивно изолированные популяции. В то же время каждое отдельное стадо само по себе обнаруживает наследст-

венную гетерогенность — свидетельство подразделенности на более мелкие, но также репродуктивно изолированные популяционные единицы.

С учетом известных ихтиологических данных этому уровню организации могут соответствовать только «элементарные популяции», обнаруженные в свое время Н. В. Лебедевым. Но в таком случае вывод об их ненаследственной природе ошибочен.

Исследованию этого вопроса и будет посвящена следующая глава.

Глава VI. ЛОКАЛЬНЫЕ СТАДА КАК СОВОКУПНОСТИ ГЕНЕТИЧЕСКИ ОТЛИЧАЮЩИХСЯ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Элементарные популяции как биологически однородные группировки, характеризующиеся целостностью поведения, были обнаружены, помимо анчоуса, и у других видов рыб (Лебедев, 1967).

К сказанному в гл. II необходимо добавить, что в репродуктивный период изоляция этих группировок неполная и обмен между ними за счет крайних вариантов физиологического сходства иногда достигает 30% (Лебедев, 1967). Однако, как показали специальные исследования (Лебедев, 1946; Чугунова, 1951 и др.), в том числе и с применением радиоактивного мечения (Паюсова, 1965; Лебедев, 1967), элементарные популяции не распадаются весьма длительное время. По косвенным данным, состав элементарной популяции каспийской воблы изменился за пять лет (т. е. за поколение) всего на 24—29%. Перегруппировка состава в элементарных популяциях кильки не превышает 10% на поколение. Прямые наблюдения за популяциями тех же рыб успешно осуществлялись до двух месяцев и к моменту прекращения работ никаких признаков их распада не отмечалось (Лебедев, 1967).

Все сказанное относится к элементарным популяциям взрослых рыб. Формируются же такие группировки на местах рождения молоди (Паюсова, 1962, 1965, 1967).

Таким образом, экологические данные подсказывают, что генетическая роль элементарных популяций может быть двойной. Во-первых, должна происходить дифференциация генофондов более крупных популяций (рас, стад), слагаемых элемен-

тарными популяциями. Во-вторых, должна поддерживаться генетическая целостность рас, находящая отражение в более высоком уровне их стабильности и во времени, и в пространстве, что частично уже демонстрировалось в предыдущей главе.

Однако до последнего времени генетика элементарных популяций рыб оставалась неизученной, а во взгляде на их биологическое значение преобладала оценка таких группировок, как ненаследственных сообществ, которые себя «... не воспроизводят, а заканчивают свое существование в онтогенезе... Последующее поколение каждой элементарной популяции является разнокачественным и поэтому попадает в самые различные, вновь возникающие элементарные популяции» (Лебедев, 1967; с. 197; разрядка наша — Ю. А.).

Эти две противоположные трактовки имеют и прямо противоположные следствия как для научной работы в области популяционной биологии рыб, так и для разработки самих основ рационального рыбного хозяйства. Поэтому важно не ограничиваться косвенными указаниями на генетическую природу различий между элементарными популяциями, о чем свидетельствуют материалы предыдущей главы и только что цитированные экологические наблюдения, а получить прямую информацию об этом уровне популяционной организации вида.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ЭЛЕМЕНТАРНЫМИ ПОПУЛЯЦИЯМИ МОРСКОГО ОКУНЯ

Основным материалом для настоящего раздела послужили данные анализа траловых уловов, локализованных на банках Большой Ньюфаундлендской и Флемиш-Кап.

Элементарные популяции выделяли по результатам биологического анализа уловов, более или менее равномерно распределенных по промысловой акватории вдоль континентального свала глубин.

Морской окунь не совершает значительных горизонтальных миграций, а ограничивается вертикальными (Templeman, 1959; Poulsen, 1962; Травин и Печеник, 1962). Анализ уловов производился непосредственно в море и состоял из индивидуальных измерений рыб и определений полового состава. Из всех признаков, применяемых для выявления элементарных популяций у рыб (Лебедев, 1946, 1967; Паюсова, 1961), мы имели возможность использовать только три: характер кривой распределения длины тела рыбы, соотношение полов и особенности сопряжения

уловов на акватории. Учитывали также средний размер рыб в улове и среднюю глубину траления.

Наш опыт показывает, что средний размер рыб как признак, которому придается значение в идентификации элементарных популяций, надежен не всегда, так как он меняется при заметной примеси более мелких или крупных рыб из соседних популяций. Вместе с тем эта примесь легко обнаруживается даже при визуальном анализе кривых распределения длины тела, которые будучи весьма чувствительны ко всякого рода изменениям в составе улова, в отношении модальных частот обнаруживают высокое постоянство, если пробы взяты в основном из одной и той же популяции. Поэтому при распознавании и идентификации популяций мы большее внимание уделяли именно форме вариационных кривых, нежели среднему размеру, служившему в качестве дополнительного признака.

Не меньшее значение придавалось также соотношению полов в выборке, поскольку известно, что оно не остается постоянным на протяжении жизненного цик-

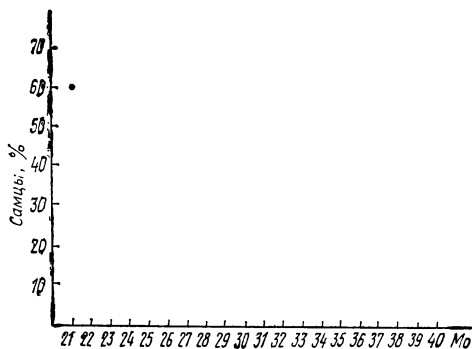


Рис. 33. Отсутствие корреляции между соотношением полов (% самцов) и модальной частотой длины тела рыбы (M_0) в выборках из элементарных популяций окуня, локализованных на Большой Ньюфаундлендской банке.

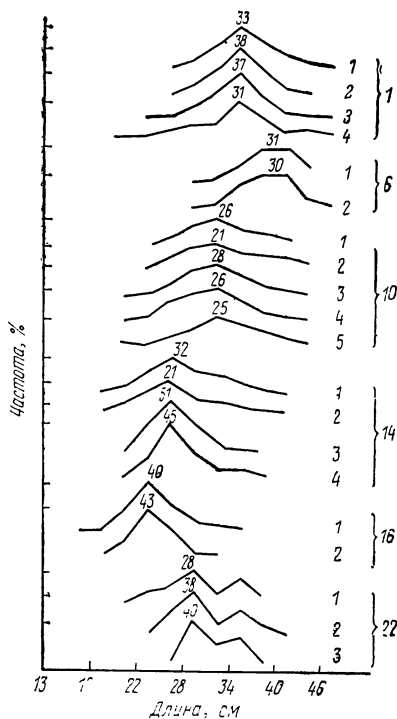


Рис. 34. Кривые распределения линейных размеров рыб в выборках из скоплений окуня, относимых к элементарным популяциям № 1, 6, 10, 14, 16 и 22 на Большой Ньюфаундлендской банке. Нумерация соответствует принятой в табл. 26. Здесь и на последующих аналогичных рисунках цифры над кривыми — частота модального класса.

ла морских окуней (Magnusson, 1959, 1961; Карасев и Саускан, 1963; Сидоренко, 1967) и, как показано для многих других видов, является признаком, сильно колеблющимся в элементарных популяциях рыб в нерестовый период (Лебедев, 1967).

Вместе с тем соотношение полов в выборке не коррелирует с модальной частотой вариационного ряда (рис. 33) и, таким образом, тождество или большое сходство по двум независимым признакам проб, оказывающихся к тому же пространственно сопряженными, позволяет обнаружить на сплошном ареале границы между отдельными популяциями.

Сказанное иллюстрируется рис. 34, изображающим кривые распределения линейных размеров рыб из разных уловов, и табл. 26, в которую сведены некоторые статистические параметры.

Все исследованные уловы по характеру вариационных кривых могут быть объединены в шесть групп, обозначенных на рис. 34 разными номерами. В пределах каждой группы кривые подобны или тождественны по конфигурации, по значениям модального класса, по пределам колебаний, но вместе с тем отличаются от других семейств таких кривых. Например, в табл. 26 видно, что размеры рыб в разных пробах совокупности № 1 весьма близки друг другу, соотношение полов примерно одинаковое, тогда как в группе проб, объединенных под № 10, рыба мельче, наблюдается избыток самок. Некоторые колебания средних вполне объяснимы конфигурацией кривых распределения: несколько больший размер рыб в некоторых выборках из группировки № 1 обусловлен очевидной примесью в них более крупных особей. То же характерно и для двух выборок из совокупностей, обозначенных № 10 и 14. Вместе с тем в пределах каждой группы изменчивость даже такого, казалось бы, ненадежного признака, как средний размер рыбы, несравненно меньше, чем на уровне групп как целого, достоверно отличающихся друг от друга (табл. 27).

Но особенно важен тот факт, что, помимо указанного сходства, все биологически тождественные уловы обнаруживают четкое сопряжение в пространстве, образуя некую территориальную целостность — элементарную, далее неразложимую популяцию.

На рис. 35 дана схематическая карта распределения таких группировок окуня на всем протяжении свала Большой Ньюфаундлендской банки. Каждая из популяций характеризуется определенным ареалом, однако четкие границы между ними удается провести не везде. Например, в тех случаях, когда рыба из соседних уловов отличается по биологическим признакам,

Т а б л и ц а 26. Биологические особенности популяций окуна на Большой Ньюфаундлендской банке в 1965 г.

Номер популяции	Номер выборки	Дата	Глубина, м		Модальный класс, см	M±m	Соотношение полов, %	
							самцы	самки
1	1	19 сентября	500	257	34	36,2	48	52
	2	19 сентября	300	149	34	35,3	54	46
	3	20 сентября	525	468	34	35,0	51	49
	4	20 сентября	305	88	34	35,2	53	47
Среднее			424	962	34	35,3±0,08	51	49
6	6	28 сентября	425	299	37—40	38,4	24	76
	2	28 сентября	420	188	37—40	39,2	19	81
Среднее			422	487	37—40	38,7±0,16	22	78
10	1	22 июня	300	341	31—34	34,3	23	77
	2	22 июня	335	442	31—34	32,9	32	68
	3	22 июня	270	249	31—34	33,3	23	77
	4	24 июня	262	359	31—34	32,1	23	77
	5	24 июня	265	609	31—34	33,7	26	74
Среднее			293	2000	31—34	32,7	29	71
14	1	27 июня	265	201	25	28,9	58	42
	2	15 октября	285	209	25	27,8	43	57
	3	16 октября	285	123	25	27,2	55	45
	4	17 октября	250	282	25	27,6	44	56
Среднее			271	815	25	27,9	49	51
16	1	10 октября	122	191	22	24,0	60	40
	2	11 октября	255	180	22	23,7	51	49
Среднее			188	371	22	24,0±0,16	56	44
22	1	2 октября	340	233	28,34	31,1	62	38
	2	2 октября	280	30	28,34	32,0	63	37
	3	4 октября	375	199	28,34	30,1	72	28
Среднее			331	462	28,34	31,8±0,27	65	35

Таблица 27. Значения критерия t_d для различий по среднему размеру рыб между совокупностями биологически однородных проб

Номер популяции	Номер популяции				
	6	10	14	16	22
1	19,0	30,4	78,3	63,7	12,4
6		36,8	64,4	64,9	22,3
10			82,3	54,3	3,3
14				23,2	14,2
16					24,8

граница, проведенная посередине между этими уловами, может считаться более точной по сравнению с границами, обращенными в сторону больших или меньших глубин, где траления не производились. Границы популяций в этих направлениях скорее можно считать условными, чем строго установленными, поэтому контуры и даются прерывистой линией. Там же, где траления, пусть даже и не принесшие улова, производились, границу удается провести более точно, как, например, на одной из сторон юго-западного склона Ньюфаундлендской банки.

И тем не менее картина распределения всех выявленных популяций представляется весьма отчетливой, даже несмотря на то, что ареалы некоторых из них перекрываются. Последнее обстоятельство может быть связано с распределением рыб на разных глубинах. Так, из сводной табл. 28, в которой представлен весь набор элементарных популяций на Большой Ньюфаундлендской банке, и рис. 35 следует, что, находясь на одной и той же территории (данные 1965 г.), популяции занимают разные горизонты, отличающиеся по глубинам на 100 м и более, например, популяции 5 и 7; 6 и 8; 3 и 14; 15 и 16; 17 и 18. На распределение окуня разных размеров по глубинам указывают и другие авторы (Травин и Печеник, 1962; Hennemuth a. Brown, 1964; Сидоренко, 1967).

Из данных табл. 28 видно, что часто бывают совпадения либо по модальному классу вариационной кривой, либо по среднему размеру, либо по соотношению полов. Однако в этом случае популяции оказываются локализованными в различных участках акватории, например № 1, 5 и 9; 3, 10, 13 и 21; 14 и 17 и др.

Возникает важный вопрос об устойчивости выявленных популяций во времени и в пространстве. Ответ можно получить из

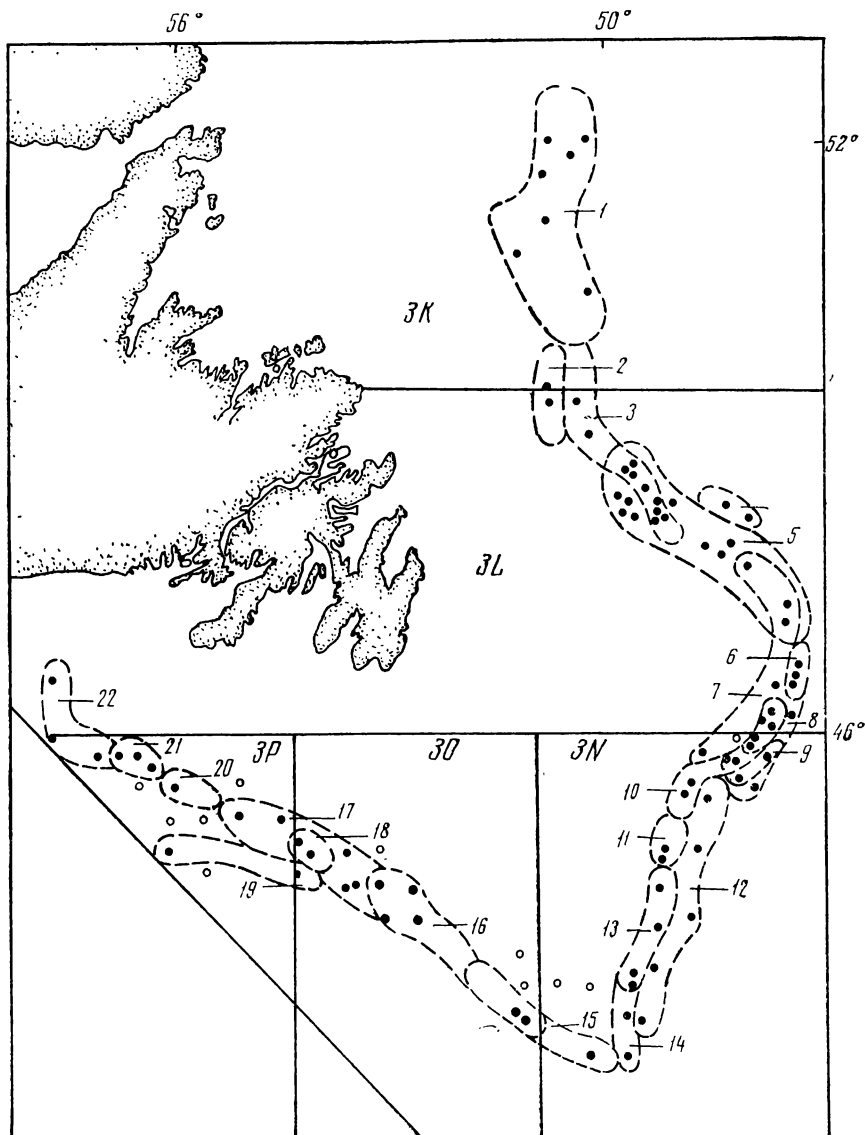


Рис. 35. Локализация элементарных популяций клюворылого окуня на Большой Ньюфаундлендской банке (1964—1965 гг.). Нумерация соответствует принятой в табл. 28. Светлые кружки — местоположение траловых станций, на которых рыба не облавливалась. Здесь и на последующих аналогичных рисунках контуры отделяют совокупность проб, в которых рыба характеризуется максимальной биологической однородностью.

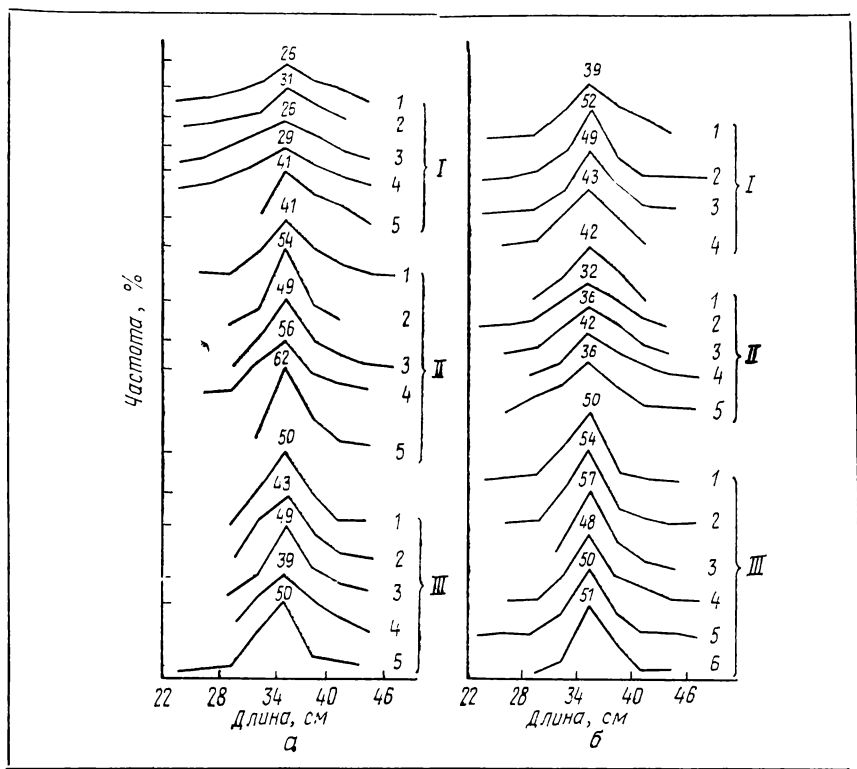


Рис. 36. Кривые распределения длины рыб в популяции № 5 на Большой Ньюфаундлендской банке:

а — выборки 1965 г.; б — выборки 1964 г. Нумерация соответствует принятой в табл. 29.

сопоставления результатов повторных тралений в пределах ареала той или иной популяции. На рис. 36 и в табл. 29 представлены результаты многократных тралений на акватории, занятой популяцией № 5 в течение 1964 и 1965 гг. Ежегодно проводили по три наблюдения в разные сроки. В 1964 г. первое наблюдение сделано нами в августе — сентябре на судне «Севастополь», второе — в октябре и третье — сотрудниками ПИНРО на судах «Запад», «Новороссийск» и «Победа» в ноябре. В июне — июле 1965 г. первое наблюдение проведено также сотрудниками ПИНРО на судне «Север», а второе и третье — в разные дни сентября нами на «Севастополе».

Вариационные кривые и средние размеры рыб во всех уловах совпадали как по отдельным периодам наблюдений, так и

Т а б л и ц а 28. Элементарные популяции окуны на Большой Ньюфаундлендской банке

Номер популяции	Время сбора материала	Глубина, м	n	Модальный класс (длина тела), см	Средняя длина на $M \pm m$	Соотношение полов, %		Изменчивость отолита l/d			Частота антигена A_2	
						самцы	самки	n	$M \pm m$	σ	N	q_i
1	29 августа—21 октября 1964 г. 19—20 сентября 1965 г.	297	904	34	$36 \pm 0,16$	52	48	51	$1,56 \pm 0,01$	0,10	—	—
		424	962	34	$35,3 \pm 0,08$	51	49	—	—	—	320	0,78
2	28—31 августа 1964 г. 22 сентября 1965 г.	336	1695	31—34,40	$34,7 \pm 0,26$	49	51	73	$1,543 \pm 0,01$	0,11	—	—
		315	305	31—34,40	$35,8 \pm 0,25$	49	51	—	—	—	40	0,67
3	28 августа 1964 г. 15 июня—22 сентября 1965 г.	345	716	31—34	$33,4 \pm 0,15$	46	54	20	$1,57 \pm 0,02$	0,11	180	0,88
		285	619	31—34	$33,4 \pm 0,17$	76	24	20	$1,54 \pm 0,02$	0,08	—	—
4	17—18 сентября 1964 г. 23 сентября 1965 г.	415	163	37	$39,7 \pm 0,14$	41	59	—	—	—	—	—
		515	204	37	$39,7 \pm 0,23$	48	52	—	—	—	40	0,77
5	27 августа—17 сентября 1964 г. 15—16 сентября 1965 г.	336	1317	34	$35,7 \pm 0,08$	69	31	—	—	—	—	—
		237	831	34	$36,2 \pm 0,11$	76	24	30	$1,62 \pm 0,02$	0,12	180	0,83
6	28 сентября 1965 г.	422	487	34—38—40	$38,7 \pm 0,16$	22	78	45	$1,53 \pm 0,01$	0,10	120	0,50

7	15—22 апреля 1965 г.	326	873	25,31—34	$32,9 \pm 0,07$	50	—	—	—	60	0,71
8	6 июля—28 сентября 1965 г.	370	999	34,40	$38,5 \pm 0,14$	30	70	20	$1,54 \pm 0,02$	40	0,50
9	25—26 сентября 1965 г.	275	266	34	$34,7 \pm 0,26$	74	26	40	$1,53 \pm 0,01$	80	0,90
10	5—6 августа 1964 г. 22—24 июня 1965 г.	371 293	705 2000	31—34 31—34	$34,2 \pm 0,15$ $32,7 \pm 0,03$	52 29	48 71	20 15	$1,55 \pm 0,02$ $1,62 \pm 0,02$	—	—
11	17 октября 1965 г.	330	333	19,25	$25,2 \pm 0,49$	49	51	—	—	60	0,68
12	27 июня, 1 сентября 1965 г.	308	1159	25—28	$29,1 \pm 0,03$	26	74	20	$1,56 \pm 0,02$	38	0,51
13	5 августа 1964 г. 22 июня, 27 сентября 1965 г.	405 327	300 916	31—34,40 31—34	$38,8 \pm 0,26$ $32,5 \pm 0,05$	27 20	73 80	—	—	60	0,65
14	27 июня, 15—17 октября 1965 г.	271	815	25	$27,9 \pm 0,05$	49	51	—	—	240	0,74
15	6—29 августа 1964 г. 11—15 октября 1965 г.	332 402	1091 335	28,34 28,34	$32,2 \pm 0,11$ $32,4 \pm 0,21$	26 57	74 43	37	$1,64 \pm 0,02$	120	0,79
16	10—11 октября 1965 г.	188	371	22	$24,0 \pm 0,16$	56	44	—	—	180	0,78

Продолжение табл. 28

Номер популяции	Время сбора материала	♀ Лгубина, я	Модальный класс (длина тела), см	Средняя длина на $M \pm m$	Соотношение полов, %		Изменчивость отолита l/d			Частота антигена A_2		
					самцы	самки	n	$M \pm m$	σ	N	q_i	
17	8 августа, 17 октября 1964 г. 7—10 октября 1965 г.	307 346	1367 489	25	28,8 ± 0,09 28,4 ± 0,03	46	54	29	1,57 ± 0,01	0,06	—	—
						52	48	—	—	—	420	0,73
18	9 августа 1964 г. 4 октября 1965 г.	376 122	478 176	28—31,34 28—31,34	30,6 ± 0,15 30,2 ± 0,51	59	41	20	1,57 ± 0,02	0,08	—	—
						23	77	—	—	—	—	—
19	10 октября 1964 г.	362	797	31	28,1 ± 0,11	33	67	20	1,55 ± 0,02	0,11	—	—
20	5 октября 1965 г.	240	156	19	20,9 ± 0,23	60	40	15	1,50 ± 0,02	0,10	60	0,60
21	9 августа 1964 г. 4 октября 1965 г.	356 280	342 30	31—34 31—34	33,4 ± 0,18 32,4 ± 0,61	21	79	60	1,68 ± 0,01	0,13	—	—
						53	47	19	1,565 ± 0,02	0,08	60	0,73
22	2—4 октября 1965 г.	331	462	28,34	31,8 ± 0,27	65	35	43	1,62 ± 0,02	0,15	180	0,59
Итого 1964 г.		10 242		—	32,57 ± 0,05	48	52	597	1,57 ± 0,005	0,11	—	—
Итого 1965 г.		13 340		—	33,45 ± 0,05	46	54	—	—	—	2478	0,73

Таблица 29. Устойчивость популяции № 5 во времени

1964 г.										1965 г.						
наблюдения	номер пробы	дата	глубина, м	n	M±m	соотношение полов, %		номер пробы	дата	глубина, м	n	M±m	соотношение полов, %			
						самцы	самки						самцы	самки		
I	1	27 августа	296	300	36,6	62	38	I	30 июня	217	357	35,9	38	62		
	2	28 августа	292	190	35,0	72	28		1 июля	300	200	36,3	39	61		
	3	10 сентября	425	377	36,2	75	25		2 июля	270	394	36,4	37	63		
	4	17 сентября	330	450	35,4	67	33		4 июля	—	328	35,4	49	51		
Среднее			336	1317	35,7±0,08	69	31	5	8 июля	267	252	36,7	40	60		
										Среднее		263	1531	35,8±0,11	40	60
II	1	12 октября	315	158	35,6	59	41	II	5 сентября	238	252	36,6	75	25		
	2	13 октября	270	502	35,7	54	46		15 сентября	238	159	35,7	81	19		
	3	13 октября	377	358	35,4	48	52		15 сентября	230	201	36,5	73	27		
	4	16 октября	330	155	36,7	48	52		16 сентября	238	143	35,1	75	25		
	5	17 октября	345	91	35,3	42	58		16 сентября	238	76	35,5	79	21		
Среднее			327	1264	35,6±0,10	47	53	Среднее		237	831	36,2±0,11	76	24		
III	1	5 ноября	267	470	34,4	88	12	III	22 сентября	255	66	35,5	86	14		
	2	5 ноября	262	299	35,1	91	9		22 сентября	250	63	35,3	83	17		
	3	5 ноября	272	102	36,3	85	15		23 сентября	240	79	36,7	78	22		
	4	7 ноября	292	334	36,2	64	36		23 сентября	233	147	36,1	72	28		
	5	9 ноября	267	191	35,4	71	29		24 сентября	252	288	35,4	82	12		
	6	9 ноября	245	110	36,6	75	25		Среднее		245	643	35,7±0,12	80	20	
Среднее			267	1506	35,6±0,08	80	20	Среднее		245	643	35,7±0,12	80	20		

по годам. Следовательно, эти данные свидетельствуют об устойчивости размерного состава рыб в пределах одной популяции на протяжении значительного отрезка времени. Изменения были связаны только с соотношением полов, перераспределявшимся по сезонам в сторону преобладания самцов, как это хорошо видно на примере популяции № 5, оставшейся все время на одном и том же северо-восточном участке свала (см. рис. 35).

Еще более демонстративны результаты идентификации в разные годы при рассмотрении пяти популяций флериш-капского стада (рис. 37, 38, табл. 30).

Сопоставление выборок из уловов, сделанных на одной и той же акватории и часто в одних и тех же точках, показывает совпадение характера кривых распределения, значений средних, а если траления осуществлялись в тот же сезон, то и соотношения полов.

Данные по другим популяциям, идентифицированным на банке Флериш-Кап, сведены в табл. 31.

Таким образом, представленный материал свидетельствует о значительной устойчивости элементарных популяций окуня-

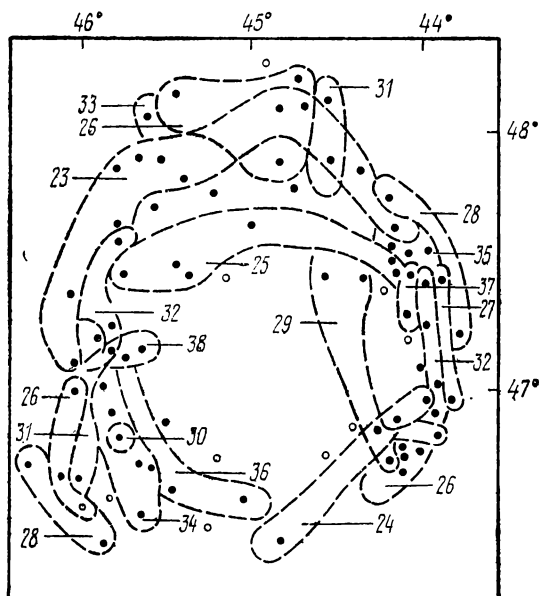


Рис. 37. Элементарные популяции окуня на банке Флериш-Кап. Нумерация соответствует принятой в табл. 31.

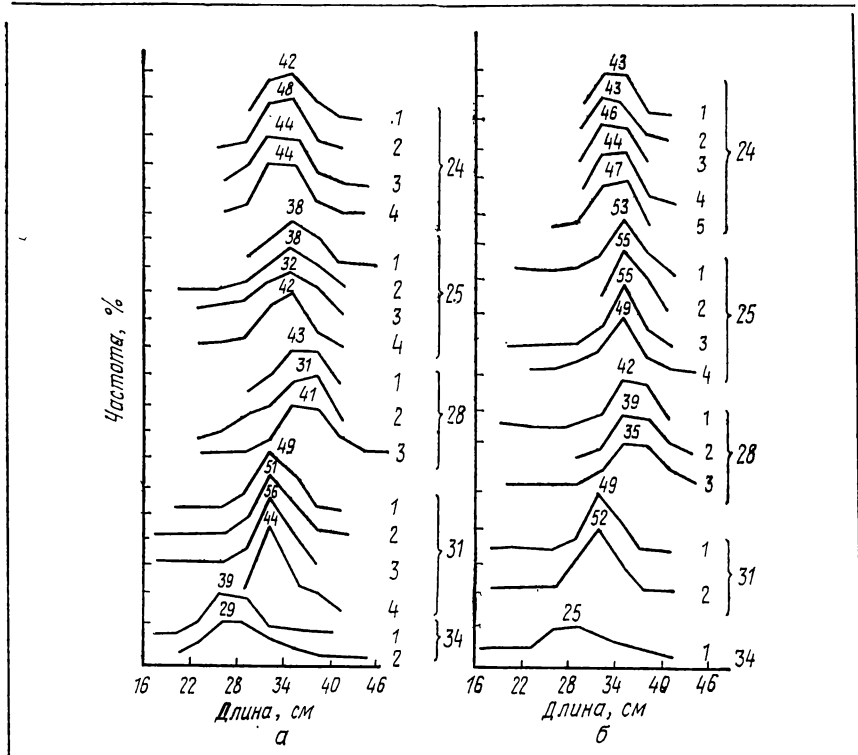


Рис. 38. Кривые распределения длины рыб в некоторых элементарных популяциях, идентифицированных на банке Флемиш-Кап в 1964 (а) и 1965 (б) гг. Нумерация соответствует принятой в табл. 30.

клювача как во времени¹, так и в пространстве. Поскольку соответствующие ареалы картированы, мы можем охарактеризовать каждую популяцию иммуногенетически, «наложив» результаты генгеографического анализа на эту структуру (см. табл. 28, 31). Такое же объединение отдельных проб позволяет сравнить популяции и по значению индекса l/d отолита.

Как мы видим, популяции окуня на Большой Ньюфаундлендской банке достоверно отличаются частотой фактора A_2 и, следовательно, можно считать доказанной генетическую природу

¹ Это хорошо согласуется с общепринятой концепцией медленного роста морских окуней: там, где нет искажения средних размеров за счет примеси рыб из соседних популяций, увеличение длины тела за год оказывается небольшим, порядка 0,5—1,4 см (см. соответствующие выборки из популяций № 23, 24, 26, 27, 28, 29 в табл. 31).

Т а б л и ц а 30. Примеры идентификации элементарных популяций на банке Флемиш-Кал

1964 г.										1965 г.				
номер популяций	номер пробы	дата	глубина, м	М	соотношение полов, %		номер популяций	номер пробы	дата	глубина, м	М	соотношение полов, %		
					самцы	самки						самцы	самки	
24	1	15 июня	600	487	34,9	60	24	1	3 сентября	517	216	33,6	64	36
	2	3 августа	455	279	34,4	88	2	2	5 сентября	545	151	34,2	77	23
	3	2 декабря	392	543	34,3	74	3	3	5 сентября	525	315	33,5	62	38
	4	2 декабря	525	127	34,5	62	4	4	7 сентября	502	353	33,8	66	34
		Среднее	493	2436	34,2	67	Среднее		489	1165	33,7	67	33	
25	1	21 августа	390	202	35,5	52	25	1	22 августа	392	306	35,2	46	54
	2	2 сентября	260	262	34,6	46		2	23 августа	685	298	36,2	49	51
	3	2 сентября	260	319	35,3	45		3	25 августа	320	244	34,9	52	48
	4	29 сентября	430	430	35,5	49		4	6 сентября	555	248	34,4	49	51
		Среднее	339	1213	35,0	48		Среднее		451	1265	35,1	49	51

Продолжение табл. 30

1965 г.

номер популяции	номер пробы	дата	глубина, м	М	соотношение полов, %		номер популяции	номер пробы	дата	глубина, м	М	соотношение полов, %		
					самцы	самки						самцы	самки	
28	1	3 августа	440	216	37,4	40	28	1	22 августа	635	234	37,3	43	57
	2	21 августа	350	70	36,2	36		2	25 августа	327	192	36,3	42	58
	3	31 декабря	490	423	36,1	48		3	27 августа	707	239	37,5	36	64
Среднее			426	709	36,1	45		Среднее		556	665	37,1	40	60
31	1	13 августа	420	530	32,5	54	31	1	7 сентября	510	425	32,1	58	42
	2	21 августа	432	437	33,0	43		2	8 сентября	387	208	32,2	63	37
	3	21 августа	570	315	33,3	51								
	4	1 сентября	305	101	33,9	54								
Среднее			432	1383	32,9	50		Среднее		449	633	32,2	60	40
34	1	1 декабря	342	570	30,1	59	34	1	9 сентября	317	406	29,0	51	49
	2	31 декабря	320	351	29,6	56								
	3	16 февраля	315	487	28,3	56								
Среднее			328	1408	29,3	57								

Таблица 31. Элементарные популяции окуна на банке Флениш-Кап

Номер популяции	Время сбора материала	Глубина, м	Длина тела, см	Средняя длина, $M \pm m$	Соотношение полов, %		Изменчивость индекса l/d	Частота антитела A_2	
					самцы	самки		N	q_i
23	21 августа — 6 сентября 1965 г.	415	31—34	34,2 ± 0,08	49	51	—	100	1,00
23	1 августа, 30 декабря 1964 г.	381	31—34	33,9 ± 0,05	47	53	57	1,686 ± 0,01	0,11
24	3 сентября — 18 октября 1965 г.	489	31—34	33,7 ± 0,07	67	33	—	282	0,94
24	15 июня — 2 декабря 1964 г.	493	31—34	33,2 ± 0,05	67	33	18	1,755 ± 0,02	0,08
25	22 августа — 16 сентября 1965 г.	451	34	35,1 ± 0,08	49	51	—	60	1,00
25	21 августа — 29 сентября 1964 г.	339	34	35,0 ± 0,09	48	52	58	1,703 ± 0,01	0,105
26	26 августа — 13 сентября 1965 г.	521	34	35,5 ± 0,04	77	23	—	60	0,96
26	30 мая — 5 июня 1964 г.	465	34	34,4 ± 0,07	61	39	—	—	—
27	23 августа 1965 г.	670	34	36,5 ± 0,11	38	62	—	—	—
27	28 мая — 2 августа 1964 г.	489	34	35,1 ± 0,08	39	61	10	1,659 ± 0,03	0,010
28	22—27 августа 1965 г.	556	34—37	37,1 ± 0,11	40	60	—	—	—

Продолжение табл. 31

Номер популяции	Время сбора материала	Глубина, м	n	Модальный класс (Длина тела), см	Средняя длина, $M \pm m$	Соотношение полов, %		Изменчивость индекса l/d		Частота антитела A_2	
						самцы	самки	$M \pm m$	σ	N	q_i
28	3 августа — 31 декабря 1964 г.	426	709	34—37	$36,1 \pm 0,13$	45	55	20	$1,714 \pm 0,02$	—	—
29	26 августа 1965 г.	715	198	37	$39,2 \pm 0,19$	66	34	—	—	—	—
29	10 июня — 2 декабря 1964 г.	318	954	37	$37,8 \pm 0,12$	38	62	20	$1,584 \pm 0,01$	—	—
30	9 сентября 1965 г.	305	274	37—40	$39,3 \pm 0,25$	78	22	—	—	100	0,98
31	7—8 сентября 1965 г.	449	633	31	$32,2 \pm 0,12$	60	40	—	—	100	0,99
31	13 августа — 1 сентября 1964 г.	432	1383	31	$32,9 \pm 0,08$	50	50	80	$1,703 \pm 0,01$	—	—
32	5—7 сентября 1965 г.	446	797	19,31—34	$32,4 \pm 0,16$	56	44	—	—	278	0,97
32	20 августа 1964 г.	450	332	19,31—34	$32,6 \pm 0,33$	57	43	20	$1,697 \pm 0,01$	—	—
33	6 сентября 1965 г.	477	351	19—22, 31—34	$31,6 \pm 0,26$	37	63	19	$1,760 \pm 0,02$	60	1,00

Номер популяции	Время сбора материала	Глубина, м	n	Модальный класс (Длина тела), см	Средняя длина, $M \pm m$	Соотношение полов, %		Изменчивость индекса l/d			Частота антитела A_2	
						самцы	самки		$M \pm m$	σ	N	q_i
34	9 сентября 1965 г.	317	406	25—28	$29,0 \pm 0,27$	51	49	—	—	—	—	—
34	1 декабря 1964 г. — 16 февраля	328	1408	25—28	$29,3 \pm 0,11$	57	43	30	$1,653 \pm 0,02$	0,12	—	—
35	23 августа — 5 сентября 1965 г.	385	987	19—22,34	$26,4 \pm 0,22$	53	47	29	$1,670 \pm 0,02$	0,14	60	0,97
36	7—13 сентября 1965 г.	315	414	22, 28, 34	$29,3 \pm 0,29$	60	40	21	$1,626 \pm 0,02$	0,10	120	0,94
37	9 сентября 1965 г.	330	526	28, 34	$32,6 \pm 0,20$	46	54	—	—	—	—	—
38	7—26 сентября 1964 г.	303	1186	31, 37	$35,2 \pm 0,11$	44	56	—	—	—	—	—
Итого 1964 г.		—	11916	—	$33,55 \pm 0,04$	51	49	420	$1,689 \pm 0,05$	0,11	1220	0,975
Итого 1965 г.		—	16788	—	$34,09 \pm 0,03$	56	44	—	—	—	—	—

этих группировок, действительно отражающих далее неразложимый, биологически элементарный уровень популяционной структуры исследуемого локального стада.

На банке Флемиш-Кап ген A_2 близок к фиксации, однако нет оснований сомневаться в том, что дальнейшее открытие подходящих систем генетического полиморфизма у морского окуня даст возможность и здесь обнаружить ту же картину изменчивости, что и в совокупности изолированных популяций на Большой Ньюфаундлендской банке. Во всяком случае в отношении количественного признака, каким является исследованный индекс, такое заключение, видимо, не требует дополнительной аргументации.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ЭЛЕМЕНТАРНЫМИ ПОПУЛЯЦИЯМИ АНЧОУСА

Подробное изложение принципов распознавания элементарных популяций у морского окуня позволяет без дополнительных пояснений перейти к рассмотрению биологических особенностей элементарных популяций анчоуса, для которого так же, как и для окуня, можно показать независимость изменчивости дифференцирующих признаков — соотношения полов в выборке и модальной частоты соответствующего вариационного ряда (рис. 39).

Главная часть работы выполнена на материалах 1966 г. Частично привлечены данные 1963 и 1965 гг.

В табл. 32 показано, что рыба из различных траловых уловов может быть объединена в группы однородных выборок. Например, все восемь проб, объединенных в совокупность № 9, практически тождественны друг другу по средним размерам, упитанности, соотношению полов и типу вариационных кривых длины тела (рис. 40). Аналогичная картина наблюдается и в случае с четырьмя пробами из популяции № 4 и с двумя пробами, взятыми из популяции № 11. В то же время эти три выборки существенно отличаются друг от друга, если не по всему комплексу изученных признаков, то хотя бы по некоторым из них. Так, выборки № 9 и 11 не отли-

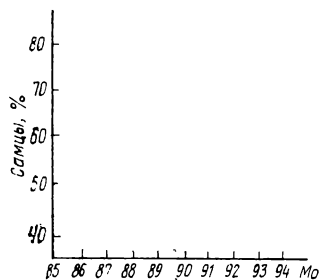


Рис. 39. Отсутствие корреляции между соотношением полов и модальной частотой соответствующего вариационного ряда для популяций азовского анчоуса. Обозначения те же, что и на рис. 33.

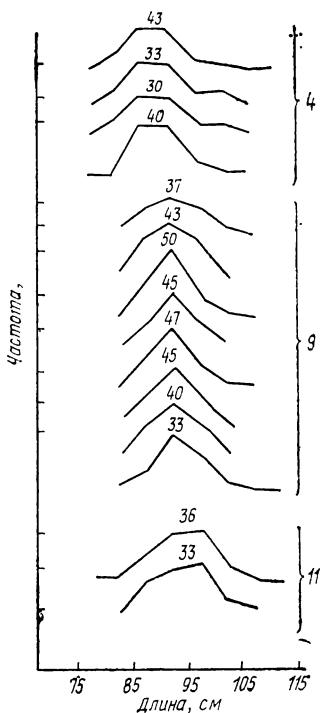


Рис. 40. Кривые распределения длины тела рыб трех популяций анчоуса. Нумерация соответствует принятой в табл. 32.

чаются по соотношению полов и коэффициенту упитанности, однако кривые распределения характеризуются разными модами и средними ($92,49 \pm 0,21$ и $94,70 \pm 0,47$ соответственно; $P < 0,001$). В выборке № 4 преобладают самцы, отличается она также средними размерами особей ($90,5 \pm 0,31$) и коэффициентом упитанности.

Все биологически однородные пробы четко сопряжены в пространстве (рис. 41). Сходная дифференциация прослеживается и при анализе прочих выборок. Если же в отдельных случаях наблюдается совпадение по средним размерам (выборки № 1, 8; 4, 10; 7, 9), соотношение полов (№ 3, 4; 6, 8) или коэффициенту упитанности (№ 1, 3; 4, 5; 9, 11), то такие группировки оказываются локализованными в различных участках ареала.

Рассмотренные материалы свидетельствуют, что в Азовском море в 1966 г., так же как и 20 лет назад, удалось обнаружить дифференциацию анчоуса на мелкие однородные группировки — элементарные популяции. Из-за ограниченности биологических материалов, которыми мы располагали, нам удалось оконтурить их ареалы лишь в центральном и западном

районах моря. Ясно, что такая же структура при наличии соответствующих данных может быть обнаружена и в восточном его районе, что было позднее показано В. В. Лиманским и А. Н. Паюсовой (1969).

Обратимся теперь к той части табл. 32, где приведены результаты анализа частот групп крови в пределах каждой из 11 элементарных популяций. Уже на примере все тех же популяций № 4 и 9 видны их серологические отличия: если № 9 представлена фенотипами A_1 и A_2 , то № 4 содержит в себе еще особей A_0 и достоверно к тому же отличается частотой A_1 и A_2 групп крови. При этом хорошо видно, что размах варьирования частотных характеристик отдельных проб столь же ничтожен,

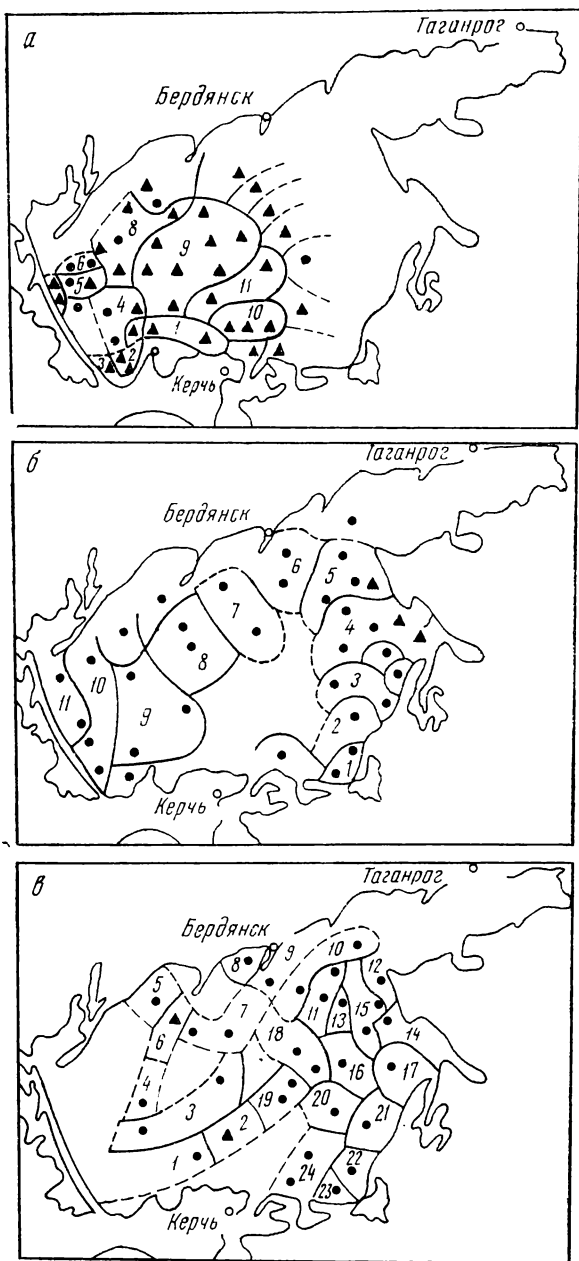


Рис. 41. Пространственная локализация элементарных популяций анчоуса в Азовском море:

а — август 1966 г.; б — июнь 1965 г.; в — сентябрь 1965 г. Треугольниками обозначен анчоус черноморской расы; кружками — азовской расы (по Алтухову и др., 1969б; Лиманскому и Паюсовой, 1969).

Т а б л и ц а 32. Элементарные популяции анчоуса в Азовском море (август 1966 г.)

Номер выборки	Локализация проб (промысловый квадрат)	Дата	Биологическая характеристика					Частота групп крови, %				
			средний размер, мм	средняя масса, г	Упитанность по Фултану	Соотношение полов, %		A ₁	A ₂			
						самцы	самки					
1	14 - ф 20 - х	18	91,8	7,85	1,01	60	40	60	40	—	30	
			91,7	7,87	1,02	59	41	59	41	59	—	27
2	Средние 10 - ц 11 - ч	19	91,75 ± 0,65	7,86	1,03	60	40	117	60	40	—	57
			89,8	7,48	1,07	90	10	30	90	10	—	30
			89,9	7,77	1,07	83	17	30	87	13	—	30
			89,85 ± 0,77	7,63	1,05	80	20	60	92	8	—	60
3	9 - ч 13 - ц	19	87,5	7,29	1,09	83	7	10	87	13	30	
			87,9	6,62	0,97	57	43	68	87	13	4	30
			87,75 ± 0,53	6,96	1,03	70	25	155	85	13	2	60
4	Средние 9 - у 10 - т	23	90,8	8,35	1,12	73	27	91	67	30	30	
			90,2	8,37	1,14	80	20	106	67	30	30	
			90,4	7,94	1,07	90	10	45	67	30	30	
			90,8	8,89	1,19	60	40	89	67	33	30	
5	Средние 7 - с 5 - с	23	90,50 ± 0,31	8,38	1,13	73	27	331	67	31	120	
			87,9	7,51	1,11	90	10	51	80	20	—	30
			87,8	7,71	1,14	75	25	81	84	8	8	26
6	Средние 8 - р 6 - р	23	87,85 ± 0,77	7,61	1,12	76	24	132	82	14	4	
			88,3	8,84	1,28	57	30	58	77	20	3	30
7	Средние 3 - с 4 - г	24	88,9	7,98	1,14	63	30	38	77	16	7	
			88,40 ± 0,52	8,13	1,18	60	30	10	96	17	5	60
			92,6	7,92	1,00	75	25	92	53	47	30	30
24	Средние	24	92,0	8,47	1,09	70	30	75	57	43	30	
			92,45 ± 0,52	8,19	1,04	72	28	167	55	45	—	60

Продолжение табл. 32

Номер выборки	Локализация проб (промисловый квадрат)	Дата	Биологическая характеристика					Частота групп крови, %				
			Средний размер, мм	Средняя масса, г	Уплотность по Фудльтоу	Соотношение полов, %		A ₁	A ₂	A ₀		
						самцы	самки					
8	11 - о	25	91,0	7,89	1,05	60	30	83	10	7	30	
	11 - р	25	91,2	7,86	1,04	60	40	80	20	—	30	
	12 - м	30	91,4	8,62	1,13	53	47	90	10	—	30	
	17 - м	30	91,2	8,50	1,12	63	33	83	17	—	30	
	Средние			91,45 ± 0,23	8,11	1,13	59	37	84	14	2	120
				92,2	7,96	1,01	43	57	87	13	—	30
9	14 - р	25	92,2	7,96	1,01	43	57	87	13	—	30	
	16 - т	27	92,5	8,64	1,09	47	53	93	7	—	30	
	18 - р	28	92,6	—	—	57	43	93	7	—	30	
	22 - р	28	92,1	8,26	1,06	60	40	90	10	—	30	
	16 - о	30	92,8	8,13	1,02	53	47	87	13	—	30	
	21 - м	30	92,6	8,87	1,12	57	43	97	3	—	30	
10	24 - о	30	92,5	8,21	1,04	57	43	100	—	—	30	
	21 - о	31	92,2	8,52	1,08	53	47	87	13	—	30	
	Средние			92,49 ± 0,21	8,39	1,06	52	48	92	8	—	210
				90,6	8,01	1,07	60	30	93	7	—	30
	22 - ф	27	90,6	8,01	1,07	60	30	82	93	7	30	
	24 - ф	27	90,8	8,00	1,07	57	37	33	97	3	30	
Средние			90,4	7,52	1,02	50	30	72	97	3	30	
			90,60 ± 0,45	7,84	1,05	55	32	187	96	4	90	
11	20 - т	28	94,7	8,98	1,06	58	42	117	90	10	30	
	26 - р	28	94,5	9,06	1,07	56	44	30	90	10	30	
	Средние		94,70 ± 0,47	9,02	1,06	57	43	147	90	10	60	

Примечание. Выделенные шрифтом цифры означают общее число рыб в каждой выборке.

как и по биологическим признакам, и не идет ни в какое сравнение с межпопуляционной изменчивостью.

Для всех 11 популяций составлена табл. 33, содержащая статистическую оценку их дифференциации по частоте фенотипа A_1 .

Таблица 33. Характер дифференцировки элементарных популяций анчоуса по частоте фенотипа A_1 (по Алтухову и др., 1969)

Выборка		Вероятность идентичности выборок										Число исследованных рыб
номер	обозначение	0,500	0,400	0,200	0,100	0,050	0,020	0,010	0,005	0,002	0,001	
1	А	Ж	Г			Е		Д		В, З	Б, И, К, Л	57
2	Б	И, Л	К	В	Д, З	Е					Г, Ж	60
3	В	З	Е, Л	Д, И		К	Е		Г		Ж	60
4	Г			Е, Д	Ж		Д			З	И, К, Л	120
5	Д			Д, З	И		К			Ж		56
6	Е					Л		Ж, И		К		60
7	Ж										З, И, К, Л	70
8	З		Л			И				К		120
9	И			К								210
10	К			Л								90
11	Л											60

В этом же плане могут быть истолкованы результаты анализа анчоуса во время зимовальной миграции через Керченский пролив (табл. 34).

Каждый день анализировалась разная по частоте групп крови рыба. Например, 21 октября 1963 г. в пробе преобладали особи с группой крови A_1 (68%) при сравнительно редкой встречаемости A_0 (7%), а через 6 дней картина изменилась на обратную: частота A_1 уменьшилась до 25%, а частота A_0 возросла до 58%. В большей или меньшей степени выраженная, но в принципе такая же подразделенность выявилась и в других случаях.

Если каждой из иммунологически исследованных проб дать их характеристику по биологическим признакам (см. табл. 34, рис. 42), то становится очевидным, что мы имеем дело не с чем иным, как с элементарными популяциями, отличающимися частотой групп крови.

Рассмотрим теперь соотношение элементарных популяций анчоуса с его более крупными подразделениями — азовской

Таблица 34. Биологическая и иммуногенетическая характеристики анчоуса, мигрирующего через Керченский пролив (по Алтухову и др., 1969)

Номер пробы	Промысловый квадрат	Дата	Биологическая характеристика					Частота групп крови, %			n	
			средний размер, мм	средняя масса, г	упитанность по Фульстону	соотношение полов, %			A ₁	A ₂		A ₀
						самцы	самки	juv				
1	23-ц	21 октября 1963 г.	81,3	5,28	0,98	26	74	—	68	25	7	40
2	22-ц	27 октября 1963 г.	87,5	6,42	0,96	20	80	—	25	17	58	40
3	22-ц	3 ноября 1963 г.	93,2	8,69	1,07	63	37	—	37	43	20	40
4	23-ч	12 ноября 1963 г.	76,5	3,55	0,79	62	38	—	13	47	40	30
5	23-ч	23 октября 1965 г.	66,1	2,40	0,83	50	48	2	50	16	34	50
6	23-ч	24 октября 1965 г.	79,4	4,74	0,95	52	44	4	66	22	12	50
7	23-ч	1 ноября 1965 г.	67,9	2,14	0,68	72	20	8	22	28	50	50
8	23-ч	2 ноября 1965 г.	69,9	2,12	0,62	71	25	4	25	29	46	24

и черноморской расами, находившимися в августе 1966 г. в Азовском море и выявленными еще раньше при геногеографическом анализе.

При такого рода сопоставлении видно, что в пределах ареала, занятого черноморской расой (см. рис. 41) (треугольники), вычлняются четыре расположенных по-соседству популяции, причем три из них (№ 9, 10, 11), как уже отмечалось, очень сходны по частоте групп крови, а четвертая (№ 1), граничащая с ними на юго-западе, отличается иммуногенетически, обнаруживая по этому признаку тождество с элементарной популяцией № 7, локализованной у Арабатской стрелки. Две популяции, представленные только фенотипами A₁ и A₂, близки группировке, прослеживавшейся при геногеографическом исследовании в июне, августе и сентябре 1965 г.

Из других популяций только № 6 может быть отнесена к азовской расе, тогда как № 4, 5 и 8 представляют собой смеси азовской и черноморской рас.

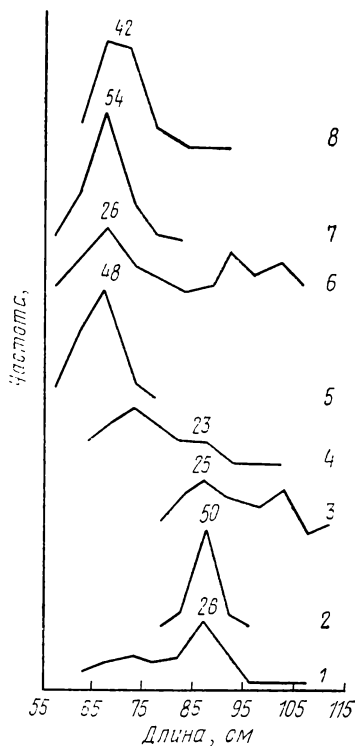


Рис. 42. Кривые распределения линейных размеров анчоуса, мигрирующего через Керченский пролив из Азовского моря в Черное. Номера проб. см. табл. 34.

Эти данные важны в связи с высказанными ранее соображениями о роли элементарных популяций в дифференциации и интеграции генных фондов более крупных популяционных сообществ. Если оставаться в рамках старых представлений о таксономических взаимоотношениях рас, то становится очевидным, что выявление генетически отличающихся популяций внутри черноморской расы (№ 1, 7, 9) обосновывает первое допущение, наличие смешанных группировок (№ 4, 5, 8) — второе. Но в любом случае наследственная природа простейших популяционных единиц даже у такого подвижного вида, как анчоус, представляется доказанной. Ясен и механизм изоляции. Это — гемпоральная изоляция, обусловленная растянутостью нереста анчоуса во времени.

Максимальная биологическая однородность элементарных популяций и вместе с тем их специфические особенности в условиях удивительного единообразия внешней среды на всем протяжении нерестового ареала анчоуса должны, таким образом, рассматриваться как производные от популяционных генфондов.

В предположении неограниченной панмиксии, как наиболее вероятного состояния каждой отдельной популяции, достаточно отделенной от всех других, можно вернуться к механизму наследования групп крови А-системы у азовской расы и попытаться провести прежний анализ уже с учетом новых данных.

Воспользовавшись материалами работы В. В. Лиманского и А. Н. Паюсовой (1969) после предварительного выделения по эффекту дозы предполагаемых гетерозигот $A_1 A_2$, мы получили соответствие фактических численностей фенотипов ожидаемым из уравнения Харди-Вейнберга в популяциях, достаточно полно охарактеризованных иммуногенетически (табл. 35).

Таблица 35. Распределение фенотипов и генов групп крови А-системы в элементарных популяциях азовской расы анчоуса, июнь 1965 г.

Номер популяции	Численности фенотипов				χ^2	Частота генов			
	A ₁	A ₁ A ₂	A ₂	A ₀		p*	q*		
1	35 (36,57)	3 (4,05)	6 (4,85)	15 (13,83)	59	2,93	0,437	0,079	0,484
2	42 (40,04)	8 (8,85)	6 (5,66)	4 (5,42)	60	0,58	0,570	0,130	0,300
3	21 (20,50)	— (0,76)	1 (0,26)	1 (1,42)	23	2,82	0,729	0,023	0,248
4	56 (53,18)	11 (11,92)	13 (14,37)	7 (8,26)	87	0,58	0,533	0,154	0,313
5	54 (49,78)	11 (15,20)	20 (16,45)	10 (12,30)	95	1,88	0,453	0,186	0,361
6	39 (38,10)	1 (2,24)	3 (1,68)	7 (7,92)	50	1,76	0,561	0,041	0,398
7	45 (41,39)	4 (7,67)	12 (8,52)	10 (12,49)	71	3,96	0,456	0,127	0,417
8	4 (3,99)	4 (2,00)	8 (9,92)	7 (7,00)	23	2,00	0,142	0,309	0,549
10	34 (32,10)	5 (6,96)	23 (21,56)	36 (36,00)	98	0,28	0,229	0,162	0,609
11	16 (16,72)	3 (2,40)	10 (9,50)	31 (31,00)	60	0,23	0,172	0,115	0,713
Σ	346 (333,03)	50 (65,10)	102 (90,21)	128 (138,35)	626	6,32	0,395	0,132	0,473

* Частоты, рассчитанные с поправкой Бернштейна.

Таким образом, предположение о трехаллельной структуре А-локуса групп крови у азовского анчоуса получает подтверждение на ином уровне анализа, а отмечавшийся раньше тотальный дефицит гетерозигот вполне согласуется с описанной здесь популяционной организацией азовской расы.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ЭЛЕМЕНТАРНЫМИ ПОПУЛЯЦИЯМИ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ

В отличие от анчоуса и особенно от морского окуня, чьи популяции укрыты толщей морских вод, подразделенность локальных стад лососей, обусловленная особенностями их экологии, доступна прямому наблюдению. Однако, насколько нам известно, эта структура исследовалась и обсуждалась главным образом на уровне так называемых сезонных рас (Берг, 1934; Абакумов, 1961; Леванидов, 1969 и др.) и никогда — в интересующем нас аспекте.

Если мы обратимся к локальному стаду нерки оз. Азабачьего, то увидим, что скопления рыб на отдельных нерестилищах по своим биологическим особенностям в точности соответствуют элементарным популяциям других видов рыб. Разница состоит лишь в том, что, во-первых, численность этих группировок измеряется не десятками или сотнями тысяч особей, как у морского окуня или анчоуса, а всего лишь десятками или сотнями; во-вторых, соответственно ничтожными оказываются ареалы — порядка сотен квадратных метров в отличие от десятков квадратных миль, занимаемых другими, не столь оседлыми видами; в-третьих, в силу присущих им особенностей экологии, нерестовые скопления нерки сильно изолированы¹, что избавляет исследователя от трудоемких работ по их оконтуриванию.

Во всем остальном принципиальных отличий нет. Элементарные популяции нерки четко разобщены в пространстве (см. рис. 10), отличаются по линейным размерам (рис. 43) и соотношением полов, характеризуются специфическими генофондами (табл. 36).

В данном случае генетическая характеристика отдельных популяций дается по двум локусам, среди которых максимальную межпопуляционную изменчивость в отношении аллельных частот обнаруживает лактатдегидрогеназа. Напротив, по локу-

¹ Вероятно, в силу сложного репродуктивного поведения, панмиксия в нерестовых популяциях нерки может быть выражена слабее, чем у других видов рыб.

Т а б л и ц а 36. Распределения генотипов и частоты генов лактагидрогеназы (*Ldh*) и фосфоглюкомутазы (*Pgm*) в системе изолированных популяций нерки озера Азабачьего

Номер по- пуляций	<i>Ldh</i>						<i>Pgm</i>							
	<i>BB</i>	<i>B'B</i>	<i>B'B'</i>	<i>N</i>	<i>q_B</i>	<i>p_{B'}</i>	χ^2	<i>AA</i>	<i>AB</i>	<i>BB</i>	<i>N</i>	<i>q_A</i>	<i>p_B</i>	χ'
1	49 (50,1)	61 (58,7)	16 (17,2)	126	0,6309	0,3691	0,20	70 (70,1)	38 (37,8)	5 (5,1)	113	0,7876	0,2124	0,00
2	36 (35,0)	39 (41,0)	13 (12,0)	88	0,6306	0,3694	0,21	53 (51,2)	26 (29,5)	6 (4,3)	85	0,7765	0,2235	1,15
3	35 (34,2)	44 (45,6)	16 (15,2)	95	0,6000	0,4000	0,12	66 (65,8)	27 (27,4)	3 (2,8)	96	0,8281	0,1719	0,02
4	45 (41,3)	52 (59,4)	25 (21,3)	122	0,5819	0,4181	1,43	84 (85,2)	40 (37,6)	3 (4,2)	127	0,8189	0,1811	0,51
5	39 (34,4)	49 (58,1)	29 (24,5)	117	0,5427	0,4573	2,87	61 (63,3)	41 (36,4)	3 (5,3)	105	0,7762	0,2238	1,66
6	38 (34,2)	35 (42,6)	17 (13,2)	90	0,6166	0,3834	2,87	49 (52,3)	43 (36,4)	3 (6,3)	95	0,7421	0,2579	3,13
7	20 (19,0)	21 (23,0)	8 (7,0)	49	0,6224	0,3776	0,37	32 (32,8)	17 (15,4)	1 (1,8)	50	0,8100	0,1900	0,54
8	30 (31,2)	38 (35,6)	9 (10,2)	77	0,6363	0,3637	0,35	48 (49,3)	35 (32,4)	4 (5,3)	87	0,7529	0,2471	0,56
9	12 (12,2)	13 (12,6)	3 (3,2)	28	0,6607	0,3393	0,20	22 (23,2)	13 (10,6)	0 (1,2)	35	0,8143	0,1857	1,80
10	17 (15,8)	30 (32,5)	18 (16,7)	65	0,4924	0,5076	0,38	43 (43,2)	24 (23,6)	3 (3,2)	70	0,7857	0,2143	0,02
11	16 (15,2)	21 (22,5)	9 (8,3)	46	0,5760	0,4240	0,20	24 (25,1)	20 (17,7)	2 (3,1)	46	0,7391	0,2609	0,74
12	12 (13,8)	20 (16,4)	3 (4,8)	35	0,6285	0,3715	1,69	24 (24,4)	16 (15,2)	2 (2,4)	42	0,7619	0,2381	0,12
13	23 (21,1)	19 (22,8)	8 (6,1)	50	0,6500	0,3500	1,39	28 (29,6)	21 (17,7)	1 (2,6)	50	0,7700	0,2300	1,68

Номер по- пуляции	L _{dth}							P _{gm}						
	BB	B'B	B'B'	N	q _B	p _{B'}	χ ²	AA	AB	BB	N	q _A	p _B	χ ²
14	11 (11,0)	20 (20,0)	9 (9,0)	40	0,5250	0,4750	0,00	23 (22,3)	13 (14,4)	3 (2,3)	39	0,7564	0,2436	0,37
15	22 (23,4)	37 (34,2)	11 (12,4)	70	0,5785	0,4215	0,47	39 (38,4)	25 (26,2)	5 (4,4)	69	0,7463	0,2537	0,14
16	28 (28,1)	34 (33,8)	10 (10,1)	72	0,6250	0,3750	0,00	50 (49,3)	24 (25,4)	4 (3,3)	78	0,7948	0,2052	0,24
17	52 (51,4)	29 (30,2)	5 (4,4)	86	0,7732	0,2268	0,14	59 (60,8)	34 (30,4)	3 (3,8)	95	0,8000	0,2000	1,33
18	46 (45,6)	31 (31,8)	6 (5,6)	83	0,7410	0,2590	0,05	64 (63,2)	16 (17,6)	2 (1,2)	82	0,8780	0,1220	0,69
19	72 (73,0)	61 (59,0)	11 (12,0)	144	0,7118	0,2882	0,16	65 (65,4)	42 (41,1)	6 (6,5)	113	0,7611	0,2389	0,06
20	34 (34,5)	58 (57,0)	23 (23,5)	115	0,5478	0,4522	0,03	56 (57,5)	51 (48,5)	9 (10,2)	116	0,7026	0,2974	0,30
21	40 (41,0)	36 (34,0)	6 (7,0)	82	0,7073	0,2927	0,28	48 (49,7)	37 (33,6)	4 (5,7)	89	0,7471	0,2529	0,91
22	10 (9,2)	5 (6,6)	2 (1,2)	17	0,7353	0,2647	0,99	10 (9,9)	6 (6,2)	1 (0,9)	17	0,7647	0,2353	0,02
23	26 (29,1)	33 (26,7)	3 (6,2)	62	0,6855	0,3145	3,47	36 (37,3)	25 (22,3)	2 (3,4)	63	0,7698	0,2302	0,95
Ито- го ...	713 (695,5)	786 (821,1)	260 (242,4)	1759	0,6288	0,3712	3,22	1054 (1066,8)	634 (608,4)	74 (86,8)	1762	0,7781	0,2219	3,12

су фосфоглюкомутазы дисперсия генных частот оказывается небольшой, что будет более подробно рассмотрено в следующей главе. Однако, несмотря на такое единообразие, достоверные отличия между хотя бы некоторыми элементарными популяциями все же улавливаются: соответствующие тесты на однородность дают значения χ^2 , равные 87,23 и 33,08 ($df=22$).

Таким образом, в согласии с результатами предыдущей главы, становится очевидным, что элементарные популяции рыб, описанные в свое время как ненаследственные группировки, имеют разные генофонды и, следовательно, являются репродуктивно-изолированными так же, как и локальные стада — совокупности этих популяций. Но тот факт, что отдельные стада оказываются разделенными настолько, что их можно рассматривать как независимые популяции, требует оценить уровень изоляции генетически отличающихся элементарных популяций внутри отдельного стада. Ибо если их изоляция менее полная, основания чему имеются уже в экологических данных, то тогда эти группировки подпадают под определение связанных популяций. Сама же популяционная совокупность превращается в некую популяционную систему, в рамках которой каждая элементарная популяция имеет самостоятельное значение лишь постольку, поскольку она вносит свой особый вклад в общий генофонд подразделенной популяции как целого.

Возможность такого рассмотрения популяционной структуры вида представляется настолько существенной для всей проблемы, что требует более полного анализа — сопоставления природной картины с математической моделью подразделенной популяции. Этот анализ надежнее всего осуществить, обратившись к локальному стаду нерки оз. Азабачьего.

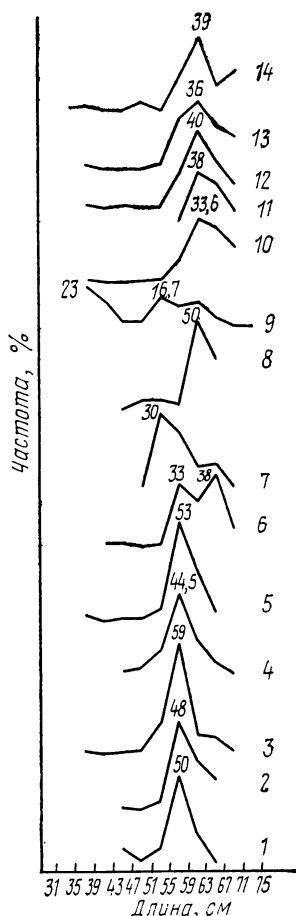


Рис. 43. Кривые распределения линейных размеров рыб из различных элементарных популяций локального стада нерки оз. Азабачьего в 1971 г.

Глава VII. ЛОКАЛЬНЫЕ СТАДА КАК ПОПУЛЯЦИОННЫЕ СИСТЕМЫ

Из известных нам моделей популяционной структуры наибольший интерес представляет «основная модель» С. Райта (Wright, 1951), позволяющая рассматривать азабачинское стадо нерки как единую подразделенную популяцию (рис. 44). В пользу такого выбора можно привести следующие аргументы.

1. Единство стада отчетливо прослеживается при анализе соотношения полов в популяциях. При избытке самцов или самок на разных нерестилищах для стада в целом характерно соотношение, близкое к равновесному (табл. 37).

2. Столь же демонстративна изменчивость возрастной структуры. Если для стада как целого характерна устойчивость в отношении среднего возраста размножающихся производителей в поколениях смежных лет, то в отдельных субпопуляциях наблюдается существенная изменчивость этого признака (рис. 45).

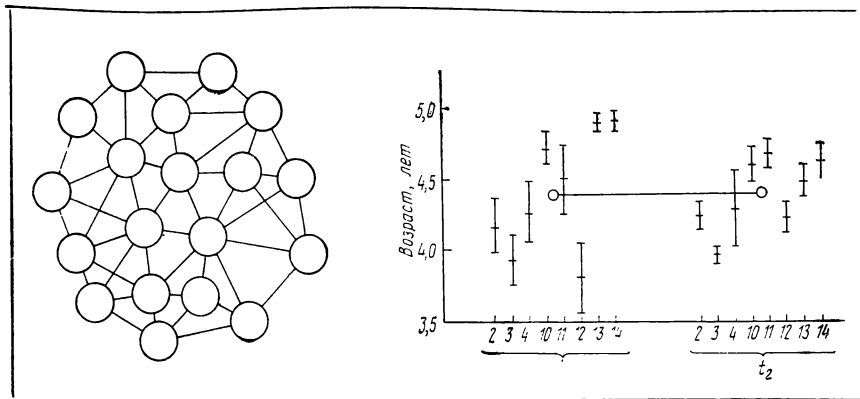


Рис. 44. Островная модель структуры, представленной совокупностью субпопуляций (II иерархический уровень), взаимодействующих друг с другом путем обмена генами в рамках грани изолята (I иерархический уровень).

Рис. 45. Средний возраст производителей нерки в отдельных элементарных популяциях (черточки с доверительными интервалами) в 1971 г. и в стаде как в целом (светлые кружки) для двух поколений.

Таблица 37. Численность производителей (в шт.) и соотношение полов в популяциях локального стада нерки оз. Азабачьего

Номер популяции	1970 г.				1971 г.			
	абсолютная численность, шт.	самки, %	самцы, %	генетически эффективный объем	абсолютная численность, шт.	самки, %	самцы, %	генетически эффективный объем
1	200—250	—	—	225	200	58	42	195
2	200—250	—	—	225	300	53	47	299
3	200—250	—	—	225	250	72	28	201
4	200—250	70	30	189	300	60	40	288
5	250	—	—	250	200	62	38	188
6	—	—	—	—	—	41	59	—
7	—	—	—	—	300	70	30	252
8	—	—	—	—	—	12	88	—
9	—	—	—	—	—	31	69	—
10	250	46	54	212	500	50	50	500
11	100—150	47	53	124	400	53	47	399
12	—	—	—	—	—	55	45	—
13	—	70	30	—	—	60	40	—
14	—	—	—	—	400	61	39	334

Примечания: 1. Прочерки означают отсутствие точных данных.

2. При известном соотношении полов

$$N_e = \frac{4 N \text{ самцов } N \text{ самок}}{N \text{ самцов} + N \text{ самок}} \quad (\text{Li, 1966}).$$

3. Генетически эффективный объем популяции, найденный как среднее гармоническое, составляет 226 особей.

4. Соотношение полов для стада в целом по наиболее полным данным за 1971 г.: самцов 46%, самок 54%.

Следует также указать, что во многих субпопуляциях не бывает всего набора возрастных групп, свойственных стаду.

3. Многолетние эксперименты мечения и анализа паразитов как природных меток показали практически полную изоляцию локальных стад нерки друг от друга (Малюкина, 1969; Foerster, 1968; Коновалов, 1971). По оценкам С. М. Коновалова обмен между стадами либо вообще отсутствует, либо, если он и есть, то его интенсивность не превышает 1:10000 на поколение.

Основываясь на стратиграфии четвертичных отложений Камчатки (Брайцева и др., 1968; Куприна, 1970), можно пола-

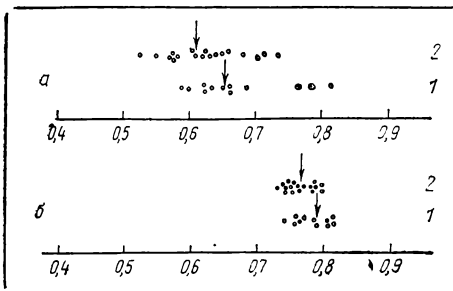


Рис. 46. Частоты генов фосфоглюкомутазы (б) и лактатдегидрогеназы (а) в субпопуляциях нерки, исследованных в 1971 (1) и 1972 (2) гг. Каждая точка — частота гена в отдельной субпопуляции; стрелки указывают средние частоты для стада в целом. Визуальные различия средних и дисперсий статистически несущественны.

гать, что изоляция стада произошла, по меньшей мере, 10 тыс. лет назад.

4. Подразделенность стада на отдельные субпопуляции самоочевидна. Поскольку нерестовые скопления лососей представлены одними лишь производителями, эффективные репродуктивные объемы (N_e) можно определить прямыми подсчетами рыб на доступных нерестилищах. В ряде случаев наблюдения имеются для двух поколений, и N_e для таких субпопуляций может быть найдена как средняя гармоническая. С поправкой на соотношение полов в субизоляциях средняя величина N_e оказывается равной 226 особям¹ (см. табл. 37).

5. Учитывая единообразие популяционной организации исследованных сообществ и их устойчивую воспроизводимость в поколениях, как то было видно хотя бы на примере азовской расы анчоуса и калининского стада кеты, можно по аналогии постулировать такую же стабильность и для подразделенной популяции нерки. Прямое сравнение данных за два года подтверждает это положение (рис. 46).

СТАЦИОНАРНОСТЬ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ГЕННЫХ ЧАСТОТ В АЗАБАЧИНСКОМ СТАДЕ НЕРКИ. СЛУЧАЙНЫЙ ДРЕЙФ ГЕНОВ, МИГРАЦИЯ И ОТБОР КАК ФАКТОРЫ СТАЦИОНАРНОСТИ

Тот факт, что среди большинства видов рыб пространственная разобщенность особенно характерна для популяций нерки, имеет принципиальное значение в нашей линии доказательств генетического единства отдельного локального стада: если такое единство прослеживается в совокупности максимально изолированных популяций, то оно должно быть тем более оче-

¹ Биологические материалы за 1972 г. здесь не учитываются, так как имеются данные, свидетельствующие о том, что структура соответствующих поколений была нарушена давлением японского промысла.

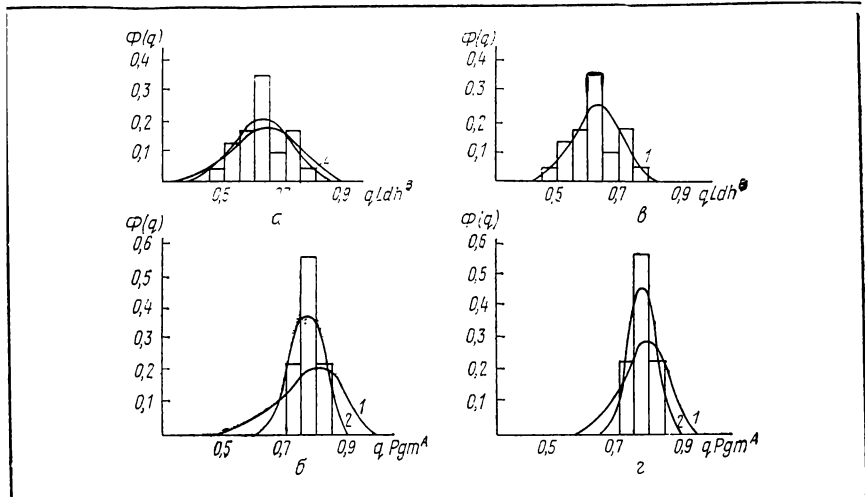


Рис. 47. Распределения частот генов лактатдегидрогеназы (а, б) и фосфоглюкомутазы (в, г) в популяциях нерки. Гистограммы — эмпирические распределения; кривые — теоретические:

$$1 - \Phi(q) = Cq^{4Nm\bar{q}-1} (1-q)^{4Nmp-1}; \quad 2 - \Phi(q) = C(\bar{W})^{2N} q^{4Nm\bar{q}-1} (1-q)^{4Nmp-1}.$$

Остальные объяснения в тексте.

видным для видов, испытывающих менее сильное давление изоляции.

В условиях полной изоляции пространственное распределение частот нейтральных или почти нейтральных генов¹ имеет, согласно моделям С. Райта, U-образную форму. Однако в рассматриваемых случаях это не так — гистограммы характеризуются модальными вершинами, в связи с чем можно допустить некоторый обмен генами между субпопуляциями и (или) давление отбора (рис. 47).

При исследовании подразделенной популяции оценка этих регулирующих факторов² возможна на пути сопоставления эмпирических распределений генных частот со стационарными теоретическими, представляющими собой для варианта «островной» модели β -функции следующего вида:

Генетико-биохимические исследования последних лет дают основание считать биохимический полиморфизм близким такому состоянию в естественных популяциях (Kimura, 1968), однако распространять это заключение на все локусы генома нет причин. Как мы увидим дальше, давление отбора улавливается при соответствующем подходе.

² Давлением мутаций мы здесь пренебрегаем, так как по современным оценкам скорость мутирования для генов, кодирующих синтез белков, не превышает $1,5 \cdot 10^{-5}$ (Kimura, 1968).

1) в предположении уравновешивания изоляции давлением миграций

$$\Phi(q) = Cq^{4Nm\bar{q}-1} (1-q)^{4Nm\bar{p}-1} \quad (1)$$

где p и q — частоты аллелей в субпопуляциях;

\bar{p} и \bar{q} — средние частоты аллелей в системе;

N — генетически эффективный объем популяции;

m — коэффициент миграций;

C — нормирующий множитель, подбираемый таким образом, чтобы площадь под кривой была равна 1;

2) в предположении объединенного действия изоляции, миграций и отбора

$$\Phi(q) = C(\bar{W})^{2N} q^{4Nm\bar{q}-1} (1-q)^{4Nm\bar{p}-1}, \quad (2)$$

где все обозначения те же, что и в предыдущем случае, а \bar{W} — средняя внутрислокусная приспособленность популяции

$$\bar{W} = W_{AA} p^2 + W_{Aa} 2pq + W_{aa} q^2. \quad (3)$$

Для построения теоретических кривых распределений генных частот необходимо располагать значениями N , \bar{q} и m . На основании нашего материала дается оценка двум первым параметрам. Значение коэффициента миграций m можно взять из работы Хартмана и Рэля (Hartmann a. Raleigh, 1964), изучавших интенсивность миграционного обмена между субизолятами нерки в природе и пришедших к выводу, что обмен между ними в период нереста вряд ли превышает 2—3%.

При $m=0,02$ для локуса лактатдегидрогеназы устанавливается соответствие эмпирических распределений частот аллелей ожидаемому стационарному (см. рис. 47, а), однако в случае с фосфоглюкомутазой согласия нет ($\chi^2=26,33 > \chi^2_{0,01} (df=3) = 11,34$; см. рис. 47, б). Такого рода несоответствие между реальной картиной генетической изменчивости и математической моделью логичнее всего объяснить давлением селективных сил.

В самом деле, даже при беглом взгляде на распределение генотипов локуса *Pgm* можно увидеть типичную картину балансируемого полиморфизма: несмотря на малые размеры популяций и их сильную пространственную разобщенность, во многих из них наблюдаются одни и те же аллельные частоты, а для стада в целом характерен заметный избыток гетерозигот. Дисперсия генных частот, ожидаемая в предположении только дрейфа и миграций ($\sigma^2=0,0091$) оказывается намного больше фактической, равной 0,0014 [$6,5 > F_{0,01}(\infty, 22) = 2,31$].

Для такой стабилизирующей селекции в пользу гетерозигот равновесная частота гена согласно Ли (Li, 1967) может быть

найдена из соотношения приспособленностей гомо- и гетерозиготных генотипов.

$$\tilde{p}(A) = \frac{W_{BB} - W_{AB}}{(W_{BB} - W_{AB}) + (W_{AA} - W_{AB})} \quad (4)$$

Решая уравнение стационарности (2)*, можно найти соответствующие величины W , которые для генотипов Pgm имеют следующие абсолютные значения:

$$\begin{aligned} W_{AA} &= 0,9265; \\ W_{AB} &= 1,0613; \\ W_{BB} &= 0,8209. \end{aligned}$$

Принимая приспособленность гетерозиготы равной 1, получаем:

$$\begin{aligned} W_{AA} &= 0,926; \\ W_{AB} &= 1,000; \\ W_{BB} &= 0,774. \end{aligned}$$

Подставив эти значения в выражение (4), получаем равновесную частоту 0,755, что весьма близко к фактической 0,778 (см. табл. 36).

Если использовать эти же коэффициенты в выражениях (3) и (2), то можно видеть соответствие эмпирического распределения частот генов фосфоглюкомутазы теоретическому, предполагающему стационарность как следствие взаимного уравновешивания процессов случайного дрейфа генов, миграции и отбора ($\chi^2 = 5,43 < \chi^2_{0,05} (df=3) = 7,81$; см. рис. 47, б).

То же самое можно проделать и в отношении данных по генам лактатдегидрогеназы и также убедиться в улучшении аппроксимации после введения в модель фактора отбора ($W_{BB} = 0,9832$; $W_{BB}' = 1,0000$ и $W_{B'B}' = 0,9739$).

Возможен и иной путь оценки обобщенных коэффициентов приспособленности генотипов фосфоглюкомутазы, учитывающий то обстоятельство, что фактические распределения частот аллелей в другом исследованном локусе — локусе лактатдегидрогеназы, в общем, удовлетворительно описывается выражением (1), допускающим селективную нейтральность полиморфизма**.

Исходя из наблюдаемой дисперсии частот генов лактатдегидрогеназы в субпопуляциях, можно вычислить величину $4Nm$ и,

* Здесь, как и в предыдущем случае, мы опускаем все промежуточные стадии громоздких расчетов.

** Этот подход использован недавно в работе Ю. Г. Рычкова и др. (1973) по генетике популяций коренного населения Сибири.

подставив ее в формулу (1), построить соответствующую кривую для распределения частот аллелей P_{gm} . Несоответствие распределений в этом случае может трактоваться как указание на давление отбора. Полученные таким образом коэффициенты приспособленности оказались равны 0,916 (AA), 1,000 (AB) и 0,728 (BB), а соответствующая равновесная частота $p=0,765$, что еще ближе к фактической 0,778 (см. рис. 47 г, 2).

Итак, найденные оценки, как и ожидалось, указывают на значительно бóльший размах приспособленности генотипов именно в локусе фосфоглюкомутазы. Кроме того, в обоих случаях очевидна бóльшая приспособленность гетерозигот и, следовательно, здесь выполняется известное условие стабильного полиморфизма (Kimura, 1956), что мы также ожидали. Но это означает, что в условиях такой сверхдоминантности давление отбора будет противодействовать случайному дрейфу генов, возвращая их частоты в последующих поколениях к равновесному состоянию в каждой субпопуляции.

Оставляя на будущее более детальное изучение приспособленностей генотипов различных локусов, сделаем лишь один вывод, вытекающий из проделанного анализа: локальное стадо нерки оз. Азабачьего, несмотря на пространственную разобщенность слагающих его популяций, представляет собой единую систему, находящуюся в стационарном состоянии. Следовательно, элементарные популяции могут рассматриваться как самостоятельные единицы лишь в той мере, в какой каждая из них вносит свой особый вклад в генетическое единство стада как целого.

Автор, разумеется, сознает, что статистический анализ всего лишь 23 переменных там, где привыкли иметь дело с массовыми событиями, может вызвать возражения. Однако за рамками формального подхода этот путь представляется оправданным хотя бы уже потому, что 23 изученных нами популяции это, по меньшей мере, две трети от всего их числа в совокупности. Кроме того, результаты математических расчетов вполне согласуются с реальной картиной генетической изменчивости в популяциях.

Но если это так, а сама популяционная структура в согласии с моделями Райта представляет закономерный итог последовательных преобразований генофонда родоначальной популяции по мере освоения ею ареала, то генетическая устойчивость в пространстве и (или) во времени

должна быть свойством таких популяционных систем вообще.

Независимо от того, обусловлена ли эта структура «изолирующей расстройем» либо более подходящей оказывается «островная модель» с допускаемой ею в ряде случаев крупной центральной популяцией, окруженной полуизолированными мелкими группировками, итог такого развития оказывается один — устойчиво сохраняется та генная частота, которая характеризовала предковую популяцию или характеризует ее теперь, если она сохранилась в виде некоторого ядра в зоне экологического оптимума. На уровне подразделенной популяции как целого ей соответствует средняя частота гена. Известно, что одной из существенных особенностей такого стационарного случайного процесса может быть свойство эргодичности, отражающее эквивалентность изменчивости во времени изменчивости по пространству. Следовательно, при генетическом изучении естественных популяционных систем, представляющих результат развития этих процессов в относительно единообразном ареале, мы должны наряду с устойчивостью популяций в поколениях отмечать падение генетической дисперсии по мере обращения к более высоким иерархическим уровням, включающим то или иное число простейших, а потому и изменчивых популяционных единиц.

Этот, если можно так выразиться, эффект усреднения следует из анализа генетической дисперсии в подразделенной популяции, что демонстрировалось в свое время на примере однолетника *Linanthus Parryae* С. Райтом (Wright, 1943) и нами (Алтухов, Рычков, 1970) при сопоставлении изменчивости на уровне популяционных систем и их структурных компонентов в ряду бисексуальных видов.

Материалы настоящего исследования могут быть рассмотрены под тем же углом зрения.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМ ПРИ ОДНОВРЕМЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ СЛАГАЮЩИХ ИХ СТРУКТУРУ КОМПОНЕНТОВ

Генетическая стабильность подразделенной популяции во времени частично обсуждалась ранее, когда мы подчеркивали устойчивую воспроизводимость в поколениях генетических черт, характеризующих калининское стадо кеты и азовскую расу анчоуса. Для пространственно сопряженных систем аналогичный

эффект можно было наблюдать на примере морского окуня. Здесь мы рассмотрим те же и некоторые другие материалы, специально оговорив приемы анализа генетической изменчивости на уровне популяционных систем с дополнениями к прежней аргументации (Алтухов, Рычков, 1970).

Действительно, формальная оценка частоты гена в подразделенной популяции требует нахождения среднего, взвешенного по численностям отдельных субпопуляций. Однако это часто бывает практически неосуществимо: для большинства видов прямые данные о численностях популяций вообще невозможно получить и, более того, объем популяций может претерпевать существенные колебания в последовательных поколениях — известные «волны жизни» С. С. Четверикова (Тимофеев-Ресовский и др., 1969). По этой причине неоправдано и вычисление средней, взвешенной по объемам выборок, которые чаще всего оказываются по отношению к размерам субпопуляций случайными.

Замечательно, однако, что несмотря на столь сильные колебания абсолютной численности популяций, их генетически эффективные объемы сохраняют постоянство как во времени, так и в пространстве, будучи ограниченными средой, историей или особенностями репродуктивного поведения, препятствующими сколько-нибудь резкому росту численности размножающейся части изолированной популяции. Подтверждение этому можно получить из любых, достаточно полных сводок по биологии популяций (напр. Лэк, 1957, Тимофеев-Ресовский и др., 1969) либо из непосредственных наблюдений за размножением тех видов, на которых такие наблюдения возможны. Идеальный объект в этом отношении — тихоокеанские лососи и среди них, особенно, нерка.

Но и у других видов устойчивость генетически эффективного объема популяций сохраняется даже в годы, сильно отличающиеся по численности, что находит отражение в неизменной плотности нерестовых гнезд на участках, пригодных для размножения. Так, например, при возврате многочисленных поколений горбуши производители, позднее пришедшие из моря, перекрывают нерестовые бугры с икрой рыб, ранее достигших нерестилищ.

Но если еще учесть гигантский размах биохимической наследственной изменчивости, открытой недавно в природных популяциях, то становится очевидным и значительный разрыв между абсолютной численностью популяций и их генетически эффективными объемами (Kimura, 1968), на что в свое время обращали внимание Н. П. Дубинин и Д. Д. Ромашов (1932),

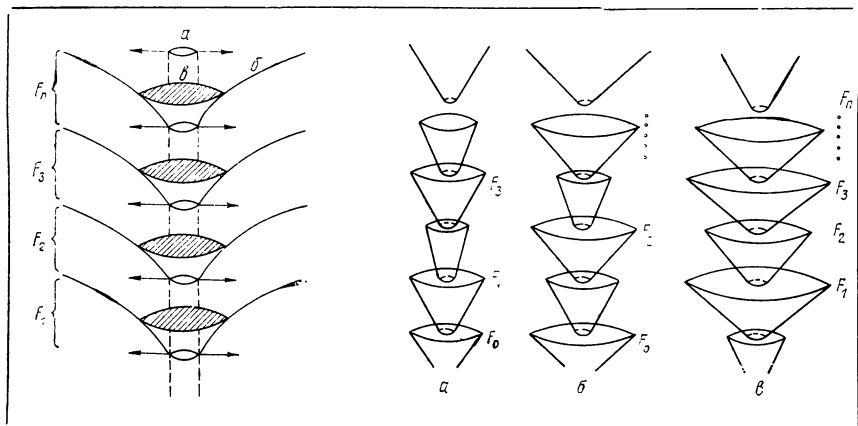


Рис. 48. Соотношение между количеством продуцируемых гамет (β), абсолютной численностью популяции (ν) и ее репродуктивно эффективным объемом (α) (по Дубинину и Глембоцкому, 1967).

Рис. 49. Предполагаемые соотношения между абсолютной численностью и репродуктивно эффективными объемами популяций различных видов, близких по своим биологическим особенностям лососям (α), морскому окуню (β) и анчоусу (ν). Несмотря на резкие различия и колеблемость абсолютной численности, постулируется близость генетически эффективных объемов популяций.

показав такого рода ситуацию очень наглядной схемой (рис. 48). С этой точки зрения разница между исследуемыми здесь видами, как то можно заключить по дисперсии генных частот в популяциях, не столько в их эффективно репродуктивных объемах, сколько в абсолютной численности (рис. 49).

Только в таком смысле и может быть истолкована удивительная гетерогенность в громадной и, казалось бы, совершенно панмиксной популяции анчоуса. Чисто теоретические предсказания здесь полностью соответствуют реальной природной ситуации, что может быть вызвано только одной причиной — колоссальной естественной смертностью анчоуса на ранних онтогенетических стадиях. Для рыб такая смертность общеизвестна, она скорее правило, чем редкое исключение.

Наконец принципиально важен еще один вывод из открытий последних лет в области биохимической генетики — соизмеримость размаха изменчивости у самых разных видов (см. Алтухов и др., 1972; Кирпичников, 1972) и, следовательно,

Таблица 38. Статистические параметры распределения частот генов на уровне популяционных систем в пространстве и во времени

Объект	Популяционная система	Исследованный локус, аллель	\bar{N}	\bar{q}	$m\bar{q}$	$\sigma\bar{q}$	$m\sigma\bar{q}$
Морской окунь <i>Sebastes mentella</i> Ttavin	Зоны ИКНАФ ЗК + ЗЛ	Группа крови A_2	7	0,730	0,014	0,427	0,01
	Зоны ИКНАФ ЗО + ЗР	» » »	6	0,703	0,014	0,450	0,01
	Зоны ИКНАФ ЗН	» » »	5	0,694	0,020	0,441	0,014
Нерка <i>Oncorhynchus nerka</i> Wald.	«Весенняя раса» оз. Азабачьего, 1971 г.	Ldh^B Pgm^A	9 9	0,6203 0,7811	0,017 0,014	0,484 0,412	0,012 0,010
	«Летняя раса» оз. Азабачьего, 1971 г.	Ldh^B Pgm^A	5 5	0,7161 0,8142	0,018 0,015	0,439 0,383	0,012 0,011
Европейский анчоус <i>Engraulis encrasicolus</i> Linne	Азовская раса, июль 1963 г.	Группа крови A_0	11	0,4703	0,0170	0,4712	0,0120
	Азовская раса, июнь 1965 г.		26	0,4426	0,0114	0,4568	0,0081
	Азовская раса, сентябрь 1965 г.		18	0,4508	0,0129	0,4667	0,0091
Кета <i>Oncorhynchus keta</i> Wald.	Стадо р. Калининки, 1969 г.	Mdh^B	3	0,1669	0,0187	0,3677	0,0132
	Стадо р. Калининки, 1970 г.	Mdh^B	4	0,1718	0,0143	0,3771	0,0101

	<i>Alb^C</i> <i>Ldh^F</i>	4 4	152 200	0,1345 0,0856	0,0118 0,0119	0,3140 0,3382	0,0084 0,0084
Стадо р. Калининки, 1971 г.	<i>Mdh^A</i> <i>Mdh^B</i> <i>Alb^C</i> <i>Ldh^F</i>	4 4 4 3	92 92 88 96	0,8360 0,1640 0,1397 0,8850	0,0189 0,0189 0,0170 0,0180	0,3652 0,3652 0,3197 0,3059	0,0133 0,0133 0,0120 0,0127
Стадо р. Найбы, 1969 г.	<i>Alb^C</i> <i>Mdh^B</i> <i>Ldh^F</i>	6 7 5	170 186 92	0,6716 0,0388 0,9162	0,0144 0,0052 0,0128	0,4594 0,1892 0,2731	0,0102 0,0037 0,0091
Стадо р. Найбы, 1970 г.	<i>Alb^C</i> <i>Mdh^B</i> <i>Ldh^F</i>	10 8 10	104 116 106	0,3500 0,0510 0,8502	0,0139 0,0073 0,0104	0,4499 0,2240 0,3393	0,0098 0,0052 0,0074
Стадо р. Найбы, 1971 г.	<i>Alb^C</i> <i>Mdh^B</i> <i>Ldh^F</i>	5 5 5	104 112 110	0,2900 0,0555 0,8594	0,0196 0,0095 0,0144	0,4444 0,2263 0,3394	0,0139 0,0095 0,0102

Примечание. n — число исследованных выборок; \bar{N} — среднее число генов в выборке; \bar{q} — средняя частота гена; $m\bar{q}$ — ошибка среднего; $\sigma_{\bar{q}}$ — среднее квадратичное отклонение; $m\sigma_{\bar{q}}$ — ошибка среднего квадратичного отклонения.

соизмеримость величин эффективно репродуктивных объемов их популяций¹.

Мы так подробно остановились на этих вопросах, чтобы показать, что подход к анализу структурированной популяции, в котором предпочтение отдается именно средней частоте гена (\bar{q}), рассчитываемой по значениям частот в отдельных субпопуляциях (q_i) не произвольный прием, продиктованный лишь отсутствием в теории популяционной генетики адекватного математического аппарата, но основан на реальном представлении о биологии естественных популяций и на некоторых новых фактах, добытых при их изучении методами иммунологической и биохимической генетики.

Но даже в тех случаях, когда формально статистические требования могут быть соблюдены, суть дела несколько не меняется. Например, средние частоты генов лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутаза в исследованном стаде нерки равны соответственно 0,63 и 0,79; средневзвешенные — 0,64 и 0,79.

Другой статистический параметр, важный в оценке стабильности подразделенной популяции во времени — среднее квадратическое отклонение, характеризующее изменчивость в изоляте как сумму внутри- и межпопуляционной изменчивости; для стационарных распределений генных частот значения среднего и дисперсии должны оставаться неизменными в ряду поколений.

В табл. 38 суммированы соответствующие данные для всех изученных нами популяций. На рис. 50, 51 представлена пространственная изменчивость частот генов в элементарных популяциях и на уровне совокупности как целого для нерки и морского окуня. Кроме того, здесь же приводятся обработанные нами материалы Г. Нэвдаля (Naevdal, 1968), отражающие изменчивость частоты аллеля трансферрина в выборках из локальностей шпрота, обитающего вдоль побережий Норвегии. Мы видим, что различия между системами оказываются

¹ Если принять скорость мутирования, близкой для видов с одинаковым содержанием ДНК, а большинство аллельных вариаций белков и изоферментов относить к категории незначительно понижающих жизнеспособность, то тогда связь между уровнем гетерозиготности особи по совокупности полиморфных локусов и размером эффективной репродуктивной части популяции устанавливается формулой (Kimura, 1968):

$$H_e = \frac{4N_e u}{4N_e u + 1},$$

где H — средняя гетерозиготность особи;
 u — скорость мутирования.

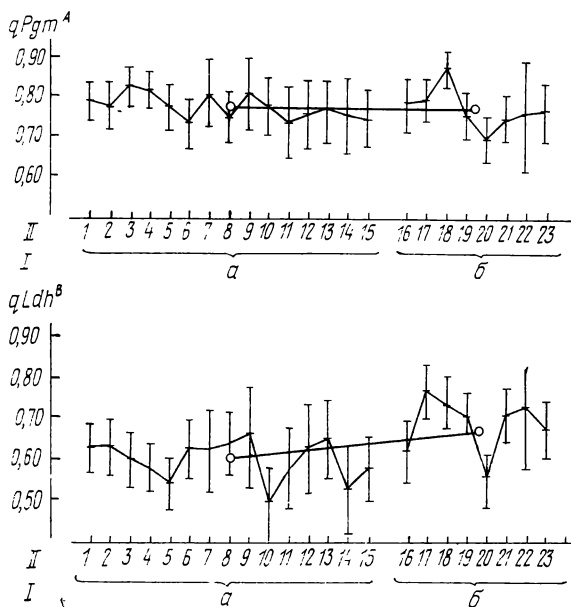


Рис. 50. Пространственная изменчивость генных частот на уровне «весенней» (а) и «летней» (б) рас нерки как целого (светлые кружки) в сравнении с изменчивостью по элементарным популяциям (черточки с доверительными интервалами). Здесь и на последующих аналогичных рисунках римскими цифрами обозначены качественно различные уровни популяционной структуры.

либо незначительными, либо отсутствуют, несмотря на одновременную изменчивость на уровне элементарных популяций. Так, локальности шпрота практически тождественны по частоте аллеля Tf^A , а стада окуня — по гену группы крови A_2 . Пример с окунем позволяет одновременно осуществить «переход» к практически независимой популяционной системе, локализованной на банке Флемиш-Кап. Однако никакого «эффекта усреднения» не получается, ибо направление изменчивости здесь совсем другое — ген группы крови близок к фиксации. Учитывая, что падение изменчивости — закономерное следствие давления изоляции, этот факт может указывать на большую древность здешнего населения по сравнению с локальным стадом окуня на Большой Ньюфаундлендской банке.

Рассмотрим теперь данные относительно генетической изменчивости во времени, обратившись к трем последовательным поколениям азовской расы анчоуса. Как уже указывалось в гла-

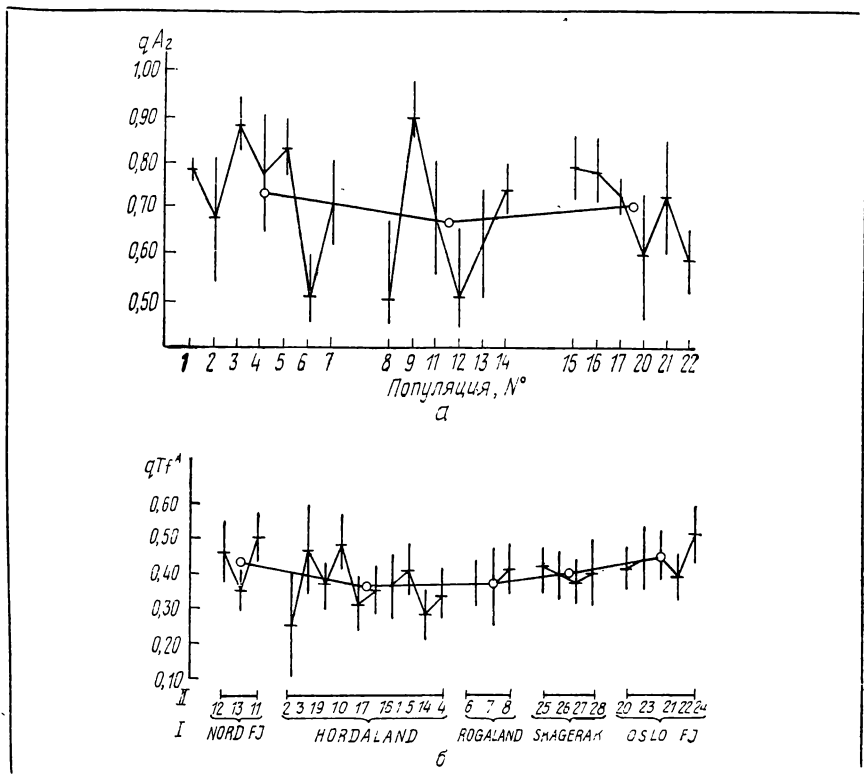


Рис. 51. Пространственная изменчивость частот генов в популяциях окуни и шпрота:

а — пространственная изменчивость частоты гена A_2 на уровне локальных стад окуни на Ньюфаундлендской банке (светлые кружки) в сравнении с изменчивостью в отдельных элементарных популяциях, слагающих структуру этих стад (черточки с доверительными интервалами). Популяции № 1—7; — стадо зон ЗК и ЗЛ; № 15—17; 20—22 — стадо зон ЗО; ЗР популяции № 8, 9, 11—14 — зона ЗН (см. рис. 5 и 34); б — пространственная изменчивость частоты гена трансферрина в локальностях шпрота *Sprattus sprattus* (по Naevdal, 1968).

ве IV, два поколения представлены взрослыми рыбами, а третье — молодью (рис. 52). Видно, что несмотря на значительную генетическую изменчивость по отдельным компонентам структуры подразделенная популяция как целое остается неизменной в исследованном интервале поколений. То же обнаруживается и для смежных поколений калининского стада кеты, охарактеризованной в отношении генных частот нескольких полиморфных локусов порознь (рис. 53) и вместе (рис. 54, см. также табл. 38).

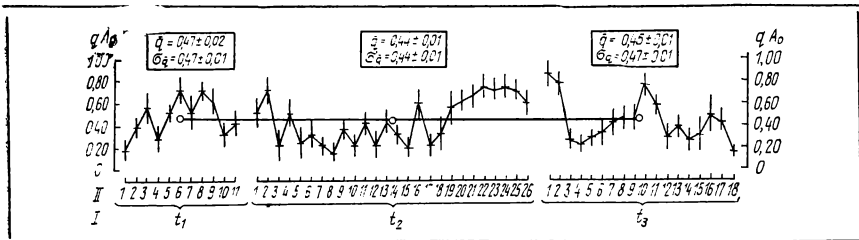


Рис. 52. Генетическая устойчивость трех непрерывающихся поколений азовской расы как целого на фоне колебаний генных частот фактора A_0 по составляющим компонентам:

t_1 — условное первое поколение (1963 г.); t_2 и t_3 — второе (1965 г., нерестящиеся рыбы) и третье (1965 г.; молодь) поколения. Светлые кружки — средние значения частоты гена для системы как целого (выделено фигурными скобками); черточки с доверительными интервалами — генные частоты в выборках из отдельных популяций.

Конечно, два-три поколения — не такой уж большой временной интервал, однако и в этом случае исследуемая локальность ведет себя не как собрание каких-то разнородных элементов, а как целостная система, чья интегральная особенность — генетическая устойчивость в поколениях — с очевидностью не выводится из свойств елагающих ее структуру изменчивых компонентов. Примеры более длительных стационарных состояний других популяций, имеющих внутреннюю структуру, рассмотрены в статье Алтухова и Рычкова (1970) и будут обсуждаться позднее в главе VIII в связи с некоторыми общими следствиями из факта системной организованности изолированных популяций. Здесь же, оставаясь пока в рамках рассмотрения собственно ихтиологического материала, обратим внимание на функциональный аспект такой организации.

Когда настоящая работа готовилась к оформлению, вышла из печати статья С. С. Шварца с соавторами (1972). Принимая нашу трактовку популяционной организации вида, авторы акцентируют внимание на функциональном единстве популяционных систем, которое, с их точки зрения, очевидно из данных экологических наблюдений. Следует, однако, подчеркнуть, что такое единство может быть строго доказано только при количественной оценке, и преимущества популяционно-генетического рассмотрения здесь бесспорны. Этот же подход, учитывающий качественные различия в генетической устойчивости на разных уровнях популяционной иерархии, позволяет наметить единый принцип исследования любых биологических особенностей популяций, что, по нашему мнению, и является главной задачей популяционной биологии в широком смысле.

Во всяком случае, равновесное соотношение полов, средний размер особей, средняя численность — вот чисто биологические параметры, устойчивость которых в последовательных поколениях может быть не менее ярким свидетельством сохранения целостности исследуемой популяционной системы, чем устойчивость генных частот. Стабильность двух таких свойств уже демонстрировалась на нашем материале.

Естественно задаться вопросом: чем же достигается такая стабилизация? Только ли за счет взаимного уравновешивания случайных процессов дрейфа, отбора и миграций или же в популяционных системах действуют некие авторегуляционные механизмы? Открытие таких механизмов могло бы сыграть решающую роль в деле управления природными популяциями, однако сейчас в этом направлении могут быть сделаны только самые первые шаги.

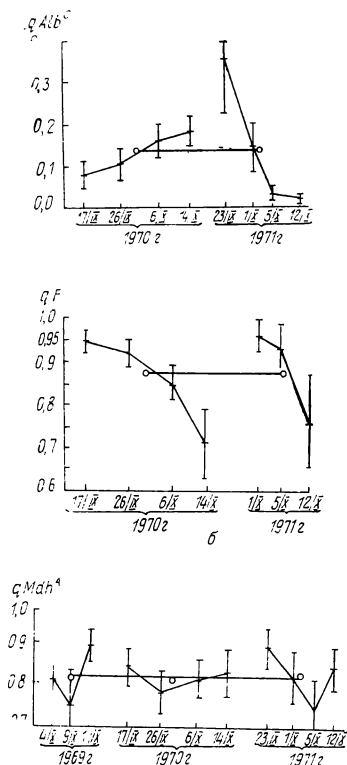


Рис. 53. Генетическая стабильность смежных поколений калининского локального стада как целого (выделено фигурными скобками) при одновременной изменчивости на уровне простейших популяционных единиц (отдельные выборки):

а — частоты аллеля Alb^C ; б — то же, для лактатдегидрогеназы сыворотки; в — то же, для малатдегидрогеназы мышц.

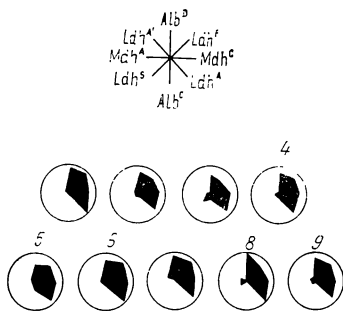


Рис. 54. Генетическая стабильность двух поколений калининского стада кеты как целого (№ 4 и 9) при одновременной изменчивости на уровне отдельных выборок. № 1—3 — выборки 1970 г. от 23 сентября, 6 и 14 октября соответственно; 5—8 выборки 1971 г. от 23 сентября, 1, 5 и 12 октября соответственно.

Мы уже обращали внимание на резкие колебания соотношения полов в элементарных популяциях.

Экологами накоплены многочисленные факты, позволяющие рассматривать соотношение полов как специфическую особенность изолированных популяций вообще — таковы, помимо рыб, популяции у насекомых (Новожинов, 1971), ракообразных (Wenner, 1972) и даже у млекопитающих (Наумов, 1967; Тарасевич, 1967; Кубанцев, 1972).

Число подобных примеров можно увеличить, однако следует указать, что ни в одной из упоминавшихся работ не обсуждалось значение этих фактов в связи с существованием в природе не отдельных простейших популяций, а их целостных совокупностей — популяционных систем, в рамках которых и осуществляется взаимодействие элементарных популяций между собой.

Именно на этом уровне исследования обнаруживается отмечавшийся выше важный факт: несмотря на колеблемость соотношения полов в субпопуляциях, для системы как целого соотношение остается равновесным.

Такого рода закономерность приобретает биологический смысл хотя бы только потому, что соотношение полов в популяции прямо влияет на размер ее эффективной репродуктивной части, передающей генофонд следующему поколению.

Но в таком случае уместна постановка следующего вопроса: не является ли колеблемость соотношения полов в элементарных популяциях тем своеобразным экологическим механизмом, основанным, прежде всего, на преимущественной миграции самцов¹, посредством которого регулируется величина N_e и через нее — «допустимая» дисперсия биологически важных признаков и свойств, характеризующих популяции?

Ответ на заданный вопрос мог бы быть утвердительным, если бы обнаружили корреляции между генетически эффективными объемами субпопуляций (или отклонениями соотношения полов в них от равновесного) и отклонениями их различных признаков и свойств от соответствующих средних, характеризующих систему как целое.

К сожалению, эта линия анализа стала очевидной лишь при завершении настоящей работы, и на ее материалах подобные корреляции могут быть показаны только для ньюфаундленд-

¹ Активная роль самцов как связующего звена в популяционной системе показана во многих популяционно-экологических исследованиях (Панов, 1970).

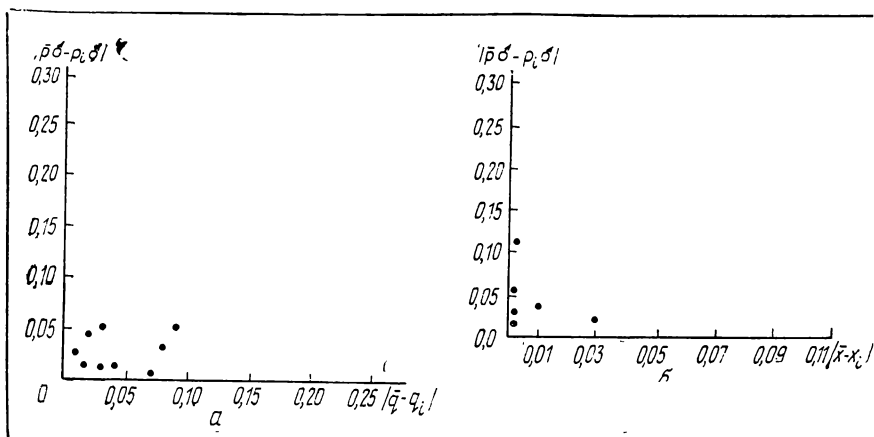


Рис. 55. Корреляция между отклонениями от равновесного соотношения полов (p самцов= p самок= $0,5$) и от средних значений частоты гена A_2 (a) ($r=0,715$; $p<0,001$) и индекса l/d отолита (κ) ($r=0,591$; $p<0,01$) в системе элементарных популяций окуня на Ньюфаундлендской банке.

ского стада морского окуня¹ и в отношении лишь двух признаков — группы крови A_2 и индекса « l/d » (рис. 55). Видно, что те элементарные популяции, соотношение полов в которых максимально отклоняется от равновесного, сильно, как правило, отличаются и по обоим признакам от их средних значений.

То, что эта связь имеет предполагавшийся биологический смысл, а не является счастливой случайностью, по-видимому, доказывается уже разобранными выше популяционно-генетическими данными. Их можно дополнить еще одним аргументом: при условии рассмотрения в качестве единой совокупности всех популяций, локализованных как на Большой Ньюфаундлендской банке, так и на банке Флеминг-Кэп, обнаруженная корреляция разрушается ($r=0,19$; $P>0,05$).

Непонятным, однако, остается следующий момент (см. табл. 28): в популяциях с избытком самцов частота гена A_2 имеет тенденцию отклоняться от средней в сторону нарастания, тогда как в популяциях с избытком самок знак меняется на обратный. В то же время, ранее отмечалось, что фактор A_2 ведет себя как аутосомный! Что обуславливает такую тенденцию, сказать трудно. Учитывая характерную для многих видов рыб плохую генетическую детерминацию пола (Юровицкий,

¹ Здесь важное значение имеет достаточно большое число популяций, слагающих структуру стада.

1966; Кирпичников, 1969), здесь можно предположить частично сцепленное с полом наследование, выравниваемое к аутосомному типу отбором на ранних, не исследованных нами онтогенетических стадиях, либо напротив, тип наследования аутосомный, однако направления отбора различны для самцов и самок. Вместе с тем сам факт авторегуляции очевиден, хотя речь может уже идти о генетическом механизме поддержания равновесного соотношения полов для стада в целом, как и предполагалось.

С другой стороны, это же должно означать одновременную регуляцию других биологических параметров системы, тем более очевидную, чем сильнее выражен у вида наследственный половой диморфизм и чем интенсивнее обмен между субпопуляциями. У многих видов таким же образом регулируется, по видимому, и численность изолированной популяции; по крайней мере, в нескольких случаях доказана зависимость между соотношением полов в популяции и ее плотностью (Новоже-нов, 1971).

Таким образом, анализ конкретных генетических механизмов регуляции соотношения полов в популяциях рыб представляет важную задачу, которая, как нам думается, может быть решена только за рамками формальной теории Фишера (Fisher, 1930).

Среди возможных ситуаций в условиях популяционных систем с ярко выраженной внутренней структурой особое место должно принадлежать мейотическому дрейфу, когда контроль над соотношением полов осуществляется лишь единичным геном, локализованным на половой хромосоме. В зависимости от механизма определения пола (мужская или женская гетерогаметность либо баланс между половой хромосомой и генами, локализованными на аутосомах) последствия такого дрейфа могут быть разными, вплоть до деградации или даже полного вымирания отдельных субпопуляций, если исторически сложившиеся связи между ними нарушаются.

В качестве яркого примера могут быть приведены данные Оуэна (Owen, 1970) для бабочки *Ecraea encedon* из Экваториальной Африки.

В популяциях этого вида, характеризующихся широкой амплитудой изменчивости соотношения полов, автор обнаружил два типа самок; одни из них рожают только самок, другие — как самок так и самцов. При этом оба пола в равных количествах появлялись лишь в скрещиваниях между сибсами и в комбинациях самец × самка из смешанных выводков, тогда как в комбинациях самец × самка из «самоцых» выводков в потомстве появлялись сплошь самки. В Уганде одна из таких по-

пуляций вымерла, а другая была близка к этому, но возродилась за счет притока иммигрантов.

Оуэн полагает, что здесь имеет место дрейф *y*-хромосомы, компенсируемый в ряде популяций давлением отбора в пользу эпистатических супрессоров, локализованных на других хромосомах. Миграция хотя бы одной или немногих самок в популяцию, у которой супрессорная система не выработана, быстро приведет к рождению одних лишь самок, как то и наблюдалось в случае с вымершей популяцией. Как указывает автор, эта гибель — следствие гибридизации ранее изолированных популяций, вызванной вмешательством человека.

Еще пример. У комара *Aedes aegypti* *y* представляет собой не половую хромосому, а ген. В семьях с *y*-мутантами может быть несколько аллелей *x*, лишь в той или иной мере ограничивающих действие мутации *y*, и гибридные самцы дают потомство с резким избытком мужского пола; иногда же потомство сплошь бывает представлено самцами.

Любопытно, что в условиях жесткой изоляции оз. Дальнего на Камчатке небольшая популяция жилой нерки на 90% состоит из самцов. (Личные сообщения Ф. В. Крогиус, С. М. Коновалова, Е. В. Черненко).

В сводке Гамильтона (Hamilton, 1967) приводятся примеры экстраординарных соотношений полов в популяциях и дана теория этого явления с учетом возможностей локального соревнования за спаривание. Такой подход, если его соединить с рассмотренными данными о системной организованности изолированных популяций, представляется весьма плодотворным и, видимо, неизбежным в исследованиях популяционной биологии рыб.

Однако дальнейшее рассмотрение вопроса выходит за рамки этой работы, требуя дополнительной информации. Что же касается представленных здесь ограниченных данных, то их анализ имеет смысл лишь в той мере, в какой он, как кажется, позволяет наметить путь в изучении функционального единства популяции на количественной генетической основе.

Но если вернуться именно к этим фактам, то следует признать принципиальную возможность вычленения у разных видов, безотносительно к их экологии, двух уровней популяционной организации. Во-первых, популяционных систем, в значительной мере независимых, подразделенных популяций и, во-вторых, связанных, более элементарных популяций, являющихся структурными компонентами таких си-

стем и формально, а иногда и, по сути, соответствующих «менделевским популяциям» Сьюэлла Райта (Altukhov, 1969).

Неизбежность формирования такой структуры заложена уже в самом процессе расселения жизни по лику Земли, однако не меньшая роль принадлежит здесь естественной прерывистости ареала в отношении пригодных для жизни стадий, а также особенностям репродуктивного поведения, чаще всего направленного на предотвращение неограниченного скрещивания. И хотя у популяций разных видов степени и механизмы изоляции могут быть разными, как должны отличаться и типы структур, для всех них характерна одна важная особенность — более высокая генетическая стабильность на верхних иерархических уровнях.

По-видимому, только на такой основе и может быть построена естественная классификация внутривидовых сообществ, но при этом не надо смешивать таксономический и популяционно-биологический аспекты. Выявление реальной популяционной структуры вида, как мы старались показать, — самостоятельная область исследования.

Что же касается терминологии, то об этом речь уже шла, правда в ином контексте, в главе I. Если исключить из рассматривавшихся представлений классификацию Пэрриша как далекую от действительности, то увидим, что к популяционной системе ближе всего стоит стадо в понимании К. П. Янулова и, может быть, «большая популяция» М. Гордона. Расы же Ф. Гейнке, Дж. Шмидта и В. С. Кирпичникова, «субпопуляции» Дж. Марра — это структурные компоненты популяционной системы, элементарные популяционные единицы.

Вероятно, в целях упорядочения терминологии, в дальнейшем для обозначения системы следует использовать такие взаимозаменяемые термины как «стадо», «раса», «популяция», «изолят»; для обозначения ее структурных компонентов — «элементарная популяция», «субпопуляция», «субизолят» и т. п. Вопрос о таких микрорасах в связи с общими аспектами популяционной структуры вида обстоятельно разобран в монографии Н. П. Дубинина (1966, см. также Алтухов и др. 1969б).

Но в выбранной здесь линии анализа вопросы терминологии не кажутся столь уже существенными для плодотворной работы. Гораздо важнее другое: понимание того, что популяционная система является генетически устойчивой и, следовательно, наделенной способностью к длительному существованию, тогда как

субпопуляции — это части таких систем, их структурные, подчас весьма изменчивые компоненты.

Такая организация популяций с сопутствующей ей картиной генетической изменчивости и устойчивости на разных иерархических уровнях должна быть общим свойством широко расселенных видов, и если на это до сих пор не обращалось внимания, то лишь потому, что для обнаружения такого рода закономерности необходим специальный подход, основанный на систематическом охвате всего популяционного разнообразия вида в целом либо его отдельных частей — естественно сложившихся изолятов.

Совокупность рассмотренных выше материалов позволяет также допускать, что популяционная структура изолированных стад представляет закономерный итог процесса преемственной дифференциации во времени и в пространстве генофонда одной или немногих родоначальных популяций. Эта возможность, насколько нам известно, никогда не обсуждалась в ихтиологии. Однако в антропологии такого рода представления развиваются Ю. Г. Рычковым (1964, 1968, 1969б), построившим строгую систему доказательств в пользу сходства естественной истории столь различных изолятов, как Памир и Сибирь. Формирование внутренней субпопуляционной структуры выступает здесь в качестве главного фактора длительной стабилизации генофонда изолированной популяции.

Конечно, можно, а *rigori* рассматривать популяционные системы и как совокупности не связанных родством популяций, лишь вторично ставших неким функциональным единством, однако такая трактовка менее вероятна в свете рассмотренных выше фактов; система этого типа, скорее, предмет биоценологии, нежели популяционной генетики. Но даже встав на подобную точку зрения, можно убедиться в неизменности сути дела, если вслед за Л. фон Берталланфи определить систему как изолированную совокупность взаимодействующих элементов.

Ясно, что и в этом случае придется столкнуться с проявлениями устойчивости как нового свойства системы и, стало быть, в той мере, в какой принимается универсальность популяционно-генетических принципов, можно рассматривать это явление в качестве общебиологической закономерности. Она же порождает следствия, требующие как пересмотра сложившихся подходов к хозяйственному использованию естественных популяций, так и соотнесения новых фактов с традиционной трактовкой биологического значения процессов внутривидовой генетической дивергенции.

Глава VIII. ПРИКЛАДНЫЕ И ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ СЛЕДСТВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМ В ПРИРОДЕ

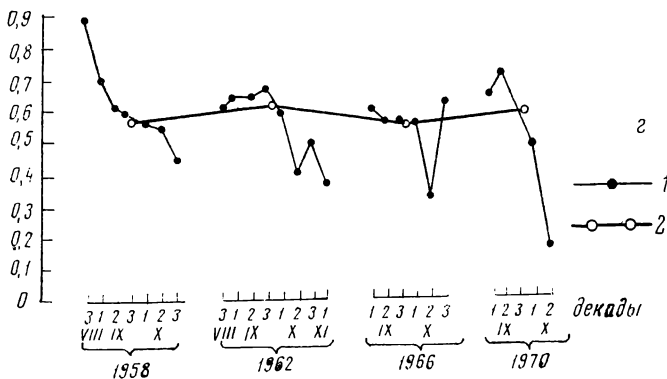
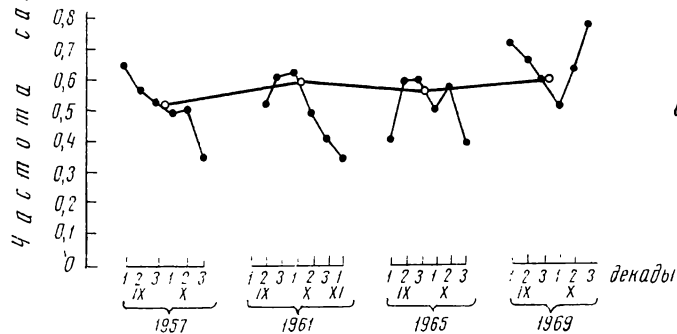
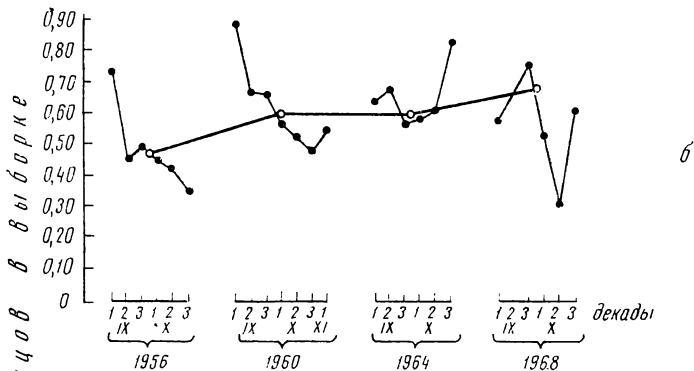
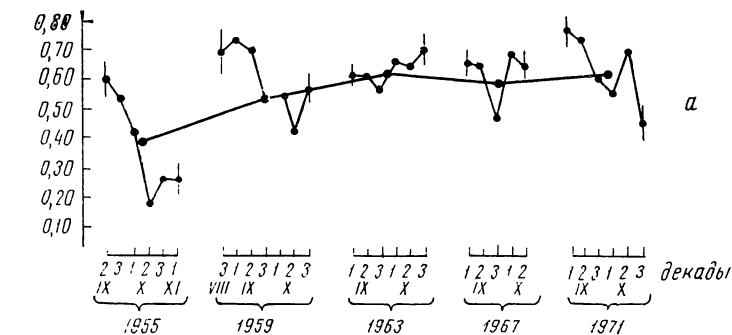
ПОПУЛЯЦИОННЫЕ СИСТЕМЫ И РАЦИОНАЛЬНОЕ РЫБНОЕ ХОЗЯЙСТВО

В той мере, в какой биологические особенности популяций являются производными от исторически сложившихся генных фондов, обнаруженные различия в генетической устойчивости на разных уровнях популяционной иерархии вида имеют прямое отношение к выработке оптимальной стратегии рационального рыбного хозяйства.

В самом деле, далеко не безразлично, с какой популяцией мы имеем дело: с изменчивой ли элементарной группировкой, чьё поведение трудно предсказать из-за чисто случайных обстоятельств, или же с совокупностью таких популяций, характеризующейся устойчивостью в поколениях и, следовательно, доступной долгосрочному прогнозированию в отношении ее важных биологических свойств? Если не учитывать внешние воздействия, которые могут быть приравнены к катастрофам в природе, то для достижения длительной стабильности становится очевидной необходимость подходить к системе как к целому с учетом всего ее внутреннего разнообразия.

Обсудим возможность такого подхода при искусственном поддержании стад кеты. Их подразделенность на элементарные популяции очевидна уже из геногеографических наблюдений, однако замена естественного нереста рыбоводным процессом ограничивает возможности исследования. Вместе с тем на Калининском рыбоводном заводе имеются тщательные подекадные записи о количестве производителей обоего пола, использовавшихся для рыбоводных целей на протяжении всего периода деятельности завода. Поскольку структура этой популяции не нарушена, что видно по дисперсии генных частот в отдельных выборках, то мы вправе ожидать изменчивости соотношения полов в выборках производителей из разных частей стада. Несмотря на то, что подекадные сводки должны исказить ожидаемую динамику признака — отдельные субпопуляции не могут не перемешиваться хотя бы частично в зоне заграждения, — наше предложение оказывается справедливым (рис. 56).

Представленный материал, анализируемый по поколениям, преобладающим в нерестовой части стада, вскрывает резкие изменения доли самцов и в процессе нерестового хода. В соот-



ветствии с давно известными особенностями биологии кеты на большей части рисунков наблюдается избыток самцов в начале нерестовой миграции; в середине соотношение выравнивается, а в конце преобладают самки. Так как подекадно учитываются тысячи и десятки тысяч производителей, доверительные интервалы ничтожно малы. Они увеличиваются лишь в самом начале или в конце рыболовной деятельности, когда рыба только начинает подходить, либо ее ход уже заканчивается и выборки оказываются небольшими. Это иллюстрируется рис. 56, а; в других случаях различия в частоте самцов не менее достоверны.

На рис. 56 видно, что калининское стадо кеты можно подразделить, по меньшей мере, на три компонента: с избытком самцов, с равным соотношением полов и с избытком самок.

Так как в процессе нерестового хода производителей генные частоты варьируют, можно оценить суммарный уровень гетерозиготности (H_e), рассматривая его как обобщенный показатель приспособленности популяций. Простые расчеты для локусов альбумина, лактатдегидрогеназы и малатдегидрогеназы показывают тенденцию нарастания величины H_e вместе с выравниванием соотношения полов.

Например, в 1970 г. значения H_e были следующими: 17 сентября—0,19 (72% самцов), 6 октября—0,28 (56% самцов) и 14 октября—0,35 (50% самцов). Для следующего сезона биологические данные более отрывочны, однако максимальный уровень гетерозиготности ($H_e=0,24$), зарегистрированный в конце сентября, также наблюдался в популяции с соотношением полов, близким к равновесному (57% самцов).

Если дальнейшие исследования подтвердят обнаруженную тенденцию, то можно будет поставить вопрос о наличии в популяционных системах популяционного ядра — группы максимально гетерогенных популяций, своего рода регулируемой части системы. Во всяком случае, данные главы VII свидетельствуют в пользу такой трактовки.

Попытаемся количественно оценить тот вклад, который должна вносить каждая из этих частей в общий объем икры, собираемой для инкубации. Для этого рассмотрим данные относительно тех поколений, которые как целое имеют равные соотношения полов, но вместе с тем характеризуются достаточно релье-

Рис. 56. Изменения в соотношении полов во времени в четырех последовательных поколениях (а—г) калининского стада кеты. На оси абсцисс отмечены сроки выполнения рыболовным заводом производственного плана данного года:

1 — частота самцов подекадно; 2 — частота самцов для стада как целого.

ефной изменчивостью этого признака во времени. Это даст возможность определить объемы сборов икры в первой (сентябрь) и второй (октябрь) половинах нерестового хода. Вырисовывается следующая картина (табл. 39). Она, безусловно, грубо отражает природную ситуацию, тем не менее общая тенденция очевидна: более интенсивный сбор икры¹ приходится на вторую половину нерестового хода соответственно численности подходящих производителей.

Т а б л и ц а 39

Месяц	Поколения (год рождения)							
	1957 г.		1959 г.		1965 г.		1966 г.	
	самцов, %	собранной икры, млн. шт.	самцов, %	собранной икры, млн. шт.	самцов, %	собранной икры, млн. шт.	самцов, %	собранной икры, млн. шт.
Сентябрь	62	4,9	58	24,3	59	60,5	57	57,1
Октябрь	51	35,5	49	48,9	52	112,1	52	76,4

Таким образом, осуществляя отбор половых продуктов для рыбоводных целей при одновременном контроле соотношения полов в выборках, следует около 25% общего объема собирать в начале нерестовой миграции, 50% — в разгар ее и 25% — в конце нерестового хода. Такая схема должна оказаться эффективной даже в том случае, если каждая из трех грубо выделяемых частей стада имеет, как, видимо, и есть на самом деле, свою внутреннюю субпопуляционную структуру. Об этом свидетельствуют и данные для анчоуса, у которого среди 11 выделенных элементарных популяций 5 имели примерно равное соотношение полов (см. табл. 32), а также аналогичные материалы, полученные на азабачинской нерке (6 популяций из 14, см. табл. 37) и морском окуне (10 популяций из 21; см. табл. 28, 31).

Отсутствие научных данных о такой организации локального стада может привести к нежелательным последствиям при его искусственном воспроизводстве. Чтобы подтвердить сказанное, обратимся снова к рисункам, показывающим изменчивость частоты встречаемости самцов в калининской популяции. На всех рисунках утолщением оси абсцисс отмечены сроки сбора икры. Хорошо видно, что если в ранний период деятельности завода

¹ В табл. 39 приводятся величины, отражающие общий сбор икры как калининским заводом собственно, так и заводами, расположенными на других реках.

икру брали ото всей рыбы, то в дальнейшем, по мере роста численности стада, оказывается достаточным собирать икру в основном от головных субпопуляций, приходящих из моря первыми и характеризующихся, как отмечалось, избытком самцов, и лишь частично от популяций с равновесным соотношением полов. Так было, например, в 1957, 1958, 1964, 1965—1967, 1968, 1970 и 1971 гг. Если вернуться к выводу о том, что биологические свойства элементарных популяций являются производными от их генофондов, т. е. наследуемыми, то достоверная корреляция между частотой самцов (самок) в той части стада от которой завод

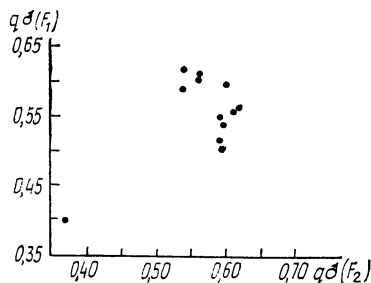


Рис. 57. Корреляция между частотами самцов среди производителей, чьи половые продукты были использованы для рыбоводных целей в данном году [$q\sigma (F_1)$] и всего калининского стада спустя четыре года [$q\sigma (F_2)$]; $r = 0,5625$; $p < 0,01$.

собирает икру в данном году, и их частотой при промысловом возврате через четыре года могла бы служить хорошей иллюстрацией сказанному. Действительно, коэффициент корреляции, рассчитанный в предположении ее прямолинейности, оказывается равным $+0,56$ с достоверностью на втором уровне (рис. 57).

Обнаруженная связь — средней силы, но надо учесть, что она получена при сознательном, из-за отсутствия данных, упрощении возрастной структуры стада¹, и, что не менее важно, в нее не входит не поддающийся вычленению, но теоретически мыслимый компенсационный механизм рождения особей пола, противоположного находящемуся в избытке (Hamilton, 1967).

В соответствии с корреляцией для калининского стада как целого, имевшего в начале деятельности завода равное соотношение полов или нехватку самцов в отдельных поколениях, теперь наблюдается их избыток, достигающий 10% в среднем для поколений четырех последних лет (рис. 58). Но избыток одного пола при умеренном росте численности прямо ведет к уменьшению эффективно-репродуктивной части популяции. При установившемся темпе убыли самок стадо уже в двадцатом поколении должно быть сплошь представлено самцами. Понятно, что

¹ Четырехлетки составляют преобладающую долю (75—85%) нерестового стада кеты, однако в нем представлены также трех- и пятилетки.

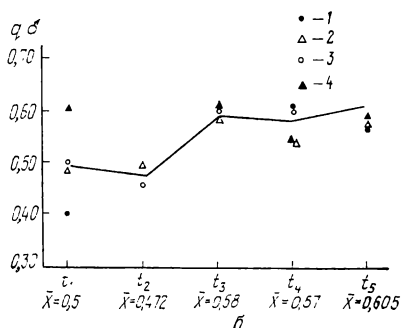
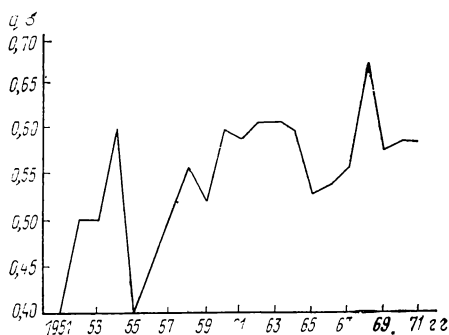


Рис. 58. Изменения частоты самцов по годам (а) и в четырех смежных поколениях (б), слагающих возвратную структуру нерестовой части калининского стада кеты до начала рыбоводного процесса (1951 г., t_1) и после (t_2-t_5):

1 — поколение 1947 г. рождения; 2 — поколение 1948 г. рождения; 3 — поколение 1949 г. рождения; 4 — поколение 1950 г. рождения.

выполненный расчет лишь гипербола, а на самом деле отрицательные последствия этого бессознательного отбора не замедлили бы сказаться значительно раньше. Однако соответствующие рекомендации уже учитываются при поддержании калининской популяции, и если в дальнейшем давление морского промысла на ее структуру не окажется чрезмерным, то распределение рыбоводных усилий по всем субпопуляционным компонентам будет способствовать стабилизации стада.

У найбинского стада нет такой генетической стабильности и, как следствие этого, нет и необходимой биологической устойчивости, столь важной в оправдании громадных усилий, затрачиваемых на поддержание естественно данной нам популяции. Разрушение популяционной структуры найбинской кеты было особенно очевидно для поколения 1967 г. рождения, когда на нерест возвратилась лишь арьергардная часть стада, на две трети состоявшая из самок и на 40% из рыб калининского стада. Напом-

ним, что при этом был отмечен и самый низкий уровень численности — 57 000 шт. В этом случае сильное воздействие морского промысла очевидно, и как бы ни была интенсивна рыбоводная деятельность, она не сможет воссоздать целое по его отдельной части.

Разрушение субпопуляционной структуры подразделенной популяции по своим генетическим последствиям вполне может

быть приравнено к действию отбора на естественные популяции. Разница состоит только в том, что в природе, как мы видели на примере нерки, устойчиво поддерживается некий оптимум гетерозиготности, а при промышленном лове, не учитывающем генетические особенности популяций, происходит уменьшение их наследственного разнообразия.

Но это означает не что иное, как инбридинг, падение уровня гетерозиготности поколений и, следовательно, снижение их приспособленности. На такое давление в первую очередь должны однозначно реагировать простые локусы, и, весьма вероятно, единообразии генных частот в локусе мышечной лактатдегидрогеназы в сахалинском регионе уже служит иллюстрацией к этому явлению.

Между тем, как показывает опыт Калининского завода, продукционные возможности изолированной популяции наиболее полно раскрываются при подмене естественного нереста рыболовным процессом, если он пусть даже бессознательно, но непременно следует генетической структуре стада.

Это подтверждает справедливость предложений, основанных на популяционно-генетических данных. Опираясь на соответствующие факты, очевидно имеющие универсальное биологическое значение, можно рекомендовать единый принцип ведения рационального рыбного хозяйства: распределять усилия по всем элементарным популяционным единицам, слагающим структуру поддерживаемых стад. Этот принцип, коль скоро популяционные генофонды оказываются распределенными хотя бы по частично изолированным субпопуляциям, должен быть эффективным при рыболовстве, рыболовстве и попытках акклиматизации в большей мере, чем существующие приемы, никак не учитывающие необходимости сохранения всего исторически сложившегося генетического разнообразия подразделенных популяций.

Автор сознает, что возможна и иная оценка тех же популяционно-генетических данных, признающая правомочность противопоставления одних популяций, как лучше приспособленных, другим и, стало быть, допускающая изменение биологического облика природных популяций в желаемую для человека сторону — так называемая оптимизация по человеку (Larkin, 1972).

Как известно, именно на этом принципе зиждется вся наша сельскохозяйственная практика, однако перенесение его на природные популяции и виды в целом требует специального обоснования длительным прогнозом: блага, приносимые таким вме-

шательством в природу, могут оказаться лишь кратковременными и обернуться злом для грядущих поколений¹.

Наши оппоненты, однако, игнорируют это обстоятельство, что, по-видимому, обусловлено уже не столько нехваткой фактического материала, сколько общим строем мышления, непосредственно связывающего реорганизации популяционных генофондов с эволюционным процессом; именно в рамках этих представлений сформулирована широко принятая за рубежом так называемая биологическая или синтетическая концепция вида. Под соответствующим углом зрения мы и обсудим более общее значение факта генетической стабильности популяционных систем в природе, дополнив рассмотренные выше данные сравнительными материалами по другим видам.

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ СИСТЕМЫ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ ВИДА

Современная концепция вида и видообразования, последовательно излагавшаяся во многих работах, включая широко известные монографии (Майр, 1947; 1962; Dobzhansky, 1951; Erlich a. Holm, 1963; Cain, 1954; Шеппард, 1970; Тимофеев-Ресовский и др., 1969), хотя и носит название «синтетической», или «биологической», по сути своей является генетической, так как именно в ее рамках осуществлен синтез дарвинской теории естественного отбора и достижений популяционной генетики.

Так как все эти работы для биологов нашего поколения стали хрестоматийными, достаточно напомнить главные постулаты.

- А. 1. Популяция — основная единица эволюционного процесса.
2. Наследственный полиморфизм — материал для действия эволюционных сил.
3. Разница между видом и разновидностью не в сущности, но в степени или, иными словами, «Все признаки, которые используются для разграничивания видов, подвержены географической изменчивости» (Майр, 1968, с. 270).

Всякая концепция представляет систему взаимосвязанных взглядов, поэтому противоречие с фактами хотя бы в одном из звеньев логической цепи может быть предпосылкой к построению иных гипотез; факты же, имеющиеся в нашем распоряжении, позволяют исследовать их под углом зрения всех трех основных постулатов.

¹ С учетом этого обстоятельства следует подходить и к регулированию численности стад лососей при их искусственном воспроизводстве: неограниченное увеличение численности может не соответствовать оптимуму приспособленности данной популяции.

Как известно, модель Харди — Вейнберга отражает устойчивое состояние, бесперспективное для эволюции, однако постоянно действующие в природе эволюционные факторы (естественный отбор, мутационный процесс, изоляция и рекомбинация генов) сдвигают эти менделевские популяции с нулевой точки и, изменяя генные частоты в них, во взаимодействии своем обуславливают процесс микроэволюции. Одна из основополагающих работ Сьюэлла Райта (Wright, 1931) так и называется — «Evolution in Mendelian populations».

Дальнейшее развитие математического направления в популяционной генетике к 50-м годам внесло ряд корректив в эту трактовку, однако суть дела осталась неизменной. Популяция в этой системе взглядов остается эволюирующей единицей, правда, наиболее приспособленной к эволюционной трансформации, теперь считается не большая или малая изолированная группировка, а популяцией, которая расчленена на ряд частично изолированных субъединиц, рассеянных по всем адаптивным и неадаптивным зонам ареала (Wright, 1951). Только в такой популяции — С. Райт приравнивает ее к виду — имеются условия для поддержания максимального генетического разнообразия и, благодаря этому, при смене адаптивного ландшафта, хотя бы некоторые подразделения оказываются лучше приспособленными к новым условиям, обеспечивая тем самым возможность филетической эволюции — трансформации вида как целого.

Общепризнано, что те же самые процессы лежат и в основе так называемого «истинного видообразования» — расщепления исходного вида на два или более вследствие пространственной изоляции.

Изложенные взгляды могут быть наглядно иллюстрированы схемой (рис. 59), заимствованной из работы Добжанского (Dobzhansky, 1955). Рассматривая эту схему, нетрудно понять, что группы дивергирующих на ней менделевских популяций, это и есть популяционные системы в нашем понимании. Но как мы убедились, различные эволюционные факторы, вызывающие реорганизацию генофондов простейших популяционных единиц, на уровне популяционной системы как целого выступают уже в роли факторов стабилизации.

Такого рода итог постулируется самими моделями стационарных распределений частот генов, и изучение популяций в природе не противоречит ему. Кроме того, экологические данные указывают на возможность существования в популяционных системах и специальных регулирующих механизмов.

И действительно, популяционно-генетические данные неизбежно подводят к представлению о стабильности, стоит только

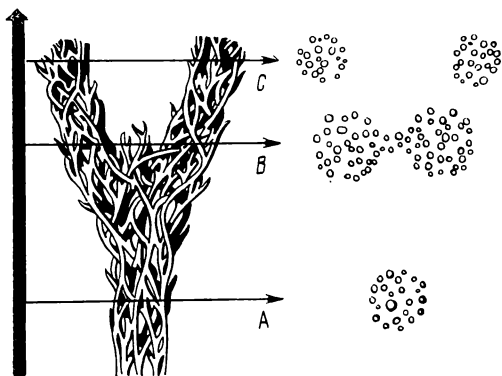


Рис. 59. Схематическое изображение расщепления исходного вида (A) на два (B и C) во времени (стрелка). Отдельные, в большей или меньшей степени переплетающиеся веточки — «менделевские популяции». (по Dobzhansky, 1955).

от изучения простейших популяций перейти к анализу более высоких уровней популяционной иерархии.

Учитывая это обстоятельство, можно применить соответствующий подход к другим бисексуальным видам и во всех случаях показать отсутствие сдвигов частот генов как основной популяционно-генетической характеристики в любом интервале поколений, доступном прямому сравнению.

Рассмотрим примеры таких длительных стационарных состояний, обратившись сначала к широко известным работам по генетике природных популяций дрозофилы (Dobzhansky, 1943; Dobzhansky et. al., 1964). Авторы описали динамику частот различных хромосомных инверсий у *Drosophila pseudoobscura* и пришли к выводу о микроэволюционных сдвигах в генофондах изученных популяций. Если, однако, дополнить этот анализ представлением об обитании в природе естественно изолированных популяционных систем и определенным образом организовать первичные данные, то можно сделать иной вывод.

Первый пример (рис. 60) соответствует 10 последовательным поколениям дрозофилы, изучавшейся в конце сороковых — начале пятидесятых годов в горах Сьерра-Невады (Калифорния) по трем локальностям, отделенных друг от друга различной высотой над уровнем моря. Здесь приводятся данные для локальности Кин Кэмп (около 1500 м над уровнем моря), изученной на пяти станциях с расстоянием между ними не более 2,5 миль.

Поскольку частота выбранной нами инверсии Standart колеблется циклически по сезонам, учтены сопоставимые характеристики майских, июньских и июльских проб, что отражено на рис. 60 в виде третьего уровня иерархии этой популяционной структуры, подверженного максимальной генетической изменчивости. Меньшие различия удается зарегистрировать для станций в пределах локальности (второй иерархический уровень), а для локальности Кин Кэмп как популяционной системы (первый

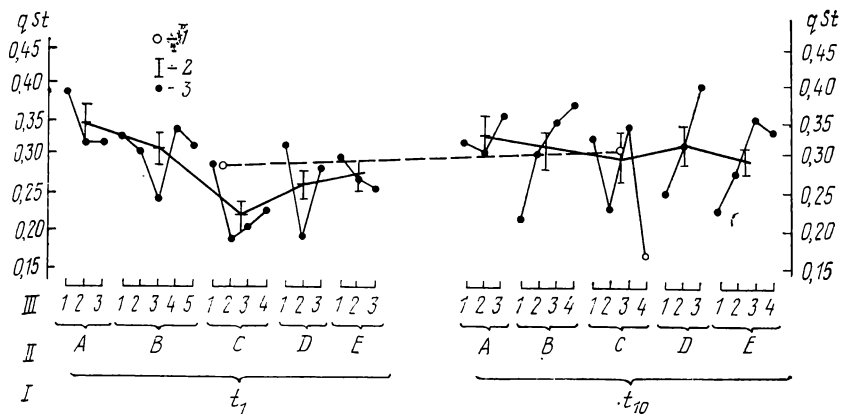


Рис. 60. Изменчивость частоты хромосомной инверсии Standart в условном первом (t_1 , 1939 г.) и \approx десятом (t_{10} , 1940 г.) поколениях популяционной системы *Drosophila pseudobscura* локальности Кин Кэмп как целого (1) в сопоставлении с изменчивостью по станциям (2) и по поколениям в пределах станций (3). Остальные обозначения те же, что и на рис. 50. (построено по данным Dobzhansky, 1943).

уровень иерархии) достоверный сдвиг генной частоты в исследованном интервале поколений отсутствует. Значения среднего квадратического отклонения указывают и на неизменность распределения частот.

Второй пример (рис. 61), соответствующий интервалу в 70 поколений совокупности популяций дрозофилы, локализованных на всей территории Калифорнии, интересен тем, что дает возможность исследовать устойчивость системы к давлению мощного фактора отбора — пестицидов.

По неполным данным (Добжанский и др., 1964), лишь в 1951 и 1955 гг. на территорию Калифорнии было обрушено 17432 т различных ядохимикатов, а за весь обследованный период на долю Калифорнии пришлось $\frac{1}{5}$ всех пестицидов, использовавшихся в США.

Сравнивая совокупности одних и тех же станций за время с 1957 по 1963 г., видим, что для Калифорнии как целого, несмотря на очевидные колебания по локальностям (сравни, например, № 7, 9 и 18 на рис. 61), статистически значимых изменений параметров распределения частоты инверсии Standart не произошло.

Эти факты, свидетельствующие о стабильности популяционной системы во времени, измеряемом десятками поколений, могут быть дополнены результатами антропологических исследований Ю. Г. Рычкова (1965, 1968, 1969), показавшего отсутствие

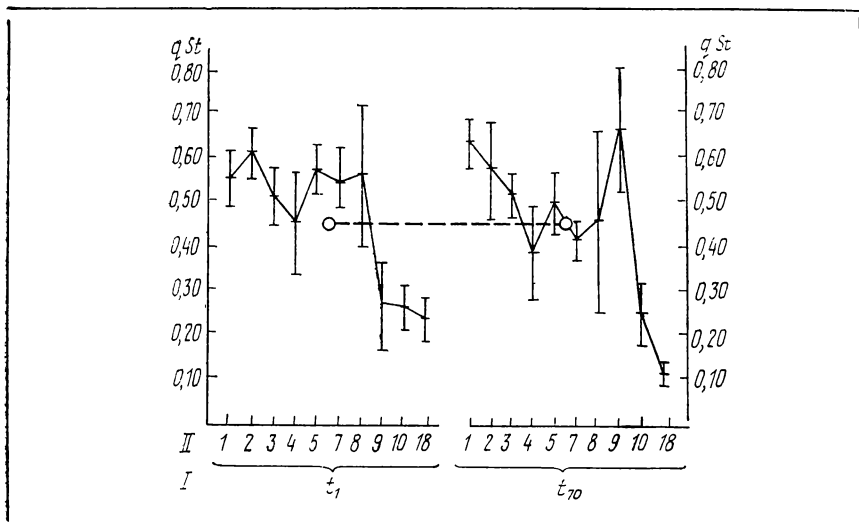


Рис. 61. Изменчивость частоты хромосомной инверсии Standart в условном первом (t_1 , 1957 г.) и \approx семидесятом (t_{70} , 1963), поколениях популяционной системы *Drosophila pseudoobscura* как целого, локализованной на территории всей Калифорнии, в сопоставлении с изменчивостью по станциям (локальностям). (Построено по данным Dobzhansky et al., 1964).

существенных сдвигов в суммарном генофонде североазиатской расы монголоидов с неолита до наших дней, т. е. за временной интервал, слагаемый сотнями поколений.

Рассматривая разнообразие современных физических типов коренных жителей Сибири как результат последовательных микроэволюционных преобразований первоначального неолитического генофонда, автор путем усреднения частот восьми некоррелированных наследственных признаков реконструировал это предковое популяционное ядро, оказавшееся тождественным соответствующей суммарной характеристике ископаемого материала, собранного в Байкальском районе (рис. 62).

В заключение рассмотрим результаты заканчиваемого в настоящее время Б. А. Калабушкиным и нами анализа современных и ископаемых популяций брюхоногого моллюска *Littorina squalida* в изолированной лагуне Буссэ на Южном Сахалине.

У этого вида имеется хорошо выраженный полиморфизм окраски раковины, трактуемый как проявление двуаллельной системы с неполным доминированием (рис. 63). При этом так же, как и у наземной улитки *Cerpea nemoralis*, различия генотипов сохраняются и у ископаемых форм и, таким образом, от-

крывается возможность исследовать их распределение в выборках из ныне живущих и древних популяций, разделенных, по меньшей мере, двумя тысячами поколений, сменявших друг друга каждые три года в течение тех 6 тыс. лет, что прошли со времени образования лагуны. Эти данные устанавливают отсутствие сдвига генной частоты для системы как целого в исследованном интервале поколений (рис. 64).

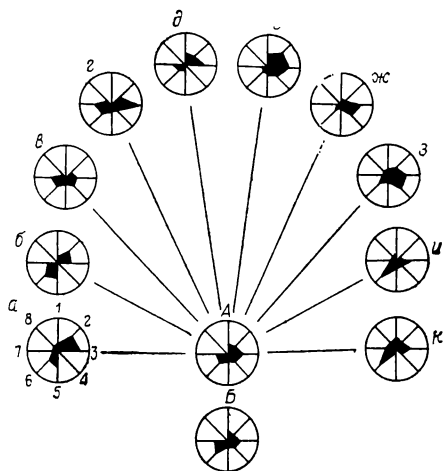


Рис. 62. Графическая характеристика по методу полигонов Дебеца распределений частот некоторых аномалий черепа (1—8) в современных и ископаемых популяциях североазиатских монголоидов:

А — современные монголоиды (суммарно); Б — неолит Прибайкалья; а—к — различные ныне живущие популяции (по Рычкову и Мовсеяну, 1972 с изменением).

Необходимо подчеркнуть, что и самый яркий пример длительной стабильности полиморфизма с плейстоцена до наших дней, описанный в свое время Дайвером (Diver, 1929), для *Serapea nemoralis* и цитируемый во многих сводках по эволюции, обнаружен автором именно благодаря системе наблюдений, аналогичной изложенной выше. Дайвер, разумеется, никак не оговаривает этого обстоятельства и не приводит количественных данных, однако сам подход не оставляет сомнений. «В изученных мною ныне живущих колониях разные фенотипы встречаются с очень разной частотой, частоты любого из фенотипов могут существенно различаться в образцах, разделенных лишь несколькими ярдами. Но по всей серии колоний полосатые типы, взятые вместе, преобладают над бесполосыми.



Рис. 63. Полиморфизм окраски раковины в сахалинских популяциях брюхоного моллюска *Littorina squalida*:

1 и 3 — гомозиготы; 2 — гетерозигота.

Полосатость хорошо видна и у ископаемых форм; по частоте разных типов можно получить детальные данные и они будут очень интересны для генетики и теории естественного отбора.

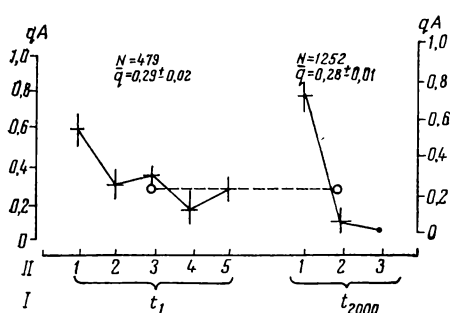


Рис. 64. Изменчивость частоты гена $A(I)$ в условном первом (t_1 ; $N=479$, $\bar{q}=0,293 \pm 0,015$) и \approx двухтысячном (t_{2000} ; $N=1252$ экз; $\bar{q}=0,28 \pm 0,01$) поколениях популяционной системы моллюска *Littorina squalida* в лагуне Буссэ на Южном Сахалине в сопоставлении с изменчивостью по отдельным станциям (II).

напротив, проста его внутренняя структура, однако широкое изучение генетики природных популяций различных видов, кроме человека (Рычков, 1965; 1968; 1969 а, б), не внесло никаких поправок в традиционные обобщения: полевые исследования оказались привязанными к отдельным выборкам, отражающим простейший, весьма изменчивый популяционный уровень. Видимо поэтому важная проблема генетической стабильности свелась лишь к исследованию механизмов гомеостаза и гетерозиса (Lerner, 1954; Кирпичников, 1967), а основное внимание оказалось сконцентрированным на эволюционных аспектах вообще и, в частности, на соотносительном вкладе случайного дрейфа генов и естественного отбора в реорганизации генофондов элементарных популяций. Изменчивость на этом уровне, как мы видели, действительно велика, что и способствует формированию представлений о беспредельном межпопуляционном разнообразии.

Между тем обнаружение в природе популяционных систем как исторически сложившихся подразделенных популяций и соответствующий генетический анализ свидетельствуют о предотвращении последствий инадаптивной дивергенции вида миграционными связями и, как было видно на примере локусов лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутазы, ту же стабилизирующую роль играет и селективный фактор. Число примеров резкого пре-

Кеннард снабдил меня рисунками трех крупных выборок, каждая из них содержит оба вида (*Ceræa nemoralis* и *C. hortensis* — Ю. А.) из пластов близ Гудвуда. ...Во всех трех выборках общее число полосатых типов преобладает над неполоватыми раковинами и частоты различных типов как раз такие, какие можно найти и сегодня» (Diver, 1929; p. 183; разрядка наша — Ю. А.).

Мы не сомневаемся, что такого рода закономерность должна прослеживаться на любом бисексуальном виде, как бы ни была сложна или,

обладания в природе именно стабилизирующих, включая частотнозависимую, форм отбора легко умножить (см. Рычков и др., 1973; обзор у Кирпичникова, 1972).

Но эффекты стабилизации должны быть особенно сильны на краях ареалов, что вкупе с объединяющим эффектом миграций (или даже в его отсутствие) будет удерживать субпопуляции в рамках популяционной системы: относительно к особенностям ее внутренней организации: изоляция расстоянием ничем принципиально не отличается от островного типа структуры, а стабильные клины соответствуют «поточной модели».

Сформировавшиеся таким образом адаптации локальных популяций столь консервативны и уникальны, что даже насильственные переселения в рамках видového ареала приводят к существенным последствиям лишь в смысле деградации, но не эволюции. Это вытекает из результатов многих, обычно не обсуждаемых, неудачных попыток акклиматизации; один из примеров был рассмотрен в главе V (см. также: Рычков и Шереметьева, 1972 а, б, в).

Таким образом, генетическую дивергенцию вида можно рассматривать как процесс последовательного преобразования генофонда предковой популяции по мере дифференциации ее на подчиненные подразделения в поколениях и по ареалу. По крайней мере, в условиях нормально колеблющейся среды средняя частота генов, а по достижении состояния устойчивости и дисперсия в системе остаются инвариантными в отношении всех возможных микроэволюционных преобразований, разнонаправленных и взаимно уравнивающих друг друга. Образно говоря, изолированная популяция «развертывается в самое себя», застылая в конце концов в равновесии со средой (Алтухов, Рычков, 1970).

Чем сложнее внутренняя организация системы, чем больше ее внутреннее разнообразие, тем устойчивее она к различного рода внешним воздействиям. С этой точки зрения максимальная устойчивость в пространстве и во времени должна быть свойственна широко расселенному виду, ибо смена достигнутого им уровня адаптации требует уже таких внешних воздействий, какие он не в состоянии вынести. Если же оставаться в рамках геологических теорий, ведущих свое начало от Ч. Лайеля и учитываемых в современной генетической концепции эволюции, то трудно представить, как могут процессы, определяющие максимальную стабилизацию вида как целостной популяционной системы, лежать одновременно в основе происхождения новых видов?

По-видимому, для ответа на этот вопрос традиционного популяционного-генетического подхода недостаточно и необходимо опереться на какие-то дополнительные данные.

С этой целью обратимся к самому последнему этапу развития генетики, прямо связанному с молекулярными аспектами организации генома у высших организмов. Соответствующие факты имеют непосредственное отношение ко второму и третьему положениям синтетической концепции вида и получены при сравнительном изучении феноменологии и биологического значения явлений биохимического полиморфизма и мономорфизма в популяциях различных видов.

БИОХИМИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ И МОНОМОРФИЗМ В ПОПУЛЯЦИЯХ. ЭЛЕКТРОФОРЕТИЧЕСКИ ИНВАРИАНТНЫЕ БЕЛКИ КАК МАРКЕРЫ ГЕНОВ, «ОХРАНЯЮЩИХ» ТОЖДЕСТВО ВИДА ОСОБИ

Наследственный полиморфизм белков, рассматривавшийся и использовавшийся ранее как ключ к изучению популяционной структуры, а более узко — к распознаванию и идентификации популяций, привлекает к себе пристальное внимание многих биологов и по другим причинам. В последнее время — вскользь мы уже это отмечали — обнаружен невероятный размах такого рода изменчивости в популяциях самых различных видов.

Хабби и Левонтин на дрозофиле (Hubby a. Lewontin, 1966; Lewontin a. Hubby, 1966), Гаррис — на человеке (Harris, 1966; 1969a, b), Мэнвелл и Бейкер — на птицах (Baker et al., 1966; Baker a. Manwell, 1967; Manwell a. Baker, 1968) показали, что почти в каждой из природных популяций полиморфизм обнаруживают до 30% и более из числа исследованных генетических локусов, а некая средняя особь может быть гетерозиготна в отношении 12% своих генов. Позднее эти открытия были подтверждены и на других видах (Petras et al., 1969; Selander et al., 1970; Manwell a. Baker, 1970 и др.).

Число работ в этой области быстро растет, порождая группу новых генетических проблем, усиленно обсуждаемых за рубежом и у нас в связи с аспектами генетического груза, приспособленности генотипов и соотношения случайного дрейфа генов и отбора в поддержании такого беспрецедентного молекулярного разнообразия (Кирпичников, 1972).

Вместе с тем нельзя не обратить внимания на тот важный факт, что при генетико-биохимическом подходе в каждой из обследуемых популяций помимо полиморфных маркеров генов в одних и тех же

методических условиях всегда обнаруживаются и мономорфные, инвариантные белки.

Вероятно потому, что такие признаки не позволяют изучать генетическую дивергенцию популяций, они остаются вне поля зрения исследователей. Между тем каждый белок в организме несет ту или иную функциональную нагрузку, и уже по одному этому факт генетической инвариантности по меньшей мере половины, а, скорее, даже большего числа белков в популяции требует тщательного анализа.

Обратимся к соответствующим данным.

В приводившихся ранее примерах биохимического полиморфизма (см. рис. 14) мы видели, как изменчивость в одних локусах сочетается с отсутствием вариаций в других. Так, локус HbI у трески полиморфен, тогда как в локусе $HbII$ изменчивости нет; то же характерно для мышечной лактатдегидрогеназы ($Ldh II$) кеты. Но иногда обнаруживаются целые группы электрофоретических инвариантных белков, о которых упоминалось в одной из предыдущих глав: это множественные кристаллины, гемоглобины и миогены.

На рис. 65 видно отсутствие индивидуальных вариаций в числе и положении белковых зон на электрофореграммах, исключая лишь изменчивость в интенсивности окраски, что может быть связано с индивидуальными отличиями в активности либо в количестве синтезируемого геном продукта.

В опубликованной недавно работе (Алтухов, Рычков, 1972) на широком сравнительном материале, включая рыб, показано, что такое удивительное единообразие белковых электрофореграмм отражает реальное природное явление, характеризующее вид в целом. Следовательно, генетический мономорфизм можно определить как... «отсутствие изменчивости заведомо наследуемого признака на всем видовом ареале или наличие в нем качественно отличающихся вариантов с частотой, не превышающей вероятность повторного мутирования» (Алтухов, Рычков, 1972; с. 288).

В самом деле, лабораторией генетики ИБМ ДВНЦ АН СССР разными электрофоретическими методами исследовано более 1000 индивидуальных образцов гемоглобина и несколько сотен образцов кристаллинов из различных популяций кеты рек Сахалина, Камчатки и Курильских островов, и только в 11 случаях наблюдались вариации в одной единственной анодной зоне гемоглобина. Еще более впечатляющ мономорфизм близкого вида *Oncorhynchus gorbusha*: примерно у 1 тыс. экз. из тех же и других рек мы не наблюдали ни одной вариации

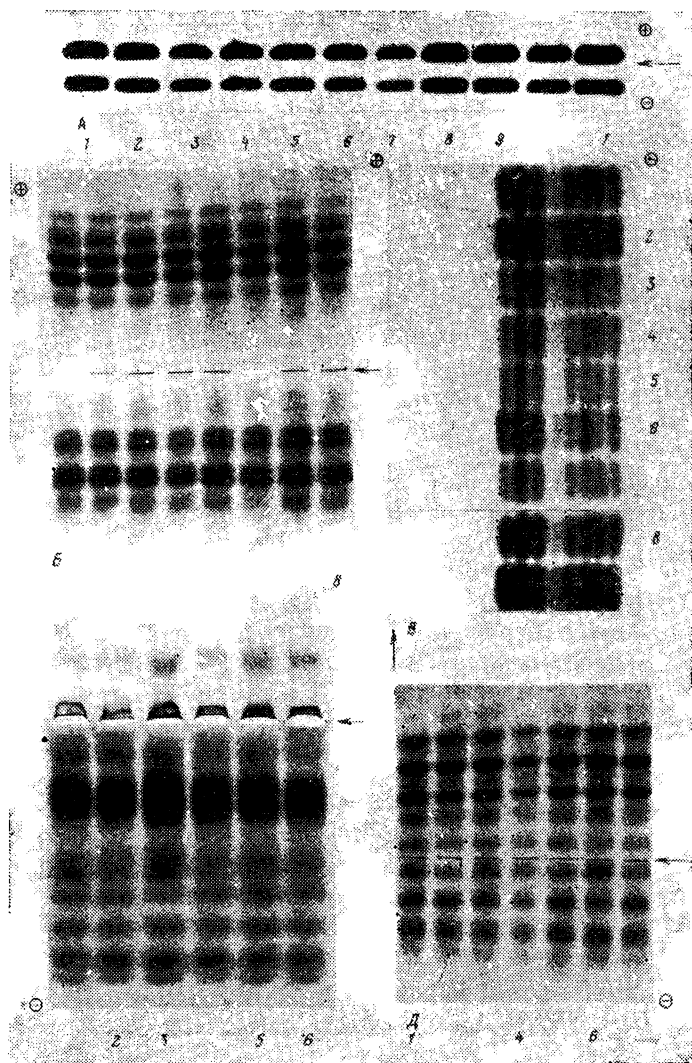


Рис. 65. Фотоснимки электрофоретически мономорфных белков тихоокеанских лососей, исследованных на одной и той же онтогенетической стадии:

А — гемогlobины 11 экз. кеты; электрофорез в агаровом геле выявляет два компонента; *Б* — гемогlobины 8 экз. кеты. Методом крахмально-гелевого электрофореза выявляются 18 компонентов. Поскольку при фоторепродукции «слабые» фракции воспроизводятся плохо, местоположение всех выявленных белковых зон отмечено черточками; *В* и *Д* — то же, соответственно для нескольких экземпляров горбуши. При неизменном числе электрофоретических фракций в каждом образце видны количественные отличия (см. № 1 и 6 вида *В*). Такая множественность гемогlobинов лососевых обусловлена наличием у них 7—8 разных субъединиц (Wilkins, 1970; Tsujuki a, Roland, 1970); *Г* — водорастворимые белки хрусталика глаза у кеты. Электрофорез в агаровом геле. Связь этой множественности с дупликацией генов пока не доказана, но может быть постулирована.

гемоглобиновых электрофореграмм, которые могли бы трактоваться как мутационные, а не как результат редкой естественной или искусственной гибридизации с симой *O. masu* — еще одним видом того же рода, также обладающим мономорфными гемоглобинами.

Структурные гены, отвечающие за синтез изоферментов лактатдегидрогеназы группы *b*, мономорфны более чем у 3000 особей кеты и 1000 особей горбуши, пойманных в различных реках тихоокеанского бассейна; число таких примеров легко умножить, и в прилож. 2 сгруппированы соответствующие данные для различных видов.

Генетические механизмы, поддерживающие полиморфизм, по крайней мере, в целом ряде случаев нам хорошо известны, уже само определение (стр. 13) отражает итог взаимодействия на популяционном уровне наследственной изменчивости и естественного отбора. Различие в относительной адаптивной значимости генотипов лактатдегидрогеназы и фосфоглюкомутазы, обсуждавшееся выше, служит еще одной иллюстрацией этому.

Но в чем же биологический смысл генетически инвариантных свойств? Ответить на заданный вопрос можно лишь на пути исследования их межвидовой изменчивости. С этой целью рассмотрим результаты электрофоретического анализа гемоглобинов тихоокеанских лососевых (рис. 66), а также данные по нескольким группам генетически мономорфных белков у других видов животных (рис. 67). Во всех исследованных случаях прослеживаются качественные отличия — виды по этим признакам столь же дискретны и уникальны, сколь и особи разных генотипов по той или иной системе генетического полиморфизма (сравни рис. 14; см. так же Алтухов, 1969 б). Более того, когда удастся провести сопоставление редких межвидовых гибридов или видов гибридного происхождения с родительскими видами, обнаруживается важная закономерность: видовые признаки ведут себя как целостные генетические единицы, показывая простое суммирование родительских типов, формирование гибридных продуктов либо даже отношения доминантности — рецессивности (рис. 68; см. рис. 66).

Следовательно, в таких случаях уже одна особь несет видовую генетическую информацию, и проблема видовой идентификации решается однозначно, безотносительно к тому, с какими же видами имеет дело исследователь — с бисексуальными или же с однополыми.

Биохимическая систематика рыб, получившая мощное развитие в последние годы, наполнена данными, устанавливающими возможность вычленения мономорфных биохимических призна-

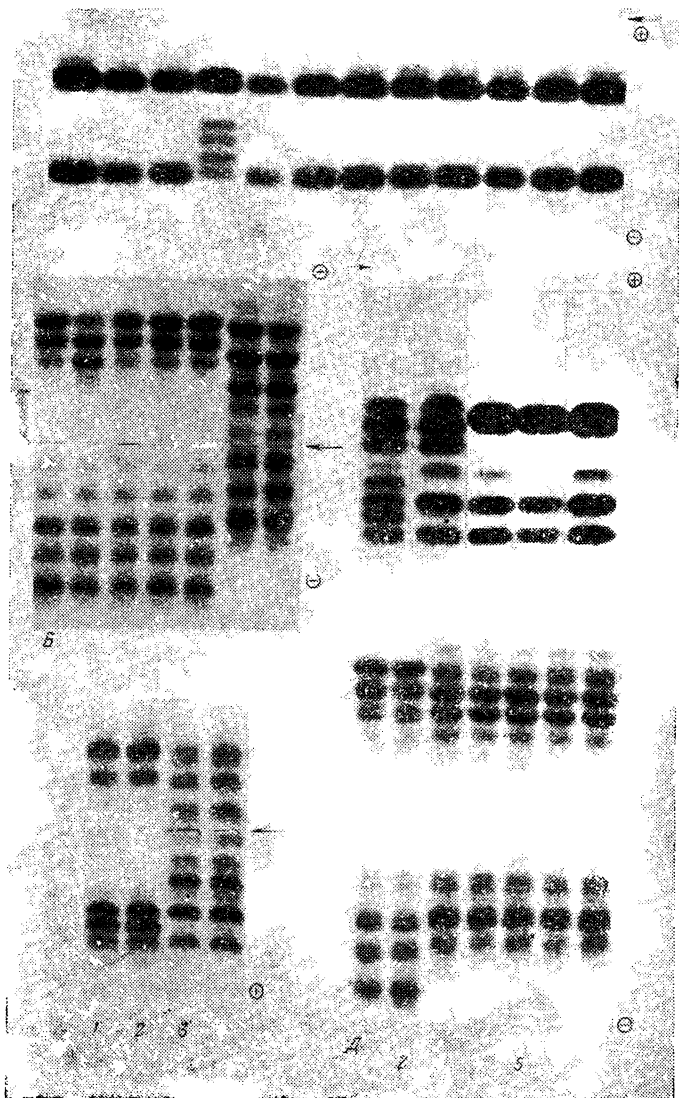


Рис. 66. Специфичность на видовом и родовом уровнях множественных гемоглобинов у рыб сем. Salmonidae:

А: 1—3 и 5—12—*Oncorhynchus keta*, 4—*O. kisutch*. (Э/ф в агаровом геле); Б: 1—5—*Salvelinus leucomaenis*; 6 и 7—*Gorbuscha* (Э/ф в крахмальном геле); В: 1—*Gorbuscha*; 2—гибрид (F_1); 3—5—*O. masu* (Э/ф в агаровом геле); Г: 1, 2—*O. keta*, 3, 4—*O. gorbuscha*; Д: 1, 2—*Salvelinus leucomaenis*, 3—7—*O. keta* (Э/ф в крахмальном геле).

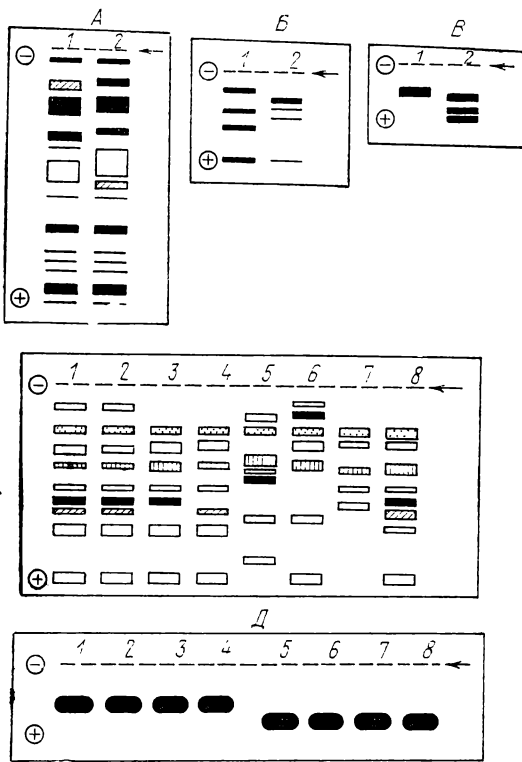


Рис. 67. Межвидовая изменчивость мономорфных белков:

А — миогены двух видов моллюсков рода *Unio*: 1—*U. tumidus*, 2—*U. pistorum* (Э/ф в крахмальном геле); Б — эстеразы двух видов гаммарид: 1—*Gammarus duebeni*, 2—*G. zaddachi* (Э/ф в крахмальном геле); В — гемоглобины саламандр: 1—*Desmognatus monticolq*; 2—*D. quadrimaculatus* (Э/ф в крахмальном геле); Г — миогены семи видов криветок сем. Penaeidae:

1, 2—*Parapencopsis hungerfordi*, 3—*P. hardwicki*; 4—*Metapenaeus matatus*; 5—*M. stridulans*; 6—*M. barbata*, 7—*Penaeus monodon*; 8—*P. semiculatus*; Д — гемоглобины ящериц: 1—4—*Anolis aeneus*, 5—8 *A. trinitatus* (Э/ф в крахмальном геле). Разная штриховка отражает вариации в интенсивности белковых зон на оригинальных электрофореграммах (по Алтухову и Рычкову, 1972).

ков, имеющих универсальное диагностическое значение не только на видовом, но и на более высоких таксономических уровнях, выделенных еще ранее в соответствии с принципами типологической систематики. Например, среди нескольких десятков видов, относящихся к 14—15 семействам семи отрядов, лишь в 20% случаев отмечен генетический полиморфизм гемоглобинов, тогда как 80% исследованных видов рыб характеризуется множественными гемоглобинами, уникальными для вида

(Алтухов, 1969б). Это обстоятельство и позволяет исследователям успешно решать сложные вопросы систематики там, где популяционный подход бессилён. Одним из ярких примеров может служить недавний цикл генетико-биохимических и таксономических работ Вестрхайма и Цуюки (Westrheim a. Tsuyuki, 1967, 1971; Tsuyuki a. Westrheim, 1970), открывших несколько новых видов окуней сем. Scorpaenidae в Северо-Восточной Пацифике.

Еще более выражены константность и видовая специфичность миогенов. Хотя механизмы генного контроля над этими белками пока неясны, однако среди ста или даже несколько более изученных видов полиморфизм обнаружен лишь в трех-четырёх случаях (Tsuyuki, 1966; Tsuyuki et al., 1965 a, b, 1966, 1967, 1968, 1969; Uthe et al., 1966; Chen a. Tsuyuki, 1970).

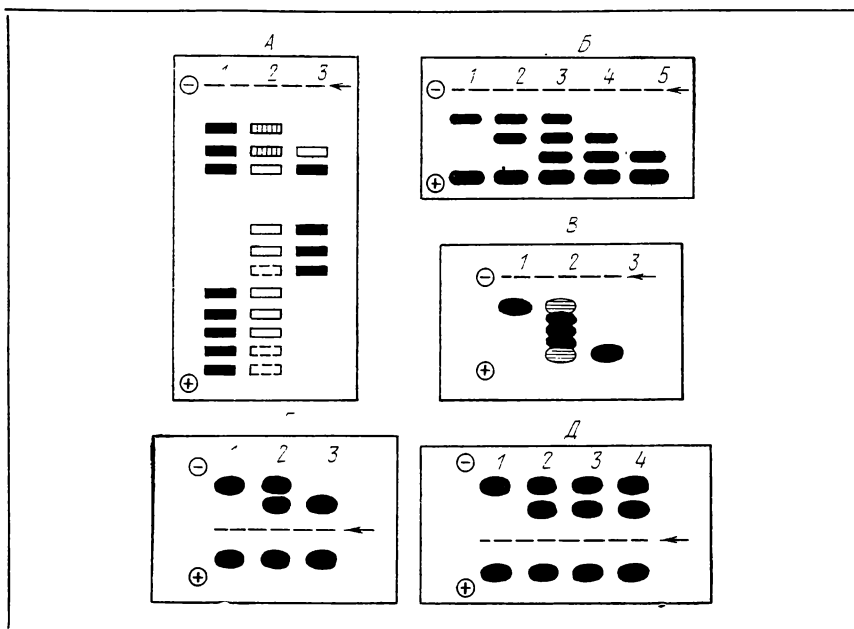


Рис. 68. Электрофореграммы видоспецифичных белков у межвидовых гибридов в сравнении с исходными видами:

А — анодные зоны пероксидазы листьев: 1 — *Nicotiana sylvestris*, 2 — *N. tomentosiformis*, 2 — гибрида F_1 (э/ф в полиакриламидном геле); Б — миогены рыб: 1 — *Richardsonius balteatus*, 5 — *Mylocheilus caurinum*, 3 — гибридов F_1 , 2 и 4 — соответствующих бэкриссов (э/ф в крахмальном геле); В — лактатдегидрогеназа сердечных мышц у ящериц рода *Cnemidophorus*: 1 — *C. gularis*, бисексуальный вид, 2 — *C. tessellatus* — партеногенетический вид, 3 — *C. tigris* — бисексуальный вид (э/ф в крахмальном геле); Г — гемоглобины птиц: 1 — *Coturnix coturnix*, 3 — *Gallus gallus*, 2 — гибрида F_1 (э/ф в крахмальном геле); Д — глобиновые цепи гемоглобина: 1 — осла, 2 — мула, 3 — лошака, 4 — лошади (э/ф в крахмальном геле). Разная штриховка отражает вариации в интенсивности фракций на оригинальных электрофореграммах (по Алтухову и Рычкову, 1972).

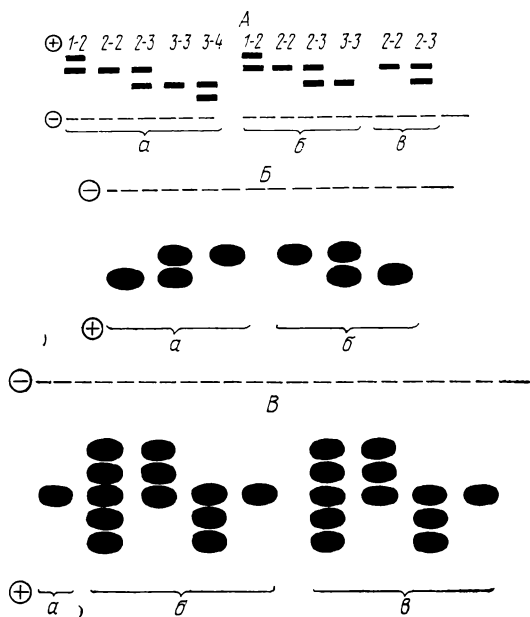


Рис. 69. Межвидовая изменчивость генетически полиморфных белков:

A — генотипы по локусу сывороточной эстеразы у трех видов тунцов; а — *Thunnus maccoyii*, б — *T. obesus*, в — *T. albacares* (э/ф в крахмальном геле) (по Sprague, 1967); B — генотипы сывороточного альбумина у морских окуней р. *Sebastes*: а — *S. marinus*, б — *S. mentella* (э/ф в агаровом геле); B — генотипы малатдегидрогеназы у трех видов лососей р. *Oncorhynchus*: а — *O. nerka*, б — *O. gorbuscha*, в — *O. keta* (э/ф) в полиакриламидном геле).

Напротив, такой специфичности нет у генетически полиморфных белков; одни и те же аллели представлены у заведомо «хороших» видов. Биохимическая генетика буквально переполнена примерами такой гомологической наследственной изменчивости (в смысле Н. И. Вавилова), мы здесь ограничимся лишь несколькими иллюстрациями (рис. 69).

Следовательно, по этим признакам самостоятельные виды дифференцируются так же, как и популяции внутри вида, отличаясь (или не отличаясь) как частотами общих генов, так и частными генами, свойственными им одним. Так, окуни и лососи имеют одни и те же аллели в соответствующих локусах, тогда как у тунца *Thunnus maccoyii* есть аллель Es₄, не найденный у двух других видов — *T. obesus* и *T. albacares*¹.

¹ Ситуации, в которых отмечается качественное межвидовое отличие (например, по подвижности молекул) по полиморфной белковой системе в целом, представляют собой лишь частный случай в межвидовой изменчивости генетически мономорфных белков.

Не трудно догадаться, что с точки зрения биологической концепции вида наш пример иллюстрирует приводившуюся ранее схему видообразования, трактуемую микроэволюцию как безостановочный, постепенный процесс, при анализе которого удастся выявить все последовательные стадии дивергенции популяций к статусу новых видов. Действительно, в свете рассмотренных данных разница между видом и разновидностью по этим признакам носит количественный характер, ибо они полиморфны, т. е. географически изменчивы.

Но как же быть в таком случае с генетически мономорфными признаками, не подверженными географической изменчивости и вместе с тем разграничивающими близкие виды? Синтетическая теория эволюции не дает ответа на этот вопрос, ибо с самого начала только изменчивость признается единственным источником сведений о видах в природе, а инвариантные признаки и свойства вида либо вообще отрицаются, либо, в лучшем случае, трактуются как малопонятное явление, относящиеся лишь к сфере систематики (Майр, 1968).

Возможно, для своего времени такое представление оправдано, поскольку сама генетика как наука своим возникновением обязана именно наследственному полиморфизму видов. Однако на новом уровне исследования обнаруживаются также генетические факты, свидетельствующие о том, что содержание вида не исчерпывается одним полиморфизмом, и что некоторая часть генома остается инвариантной на уровне таких функционально значимых маркеров, как белки, у всех особей.

Но если генетический мономорфизм — это реальное природное явление, то одно лишь признание этого факта с учетом особенностей межвидовой изменчивости мономорфных свойств дает возможность трактовать видообразование не как постепенный вероятностный процесс, протекающий на популяционном уровне, а как следствие качественных генетических реорганизаций, маркируемых истинными видовыми признаками.

Согласно этой же логике видовые признаки и свойства должны быть специализированы на несении таких жизненно важных функций, естественная изменчивость которых недопустима.

И действительно, в новейших работах, основанных на полном анализе аминокислотной последовательности в белках, обнаружена крайне консервативная природа естественного отбора, отсекающего все мутации, затрагивающие те участки белковой молекулы, от которых зависит главная функция генного продукта. Например, у разных видов позвоночных лактатдегидрогеназа имеет разный аминокислотный состав, однако активный участок фермента, слагаемый двенадцатью аминокислотными остатка-

ми, во всех случаях тождествен (Kaplan, 1965; Ohno, 1970 а, б; см. так же Баранов, 1972).

Механизмы поддержания устойчивости фенотипа на белковом уровне могут быть и иными (Алтухов, Рычков, 1972), однако в пользу предлагаемой трактовки свидетельствует еще и тот принципиальной важности факт, что наиболее мономорфными оказываются, как правило, множественные белки, кодируемые множественными, дублированными генами (Алтухов и др., 1972). Но поскольку качественные межвидовые различия прослеживаются именно по этим белкам, постольку возможные механизмы генных дубликаций и должны совпадать с механизмами видообразования в тех редких случаях, когда такая генетическая реорганизация, оказавшись совместимой с онтогенезом, за один или несколько шагов приведет отдельную особь к репродуктивной изоляции.

Дубликации генетического материала, происходящие на основе местного избыточного самокопирования генов, за счет полиплоидии или же в процессе неравного кроссинговера, безусловно, отражают качественно иные реорганизации генома, нежели мутации, лежащие в основе полиморфизма.

Среди большого числа работ, посвященных этим проблемам, особое место принадлежит исследованиям Сузуму Оно с сотрудниками (Ohno, 1970а, b; Ohno et al., 1968), представившими многочисленные доказательства в пользу того, что тетраплоидизация играла важную интегрирующую роль в эволюции позвоночных. При этом, по крайней мере, в отношении двух из ныне известных полиплоидных групп животных — трех семейств отряда сельдеобразных и двух родов карповых можно с уверенностью говорить об их амфидиплоидном происхождении (Bender a. Ohno, 1968; Wilkins, 1970; Алтухов и др., 1972), тогда как тетра- и октаплоидные южноамериканские лягушки сем. *Ceratophrydidae* являются автополиплоидами (Becak M. et al., 1966; Becak W. et al., 1967).

Гибридная природа доказана для партеногенетических видов ящериц родов *Cnemidophorus* (Neaves, 1969; Neaves a. Gerald, 1968) и *Lacerta* (Даревский и Куликова, 1964; Даревский и Даниелян, 1969) и для нескольких гиногенетических видов рыб семейства *Poeciliidae* (Rasch et al., 1965; 1970; Rasch a. Prehn, 1969; Prehn a. Rasch, 1969; Abramoff et al., 1968; Schultz, 1961, 1966; 1967, 1969; Schultz a. Kallman, 1968). Предполагается, что в эволюции животных гибридизация, партеногенез (гиногенез) и полиплоидия связаны (Астауров, 1969; Schultz, 1969). Что же касается эволюционной роли хромосомных мутаций, не приводящих к внутривидовому полиморфизму, но вместе с тем мар-

кирующих уровень вида, то она показана для цитологически наиболее хорошо изученных Diptera (White, 1954, 1968).

Наглядное представление о размахе изменчивости размеров генома у животных различных групп дает схема, заимствованная нами из работы Бриттена и Дэвидсона (Britten a. Davidson, 1971), суммировавших большой литературный материал (рис. 70). Хотя не все таксоны изучены с одинаковой полнотой, в целом ряде случаев бросается в глаза поразительная изменчивость исследованного признака, обусловленная, как мы теперь знаем благодаря работам школы Оно, тандемными дупликациями и полиплоидией¹.

Разумеется, все эти новые факты отражают лишь малую толику разнообразия в животном мире, однако они бесспорно указывают на существование у зоологических видов таких эволюционных путей, какие еще недавно представлялись весьма проблематичными или даже просто невозможными (Майр, 1968), несмотря на их распространенность в царстве растений. По-видимому, в дальнейшем будут получены еще более широкие доказательства роли такого рода генетических реорганизаций в эволюции зоологических видов.

Важнейший биологический смысл этих перестроек в том, что они скачком переводят все гены в геноме или их часть в константно гетерозиготное состояние и, следовательно, обеспечивают особям преимущества качественно иного адаптивного уровня, избавляя будущую популяцию от груза менее приспособленных генотипов; одновременно это означает повышение надежности хранения и передачи последующим поколениям информации о жизненно важных функциях, отражающих уникальность нового вида.

Такого рода реорганизации генома, вероятно, с невысокой частотой постоянно происходят в недрах различных видов, однако право на жизнь они завоевывают лишь при таких сдвигах природной среды, когда ломка исторически сложившихся межпопуляционных (и межвидовых) барьеров резко повышает уровни генетического полиморфизма популяций и гетерозиготности слагающих их особей. «Полиморфизм порождает еще больший полиморфизм» (Ohno, 1970 b; Whatt, 1972), и при этом могут осуществляться такие комбинации генов, какие в предшествовавшей фазе стабильного существования вида следовало бы рассматривать как «невероятные».

¹ Очевидно, аналогичный эффект дает политения. Резкая межвидовая изменчивость содержания ДНК при отсутствии изменчивости числа хромосом обнаруживается у ряда амфибий (Vesak W. et al., 1970).

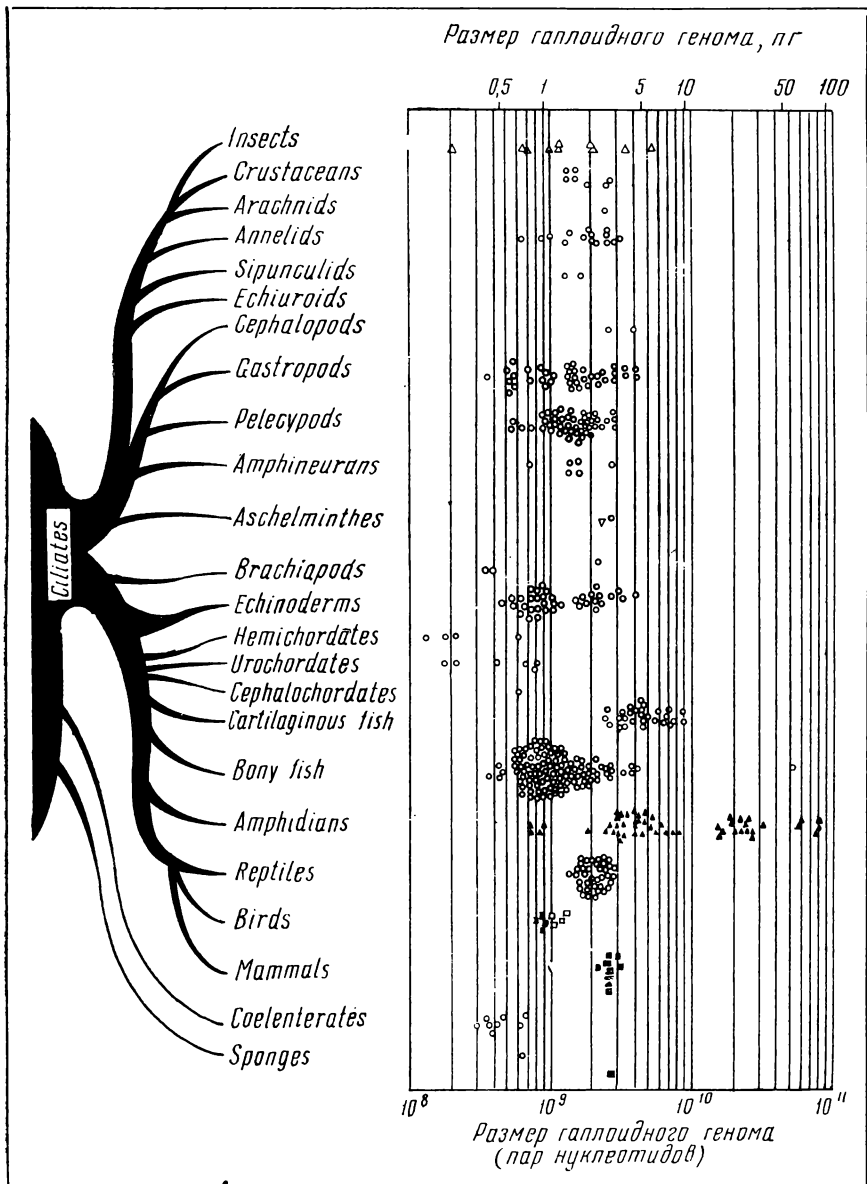


Рис. 70. Изменчивость величины генома у различных групп животных (по Britten a. Davidson, 1971).

Дальнейшая разработка вопроса должна показать, в какой мере такие макромутации случайны, а в какой могут трактоваться как обусловленные предшествующей историей развития группы. Вместе с тем имеющиеся факты уже сейчас приводят к выводу о двойственности в организации генома у высших организмов, равно как и к представлению о принципиально различном биологическом значении генетически мономорфных и полиморфных свойств. Если первые, охраняя тождество вида и особи, маркируют тем самым существование кардинальных функций, изменение которых только и может привести к видообразованию, то вторые благодаря их широкой изменчивости определяют лишь второстепенные адаптивные возможности вида.

В такой трактовке генетический полиморфизм в популяциях это не материал для действия эволюционных сил, а универсальная стратегия природы, обеспечивающая сохранение целостности вида на основе непрерывного взаимодействия наследственной изменчивости, случайного дрейфа генов и естественного отбора в нормально колеблющихся условиях среды.

Как видим, выводы из сравнительно генетических данных смыкаются с результатами популяционно-генетического исследования. Правда, в последнем случае принципиально важно, чтобы в соответствующем материале были представлены не простейшие популяционные единицы, а их целостные совокупности — генетически стабильные популяционные системы, исторически сложившиеся в рамках границ, данных самой природой.

Заканчивая главу, укажем, что изложенные здесь взгляды на видообразование перекликаются с представлениями генетиков Г. де Фриза (1904, 1912), Р. Гольдшмидта (Goldschmidt, 1940; 1948; 1952; 1955) и физиолога Б. П. Ушакова (1958; 1959 а, б). Во всех этих работах обсуждалась проблема двойственности (структурной или функциональной) в организации особи и, соответственно, с той или иной степенью логической завершенности, наиболее выраженной у Гольдшмидта, постулировалось качественное различие между собственно эволюционным процессом и адаптивной внутривидовой дивергенцией.

Автор полагает, что его собственная трактовка имеет с этими концепциями лишь внешнее сходство, представляя естественное построение, вытекающее из новых экспериментальных фактов. Во всяком случае необходимо еще раз подчеркнуть, что генетический мономорфизм столь же реальное явление в природе, как и полиморфизм, и что рассматривая эти явления порознь, по-видимому, нельзя разобраться в процессах эволюционной трансформации и адаптивной стабилизации видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы стремились по-возможности последовательно изложить и с разных точек зрения исследовать факты, полученные при сравнительном генетическом подходе к проблеме популяционной организации вида у рыб.

Предлагаемая трактовка не совпадает с традиционными представлениями биологов. Так, для зарубежных коллег на первый план выступает дифференцирующая роль популяционной структуры, оттеняющая лишь необходимость распознавания и идентификации простейших популяционных единиц. С учетом результатов проделанной работы становится понятным, что на генетической основе действительно удается распознать как популяционные системы, так и их структурные компоненты, однако проблема идентификации может быть успешно решена только на более высоких иерархических уровнях, наделенных интегральным свойством устойчивости и, следовательно, имеющих самостоятельное значение в природе.

Некоторые отечественные ихтиологи считают элементарные популяции ненаследственными сообществами. Это также неверно, ибо наследуемость расовых особенностей вовсе не означает их неизменности во времени и в пространстве: миграции, изоляция и отбор, действующие порознь или совместно, изменяют генетический облик популяций. Однако на более высоких уровнях внутривидовой иерархии такого рода изменчивость преобразуется в устойчивость, что и позволяет под иным углом зрения рассмотреть принципы рациональной эксплуатации природных популяций.

Это обстоятельство, по нашему мнению, отнюдь не ограничивается рамками частных задач рыбного хозяйства. Напротив, оно непосредственно смыкается с важнейшей общепробиологической проблемой «Человек и биосфера» в той мере, в какой сохранение природы зависит не только от недопустимости ее прямого разрушения, но и от реализации научно обоснованного подхода, преследующего цели рациональной эксплуатации хозяйственно-ценных видов.

Опираясь на ясные представления об особенностях внутренней организации популяционной системы, равномерно и пропорционально распределяя соответствующие усилия по всем компонентам ее структуры, мы действительно получаем возможность рациональной хозяйственной деятельности, преследующей цели

не только извлечения максимальной экономической выгоды, но и неограниченно длительного сохранения естественной популяции.

Широкое осознание такой стратегии, по-видимому, неизбежно, и тогда из сферы биологии выделится самостоятельная научная дисциплина — популяционная биология. Эта тенденция уже ощутима, однако в ней преобладает еще аналитическая стадия, что находит отражение в попытках обоснования научной самостоятельности таких разделов, как популяционная экология, популяционная морфология, популяционная этология и т. п. Вместе с тем в тени остается тот важный факт, что уже несколько десятилетий успешно развивается популяционная генетика, располагающая математической теорией и большой суммой фактов, добытых при изучении естественных популяций. Именно здесь, пусть неосознанно, но по сути, осуществляется объединение указанных выше и других направлений. Это и неудивительно, так как все биологические особенности популяций являются производными от их исторически сложившихся генных фондов и, следовательно, на генетической основе действительно открываются широкие возможности для объединения усилий биологов различных специальностей в целях выработки универсальной стратегии рационального хозяйственного использования биологических ресурсов. Сохранение генетической стабильности еще уцелевших популяционных систем, раставрация тех, чья структура уже нарушена и, наконец, создание новых систем, — вот главные задачи, решение которых, по-видимому, способно устранить теперешний конфликт человечества с биосферой. Правда, на этом пути остается до конца не исследованной роль чисто психологического фактора — самой природы человека, однако эта линия рассмотрения вне нашей компетенции.

Автор будет считать выполненной стоявшую перед ним задачу, если настоящая работа, несмотря на все ее недостатки, внесет посильный вклад в разработку соответствующего подхода к анализу биологии природных популяций и послужит прологом к будущим, более фундаментальным исследованиям. Они представляются жизненно необходимыми.

Мы можем теперь подвести итог всему вышеизложенному, сделав следующие выводы.

1. Генетический подход к проблеме популяционной организации вида у рыб на уровне локальных стад позволил обнаружить системы биохимического полиморфизма и на этой основе провести широкий геногеографический анализ различных видов. Выяснилось, что локальные стада рыб представляют собой репро-

дуктивно изолированные сообщества с характерной внутренней гетерогенностью.

2. Неоднородность стад, наблюдаемая безотносительно к экологическим особенностям изучаемого вида, находит отражение в их расчлененности на более элементарные популяционные единицы. Они отличаются генными частотами и, следовательно, также являются репродуктивно изолированными группировками, формально соответствуя модели «менделевской популяции».

3. При генетическом исследовании стада как целого обнаруживается соответствие природной картины математической модели подразделенной популяции. Показано, что такое сообщество остается стабильным как во времени, так и в пространстве, несмотря на одновременную изменчивость элементарных популяций, входящих в его состав.

4. Это новое качество популяционной совокупности с очевидностью не выводимое из свойств, слагающих ее структуру компонентов, позволяет рассматривать локальные стада как генетически стабильные популяционные системы, противопоставляя их элементарным популяциям — изменчивым структурным компонентам таких систем. Традиционные биологические исследования подкрепляют этот вывод.

5. Поскольку биологически важные свойства популяций являются производными от их исторически сложившихся генофондов, полученные данные о качественных различиях в генетической устойчивости разных уровней популяционной иерархии позволяют сформулировать единый принцип ведения рационального рыбного хозяйства, основанный на подходе к популяционной системе как к целому — распределять соответствующие усилия по всем компонентам ее структуры.

6. Существование популяционных систем в природе позволяет по-новому оценить биологическое значение процессов внутривидовой генетической дивергенции, рассматривая их как адаптивную стратегию, позволяющую виду оставаться самим собой в нормально колеблющихся условиях среды.

7. На основе реального существования у видов не только полиморфных, но и генетически мономорфных свойств, аргументируется возможность трактовать видообразование не как непрерывный процесс, протекающий на популяционном уровне, а как следствие качественных реорганизаций генома, сопряженных с репродуктивной изоляцией отдельных особей.

Приложение 1. Системы генетического полиморфизма

Отряд	Семейство	Вид	Исследованный локус	Число аллелей
Clupeiformes	Clupeidae	Clupea harengus	Лактатдегидрогеназа мышц, 2 локуса— <i>A</i> и <i>B</i>	2 в локусе <i>A</i> , 4 в локусе <i>B</i>
				2 в локусе <i>A</i> 3 в локусе <i>B</i>
			Аспаратамино-трансфераза печени, 2 локуса— <i>M</i> и <i>S</i>	3 в локусе <i>S</i>
				2 в локусе <i>S</i> То же
			Эстераза сыворотки крови, 4 локуса	2 в локусе <i>m</i> 5 в локусе <i>F</i> и <i>S</i>
				3
			Альбумины сыворотки крови	2
			Трансферрины сыворотки крови	2
			Фосфоглюкомутаза мышц, 2 локуса	3 в одном локусе
			<i>A</i> —система групп крови	3
		Изоцитратдегидрогеназа, 2 локуса	2 в локусе <i>S</i> 2 в локусе <i>M</i>	
			Сорбитолдегидрогеназа	3
		Clupea pallasii	Глюкозо-6-фосфат-дегидрогеназа эритроцитов, 3 локуса	2 в локусе <i>I</i> 3 в локусе <i>III</i>
6-Фосфоглюконат-дегидрогеназа	2			

эритроцитарных антигенов и различных белков у рыб

Фенотипы (генотипы), найденные в популяциях	Метод	Источник
<i>AABB, AA'BB, AABB', AAB'B', AABB'', AABB''</i>	Электрофорез (Э/ф) в крахмальном геле	Odense et al., 1966a, б; 1969
<i>AABB, AA'BB, AAB'B</i> <i>AAB'B', AABB''</i>	Э/ф в крахмально-агаровом геле	Naevdal, 1969
<i>SS, SS', S'S', SS''</i> и <i>S_x</i> (отсутствие активности) <i>SS, SS'</i> <i>SS, SS'</i>	Э/ф в крахмальном геле Э/ф в крахмально-агаровом геле Э/ф в крахмальном геле	Odense et al., 1966a, б; 1969; Naevdal, 1969a; Schmidke a. Engel, 1972
<i>mm, mm', m' m'</i> <i>F₁ M, F₁ F₁, MM, MS₁, MS₂, F₂ F₂, F₂ M, F₁ F₂</i>	Э/ф в крахмально-агаровом геле	Naevdal, 1969a, в
<i>fm, fs, mm, ms, ss</i>	Э/ф в крахмальном геле	Ridgway et al., 1970
<i>Alb FF, Alb FS, Alb SS</i>	Э/ф в крахмально-агаровом геле	Naevdal, 1969 в
<i>Tf AA, Tf AB, Tf BB</i>	То же	Он же
<i>FF, FM, MM, MS, SS, FS</i>	Э/ф в крахмально-агаровом геле	Lush, 1969
<i>A₁, A₂, A₀</i> <i>AA, AA', A' A'</i> То же	Гемагглютинация с нормальными и иммунными антителами Э/ф в крахмальном геле То же	Алтухов, Трувеллер и др., 1968 Wolf et al., 1970
Фенотипы не обозначены	То же	Engel et al., 1970
<i>AA, AB, BB, AC</i>	Э/ф в акриламидном геле	Салменкова и Волохонская, 1973
<i>FF, FS, SS</i>	То же	Те же

Отряд	Семейство	Вид	Исследованный локус	Число аллелей	
Clupeiformes	Clupeidae	Clupea pallasii	Миогены, ~10 локусов	По 2 в двух локусах	
			Эстераза, 2 локуса в сыворотке 3 локуса в мышцах	По 4 в каждом локусе По 4 в I и III локусах	
		Sardinops caerulea	C-система групп крови	2	
			B-система групп крови	3	
		Sprattus sprattus	Гемоглобин	3	
			Трансферрин	2	
			Сывороточная эстераза	2	
		Salmonidae	Salvelinus alpinus	Сывороточная эстераза	2
				Лактатдегидрогеназа, 5 локусов	3 в локусе B 2 в локусе A 2 в локусе C
			•	Сывороточный трансферрин	3
	Гексозо-6-фосфатдегидрогеназа			7	
	Salmo gairdnerii		Тетразолиевая оксидаза, 3 локуса	3 в локусе I, 2 в локусе II	
			Лактатдегидрогеназа	2 в локусе C (печень)	

Фенотипы (генотипы), найденные в популяциях	Метод	Источник
AA, AB, BB	Э/ф в акриламидном геле	Салменкова и Волохонская, 1973
Фенотипы не обозначены	То же	Те же
C ₁ , C ₂ C ⁻	Нормальная овечья сыворотка, иммунная сыворотка цыпленка	Sprague a. Vrooman, 1962
B, BI, I, Bi, «—».	Иммунные сыворотки крупного рогатого скота, утки и цыпленка	Vrooman, 1964
HbI-1, HbI-2, HbI-3, HbI-1-2; HbI-2-3, HbI-1-3	Э/ф в агаровом геле	Naevdal, 1967, 1968, 1970
TfAA, TfAB, TfBB	То же	Те же
EsS ₁ S ₁ , Es S ₁ S ₂ , EsS ₂ S ₂	Э/ф в крахмально-агаровом геле	Naevdal, 1967, 1969
FF, FS, SS	Э/ф в крахмальном геле	Nyman, 1967
BB, BB', B' B', B'' B'', B' B'', BB'' AA, AA'' CC, CC'	Э/ф в акриламидном и крахмальном геле	Goldberg, 1966; Morrison a. Wright, 1966; Wright a. Atherton, 1968, 1970; Wright a. Atherton, 1970
AA, AB, BB, CC, AC, BC	Э/ф в акриламидном геле	Wright a. Atherton, 1970
16 фенотипов	То же	Stegman a. Goldberg, 1971, 1972
AA, AB, BB, AC ff, fs, ss	Э/ф в крахмальном геле	Utter, 1971 Utter a. Hodgins, 1972; Cederbaum a. Joshida, 1972
CC, CC', C' C'	То же	Williscroft a. Tsuyuki, 1970; Northcote et al., 1970

Отряд	Семейство	Вид	Исследованный локус	Число аллелей
Clupeiformes	Salmonidae	Salmo gairdnerii	Малатдегидрогеназа, 2 локуса	2 в локусе B
			Фосфоглюкомутаза, 3 локуса	2 в одном локусе
			R-система групп крови	3
			Трансферрин сыворотки крови	2
			α -Глицерофосфатдегидрогеназа, 3 локуса	по 2 в локусах A и C
			Креатинкиназа, 3 локуса	2 в локусе S
			Изоцитратдегидрогеназа, 3 локуса	2 в локусе M 4 в локусе S
			Сорбитолдегидрогеназа	2
		Salmo trutta	Сорбитолдегидрогеназа, 2 локуса	2 в локусе A
			α -Глицерофосфатдегидрогеназа, 3 локуса B-система групп крови	2 в локусе B 3
		Salmo salar	Трансферрин	2
		Salvelinus malma	Трансферрин Сывороточные альбумины	4 2
			Тетразолиевая оксидаза	2

Фенотипы (генотипы), найденные в популяциях	Метод	Источник
AA, AB, BB, BB', AB', B', B'	Э/ф в крахмальном геле	Bailey et al., 1969; Utter a. Hodgins, 1972; Numachi, 1972
CC, BC, BB	То же	Roberts et al., 1969; Utter a. Hodgins, 1972
R-1, R-2, R-1-2, R-0	Иммунные сыворотки кролика	Sanders a. Wright, 1962
AA, AB, BB	Э/ф в крахмальном геле	Utter a. Hodgins, 1972
AA, AB, BB AA, AA', CC, CC', C' C'	То же »	Те же Engel et al., 1971a
3 фенотипа	»	Perriard et al., 1972
AB, ABB', AB' 9 фенотипов	» »	Wolf et al., 1970 Те же
AAAA, AAAA', AA', A' A	»	Engel et al., 1970
AB, AA' B, A' B	»	Те же
BB, BB', B' B'	»	Engel et al., 1971a
B-1; B-2; B-1, 2; B-0	Иммунные сыворотки кролика	Sanders a. Wright, 1962
AA, AC, CC	Э/ф в крахмально-ага- ровом геле	Möller, 1970
8 фенотипов F, FS, SS	Э/ф в крахмальном геле Э/ф в агаровом геле	Payne et al., 1971 Салменкова и Волохон- ская, 1973
FF, FS, SS	Э/ф в акриламидном геле	Те же

Отряд	Семейство	Вид	Исследованный локус	Число аллелей
Clupeiformes	Salmonidae	Salvelinus leucomaenis	Сывороточный альбумин	2
			Тетразолиевая оксидаза	2
		Oncorhynchus nerka	Лактатдегидрогеназа	2 в локусе B
			Фосфоглюкомутаза	2
			A-система групп крови	2
		Oncorhynchus keta	Лактатдегидрогеназа, 8 локусов	2 в локусе A 2 в регуляторном локусе для ЛДГ сыворотки
			Малатдегидрогеназа	3 в локусе S-МДГ
			α -Глицерофосфатдегидрогеназа, 2 локуса	2 в одном локусе
		Oncorhynchus gorbuscha	Лактатдегидрогеназа сыворотки	2 в регуляторном локусе
			Малатдегидрогеназа α -Глицерофосфатдегидрогеназа	3 в локусе S 2
		Oncorhynchus kisutsch	Трансферрин, 1 локус	3
			Фосфоглюкомутаза	2
		Oncorhynchus tshawytscha	Малатдегидрогеназа, 3 локуса	2 в локусе S-МДГ

Фенотипы (генотипы), найденные в популяциях	Метод	Источник
<i>C, CD, DD</i>	Э/ф в агаровом геле	Payne et al., 1971 Салменкова и Волохонская, 1973
<i>FF, FS, SS</i>	Э/ф в акриламидном геле	Те же
<i>BB, B' B', BB'</i>	Э/ф в крахмальном геле	Hodgins et al., 1969
<i>AA, AB, BB</i>	То же	Utter a. Hodgins, 1970
<i>AA, Aa, aa</i>	Нормальная свиная сыворотка	Ridgway et al., 1959
<i>AA, AA', A' A'</i> <i>FF, FS, SS</i>	Э/ф в акриламидном геле Э/ф в агаровом геле	Алтухов и др, 1969, а,б; 1970 Те же
<i>AA, AB, AC</i>	Э/ф в акриламидном геле	Слынько, 1971 Numachi, 1972
<i>AA, AB, BB</i>	То же	Алтухов и др., 1972
<i>FF, FS, SS</i>	Э/ф в агаровом геле	Алтухов и др., 1969а, 1970
<i>AA, AB, AC</i> <i>FF, FS, SS</i>	Э/ф в акриламидном геле То же	Слынько, 1971 Слынько, 1972
<i>AA, AB, BB, AC, BC, CC</i>	Э/ф в крахмальном геле	Utter et al., 1970
<i>AA, AB, BB</i>	То же	Салменкова и Волохонская, 1973
<i>AA, AB, BB, B' B' AB', BB'</i>	»	Bailey et al., 1969

Отряд	Семейство	Вид	Исследованный локус	Число аллелей
Clupeiformes	Coregonidae	Coregonus clupeaformis	Лактатдегидрогеназа, 4 локуса	2 в локусе <i>H</i>
		Coregonus lavaretus	Глицерол-3-фосфатдегидрогеназа, 3 локуса	2 в локусе <i>A</i> и 3 в локусе <i>B</i>
			Аспаргатамино-трансфераза, 2 локуса	2 в одном локусе
			Сорбитолдегидрогеназа	2
	Osmeridae	Hypomesus olidus	Эстераза эритроцитов	4
			Эстераза мышц, 3 локуса	4 в <i>I</i> локусе 2 в <i>III</i> локусе
			Фосфоглюкомутаза	2
			Лактатдегидрогеназа, 2 локуса	2 в локусе <i>B</i>
			α -Глицерофосфатдегидрогеназа	3
			Малатдегидрогеназа	2
			6-фосфоглюконатдегидрогеназа	3
			Тетразолиевая оксидаза	2
	Hypomesus pretiosus	Изоцитратдегидрогеназа, 2 локуса	2 в локусе <i>S ИДГ</i>	
Osmerus eperlanus	α -Глицерофосфатдегидрогеназа, 3 локуса	По 2 в каждом локусе		

Фенотипы (генотипы), найденные в популяциях	Метод	Источник
<i>FF, FS, SS</i>	Э/ф в крахмальном геле	Clayton a. Franzin, 1970
14 фенотипов	То же	Clayton et al., 1973
2 фенотипа		Schimdtke a. Engel, 1972
<i>AAAA, AAAA', AAA' A'</i>		Engel et al., 1970
5 фенотипов	Э/ф в акриламидном геле	Салменкова и Волохон- ская, 1973
6 фенотипов 5 фенотипов	То же »	Те же »
<i>AA, AB, BB</i>	»	»
<i>BB, BB', B' B'</i>	»	»
<i>AA, AA', A' A', AA''</i>	»	»
<i>AA, AB, BB</i>	»	»
<i>FF, FM, MM, FS</i>	»	»
<i>AA, AA'</i>	»	»
<i>FF, FS, SS</i>	Э/ф в крахмальном геле	Quiroz—Gutierrez a. Ohno, 1970
<i>AABC, AA' BC, ABB' C, ABCC'</i>	То же	Engel et al., 1971, 6

Отряд	Семейство	Вид	Исследованный локус	Число аллелей
Clupeiformes	Engraulidae	Engraulis mordax	Лактатдегидрогеназа, 2 локуса <i>A</i> и <i>B</i>	2 в локусе <i>A</i>
		Engraulis encrasicolus	<i>A</i> -система групп крови	3
Cypriniformes	Catostomidae	Catostomus catostomus	Миогены	2
		Catostomus commersoni	Сывороточный трансферрин	2
		Catostomus clarkii	Сывороточная эстераза	2
		Jctiobus cyprinellus	Сывороточный трансферрин Эстераза сыворотки	2 2
	Cyprinidae	Alburnus lucidus	Сывороточная эстераза	2
		Leuciscus rutilus (Rutilus rutilus)	То же	2
			6-Фосфоглюконатдегидрогеназа	3
			Аспаргатминотрансфераза, 2 локуса <i>S</i> и <i>M</i>	3 в локусе <i>S</i>
			<i>R</i> -система групп крови Сорбитолдегидрогеназа	Нет данных 3
			НАДФ-изоцитратдегидрогеназа, 4 локуса	2 в локусе <i>S</i>
		Tinca tinca	Сорбитолдегидрогеназа	3

Фенотипы (генотипы), найденные в популяциях	Метод	Источник
$A^1 A^1, A^1 A^2, A^2 A^2$	Э/ф в крахмальном геле	Klose et al., 1968 Ohno et al., 1968
$A_1, A_{1,2}, A_2, A_0$	Нормальные лошадиная и свиная сыворотки, иммунная сыворотка кролика	Алтухов, Лиманский и др., 1969 а
AA, AB, BB	Э/ф в крахмальном геле	Tsuyuki et al., 1967
AA, AB, BB	То же	Besmish a. Tsuyuki, 1971
$EsI-a, EsI-b, EsI-ab$		Koehn a. Rasmussen, 1967
Tf_a, Tf_{ab}, Tf_b $EsII-a, EsII-ab, EsII-b$	Э/ф в крахмальном геле То же	Koehn a. Johnson, 1967 Те же
FF, FS, SS	»	Nyman, 1965, 1966
FF, FS, SS	»	Тот же
A, A', A'' AA'', A', A''	»	Klose a. Wolf, 1970; Klose et al., 1969
$AA, AA', A' A', AA''$	»	Schmidtke a. Engel, 1972
R^+, R^- AA, AA', AA''	Экстракт семян <i>Vicia faba</i> L. Э/ф в крахмальном геле	Балахнин и Потапов, 1963 Engel et al., 1971b
2 фенотипа	То же	Те же
$AA, AA', A' A', AA''$		

Отряд	Семейство	Вид	Исследованный локус	Число аллелей
Cypriniformes	Cyprinidae	<i>Tinca tinca</i>	Аспартамино-трансфераза, два локуса <i>S</i> и <i>M</i>	2 в локусе <i>S</i>
		<i>Abramis blicca</i>	Сывороточная эстераза	2
		<i>Barbus tetrazona</i>	6-Фосфоглюконат-дегидрогеназа	3
		<i>Barbus barbus</i>	НАДФ-изоцитрат-дегидрогеназа, 4 локуса	2 в локусе <i>S</i>
		<i>Carassius auratus</i>	6-Фосфоглюконат-дегидрогеназа, 2 локуса— <i>A</i> и <i>B</i>	3 в локусе <i>B</i>
			Сорбитолдегидрогеназа	2
			НАДФ-изоцитрат-дегидрогеназа, 4 локуса	2 в локусе <i>S</i> -JDH-2
			Система групп крови	Нет данных
		<i>Cyprinus carpio</i>	Сывороточные трансферрины	3
			НАДФ-изоцитрат-дегидрогеназа, 4 локуса	3 в локусе <i>S</i> -JDH-I 2 в локусе <i>S</i> -JDH-II
			Аспартамино-трансфераза, 2 локуса <i>A</i> и <i>B</i>	3 в локусе <i>A</i>
		<i>Rhinichthys cataractae</i>	Лактатдегидрогеназа, 2 локуса <i>M</i> и <i>H</i>	2 в локусе <i>M</i> ₃

Фенотипы (генотипы), найденные в популяциях	Метод	Источник
AA, AA'	Э/ф в крахмальном геле	Schmidtke a. Engel, 1972
SS, FS	То же	Nyman, 1969
AA, BB, CC, AC, BC		Bender a. Ohno, 1968
2 фенотипа	»	Engel et al., 19716
AB ³ /AB ³ , AB ² /AB ² AB ¹ /AB ² , AB ¹ /AB ³ , AB ² /AB ³	»	Те же
S ^A /S ^A , S ^A /S ^B S ^B /S ^B		Chyi-chyang Lin et al., 1969
JDH-2 aa, JDH-2 ab, JDH-2-bb	»	Quiroz-Gutierrez a. Ohna, 1970
Шесть феногрупп, вы- являемых путем абсорбции	Изоммунная сыворотка	Hildemann, 1956
6 фенотипов	Э/ф в крахмальном геле	Creysse et al., 1964, 1966
	То же	Quiroz-Gutierrez a. Ohno, 1970
Три фенотипа AB, AA''B, AA''B	»	Schmidt ke, Engel, 1972
MM, MM'	»	Clayton a. Gee, 1969

Отряд	Семейство	Вид	Исследованный локус	Число аллелей
Cypriniformes	Cyprinidae	Pseudorasbora parva	Лактатдегидрогеназа, 2 локуса	2 в локусе A
	Amiuridae	Ictalurus nebulosus	Гемоглобин Система групп крови	2 3
Characini-formes	Characiniidae	Astyanax mexicanus	α-Глицерофосфатдегидрогеназа	4
			Пептидаза	2
			6-Фосфоглюконатдегидрогеназа	2
			Фосфоглюкомутаза	6
			Фосфогексозоизомераза, 2 локуса	3 в локусе I 6 в локусе II
			Аспаргатамино-трансфераза	3 в локусе 1
			Эстераза, 3 локуса	4 в локусе 2 2 в локусе 1 4 в локусе 2 7 в локусе 3 2 в локусе 1
			Малатдегидрогеназа, 2 локуса	
			Изоцитратдегидрогеназа	3
			Лактатдегидрогеназа, 2 локуса	3 в локусе 1 2 в локусе 2
Anguilliformes	Anguillidae	Anguilla anguilla	Сывороточный трансферрин	3
				4
			Эстераза	2
		Anguilla rostrata	Гемоглобин	2
Gadiformes	Gadidae	Gadus morhua	Гемоглобин, 2 локуса	2 в локусе I
			Сывороточный трансферрин	5
			Сывороточный альбумин	2
				2

Фенотипы (генотипы), найденные в популяциях	Метод	Источн
<i>N, I, E</i>	Э/ф в крахмальном геле	Numachi, 1972 б
3 фенотипа 1; 2; 1—2; «—»	То же Изоагглютинация	Callegarini, 1966 Cushing a. Durall, 1957
Не указаны » » » » » » »	Э/ф в крахмальном геле То же » » » » » » » » »	Avisé a. Selander, 1972 Те же » » » » »
<i>A, B, AB, AC, BC</i>	Э/ф в крахмальном геле	Fine et al., 1964
7 фенотипов	Э/ф на бумаге и в крахмальном геле	Drilhon et al., 1966; Fine et al., 1966
Фенотипы не обозначены	Э/ф в крахмальном геле	Pantelouris a. Payne, 1968
3 фенотипа	Э/ф в агаровом геле	Sick et al., 1967
<i>HbI-1, HbI-2, HbI-1-2</i>	То же	Sick, 1961
<i>A, B, C, AB, BC, AC, AD, BD, CD, C₁C</i>	Э/ф в крахмально-агаровом геле	Möller, 1966a, Möller a. Naevdal, 1967a, b
3 фенотипа, не обозначенные автором	Э/ф в крахмальном геле	Nyman, 1965/66
То же	Э/ф в агаровом геле	Ullrich, 1968

Отряд	Семейство	Вид	Исследованный локус	Число аллелей
Gadiformes	Gadidae	Gadus morhua	Лактатдегидрогеназа, предполагается 5 локусов предполагается 3 локуса	4 в локусе B 2 в локусе H (соответствует B)
		Gadus pollachius	Сывороточный трансферрин Гемоглобин	2 2
		Gadus virens	Гемоглобин	2
			Сывороточный трансферрин	3
		Gadus merlangus	Сывороточный трансферрин Гемоглобин	2
				2
		Gadus aeglefinus	Гемоглобин	2
			Сывороточный трансферрин	3
		Gadus potassou	Гемоглобин	2
		Molva molva	»	2
		Molva byrkelang	»	2
		Brosme brosme	»	2
		Merluccius bilinearis	Лактатдегидрогеназа	2 в локусе B
		Merluccius productus	То же	2 в локусе A
Сывороточный трансферрин	4			
Миогены	2			

Фенотипы (генотипы), найденные в популяциях	Метод	Источник
<i>BB, B' B', BB', BB''</i> <i>BB'''</i> <i>FF, FS, SS</i>	Э/ф в крахмальном геле То же	Odense et al., 1969 Lush, 1970
<i>AA, AB, BB</i> <i>HbI-1, HbI-1-2</i>	Э/ф в крахмально-агаровом геле Э/ф в агаровом геле	Möller et al., 1966; Möller a. Naevdal, 1968
<i>HbI-1, HbI-1-2</i>	То же	Те же
<i>AA, AB, AA'</i>	Э/ф в крахмально-агаровом геле	Möller et al., 1966; Möller a. Naevdal, 1966 в
<i>A, B, AB</i> <i>HbI-1, HbI-1-2, HbI-2</i>	То же Э/ф в агаровом геле	Möller et al., 1966; Sick, 1961
<i>HbI-1, HbI-1-2</i>	То же	Möller a. Naevdal, 1968
<i>IV, III, II, II—III,</i> <i>II—IV, III—IV</i>	Э/ф в крахмально-агаровом геле	Möller et al., 1966
<i>HbI-2, HbI-1-2</i>	Э/ф в агаровом геле	Möller a. Naevdal, 1968
<i>HbI-1, HbI-1-2, HbI-2</i>	То же	Те же
То же	»	»
»	»	»
<i>BB, BB'</i>	Э/ф в крахмальном геле	Markert a. Faulhaber, 1965
<i>AA, A' A', A' A</i>	То же	Utter a. Hodgins, 1969a
<i>AA, BB, AB, AC, BC,</i> <i>AD</i>	»	Utter, 1969
<i>AA, BB, AB</i>	»	Utter a. Hodgins, 1969

Отряд	Семейство	Вид	Исследованный локус	Число аллелей
Gadiformes	Gadidae	Merluccius productus	Эстераза, 3 локуса	2 в <i>EsI</i> 2 в <i>EsIII</i> 5 в <i>EsII</i>
Beloniformes	Scomberosocidae	Cololabis saira	Малатдегидрогеназа, 2 локуса— А и В	2 в локусе В
Perciformes	Pereidae	Acerina cernua	Сывороточная эстераза	2
		Stizostedion vitreus	Миогены	2
			Малатдегидрогеназа, 3 локуса	3 в локусе С
	Gobiidae	Gobius jozo	Гемоглобин	3
	Cybiidae	Sarda chiliensis	Трансферрин	2
	Scorpaenidae	Sebastes mentella	Сывороточный альбумин	2
			Сывороточный гаптоглобин	3
			А-система групп крови	2
		Sebastes marinus	Сывороточный альбумин	2
			Сывороточный гаптоглобин	3
Sebastodes crameri		Гемоглобин	2	
Anoplopomidae	Anoplopoma fimbria	Миогены	2	

Фенотипы (генотипы), найденные в популяциях	Метод	Источник
<i>Esl-b, Esl-d, Esl-bd</i> То же <i>bb, dd, cc, bd, bc, cd,</i> <i>ab, ad, ae, be, de</i>	Э/ф в крахмальном геле » »	Utter et al., 1970 » »
<i>N, S, NS</i>	»	Numachi, 1970
<i>FF, FS, SS</i>	»	Nyman, 1965, 1966, 1969
<i>A, B, AB</i>	»	Uthe et al., 1966
<i>C¹ C¹, C¹ C², C¹ C³, C² C², C² C³, C³ C³</i>	»	Clayto et al., 1971
6 фенотипов		Raunich et al., 1966a; Raunich et al., 1967
<i>FF, GG, FG</i>		Barret a. Williams, 1967
<i>AA, AB, BB</i>	Э/ф в агаровом геле	Altukhov a. Nefyodov, 1967
<i>A, AB, B, O</i>	Э/ф в крахмальном геле	Nefyodov, 1971
<i>A₁, A₂</i>	Иммунные сыворотки кролика	Sindermann, 1961a
<i>AA, AB, BB</i>	Э/ф в агаровом геле	Altukhov a. Nefyodov, 1967
<i>A, AB, B, O</i>	Э/ф в крахмальном геле	Nefyodov, 1971
<i>A, B, AB</i>	То же	Westrheim a. Tsuyuki, 1967
<i>A, B, AB</i>	»	Tsuyuki a. Roberts, 1969

Отряд	Семейство	Вид	Исследованный локус	Число аллелей
Perciformes	Cottidae	Myoxocephalus quadricornis	Пероксидаза	2
	Scombridae	Scomber scomber	Сывороточная эстераза	6
	Zoarcidae	Zoarces viviparus	Фосфоглюкомутаза, 3 локуса	3 в I локусе
			Эстераза, 3 локуса	2 (3) в I локусе, 2 во II локусе
	Thunnidae	Thunnus obesus	Эстераза сыворотки	3
			То же	2
			АВО—система групп крови	3
		Thunnus maccoyii	Эстераза сыворотки	4
			Трансферрин	2
		Thunnus albacares	Эстераза сыворотки	2
			Трансферрин	2
			То же	3
			β -Глобулин	2
		Thunnus thynnus	Thunnus thynnus	Тетразолиевая оксидаза
	Thunnus alalunga	Thunnus alalunga	Трансферрин	3

Фенотипы (генотипы), найденные в популяциях	Метод	Источник
<i>F, S, FS</i>	Э/ф в крахмальном геле	Nyman a. Westin, 1968
24 фенотипа	Э/ф в крахмальном и крахмально-агаровом гелях	Jamieson et al., 1971
$1^1, 1^{1+2}, 1^2$ $1^{1+3}, 1^{2+3}$	Э/ф в крахмальном геле	Hjorth, 1971
Фенотипы не обозначены 1—1, 1—2, 2—2	То же »	Simonsen, Frydenberg, 1972
$E_{1-2}^b, E_{2-2}^b, E_{2-3}^b, E_{3-3}^b,$ E_0^b $E_{bb} 1-1, E_{bb} 1-2$		Sprague, 1967 Fujino a Kang, 1968a
<i>A, B, AB, O</i>	Нормальные сыворотки АВО—системы групп крови человека	Sprague et al., 1962
$E_0^{bf}, E_{1-2}^{bf}, E_{2-2}^{bf}, E_{2-3}^{bf},$ $E_{3-3}^{bf}, E_{3-4}^{bf}$	Э/ф в крахмальном геле	Sprague, 1967
2 фенотипа	То же	Fujino a. Kang, 1968b
E_{2-2}^y, B_{2-3}^y	»	Sprague, 1967; Fujino a. Kang, 1968a
<i>AA, BB, AB</i>	»	Barrett a. Tsuyuki, 1967
5 фенотипов		Fujino a. Kang, 1968a
3 фенотипа		Sprague a. Fujino, 1965
<i>FF, FS, SS</i>	»	Edmunds a. Simmons, 1971
6 фенотипов, не обозначены	»	Barett a. Tsuyuki, 1967

Отряд	Семейство	Вид	Исследованный локус	Число аллелей
Perciformes	Thunnidae	Thunnus alalunga	Эстераза сыворотки	2 в Пацифике 3 в Атлантике
			Tg-система групп крови	3
		Paratunnus mebachi	Tg-система групп крови	3
			X-система групп крови	Полиалельная
		Katsuwonus pelamis	Эстераза сыворотки	3
			β -Глобулин	2
			Трансферрин	3
			То же	3
			Эстераза сыворотки, 3 локуса	7 (1 нулевой) в локусе E1b 4 в локусе E111
			6-Фосфоглюконат-дегидрогеназа	4
			α -Глицерофосфат-дегидрогеназа	3

Фенотипы (генотипы), найденные в популяциях	Метод	Источник
1—2, 2, 2—3	Э/ф в крахмальном геле	Fujino a. Kang, 1968a
<i>Tg-1, Tg-2, Tg-1-2, Tg-0, Tg-1-3, Tg-1-2-3</i>	Иммунные сыворотки кролика, экстракты семян <i>Lablab vulgaris, Virgaria divaricata, Ginkgo biloba, Glicine max</i> Нормальные сыворотки рыб <i>Eumakaria nigra, Marlina marlina</i>	Suzuki, 1961, 1962, 1968, 1967 Suzuki et al., 1959
4 фенотипа	Иммунная сыворотка кролика	Suzuki, 1961, 1962
Девять феногрупп	Экстракты семян <i>Lablab vulgaris, Venerupis semi-decusata</i> Нормальные сыворотки <i>Eumakaria nigra, Marlina marlina</i>	Suzuki, 1961, 1962, 1967
$E_{sy}^1, E_{sy}^2, E_{sy}^3, E_{sy}^{1-2}, E_{sy}^{1-3}, E_{sy}^{2-3}$	Э/ф в крахмальном геле	Fujino a. Kang, 1968b
3 фенотипа	То же	Sprague a. Fujino, 1965
<i>CC, DD, EE, CD, CE, DE</i>	»	Barrett a. Tsuyuki, 1967
$T_{sj}^1, T_{sj}^2, T_{sj}^3, T_{sj}^{1-2}, T_{sj}^{1-3}, T_{sj}^{2-3}$	»	Fujino a. Kang, 1968a
Нет данных <i>EIII-1, EIII-2, EIII-3, EIII-4</i>	» »	Mc Cabe a. Dean, 1970
<i>AA, AB, AC, AD</i>	»	Mc Cabe et al., 1970
<i>AA, AB, AC</i>	»	Те же

Отряд	Семейство	Вид	Исследованный локус	Число аллелей
Perciformes	Thunnidae	Katsurwonus pelamis	В-система групп крови	<i>E</i> , <i>K</i> ₁ , <i>K</i> ₂
			<i>y</i> -система групп крови	Полиаллельна
Cyprinodontiformes	Cyprinodontidae	Fundulus heteroclitus	Лактатдегидрогеназа, 3 локуса <i>A</i> , <i>B</i> , <i>E</i>	2 в локусе <i>E</i> , 2 в локусе <i>B</i> , 2 аллеля в локусе <i>A</i>
			Малатдегидрогеназа	2 аллеля
			Эстераза	3 в локусе <i>Es</i> ₂
	Poeciliidae	Poeciliopsis monacha	Лактатдегидрогеназа, 3 локуса	2 в локусе <i>E</i>
		Poeciliopsis lucida	То же	То же
Pleuronectiformes	Pleuronectidae	Pleuronectes flesus	Плазменная эстераза	Полиаллельный локус
		Pleuronectes platessa	То же	То же
			Сывороточные трансферрины	»
		Hypoglossus stenolepis	То же	4
Selachiiformes	Squalidae	Squalus acanthias	S-система групп крови	3
	Rajidae	Raja ocellata	SK-система групп крови	3

Фенотипы (генотипы), найденные в популяциях	Метод	Источник
E^+ , E^- K_1 , K_2 «—»	Экстракт семян <i>Virgaria</i> sp., иммунная сыворотка кролика	Sprague a. Holloway, 1962
15 фенотипов	То же	Fujino a. Kazama, 1968
E , EE^1 —два фенотипа, не обозначенные автором, BB , BB' , $B' B'$, AA , AA'	Э/ф в крахмальном геле	Whitt, 1970a; Massaro a. Booke, 1972
3 фенотипа	То же	Whitt, 1970b
То же	»	Holmes a. Whitt, 1970
EE , EE' , $E' E'$	»	Vrijenhoek, 1972
EE , EE'' , $E'' E''$	»	То же
H, L , HL , LO , HO , GL , CL , CH	»	de Ligny, 1968
TN , TN , GL	»	То же
F , S , M , FS , FM , SM	»	de Ligny, 1966
AA , BB , CC , AB , AC BC , AD , BD	»	Tsuyuki et al., 1969
$S-1$, $S-2$, $S-1-2$, $S-0$	Изоагглютинация, иммунная сыворотка кролика	Sindermann a. Mairs, 1961
SK_a , SK_b , SK_o	Изоагглютинация	Sindermann a. Honey, 1964

Приложение 2. Генетический мономорфизм в природных популяциях различных видов

Исследованные виды	Исследованные белки	Географическая локализация проб	Число исследованных особей	Метод	Источник
Насекомые <i>Drosophila pseudoobscura</i>	Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа; α-глицерофосфатдегидрогеназа и др.	Флагстафф (Аризона); Мазер, Виддроз, Беркли (Калифорния); Кимаррон (Колорадо); Богота (Колумбия)	43 линии по 15—20 особей из каждой	Электрофорез в крахмальном геле	Hubby a. Lewontin, 1966; Lewontin a. Hubby, 1966
Молоски <i>Anadara trapezia</i>	Гемоглобин ¹	Побережье Австралии; 7 популяций, удаленных друг от друга на сотни миль	1224	Электрофорез в целлюлозно-ацетатных мембранах	Nicol a. O'Gower, 1967; O'Gower a. Nicol, 1968
<i>Unio pictorum</i>	Миогены	Реки: Ока, Рожая, Истра, Каширка, Медведица, Днепр	217	Электрофорез в крахмальном и полиакриламидном гелях	Логвиненко и Кодолова, 1971 а, б
<i>Unio tumidus</i> <i>Anodonta piscinalis</i>	То же »	То же »	232 265	То же »	Они же »
Ракообразные <i>Mysis relicta</i>	Эстераза	Два озера в Швеции	430	Электрофорез в крахмальном геле	Fürst a. Numan, 1969
Рыбы <i>Anguilla</i>	Гемоглобин ¹	Воды Дании, Швеции, Греции; различные локальности в Северной Америке	1514	Электрофорез в агаровом геле	Sick et al., 1962, 1967

Исследованные виды	Исследованные белки	Географическая локализация проб	Число исследованных особей	Метод	Источ
<i>Oncorhynchus nerka</i>	Миогены, гемоглобины	Более 25 локальностей из разных рек Северной Америки и Азии, включая полностью изолированные популяции; практически весь ареал вида	> 1000	Электрофорез в агаровом и крахмальном гелях	Ridgway, 1964; Tsuyuki a. Roberts, 1966, Tsuyuki et al., 1965a, в; 1966; Уатапака et al., 1965a, в; 1967. Наши данные
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	Гемоглобины Лактатдегидрогеназа сыворотки крови ²	Популяции рек Сахалина, Камчатки, Курильских островов, Японии — практически весь ареал вида	> 1000	Электрофорез в агаровом, крахмальном и акриламидном гелях	Наши данные Tsuyuki et al., 1965a, в; 1966; Tsuyuki a. Roberts, 1966; Уатапака et al., 1965a, в; 1967. Алтухов и др., 1970
<i>Oncorhynchus keta</i>	Гемоглобин Лактатдегидрогеназа сыворотки крови ²	Популяции рек Сахалина, Камчатки, Курильских островов, Японии, Северной Америки — практически весь ареал вида	> 1000	Электрофорез в агаровом, крахмальном и акриламидном гелях	Наши данные, Tsuyuki et al., 1965a, в; 1966; Уатапака et al., 1967
			> 3000	То же	Наши данные

Исследованные виды	Исследованные белки	Географическая локализация проб	Число исследованных особей	Метод	Источник
<i>Gadus morhua</i>	Гемоглобин ¹	Десятки популяций в Северной Атлантике—практически весь ареал вида	>10 000	Электрофорез в агаровом геле	Sick, 1965а, в; Frydenberg et al., 1965; Möller, 1968; de Ligny, 1969
<i>Catostomus insignis</i> , <i>C. bernardini</i> , <i>C. latipinnis</i> , <i>C. tahoensis</i> , <i>C. macrocheilus</i> ; <i>C. ardens</i>	Эстераза ³ сыворотки крови	11 локальностей в связанных и разобщенных притоках системы р. Колорадо	Несколько сотен	Электрофорез в крахмальном геле	Koehn a. Rasmussen, 1967
Амфибии <i>Acris crepitans</i>	Альбумин крови, гемоглобин, глобулиновый полипептид № 4	27 локальностей в Северной Америке	392 299	То же	Dessauer a. Nevo, 1969
<i>Desmognathus</i> , четыре вида саламандр	Гемоглобин	15 локальностей в Северной Америке	190		Schontz, 1968
Рептилии Несколько видов сем. Iguanidae	Лактатдегидрогеназа эритроцитов, гемоглобин	9 островов в Карибском море, Антильские острова, южная часть Северной Америки, Южная Америка	281		Gorman a. Dessauer, 1965, 1966
Птицы. Представители разных отрядов	Кристаллины, миогены, гемоглобин, альбумины	Нет данных ⁴	Нет данных	Электрофорез в агаровом и крахмальном гелях	Gysels, 1963; Maxwell et al., 1963; Beckman, Nilson, 1965

Исследованные виды	Исследованные белки	Географическая локализация проб	Число исследованных особей	Метод	Источник
Млекопитающие <i>Mus musculus</i> , 23 вида летучих мышей сем. Emballuridae, Natalidae, Phyllostomatidae и др.	6-Фосфоглюконат-дегидрогеназа Гемоглобин	Нет данных Более 60 точек ареала	> 1000 > 200	Электрофорез в крахмальном геле Электрофорез в крахмальном геле; фингерпринт	Олно, 1970 Mitchill, 1970; Mapwell a. Kerst, 1965
<i>Homo sapiens</i>	Карбоангидраза II эритроцитов Диафораза эритроцитов Гексокиназа эритроцитов	Разные популяции европеоидов и негроидов То же	Несколько сотен То же	Электрофорез в крахмальном геле То же	Taschian et al., 1968; Brewer a. Sing, 1969. Brewer et al., 1967; Brewer a. Sing, 1969. Eaton et al., 1966; Brewer et al., 1967; Brewer a. Sing, 1969

1 Второй locus полиморфен.

2 Наблюдается полиморфизм по гену-регулятору (Алтухов и др. 1970).

3 Константно поддерживается генотип, тождественный гетерозиготе в близкородственном полиморфном виде.

4 В этих работах указания на отсутствие индивидуальных вариаций содержатся лишь в тексте.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Абакумов В. А. Сезонные расы проходных рыб.—«Вопросы ихтиологии», 1961, т. 17, с. 179—190.
- Александров А. И. Анчоусы Азово-Черноморского бассейна, их происхождение и таксономические обозначения.—«Труды Керченск. науч. рыбохоз. ст.», 1927, т. 1, вып. 2—3.
- Алтухов Ю. П. Об иммуногенетическом подходе к проблеме внутривидовой дифференциации у рыб.—В кн.: Успехи современной генетики. М., 1969а, вып. 2, с. 161—195.
- Алтухов Ю. П. О соотношении моно- и полиморфизма гемоглобинов в микроэволюции рыб. ДАН СССР, 1969б, т. 189, № 5, с. 1115—1117.
- Алтухов Ю. П. Генетика популяций рыб.—«Природа», 1971, № 3, с. 44—57.
- Алтухов Ю. П., Михалев Ю. А. Различия в размерных соотношениях отолитов «крупной» и «мелкой» черноморских ставрид, определенных по признаку клеточной теплоустойчивости.—В кн.: Вопросы физиологии рыб Черного и Азовского морей, М., 1964, с. 23—29.
- Алтухов Ю. П., Рычков Ю. Г. Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность и изменчивость.—«Журнал общей биологии», 1970, т. 31, № 5, с. 507—526.
- Алтухов Ю. П., Ратькин Э. В. Исследование генотипической обусловленности индивидуальной изменчивости теплоустойчивости изолированных клеток.—«Цитология», 1968, т. 10, № 12, с. 1546—1554.
- Алтухов Ю. П., Апекин В. С., Лиманский В. В. Основные принципы исследования внутри и межвидовой дифференциации рыб серологическими методами.—В кн.: Вопросы физиологии рыб Черного и Азовского морей, М., 1964, с. 53—71.
- Алтухов Ю. П., Нефедов Г. Н., Паюсова А. Н. Цитофизиологический анализ дивергенции золотистого и клюворылого окуней Северо-Западной Атлантики.—В кн.: Изменчивость теплоустойчивости клеток животных в онто- и филогенезе, Л., 1967, с. 82—98.
- Алтухов Ю. П., Рычков Ю. Г. Генетический мономорфизм видов и его возможное биологическое значение.—«Журнал общей биологии», 1972, т. 33, № 3, с. 281—300.
- Алтухов Ю. П., Салменкова Е. А., Сачко Г. Д. Дупликация и полиморфизм генов лактатдегидрогеназы у тихоокеанских лососей. ДАН СССР, 1970, т. 195, № 3, с. 711—714.
- Андрияшев А. П. Рыбы северных морей СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954. 567 с.
- Астауров Б. Л. Экспериментальная полиплоидия и гипотеза непрямого (опосредованного партеногенезом) происхождения естественной полиплоидии.—«Генетика», 1969, т. 5, № 7, с. 129—148.
- A-система групп крови атлантической сельди.—«Генетика», 1968, т. 4, № 2, с. 155—167. Авт.: Ю. П. Алтухов, К. А. Трувеллер, В. С. Зенкин, Н. С. Гладкова.
- Балахин И. А., Потапов М. И. Выявление групповой дифференциации эритроцитов плотвы (*Rutilus rutilus* L.) геммагглютинами.—«Журнал общей биологии», 1963, т. 24, № 6, с. 428—434.
- Бараненкова А. С. Материалы к распределению морских окуней рода *Sebastes*. ДАН СССР, 1957, т. 113, № 2, с. 468—471.
- Баранов О. К. Иммунохимический анализ эволюции белков.—«Успехи современной биологии», 1972, т. 74, № 3, с. 420—438.
- Барсуков В. В. О систематических отношениях морских окуней рода

- Sebastes северо-западной части Атлантического
1968, т. 183, № 2, с. 479—482.
- Барсуков В. В., Захаров Г. П. Морфологические особенности американского морского окуня.—*Т*
№ 28, с. 143—173.
- Берг Л. С. Яровые и озимые расы у проходных
СССР. Отдел математич. и естеств. наук», 1934, Л
- Берстон М. Гистохимия ферментов. М., «Мир», 1
- Бойд В. Введение в иммунохимическую специфи-
186 с.
- Бородатов В. А., Травин В. И. Основные эт-
ваний по морскому окуню Северной Атлантики.—
исследования в морях европейского Севера, М., 1
- Брайцева О. А. Стратиграфия четвертичных отл
Камчатки, М., «Наука», 1968, 226 с.
- Буздалин Ю. И., Елизаров А. А. Гидрологи-
нах Ньюфаундлендских банок и Лабрадора.— В
следования в северо-западной части Атлантическ
с. 155—171.
- Вагнер Р. Митчел Г. Генетика и обмен веществ.
Виноградов К. А. К биологии северо-западной
«Зоол. журн.», 1956, т. 35, вып. 4, с. 492—500.
- Грабар П., Буртен П. Иммуноэлектрофоретическ
1963, 206 с.
- Данилевский Н. Н. Миграция черноморской
обулавливающие.— «Труды АзчерНИРО», 1958, в
- Данилевский Н. Н. О проникновении черноморс
море и сопутствующих условиях среды.— «Труд
вып. 18, с. 118—129.
- Данилевский Н. Н. Важнейшие факторы, опред
ны образования промысловых скоплений черномс
АзчерНИРО», 1964, вып. 22, с. 115—131.
- Даревский И. С., Куликова В. Н. Естестве
липлоидной группе кавказских скальных ящериц
тапп как следствие гибридизации между диплоид-
скими формами этого вида. ДАН СССР, 1964, т.
- Даревский И. С., Даниелян Ф. Д. Диплоиды
би в потомстве партеногенетических самок скальн
спаривающихся с самцами близких бисексуальны
1969, т. 184, № 3, с. 727—730.
- Дементьева Т. Ф., Танасийчук В. С. К в
в Баренцовом море.— «За рыбную индустрию
с. 40—43.
- Догель В. А., Быховский Б. Е. Паразиты ри
«Труды комплексного изучения Каспийского моря»
120.
- Дубинин Н. П. Генетико-автоматические процесс
ханизмы органической эволюции.— «Журнал экс
гян», 1931, № 7, с. 463—470.
- Дубинин Н. П. Эволюция популяций и ради
1966, 743 с.
- Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л. Генетика
М., «Наука», 1967, 591 с.
- Дубинин Н. П., Ромашов Д. Д. Генетическое с
люция.— «Биологический журнал», 1932, т. I, вы

- Захаров Г. П. О биологии золотистого окуня Западной Гренландии.— В кн.: Сов. рыбохоз. исследования в северо-западной части Атлантического океана, М., 1962, с. 319—330.
- Зернов М. С. Систематическая и биологическая характеристика воблы района, прилегающего к Мертвому Култуку.— В кн.: Заливы Каспийского моря. Астрахань, 1938, вып. 2, с. 35—54.
- Иммуногенетический анализ внутривидовой дифференцировки европейского анчоуса, обитающего в Черном и Азовском морях. Сообщение I.— «Генетика», 1969, т. 5, № 4, с. 50—64. Авт.: Ю. П. Алтухов, В. В. Лиманский, А. Н. Паюсова, К. А. Трувеллер.
- Иммуногенетический анализ внутривидовой дифференцировки европейского анчоуса, обитающего в Черном и Азовском морях. Сообщение II. Элементарные популяции и их место в генетико-популяционной структуре вида.— «Генетика», 1969, т. 5, № 5, с. 81—94. Авт.: Ю. П. Алтухов, В. В. Лиманский, А. Н. Паюсова, К. А. Трувеллер.
- Каравасев Г. А. Миграции воблы (*Rutilus rutilus caspicus* Jak.) в Северном Каспии.— «Труды ВНИРО», 1939, т. 10, с. 33—80.
- Карасев Б. Е., Саускан Е. И. Распределение донных рыб у Ньюфаундленда и Лабрадора и возможности прогнозирования промысловых концентраций.— «Труды АтлантНИРО», 1963, вып. 10, с. 124—141.
- Кирпичников В. С. К вопросу об образовании рас у рыб.— «Биол. журн.», 1933, т. 2, вып. 6, с. 609—627.
- Кирпичников В. С. Биолого-систематический очерк корюшки Белого моря, Чешской губы и р. Печоры.— «Труды ВНИРО», т. 2, 1935, с. 103—187.
- Кирпичников В. С. Экспериментальная систематика сазана (*Syrpinus sagrio* L.) — «Изв. АН СССР. Сер. биол.», 1943, № 4, с. 189—218.
- Кирпичников В. С. Общая теория гетерозиса.— «Генетика», 1967, № 10, с. 48—64.
- Кирпичников В. С. Современное состояние генетики рыб.— В кн.: Генетика, селекция и гибридизация рыб. М., 1969, с. 9—29.
- Кирпичников В. С. Биохимический полиморфизм и проблема так называемой недарвиновской эволюции.— «Успехи современной биологии», 1972, т. 74, вып. 2 (5), с. 231—246.
- Коновалов С. М. О возможности использования некоторых паразитов индикаторами локальных стад красной в море. Тезисы докладов молодых ученых ВНИРО, 1963, с. 13—14.
- Коновалов С. М. Дифференция локальных стад нерки. Л., «Наука», 1971, 229 с.
- Коновалов С. М. Структура изолята нерки озера Азабачьего.— «Журнал общей биологии», 1972, т. 33, № 6, с. 668—682.
- Корнилова В. П. Биология и промысел азовской хамсы.— «Труды АзчерНИРО», 1960, вып. 18, с. 50—67.
- Крогиус Ф. В., Крохин Е. М., Меншуткин В. В. Сообщество пелагических рыб озера Дальнего. Л., «Наука», 1969, 85 с.
- Крыхтин М. Л. О биологически однородных группах у дальневосточных лососей.— «Вопросы ихтиологии», 1958, вып. 10, с. 3—11.
- Кубанцев Б. С. О половом составе популяций у млекопитающих.— «Журнал общей биологии», 1972, т. 33, № 2, с. 196—204.
- Куприна Н. П. Стратиграфия и история осадконакопления плейстоценовых отложений Центральной Камчатки. М., «Наука», 1970, 186 с.
- Лебедев Н. В. К вопросу предсказания сроков миграции азовской хамсы.— «Учен. зап. Моск. гос. ун-та», 1939, т. 33, с. 257—295.
- Лебедев Н. В. Возможность предсказания сроков миграции азовской хамсы.— «Зоол. журнал», 1940, т. 19, вып. 4, с. 646—660.

- Лебедев Н. В. Элементарные популяции рыб.— «Зоол. журнал», 1946, т. 25, вып. 2, с. 121—135.
- Лебедев Н. В. Элементарные популяции рыб. М., «Пищевая промышленность», 1967, 211 с.
- Леванидов В. Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура.— «Известия ТИНРО», 1969, т. 67, с. 3—242.
- Лиманский В. В. Анализ внутривидовой дифференциации некоторых рыб Черного и Азовского морей при помощи реакции преципитации.— В кн.: Вопросы физиологии рыб Черного и Азовского морей. М., 1964, с. 31—39.
- Лиманский В. В. Серологический анализ внутривидовой дифференциации ставриды и анчоусов южных морей.— В кн.: Тезисы Всесоюз. совещания по экологической физиологии рыб. М., 1966, с. 3.
- Лиманский В. В., Паюсова А. Н. Об иммуногенетических отличиях элементарных популяций анчоуса.— «Генетика», 1969, т. 5, № 6, с. 109—118.
- Логвиненко Б. М., Кодолова О. П. О возможности дифференцирования видов моллюсков путем сравнения электрофореграмм миогенов. В кн.: Моллюски, пути, методы и итоги их изучения. Л., 1971а, с. 18—19.
- Логвиненко Б. М., Кодолова О. П. О возможности дифференцирования видов двустворчатых моллюсков путем сравнения электрофореграмм мышечных водорастворимых белков.— «Зоол. журнал», 1971б, т. 50, № 6, с. 923—925.
- Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М., ИЛ, 1957, 403 с.
- Майорова А. Н. Таксономическое положение хамсы, ловимой у берегов Грузии.— «Труды научной рыбохоз. станции Грузии», 1934, т. I, вып. 1, с. 7—19.
- Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М., ИЛ, 1957, 403 с.
- Майорова А. Н. Таксономическое положение хамсы, ловимой у берегов Грузии.— «Труды научной рыбохоз. станции Грузии», 1934, т. I, вып. 1, с. 7—19.
- Майорова А. Н. Биология и промысел черноморской хамсы. Симферополь, Крымиздат, 1951. 79 с.
- Майорова А. Н., Чугунова Н. И. Биология, распределение и оценка запаса черноморской хамсы.— «Труды ВНИРО», 1954, т. 28, с. 5—33.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов. М., ИЛ, 1947. 334 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., Мир, 1968. 598 с.
- Малюкина Г. А. Обоняние и его роль в поведении рыб.— «Итоги науки. Сер. биологическ.» М., 1969, с. 32—78.
- Месяцева Е. В. Треска тралового промысла Баренцева моря.— «Рыбное хозяйство», 1937, № 12, с. 12—18.
- Морозов А. В. К методике расовых исследований рыб вообще и воibly в частности.— «Труды Волго-Каспийской рыбохозстанции», 1932, 127 с.
- Наумов Н. П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных.— «Зоол. журнал», 1967, т. 46, вып. 10, с. 1470—1485.
- Нефедов Г. Н. Сывороточные гаптоглобины морских окуней рода *Sebastes*.— «Вестник Моск. ун-та», 1969, вып. 1, с. 104—107.
- Никольский Г. В. Об относительной стабильности вида и некоторых вопросах таксономии.— «Зоол. журнал», 1968, т. 47, вып. 6, с. 860—874.
- Никольский Г. В. Структура вида и некоторые вопросы изучения динамики стада рыб.— В кн.: Проблемы экологии. Томск, 1971, вып. 2, с. 19—24.

- Ниль Дж., Шелл. У. Наследственность человека. М., ИЛ, 1958. 388 с.
- Новожинов Ю. И. Соотношение полов — специфический параметр элементарной популяции.— «Журнал общей биологии», 1971, т. 32, № 1, с. 37—44.
- О числе мономорфных и полиморфных локусов в популяции кеты — одно-го из тетраплоидных видов тихоокеанских лососей.— «Генетика», 1972, т. 8, № 2, с. 251—259. Авт.: Ю. П. Алтухов, Е. А. Салменкова, В. Т. Омельченко, Г. Д. Сачко, В. И. Слынько.
- Панов Е. Н. Общение в мире животных. (Эволюционные и популяционные аспекты поведения животных), М., «Знание», 1970, сер. 8, вып. 1, с. 3—48.
- Паюсова А. Н. О методах наблюдения за молодью воблы и леща в элементарных популяциях.— «Труды совещаний ихтиологической комиссии АН СССР», 1961, вып. 13, с. 471—479.
- Паюсова А. Н. Опыт детального наблюдения за скотом молоди воблы (*Rutilus rutilus caspicus* Jak.) из ильменей в протоки дельты Волги.— «Вопросы ихтиологии», 1962, т. 2, вып. 3 (24), с. 467—472.
- Паюсова А. Н. О начальных этапах образования элементарных популяций у рыб.— «Зоол. журнал», 1965, т. 64, вып. 10, с. 1560—1575.
- Паюсова А. Н. Значение дифференциации личинок и стайного поведения для формирования элементарных популяций рыб.— В кн.: Поведение и рецепция рыб». М., 1967, с. 41—50.
- Паюсова А. Н., Нефедов Г. Н. Анализ теплоустойчивости изолированной мышечной ткани морских окуней рода *Sebastes* из Баренцева моря.— «Цитология», 1968, т. 10, № 1, с. 133—137.
- Петров В. В. О некоторых вопросах методики разграничения мелких таксономических единиц. Изд-во Ленингр. н.-и. ихтиол. ин-та, 1930, т. II, вып. 1, с. 112—128.
- Полморфизм изозимов лактатдегидрогеназы у кеты.— «Рефераты науч. работ Института бисл. моря», Владивосток, 1968, вып. 1, с. 15—18. Авт.: Ю. П. Алтухов, Е. П. Алтухова, Е. А. Салменкова, Г. Д. Сачко.
- Полянский Ю. И. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов морских рыб.— В кн.: Основные проблемы паразитологии рыб. Л., 1958, с. 55—89.
- Пузанов И. И. Анчоус.— «Учен. зап. Горьковского гос. ун-та», 1936, вып. 5. 101 с.
- Расовый состав трески Баренцева моря.— В кн.: Доклады 1-й сессии ГОИН. 1931, № 2, с. 49—58. Авт.: Т. Ф. Дементьева, Е. К. Плечкова, М. И. Розанова, В. С. Танасийчук.
- Рычков Ю. Г. Особенности серологической дифференциации народов Сибири.— «Вопросы антропологии», 1965, № 21, с. 18—33.
- Рычков Ю. Г. Реакция популяций на изоляцию.— В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1968. т. 1, с. 212—236.
- Рычков Ю. Г. Некоторые популяционно-генетические подходы к антропологии Сибири.— «Вопросы антропологии», 1969а, вып. 33, с. 16—33.
- Рычков Ю. Г. Антропология и генетика изолированных популяций. Изд-во МГУ, 1969б, 221 с.
- Рычков Ю. Г. К популяционной генетике коренного населения Сибири.— «Вопросы антропологии», 1969, № 31, с. 3—32.
- Рычков Ю. Г., Мовсесян А. А. Генетико-антропологический анализ распределения аномалий черепа у монголоидов Сибири в связи с проблемой их происхождения.— «Труды Моск. о-ва испытателей природы», 1972, т. 43, с. 114—132.
- Рычков Ю. Г., Шереметьева В. А. Популяционная генетика алеу-

- тов Командорских островов. Сообщение I.—«Вопросы антропологии», 1972 а, вып. 40, с. 45—70.
- Рычков Ю. Г., Шереметьева В. А. Популяционная генетика алеутов Командорских островов. Сообщение II.—«Вопросы антропологии», 1972 б, вып. 41, с. 3—35.
- Рычков Ю. Г., Шереметьева В. А. Популяционная генетика народов севера Тихоокеанского бассейна в связи с проблемами истории и адаптации населения.—«Вопросы антропологии», 1972 в, вып. 42, с. 3—30.
- Салменкова Е. А. Генетика изоферментов рыб.—«Успехи совр. биологии», 1973, т. 75, № 2, с. 217—235.
- Салменкова Е. А., Волохонская Л. Г. Биохимический полиморфизм в популяциях диплоидных и тетраплоидных рыб.—«Труды Всесоюз. совещан. по биохим. генетике рыб.», Л., 1973, с. 54—61.
- Сафьянова Т. Е., Ревина Н. И. К вопросу о разграничении крупной и мелкой ставриды по отолитам.—«Рыбное хозяйство», 1965, № 6, с. 17—22.
- Сергеева А. И. Качественная характеристика воibly *Rutilus rutilus caspicus* Jak. в западной и восточной частях Северного Каспия.—«Вопросы ихтиологии», 1963, т. 3, вып. 1 (26), с. 29—38.
- Серебровский А. С. Генетический анализ. М., «Наука», 1970. 342 с.
- Сидоренко И. Н. Распределение морского окуня-клювача (*Sebastes mentella* Travin) по глубинам в районе Северной Ньюфаундлендской банки.—В кн.: Материалы сессии Ученого Совета ПИНРО, Мурманск, 1967, с. 166—177.
- Сказкина Е. П. Различение азовской и черноморской хамсы по отолитам.—«Вопросы ихтиологии», 1965, т. 5, вып. 4 (37), с. 600—605.
- Слынько В. И. Полиморфизм изоферментов малатдегидрогеназы у тихоокеанских лососей.—«Научн. сообщ. Ин-та биол. моря», Владивосток, 1971, вып. 2, с. 207—211.
- Соколовская И. И. Преципитиновая реакция в гибридизации.—«Известия АН СССР. Сер. биол.», 1936, вып. 2—3, с. 465—491.
- Соколовская И. И. Серологические исследования при отдаленной гибридизации.—«Известия АН СССР. Сер. биол.», 1938, вып. 4, с. 947—957.
- Стрелков Ю. А. Эндопаразитические черви морских рыб Восточной Камчатки.—«Труды ЗИН АН СССР», 1956, т. 28, с. 147—196.
- Талиев Д. Н. Серологический анализ некоторых диких и одомашненных форм сазана (*Surpinus carpio* L.).—«Труды Зоол. ин-та», 1946, т. 8, вып. 1, с. 43—88.
- Тараненко Н. Ф. К динамике численности азовской хамсы.—«Труды АзчерНИРО», 1966, вып. 24, с. 3—29.
- Тарасевич М. Н. О структуре группировок китообразных. II. Структура группировок финвалов.—«Зоол. журнал», 1967, т. 66, вып. 3, с. 420—426.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., «Наука», 1969. 407 с.
- Тихонов В. Н. Генетические системы групп крови животных. Новосибирск, «Наука», 1966. 115 с.
- Токарев А. К. О стаях каспийской обыкновенной кильки. ДАН СССР, 1955, т. 100, № 6, с. 1187—1189.
- Травин В. И. Новый вид морского окуня в Баренцевом море (*Sebastes mentella* Travin sp. nov.). ДАН СССР, 1951, т. 77, с. 741—744.
- Травин В. И., Печеник Л. Н. Советские рыбохозяйственные исследования и промысел в Северо-Западной Атлантике.—В кн.: Сов. рыбохоз. исследования в северо-западной части Атлантического океана. М., 1962, с. 9—55.

- Уилкинсон Д. Изоферменты. М., «Мир», 1968, 220 с.
- Ушаков Б. П. О консервативности белков протоплазмы вида у пойкилотермных животных.— «Зоол. журнал», 1958, т. 37, вып. 5, с. 693—706.
- Ушаков Б. П. Физиология клетки и проблема вида в зоологии.— «Цитология», 1959а, т. 1, № 5, с. 541—545.
- Ушаков Б. П. Теплоустойчивость тканей — видовой признак пойкилотермных животных. — «Зоол. журнал», 1959 б, т. 38, вып. 9, с. 1292—1302.
- Факторы генетической дифференциации популяционной системы коренного населения Северной Азии. Сообщение I.— «Генетика», 1973, т. 9, № 2, с. 136—145. Авт.: Ю. Г. Рычков, О. Л. Русакова, М. П. Раппопорт, В. А. Шереметьева.
- Функциональное единство популяций.— «Журнал общей биологии», 1972, т. 33, № 1, с. 3—14. Авт.: С. С. Шварц, Э. Я. Гурвич, В. Г. Ищенко, В. Ф. Сосин.
- Фриз Г. де. Теория мутаций. Мутации и мутационные периоды в происхождении видов.— В кн.: Теория развития, Спб, 1904, 237 с.
- Фриз Г. де. Мутации и периоды мутаций при происхождении видов. Спб, 1912, 45 с.
- Фриз Г. де. Избранные произведения. М., Медгиз, 1932, 147 с.
- Частота генов сывороточной лактатдегидрогеназы в популяциях кеты и горбуши разных рек острова Сахалина.— «Рефераты науч. работ Ин-та биологии моря», Владивосток, 1968, вып. 1, с. 11—14. Авт.: Ю. П. Алтухов, Е. П. Алтухова, В. Н. Иванков, Е. А. Салменкова, Г. Д. Сачко.
- Чугунова Н. И. Рост и созревание воблы Северного Каспия в зависимости от условий откорма.— «Труды ВНИРО», 1951, т. 18, с. 153—170.
- Шеппард Ф. М. Естественный отбор и наследственность. М., «Просвещение», 1970, 216 с.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных.— «Труды ин-та экологии растений и животных», 1969, вып. 65, с. 175—198.
- Штерн К. Основы генетики человека. М., «Мир», 1965, 627 с.
- Шульман С. С. Паразитофауна сельди, корюшки и наваги Белого моря.— «Труды Карело-Финск. филиала АН СССР», 1956, т. 4, с. 50—67.
- Шульман С. С. Паразиты рыб восточной части Балтийского моря.— «Труды совещ. по болезням рыб», 1959, вып. 9, с. 184—187.
- Шульман С. С., Шульман Р. С. Паразиты рыб Белого моря. «Наука», М.—Л., 1953, 165 с.
- Эфроимсон В. П. Введение в медицинскую генетику. М., «Медицина», 1964, 490 с.
- Юровицкий Ю. Г. Об определении пола у рыб.— «Успехи современной биологии», 1966, т. 62, № 14, с. 148—160.
- Яковлева В. И. Изоферменты.— В кн.: Успехи биологической химии, 1968, вып. 9, с. 55—94.
- Янулов К. П. О группировках окуня-клювача (*Sebastes mentella* Travin) в Лабрадорско-Ньюфаундлендском районе.— В кн.: Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана. М., 1962 а, с. 285—296.
- Янулов К. П. Паразиты как индикаторы локальности стад морского окуня.— В кн.: Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана, 1962 б, с. 273—283.
- Abramoff P., Darnell R. M., Balsano J. S. 1968. Electrophoretic demonstration of the hybrid origin of the gynogenetic teleost *Poecilia formosa*. Amer. Nat., 102; 555—558.
- Altukhov Yu. P. a Nefejodov G. N. 1968. A study of blood serum protein composition by agar — gel electrophoresis in types of redfish (genus *Sebastes*). Internat. Commiss. N.W. Atl. Fish., Res. Bull., 5; 86—90.

- Altukhov Yu. P., Nefyodov G. N., Payusova A. N. 1968a. Thermostability of isolated muscle in determining the taxonomic relationship of the marnus — and mentella — types of the redfish (Sebastes). Internat. Commiss. N. W., Atl. Fish., Res. Bull., 5; 130—136.
- Altukhov Yu. P., Artemyeva K. F., Borisova I. V. a. Nefyodov G. N. 1968 b. Immunological analysis of serum proteins of redfish in connection with maturation. Internat. Commiss. N. W. Atl. Fish. Res. Bull., 5: 44—48.
- Altukhov Yu P. Recent physiological, biochemical and immunological studies on the problem of intraspecific differentiation in marie fish. 1971 b, Cons. Internat. Expl. Mer. Rapp. Proc. Verb., 161: 103—108.
- Altukhov Yu. P., 1970. Biochemical polymorphism in fishes and the problem of intraspecific differentiation. XIIth Internat. Conf. Anim. Blood Groups and Biochem. Polymorphisms, Yuly 6th—11th. Budapest.
- Altukhov Yu P. Genetische Forschungen an Meeresorganismen. Poseidon, 1972, 122, 2, 60—61.
- Aspinval N. and Tsuvuki H., 1968. Inheritance of muscle proteins in hybrids between the redside shiner (*Richardsonitus balteatus*) and the peamouth chub (*Mylocheilus caurinum*). J. Fish. Res. Bd. Canada, 25, 7: 1317—1322.
- Avise J. C., Selander R. K. 1972. Evolutionary genetics of cavedwelling fishes of the genus *Astyanax*. Evolution, 26, 1: 1—19.
- Baily G. S., Cocks C. T., Wilson A. C. 1969. Gene duplication in fishes: malate dehydrogenases of salmon and trout. Biochem. Biophys. Res. Commun., 34, 5: 605—612.
- Bailey G. S., Wilson A. C., Halver J. E. and Jonson C. L. 1970. Multiple forms of supernatant malate dehydrogenase in salmonoid fishes: biochemical, immunological and genetics studies. J. Biol. Chem., 245: 5927—5940.
- Baker C. M. A., Manwell C., 1967. Molecular genetics of avian proteins. VIII. Comp. Biochem. Physiol., 23, 1: 21—42.
- Baker C. M. A., Manwell C., Labisky R. F. and Harper J. A. 1966. Molecular genetics of avian proteins. V Comp. Biochem. Physiol., 17: 467—499.
- Barrett J. and Tsuyuki H. 1967. Serum transferrin polymorphism in some scombroid fishes. Copeia, 3: 551—557.
- Barret J. and Williams A. A. 1967. Soluble lens proteins of some scombroid fishes. Copeia, 2: 468—471.
- Beçak M. L., Beçak W. and Rabello M. N. 1966. Cytological evidence of constant tetraploidy in the bisexual South American frog *Odonophrynus americanus*. Chromosoma (Berl.), 19: 188—193.
- Beçak W., Beçak M. L., Lavalley P. and Schreiber G. S. 1967. Further studies on polyploid amphibians (Ceratophryidae). Chromosoma (Berl.), 23: 14—23.
- Beçak W., Beçak M. L., Schreiber G., Lavalley D., Flavia A. O. 1970. Interspecific variability of DNA content in amphibia. Experientia, 26: 204—206.
- Beckman L., Nilson L. R., 1965. Variation of serum enzymes in bird species and hybrids. Hereditas, 53, 1—2: 221—230.,
- Bender K. and Ohno S. 1968. Duplication of the autosomally inherited 6-phosphogluconate dehydrogenase gene locus in tetraploid species of cyprinid fish. Biochem. Genet. 2: 101—107.
- Ben-Tuvia A. 1963. Variation in vertebrae number of young *Sardinella aurita* in relation to temperature during spawning season.—«Rapp. proc. verb. reun. Cons. perm. inter. expl. mer., 17, 2: 313—318.

- Bird G. W. C. 1953. Some interrelationships of the erythrocytes of various species with plant agglutinins.—«Nature», 172, 4374: 401—402.
- Blaxter J. H. S. 1958. The racial problem in herring from viewpoint of recent physiological, evolutionary and genetical theory. Rapp. proc.-verb. reun. Cons. perm. intern. expl. mer., 143, 2: 10—19.
- Bouck G. E. and Ball R. C. 1968. Comparative electrophoretic patterns of lactate dehydrogenase in three species of trout.—«J. Fish. Res. Bd. Canada», 25, 7: 1323—1331.
- Boyd W. C. and Reguera H. M. 1949. Hemagglutinating substances for human cells in various plants.—«J. Immunol.», 62, 3: 333—339
- Brannon E. L. 1972. Mechanisms controlling migration of sockeye salmon fry. Internat. Pacific Salmon Fish. Comm., 21: 1—86.
- Brewer G. J., Eaton J. W., Knutsen C. A. and Beck C. C., 1967. A starch gel electrophoretic method for the study of diaphorase isozymes and preliminary results with sheep and human erythrocytes. Biochem. Biophys. Res. Commun 29: 198—204.
- Brewer G. J. and Sing C. F., 1969. Survey of isozymes of human erythrocytes. In: Biochemical Methods in Red Cell Genetics, Ac. Press, N. Y.: 377—390.
- Britten R. J. and Davidson E. H. 1971. Repetitive and non-repetitive DNA sequences and a speculation on the origins of evolutionary novelty. Quart. Rev. Biol., 46, 2: 111—133.
- Cain A. T. 1954. Animal species and their evolution. London. Перевод: А. Кейн, 1958. Вид и его эволюция. ИЛ, М., 243 с.
- Cain A. T., Currey T. D. 1963 a. «Area effects» in *Sepea*. Phill. Trans. Roy. Soc. Lond., 246: 1—81.
- Cain A. T., Currey T. D. 1963 b. The causes of area effects. Heredity, 18: 467—471.
- Callegarini C. 1966. Le emoglobine di alcune popolazioni di Ictaluridae (Teleostei) dell'Italia settentrionale. Istituto Lombardo (Rend. Sc), B 100: 31—35.
- Callegarini C. and Cucchi C. 1967. Further contribution to the knowledge of hemoglobin polymorphism in «cat fish» (*Ictalurus* sp.) populations of the region of Ferrara. Riv. Biol., Univ. Perugia, 40: 39—47.
- Cederbaum S. D., Yoshida A. 1972. Tetrazolium oxidase polymorphism in rainbow trout. Genetics, 72, 2: 363—367.
- Chen F. J. and Tsuyuki H. 1970. Zone electrophoretic studies on the proteins of *Tilapia mossambica* and *T. hornorum* and their F₁ hybrids, *T. zillii* and *T. melonopleura*. J. Fish. Res. Bd. Canada, 27, 12: 2167—2177.
- Clayton J. W. and Gee J. H. 1969. Lactate dehydrogenase isozymes in longnose and blacknose dace and their hybrid. J. Fish. Res. Bd. Canada, 26, 11: 3049—3053.
- Clayton J. W. and Franzin W. G. 1970. Genetics of multiple lactate dehydrogenase isozymes in muscle tissue of lake whitefish. J. Fish. Res. Bd. Canada, 27, 6: 1115—1121.
- Clayton J. W., Tretiak D. N., Kooyman A. H. 1971. Genetics of multiple malate dehydrogenase isozymes in skeletal muscle of walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). J. Fish. Res. Bd. Canada, 28, 7: 1005—1008.
- Clayton J. W., Franzin W. C., Tretiak D. N. 1973. Genetics of glycerol—3—phosphate dehydrogenase isozymes in white muscle of lake whitefish *Coregonus clupeaformis*. J. Fish. Res. Board Canada, 30, 2: 187—193.
- Creysse R., Silberzahn F., Richard G. et Manuel Y. 1964,

- Etude du serum de carpe par electrophorese en gel d'amidon. Bull. Soc. Chim. Biol., 46: 149—159.
- Cushing J. E. 1964. The blood groups of marine animals. In: Adv. Mar. Biol., 2: 85—131.
- Cushing J. E. and Durrall G. L. 1957. Isoagglutination in fish. Amer. Naturalist, 91: 121—125.
- Cushing J. E. and Campbell D. H. 1957. Principles of immunology. New York, Toronto, London.
- Dannevig A. 1932. In the number of vertebrae in the cod influenced by light or high temperature during the early stages. J. Cons. Internat. Explor. Mer., 7, 1: 60—62.
- Dannevig A. 1933. The number of vertebrae in *Gadus virens* L. from the Norwegian Skagerak Coast. J. Cons. Internat. Explor. Mer., 8: 355—356.
- Demir N. 1968. Analyses of local populations of the anchovy *Engraulis encrasicolus* L. in Turkish waters based on meristic characters. Rev. de la Faculte des Sci. de L'Univ. D'Istanbul. Ser. B, 33 (1—2): 25—57.
- Dessauer H. C. and Nevo E., 1969. Geographic variation of blood and liver proteins in cricket frogs. Biochem. Genet., 3: 171—188.
- Diver C. 1929. Fossil records in Mendelian mutants. Nature, 124: 183.
- Dobzhansky Th. 1943. Genetics of natural populations, IX. Temporal changes in the composition of populations of *Drosophila pseudoobscura*. Genetics, 28: 162—186.
- Dobzhansky Th. 1951. Genetics and the origin of species. Columbia University Press. New York.
- Dobzhansky Th. 1955. Evolution, Genetics and Man. J. Wiley, New York.
- Dobzhansky Th., Anderson W. W., Pavlovsky O., Spassky B., Willis C. T. 1964. Genetics of natural populations, XXV. A progress report on genetic changes in populations of *Drosophila pseudoobscura* in the American south-west. Evolution, 18, 2: 164—176.
- Dragesund O. 1964. Norwegian herring tagging experiments. Ann. Biol. Conseil Perman. Internat. Explor. Mer., 21: 119—120.
- Drilhon A., Fine T. M., Boffa G., Amouch P. and Drouhet T. 1966. Les groupes de transferrine chez l'anguilles. Comp. Rend. Acad. Sci., Paris, 262: 1315—1318.
- Eaton G. W., Brewer G. J. and Tashian R. E., 1966. Hexokinase isozyme patterns of human erythrocytes and leucocytes. Nature, 212: 944—946.
- Einarsson H. 1958. Icelandic herring and racial problems. Rapp. Proc. Verb. Reun. Cons. Perm. Internat. Explor. Mer., 143, 2: 45—52.
- Engel W., Opt'Hof J., Wolf U. 1970. Genduplication durch polyploide Evolution: die Isoenzyme der Sorbitoldehydrogenase bei herings und lack-artigen Fischen (Isospondyli). Humangenetik, 9: 157—163.
- Engel W., Schmidtke J., Wolf U. 1971a. Genetic variation of α -glycerophosphate dehydrogenase isoenzymes in clupeoid and salmonoid. Experientia, 27, 2: 1489—1491.
- Engel W., Faust J., Wolf U. 1971b. Isoenzyme polymorphism of the sorbitoldehydrogenase and the NADP-dependent isocitrate dehydrogenase in the fish family Gyprinidae. Anim. Blood Groups a. Biochem. Genet., 2, 3: 127—133.
- Erlich P. R., Holm R. W. 1963. The process of evolution. McGraw-Hill Book Company, N. — Y. — San-Francisco — Toronto — London.
- Fage L. 1920. Engraulidae. Rep. Danish Ocean. Exped. 1908—1910. 11, 6.
- Fine J. M., Drillhon A., Amouch P., Boffa G. 1964. Existence de groupes seriques chez *Anguilla anguilla* L. Mise en evidence par elect-

- rophorese et autoradiographie de plusieurs types des transferrines. C.R. Acad. Sci., 258, 2: 753—756.
- Fisher R. A. 1930. The genetical theory of natural selections. Oxf. Univ. Press, Oxford.
- Fleming A. M. 1960. Age, growth and sexual maturity of cod (*Gadus morhua*) in the Newfoundland area, 1947—1950. J. Fish. Res. Bd. Canada, 17, 18: 775—809.
- Foerster R. E. 1968. The Sockeye Salmon. Bull. Fish. Res. Bd. Canada, 162, Ottawa.
- Ford E. B., 1940. Polymorphism and taxonomy. The New Systematics. Clarendon Press, Oxford: 493—513.
- Fowler J. A. 1970. Control of vertebral number in teleosts — an embryological problem. Quart. Rev. Biol., 45, 2: 148—167.
- Frydenberg O., Möller D., Naevdel G. and Sick K. 1965. Haemoglobin polymorphism in Norwegian cod populations. Hereditas, 53: 257—271.
- Fujino K. 1970. Immunological and biochemical genetics of tunas. Trans. Am. Fish. Soc., 99, 1: 152—178.
- Fujino K. & Kang T. 1968 a. Serum esterase groups of Pacific and Atlantic tunas. — «Copeia», 1: 56—63.
- Fujino K. & Kang T. 1968 b. Transferrin groups of tunas. Genetics, 59: 79—91.
- Fürst M. and Nyman L. 1969. Isoenzyme polymorphism in *Mysis relicta* Loven. Inst. Freshwat. Res., Drottningholm, 49: 44—48.
- Gabriel M. L. 1944. Factors effecting the number and form of vertebrae in *Fundulus heteroclitus*. J. Exp. Zool., 95: 105—147.
- Goldberg E. 1966. Lactate dehydrogenase of trout: hybridization in vivo and in vitro. Science, 151, 3714: 1091—1093.
- Goldberg E., Cuerrier T. P., Ward T. C. 1967. Lactate dehydrogenase isozymes, vertebrae and caeca numbers in an isolated, interbreeding population of splake trout. Naturaliste Canad., 94, 3: 297—304.
- Goldschmidt R. B. 1940. The material basis of evolution. Yale University Press, New Haven.
- Goldschmidt R. B. 1948. Ecotype, ecospecies and macroevolution. Experimentia, 4: 465—472.
- Goldschmidt R. B. 1952. Evolution as viewed by one geneticist. Amer. Sci., 40: 84—98.
- Goldschmidt R. B. 1955. Theoretical genetics. Univ. Calif. Press, Berkeley and Los Angeles.
- Gordon M. 1947. Speciation in fishes. Advances in Genetics, 1: 95—132.
- Gorman G. C. and Dessauer H. C. 1965. Hemoglobin and transferrin electrophoresis and relationships of island populations of Anolis lizards. Science, 150, 3702: 1454—1455.
- Gorman G. C. and Dessauer H. C. 1966. The relationships of Anolis of the requet species group (Sauria: Iguanidae). Comp. Biochem. Physiol., 19, 4: 845—853.
- Hamilton W. D., 1967. Extraordinary sex ratios. Science, 156, 3774: 477—488.
- Hargis W. I. 1958. Parasites and fishery problems. J. Proc. Culf. Caribbean Fish Inst., June: 70—75.
- Harris H. 1966. Enzyme polymorphisms in man. Proc. Roy. Soc., Lond., B 164: 298—310.
- Harris H. 1969 a. Genes and enzymes. Proc. Roy. Soc. Lond., B 174: 1—15.
- Harris H. 1969 b. Enzymes and protein polymorphism in human populations. Brit. Med. Bull., 25: 5—13.

- Hartman W. L. and Raleigh R. V. 1964. Tributary homing of sockeye salmon at Brooks and Karluk Lakes, Alaska. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 21: 3: 485—504.
- Heincke F. 1898. *Naturgeschichte des Herings*. Berl.
- Hempel G., Blaxter I. H. S. 1961. The experimental modification of meristic characters in herring (*Clupea harengus* L.). *J. Cons. Perman. Internat. Explorat. Mer.*, 26, 3: 336—346.
- Hennemuth R. C. and Brown B. W. 1964. Relationship of length distribution of redfish to depth catch. ICNAF, Ann. Meeting June 1964, Series, No 1383, Doc. No 87: 1—4.
- Henning V and Yanofsky C. 1963. An electrophoretic study of mutationally altered proteins of the tryptophan synthetase of *Escherichia coli*. *J. Mol. Biol.*, 6: 16—21.
- Hile R. 1938. Morphometry of the cito, *Leycichthys artedi* (Le Sueur), in the lakes of the Northeastern Highlands, Wisconsin. *Internat. Rev. Ges. Hydrobiol. und Hydrog.*, 36: 57—130.
- Hirszfeld L., Hirszfeld K. 1919. Serological differences between the blood of different races. *Lancet*, 2, 197: 675—679.
- Hjorth J. P. 1971. Genetics of *Zoarces* populations. I. Three loci determining the phosphoglucomutase isoenzymes in brain tissue. *Hereditas*, 69, 2: 233—242.
- Hodgins H. O., Ridgway C. J. 1964. Preservation of trout and salmon erythrocytes for blood typing by freezing with dimethylsulphoxide. *Nature*, 201, 4926: 1336—1337.
- Hodgins H. O., Utter F. R. 1969. Variants of lactate dehydrogenase isozymes in sera of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*).—«*J. Fish. Res. Bd. Canada*», 26, 1: 15—19.
- Holmes R. S. and Whitt G. A. 1970. Developmental genetics of the esterase isozymes of *Fundulus heteroclitus*. *Biochem. Genet.*, 4: 471—480.
- Hubbs C. L. 1922. Variations in the number of vertebrae and other meristic characters of fishes correlated with the temperature of water during development. *Amer. Nat.*, 56: 360—372.
- Hubbs C. L. 1925. Racial and seasonal variation in the Pacific Herring, California Sardine and California Anchovy. *California Fish Game Comm. Sacramento Fish. Bull.*, 8: 1—23.
- Hubbs C. L. 1926. The structural consequences of modifications of the developmental rate in fishes, considered in reference to certain problems of evolution. *Amer. Nat.*, 68: 57—61.
- Hubby J. L. and Lewontin R. C. 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. I. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, 54: 577—594.
- Huxley J. 1942. *Evolution: the modern synthesis*. N. — Y.
- Irwin M. R. 1947. Immunogenetics. *Adv. Genet.*, 1: 133—148.
- Irwin M. R. 1952. Specificity of gene effects. N. — Y.
- Jamieson A., de Ligny W., Naevdal G. 1971. Serum esterases in mackerel, *Scomber scombrus* L. *Cons. Internat. L'expl. Mer., Rapp. Proc. Verb.*, 161: 109—117.
- Johnson A. C., Utter F. M. and Hodgins H. O. 1971. Phosphoglucomutase polymorphism in Pacific Ocean perch, *Sebastes alutus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 39 B: 285—290.
- Kaplan N. O. 1965. Evolution of dehydrogenases. In: *Evolving genes and proteins*. Ac. Press., N. — Y., 245—279.
- Kimura M. 1956. Rules for testing stability of a selective polymorphism. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 42: 336—340.

- Kimura M. 1968. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, **217**: 624—626.
- Klose J., Wolf U., Hitzeroth H., Ritter N., Atkin N. M., Ohno S. 1968. Duplication of the LDH gene loci by polyploidization in the fish order Clupeiformes. *Humangenetik*, **5**: 190—196.
- Koehn R. K. and Johnson D. W. 1967. Serum esterase and serum transferrin polymorphisms in an introduced population of the Ictiobus cyreineus. *Copeia*, **4**: 805—808.
- Koehn R. K. and Rasmussen D. I. 1967. Polymorphic and monomorphic serum esterase heterogeneity in catostomid fish populations. *Biochem. Genet.*, **1**, **2**: 131—144.
- Koehn R. K., Perez J. E., Merritt R. B. 1971. Esterase enzyme function and genetical structure of populations of the freshwater fish *Notropis stramineus*. *Amer. Naturalist*, **105**: 54—69.
- Kosswig K. 1964. Problems of polymorphism in fishes.—«*Copeia*», **1**: 69—75.
- Kosswig K. 1966. 40 Jahre genetische Untersuchungen an Fischen. *Abhandl. und Verhandl. Naturwiss. Vor. Hamburg*, **10**: 13—39.
- Kotthaus A. 1950. Ökologische und fischereiwissenschaftliche Untersuchungen über den Rotbarsch. 3. Rassenuntersuchungen am Rotbarsch. A. Rotbarschformen von der norwegischen Küste. *Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforsch., N.F.*, **12**, 94—114.
- Kotthaus A. 1958. German market investigations on redfish in 1956. Length composition of the Langing. Sex ratio. *Ann. Biol., Copenhagen*, **13**: 42—48.
- Kotthaus A. 1961 a. Preliminary remarks about redfish otoliths. *Rapp. Cons. Perm. Internat. Explor. Mer.*, **150**: 45—51.
- Kotthaus A. 1961 b. Contributions to the race problem in redfish. *Rapp. Cons. Perm. Internat. Explor. Mer.*, **150**: 42—44.
- Kotthaus A., Krefft G. 1957. Fischfaunenliste der Fahrten mit F.F.S. «Anton Dorn» nach Island—Grönland (May—Juli und September). *Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforsch. N.F.*, No 14.
- Larkin P. A., 1972. The stock concept and management of Pacific salmon. In: *The Stock Concept in Pacific Salmon*. Univ. British. Columbia, Vancouver: 11—15.
- Lerner J. R. 1954. Genetic homeostasis. Oliver & Boyd, N.—Y.
- Lewontin R. C., Hubby J. L. 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, **54**, **2**: 595—609.
- Li C. C. 1966. Population genetics. Univ. og Chicago Press., Chicago.
- Li C. C., 1967. Genetic equilibrium under selection. *Biometrics*, **23**: 397—484.
- Li C. C. and Horwitz D. C. 1953. Some methods of estimating the inbreeding coefficient. *J. Human Genetics*, **5**: 107—117.
- Ligny W. de. 1966. Polimorphism of serum transferrins in plaice. *Polimorph. Biochem. Anim., Paris*: 373—376.
- Ligny W. de. 1968. Polimorphism of plasma esterases in flounder and plaice. *Genet. Res.*, **11**: 179—182.
- Ligny W. de. 1969. Serological and biochemical studies on fish populations. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **7**: 411—513.
- Ligny W. de. 1971 Conclusion and recommendation. *Spec. Meet. Biochem. Serol. Identification Fish. Stocks. Dublin, 1969. Cons. Internat. L'expl. Mer. Rapp. Proc. Verb.*, **161**: 176—179.

- Lindsey C. C. 1954. Temperature-controlled meristic variation in the paradise fish *Macropodus opercularis* (L.). *Canad. J. Zool.*, **52**: 87—98.
- Lindsey C. C. 1958. Modification of meristic characters by light duration in kokanee, *Oncorhynchus nerka*. *Copeia*, **2**: 134—136.
- Lindsey C. C. 1962. Observations on meristic variation in ninespine sticklebacks, *Pungitius pungitius*, reared at different temperatures. *Canad. J. Zool.*, **40**, 7: 1237—1247.
- Lin Chyi-Chyong, Schipmann G., Kitrell W. A. and Ohno S. 1969. The predominance of heterozygotes found in wild goldfish of lake Erie at the gene locus for sorbitol dehydrogenase. *Biochem. Genet.*, **3**: 603—607.
- Livingstone F. B. 1960. Natural selection, disease and ongoing human evolution, as illustrated by the ABO blood groups. *Human Biology*, **32**, 1: 17—27.
- Lundbeck I. 1940. Rotbarsch — Goldbarsch — Tiefenbarsch. *Dtsch. Fisch. — Rotsch.*, **63**, 2: 32—33.
- Lush I. E. 1969. Polymorphism of the phosphoglucomutase isoenzymes in the herring (*Clupea harengus*). *Compar. Biochem. Physiol.*, **30**: 391—395.
- Lush I. E. 1970. Lactate dehydrogenase isoenzymes and their genetic variation in coalfish and cod. *Comp. Biochem. Physiol.*, **32**: 23—32.
- Magnusson I. 1959. On the sex ratio of redfish in East Greenland and Icelandic waters in 1957. *Ann. Biol., Copenhagen*, **14**. 35—39.
- Magnusson I. 1960. Icelandic research report, 1959. *Intern. Comm. Northwest Atlantic Fish. Ann. Proc.*, **10**: 61—64.
- Magnusson I. 1961. Sex ratio of catches of redfish and migration. *ICNAF Spec. Publ.*, **3**: 251.
- Manwell C. and Kerst K. V., 1966. Possibilities of biochemical taxonomy of bats using hemoglobin, lactate dehydrogenase, esterases and other proteins. *Comp. Biochem. Physiol.*, **17**, 3: 741—754.
- Manwell C. and Baker C. M. A. 1968. Genetic variation of isocitrate, malate and 6-phosphogluconate dehydrogenases in snails of the genus *Cepaea*: introgressive hybridization, polymorphism and pollution. *Comp. Biochem. Physiol.*, **26**: 195—209.
- Manwell C. and Baker A. 1970. *Molecular biology and the origin of species: heterosis, protein polymorphism and animal breeding*. London.
- Manwell C., Baker C. M. A. and Childres W., 1963. The genetics of haemoglobin in hybrids. I. A molecular basis for hybrid vigor. *Comp. Biochem. Physiol.*, **10**: 103—129.
- Markert C. L. and Faulhaber J. 1965. Lactate dehydrogenase isozyme patterns of fish. *J. Exptl. Zool.*, **159**: 319—332.
- Markert C. L., Whitt G. S. 1968. Molecular varieties in isozymes. *Experientia*, **24**: 977—991.
- Marr J. C. 1957. The problem of defining and recognizing subpopulations of fishes. *U. S. Fish and Wildlife Serv., Spec. Sci. Rept., Fish.*, **208**: 1—6.
- Massaro E. I. and Markert C. L. 1968. Isozyme patterns of salmonid fishes: evidence for multiple cistrons for lactate dehydrogenase polypeptides.—«*J. Exptl. Zool.*», **168**: 223—238.
- Massaro E. I., Booke H. E. 1972. A mutant A-type lactate dehydrogenase subunit in *Fundulus heteroclitus* (Pisces: Gyprinodontidae). *Copeia*, **2**: 298—302.
- McCabe M. M. and Dean D. M. 1970. Esterase polymorphisms in the skipjack tuna *Katsuwonus pelamis*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **34**: 671—681.
- McCabe M. M., Dean D. M. and Olson C. S., 1970. Multiple forms of 6-phosphogluconate dehydrogenase and alphaslycerophosphate dehydrogenase in the skipjack tuna *Katsuwonus pelamis*. *Ibidem.*, **34**: 755—757.

- McHough I. I. 1954. The influence of light on the number of vertebrae in the grunion *Leuresthes tenuis*. *Copeia*, **1**: 23—25.
- Merritt R. B. 1972. Geographical distribution and enzymatic properties of lactate dehydrogenase allozymes in the fathead minnow, *Pimephales promelas*. *The Amer. Naturalist*, **106**, 948: 173—184.
- Mitchill G. C. 1970. An electrophoretic comparison of hemoglobin in bats. *Comp. Biochem. Physiol.*, **35**, 3: 667—677.
- Möller D. 1966 a. Polymorphism of serum transferrin in cod. *Fiskdir. Skr. Ser. Havüunders.*, **14**: 51—60.
- Möller D. 1966 b. Genetic differences between cod groups in the Lofoten area. *Nature*, **212**: 824.
- Möller D. 1968. Genetic diversity in sprawning cod along the Norwegian coast. *Hereditas*, **60**: 1—32.
- Möller D. 1970. Transferrin polymorphism in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **27**: 1617—1625.
- Möller D. 1971. Concepts used in the biochemical and serological identification of fish stocks. *Cons. Internat. Expl. Mer. Rapp. Proc. Verb.*, **161**: 7—9. Dublin, 1969.
- Möller D. and Naevdal G. 1967. Transferrin polymorphism in fishes. In: *Polymorph. Biochem. Anim.*, Paris: 367—372.
- Möller D. and Naevdal G. 1969. Studies on hemoglobins of some gaidoid fishes. *Fisk Dir. Skr. Ser. Havüunders*, **15**: 91—97.
- Morović D. 1955. O determiniranju jardanskih mugilida pomocu forme otolita sagite. *Glasnik Biol. Sek. Hrvatsko Prirodosl. Drustoo. Ser. 2B*, **7**, (Цит. по: Реф. ж. «Биология», № 9, 1958).
- Morrison W. J. 1970. Nonrandom segregation of two lactate dehydrogenase subunit loci in trout. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, **99**, **1**: 193—206.
- Morrison W. J. and Wright J. E. 1966. Genetic analysis of three lactate dehydrogenase isozyme systems in trout: evidence for linkage of genes coding subunits A and B. *J. Exptl. Zool.*, **163**, **3**: 259—270.
- Mottley C. M. 1934. The effect of temperature during development on the number of scales in the Kamioopa Jordan. *Contrib. Canad. Biol. Fish.*, **8**, **18**: 253—263.
- Mottley C. M., 1937. The number of vertebrae in trout (*Salmo*). *J. Biol. Sci. Canada*, **3**: 169—175.
- Naevdal G. 1967. Serological studies on sprat from norwegian waters. *Contrib. Symp. Life Hist. Sprat, Lysekil, Sweden*: 1—7.
- Naevdal G. 1968. Studies on hemoglobin and serum proteins in sprat from Norwegian waters. *Fiskdir. Skr. Ser. Havüunders*, **14**: 160—182.
- Naevdal G. 1969 a. Studies on blood proteins in herring. *Fiskdir. Skr. Ser. Havüunders*, **15**: 128—135.
- Naevdal G. 1969 b. Studies on serum esterase in herring and sprat. *Fiskdir. Skr. Ser. Havüunders*, **15**: 83—90.
- Naevdal G. 1971. Distributions of multiple forms of lactate dehydrogenase, aspartate aminotransferase and serum esterase in herring from Norwegian waters. *Cons. Internat. Expl. Mer. Rapp. Proc. Ver.*, **161**: 32.
- Neave F. 1958. The origin and speciation of *Oncorhynchus*. *Trans. Roy. Soc. Canada*, **52**, **5**: 25—49.
- Neaves W. B. 1969. Adenosine desaminase phenotypes among sexual and partenogenetic lizards in the genus *Cnemidophorus* (Teliidae). *J. Exp. Zool.*, **171**, **2**: 175—183.
- Neaves W. B. and Gerald P. S. 1968. Lactate dehydrogenase isozymes in partenogenetic teiid lizards. *Science*, **160**: 1004—1005.
- Nefyodov G. N. 1971. Serum haptoglobins in the marinus and mentella

- types of North Atlantic redfish. Cons. Internat. Expl. Mer. Rapp. Proc. Verb., **161**: 126—129.
- Nicol P. I. and O'Gower A. K. 1967. Haemoglobin variation in *Anadara trapezia* (Mollusca, Bivalvia). Nature, Lond., **216**: 684.
- Northcote T. G., Williscroft S. N. and Tsuyuki H. 1970. Meristic and lactate dehydrogenase genotype differences in stream populations of rainbow trout below and above a waterfall. J. Fish. Res. Bd. Canada, **27**, 11: 1987—1995.
- Numachi Ken-ichi. 1970. Polymorphism of malate dehydrogenase and genetic structure of juvenile population in sayry *Cololabis saira*. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., **36**, 12: 1235—1241.
- Numachi Ken-ichi. 1972 a. Genetic control and subunit composition of lactate dehydrogenase in *Pseudorasbora parva*. Japan. J. Genet., **47**, 3: 193—201.
- Numachi Ken-ichi. 1972 b. Genetic polymorphism of tetrazolium oxidase in black rockfish. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., **38**, 7: 789.
- Numachi Ken-ichi, Matsumiya Y. and Sato R., 1972. Duplicate genetic loci and variant forms of malate dehydrogenase in chum salmon and rainbow trout.—«Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.», **38**, 7: 699—706.
- Nyman L. 1965. Inter- and intraspecific variations of proteins in fishes. Ann. Acad. Reg. Sci. Ups., 9: 1—18.
- Nyman L. 1967. Protein variations in Salmonidae Rep. Inst. Freshwater Res., Drottningholm, 47: 6—38.
- Nyman L. and Westin L. 1968. On the problem of sibling species and possible intraspecific variation in fourhorn sculpin, *Myoxocephalus quadricornis* (L.). Jbidem, 48: 57—66.
- Odense P. H., Allen T. H. and Leung T. 1966. Multiple forms of lactate dehydrogenase and aspartate aminotransferase in herring (*Clupea harengus harengus* L). Canad. J. Biochem., 44: 1319—1326.
- Odense P. H., Leung T. C., Allen T. H. and Parker E. 1969. Multiple forms of lactate dehydrogenase in the cod, *Gadus morhua* L. Biochem. Genet., 3: 317—334.
- Ohno S. 1970a. The enormous diversity in genome sizes of fish as a reflection of nature's extensive experiments with gene duplication. Trans. Amer. Fish. Soc., **99**, 1: 120—131.
- Ohno S. 1970b. Evolution by gene duplication. Springer Verlag, Berl.
- Ohno S., Wolf U., Atkin N. B. 1968. Evolution from fish to mammals by gene duplications. Hereditas, **59**, 1: 169—187.
- O'Gower A. K., Nicol P. J., 1968. A latitudinal cline of haemoglobins in a bivalve mollusc. Heredity, **23**, 4: 485—491.
- O'Rourke F. J. 1961. An immunological and chromatographic study of *Sebastes marinus* and *Sebastes mentella*. Internat. Comm. Northwest Atlantic Fish., Redfish Symp, Spec. Publ., 3: 100—103.
- Owen D. F. 1970. Inheritance of sex ratio in the butterfly *Acraea encedon*. Nature, **225**, 5233: 662—663.
- Pantelouris B. M., Payne R. H. 1968. Genetic variation in the eel. I. The detection of haemoglobin and esterase polymorphisms. Genet. Res., **11**, 3: 319—325.
- Parrish B. B. 1964. Notes on the identifications of subpopulation of fish by serological and biochemical methods. F.A.O. Fish. Biol. Techn. Pap., No 36: 1—9.
- Payne R. H., Child A. R., Forrest A. 1971. Geographical variation in the atlantic salmon. Nature, Lond., **231**: 250—252.
- Peacock A. C., Bunting S. L., Queen K. G. 1965. Serum protein electrophoresis in acrylamide gel. Science, **147**: 1451.

- Perriard J.-C., Scholl A., Eppenberger H. M. 1972. Comparative studies on creatine kinase isozymes from skeletal muscle and stomach of trout. *J. Exper. Zool.*, **182**, 1: 119—126.
- Petras M. L., 1967. Studies of natural populations of *Mus*. I. Biochemical polymorphism and their bearing on breeding structure. *Evolution*, **21**, 2: 259—274.
- Petras M. L., Reimer J. D., Biddl F. G., Martin J. E. and Linton R. S., 1969. Studies of natural populations of *Mus*. Y. A survey of nine loci for polymorphisms. *Canad. J. Genet. Cytol.*, **11**, 3: 497—513.
- Poulik M. D. 1957. Starch gel electrophoresis in a discontinuous system of buffers. *Nature*, **180**: 1477.
- Poulsen M. 1962. Length distribution and sex ratio of commercially caught redfish (*Sebastes*) from the ICNAF area based on sampling Year Book vol. 1—4. ICNAF Ann. Meet. June 1962, Doc. No 2.
- Prehn L. M. and Rasch R. M. 1969. Cytogenetic studies of *Poecilia* (Pisces). I. *Canad. J. Gen. Cytol.*, **11**, 4: 880—895.
- Race R. R. and Sanger R. 1962. *Blood groups in man*. Oxford.
- Raunich L., Battaglia B., Callegarini C. e Mozzi C. 1966a. Polimorfismo emoglobinico del *Gobius* jozo della laguna Veneta. *Ac. Naz. Lincei, Rend. Sci. Fish. Nat. Ser. VIII*, **41**, 6: 581—585.
- Raunich L., Callegarini C., Cavicchioli G. 1966b. Polimorfismo emoglobinico e caratteri sistematici del genere *Ictalurus* dell'Italia settentrionale. *Arch. Zool. Ital.*, **51**: 497—510.
- Raunich L., Battaglia B., Callegarini C. e Mozzi C. 1967. Il polimorfismo emoglobinico del genere *Gobius* della laguna di Venezia. *Atti Ist. Veneti Sci.*, **125**: 87—105.
- Rasch E. M., Darnell R. M., Kallman K. D., Abramoff P. 1965. Cytophotometric evidence for triploidy in hybrids of the gynogenetic fish, *Poecilia formosa*. *J. Exp. Zool.*, **160**, 2: 155—169.
- Rasch E. M., Prehn L. M., Rasch R. W. 1970. Cytogenetic studies of *Poecilia* (Pisces). II. *Chromosoma (Berl.)*, **31**: 18—40.
- Rasch E. M., Prehn L. M. 1969. Cytogenetic studies of *Poecilia*. *J. Cell. Biol.*, **43**: 112.
- Rasmussen D. I. 1964. Blood group polymorphism and inbreeding in natural populations of the deer mouse *Peromyscus maniculatus*. *Evolution*, **18**, 2: 219—229.
- Rendel T. 1958. Studies of cattle blood groups. *Acta. Arg. Scand.*, **8**.
- Ridgway G. I., Cushing J. E. and Durall G. L. 1958. Serological differentiation of populations of sockeye salmon (*O. nerka*). *U. S. Fish and Wildlife Sp. Sci. Rep. Fish.*, **257**: 1—9.
- Ridgway G. I. and Clontz G. W. 1961. Blood types in pacific salmon. *Bull. Int. North. Pacific Fish. Comm.*, **5**: 49—55.
- Ridgway G. I., Sherburn S. W. and Lewins R. D. 1970. Polymorphism in the esterases of Atlantic herring. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, **99**, 1: 147—151.
- Roberts F. L., Wahnus I. F. and Ohno S. 1969. Phosphoglucosmutase polymorphism in the rainbow trout, *Salmo gairdnerii*. *Experientia*, **25**, 10: 1109—1110.
- Roedel Ph. M. 1954. California's tuna and yellowtail tagging programs. *Trans. Nineteenth N. Am. Wild. Conf.*, March 8—10: 404—417.
- Ronald A. P. and Tsuyuki H. 1971. The subunit structures and the molecular basis of the multiple hemoglobins of two species of trout, *Salmo gairdneri* and *S. clarki clarki*. *Comp. Biochem. Physio.*, **39**, B: 195—202.

- Rychkov Yu. G. Studies on the process of isolation among some tribes in the Pamirs and the Caucasus VII in Congr Internat Sci. Anthropol. at Ethnol., 1964, 1: 275—282.
- Sanders B. C. and Wright I. B. 1962. Immunogenetic studies in two trout species of the genus *Salmo*. Ann. N.—Y. Acad. Sci., 97, 1: 116—130.
- Sanger R. 1955. An association between the P— and Gay systems of blood groups. Nature (Lond.), 176: 1163—1164.
- Schaeffer H. 1961. A biochemical contribution to the redfish problem. Rapp. Proc.—Verb. Reun. Cons. Perm. Internat Expl. Mer., 156: 104—110.
- Schmidt J. 1917. *Zoarces viviparus* and local races of the same. C. R. Trav. Lab. Carlsberg, Copenh., 13: 279—396.
- Schmidt J. 1930. The Atlantic cod (*Gadus calarias* L.) and local races of the same. C. R. Trav. Lab. Carlsberg, Copenh., 18, 6: 1—72.
- Schmidtke J., Engel W. 1972. Duplication of the gene loci coding for the supernatant aminotransferase by polyploidization in the fish family Cyprinidae. Experientia, 28, 8: 976—978.
- Schultz R. J. 1961. Reproductive mechanism of unisexual and bisexual strains of the viviparous fish *Poeciliopsis*. Evolution, 15: 302—325.
- Schultz R. J. 1966. Hybridization experiments with an all—female fish of the genus *Poeciliopsis*. Biol. Bull., 130: 415—429.
- Schultz R. J. 1967. Gynogenesis and triploidy in the viviparous fish *Poeciliopsis*. Science, 157: 1564—1567.
- Schultz R. J. 1969. Hybridization, unisexuality, and polyploidy in the teleost *Poeciliopsis* (*Poeciliidae*) and other vertebrates. Am. Naturalist, 103, 934: 605—619.
- Schultz R. J. and Kallman K. D. 1968. Triploid hybrids between the all—female teleost *Poecilia formosa* and *Poecilia schenops*. Nature, 219: 280—282.
- Selander R. K., Yang S. Y., Lewontin R. C. and Johnson W. E. 1970. Genetic variation in the horseshoe crab (*Limulus polyphemus*), a phylogenetic «relic». Evolution, 24, 2: 402—414.
- Shaw C. R. 1965. Electrophoretic variation in enzymes. Science, 149: 936—943.
- Shaw Ch. R. and Barto E. 1963. Genetic evidence for the subunit structure of lactate dehydrogenase isozymes. Genetics, 50: 211—214.
- Shows T. B. and Ruddle F. H. 1968. Malate dehydrogenase: Evidence for tetrameric structure in *Mus musculus*. Science, 160: 1356—1357.
- Shontz N. N., 1968. Electrophoretic patterns of proteins of Salamanders of the genus *Desmognathus* (Family Pilethodontidae). Copeia, 4: 683—692.
- Sick K. 1961. Haemoglobin polymorphism in fishes. Nature, 192, 4805: 894—896.
- Sick K., 1965a. Haemoglobin polymorphism of cod in the Baltic and Danish Belt Sea. Hereditas, 54: 19—48.
- Sick K., 1965b. Haemoglobin polymorphism of cod in the North Sea and the North Atlantic Ocean. Hereditas, 54: 49—73.
- Sick K., Westergaard M. and Frydenberg O., 1962. Hemoglobin pattern and chromosome number of american, european and japanese eels (*Anguilla*). Nature, 192: 1001—1002.
- Sick K., Frydenberg O., Nielsen J. T. 1963. Haemoglobin patterns of plaice, flounder and their natural and artificial hybrids. Nature, 198, 4878: 411—412.
- Simonsen V., Frydenberg O. 1972. Genetics of *Zoarces* populations. II. Three loci determining esterase isozymes in eye and brain tissue. Hereditas, 70, 2: 235—245.

- Sindermann C. J. 1961a. Parasitological tags for redfish of the western North Atlantic. *Rapp. Proc. — Verb.*, **150**: 111—117.
- Sindermann C. J. 1961b. Serological techniques in fishery research. *Trans. 26th N. Am. Wild. Natur. Resources Conf. Wash., D. C.*: 298—309.
- Sindermann C. J. 1962. Serological studies of Atlantic redfish. *U. S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull.*, **191**: 351—354.
- Sindermann C. J. 1964. Immunogenetic and biochemical approaches to the identification of marine subpopulations. *Proc. Symp. Exp. Mar. Ecol., Occ. Publ. No 2, Univ. Rhode Isl.*: 33—38.
- Sindermann C. J. 1966. Diseases of marine fishers. *Adv. Mar. Biol.*, **4**: 1—89.
- Sindermann C. J. and Mairs D. F. 1961. A blood group system for spiny dogfish, *Squalus acanthias* L. *Biol. Bull.*, **120**, **3**: 401—410.
- Sindermann C. J., Honey K. A. 1964. Serum hemagglutinins of the winter skate *Raja ocellata* Mitchell, from the western North Atlantic ocean. *Copeia*, **1**: 139—144.
- Sprague L. M. 1967. Multiple molecular forms of serum esterase in three tuna species from the Pacific ocean. *Hereditas*, **57**: 198—204.
- Sprague L. M. and Vrooman A. M. 1962. A racial analysis of the Pacific sardine (*Sardinops caerulea*) based on studies of erythrocyte antigens. *Ann. N.—Y. Acad. Sci.*, **97**: 131—138.
- Sprague L. M. and Holloway J. R. 1962. Studies of the erythrocyte antigens of the skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*). *Amer. Natur.*, **96**: 233—238.
- Sprague L. M., Holloway J. R. and Nakashima L. I. 1963. Studies of the erythrocyte antigens of albacore, bigeye, skipjack, and yellowfin tunas and their use in subpopulation identification.: 1381—1395. In H. Rose, Jr. (ed) *Proceedings of the World Scientific Meeting on the Biology of Tunas and Related Species. La Jolla, Calif., 2—14 July 1962.* *FAO Fish. Rept.* **6** (3).
- Sprague L. M. and Nakashima L. I. 1962. Studies on the erythrocyte antigens of the skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*), In J. C. Marr (ed.) *Pacific Tuna Biology Conference, Honolulu, Hawaii, Aug. 14—19, 1961.* *U. S. Fish Wildl. Serv., Spec. Sci. Rept. Fish.* **415** (Abstr.).
- Sprague L. M. and Fujino K. 1965. Serum esterase polymorphisms of the skipjack and the yellowfin tunas. *Genetics*, **52**: 467—477.
- Stegeman J. J., Goldberg E. 1972. Inheritance of hexose—6—phosphate dehydrogenase polymorphism in brook trout. *Biochem. Genet.*, **7**: 279—288.
- Suzuki A. 1961. Serological studies of the races of tuna. V. The blood groups of yellowfin tuna. *Rep. Nankai Reg. Fish. Res. Lab.*, **13**: 53—67.
- Suzuki A. 1962a. Serological studies of the races of tuna. VI. Bigeye—3 antigene occurred in the albacore. *Rep. Nankai Reg. Fish. Res. Lab.*, **16**: 67—78.
- Suzuki A. 1962b. On the blood types of yellowfin and bigeye tuna. *Amer. Natur.*, **96**, 889: 239—246.
- Suzuki A. 1967. Blood type of fish. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **33**, **4**: 372—381.
- Suzuki A. 1968. Studies on the blood types of fish with radioactive antibodies. I. *Bull. Tokai. Reg. Fish. Res. Lab.*, **56**: 117—124.
- Suzuki A. and Higasa S. 1962. Serological studies of the races of tuna. VII. Preliminary investigation on the plant hemagglutinins. *Rep. Nankai Reg. Fish. Res. Lab.*, **16**: 71—82.
- Suzuki A. and Morio T. 1959. Serological studies of the races of tuna. III.

- Preliminary investigation on the antigens in tunas sera by the agar plattediffusion method. Rep. Nankai Reg. Fish. Res. Lab., II: 165—173.
- Suzuki A. and Morio T. 1960. Serological studies of the races of tuna. IV. The blood groups of the bigeye tuna. Rep. Nankai Reg. Fish. Res. Lab., 12: 1—13.
- Suzuki A., Morio T. and Mimoto K. 1959. Serological studies of the races of tuna. II. Blood groups frequencies of the albacore in Tg system. Part I. Comparison of the Indian and the northwestern Pacific Ocean. Rep. Nankai Reg. Fish. Res. Lab., II: 17—23.
- Suzuki A., Shimizu Y. and Morio T. 1958. Serological studies of the races of tuna. I The fundamental investigations and the blood groups of albacore. Rep. Nankai Reg. Fish. Res. Lab., 8: 104—116.
- Szidat L. 1961. Versuch einer Zoogeographie des Süd — Atlantik mit Hilfe von Leitparasiten der Meerestische. Jena, Fischer.
- Tåning A. V. 1952. Experimental study of meristic characters in fishes. Biol. Rev. Cambridge Philosoph. Soc., 27, 2: 169.
- Tashian R. E., Shreffler D. C. and Shows T. B., 1968. Genetic and phylogenetic variation in the different molecular forms of mammalian erythrocyte carbonic anhydrases. Ann. N. Y. Acad. Sci., 151: 64—77.
- Templeman W. 1953. Knowledge of division of stocks of cod, haddock, redfish and american plaice in subareas 3 and 2 of the Northwest Atlantic Convention Area. ICNAF Ann. Proceed., 3: 62—66.
- Templeman W. 1959. Redfish distribution in the North Atlantic. Bull. Fish. Res. Board Canada, 120: 1—171.
- Templeman W. 1962. Divisions in cod stocks of the Northwest Atlantic. Ann. Meeting ICNAF Redbook, part 3: 79—123.
- Templeman W. and Squires H. J. 1960. Incidence and distribution by *Sphyrion lumpi* (Krøyer) on the Redfish *Sebastes marinus* (L.) of the Western North Atlantic, 1949—1953, J. Fish. Res. Bd. Canada, 17, 1: 9—31.
- Templeman W. and Pitt T. K. 1961. Vertebrae numbers of redfish, *Sebastes marinus* (L.) in the North — West Atlantic, 1947, 1954. Internat. Comiss. North — West Atlantic Fish. Spec. Publ., 3: 56—89.
- Trujillo J. M., Walden B., O'Neill P. and Astall H. B. 1967. Inheritance and sub — unit composition of haemoglobin in the horse, donkey and their hybrids. Science, 213, 1: 88—90.
- Tsuyuki H. 1966. Comparative electrophoregrams of hemoglobins and other proteins in fish. Proc. XI—th Pacific. Sci. Congr., Abstr. v. 7: 1.
- Tsuyuki H., Roberts E., 1966. Inter — species relationships within the genus *Oncorhynchus* based on biochemical systematics. J. Fish. Res. Bd. Canada, 23, 1: 101—107.
- Tsuyuki H., Roberts E., Vanstone W. E., Markert J. R. 1965a. The species specificity and constancy of muscle myogen and emhoglobin electrophoregrams of *Oncorhynchus*. J. Fish. Res. Bd. Canada, 22, 1: 215—217.
- Tsuyuki H., Roberts E. and Vanstone W. E. 1965b. Comparative zone electrophoregrams of muscle myogens and blood hemoglobins of marine freshwater vertebrates and their application to biochemical systematics. J. Fish. Res. Bd. Canada, 22, 1: 203—213.
- Tsuyuki H., Uthe J. F., Roberts E. and Clarke L. W. 1966. Comparative electrophoregrams of *Coregenus clupeaformis*, *Salvelinus namaycush*,

- S. alpinus*, *S. malma* and *S. fontinalis* from the family Salmonidae. J. Fish. Res. Bd. Canada, 23, 10: 1599—1606.
- Tsuyuki H., Roberts E. and Kerr R. H. 1967. Comparative electrophoregrams of the family Catostomidae. J. Fish. Res. Bd. Canada, 24, 2: 299—304.
- Tsuyuki H., Roberts E., Lowes R. H. and Hadaway W., and Westrheim S. J. 1968. Contribution of protein electrophoresis to rockfish (*Scorpaenidae*) systematic. J. Fish. Res. Bd. Canada, 25, 11: 2477—2501.
- Tsuyuki H. and Westrheim S. J. 1970. Analyses of the *Sebastes aleutianus*—*S. melanostomus* complex, and description of a new scorpaenid species, *Sebastes caenaematicus*, in the northeast Pacific Ocean. J. Fish. Res. Bd. Canada, 27, 12: 2233—2254.
- Tsuyuki H., Ronald A. P. 1970. Existence in salmonid hemoglobins of molecular species with three and four different polypeptides. J. Fish. Res. Bd. Canada, 27: 1326—1328.
- Tsuyuki H. and Ronald A. P. 1971. Molecular basis for multiplicity of Pacific salmon hemoglobins: evidence for in vivo existence of molecular species with up to four different polypeptides. Comp. Biochem. Physiol., 39 B: 503—522.
- Ushakov B. P. Thermostability of cells and proteins of poikilotherms and its significance in speciation. 1964. — «Physiol. Revs», 44, 3, p. 518—560.
- Uthe J. F., Roberts E., Clarke L. M. and Tsuyuki H. 1966. Comparative electrophoregrams of representatives of the families Petromyzonidae, Esocidae, Centrarchidae and Percidae. J. Fish. Res. Bd. Canada, 23, 11: 1663—1671.
- Utter F. M. 1969. Transferrin variants in Pacific hake (*Merluccius productus*). J. Fish. Res. Bd. Canada, 26, 12: 3268—3271.
- Utter F. M. and Ridgway G. J. 1967a. A serologically detected serum factor associated with maturity in English sole, *Parophrys vetulus* and Pacific halibut, *Hippoglossus stenolepis*. Fish. Bull. U. S., 66: 47—58.
- Utter F. M. and Ridgway G. J. 1967b. Cross-reactive properties of antisera prepared in rabbits by stimulations with teleost vitellins. Ibid., 66: 209—213.
- Utter F. M. and Hodgins H. O. 1970. Phosphoglucosyltransferase polymorphism in sockeye salmon. Comp. Biochem. Physiol., 36, 1: 195—199.
- Utter F. M., Hodgins H. O. 1972. Biochemical genetic variation at six loci in four stocks of rainbow trout. Trans. Amer. Fish. Soc., 101, 3: 494—502.
- Utter F. M., Ames W. E., Hodgins H. O. 1970. Transferrin polymorphism in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). J. Fish. Res. Bd. Canada, 27: 2371—2373.
- Utter F. M., Stormont C. J., Hodgins H. O. 1970. Esterase polymorphism in vitreous fluid of Pacific hake *Merluccius productus*. Anim. Blood. Groups Biochem. Genet. 1: 69—82.
- Vanstone W. E., Roberts E. and Tsuyuki H. 1964. Changes in the multiple haemoglobin patterns of some Pacific salmon Genus *Oncorhynchus*, during the Parr—Smolt transformation. Canad. J. Physiol. Pharmacol., 42: 697—703.
- Vessel E. S., Ed. 1968. Introduction multiple molecular forms of enzymes. Ann. N. Y. Acad. Sci., 1—689.

- Vladykov V. D. 1934. Environment and taxonomic characters of fishes. Trans. Roy. Canad. Inst., 20: 99—140.
- Vladykov V. D. 1963. A review of salmonid genera and their broad geographical distribution, Trans. Roy. Soc. Canada, I, Ser. 4, sect. 3: 459—504.
- Vrijenhoek R. C. 1972. Genetic relationships of unisexual hybrid fishes to their progenitors using lactate dehydrogenase isozymes as gene markers (Poeciliopsis, Poeciliidae). Amer. Naturalist, 106, № 952: 754—766.
- Vrooman A. M. 1964. Serologically differentiated subpopulations of the Pacific sardine, *Sardinops caerulea*. J. Fish. Res. Bd. Canada, 21, 4: 691—701.
- Watt W. B. 1972. Intragenic recombination as a source of population genetic variability. Amer. Naturalist, 106, 952: 737—753.
- Wenner A. M. 1972. Sex ratio as a function of size in marine crustacea. Amer. Nat., 106, 949: 321—350.
- Westrheim S. J. and Tsuyuki H. 1967. *Sebastes reedi*, a new scorpaenid fish in the Northeast Pacific Ocean. J. Fish. Res. Bd. Canada, 24, 9: 1945—1954.
- Westrheim S. J. and Tsuyuki H., 1971. Taxonomy, distribution, and biology of the northern rockfish, *Sebastes polyspinis*. J. Fish. Res. Bd. Canada, 28: 1621—1627.
- White M. J. D. 1954. Animal cytology and evolution. Cambridge, 1954.
- White M. J. D. 1968. Models of speciation. Science, 159, 3819: 1065—1070.
- Whitt G. S. 1970a. Genetic variations of supernatant and mitochondrial malate dehydrogenase isozymes in the teleost, *Fundulus heteroclitus*. Experimentia, 26: 734—736.
- Whitt G. S. 1970b. Developmental genetics of lactate dehydrogenase isozymes of fish. J. Exp. Zool., 175: 1—36.
- Wiener S. A. 1966. The blood groups. Three fundamental problems: serology, genetics and nomenclature. Blood, 27, 1: 110—126.
- Wilder D. G. 1952. A comparative study of anadromous and freshwater populations of brook trout, *Salvelinus fontinalis* Mitchill. J. Fish. Res. Bd. Canada, 9, 4: 105—115.
- Wilkins N. P. 1966. Haemoglobin polymorphism and ontogeny in herring and sprat. Comp. Biochem. Physiol., 17: 1141—1158.
- Wilkins N. P. 1970. The sub-unit composition of the haemoglobins of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). Biochem. Biophys. Acta, 214: 52—63.
- William B., Neaves and Park S. Gerald, 1968. Lactate Dehydrogenase Isozymes in Parthenogenetic Teiid Lizards (*Cnemidophorus*). Science, 160, 3831: 1004—1005.
- Williscroft S. N. and Tsuyuki H. 1970. Lactate dehydrogenase systems of rainbow trout. Evidence for polymorphism in liver and additional subunits in gills. J. Fish. Res. Bd. Canada, 27, 9: 1563—1567.
- Wolf U., Engel W., Faust J. 1970. Zum Mechanismus der Diploidisierung in der Wierbeltierevolution: Koexistenz von tetrasomen and disomen Genloci der Isocitrat—Dehydrogenasen bei der Regenbogenforelle (*Salmo irideus*). Humangenetik, 9: 150—156.
- Wright J. E. and Atherton L. M. 1968. Genetic control of interallelic recombination at the LDH—B locus in brook trout. Genetics, 60: 240.
- Wright J. E. and Atherton L. M. 1970. Polymorphisms for LDH and transferrin loci in brook trout populations. Trans. Am. Fish. Soc., 99, 1: 179—192.

- Wright S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, **16**, 2: 97—159.
- Wright S. 1943. An analysis of local variability of flower color in *Linanthus parryae*. *Genetics*, **28**, 2: 139—156.
- Wright S. 1951. The genetical structure of populations. *Ann. Eugen.*, **15**: 323—354.
- Wunder W. 1939. Die «Hungerform» und die «Mastform» des Karpfen (*Cyprinus carpio* L.). *Zs. Morphol. Ökol. Tiere*, **35**, 4: 594—614.
- Yamanaka H., Yamaguchi K. and Matsuura F., 1965. Starch gel electrophoresis of fish hemoglobins. II. Electrophoretic patterns of hemoglobin of various fishes. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **31**, 10: 833—839.
- Yamanaka H., Yamaguchi K., Hashimoto K. and Matsuura F., 1967. Starch—gel electrophoresis of fish hemoglobins. III. Salmonoid Fishes. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **33**, 3: 195—203.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
Глава I. Проблема популяционной организации вида у рыб. Необходимость генетического исследования	6
Некоторые традиционные подходы к анализу внутривидовой дифференциации рыб	7
Новая редакция старой «расовой» проблемы. Наследственный полиморфизм как основа анализа генетической структуры популяций	10
Глава II. Объекты исследования	15
Систематика и биология азовской и черноморской рас европейского анчоуса	16
Систематика и биология морского окуня и его локальных стад	24
Биологические особенности тихоокеанских лососей	28
Глава III. Методы выявления и принципы трактовки биохимической наследственной изменчивости	34
Наследственная изменчивость антигенных свойств красных кровяных клеток	35
Наследственная изменчивость сывороточных и внутриклеточных белков	41
Методические приемы обнаружения генетической изменчивости	44
Глава IV. Генетический полиморфизм	51
Антигенные факторы в эритроцитах морского окуня	51
Группы крови европейского анчоуса	54
Электрофоретические варианты белков у тихоокеанских лососей	63
Глава V. Локальные стада как репродуктивно-изолированные, генетически неоднородные популяции	73
Генетические отличия локальных стад окуня. Неоднородность отдельного стада	74
Генетические различия азовской и черноморской рас европейского анчоуса. Гетерогенность азовской расы	81
Репродуктивная изоляция и генетическая неоднородность локальных стад тихоокеанских лососей	92

Глава VI. Локальные стада как совокупности генетически отличающихся элементарных популяций	104
Генетические различия между элементарными популяциями морского окуня	105
Генетические различия между элементарными популяциями анчоуса	123
Генетические различия между элементарными популяциями тихоокеанских лососей	132
Глава VII. Локальные стада как популяционные системы	136
Стационарность пространственного распределения генных частот в азабачинском стаде нерки. Случайный дрейф генов, миграция и отбор как факторы стационарности	138
Генетическая устойчивость популяционных систем при одновременной изменчивости слагающих их структуру компонентов	143
О функциональном единстве популяционной системы	153
Глава VIII. Прикладные и теоретические следствия существования популяционных систем в природе	159
Популяционные системы и рациональное рыбное хозяйство	159
Популяционные системы и биологическая концепция вида	166
Биохимический полиморфизм и мономорфизм в популяциях. Электрофоретически инвариантные белки как маркеры генов, «охраняющих» тождество вида особи	174
Заключение	187
Приложение	190
Список использованной литературы	220

POPULATION GENETICS OF FISHES

Contents

Introduction	3
Chapter I. The problem of population organization of species in fishes. The necessity of genetic investigation.	6
Some traditional approaches to the analysis of intraspecific differentiation of fishes.	7
The new wording of the old «racial» problem. Hereditary polymorphism as the basis for the analysis of population genetic structure.	10
Chapter II. Objects of investigation and areas of works.	15
The brief taxonomical essay of european anchovy <i>Engraulis encrasicolus</i> L. and ecological features of its Azov and Black Seas's races.	16
Taxonomy and biology of redfish <i>Sebastes mentella</i> Travin and its local stocks.	24
Brief biological survey of Pacific salmon, g. <i>Oncorhynchus</i>	28
Chapter III. Methods of detection and principles of treatment of biochemical hereditary variability.	34
The hereditary variability of antigenic properties of red blood cells.	36
The hereditary variability of serum and intracellular proteins.	41
Methodical ways used to detect the hereditary variability of objects under investigation.	44
Chapter IV. Genetic polymorphism of redfish and European anchovy; Electrophoretic variants of proteins in Pacific salmon.	51
Antigenic factors in erythrocytes of redfish.	51
The blood groups of European anchovy.	54
Electrophoretic variants of proteins in Pacific salmon.	63
Chapter V. Local stocks as a reproductively isolated, genetically heterogeneous populations.	73
Genetic differences of local stocks of redfish. Heterogeneity of a separate stock.	74
Genetic differences of Azov and Black Sea's races of European anchovy. Heterogeneity of Azov race.	81
Reproductive isolation and genetic heterogeneity of local stocks of Pacific salmon.	92
Chapter VI. Local stocks as a totality of genetically different elementary populations.	104
Genetic differences between elementary populations of redfish.	105

Genetic differences between elementary populations of anchovy	123
Genetic differences between elementary populations of Pacific salmon.	132
Chapter VII. Local stocks as population systems. . . .	136
The stationarity distributions of gene frequencies in Azabachian stock of Sockeye salmon.	138
Genetic stability of population systems with simultaneous variability of their structural components.	143
On functional unity of population system.	153
Chapter VIII. Applied and theoretical consequences of existence of population systems in nature. . . .	159
Population systems and rational fishery.	159
Population systems and biological concept of species.	166
Biochemical polymorphism and monomorphism in populations. Electrophoretically invariant proteins as markers of genes protecting the identity of individual species.	174
Conclusion.	187
Literature.	220

Summary

1. Genetic approach to the problem of population organization of species in fishes at the level of local stocks or «races» has permitted to detect systems of biochemical polymorphism and on this basis to carry out a broad geographical analysis of various species. It has been found that local stocks of fishes are reproductively isolated communities with a characteristic inner heterogeneity.
2. The heterogeneity of stocks observed irrespective of ecological features of the species under investigation manifests itself in their subdivision into more elementary population units. They are characterized by gene frequencies and therefore are also reproductively isolated groupings, corresponding formally to the model of «Mendelian population».
3. During genetic investigation of the stock as a whole the correspondence of natural picture to mathematical model of subdivided population is detected. It is shown that such a community is stable both in time and in space despite the simultaneous variability of elementary populations composing it.
4. This new quality of population totality which cannot be deduced from properties of its structural components let us regard local stocks as genetically stable population systems in contrast to elementary populations — variable structural components of such systems. Traditional biological investigations support this conclusion.
5. Since biologically significant properties of populations are derivatives of their historically formed gene pools, the obtained data on qualitative differences of genetic stability of different levels of population hierarchy make it possible to formulate a uniform principle of management of rational fishing industry based on the approach to the population system as a whole — to distribute the appropriate efforts among all components of its structure.
6. The existence of population systems in nature makes it possible to estimate in a new fashion to biological significance of processes of intraspecific genetic divergence regarding them as an adaptive strategy enabling the species to remain as it is in normally varying environmental conditions.
7. But also on the basis of the real existence in species not only of polymorphic but also of genetically monomorphic properties the possibility is argued to treat the speciation not as a continuous process on a population level but as a result of qualitative rearrangements of the genome correlated with the reproductive isolation of separate individuals.

ЮРИЙ ПЕТРОВИЧ АЛТУХОВ

Популяционная генетика рыб

Редактор Б. Н. Элькина
Художник М. В. Носов
Худож. редактор В. В. Водзинский
Техн. редактор Г. Б. Жарова
Корректоры Е. А. Ряхина и Т. Г. Фролова

Т-08324 Сдано в набор 8/1—1974 г. Подп. в печать 12/V—1974 г.
Формат 60×84¹/₁₆ Бумага типогр. № 1. Печ. л. 15,5 Усл. п. л. 14,4
Уч. изд. л. 16,79 Тираж 2300 экз. Заказ. 749 Цена 1 р. 91 к.

Издательство «Пищевая промышленность»
113035, Москва, М-35, 1-й Кадашевский пер., д. 12

Московская типография № 6 Союзполиграфпрома при
Государственном комитете Совета Министров СССР по делам
издательств, полиграфии книжной торговли.
109088, Москва, Ж-88, Южнопортовая ул., 24