

**САРАТОВСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ КАСПИЙСКОГО ФИЛИАЛА  
ВСЕСОЮЗНОГО НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ИНСТИТУТА  
МОРСКОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ**

---

**Н. И. НИКОЛЮКИН**

**МЕЖВИДОВАЯ  
ГИБРИДИЗАЦИЯ  
РЫБ**

**САРАТОВСКОЕ  
ОБЛАСТНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО  
1952**

САРАТОВСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ КАСПИЙСКОГО ФИЛИАЛА  
ВСЕСОЮЗНОГО НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ИНСТИТУТА  
МОРСКОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ \*

---

Н. И. НИКОЛЮКИН  
Профессор, доктор биологических наук

# МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ РЫБ

САРАТОВСКОЕ  
ОБЛАСТНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО  
1952

Научная редакция: *И. Б. Богатова* и *К. Г. Константинов*  
Редактор *М. П. Котов* Корректор *В. К. Смирнова*

---

НГ14199. Подп. к печати 14/II-1952. Тираж 1000. Бумага  $60 \times 92\frac{1}{16} = 9,75$   
бумажного — 19,5 печатного листа; учетно-издат. листов 23,5. Цена 9 руб.

---

Саратов. Типография № 1 Облполиграфиздата. Заказ № 1505.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>Введение</b> . . . . .	5
<b>Экспериментальная часть</b> . . . . .	19
<b>Материал и методика</b> . . . . .	20
<b>Межвидовые (внутриродовые) скрещивания</b>	29
Осетр × стерлядь . . . . .	29
Осетр × севрюга . . . . .	46
Елец × голавль . . . . .	54
Бирючок × ерш . . . . .	55
<b>Межродовые скрещивания</b>	56
Плотва × елец Данилевского . . . . .	56
Плотва × красноперка . . . . .	62
Плотва × линь . . . . .	64
Плотва × подуст . . . . .	66
Плотва × пескарь . . . . .	82
Плотва × густера . . . . .	83
Плотва × лещ . . . . .	88
Красноперка × линь . . . . .	100
Красноперка × укля . . . . .	118
Красноперка × густера . . . . .	121
Красноперка × лещ . . . . .	130
Красноперка × сазан . . . . .	137
Линь × голавль . . . . .	139
Пескарь × голавль . . . . .	139
Пескарь × красноперка . . . . .	140
Пескарь × подуст . . . . .	140
Пескарь × лещ . . . . .	140
Укля × линь . . . . .	141
Укля × густера . . . . .	144
Укля × лещ . . . . .	147
Густера × линь . . . . .	149
Густера × лещ . . . . .	151
Густера × сазан . . . . .	156
Лещ × линь . . . . .	156
Лещ × сазан . . . . .	156
Рыбец × голавль . . . . .	157
Карась × плотва . . . . .	157
Карась × голавль . . . . .	158
Карась × красноперка . . . . .	161
Карась × линь . . . . .	162
Карась × пескарь . . . . .	173
Карась × густера . . . . .	174
Карась × лещ . . . . .	174
Карась × рыбец . . . . .	176
Карп (сазан) × линь . . . . .	177

Карп (сазан) × карась . . . . .	178
Краниологическое исследование гибрида в сравнении с исходными видами . . . . .	207
Окунь × ерш . . . . .	213
Окунь × бирючок . . . . .	214
Определительная таблица межродовых гибридов карповых рыб . . . . .	215
Опыты получения потомства от гибридов рыб . . . . .	216
Возвратные скрещивания . . . . .	220
Стерлядь × (стерлядь × севрюга) . . . . .	220
(Плотва × густера) × плотва . . . . .	225
(Плотва × лещ) × лещ . . . . .	226
(Красноперка × густера) × красноперка . . . . .	227
Красноперка × (красноперка × густера) . . . . .	231
(Красноперка × густера) × густера . . . . .	231
Карась × (карась × сазан) . . . . .	234
(Карась × сазан) × зеркальный карп . . . . .	234
Тройные скрещивания . . . . .	235
(Плотва × густера) × красноперка . . . . .	235
(Плотва × лещ) × красноперка . . . . .	235
(Плотва × лещ) × густера . . . . .	236
(Красноперка × густера) × плотва . . . . .	236
(Красноперка × густера) × лещ . . . . .	237
Межгибридное скрещивание . . . . .	237
(Плотва × густера) × (красноперка × густера) . . . . .	237
Межотрядные („гетерогенные“) скрещивания . . . . .	242
Плотва × судак . . . . .	242
Плотва × окунь . . . . .	242
Плотва × ерш . . . . .	243
Плотва × бирючок . . . . .	244
Красноперка × щука . . . . .	245
Густера × судак . . . . .	249
Лещ × судак . . . . .	249
Лещ × окунь . . . . .	250
Карась × ерш . . . . .	250
Ерш × лещ . . . . .	250
Бирючок × карась . . . . .	251
Щука × окунь . . . . .	251
Щука × ерш . . . . .	253
Щука × бирючок . . . . .	254
Список скрещиваний с кратким указанием результатов . . . . .	255
<b>Некоторые проблемы отдаленной гибридизации рыб</b> . . . . .	258
I. Гиногенез . . . . .	258
II. Различия между реципрокными гибридами . . . . .	264
III. Гибридный атавизм . . . . .	267
IV. Гибридизация как метод филогенетических исследований рыб . . . . .	271
V. Эволюционное значение гибридизации рыб . . . . .	277
VI. О применении отдаленной гибридизации в рыбоводстве . . . . .	292
<b>Резюме</b> . . . . .	300
<b>Цитированная литература</b> . . . . .	306

## ВВЕДЕНИЕ

Историческая августовская сессия Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина (1948 г.), вскрывшая реакционную сущность действующего учения о наследственности, явилась мощным стимулом для дальнейшего плодотворного развития всех отраслей советской передовой биологии. Это относится и к учению об отдаленной гибридизации, основоположником которого является великий преобразователь природы И. В. Мичурин.

Широко известны поразительные достижения Мичурина в деле выведения новых ценных сортов растений методом отдаленных скрещиваний и воспитания гибридов.

В своих работах по гибридизации Мичурин исходил из того, что не все признаки родительских видов включаются в наследственную природу гибридов, а лишь те, которым благоприятствует внешняя среда. Чем дальше отстоят друг от друга скрещиваемые формы по месту их родины и условиям среды, тем легче приспосабливается к новым условиям существования гибридное потомство и, следовательно, тем значительнее роль внешней среды в формировании его наследственной основы.

Интересные результаты дал этот метод и в животноводстве, несмотря на отрицательное влияние формально-генетических догм, имевших здесь широкое распространение в недавнем прошлом. Животноводы-мичуринцы, преодолев это влияние, успешно применяют не только внутривидовые, но и более отдаленные скрещивания для выведения новых пород животных.

В практике рыбоводства метод отдаленной гибридизации не нашел еще широкого применения, хотя рыбы представляют собой благодарный материал для опытов в данном направлении.

Особое значение этот метод приобретает в связи с осуществлением сталинского плана преобразования природы.

Вновь строящиеся многочисленные пруды и водоемы должны быть рационально использованы и в рыбохозяйственном отношении. Многие из них будут иметь характер кратковременных водохранилищ, отличающихся по своему гидрологическому режиму от обычных карповых прудов. Отсюда возникает задача выведения новых, быстро растущих и неприхотливых форм рыб, приспособленных к подобным водоемам.

В 1949 году советским правительством установлены ежегодные государственные премии «за выведение быстро растущих и высокопродуктивных пород рыб, а также за улучшение культивируемых пород и введение новых видов или гибридных форм в прудовые хозяйства». Одним из наиболее перспективных путей создания таких форм и является путь мичуринской гибридизации.

Гибриды в силу их «расшатанной» наследственности и, следовательно, повышенных адаптивных возможностей, а также в силу гетерозиса должны оказаться пластичнее и выносливее исходных видов в измененных условиях среды. Новая среда должна отбирать жизнеспособную часть гибридной культуры и вместе с тем вызывать у развивающихся гибридных особей образование новых приспособительных свойств.

Широко развернувшееся в нашей стране строительство гидро-сооружений выдвигает перед рыбохозяйственной наукой ряд совершенно новых задач и в частности задачу создания новых ценных форм рыб, приспособленных к жизни в условиях зарегулированного стока реки, и здесь метод гибридизации является также весьма перспективным.

Надо, однако, заметить, что рыбы, как и ряд других форм водного образа жизни, по сравнению с наземными животными или растениями, менее доступны для направленного изменения их природы и во всяком случае требуют иного методического подхода. В то время как растениевод или животновод, воздействуя на те или иные организмы, может непосредственно наблюдать результаты этого воздействия, рыбовод в этом отношении оказывается в более трудном положении. Правда, при выведении новой породы рыб для прудов экспериментатор может контролировать влияние определенных прудовых условий на исходную форму. Но значительно осложняется методика работы, когда ставится задача выведения новой формы для обширных водоемов (например, для гигантских водохранилищ), когда требуется воздействие на исходных рыб условиями, специфическими именно для таких водоемов, и когда возможность непосредственного наблюдения над подопытными рыбами весьма ограничена.

Возьмем конкретный пример. Положим, что требуется изменить природу какой-либо проходной рыбы, например осетра, в пресноводную, приспособленную к жизни в водохранилищах. В этом случае целесообразно скрестить осетра со стерлядью. Выращивая молодь гибрида на осетровом рыбозаводе, можно направленно воздействовать на нее лишь на раннем этапе онтогенеза. В дальнейшем же эта молодь должна быть выпущена в водохранилище, где она подвергается влиянию естественных условий, ускользая из-под нашего непосредственного воздействия и наблюдения. Надо полагать, что гибрид вследствие своей повышенной пластичности и гетерозиса окажется более жизнестойким и легче

приспособится к измененным условиям существования, чем осетр. Однако при наличии в этом же водохранилище осетра и стерляди было бы очень нелегко проследить судьбу этого, повидимому, плодовитого гибрида не только в первом, но и в последующих поколениях, особенно при вероятном размножении его не только *in ter se*, но и путем возвратных скрещиваний.

Таким образом, в этой области еще много неясного, и перед советскими ихтиологами встает интересная и важная задача — разработать методику направленного изменения природы ценных промысловых рыб в связи с коренным преобразованием гидрологического режима ряда наших рек.

Возможности искусственных межвидовых скрещиваний рыб очень широки. Издавна известно, что многие виды рыб могут скрещиваться и в природных условиях; с этим приходится считаться каждому ихтиологу-систематику. Однако природные гибриды далеко не всегда поддаются точному диагнозу. Поэтому в литературе о них имеется много разногласий, разрешимых только путем эксперимента.

Опубликовано немало экспериментальных исследований гибридизации рыб. Крупнейшим пороком значительного большинства зарубежных исследований является их полный отрыв от практических задач рыбного хозяйства. Чаще всего объектом исследования служили нежизнеспособные гибриды от скрещивания очень далеких видов, принадлежащих к различным отрядам или семействам. Из жизнеспособных гибридов подробно изучены плодовитые гибриды аквариумных живородящих рыбок сем. *Poeciliidae*, но эти исследования не представляют для нас интереса, поскольку носят формально-генетический характер.

Что же касается промысловых рыб, то экспериментальная межвидовая гибридизация их еще крайне мало разработана. До последнего времени оставалось совсем не исследованным в этом отношении семейство осетровых, воспроизводство которых составляет важнейшую задачу современного рыбоводства (Державин, 1947). Мало изучены экспериментально и межвидовые гибриды семейства карповых рыб, представленного столь многочисленными видами и имеющего столь большое значение в рыбном хозяйстве.

\* \* \*

Изложению результатов нашего исследования мы предпосылаем краткий обзор предшествующих исследований по гибридизации рыб. Кроме того, в соответствующих главах приведена литература, относящаяся к описаниям отдельных гибридов, а также и к некоторым специальным вопросам. В заключительной части работы на основе собственных и литературных данных разбирается ряд общебиологических проблем, связанных с изучением гибридизации рыб, а также вопрос о ее практическом значении.

Обширную литературу по межвидовым\* гибридам рыб мы разбиваем на два раздела: 1) исследования внутрисемейственных (жизнеспособных) гибридов Teleostomi, представляющие специальный ихтиологический интерес, и 2) исследования по эмбриогенезу как внутрисемейственных, так и «гетерогенных» (нежизнеспособных) гибридов, имеющие преимущественно общебиологическое значение.

### **Ихтиологические исследования внутрисемейственных гибридов.**

В этом разделе разбираются литературные данные, характеризующие гибриды рыб, главным образом, в отношении их постэмбриональных морфологических признаков и биологических особенностей. При этом природные и экспериментально получаемые гибриды в пределах каждого семейства разбираются совместно. Мы здесь не касаемся имеющих в литературе сведений чисто описательного характера, частично приводя их лишь в некоторых главах, посвященных отдельным выведенным нами гибридам.

Описания систематических признаков природных гибридов разбросаны в многочисленных ихтиофаунистических исследованиях и сводках. Наиболее новые сводные сведения мы находим у Берга (1911, 1912, 1914, 1933, 1948—1949).

Различные виды сем. Acipenseridae очень легко скрещиваются в естественных условиях, давая не только внутривидовых гибридов, как-то осетр×стерлядь, осетр×севрюга, стерлядь×севрюга, но и межродовых — белуга×осетр, белуга×севрюга, калуга×амурский осетр. Рядом русских ихтиологов отмечены различные осетровые гибриды для СССР. Наиболее полные систематические данные о них приведены Бергом (1911) в его известной сводке «Рыбы». Здесь имеются указания на то, что гибриды осетровых рыб бывают плодовитыми.

Надо полагать, что в природных условиях эти гибриды дают потомство путем скрещиваний не столько между собой, сколько с исходными видами, вследствие чего их часто очень нелегко отличать от последних; отсюда в литературе об осетровых гибридах столь много противоречивого. Что же касается искусственно вы-

---

\* Термин «межвидовые» мы употребляем, говоря о скрещиваниях различных видов независимо от принадлежности их к одному и тому же роду или к различным родам, семействам и т. д. Скрещивания видов одного и того же рода обозначаются как «межвидовые (внутриродовые)», а скрещивания видов, принадлежащих к различным родам, или более крупным систематическим группам, — как «межродовые», «межсемейственные» и т. д. Ряд авторов называют наиболее отдаленные скрещивания, начиная от межсемейственных, «гетерогенными». Такие скрещивания действительно заслуживают объединения под общим названием, поскольку они, в отличие от скрещиваний более близкородственных видов, всегда дают нежизнеспособное потомство. Сохраняя за ними название «гетерогенные», мы, однако, заключаем его в кавычки, так как иногда оно употребляется и в другом смысле, а именно для обозначения всяких межвидовых скрещиваний независимо от большей или меньшей отдаленности скрещиваемых видов.

водимых гибридов, то описаний их систематических признаков и биологических особенностей не имеется, если не считать нашего предварительного сообщения о гибридизации осетра со стерлядью (Николюкин и Тимофеева, 1950).

В некоторых случаях массовые скрещивания рыб происходят в естественных условиях. Такое явление отмечено для сем. Clupeidae. По данным Редекс (1938), в устьях Рейна и Мааса вместе с единичными экземплярами *Alosa alosa* (майская рыба) и многочисленными экземплярами *A. finta* (финта) встречается в очень большом количестве и гибрид между этими видами сельдей. В рыбопромысловом деле этого гибрида обычно принимают за финту, с которой он более сходен, чем с майской рыбой. По мнению Редекс, с 80-х годов прошлого века здесь произошло постепенное замещение майской рыбы гибридом, что явилось следствием создавшихся неблагоприятных условий для нереста майской рыбы, которая почти полностью «отгибридизировалась».

Чаликов (1943) в статье о проходных сельдях р. Волги высказывает иной взгляд на происхождение описанного «гибрида». Он рассматривает его не как гибрида, а как уклонную форму майской рыбы, считая вообще мало вероятным столь широкое распространение в природе явления гибридизации. Возникновение этой формы он объясняет тем, что под влиянием индустриализации Рейна и интенсивного вылова производителей майской рыбы раннего хода произошло смещение ее нерестилищ и пастбищ в низовья реки — в иные экологические условия. По мнению Чаликова, длительное воздействие измененных экологических условий и привело к замещению майской рыбы «гибридом». Аналогичное появление новых популяций, морфологически и экологически отличных от основных форм, автор отмечает и у проходных сельдей рода *Caspialosa*, проводя в этом отношении параллель между волжской черноспинкой и рейнской майской рыбой. К обсуждению этого вопроса мы еще вернемся в главе, посвященной эволюционному значению гибридизации рыб.

Обратимся теперь к гибридам сем. Salmonidae. Искусственное выведение этих гибридов издавна интересовало рыболовов. Предполагалось, что они должны иметь, по сравнению с чистыми видами, некоторые преимущества, как более быстро растущие, более устойчивые по отношению к различным заболеваниям и пр.; отчасти это и было подтверждено опытами русского рыболова Гримма (1881) и др. Однако ожидаемого хозяйственного эффекта в большинстве случаев достигнуть все же не удавалось. Даже в тех случаях, когда гибриды отличались повышенным ростом, это ограничивалось лишь первым поколением: или они были бесплодны, или в следующем поколении происходило их расщепление с возвратом к исходным видам (Гаак, 1893 и др.). Так, гибриды от скрещивания *Salmo salar* × *S. trutta fario* многократно выводились

в массовых количествах в рыбоводных хозяйствах, причем имелось ввиду получение немигрирующего лосося или крупнорослой форели. Однако получить потомство от этих гибридов не удалось.

Что касается природных гибридов, то среди лососевых рыб основное место по количеству их занимают сиги, которые дают ряд межвидовых (внутриродовых) гибридов (Тихий, 1930; Дрягин, 1936; Талиев, 1941). Кузнецов (1932) описал и межродовых гибридов лососевых рыб: нельма×омуль и нельма×муксун; каждый из них был исследован по одному экземпляру из р. Лены. При общем промежуточном характере диагностических признаков этих гибридов имеется и ряд признаков, по которым каждый из них сходен или с одним, или с другим из исходных видов. Гибриды эти вполне жизнеспособны и достигают значительного возраста (13+ и 14+). Гибрид нельма×омуль превышает предельные размеры и вес омуля так же, как гибрид нельма×муксун, превосходит по величине и весу муксуна.

Наибольшее количество встречающихся в природе гибридов принадлежит к семейству Cyprinidae. Некоторые из них известны с давнего времени, причем вначале ошибочно описывались рядом немецких авторов как самостоятельные виды, с присвоением им особых видовых, а иногда и родовых наименований (Зибольд, 1863; Еккель, 1864—1870; Бенеке, 1882; Кнауте, 1893—1896). Особенно значительная путаница в номенклатуру гибридов была внесена Еккелем, который чуть не каждую сколько-нибудь уклоняющуюся форму описывал как гибрида под новым названием. Это, понятно, могло иметь смысл только в том случае, если бы гибриды представляли собой вполне плодовитые константные формы, чего на самом деле нет.

Гибриды карповых рыб встречаются обычно только в единичных экземплярах. Отмечены лишь редкие случаи массовой гибридизации. Никольский (1931, 1943) указывает на очень большое количество внутриродовых гибридов между аральским и туркестанским усачами в р. Чу; гибридных особей здесь вдвое больше, чем особей аральского усача. Условия, способствующие скрещиванию этих видов, создались здесь, вероятно, в связи с теми изменениями, которые происходили в бассейне Аральского моря в четвертичный период.

Первые морфологические исследования экспериментально выведенных гибридов карповых рыб принадлежат советскому ихтиологу Казанскому (1930, 1930а, 1937). Он ограничивался изучением главным образом личиночных и отчасти мальковых стадий развития гибридов, не выращивая их до более позднего возраста. Автор разбирает характер наследования гибридной молодью ряда признаков, а именно: сегментации тела, расположения пигмента, числа лучей в спинном и анальном плавниках, а в последней статье (1937) и числа чешуй в боковой линии.

В результате исследования числа чешуй боковой линии у пяти гибридов Казанский приходит к выводу о том, что последние наследуют от родительских видов не большее, а меньшее число чешуй. Надо, однако, сказать, что произведенные Казанским определения формулы боковой линии гибридов явно ошибочны. Так, по Казанскому, у реципрокных гибридов *Rutilus rutilus caspicus* × *Abramis brama* 4—7 продольных рядов чешуй над *I.I.*, тогда как у исходных видов, по Бергу, это число колеблется в пределах 6½—14; у гибрида *Abramis brama* × *Blicca bjoerkna* Казанский указывает 5 продольных чешуй над *I.I.*, тогда как у исходных видов 9—14 этих рядов. Эта ошибочность объясняется, вероятно, тем, что он имел дело с гибридной молодью, у которой формула боковой линии не всегда поддается точному определению.

Целый ряд интересных межвидовых скрещиваний преимущественно сем. *Syringidae* выполнил Крыжановский (1947), успешно использовавший данные по скрещиваемости тех или иных видов и жизнеспособности гибридов для суждения о филогенетических взаимоотношениях различных групп этого семейства и для построения его системы. Однако автор не останавливается на морфологии гибридов.

Букиревым (1948) дано описание систематических признаков трех межродовых гибридов карповых рыб (рыбец × голавль, рыбец × шемая и лещ × укля) по единичным экземплярам, выведенным С. Г. Крыжановским и выращенным до сравнительно крупных размеров (71—164 мм).

Явление гибридизации широко распространено и в сем. *Centrarchidae* (С. Америка). Экспериментально подтверждена гибридная природа ряда форм рыб этого семейства, часто встречающихся в естественных водоемах, и установлены их характерные особенности: бесплодие, резкое преобладание самцов над самками и ускоренный рост (К. и Л. Хеббс, 1931, 1932, 1933).

В семействе *Percidae* природные гибриды если и встречаются, то крайне редко. Каммерер (1907) получил обе реципрокные формы межродового гибрида от скрещивания окуня и ерша. Гибридная молодежь в возрасте до 6 месяцев отличалась от родительских видов повышенной скоростью роста. Не давая подробного описания эмбриогенеза выведенных им гибридов, автор отмечает, что последние на ранних стадиях развития несколько более сходны с материнским из родительских видов, чем с отцовским, но позднее — в возрасте мальков — такая матроклия утрачивается, и гибриды становятся промежуточными.

Детальным исследованием эмбрионального развития ряда гибридов *Percidae* (ерш × бирючок, ерш × судак, бирючок × судак, бирючок × окунь, окунь × ерш, окунь × судак), в связи с вопросом о филогенетических отношениях между отдельными видами это-

го семейства, занималась, по моему предложению, Персональная (1946). Она наблюдала отцовское влияние начиная с ранних стадий развития всех полученных гибридов. По ряду эмбриональных признаков гибриды занимают промежуточное место между исходными видами (продолжительность инкубационного периода, количество сегментов, размер личинок). В отношении пигментации наблюдается совмещение у гибридов признаков того и другого из родительских видов, вследствие чего гибридные личинки оказываются значительно интенсивнее пигментированы, чем контрольные.

Остановимся вкратце на результатах исследования межвидовых гибридов сем. *Gasterosteidae*. Естественная гибридизация в этом семействе наталкивается на значительные препятствия, связанные с тем, что различные виды его весьма отличаются друг от друга по поведению в период размножения. Лейнер (1934) исследовал онтогенетическое развитие трех европейских видов колюшек и их гибридов, полученных путем искусственного оплодотворения икры. Молодь от скрещивания *Gasterosteus aculeatus* × *Pungitius pungitius* удалось вырастить до стадии сформировавшихся рыбок. Последние поражают необычным разнообразием своего внешнего вида: одни из них очень сходны с *P. pungitius*, другие с *G. aculeatus*. Получается такое впечатление, что уже в первом поколении этого гибрида проявляются доминирование и рецессивность, а промежуточность не выражена. Отсюда у автора возникает вопрос: не являются ли взятые для этого скрещивания родительские формы частично гетерозиготными и, следовательно, не происходит ли межвидовая гибридизация колюшек и в природе?

Что касается сем. *Pleuronectidae*, то, по мнению Кэндлера (1935), в Балтийском море имеет место массовое скрещивание *Pleuronectes platessa* и *Pl. flesus*, причем многие из гибридов вполне жизнеспособны и по скорости роста не уступают *Pleuronectes platessa*, несколько превосходя *Pl. flesus*; нередко встречаются экземпляры с вполне зрелыми половыми продуктами.

Все же вполне определенно доказать гибридную природу исследованной Кэндлером формы можно лишь путем соответствующего искусственного скрещивания и выращивания потомства, чего, однако, пока не удалось выполнить.

**Эмбриологические исследования гибридов рыб.** Приоритет в области экспериментального получения гибридов рыб принадлежит нашему отечественному рыбоводу В. П. Врасскому, который еще в 1857 г. на основанном им Никольском рыбоводном заводе с успехом применил открытый им так называемый «русский сухой способ» оплодотворения икры для скрещивания лососевых рыб. Позднее здесь же опыты гибридизации лососевых рыб продолжал русский рыбовод Гримм (1881), который пришел к заключению, что без сомнения можно получать «до изве-

стной степени плодовитых» гибридов от скрещивания разных видов одного и того же рода.

В период с 1894 г. до начала 20-х годов нынешнего века был опубликован ряд зарубежных исследований по ранним стадиям онтогенеза искусственно выводимых гибридов рыб. В своей значительной части они носят эмпирический характер и представляют интерес главным образом в отношении фактического материала. Некоторые авторы особое внимание уделяют цитологии оплодотворения и начального дробления, а также вопросам о соотношении между степенью родства скрещиваемых видов и успешностью гибридизации, об истинной или ложной гибридизации и др. Если разбираются вопросы наследственности у гибридов, то они трактуются, как правило, с позиций формальной генетики в полном отрыве от рыбохозяйственной практики.

Мы остановимся лишь на некоторых наиболее важных, с нашей точки зрения, вопросах, разбираемых в этих исследованиях. Сюда относится прежде всего вопрос о зависимости между степенью родства скрещиваемых видов и успешностью гибридизации. Что такая зависимость существует, это вытекает уже из работы Аппелеффа (1894), в опытах которого при межотрядных скрещиваниях развитие не шло далее стадии бластодиска, а при межродовых скрещиваниях развивались жизнеспособные личинки.

Последующие исследователи высказывали противоречивые мнения по этому вопросу. Так, Менкгауз (1910) пришел к несостоятельному выводу о том, что процент оплодотворенных яиц при гибридизации не зависит от родственной близости скрещиваемых видов и что вообще нет специфической приспособленности яйца к сперматозоиду одного и того же вида. Тем не менее Менкгаузу пришлось признать, что успешность гибридизации в смысле максимальной стадии развития, достигаемой гибридом, коррелирована со степенью родства исходных видов, тогда как Ньюмен (1915) отрицал и такую корреляцию, ссылаясь на то, что он даже от «гетерогенных» скрещиваний получал «жизнеспособных личинок». Однако вырастить последних до более позднего возраста и тем самым действительно доказать их жизнеспособность Ньюмену не удалось. Таким образом, данный вопрос остался нерешенным.

Внимание почти всех авторов, изучавших ранние стадии онтогенеза при скрещивании рыб, привлекал вопрос о скорости развития гибрида в сравнении с исходными видами. Поскольку различные авторы изучали этот вопрос на различных объектах (внутриродовые, межродовые и «гетерогенные» скрещивания), а иногда и на разных стадиях развития, постольку были получены и разноречивые данные.

Менкгауз (1910) утверждал, что при всякой комбинации скрещиваемых форм гибрида на ранних стадиях развития, до образования зародышевых листков включительно, не только по ско-

ности дробления, но и морфологически совершенно сходен с материнским видом. Это положение нельзя признать правильным. В частности, против него говорят интересные наблюдения советского эмбриолога Рубашева (1935) над развитием перидермы у межродового гибрида от скрещивания самки волховского сига с самцом ручьевой форели. Клетки перидермы у сига крупнее и размножаются медленнее, чем у форели. Гибрид по этому признаку сходен с форелью. Таким образом, Рубашеву удалось установить неоспоримый факт наследования гибридом отцовского признака в столь раннем эмбриональном периоде.

Переходим к проблеме истинной или ложной гибридизации при «гетерогенных» скрещиваниях рыб, которая стояла в центре внимания ряда авторов. Попытки буржуазных ученых разрешить эту проблему остались безуспешными, так как они исходили из лженаучной теории наследственной монополии ядра клетки.

Лёб (1912) на основании ряда опытов «гетерогенных» скрещиваний костистых рыб, при которых он наблюдал чисто матроклинную наследственность, заключает, что здесь происходит в сущности партеногенетическое развитие яйца, стимулируемое сперматозоидом чужого вида.

Стремление объяснить чисто матроклинный характер гибридов элиминацией мужских хромосом не дало положительных результатов. Так, Моррис (1914) отмечает, что у гибрида *Fundulus* × *Stenolabrus* в течение дробления элиминации мужских хромосом не происходит, но тем не менее считает (как и Лёб) этого гибрида чисто матроклинным. Мы полагаем, что достаточных оснований для такого заключения нет. Дело в том, что одно и то же скрещивание, в данном случае *Fundulus* × *Stenolabrus*, в опытах двух экспериментаторов могло дать неодинаковые результаты, зависящие от различных условий опытов. Ведь в опыте Моррис развитие прекратилось в период дробления, вследствие чего крайне трудно было обнаружить отцовское влияние. При этом дробление проходило нормально только вначале, а позднее проявлялись аномалии: деление некоторых blastomerov останавливалось, причем возникали гигантские клетки с ненормальными ядрами. В опыте же Лёба наблюдалось более нормальное развитие, которое заканчивалось образованием зародышей, живших в течение продолжительного времени. Поэтому не исключена возможность, что Лёб имел дело с псевдогибридным, а Моррис — с истинногибридным развитием и что это объясняется различными условиями опытов того и другого авторов.

Г. и П. Гертвиги (1914) так же, как Менкгауз и Моррис, ни в одном опыте не обнаружили элиминации отцовских хромосом у «гетерогенных» гибридов.

Из цитологических исследований Пинней (1918 и др.) также следует, что далеко не всегда матроклинный характер гибридов сопровождается элиминацией отцовских хромосом. Интересно

выдвинутое этим автором положение о том, что при «гетерогенной» гибридизации развитие идет успешнее в тех случаях, когда скрещиваются не более близкие, а более далекие виды. Автор не дает объяснения этому явлению. Между тем естественно возникает вопрос, не имеет ли место при более отдаленных скрещиваниях ложная гибридизация, поскольку здесь, в процессе оплодотворения, говоря словами Лысенко (1949), происходит полная ассимиляция (поглощение) одной половой клетки другою, а при более близких скрещиваниях — истинная гибридизация, причем в этом случае ненормальное физиологическое взаимодействие половых клеток ведет к патологическому развитию.

По более правильному пути в разрешении этого вопроса шел Ньюмен (1914, 1915), но и на его понимании явления матроклинии сказалось влияние формально-генетических установок. Ньюмен решительно отвергает мнение Лёба о партеногенетическом характере «гетерогенных» гибридов и приходит к заключению, что в данном случае имеет место истинная гибридизация с более или менее полным доминированием материнского вида над отцовским. При этом он отмечает, что почти всегда среди зародышей «гетерогенных» гибридов наблюдается ряд переходов от таких, у которых ясно выражено отцовское влияние, до таких, у которых оно проявляется слабо или даже совсем отсутствует.

Таким образом, Лёб и Ньюмен, на основании изучения сходных объектов, т. е. «гетерогенных» гибридов *Teleostei* пришли к противоположным выводам по вопросу о ложной или истинной гибридизации.

Возможность получения истинных гибридов при «гетерогенных» скрещиваниях с полной ясностью показана Крыжановским (1937) путем исследования эмбрионального развития двух межотрядных гибридов *Atherina pontica* × *Sargus annularis* и *Belone acus* × *Mugil cephalus* в сравнении с развитием исходных видов. У того и другого гибрида автору удалось подметить отцовское влияние, но не на самых ранних стадиях, а в период, когда уже сформировалось тело зародыша. Вместе с тем автор установил у гибрида *B. acus* × *M. cephalus* очень интересное явление регуляции величины яйца в зависимости от величины эмбриона. Диаметр икринки и величина эмбриона у саргана (*B. acus*) гораздо больше, чем у лобана (*M. cephalus*). Отсюда при скрещивании этих видов возникает значительное несоответствие между крупным желтком саргана и сравнительно небольшим эмбрионом гибрида (который в 1½—2 раза меньше, чем эмбрион саргана). В связи с этим желточный мешок гибрида лопается, избыток желтка вытекает, и таким путем указанное несоответствие устраняется.

Мы не останавливаемся на ряде формально-генетических исследований по гибридизации рыб (Гершлер, 1914; Коссвиг, 1928 и др.), так как они не имеют прямого отношения к содержанию

нашей работы. То же следует сказать и о сводках по гибридизации животных Серебровского (1935) и Гертвиг (1936), которые заслуживают лишь упоминания, поскольку в них приведен фактический материал и по гибридизации рыб; однако к этим сводкам следует подходить сугубо критически, так как генетический анализ дается в них с морганистских позиций.

**Заключение.** Подведем итоги изложенных литературных данных.

На основании многочисленных опытов установлено, что скрещивания видов, не только близкородственных, но и принадлежащих к различным родам, семействам и отрядам костистых рыб, дают, как правило, положительные результаты в том смысле, что даже при наиболее отдаленных скрещиваниях можно наблюдать хотя бы самые ранние стадии эмбрионального развития.

Чаще всего объектом экспериментальных гибридологических исследований зарубежных ученых служили не имеющие практического значения «гетерогенные» скрещивания, причем морские рыбы изучены в этом отношении значительно больше, чем пресноводные.

При «гетерогенных» скрещиваниях развитие лишь очень редко достигает стадии вылупившихся личинок, обычно же прекращается значительно ранее — наичаще в начале гастрюляции. Некоторые из этих скрещиваний дают несомненно истинных гибридов (у них установлено отцовское наследственное влияние); другие дают чисто матроклинное потомство, неправильно считаемое за партеногенетическое. В теоретическом освещении проблемы истинной или ложной гибридизации зарубежные авторы шли по метафизическому пути, переоценивая значение хромосом как единственных носителей наследственности и потому придавая решающее значение поведению мужских хромосом в яйце. Противоречивые мнения высказывались даже в тех случаях, когда различными авторами исследовались скрещивания одних и тех же видов. Проблема по существу осталась неразрешенной. Правильное объяснение явления истинной и ложной гибридизации можно дать лишь с точки зрения учения Мичурина и Лысенко об оплодотворении как процессе взаимной ассимиляции половых клеток. На этом вопросе мы еще остановимся в главе о гиногенезе у рыб.

Только при внутрисемейственных скрещиваниях могут получаться жизнеспособные гибриды; межсемейственные и более отдаленные гибриды нежизнеспособны\*.

---

\*. Из этого правила, по всей вероятности, не представляют исключения и такие межсемейственные гибриды как, например, *Phoxinus* × *Nemachilus*, о которых очень кратко сообщает Кнауце без всякого их описания, а также и те «гетерогенные» гибриды, «жизнеспособных личинок» которых получил Ньюмен. Жизнеспособность тех и других весьма сомнительна.

Опыты по гибридизации рыб ставились обычно в аквариумных, а не прудовых условиях, что не давало возможности выращивать гибридов в больших количествах до позднего возраста и исследовать их биометрически. Поэтому экспериментально получаемые жизнеспособные гибриды рыб еще очень мало изучены в отношении дефинитивных систематических признаков. Не исследованы на многочисленных экземплярах гибридов столь важные меристические признаки, как формула глоточных зубов *Surginidae*, число позвонков, число жаберных тычинок и др. О систематических признаках мы знаем, главным образом, по отрывочным описаниям единичных экземпляров гибридов, изредка встречающихся в природе и еще реже попадающихся в руки исследователей. Понятно, что и природные гибриды рыб еще совсем мало изучены биометрически, так как естественная гибридизация лишь очень редко охватывает значительное число особей, да и в таких случаях исследованию подвергались лишь немногие признаки (*Pleuronectidae*, *Clupeidae*).

В общем надо сказать, что разобранные нами исследования по межвидовой гибридизации рыб хотя и дали немалый фактический материал, позволяющий сделать некоторые выводы, однако не разрешили ряда вопросов, имеющих важное научно-практическое значение.

Остается еще много загадочного по вопросу о возможности гиногенеза у рыб не только в экспериментальных, но и в природных условиях. Разноречивы мнения различных авторов о сущности гиногенеза и его отношении к партеногенезу. Нет единого мнения и по следующим вопросам. Сказывается ли отцовское влияние на скорости дробления яйца? Зависит ли процент оплодотворенных яиц и успешность эмбрионального развития при гибридизации от степени родства скрещиваемых видов? Какова зависимость между жизнеспособностью гибридов и степенью родства исходных видов?

Порочность большинства зарубежных работ по экспериментальной гибридизации рыб заключается в игнорировании роли среды — различных условий развития гибридов. Среди описываемых эмбриональных уродств только некоторые специфичны для того или иного скрещивания, другие же могут быть следствием развития гибрида в ненормальных искусственных условиях. Неодинаковые условия постановки опытов одного и того же скрещивания могут служить причиной резко различных результатов.

Нет ничего твердо установленного по вопросу о различиях (морфологических и в отношении жизнеспособности) между реципрокными формами гибридов. Хотя в некоторых случаях и наблюдалась частичная элиминация хромосом только в одном из реципрокных «гетерогенных» скрещиваний, однако нельзя считать, что в ней и кроется разгадка этих различий. Не изуче-

ны факторы эмбрионального развития, которыми обусловлена нежизнеспособность одного из реципрокных гибридов при жизнеспособности другого.

В иностранной литературе вопросы наследственности у гибридов трактуются, как правило, с позиций лженаучной хромосомной теории, причем игнорируется мичуринское положение о том, что родительские признаки не просто «передаются» гибриду, а развиваются у него, вследствие чего гибрид может уклоняться в сторону того или другого из исходных видов под влиянием внешних условий.

Почти совсем не освещен вопрос об эволюционном значении гибридизации рыб.

Крайне скудны сведения и по вопросу о способности гибридов промысловых рыб к размножению и об особенностях их второго и последующих поколений, между тем это имеет важное практическое значение. Детально исследованы в этом отношении лишь гибриды аквариумных рыбок сем. Poeciliidae, однако эти исследования являются формально-генетическими и совершенно оторваны от практики рыбного хозяйства.

Морганист Серебровский (1935) в своей сводке по гибридизации животных хотя и пытался решать проблему «овладения гибридизацией» в практических целях, но предлагал идти по совершенно ложному пути изучения «мировых ресурсов генов» для «проектирования новых форм животных».

Успехи, достигнутые советскими рыбоведами в результате внутривидовых скрещиваний (карап × сазан), позволяют выразить уверенность в том, что и некоторые межвидовые скрещивания рыб в сочетании с направленным воздействием условий внешней среды на гибридов должны быть не менее эффективными.

Однако межвидовые гибриды рыб с этой точки зрения почти совсем не исследованы. Между тем большой интерес представляет, например, вопрос о гетерозисе (ускоренный рост, повышенная жизнестойкость) у гибридов промысловых рыб.

Разработка намеченных здесь и ряда других вопросов гибридизации рыб — благодарное дело предстоящих исследований. Выяснение этих вопросов входило и в нашу задачу.

## ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Приступая к опытам по гибридизации рыб, мы ставили перед собой задачу прежде всего собрать фактический материал для общей ориентировки в вопросах о возможности получения гибридного потомства, о его жизнеспособности, морфологических и биологических особенностях, плодовитости, о проявлении гетерозиса и проч. Все эти вопросы были настолько неясными, что, не разрешив их, не накопив соответствующих экспериментальных данных и не установив основных закономерностей отдаленной гибридизации рыб, трудно было ставить опыты рыбохозяйственного использования гибридов. Вот почему наше исследование и надо считать лишь первым приближением к разрешению проблемы практического применения отдаленной гибридизации рыб.

Если для изучения общих закономерностей гибридизации рыб мы старались получить гибридов от самых разнообразных скрещиваний, то для ряда опытов подбирали лишь такие пары производителей, от которых можно получить интересное в практическом отношении потомство.

Для практики рыбного хозяйства гибриды рыб представляют двойкий интерес: они могут служить 1) объектами промышленного выращивания (только первого поколения) и 2) исходным материалом для выведения новых хозяйственно-ценных пород рыб. В первом случае гибриды могут быть и бесплодными, во втором — способность их к размножению имеет решающее значение для успеха дела. Поэтому нас интересовал вопрос о возможности получения второго гибридного поколения и о его морфологических особенностях.

Особое внимание уделялось изучению систематических признаков жизнеспособных гибридов с тем, чтобы на основе этого изучения подойти к выяснению некоторых закономерностей наследования при скрещивании. В связи с этим перед нами встали вопросы о возможности гиногенеза у рыб, о значении гибридологического метода для филогенетических исследований, о роли гибридизации в эволюции рыб и другие.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования по гибридизации главным образом карповых рыб бассейна верхнего Дона проводились нами в течение ряда лет, начиная с 1930 г. на кафедре зоологии и на биологической станции (с. Ново-Животинное) Воронежского пединститута, причем частично выполнялись по плану Всероссийского научно-исследовательского института прудового рыбного хозяйства с использованием его опытных прудов в рыбхозе «Нива» (Воронежской обл.). С 1949 г. начаты исследования по гибридизации осетровых рыб в Саратовском отделении Каспийского филиала Всесоюзного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии.

Во время нашествия на г. Воронеж фашистских оккупантов в 1942 г. все имущество указанной кафедры ими было сожжено, а вместе с ним погибли и все накопленные нами материалы по гибридам рыб, а именно: фиксированные гибриды различных возрастов — от малькового до половозрелого, коллекции и микроскопические препараты по эмбриональному развитию гибридов и контрольных форм, коллекции глоточных зубов и пр. Было уничтожено также свыше 2000 экз. живых гибридов, сохранившихся частью в аквариумах, частью в опытных прудах Ново-Животинновской биологической станции. Вместе с тем частично погибли дневники наблюдений, некоторые ведомости биометрических данных, а также часть фотографий и рисунков. Несмотря на это, удалось подвести итоги наших исследований по сохранившимся рукописям и прочим письменным и иллюстративным материалам, а также на основании некоторых дополнительных опытов и наблюдений, результатом чего и явилась эта монография, в которую позднее были включены и данные по гибридизации осетровых рыб.

Опыты скрещивания рыб бассейна верхнего Дона мы, как правило, проводили на опорном пункте в непосредственной близости от того или другого водоема, причем для выведения молодежи использовались аппараты Сес-Грина. Только в очень редких случаях эксперименты ставились исключительно в лабораторных условиях.

Важным условием, определяющим успешность работы по гибридизации рыб, является возможность получения разнообразных производителей со зрелыми половыми продуктами, что в свою очередь зависит от выбора места работы.

В 1930—1931 гг. мы выбрали один из затонов р. Воронеж (приток Дона). Этот затон (длиною около 100 м и глубиною до 2 м) расположен вблизи ст. Отрожка.

Аппараты Сес-Грина устанавливались в хорошо промывасмой начальной части затона, где дно густо заросло элодеей и рдестом, а вода очень прозрачна и богата кислородом (выше

100% насыщения), как это показывали анализы проб воды, **которые** брались непосредственно из затона и из аппаратов; **таким** образом, говорить об отрицательном влиянии кислородного дефицита на развитие молоди здесь не приходится.

К сожалению, место расположения нашего опорного пункта — низменный берег р. Воронеж — сравнительно поздно освобождается из-под половодья, и это не позволяло нам использовать для работы рыб ранне-весеннего нереста.

Указанное обстоятельство побудило нас в 1932 г. перебросить работу на Большое Подклетненское озеро поймы Дона (в 8 км от г. Воронежа), где мы и ставили в течение ряда лет наши опыты. Большая отдаленность этого озера от города компенсировалась здесь тем, что наш пункт можно было устраивать на высоком незаливаемом берегу озера. Благодаря этому мы могли начинать работу с ранней весны, не пропуская нереста щуки, окуня и т. д. Вместе с тем Подклетненское озеро заинтересовало нас и как очень богатое природными гибридами карповых рыб.

Это озеро площадью около 60 га, протяжением свыше 2 км и глубиной до 3 м, с илистым дном, имеет «заморный» характер. Здесь обращают на себя внимание обширные заросли надводной растительности, которые местами простираются от берега до середины озера. Условия для развития и роста молоди в отношении кислородного режима здесь оказались менее благоприятными, чем в указанном затоне р. Воронеж. В некоторые годы при слабом разливе Дона полая вода не уносила с озера ледяного покрова, который здесь же постепенно таял. Вследствие этого не смывалась и масса отмершей растительности. Это, конечно, влияло отрицательно на содержание кислорода; недостаток последнего особенно давал о себе знать в самой «нижней» части озера (от которой начинается ручей, соединяющий его с Доном), где первое время устанавливались аппараты Сес-Грина, и приводил в некоторых случаях к массовой гибели выводимой молоди.

В период 1937—1942 гг. мы хотя иногда и использовали производителей из Подклетненского озера, но в основном наша работа была сосредоточена на Ново-Животиновской биостанции, расположенной на левом берегу Дона (в 27 км к северу от г. Воронежа). Здесь мы имели возможность поставить ряд новых скрещиваний, получая из уловов донской рыбы таких производителей, как подуст, рыбец, елец Данилевского и др., с которыми нам не приходилось иметь дело, работая на р. Воронеж и на Подклетненском озере. Преимущество работы на биостанции заключалось и в том, что в нашем распоряжении были два опытные прудика-копанки (площадью по 0,025 га), питаемые грунтовой водой. Эти прудики служили для выращивания гибридов (рис. 1 и 2). Чаще всего в них же устанавлива-

лись и рыбоводные аппараты (рис. 3), реже последние помещались в Дону. Что касается условий для развития и роста молоди в аппаратах и прудиках, то в отношении гидрохимического режима они, как правило, были вполне удовлетворительны.

В 1945 г. мы возобновили наши опыты снова на Подклетненском озере.

Немало затрудняло нашу работу то обстоятельство, что далеко не всегда в обследуемых уловах рыбы мы находили нужных



Рис. 1. Опытный прудик Ново-Животинновской биостанции.

нам зрелых производителей как одного, так и другого вида. В связи с этим нам приходилось выдерживать некоторое время производителей в садках. Такое выдерживание оправдывало себя только применительно к самцам. Одного и того же молочника мы нередко использовали для оплодотворения икры в течение нескольких дней. Эффективность же выдерживания самок с текучей икрой ограничивалась очень коротким сроком — всего несколькими часами; однако и это приводило иногда к нежелательным результатам — выметыванию икры в садке (особенно в жаркое время).

При отсутствии вполне зрелых производителей мы успешно применяли стимулирование созревания половых продуктов путем гипофизарных инъекций. При этом положительные результаты

получались также чаще с самцами, чем с самками. Последние, в отличие от самцов, давали годную для оплодотворения текучую икру только в том случае, если инъекция производилась вскоре после их вылова, в противном случае икра не поддавалась воздействию стимулятора, вследствие начавшейся ее дегенерации.



Рис. 2. Облов рыбы в спущенном прудике.

Подробное описание технических приемов, применявшихся при наших опытах искусственного оплодотворения икры и выведения молоди рыб, дано нами ранее (1930, 1935).

Употребление аппаратов Сес-Грина со стеклами для размещения клейкой икры давало нам возможность, оплодотворяя икру в большом количестве, сравнительно точно учитывать процент ее отхода. Икра приклеивалась к нижней поверхности

стекло, располагаемых горизонтально в аппаратах, что полностью предотвращало возможность ее заливания.

Аппараты Сес-Грина использовались в ряде случаев не только для инкубации икры, но и для выращивания молоди, причем иногда потомство от одного и того же скрещивания рассаживалось в несколько аппаратов. Хотя мы обычно и прикармливали мальков планктоном, но росли они в этих условиях большей частью очень медленно вследствие скуденности и недостаточности питания; неоднократно отмечалась значительная гибель ли-

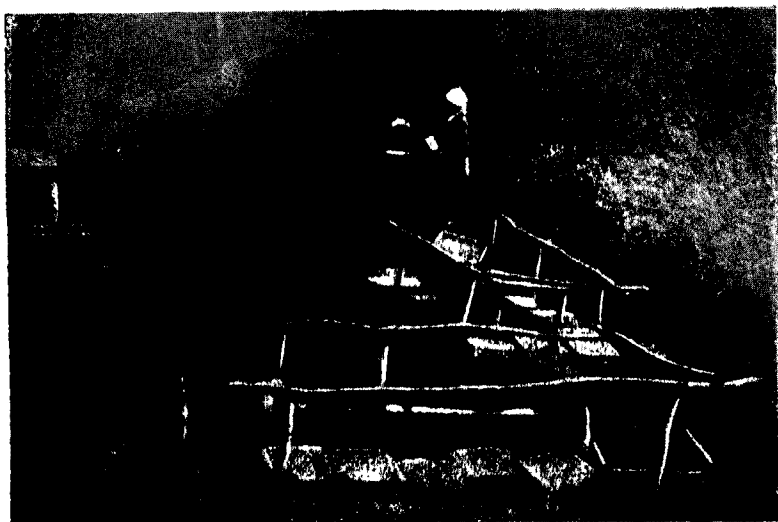


Рис. 3. Аппараты Сес-Грина в том же прудике.

чинок и мальков от истощения. Осенью молодь из аппаратов пересаживалась в аквариумы, в которых некоторые гибриды и содержались в течение ряда лет. Условия для их роста здесь были еще менее благоприятны вследствие того, что далеко не всегда можно было обеспечивать регулярное питание многочисленного стада того или иного гибрида. Наиболее крупные гибриды, достигшие длины около 10 см и более, содержались в больших аквариумах (объемом около 1,5 м<sup>3</sup>). В значительно лучших условиях роста оказывались те из гибридов, которых мы высаживали на вегетационный период в пруды биостанции или рыбхоза «Нива». Почти исключительно в прудах этого рыбхоза выращивались гибриды между карпом и карасем. Использование прудов давало возможность выращивать некоторых гибридов до половозрелости. В ряде случаев подопытные гибриды содержались в прудах начиная с ранних (личиночных) стадий развития, когда они являются наиболее отзывчивыми на влияние внешних условий и легче приспосабливаются к новой среде.

В некоторых случаях и икра инкубировалась в тех же прудах, где позднее выращивалась подопытная культура.

Опыты гибридизации осетровых рыб ставились нами на Волге (ниже Саратова) на опорных пунктах Саратовского отделения ВНИРО у с. Синенькие и у с. Трубино.

При оплодотворении икры осетра и севрюги мы имели наилучший выход личинок в тех случаях, когда применяли особый способ отмывки ее илом, а именно: отмывка производилась только путем покачивания противня с илистой водой и икрой, но без всякого помешивания какими-либо предметами: во избежание неблагоприятных механических воздействий. Такая отмывка производилась примерно в течение получаса; илстая вода 3—4 раза сменялась, причем концентрация ила с каждым разом понижалась. Первая смена производилась спустя 1—2 минуты, чтобы быстрее удалить вместе с илистой водой полостную жидкость. Наши попутные наблюдения указывают на то, что при массовом оплодотворении икры осетра и севрюги более практично отмывать ее, а не приклеивать, хотя специально этот вопрос нами не изучался. Что же касается стерляди, то мы получали наилучшие результаты при приклеивании ее икры к стеклам, что связано с большей клейкостью и меньшими размерами икринок.

Для инкубации икры осетровых рыб употреблялись преимущественно аппараты Чаликова. Для приклеенной икры последние реконструированы нами: в них сделаны пазы для установки стекол в вертикальном положении.

Вылупившиеся личинки транспортировались на экспериментальную базу Саратовского отделения ВНИРО для выращивания в проточных аквариумах или бассейнах до стадии мальков, после чего большая часть молодежи высаживалась для дальнейшего выращивания и зимования в пруды, главным образом, Тепловского рыбопитомника (Саратовской обл.).

В работах как с костистыми, так и с осетровыми рыбами нам в большинстве случаев удавалось одновременно с опытом гибридизации ставить и контрольный опыт, причем для того и другого мы старались по возможности использовать икру от одной и той же самки, оплодотворяя ее частью спермой чужого вида, частью того же самого.

В ряде опытов икру одной самки мы оплодотворяли смесью спермы, полученной от нескольких самцов другого вида, создавая таким образом условия для индивидуальной избирательности гамет при оплодотворении. Надо полагать, что именно благодаря этому, а также вследствие того, что икра оплодотворялась в больших количествах, в некоторых случаях затрудненной скрещиваемости из тысяч икринок все же получались хотя и немногочисленные, даже единичные, но вполне жизнеспособные экземпляры гибрида (напр., красноперка × линь). Очень

вероятно, что при отсутствии избирательности оплодотворения и при малом количестве подопытной икры совсем не оказалось бы жизнеспособных экземпляров гибрида, и он мог быть ошибочно принят за совершенно нежизнеспособного.

Некоторые скрещивания мы многократно повторяли, меняя условия опыта (способ инкубации икры, температура, освещение, скорость течения воды и пр.), и соответственно получали различные результаты, причем иногда количество выживавшей молоди резко менялось в зависимости от условий опыта.

Эмбриологическое исследование гибридных и контрольных форм проводилось путем наблюдения на живых объектах, причем последовательные стадии развития зарисовывались под рисовальным аппаратом Аббе, а в некоторых случаях мы прибегали и к микрофотографированию. Эмбриологические материалы фиксировались и использовались для дополнительных наблюдений; по некоторым гибридам изготовлялись микроскопические препараты (серии разрезов, а также и тотальные препараты).

Многие из жизнеспособных гибридов обрабатывались биометрически, при этом для карповых рыб мы руководствовались преимущественно схемой измерений, составленной Правдиным (1939). Прежде всего на ранних мальковых стадиях определялось число лучей в спинном и анальном плавниках, а позднее и другие меристические признаки; у наиболее крупных искусственно выведенных, как и у природных гибридов исследовались, кроме того, и пластические признаки. При наличии значительного количества экземпляров гибридов применялся метод вариационно-статистического анализа. Изучение того или иного признака мы всегда стремились проводить в разрезе сравнения гибрида с исходными видами. Однако не всегда нам удавалось выращивать контрольную молодь исходных видов до позднего возраста, так как она хуже, чем гибриды, переносила неблагоприятные условия содержания. Поэтому иногда мы вынуждены были обращаться к нашим ихтиологическим материалам, собранным в бассейне верхнего Дона, и подбирать из них такие экземпляры исходных видов, которые возможно более соответствовали бы сравниваемым с ними гибридам по возрасту и размерам. Конечно, полного соответствия здесь никогда не было, поскольку гибриды развивались и росли в искусственных условиях, а исходные виды — в естественных. Следовательно, сравнение тех и других, особенно в отношении пластических признаков, имело лишь ограниченное значение.

Всего нами было выполнено 100 различных скрещиваний: 7 межвидовых, 58 межродовых, 8 возвратных, 5 тройных, 1 межгибридное и 21 межотрядное.

На рис. 4 указаны виды, участвовавшие в наших скрещиваниях, за исключением Acipenseridae; они принадлежат к

трем семействам, а именно Cyprinidae, Esocidae и Percidae и соответственно к трем различным отрядам Teleostei. Здесь отмечены только те различия между полученными гибридами, которые относятся к их жизнеспособности: сплошными линиями

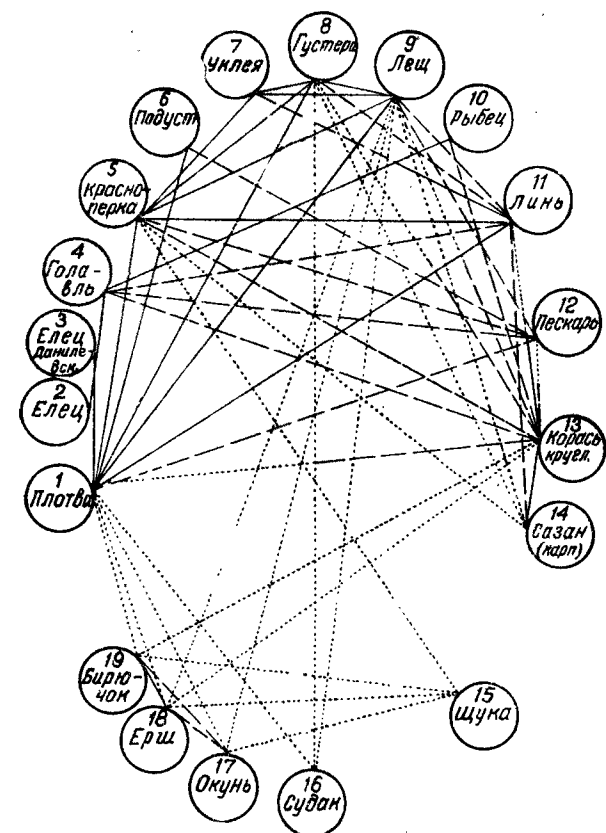


Рис 4. Межвидовые скрещивания ( $F_1$ ) 1—14—Cyprinidae (1—11—Leuciscinae, 12—Gobioninae, 13—14—Barbinae); 15—Esocidae; 16—19—Percidae (объяснение в тексте).

соединены виды, от скрещивания которых получены вполне жизнеспособные гибриды; прерывистыми линиями обозначены частично или ограниченно жизнеспособные гибриды, а пунктирными — совсем нежизнеспособные; комбинированными линиями (напр., сплошной и пунктирной) отмечены те случаи, когда реципрокные формы гибридов значительно отличаются между собой по жизнеспособности.

Подобным же образом построен рис. 5 для возвратных, тройных и межгибридного скрещиваний Cyprinidae. Слева размеще-

ны гибриды первого поколения: плотва×густера, плотва×лещ, красноперка×густера и карась×сазан; справа указаны чистые виды, скрещенные с этими гибридами.

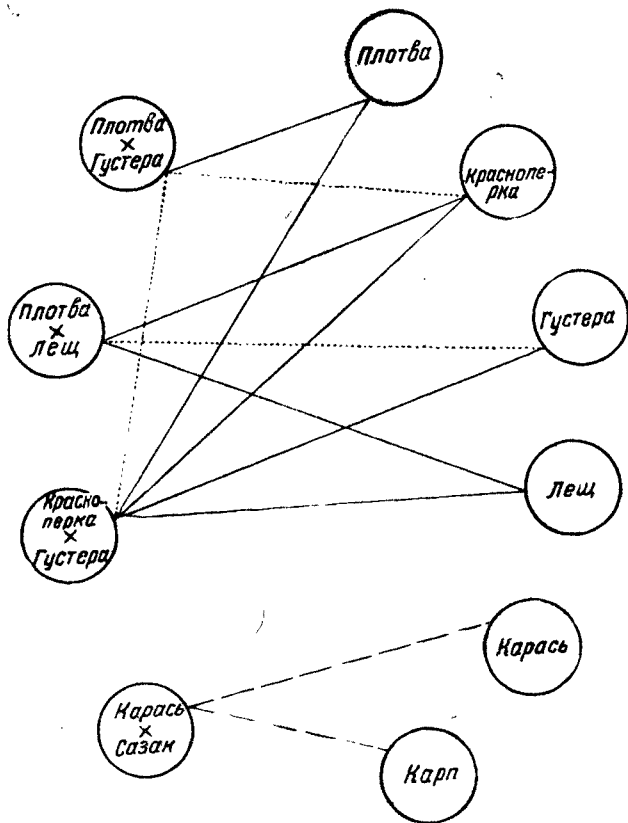


Рис. 5. Возвратные, тройные и межгибридное скрещивания (объяснение в тексте).

При выполнении экспериментальной части исследования ряд специальных технических работ (искусственное оплодотворение икры, уход за развивающейся икрой и молодью, зарисовки под рисовальным аппаратом, биометрическая обработка ихтиологических материалов и пр.) приходилось производить одновременно, что было возможно лишь благодаря тому, что мы всегда получали помощь от персонала кафедры зоологии и биологической станции Воронежского пединститута, а также Саратовского отделения ВНИРО. Прежде всего следует отметить систематическое участие в этих работах Н. А. Тимофеевой. В некоторые годы работы большую помощь оказывали Н. С. Персональная С. Д. Романцева, В. Г. Покровская и Г. В. Шпилевская. Немалое

содействие оказали также Воронежское отделение Всероссийского научно-исследовательского института прудового рыбного хозяйства, Воронежский и Саратовский рыбтресты, благодаря которым я имел возможность использовать для опытов пруды рыбхоза «Нива» и Тепловского рыбопитомника. Всем лицам и учреждениям, оказавшим помощь в моей работе, я приношу искреннюю благодарность.

Пользуюсь случаем здесь же выразить глубокую благодарность [Л. С. Бергу], Г. В. Никольскому, Б. С. Матвееву и С. Г. Крыжановскому за ценные советы и указания литературы.

## МЕЖВИДОВЫЕ (внутриродовые) СКРЕЩИВАНИЯ

*Acipenser güldenstädti* Br. × *A. ruthenus* L.

Осетр × стерлядь \*

В литературе мы находим лишь краткие описания единичных природных экземпляров этого гибрида (Берг, 1911; Меньшиков, 1929; Меньшиков и Букирев, 1934; Сыроватский, 1946 и др.).

В экспериментальных условиях гибрид не выращивался, хотя опыт оплодотворения икры стерляди спермой осетра был успешно выполнен еще в 1869 г. Овсянниковым (1870).

Основная задача, которую мы поставили перед собой, приступая к изучению этого гибрида, заключалась в том, чтобы дать ему оценку: 1) как исходной форме для выведения новой хозяйственно-ценной породы осетровых рыб, приспособленной к жизни в пресных водоемах (прудах, водохранилищах) и 2) как объекту промышленного выращивания в прудах. В данном скрещивании имелось в виду подбором именно этой пары производителей сочетать у гибрида быстрый рост осетра с чистой «пресноводностью» стерляди, а прудовым выращиванием вызвать у него специфические изменения приспособительного характера с усилением пресноводных свойств. Прежде всего надо было изучить обе реципрокные формы гибрида в морфобиологическом отношении и дать каждой из них рыбохозяйственную оценку.

На Волге у с. Синенькие нами были выполнены реципрокные скрещивания: 1) осетр ♀ × стерлядь ♂ \*\* (15/V 1949) и 2) стерлядь ♀ × осетр ♂ (19/V 1949). В том и другом

\* Этот гибрид исследован мной совместно с Н. А. Тимофеевой.

\*\* В наименованиях скрещиваний значки ♀ и ♂ нередко опускаются, причем название самки предшествует названию самца; например, «осетр × стерлядь» обозначает скрещивание самки осетра с самцом стерляди. Сказанное не относится к наименованиям природных гибридов, поскольку отношения полов скрещиваемых видов здесь неизвестны. В заголовках глав, посвященных отдельным гибридам, значки ♀ и ♂, указывающие пол каждого из скрещиваемых видов, ставятся только в тех случаях, когда речь идет лишь об одной из реципрокных форм гибрида.



Рис. 6. Осетр × стерлядь в возрасте 1 г., вес — 220 г., L — 390 мм (аквариумный).

скрещивании фигурировала острорылая стерлядь. Отсутствие самок стерляди с текучей икрой заставило нас прибегнуть к гипофизации, которая дала положительные результаты: обе гипофизированные самки через  $1\frac{1}{2}$  суток дали годную для оплодотворения икру. Одновременно с гибридами были выведены и контрольные формы — осетр и стерлядь, причем икра одной и той же самки оплодотворялась спермой своего и чужого вида. Инкубация икры, приклеенной к стеклам, производилась в реконструированных нами аппаратах Чаликова.

Вылупление личинок гибрида осетр × стерлядь началось на седьмые сутки развития, контрольного осетра — на  $\frac{1}{2}$  суток позднее, а гибрида стерлядь × осетр и контрольной стерляди — в конце пятых суток (средняя температура за период инкубации в первом скрещивании  $13,3^\circ$ , во втором  $14,2^\circ$ ).

Все выведенные личинки были перевезены (25 мая) в аквариумы Саратовского отделения ВНИРО, где и проводилось дальнейшее выращивание молоди. Личинки стерляди, благополучно перенесшие перевозку, к сожалению, целиком погибли в первый же день вследствие того, что в аквариум попала не вполне дехлорированная вода. Оба реципрокных гибрида и контрольный осетр выращива-

лись до возраста 7 месяцев приблизительно в одинаковых условиях аквариумного режима (проточность, температура, содержание кислорода) и кормления. В качестве корма давались вначале только планктонные ракообразные, позднее—олигохеты (*Enchytraeidae* и сеченые дождевые черви) и рыбный фарш.

Уже начиная с первых дней после вылупления наблюдались некоторые отличия в поведении личинок осетра и гибридных. Первые имеют склонность собираться на дне аквариума кучками, обнаруживая при этом положительный фототаксис, а при наличии камешков прячутся под ними, подолгу не всплывая кверху (не делая „свечек“). Гибридные личинки ведут себя несколько иначе: в меньшей степени скучиваются и значительно реже прячутся под камешки, однако так же, как и осетры, идут на свет. Различное поведение в аквариумах личинок осетра, с одной стороны, и гибридных, с другой, вероятно, является следствием экологических различий между исходными видами.

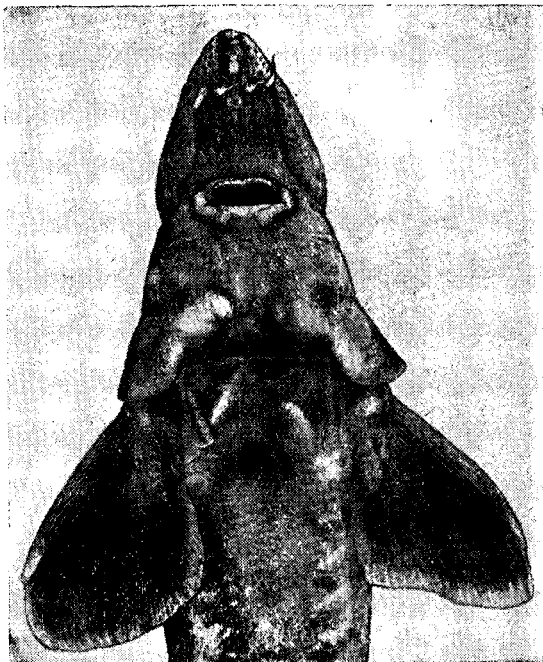


Рис. 7. Головной отдел того же экземпляра.

Спустя 8 суток после вылупления молодь начала реагировать на корм (температура воды за этот период колебалась в пределах 16—17,5°). В первые дни кормом служил только мельчайший планктон, к которому к концу 3 суток мы стали добавлять наиболее мелких олигохет. С этого времени молодь осетра не скучивается и, находясь в постоянном движении, придерживается дна аквариума, в отличие от гибридной молоди, которая держится как у дна, так и в толще воды.

Выращиваемые в аквариумах в течение ряда месяцев оба реципрокных гибрида и контрольные осетры частично фиксировались и исследовались морфологически.

По общему внешнему виду гибрид (рис. 6 и 7) занимает промежуточное положение между осетром и стерлядью. По длине и

форме рыла, чаще всего загнутого кверху, гибрид в общем более сходен со стерлядью, чем с осетром, но варьирует, приближаясь то к острорылому осетру, то к тупорылой стерляди; однако ни у одного экземпляра мы не встретили рыла, характерного для острорылой стерляди.

Реципрокные формы по некоторым признакам отличаются между собой матроклинно. Так, усики у гибрида осетр ♀ × стерлядь ♂ немного короче, чем у гибрида стерлядь ♀ × осетр ♂, т. е. каждая реципрокная форма несколько уклоняется по этому признаку в сторону материнского вида. У обоих гибридов на усиках обнаруживается лишь слабо выраженная бахромчатость, появляющаяся в более позднем возрасте, чем у стерляди.

Характерная для осетра радиальная исчерченность на спинных жучках у гибрида осетр × стерлядь выражена несколько сильнее, чем у гибрида стерлядь × осетр. Как по этому признаку, так и по форме жучек реципрокные гибриды также немного отличаются друг от друга матроклинно. У большинства экземпляров обоих гибридов под спинным рядом жучек ясно заметен добавочный ряд очень маленьких жучек; иногда здесь вместо жучек имеются звездчатые пластинки или зернышки, но чаще всего также с рядовым расположением.

Выращенные в аквариумах до возраста 3—7 месяцев обе реципрокные формы гибрида и осетры, а также подобранная к ним по размерам молодь стерляди из уловов в р. Волге были обработаны биометрически. При этом было взято для измерения пластических признаков 30 экз. гибрида осетр × стерлядь и по 18 экз. остальных трех форм (размеры их указаны в табл. 1), для подсчета числа лучей в *D* и *A* — по 50 экз. гибрида осетр × стерлядь и по 30 экз. остальных форм и для числа жучек и числа жаберных тычинок — по 50 экз. каждого гибрида и по 100 экз. исходных видов. При определении числа жучек и жаберных тычинок учитывались и зачаточные, поэтому показатели этих признаков у исследованной нами молодежи очень близки к показателям их у взрослых форм, за исключением нескольких наиболее молодых стерлядок, у которых задние из боковых жучек не представлены и зачатками.

Как видно из табл. 1, по меристическим признакам гибрид осетр × стерлядь занимает промежуточное положение между исходными видами (признаки № 2, 3, 4 и 6) или весьма близок к осетру (№ 1 и 5). Второй гибрид стерлядь × осетр отличается от первого сниженными числовыми показателями всех указанных меристических признаков; особенно это относится к количеству спинных жучек, и жаберных тычинок, уменьшенному и по сравнению с каждым исходным видом. По всем приведенным в таблице пластическим признакам наблюдается матроклиния.

Таблица 1.

**Пределы вариаций и средние показатели меристических  
и пластических признаков**

№	Признаки	Осетр	Осетр× стерлядь	Стерлядь× осетр	Стерлядь
1	Спинных жучек	10—19 15,4	12—18 15,1	9—15 12,5	12—16 14,0
2	Боковых жучек	33—51 42,2	37—55 48,3	34—51 42,3	52—71* 61,5
3	Брюшных жучек	7—12 10,3	10—15 12,1	8—13 10,5	11—17 14,1
4	Лучей в D	36—49 41,3	37—49 42,9	36—47 41,6	38—49 43,6
5	Лучей в A	22—33 26,3	23—33 26,7	22—31 24,7	20—30 24,3
6	Жаберных тычинок	18—28 22,3	16—24 20,4	13—21 16,3	14—21 17,2
7	Вся длина в мм	149—219 176	141—192 169	119—175 148	108—202 160
8	В % всей длины: Длина головы	19,4—22,9 20,6	20,1—23,7 21,7	21,1—24,6 23,0	21,8—24,8 23,1
9	В % длины головы: Длина рыла	40,1—44,9 42,8	39,9—46,1 43,9	40,2—47,6 44,8	40,2—49,9 45,9
10	Ширина рыла	39,8—46,9 43,4	38,8—45,6 41,7	35,7—44,8 39,9	29,8—37,8 34,3
11	Заглазничное пространство	40,1—49,2 45,5	40,6—47,7 44,2	40,3—47,8 43,8	39,9—46,3 42,8
12	Длина наиболь- шего усика	15,2—21,7 18,0	17,9—22,9 20,1	19,2—23,7 21,6	20,2—24,9 22,3
13	Ширина рта	26,7—30,9 28,7	23,8—28,5 26,1	23,3—28,3 25,2	17,1—22,3 19,7

Наиболее надежными признаками отличия обеих реципрокных форм гибрида от стерляди является уменьшенное число боковых жучек и недоразвитие бахромок на усиках, а от осетра — общий внешний вид и загнутое кверху рыло. Шмидтов (1939) выделяет в своем материале по стерляди из низовьев р. Камы 6 экз. с 52—57 боковыми жучками, но склонен считать их за чистых стерлядей, уклоняющихся по числу жучек. Нам кажется более

\* У взрослой стерляди, по Бергу (1948), боковых жучек 58—71, в среднем—64,3.

вероятным, что сниженное число боковых жучек здесь является следствием гибридизации стерляди с осетром. Чаликов (1944) описал новый вид *Acipenser primigenius* по 1 экз. так называемой «дельтовой стерляди» из северного Каспия. Берг (1948) принимает этот экземпляр за гибрида между осетром и стерлядью, от которого он действительно не отличается по большинству диагностических признаков. Однако бахромчатость усиков этого экземпляра указывает, как мы полагаем, на принадлежность его к потомству от возвратного скрещивания гибрида осетр $\times$ стерлядь со стерлядью (ниже приводятся данные, указывающие на плодovitость этого гибрида).

Сравним наших гибридов с исходными видами в отношении скорости роста. Уже со стадии вылупления бросается в глаза различная величина личинок, развивающихся из икры стерляди, с одной стороны, и из икры осетра, с другой: длина только что вылупившихся личинок осетра и гибрида осетр $\times$ стерлядь составляет 9—11 мм, а стерляди и гибрида стерлядь $\times$ осетр 6—7 мм. В дальнейшем различие прогрессирует: гибрид осетр $\times$ стерлядь растет значительно быстрее, чем гибрид от реципрокного скрещивания, а со второго месяца начинает обгонять и осетра (табл. 2).

Таблица 2

Рост гибридов и осетра (средний вес в г)

Даты	14/VI	11/VII	9/VIII	9/IX	14/X	14/XI	14/XII	14/I
Осетр . . .	0,53	5,3	14,8	25,6	33,9	40,9	44,8	47,2 (L—24,2 см)
Осетр $\times$ стерлядь	0,51	6,8	22,3	42,4	67,2	80,6	96,1	109,6 (L—30,8 см)
Стерлядь $\times$ осетр . . .	0,24	3,2	12,0	22,1	29,9	36,8	42,4	46,6 (L—22,2 см)

Гибрид стерлядь $\times$ осетр растет несколько медленнее осетра и только за зимние месяцы догоняет его. К середине января 1950 г. наиболее крупные экземпляры гибрида осетр $\times$ стерлядь достигли веса до 150 г (вся длина 34 см), а гибрида стерлядь $\times$ осетр — до 58 г (25 см).

Некоторые наши наблюдения говорят и о повышенной жизнестойкости гибрида. Так, при снижении температуры воды в аквариумах до 7° осетры перестают брать корм и истощаются, что ведет к их отходу, тогда как гибриды в тех же условиях чувствуют себя значительно лучше, не прекращая питаться; этим и объясняется замедление роста осетра в период октябрь—январь, когда температура колебалась от 7° до 12°.

Изучение гибрида осетр $\times$ стерлядь продолжалось и в 1950 г., причем мы поставили перед собой задачу получить новое зна-

чительно более многочисленное потомство гибрида и исходных видов с тем, чтобы проверить полученные в 1949 г. данные о быстром росте и повышенной жизнестойкости гибрида путем выращивания подопытной молоди не только в аквариумах, но и в прудах; исследование было направлено на то, чтобы дать оценку этому гибриду с точки зрения целесообразности использования его как нового объекта пресноводных рыбных хозяйств.

Опыты оплодотворения и инкубации икры, как и в 1949 г., были проведены в мае месяце на Волге у с. Синенькие.

8 мая было произведено оплодотворение икры осетра 1) спермой стерляди (опыт гибридизации) и 2) спермой осетра (контрольный опыт). Для первого опыта было взято 28½ тысяч икринок, для второго — 8 тысяч икринок. Оплодотворяемая икра отмывалась путем покачивания противня с илистой водой и икрой.

Инкубация икры проводилась в аппаратах Чаликова, установленных на течении 0,5 м/сек. Развивающаяся икра наблюдалась в живом виде. Дважды в сутки брались пробы икры для фиксации.

В период инкубации был установлен следующий отход на пробах по 600 икринок на стадии серповидной бороздки: у гибрида 6,5%, у контрольного осетра 10%.

Позднее, на стадии замыкания бластопора, среди гибридных икринок оказалось около 3% с явно выраженной задержкой в развитии; это — нежизнеспособные икринки. В контрольной икре почти не наблюдалось икринок с ясно заметным отставанием в замыкании бластопора, вследствие чего на этой стадии развития процент отхода в той и другой икре приблизительно выравнялся. Таким образом, процесс гастрюляции, как критический период развития, сказался в большей степени на гибридных икринках, чем на контрольных.

За двое суток до вылупления личинок нами было взято по 8 гибридных и контрольных икринок для сравнения их в отношении пульсации сердца у зародышей, причем было установлено, что у гибрида сердце сокращалось в среднем 54 раза в минуту (от 45 до 61), а у осетра — 39 раз (от 32 до 48). Таким образом, гибрид отличался от осетра учащенной пульсацией сердца. Это наблюдение интересно проверить на более многочисленных зародышах.

Вылупление личинок гибрида и осетра началось в конце 9 суток, а массовое вылупление происходило спустя 10 суток по оплодотворении икры. Средняя температура воды за период инкубации икры — 12,5° (при колебаниях 10,4—14,7°). Выход личинок из гибридной икры составил 88%, а из контрольной — 77%. Следует отметить, что при отмывке контрольной икры илом произошло незначительное склеивание икринок; это, возможно, и явилось причиной большего отхода при ее развитии.

10 мая был поставлен опыт второго (реципрокного) скрещивания стерлядь×осетр и контрольный опыт стерлядь×стерлядь, причем вследствие отсутствия в уловах самок стерляди свполне зрелой икрой пришлось прибегнуть к гипофизации. Икра для обоих опытов была взята от одной и той же гипофизированной самки стерляди. В том и другом случае икра не отмывалась, а приклеивалась к стеклам, поскольку отмывка стерляжьей икры, как мы убедились, дает худшие результаты вследствие ее быстрого склеивания.

Вылупление гибридных личинок началось спустя  $7\frac{1}{2}$  суток, а контрольных — спустя 7 суток по оплодотворении икры при средней температуре за инкубационный период  $12,2^{\circ}$  (с колебаниями  $10,3 - 13,8^{\circ}$ ).

24 мая все выведенные личинки, а именно около 25 000 личинок гибрида осетр×стерлядь, 6000—контрольного осетра, 3000—гибрида стерлядь×осетр и 6000 — стерляди были транспортированы в каннах в Саратов, причем отход личинок был ничтожный. При автомобильных перевозках личинок, хотя бы и на короткое расстояние, мы всегда канны заполняли водой нацело. При несоблюдении этого условия личинки вследствие большой тряски подвергаются резким механическим воздействиям, что может вести к их значительному отходу.

Привезенная молодь была размещена для выращивания следующим образом: в аквариумы было посажено по 2000 как гибридных, так и контрольных личинок. По мере роста молодки мы уменьшали плотность посадки. Остальная молодь была рассажена в бетонные бассейны, находящиеся вне здания. Для дальнейшего выращивания молодь из бассейнов, а частью и из аквариумов была посажена в пруды Тепловского рыбопитомника.

Надо заметить, что в бассейнах молодь росла значительно медленнее, чем в аквариумах, главным образом вследствие более низкой температуры, которая в некоторые дни падала до  $9^{\circ}$ . Так, спустя 20 дней после начала активного питания, в то время как в аквариумах гибрид осетр×стерлядь достиг веса 1 г, в бассейнах он имел вес только 0,56 г, а вес осетра соответственно составлял 0,91 г и 0,49 г.

Вообще говоря, в течение лета 1950 г. вследствие неблагоприятного влияния низких температур молодь и в бассейнах, и в аквариумах росла немного медленнее, чем летом 1949 г.

Полученные нами в 1950 г. данные по росту гибридов и исходных видов при содержании тех и других в одинаковых условиях кормления и аквариумного режима (температура, проточность и пр.) оказались в основном близкими к соответствующим данным 1949 г. Как в том, так и в другом году наиболее быстро растущим является гибрид осетр×стерлядь: он по скорости роста превосходит не только стерлядь, но и осетра. Гибрид от реци-

прокного скрещивания стерлядь×осетр растет медленнее, будучи близким в этом отношении к осетру.

На рисунке 8 сопоставлены кривые роста (за ряд месяцев) гибрида осетр×стерлядь и осетра за оба года, а также стерляди за 1950 г. Здесь мы видим, что как в 1949, так и в 1950 г. гибрид значительно обогнал по росту осетра. В зимние месяцы 1949 г.

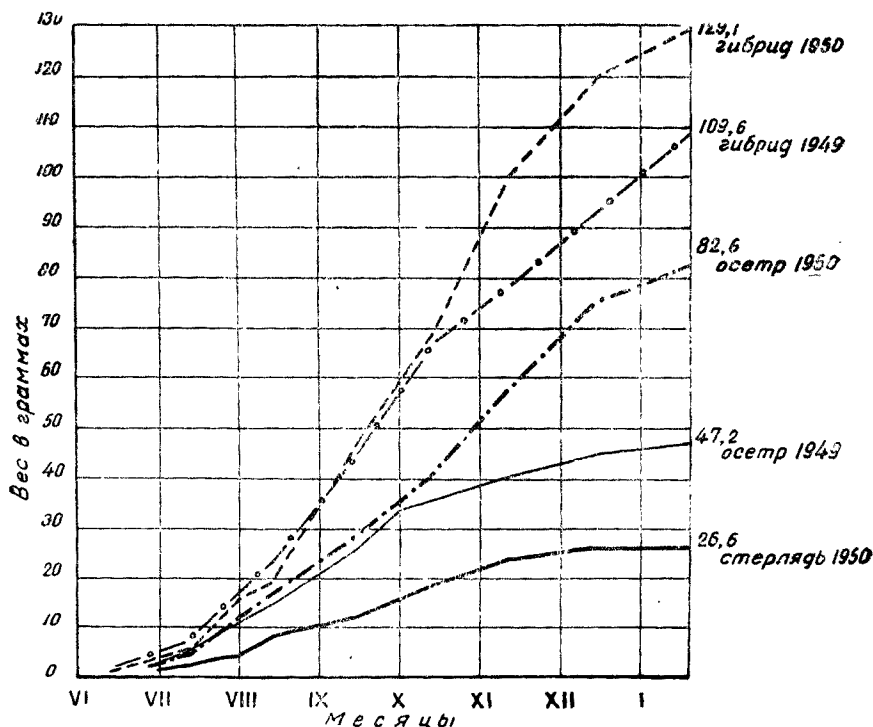


Рис. 8. Кривые роста гибрида осетр×стерлядь в сравнении с исходными видами (1949 и 1950 гг.).

гибрид и осетр росли медленнее, чем в 1950 г., что объясняется более низкой зимней температурой воды в аквариумах и несколько худшими условиями питания подопытной молоди в 1949 г. Наиболее низкие показатели роста оказались у стерляди.

Сравнивая кривые роста (рис. 9) гибрида стерлядь×осетр и исходных видов за те же годы, можно видеть, что этот реципрокный гибрид по скорости роста близок к осетру. В 1949 г. он очень мало отставал в росте от осетра, а в 1950 г. в течение ряда месяцев обгонял его, но с середины ноября снизил темп роста и к середине января 1951 г. отстал от осетра. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что приблизительно одновременно с гибридом замедлила рост и стерлядь, а с

середины декабря до середины января и совсем не дала прироста, что, повидимому, было связано со снижением температуры воды (до 9—11°), вызвавшим ослабление питания молоди. Надо полагать, что совпадающее по времени замедление роста у этого гибрида и у стерляди, не наблюдавшееся у другого из реципрокных гибридов осетр×стерлядь, является следствием материнского наследственного влияния стерляди. К середине января 1951 г. наиболее крупные экземпляры гибридов стерлядь×осетр достигли веса 89 г., а осетр×стерлядь — 172 г.

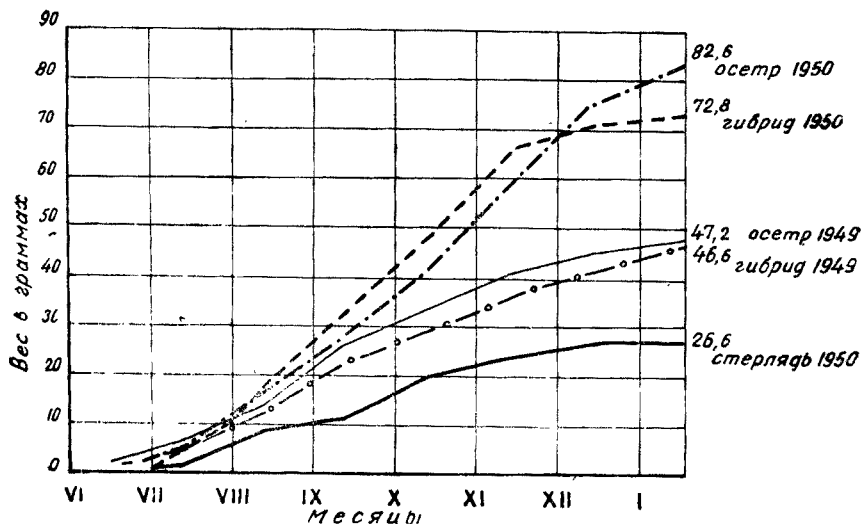


Рис. 9. Кривые роста гибрида стерлядь×осетр в сравнении с исходными видами (1949 и 1950 гг.).

Представляет некоторый интерес сопоставить рост нашей подопытной молоди в аквариумах с ростом соответствующей молоди в естественных условиях р. Волги. В этих целях мы использовали любезно предоставленный нам К. Г. Константиновым материал по молоди осетровых рыб, главным образом осетра и стерляди, собранный им в Волге летом 1950 г. Хотя количество мальков в этом материале и невелико (всего по несколько штук в пробе), все же, сопоставляя их в отношении веса с нашими аквариумными мальками, мы получаем некоторые, правда, очень неточные данные для сравнения роста тех и других. На рис. 10 представлены построенные по этим данным кривые. Кривая роста волжского осетра оказалась очень близкой к кривой аквариумного осетра; последний рос лишь немного быстрее, чем первый. Аквариумная стерлядь, наоборот, заметно отставала в росте от волжской. Обнаруженный в волжских сборах один экземпляр гибрида между осетром и стерлядью достиг в конце первой декады августа веса 22,6 г, т. е. на 3 г превзошел сред-

ний вес, который к этому же времени имел аквариумный гибрид осетр×стерлядь.

Надо, однако, учитывать, что сравниваемые волжские и аквариумные мальки, хотя, вероятно, и близки по возрасту, все-таки не представляют в этом отношении однородного материала. Это обстоятельство, а также и слишком малое количество волжских мальков заставляет относиться к приведенным данным как к сугубо ориентировочным, требующим проверки на более обширном материале.

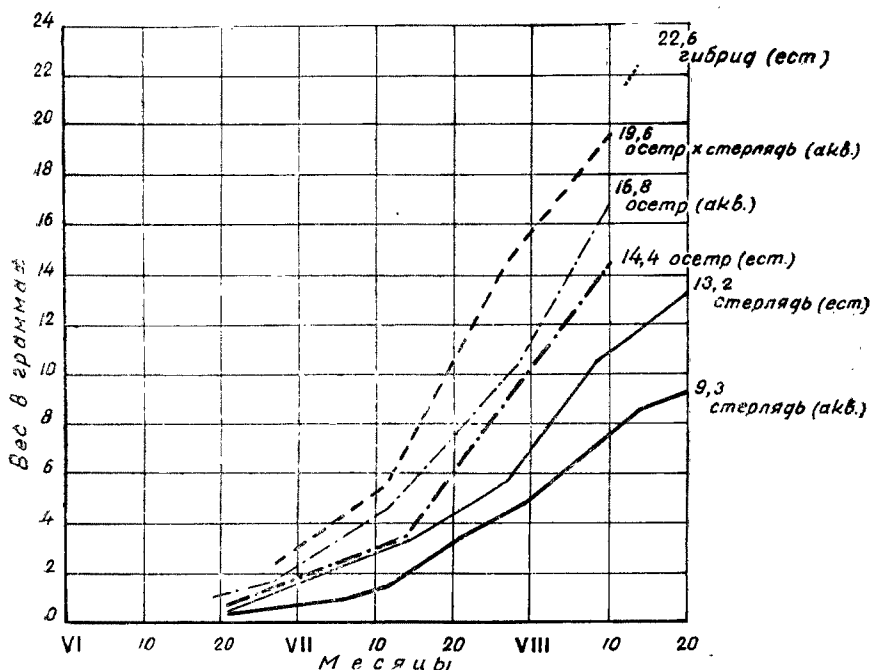


Рис. 10. Кривые роста молоди в аквариумах и в Волге (1950 г.).

До начала активного питания часть подопытной молоди, а именно 9000 личинок гибрида осетр×стерлядь и 2500 личинок стерляди, была перевезена в Тепловский рыбопитомник, где и выращивалась в аппаратах Чаликова, погруженных в пруд. В каждый аппарат было посажено приблизительно по 1000 личинок. Кормом для молоди служил преимущественно планктон (главным образом дафнии), вылавливаемый из прудов и даваемый в избыточном количестве. Содержание молоди в аппаратах продолжалось с 27 мая по 13 июня, причем условия для ее роста были очень неблагоприятны вследствие холодной погоды. Температура воды в аппаратах колебалась от 8 до 18°, средняя температура за весь период 13,1°. В некоторые дни

(с 4 по 8 июня) бывали ночные заморозки, причем по краю пруда образовывалась тонкая ледяная корка. Наибольший отход молоди наблюдался в дни перехода ее на активное питание (30 и 31 мая). 10 и 11 июня в трех аппаратах молодь гибрида целиком погибла по случайной причине.

В конечном итоге в аппаратах было выращено 3600 мальков гибрида осетр $\times$ стерлядь, слабо упитанных, со средним весом 304 мг, что составило 40% от исходного количества личинок. Стерлядь же за период выращивания почти полностью погибла. Это, повидимому, было вызвано главным образом тем, что даваемый в качестве корма мельчайший планктон уходил через сетку аппарата, а более крупных дафний молодь стерляди не могла заглатывать и голодала.

Переноса выращивание части молоди в Тепловский рыбопитомник, мы преследовали следующие цели: 1) подвергнуть подопытную молодь с самых ранних личиночных стадий развития влиянию условий прудового режима, более близких, по сравнению с аквариумными, к условиям выращивания непосредственно в прудах; 2) избежать трудностей, связанных с недостатком кормов и площади, потребных для выращивания молоди, выведенной в массовом количестве и 3) облегчить транспортировку молоди в рыбопитомник, перевозки личинок, а не подрощенных мальков. Полагаем, что этот первый опыт, несмотря на указанные неблагоприятные условия, в некоторой мере себя оправдал. Желательно только размещать молодь не в обычных аппаратах Чаликова, а в значительно более крупных специальных садках.

Переходя к изложению результатов опытов выращивания молоди в прудах, надо сказать, что мы не имели в своем распоряжении прудов, специально мелиорированных для осетроводства. В Тепловском рыбопитомнике мы получили возможность использовать карповые пруды №№ 22, 30, 31 и 32, которые очень мало пригодны для выращивания молоди осетровых рыб.

Наиболее подходящим для наших целей оказался пруд № 22. Этот выростной пруд площадью 0,07 га, глубиной до 1,4 м был использован для нашего основного опыта совместного выращивания гибрида осетр $\times$ стерлядь и стерляди. Мальки гибрида и стерляди сажались в пруд в два приема (табл. 3), причем гибрид ранее (13 и 28 июня), а стерлядь позднее (28 июня и 6 июля). Разновременность посадки гибрида и стерляди объясняется тем, что стерлядь с самого начала значительно отставала в росте от гибрида и ко времени первой посадки последнего (13 июня) имела еще слишком малую величину и поэтому в пруду была бы подвержена массовому истреблению хищниками (личинками насекомых и пр.).

Кроме указанных мальков, в этот же пруд были посажены (6 июля) 15 экз. годовиков гибрида осетр $\times$ стерлядь, выведен-

Таблица 3

## Выращивание подопытных рыб в тепловских прудах (1950 г.)

№ пруда (площадь)	Название рыбы	Посадка				Облов (16—17/X)			
		дата	количество	возраст в сутках	средний вес в г	количество	% вы- хода	средний вес в г	суммарн. прирост в кг
22 (0,07 га)	Осетр × стерлядь	13/VI	3600	26	0,30	509	9	28,7	14,25
	" "	28/VI	2000	41	1,12				
	" "	6/VII	15	409	158	15	100	343	2,78
	" Стерлядь	28/VI	700	41	0,45	17	1,5	14,9	0,24
	" "	6, VII	400	49	0,82				
	" Карп	—	—	—	—	322	—	30	9,66
31 (0,04 га)	Осетр × стерлядь	1/VII	750	44	1,25	88	11,7	39,5	3,37
	" Стерлядь	"	250	"	0,61	0	—	—	—
	" Карп	—	—	—	—	97	—	34	3,30
30 (0,07 га)	Осетр × стерлядь	"	1500	"	1,22	36	2,4	39,3	1,37
	" Осетр	"	300	"	1,20	0	—	—	—
	" Карп	—	—	—	—	268	—	32	8,59
32 (0,5 га)	Осетр × стерлядь	6/VII	650	49	1,83	56	8,6	12,4	10,0
	" Осетр	"	644	49	1,71	18	2,8	8,3	

ных в 1949 г., среднего веса 158 г, которые перезимовали в Тепловском рыбопитомнике и, за неимением более подходящего пруда, были оставлены на первую половину лета в зимовальном пруду, где условия питания их были очень неблагоприятны.

Также и в пруду № 22 условия для питания и роста наших подопытных рыб оставляли желать много лучшего, тем более, что лето 1950 г. было сравнительно холодным, что не способствовало развитию обильного планктона и бентоса. Кроме того, в середине лета кормовые ресурсы пруда были подорваны следующим привходящим обстоятельством. По недосмотру в пруд № 22 из соседнего пруда проникли мальки карпа в количестве не менее 1—1½ тысяч штук. Для вылавливания этих мальков в конце июля пруд пришлось сильно приспустить, причем обловить их полностью не удалось.

7 июля был произведен пробный облов пруда № 22, причем было установлено, что гибриды, посаженные 13 июня, достигли к этому времени средней длины 9,3 см при среднем весе 3,6 г; упитанность их 4,2 г. Таким образом, за 24 дня пребывания в пруду они дали очень хороший прирост в 3,3 г. У 11 экз. гибрида из этого облова было определено содержание гемоглобина в крови, составлявшее 21—40%, а в среднем 30%. В это же время было обследовано 25 экз. того же гибридного потомства, выращиваемого в аквариумах почти исключительно на энхитреидном корме, со средней длиной 9,8 см при среднем весе 4,5 г. Несмотря на более высокую упитанность (4,7) и несколько лучший рост аквариумных гибридов, по сравнению с прудовыми, гемоглобина в крови у них оказалось значительно меньше (ниже 10%, за исключением 3 экз., имевших немного более)\*.

К концу августа, судя по соответствующим пробам, бентосный корм пруда № 22 был в основном исчерпан, подопытная молодежь находилась в состоянии голодания и росла крайне слабо.

В результате окончательного облова этого пруда (16 октября) было установлено, что сеголетки гибрида, судя по их среднему весу (28,7 г), превосходили по скорости роста сеголеток стерляди почти вдвое и дали в 6 раз более высокий выход (9%).

В табл. 3 приведены данные по совместному выращиванию в пруду № 22 не только сеголеток гибрида и стерляди, но и двухлеток гибрида. Указан и средний вес собранных здесь сеголеток карпа, без чего нельзя было дать суммарный прирост всей рыбы по этому пруду для суждения о его продуктивности. Очень уплотненная смешанная посадка подопытной молодежи и подкорм карпа жмыхом обусловили высокую продуктивность (384 кг с 1 га).

Вследствие того, что подопытная молодежь была выведена нами в большом количестве, а подходящих прудов, кроме № 22, в

\* Обследование гибридов на содержание гемоглобина было произведено Б. М. Драпкиной.

нашем распоряжении не было, нам пришлось использовать для выращивания молоди и менее пригодные пруды.

Только в начале июля нам были предоставлены два небольшие нерестовые пруда № 30 и 31. Это мелководные, сильно зарастающие нитчаткой пруды, не удовлетворяющие основным требованиям, предъявляемым для выращивания осетровых. Худшим из них является пруд № 30, к концу лета в значительной своей части заболачиваемый. Правда, по кормности эти пруды не уступали пруду № 22, а так как посадка молоди в них была менее плотной, чем в последнем пруду, то условия питания и роста ее здесь оказались даже более благоприятными.

В пруду № 31 был поставлен дополнительный опыт совместного выращивания сеголеток гибрида осетр×стерлядь и стерляди (табл. 3). К концу вегетационного периода выход гибрида здесь оказался немного более высоким (11,7%), чем в пруду № 22, а из 250 посаженных мальков стерляди не выжил ни один.

Пруд № 30 был использован для совместного выращивания сеголеток того же гибрида и осетра (табл. 3). По этому пруду выход гибрида был очень низким (2,4%), а 300 посаженных мальков осетра полностью погибли.

В том и другом пруду гибрид достиг среднего веса свыше 39 г, т. е. рост его оказался здесь значительно более высоким, чем в пруду № 22.

В обоих прудах при осеннем облове также было обнаружено порядочное количество карпов-сеголеток.

Пруд № 32 площадью 0,5 га использовался по плану рыбопитомника для выращивания сеголеток карпа при двухкратной посадке мальков (12 000 штук); кроме того в него же были посажены самки-производители карпа (14 штук). Таким образом, пруд имел плотную карповую посадку. Несмотря на это, мы решились поставить в нем дополнительный опыт совместного выращивания гибрида и осетра, причем сюда были посажены мальки, подрощенные в бассейнах до веса 1,7—1,8 г, т. е. более крупные, чем посаженные в другие пруды (табл. 3). Показатели роста нашей подопытной молоди оказались здесь очень низкими, поскольку условия питания были крайне неблагоприятными. Карпы подкармливались жмыхом, а осетровая молодь голодала. Как видно из таблицы, гибрид и в этих условиях превзошел осетра и по выходу и по скорости роста.

Вычисленная по формуле Фультона упитанность выращенных в прудах гибридов оказалась низкой: у сеголеток (за исключением слишком истощенных из пруда № 32) 3,2—3,6, а у двухлеток — 2,5. Мы можем по той же формуле вычислить средний вес рыб, которого они достигли бы при более нормальном питании и соответствующем показателе упитанности (около 4). Путем такого вычисления можно дать следующие ориентировочные нормативы роста этого гибрида в специально мелиори-

рованных прудах хорошей кормности: сеголетки 50—60 г и двухлетки не ниже 500 г. В отношении сеголеток это подтверждается и результатами наших двухлетних опытов выращивания этого гибрида в аквариумах при искусственном кормлении: за первые четыре месяца, примерно соответствующие вегетационному периоду прудового выращивания, гибриды-сеголетки достигали среднего веса 60 г. Близкий к этому рост гибрида, вероятно, можно получить и в высококормных прудах.

Собранное нами при облове прудов стадо сеголеток-гибридов было оставлено в рыбопитомнике на зимовку с тем, чтобы в дальнейшем выращивать его до половозрелости для селекционной работы. Это стадо отчасти уже подверглось отбору, поскольку большая часть его, а именно более 90%, пошла в отход в период прудового выращивания. Выжившая же, наиболее жизнестойкая часть должна была измениться под воздействием специфических условий замкнутого пресного водоема.

Гибрид неплохо переносит зимовку: в 1951 г. из 580 сеголеток перезимовали 537, т. е. 92,6%, а в 1950 г. из 32 сеголеток перезимовали 30, т. е. 94%.

Что касается вопроса о плодовитости гибрида, то имеются данные для положительного разрешения этого вопроса.

Овсянникову (1870) удалось оплодотворить икру стерляди спермой «осетрового шипа», который, как предполагает Берг (1911), представляет собой гибрида между осетром и стерлядью. По словам Овсянникова, оплодотворенная икра «достигла полного развития». Более подробных сведений об этом опыте не опубликовано.

Мы обследовали состояние половых желез у нескольких самок гибрида между осетром и стерлядью из волжских уловов. На микроскопических разрезах яичника двухгодичного экземпляра наблюдается нормальное гистологическое строение: типичные овоциты в период их малого роста одеты однослойным фолликулярным эпителием; в каждом из них по периферии ядра расположено множество ядрышек. Вся эта картина соответствует II стадии развития яичника. 8 мая 1951 г. ниже с. Ахмат была поймана самка этого гибрида в возрасте 8 лет, у которой мы обнаружили икру IV стадии. Плодовитость же самцов нам удалось доказать и экспериментально: получены жизнеспособные поколения от возвратных скрещиваний взятого из уловов 4-летнего самца гибрида осетр×стерлядь с самками осетра и стерляди. Исследование этих поколений еще не закончено.

Приведенные данные указывают на то, что этот гибрид плодовит и что по возрастному сроку достижения половозрелости он стоит значительно ближе к стерляди с ее сравнительно ранней половозрелостью, чем к осетру. Аристовская, Лукин и Штейнфельд (1948) на основании обследования двух самок этого гибрида из средней Волги также приходят к заключению, что поло-

возрелость у него наступает в значительно более раннем возрасте, чем у осетра.

В последние годы успешно проводились опыты выращивания и осетра в прудовых условиях Московской и Ленинградской областей (Конрадт, 1950; Строганов, 1951). Учитывая эти и наши опыты, можно заключить, что при выращивании в прудах в одинаковых климатических и прочих условиях, гибрид, по скорости роста, вероятно, лишь немного превосходил бы осетра. Однако выживаемость у гибрида выше, чем у осетра.

Сравнивая же гибрида со стерлядью — этим единственным среди осетровых испытанным объектом выращивания в пресных замкнутых водоемах, видим, что гибрид растет значительно быстрее. Это позволяет предполагать, что выращивание его в пресноводных рыбных хозяйствах должно быть более эффективным, чем стерляди.

С другой стороны, уже давно известно, что стерлядь при содержании ее в прудах растет не хуже, чем в реках, но становится яловой — не размножается. По сообщению Васильева (1950), в Рыбинском водохранилище за 10 лет его существования стерлядь почти перевелась. Ежегодно попадает всего по несколько крупных экземпляров: Это, как предполагает автор, вероятно, яловые особи, оставшиеся от речного периода.

От гибрида можно скорее, чем от стерляди, ожидать, что он в силу своей повышенной пластичности легче приспособится к измененным условиям среды в замкнутых водоемах, не утратив способности к размножению. Возможность же получения потомства от гибрида открыла бы путь к селекционному выведению новой пресноводной формы осетровых рыб, близкой по скорости роста к осетру, а по сроку достижения половозрелости — к стерляди. В этом случае применение гибридизации осетра со стерлядью представило бы определенный интерес и для акклиматизации.

Но если даже и не ставить целью получение потомства от этого гибрида, то все же следует рекомендовать его как быстро растущую жизнестойкую форму для промышленного выращивания в пресноводных рыбных хозяйствах с тем, чтобы получать за 2 — 3 вегетационные периода высококачественную товарную рыбу.

Необходимо подчеркнуть, что в практических целях вести работу следует преимущественно с той из реципрокных форм, которая получается от скрещивания самки осетра с самцом стерляди, поскольку эта форма отличается от другой более быстрым ростом и большей жизнестойкостью. Здесь надо учитывать ясно выраженную матроклинию по росту, т. е. отклонение каждой из реципрокных форм в сторону материнского вида: осетр растет быстрее, чем стерлядь, и соответственно гибрид осетр×стерлядь растет быстрее, чем гибрид стерлядь×осетр.

## *Acipenser güldenstädti* Br. × *A. stellatus* Pall.

### Осетр × севрюга\*

Литературных данных о гибриде между осетром и севрюгой крайне мало. Антипа (1909) упоминает об этом гибриде из Дуная, но не дает его описания. Берг (1911) отмечает, что в 1901 г. в низовьях Аракса рыбовод Ляшко оплодотворил икру севрюги молоками осетра и вывел мальков. Евтюхин (1933) в своей популярной брошюре об искусственном разведении рыб между прочим сообщает, что ему пришлось выращивать в аквариуме молодь, полученную в результате оплодотворения икры осетра спермой севрюги, совместно с молодью чистой севрюги, причем за 2 месяца гибриды достигли размера 87 мм, а севрюжки — 67 мм. Описания систематических признаков этой молодежи дано.

В самое последнее время Бизяев (1949) опубликовал в кратком сообщении интересные данные о проведенном им успешном опыте выращивания гибрида севрюга ♀ × осетр ♂ в небольшом копаном пруду: гибрид за 20 дней выращивания превзошел по темпу роста оба исходные вида и дал значительно меньший процент отхода. Гибрид, питаясь и планктоном и бентосом, использует кормовую биомассу полнее, чем исходные виды, что значительно повышает продуктивность пруда. В связи с этим автор даже ставит вопрос о возможности выращивания данного гибрида в прудах до столового веса.

Этим и исчерпываются, насколько нам известно, отрывочные литературные сведения по данному гибриду.

Мы поставили перед собой задачу дополнить наши знания об этом гибриде путем его искусственного выведения, выращивания и изучения в отношении морфологии и хозяйственно-ценных биологических особенностей.

3 июля 1949 г. на Волге у с. Трубино, Саратовской области, нами были осуществлены следующие скрещивания: 1) осетр ♀ × севрюга ♂, 2) севрюга ♀ × осетр ♂, 3) осетр ♀ × осетр ♂ и 4) севрюга ♀ × севрюга ♂. При этом икра одной и той же самки оплодотворялась спермой своего и чужого вида. Все четыре использованные для этих скрещиваний производителя имели текущие половые продукты. Привожу краткую биометрическую характеристику производителей (табл. 4).

В каждом из четырех наших скрещиваний опыты оплодотворения икры и инкубации ее в аппаратах Чаликова мы ставили в двух вариантах: 1) с отмывкой икры и 2) с приклеиванием ее к стеклам (всего 8 вариантов). Восемь аппаратов было установлено на Волге на быстром течении (0,6 м/сек.). Температура за инкубационный период 22—23,5°.

\* Исследование этого гибрида проведено мною совместно с Н. А. Тимофеевой.

Таблица 4

## Характеристика производителей

Признаки	Осетр ♀	Осетр ♂	Сев-рюга ♀	Сев-рюга ♂
Спинных жучек . . . . .	13	13	12	12
Боковых жучек . . . . .	38—36	33—33	36—35	31—33
Брюшных жучек . . . . .	12—12	9—10	11—10	9—9
Лучей в D . . . . .	39	42	45	42
Лучей в A . . . . .	22	26	26	26
Вся длина в см . . . . .	162	159	164	126
В % всей длины:				
длина головы . . . . .	17,5	18,7	24,7	22,1
В % длины головы:				
длина рыла . . . . .	36,0	34,5	63,0	60,4
ширина рта . . . . .	28,0	28,5	15,3	17,5
Вес в кг . . . . .	18	19	13	7
Возраст . . . . .	21	19	17	11

В конце третьих суток во всех аппаратах началось вылупление личинок. В это время аппараты были переведены на более слабое течение (0,1 м/сек.), так как сильное течение оказывает неблагоприятное влияние на личинок.

Аппараты с отмытой икрой, несмотря на большую их загрузку (до 20 тыс. икринок), дали более высокий процент выхода личинок, чем аппараты с приклеенной икрой, менее загруженные (до 10 тыс. икринок).

11 июля личинки четырех указанных культур были благополучно транспортированы в Саратов, где и выращивались в аквариумах и небольших бетонных бассейнах. 15 июля личинки начали переходить к активному питанию. В качестве корма в первые дни давался только планктон. В течение 3—4 дней этого критического периода наблюдался значительный отход как в гибридных, так и в контрольных культурах, который отчасти был, вероятно, связан с недостатком подходящего корма (мельчайших ракообразных).

С первых же суток по вылуплению личинок обращает на себя внимание различие в их окраске и поведении: личинки гибрида осетр ♀ × севрюга ♂, как и осетра, отличаются более темной пигментацией и держатся у дна аквариума, скучиваясь в многочисленные группы; личинки же гибрида севрюга ♀ × осетр ♂ имеют более светлую пигментацию и не собираются кучками, а держатся преимущественно в толще воды, подобно севрюгам. Следовательно, мы здесь имеем матроклинные отличия реципрокных форм гибрида.

После рассасывания желтка и полного перехода на активное питание отход во всех культурах резко снизился.

Часть подопытной молоди выращивалась в аквариумах и бассейнах; другая, большая часть была рассажена в несколько

прудов. Прежде всего остановимся на условиях и результатах выращивания гибридов и исходных видов в аквариумах.

Для опыта выращивания в одних и тех же условиях использовались три одинаковые аквариума (площадь  $106 \times 70$  см, высота уровня воды 19 см, объем воды 141 л). В два из них было посажено по 270 экз. каждого из реципрокных гибридов, в третий — по 135 экз. контрольных осетра и севрюги для совместного выращивания. При такой плотности посадки выращивание проводилось с 26 июля (спустя 23 суток по оплодотворении икры) до 3 октября, после чего в каждом аквариуме было оставлено по 70 экз., а с 3 декабря — по 40 экз. В этих аквариумах поддерживались по возможности одинаковые условия проточности воды, температуры, кислородного режима и кормления.

Температура воды в июле и августе колебалась от 19 до 22°, в сентябре от 15 до 20°, а с середины октября до января от 7 до 12°.

За период выращивания количество кислорода колебалось в пределах от 2,1 до 9,5 мг/л, причем чаще всего его содержание определялось 4—6 мг/л. Снижение  $O_2$  до 2,1 мг/л при  $t^\circ 9,5$  не сопровождалось гибелью молоди.

Кормом до 15 августа служили планктонные ракообразные, олигохеты (энхитреиды и сеченые дождевые черви), с 15 августа — главным образом рыбный фарш и в небольших дозах дождевые черви, а с конца ноября и по январь 1950 г. — исключительно олигохеты. В общем, условия питания были неблагоприятны. С переходом на рыбный фарш (с 15 августа), к которому молодь медленно привыкала, питание было ослаблено; с переходом на олигохеты сниженная зимняя температура воды также не способствовала интенсивному питанию.

Переходя к сравнению подопытной молоди по темпу роста, надо сказать, что реципрокные гибриды отличаются между собой по размерам, начиная со стадии только что вылупившихся личинок: длина личинок гибрида осетр ♀  $\times$  севрюга ♂ 7,7 — 9,3 мм, а гибрида севрюга ♀  $\times$  осетр ♂ 6,9—8,6 мм. В дальнейшем также первый из этих гибридов растет быстрее, чем второй.

Для сравнения гибридов и исходных видов по темпу роста в аквариумах приводится табл. 5, из которой явствует следующее: 1) оба реципрокные гибрида превосходят по росту исходные виды, за исключением начального периода, когда гибриды немного отставали в росте от исходных видов и 2) гибрид, полученный из икры осетра, растет несколько быстрее, чем гибрид, полученный из икры севрюги.

Упитанность (вычисленная по формуле Фультона) на 14 января 1950 г. осетра — 4,2, гибрида осетр ♀  $\times$  севрюга ♂ — 3,6, севрюга ♀  $\times$  осетр ♂ — 3,7 и севрюги — 3,3. Следовательно, по упитанности гибриды занимают промежуточное место между исходными видами, причем это обусловлено главным образом

Таблица 5

**Рост гибридов и исходных видов в аквариумах**  
[средний вес в г, средняя длина (L) в см]

Даты 1949—1950 гг.	Осетр		Осетр × севрюга		Севрюга × осетр		Севрюга	
	вес	длина	вес	длина	вес	длина	вес	длина
25 июля . . . . .	0,198		0,183		0,172		0,177	
11 августа . . . .	1,274		1,290		1,259		1,267	
7 сентября . . . .	2,16	8,3	2,78	9,3	2,46	8,8	2,03	8,7
28 сентября . . . .	4,12		4,78		4,66		3,85	
14 октября . . . .	7,0	12,3	9,8	13,6	8,9	13,4	6,2	12,8
14 ноября . . . . .	8,9	13,1	12,1	14,7	11,2	14,2	7,8	13,6
14 января . . . . .	13,8	14,9	18,9	17,4	16,5	16,4	11,2	15,0

видовыми отличиями осетра и севрюги (тело у осетра относительно толще, чем у севрюги).

Наиболее жизнестойким из выращиваемых форм, повидимому, является гибрид осетр×севрюга: он лучше других переносит понижение температуры воды и неблагоприятные условия кислородного режима и питания в аквариумах. В этом отношении ему несколько уступают гибрид севрюга×осетр и севрюга. Наименее же выносливым оказывается осетр.

Для дальнейшего прудового выращивания гибридов мы не располагали соответствующими прудами. Однако в целях получения хотя бы ориентировочных данных по выживаемости и росту гибридов в прудах пришлось воспользоваться и теми очень ограниченными возможностями, которые нам для этого представились.

25 июля, т. е. спустя 10 суток после начала активного питания, часть подопытной молодежи была посажена в два нерестовые пруда Тепловского рыбопитомника: в пруд № 30 (площ. 0,07 га) — 2200 мальков гибрида осетр ♀ × севрюга ♂ и 100 контрольных мальков севрюги и в пруд № 31 (площ. 0,04 га) — 1200 мальков гибрида севрюга ♀ × осетр ♂ и 100 мальков контрольной севрюги. Средний вес при посадке: гибрида осетр×севрюга — 183 мг, севрюга×осетр — 172 мг и севрюги — 177 мг. Оба пруда были залиты незадолго до посадки молодежи. Тот и другой пруды богаты планктоном; количество бентоса в пруду № 30 составляло 4,6 г, а в пруду № 31 — 7,6 г на 1 м<sup>2</sup> (данные А. С. Константинова).

Пробный облов этих прудов, произведенный 7 сентября 1949 г., дал следующие результаты. Из пруда № 30 подопытной молодежи выловить не удалось. Повидимому, здесь молодежь полностью погибла вследствие того, что пруд сплошь зарос нитчатыми водорослями, несмотря на неоднократную его очистку.

В пруду № 31 заросли нитчатки были незначительны. Выловленные из этого пруда гибриды севрюга×осетр имели средний вес 7,7 г и ср. длину 13,8 см, а севрюги — ср. вес 5,6 г и ср. длину 12,7 см.

При спуске и окончательном облове этих прудов 9 октября 1949 г. в пруду № 30 молоди не было обнаружено. Из пруда № 31 было выловлено 33 гибрида (2,7% посаженных) и 6 севрюг (6%). Гибриды имели средний вес 16,8 г, среднюю длину 17,6 см и упитанность 3,1, а севрюги соответственно — 13,3 г, 17 см и упитанность 2,5. Таким образом, гибрид дал лучший темп роста, чем севрюга, при их совместном выращивании.

Гибриды и севрюги, выловленные из пруда № 31, были посажены для дальнейших наблюдений в аквариумы. К 14 января 1950 г. они достигли следующего среднего веса и длины: гибрид — 33,2 г и 21,0 см, а севрюга — 23,8 г и 20,3 см; упитанность гибрида — 3,6 и севрюги — 2,8.

Кроме указанных прудов, была сделана попытка использовать для выращивания подопытной молоди пруд Тепловского колхоза (площ. 0,3 га), в который было посажено 850 мальков гибрида осетр×севрюга и 100 мальков контрольной севрюги; здесь же выращивались мальки карпа. Однако эта попытка закончилась неудачей вследствие того, что данный пруд, недостаточно охраняемый, был кем-то спущен и учесть результаты опыта не пришлось.

Переходим к морфологической характеристике гибрида.

По общему внешнему виду (рис. 11 и 12) обе его реципрокные формы значительно более напоминают севрюгу (иногда почти неотличимы от нее), чем осетра. Отличием большинства экземпляров гибрида от севрюги являются более широкое и менее длинное рыло, более темная окраска тела и не столь резкая разграниченность светлых и черных полос по бокам тела, а от осетра — общий габитус, а также более длинное и менее широкое рыло. Кроме того, у гибрида, как и у севрюги, передние из жучек спинного ряда являются наименьшими, тогда как у осетра первые две жучки в этом ряду наибольшие.

При общем внешнем сходстве реципрокных форм гибрида имеются и некоторые различия между ними. Для гибрида осетр ♀ × севрюга ♂ характерно необычайно сильное развитие кожного скелета — шиповатости. У большинства его экземпляров тело покрыто шипиками, имеющими вид маленьких жучек, чаще всего с рядовым расположением; обычно между спинными и боковыми жучками имеется парный дополнительный ряд шипов-жучек; кроме того, последние нередко наблюдаются и на нижней поверхности тела между брюшными жучками в виде двух неполных рядов, а иногда и под боковыми жучками и на голове. У другого реципрокного гибрида описанная шиповатость

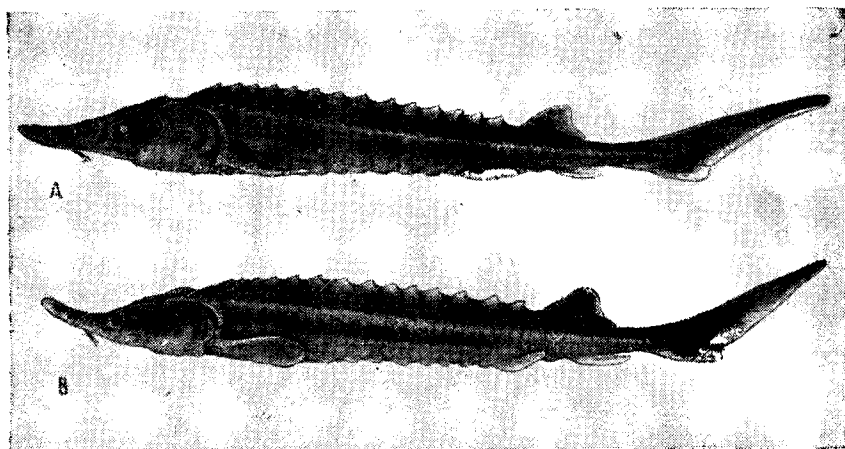


Рис. 11. СеврюгаХоседр (А) в возрасте 3 мес.  $L=174$  мм и севрюга (В) того же возраста,  $L=167$  мм (выращивались в пруду).

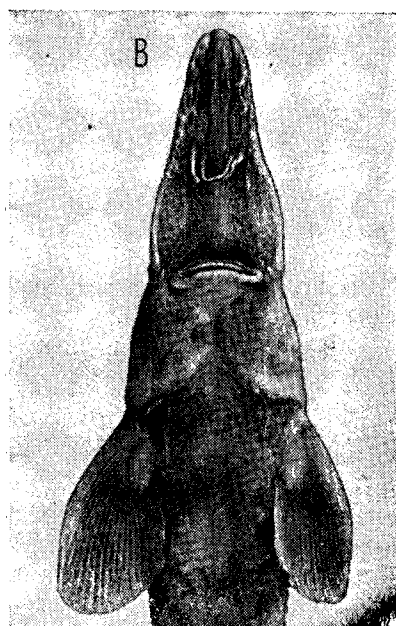
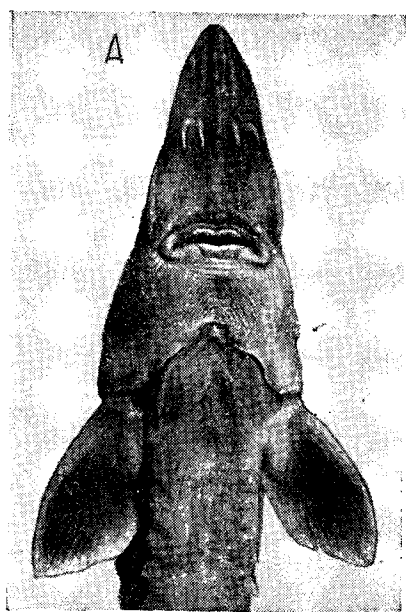


Рис. 12. Головные отделы тех же экземпляров: А—гибрид, В—севрюга.

представлена слабее, а у многих экземпляров место шипиков-жучек занимают звездчатые пластинки или зернышки.

Молодь обоих реципрокных гибридов и севрюги, выращенная в аквариумах до возраста 4,5 мес., была исследована биометрически, причем для подсчета жучек и лучей в плавниках взято по 30 экз. гибридов и 18 экз. севрюги, а для измерения пластических признаков — по 25 экз. гибридов и 18 экз. севрюги. Что же касается сравнения с осетром, то для этого использованы соответствующие биометрические данные, полученные нами по осетру, служившему контролем для гибрида осетр $\times$ стерлядь (существенных морфологических отличий между осетрами весеннего и летнего нереста нет). У осетра жучки подсчитывались у 100 экз., лучи — у 30 экз., и пластические признаки измерены у 18 экз.

Из табл. 6 мы видим, что пределы вариаций большинства меристических и пластических признаков у гибридов и у обоих исходных видов заходят друг за друга. Только пределы колебания индексов длины и ширины рыла в % длины головы у обоих реципрокных гибридов не заходят в пределы колебания их у осетра, а длина рыла у гибрида осетр $\times$ севрюга $\sigma$  не достигает соответствующих пределов и у севрюги; пределы колебания индекса ширины рта в % длины головы у обоих гибридов примыкают к соответствующим пределам у севрюги, но не заходят в них. Следовательно, по более длинному и менее широкому рылу гибрид отличается от осетра, а по более широкому рту — от севрюги. По вариации заглазничного пространства гибрид осетр $\times$ севрюга $\sigma$  заметно отличается от севрюги, несколько уклоняясь в сторону осетра.

Средние показатели приведенных в таблице меристических признаков обоих гибридов немного снижены или не превышают показатели этих признаков у исходных видов, за исключением промежуточного числа спинных жучек у гибрида осетр $\times$ севрюга. Уменьшение количества жучек в основных пяти рядах быть может связано с возникновением дополнительных жучек между этими рядами.

По большинству пластических признаков реципрокные гибриды, занимая промежуточное место между исходными видами, отличаются друг от друга матроклинно. Исключение составляют антедорсальное расстояние, по которому «реальной» разницы нет, и длина наибольшего усика, по которому имеет место патроклинное отличие реципрокных гибридов.

Важнейшие результаты и выводы, к которым мы приходим на основании изучения данного гибрида, можно резюмировать следующим образом.

1. Обе реципрокные формы гибрида между осетром и севрюгой вполне жизнеспособны и даже отличаются от исходных видов повышенным ростом, лучше приспособляются к аквариум-

Таблица 6

Пределы вариаций и средние показатели меристических  
и пластических признаков

Признаки	Осетр	Осетр × севрюга	Севрюга × осетр	Севрюга
Спинных жучек	10—19 15,4	11—15 13,3	10—14 12,1	11—14 12,6
Боковых жучек	33—51 42,2	26—38 32,3	26—37 30,7	27—38 32,9
Брюшных жучек	7—12 10,3	9—12 10,4	8—12 9,9	10—13 11,5
Лучей в D	38—49 41,3	35—48 39,9	36—47 41,1	36—51 44,1
Лучей в A	22—33 26,3	22—31 25,5	22—30 25,8	24—32 26,5
Вся длина в мм	149—219 176	142—169 156	138—167 151	136—163 147
В % всей длины:				
Длина головы	19,4—22,9 20,6	22,0—25,9 23,8	23,4—26,8 25,0	23,5—27,8 25,2
Антедорсальное расстояние	56,6—61,3 58,1	58,6—63,6 60,2	57,5—63,3 59,9	59,7—65 62,3
Длина хвостового стебля	15,7—18,2 16,9	14,4—19,2 17,8	16,2—19,3 18,2	16,4—19,3 17,9
В % длины головы:				
Длина рыла	40,1—44,9 42,8	45,9—51,2 48,4	48,1—55,6 51,1	51,9—56,1 54,2
Ширина рыла	39,8—46,9 43,4	29,3—37,3 33,1	29,8—36,2 33,3	27,0—31,8 29,5
Заглазничное про- странство	40,1—49,2 45,5	37,6—41,9 39,9	33,8—39,8 36,8	31,3—37,3 34,4
Длина наибольшего усика	15,2—21,7 18,0	12,2—16,3 14,1	12,0—17,2 14,8	10,5—14,3 12,2
Ширина рта	26,7—30,9 28,7	22,5—27,6 25,2	22,2—27,3 24,9	17,3—22,0 19,7

ному кормовому режиму и легче переносят снижение температуры. Гибрид способен выживать даже в крайне неприспособленных для осетроводства прудах и давать неплохие показатели роста. Гибрид осетр×севрюга растет немного быстрее, чем севрюга×осетр, и, возможно, является более жизнестойким.

2. По внешнему виду реципрокные формы гибрида сходны; морфологические отличия между ними можно установить лишь биометрически; по ряду признаков наблюдается матроклиния. По отношению к исходным видам обе формы гибрида промежуточные. Наиболее выраженными внешними отличиями гибрида от севрюги являются менее длинное и более широкое рыло, более темная окраска тела, не резко выраженная разграниченность темных и светлых полос по бокам тела и увеличенная толщина тела. От осетра гибрид отличается более длинным и узким рылом и общим внешним видом.

3. Пределы вариаций большинства морфологических признаков заходят в соответствующие пределы исходных видов, вследствие чего среди последних, особенно среди севрюг, диагностировать гибридов далеко не всегда возможно. Как известно, сроки и места нереста осетра и севрюги в значительной мере совпадают, и это позволяет предполагать, что гибриды между этими видами встречаются в природе более часто, чем об этом можно судить по литературным данным, и что многие из них принимаются за короткорылых севрюг. Неоднократно отмечалось, что осетровые склонны к образованию разновидностей. Еще в прошлом веке рядом русских ихтиологов не без оснований высказывалось мнение о том, что такая вариабильность осетровых может быть следствием их скрещиваний (Овсянников, 1870; Зограф, 1887). Шиповатость гибридов наталкивает нас на вопрос о возможности гибридного происхождения морф, описанных для осетра (*m. aculeatus* Löv.) и севрюги (*m. ratzeburgii* Br.) и характеризующихся сильным развитием шипов на теле.

4. Учитывая гетерозисные особенности (ускоренный рост и жизнестойкость), а также и вероятную плодовитость данного гибрида, мы полагаем, что он заслуживает дальнейшего исследования в рыбохозяйственном отношении. В частности не исключена возможность, что этот гибрид благодаря повышенной приспособляемости будет легче, чем исходные виды, поддаваться акклиматизации (напр., в Аральском море, где опыт акклиматизации севрюги не дал ожидаемых результатов).

***Leuciscus leuciscus* (L.) ♀ × *L. cephalus* (L.) ♂**  
**Елец ♀ × голавль ♂**

26 апреля 1941 г. был поставлен опыт искусственного оплодотворения икры ельца спермой голавля. У использованных для этого опыта производителей определены следующие призна-

наки: *L. leuciscus* ♀ *D* III 7, *A* III 8, *l.l.*  $49 \frac{7}{4}$  49, *d. ph.* 2.5 — 5.2;

*L. cephalus* ♂ *D* III 8, *A* III 9, *l.l.*  $46 \frac{7}{3\frac{1}{2}}$  45, *d. ph.* 2.5 — 5.2.

В результате этого скрещивания было выведено около 200 жизнеспособных мальков. У 54 из них определено только число лучей в дорсальном и анальном плавниках. Неразветвленных лучей в том и другом плавнике у всех этих гибридов оказалось неизменно по 3. Число же разветвленных лучей варьировало следующим образом: в *D* у 16 экз. по 7 лучей и у 38 по 8, а в *A* у 23 экз. по 8 и у 31 по 9 лучей. Сопоставим гибрида с исходными видами в отношении числа разветвленных лучей в *D* и *A*:

	<i>D</i>	<i>A</i>
Елец . . . . .	7	(7) 8 (9)
Гибрид . . . . .	7—8	8—9
Голавль . . . . .	8	(8) 9 (10)

Из приведенных данных видно, что от ельца отличаются те экземпляры гибрида (около 70%), у которых по 8 разветвленных лучей в *D*, а от голавля — те (около 30%), у которых по 7 лучей в *D*. Таким образом, по этому признаку одна часть гибридного потомства совершенно сходна с ельцом, а другая — с голавлем.

Принимая во внимание близость ельца и голавля, можно предполагать, что некоторые экземпляры гибрида неотличимы от того, или другого исходного вида не только по числу лучей в *D* и *A*, но и по другим важнейшим систематическим признакам. Быть может, поэтому данный гибрид и не описан, хотя и встречается в природных условиях.

***Acerina acerina* (Cüld.) × *A. cernua* (L.)**  
**Бирючок × Ерш**

Реципрокные скрещивания между бирючком и ершом были выполнены нами несколько раз, причем давали жизнеспособных гибридов.

Кроме того, Персональная (1946) неоднократно производила эти же скрещивания и подробно проследила эмбриональное развитие гибридов. При этом ею было установлено влияние отцовского вида на скорость развития гибрида: ерш достигает стадии вылупления несколько раньше, чем бирючок, и соответственно этому личинки гибрида ерш × бирючок вылупляются несколько позднее, чем личинки ерша, а личинки гибрида бирючок × ерш — несколько ранее, чем личинки бирючка.

В морфологическом отношении гибриды промежуточны по отношению к исходным видам, что выражается в общем габитусе и в пигментации личинок. Интересно, что они совмещают в себе признаки пигментации, как общие для обоих исходных видов, так и свойственные только одному из последних.

Гибриды достигли стадии вполне сформировавшихся мальков, но на этой стадии нами не были описаны.

В Большом Подклетненском озере Персональной был найден один экземпляр взрослого гибрида между бирючком и ершом. В правильности диагноза его не возникало никаких сомнений. К сожалению, описания и этого гибрида не дано.

## МЕЖРОДОВЫЕ СКРЕЩИВАНИЯ

*Rutilus rutilus* (L.) ♀ × *Leuciscus danilewskii* (Kessler) ♂  
Плотва ♀ × елец Данилевского ♂

Родительские формы для этого скрещивания были выловлены в р. Дон. Оплодотворенная 24 апреля 1937 г. икра в количестве 2—2,5 тысяч икринок была помещена в аппарат Сес-Грина, спущенный в р. Дон. Инкубационный период продолжался сравнительно долго: вылупление личинок началось только 3 мая, т. е. спустя около 9 суток по оплодотворении икры. Замедление эмбрионального развития, повидимому, было обусловлено низкой температурой воды в реке в этот период (в среднем 11,1°). Вылупление большинства личинок продолжалось около 3 суток; лишь в незначительной части икры оно задержалось до 9 мая включительно; следовательно, инкубационный период для личинок наиболее позднего вылупления удлинился до 15 суток. У этих личинок к моменту вылупления желток уже почти нацело рассосался; таким образом, питание их за счет желтка почти закончилось еще до выхода из оболочек. 16 мая у большинства личинок можно было установить следующее количество миотомов: 23—24 туловищных и 17—18 хвостовых. По пигментации личинки гибрида и плотвы очень сходны.

24 мая 250 мальков-гибридов было посажено в прудик биостанции в с. Ново-Животином. 23 октября было выловлено 219 мальков, выросших до средней длины всего тела 86 мм. В дальнейшем эти гибриды содержались в аквариумах до 11—15 ноября 1939 г., когда все они вымерли вследствие паразитарного заболевания (ихтиофтириоз). До последнего времени гибриды были очень подвижны и после гибели сохранили нормальный вид. Они были зафиксированы в формалине и послужили материалом для биометрической обработки и нижеследующего описания.

Переходя к морфологической характеристике гибрида, прежде всего приведем формулы меристических признаков:  $D$  III—IV 8—9;  $A$  III—IV 9—10;  $P$  I 17 (18);  $V$  II 8—9;  $C$  19;  $ll.$   $42 \frac{7-8}{4}$  47;  $d. ph.$  1.6—5.1, 2.6—5.1, 1.5—5.1, 1.6—5.2, 2.6—5.2 и др.;  $sp. br.$  10—12;  $vert.$  41—42.

По внешнему виду гибрид более сходен с ельцом, чем с плотвой, что, видимо, зависит, главным образом, от малой высоты

его тела и удлинённой головы (рис. 13). Также и по окраске плавников гибрид значительно более напоминает ельца, чем плотву. Спинной и хвостовой плавники у него серые, анальный и брюшные — бледножелтоватые, а грудные — серожелтоватые. Характерной для плотвы оранжевой или даже красной пигментации в плавниках (особенно в анальном и в брюшных) у гибрида нет. Спинной и анальный плавники у плотвы слабо выемчатые, тогда как у ельца Данилевского, по Бергу (1949), они усечённые, а по нашим наблюдениям имеют выемку, которая, правда, выражена еще слабее, чем у плотвы. По степени выемчатости этих плавников гибрид более сходен с плотвой, чем с ельцом. Радужина глаза у гибрида слегка желтоватая. Рот у плотвы косой, почти

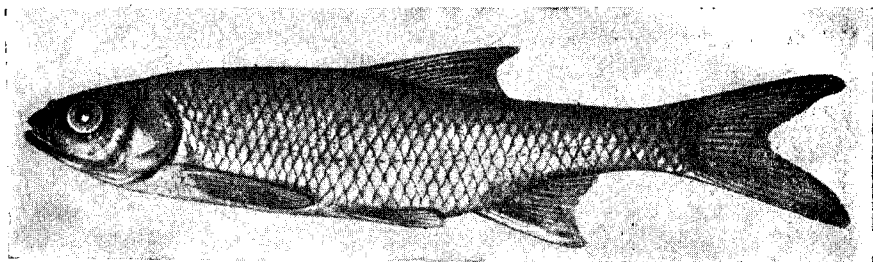


Рис. 13. Плотва × елец Данилевского в возрасте около 2½ лет.  $L=141$  мм

«конечный», у ельца — «полунижний» (Берг), а у гибрида он так же, как и у плотвы, «почти конечный» (вершина его выше нижнего края глаза).

У 88 из 100 исследованных экземпляров мы встретили по 3 неразветвленных луча в спинном плавнике, у остальных по 4, а разветвленных лучей — у 62 по 8 и у 38 по 9. Таким образом, в спинном плавнике гибридов преобладает 8 разветвленных лучей; это число является промежуточным по сравнению с числом лучей у плотвы (9—11) и ельца (7). Из тех же 100 экз. гибридов в анальном плавнике мы нашли у 94 экз. по 3 неразветвленных луча и у 6 по 4, а разветвленных лучей — у 53 по 9 и у 47 по 10. У исследованных нами исходных видов из бассейна верхнего Дона были обнаружены в анальном плавнике следующие числа разветвленных лучей: у 40 экз. плотвы 10—12 (чаще 10) и у 30 экз. ельца Данилевского неизменно по 8. Следовательно, и по этому признаку гибрид в большинстве случаев занимает промежуточное положение по отношению к исходным видам.

В боковой линии количество чешуи, прободенных отверстиями, колеблется у гибридов от 42 до 47, причем по частоте встречаемости числа чешуи могут быть расположены в таком порядке: 44, 45, 43, 46, 42, 47. Чаще всего задние 1—2 чешуи из

общего числа их поперечных рядов не имеют отверстий. Над боковой линией в большинстве случаев 8 чешуй, а изредка встречается  $7\frac{1}{2}$  и 7; под боковой линией мы находим неизменно 4 чешуи. Берг приводит для плотвы: *l.l.* 41  $\frac{7-8\frac{1}{2}}{3-4\frac{1}{2}}$  46 (47) (48)

и для ельца Данилевского: *l.l.* 43  $\frac{7}{3-4}$  45.

Таким образом, по формуле боковой линии гибрид близок к тому и другому из исходных видов, поскольку и последние по этому признаку различаются не резко.

По глоточным зубам описываемые гибриды в подавляющем большинстве случаев занимают промежуточное место по отношению к исходным видам. По Бергу, у плотвы глоточные зубы однорядные 6—5, изредка 5—5 или 6—6, «венчик на передних — конический, на задних — срезанный и немного загнутый в крючок (иногда на зубах заметна легкая складчатость)», а у ельца Данилевского зубы двурядные 2.5—5.2, не зазубренные. На вершинах зубов ельца имеются крючки. У нашей плотвы, особенно у молодых экземпляров, мы иногда наблюдали на глоточных зубах не «складчатость», а зазубренность, более ясно выраженную на передних краях задних зубов длинного ряда. Также и у наших ельцов некоторые зубы слегка зазубрены.

У гибридов количество и расположение глоточных зубов сильно варьирует. У исследованных 78 экз. мы обнаружили следующие формулы: 1.6—5.1 (19 экз.) \* 2.6—5.1 (13), 1.5—5.1 (9), 1.6—5.2 (9), 2.6—5.2 (7), 6—5.1 (4), 2.5—5.2 (2), 1.5—5.2 (2), 2.5—5.1 (2), 1.5—5 (2), 5—5.2 (2), 2.5—5 (1), 2.6—6.1 (1), 2.5—6.1 (1), 6—5.2 (1), 1.6—6 (1), 6—5 (1), 5—5 (1).

Таким образом, у значительного большинства экземпляров мы имеем двурядные зубы с обеих сторон (у 65 из 78), и лишь у некоторых они с одной стороны двурядные, а с другой однорядные (у 11 из 78). Только у двух экземпляров мы обнаружили, как и у плотвы, однорядные зубы с той и другой стороны (6—5, 5—5). В коротком ряду двурядных зубов гибридов в большинстве случаев мы находим уменьшенное число зубов по сравнению с двурядной формулой ельца (2.5—5.2); это число колеблется у гибридов от 0 до 2. В общем у гибридов мы имеем ряд постепенных переходов от зубной формулы ельца к зубной формуле плотвы.

Изучение варьирования формулы глоточных зубов у данного гибрида, а также и у ряда других гибридов карповых рыб приводит нас к выводу о том, что при скрещивании двух видов, из

---

\* При перечислении разнообразных формул глоточных зубов количество экземпляров с той или иной формулой обозначается заключенным в скобки числом, следующим за формулой.

которых один имеет однорядную, а другой двурядную формулу глоточных зубов, у гибридов значительно преобладает двурядное расположение зубов (чаще с обеих сторон, реже с одной). Это, вероятно, говорит в пользу предположения о вторичном приобретении карповыми рыбами однорядного расположения зубов (Гейнке, 1892; Васнецов, 1939; Николюкин, 1941).

Число глоточных зубов длинного ряда варьирует у большинства гибридов, не выходя за пределы вариации их у исходных видов. Здесь чаще всего встречаем, как и у плотвы, 6—5 зубов (у 54 из 78 экз.), реже 5—5 (у 21 из 78), т. е. такое число зубов, которое постоянно встречается в этом ряду у ельца (а изредка у плотвы) и еще реже, как и у плотвы, 6—6 (у 2 из 78). Только в одном случае мы нашли 5—6 зубов в этом ряду, чего не наблюдается ни у плотвы, ни у ельца.

Зубы длинного ряда у гибридов имеют чаще всего косо срезанную, удлиненную жевательную поверхность, на которой обычно заметен продольный желобок; вершины зубов вытянуты в крючки. На передних краях зубов обнаруживается иногда легкая складчатость, реже зазубренность. Вообще жевательные зубы гибридов по своей форме стоят несколько ближе к зубам ельца, чем плотвы.

Тычинок на первой жаберной дуге у гибридов чаще всего по 10 с той и с другой стороны, реже с одной стороны 10, а с другой 11, еще реже 10—12, 11—12, 11—11 и 12—12. У плотвы из бассейна верхнего Дона мы находим 11—15 жаберных тычинок, а у ельца Данилевского 6—8. Следовательно, гибрид по количеству жаберных тычинок стоит немного ближе к плотве, чем к ельцу.

В отношении количества позвонков исходные виды отличаются друг от друга следующим образом. У плотвы, по Правдину (1915), 39—41 позвонок, из них хвостовых 17—18 и, по Гюнтеру (1868), 22—23 туловищных и 17—18 хвостовых. У ельца Данилевского (у 12 экз.) мы обнаружили 42—44 позвонка, из них 23—24 туловищных и 19—20 хвостовых. У гибрида общее количество позвонков варьирует в несколько меньшей степени, чем у исходных видов: у 25 из 40 экз., исследованных нами по этому признаку, оказалось по 42 позвонка и у 15 по 41, из них туловищных 22—24 и хвостовых 18—20. Если сопоставить гибридов с исходными видами по общему количеству позвонков, то можно сказать, что у гибридов оно варьирует в пределах от наибольшего количества, встречающегося у плотвы (41), до наименьшего количества, встречающегося у ельца (42). В этом также до известной степени сказывается промежуточность гибридов.

Переходя к пластическим признакам, обратимся к табл. 7, в которой сопоставлены средние величины индексов ряда этих признаков гибрида и исходных видов и, кроме того, даны пределы вариации индексов у гибрида.

## Пластические признаки гибрида и исходных видов

Признаки	Средние индексы			Пределы вариации индексов у гибрида
	<i>Rutilus rutilus</i>	<i>Leuciscus danilewskii</i>	гибрид	
В % длины тела:				
Антедорсальное расстояние . . . . .	50,4	51,6	50,7	48,8—52,3
Постдорсальное расстояние . . . . .	37,8	38,7	37,8	36,1—39,3
Длина хвостового стебля . . . . .	19,9	21,7	21,7	20,0—23,1
Наибольшая высота тела . . . . .	28,0	23,8	22,8	21,8—23,7
Наименьшая высота тела . . . . .	9,4	8,9	8,8	7,9—9,9
Высота головы у затылка . . . . .	18,2	16,5	17,0	16,0—18,6
Длина головы . . . . .	21,5	23,6	24,3	23,4—25,3
Длина рыла . . . . .	5,9	7,9	7,2	6,4—7,9
Диаметр глаза . . . . .	5,2	5,0	6,4	5,5—7,2
Заглазничный отдел головы . . . . .	10,5	11,2	11,0	10,2—11,5
Длина основания <i>D</i> . . . . .	15,1	11,5	12,2	11,4—12,9
Наибольшая высота <i>D</i> . . . . .	19,9	17,4	20,7	18,3—22,4
Длина основания <i>A</i> . . . . .	13,5	11,4	10,2	9,6—10,8
Наибольшая высота <i>A</i> . . . . .	12,5	14,2	15,1	13,7—16,7
Длина <i>P</i> . . . . .	15,4	16,6	19,1	17,7—20,2
Длина <i>V</i> . . . . .	16,2	14,1	16,5	14,7—17,8
Длина верхней лопасти <i>C</i> . . . . .	21,8	21,3	21,2	19,8—22,6
Длина нижней лопасти <i>C</i> . . . . .	21,3	20,5	21,3	20,2—22,7
Расстояние <i>P—V</i> . . . . .	26,6	25,4	24,7	22,5—25,6
Расстояние <i>V—A</i> . . . . .	23,2	20,7	20,9	19,9—21,8
Длина <i>P</i> в % расстояния <i>P—V</i> . . . . .	62,5	67,6	84,1	77,8—91,5
Длина <i>V</i> в % расстояния <i>V—A</i> . . . . .	70,2	67,3	76,1	69,8—84,1
Диаметр глаза в % длины головы . . . . .	24,0	21,2	26,7	23,1—29,2

Приведенные в таблице данные получены в результате измерений 25 экз. небольших гибридных рыбок в возрасте около 2,5 лет со средней длиной всего тела 114 мм и колебаниями ее от 101 до 161 мм. Из этих гибридов только 3 выделялись по более значительной величине, имея длину 149—161 мм; а остальные не превосходили 122 мм. Для сравнения с исходными видами использованы морфометрические данные Рубцова (1942), а именно результаты измерений собранных им в р. Дон 25 экз. *R.utilus* в возрасте 3—6 лет со средней длиной всего тела 212 мм и колебаниями ее от 157 до 332 мм и 18 экз. *L. danilewskii* в возрасте 3—4 лет со средней длиной 184 мм при колебаниях от 166—220 мм. В данном случае надо, конечно, учитывать, что гибрид, с одной стороны, и сравниваемые с ним исходные виды, с другой, отличаются по возрасту и росли в различных условиях среды, а это не могло не отразиться на их морфологических признаках.

Наиболее существенными пластическими признаками отличия между исходными видами являются, как это видно из таблицы,

следующие: плотва превосходит ельца по высоте тела и головы, но уступает ему по длине головы, по длине рыла и по длине хвостового стебля. Кроме того, отличия касаются относительной величины и расположения плавников. Значительное отклонение гибрида от исходных видов по некоторым пластическим признакам обусловлено, главным образом, его замедленным ростом в искусственных условиях. Гибрид сильно уступает по величине сравниваемым с ним экземплярам исходных видов; вероятно, это и сказывается в том, что он имеет менее высокое тело, но более длинную голову, не только чем плотва, но и чем елец, а также и больший диаметр глаза. С другой стороны, и у исходных видов с уменьшением размера рыбы указанные признаки становятся более близкими к соответствующим признакам гибрида. Также и у трех наиболее крупных из гибридов (149—161 мм) высота тела немного больше (в среднем 23,6% длины тела), голова короче (23,5%) и диаметр глаза меньше (5,6%), чем у более малых.

Плавники (*D*, *A*, *P* и *V*) у гибридов более высокие или более длинные, чем у сравниваемых с ними рыб обоих исходных видов, однако и эта разница, вероятно, зависит от меньших размеров гибридов. Надо заметить, что относительная величина плавников по мере роста рыбы меняется. Так, например, по нашим измерениям, у молодежи плотвы грудные и брюшные плавники относительно короче, чем у взрослых экземпляров. Об этом же можно заключить и на основании сравнения морфометрических данных Борзенко (1926) для молодежи и для взрослого сазана. Вследствие того же различия в размерах сопоставляемых в нашей таблице рыб не проявляется промежуточность гибрида в сравнении с исходными видами по большинству пластических признаков. Это, однако, связано также и с тем, что по ряду признаков исходные виды довольно близки между собой, а потому и гибрид от них мало отличается (табл. 7); сюда относятся антедорсальное и постдорсальное расстояния, наименьшая высота тела, заглазничный отдел головы и длина лопастей хвостового плавника. По длине хвостового стебля и по расстоянию *V—A* гибрид не отличается от ельца. По длине основания спинного и анального плавников он стоит ближе также к ельцу, чем к плотве. Высота головы и длина рыла у гибрида промежуточные.

Что касается полового состава гибридов, то из 31 экз. (длиною всего тела от 103 до 121 мм), исследованных в отношении половых желез, оказалось 14 самцов, 13 самок и 4 juvenes. У 6 самок икра достигла степени почти полной зрелости; при этом обращают на себя внимание относительно крупные размеры (1,03—1,12 мм) и малое количество икринок; даже у экземпляров с максимальным развитием икры, занимающей большую часть полости тела, мы насчитываем не более 800—1200 икринок, а у других значительно менее; правда, наряду с такими

крупными икринками иногда попадаются и столь мелкие, что их невооруженным глазом невозможно просчитать. Получается такое впечатление, что одни икринки растут и зреют за счет других. У плотвы того же возраста и размера, выведенной в подобных же искусственных условиях, как и гибрид, половые железы развиты чрезвычайно слабо, так что без микроскопического наблюдения у большинства экземпляров не удастся определить пол. Таким образом, у гибрида мы имеем раннее созревание небольшого количества икринок.

В заключение надо сказать, что несмотря на гибель выведенных нами гибридов между плотвой и ельцом Данилевского, мы имеем основание полагать, что подобные гибриды являются жизнеспособными. Возможно, что они встречаются и в природе, причем некоторые (немногие) из них не отличаются от ельцов по внешнему виду и по ряду важнейших меристических признаков, а именно по формуле глоточных зубов, по формуле боковой линии, по числу лучей в анальном плавнике, и только большее число разветвленных лучей в спинном плавнике (8—9) свидетельствует об их гибридном происхождении. Поэтому, если среди ельцов мы обнаруживаем экземпляр с числом разветвленных лучей в спинном плавнике, превышающим 7, то в нем можно подозревать гибрида между ельцом и плотвой. Такой экземпляр Лукаш (1929) нашел в верхнем течении Камы, но относит его к *Leuciscus leuciscus*, хотя и отмечает у него  $D III 8$ .

### ***Rutilus rutilus* (L.) × *Scardinius erythrophthalmus* (L.) Плотва × красноперка**

О гибриде между плотвой и красноперкой известно очень мало. Впервые он упоминается у Кювье и Валенсиен (1844). Еккель (1864, 1865, 1867, 1870) дал этому гибриду самостоятельное не только видовое, но и родовое название—*Scardiniopsis апсепс* Jäckel и довольно подробно описал его, указав важнейшие признаки:  $D III 9-11$ ,  $A III 10-12$ ,  $l.l. 40 \frac{7}{4} 42$ ,  $d.ph. 5-5$   
 $6-5$ ,  $6-5.1$ ,  $1.5-5$ ,  $1.5-5.2$ ,  $2.5-5.2$ ,  $2.6-5.1$ ,  $1.5-5.1$ ,  $2.5-5.1$ ,  
 $5-5.1$ ,  $1.6-5.2$ ,  $3.6-5.2$ .  $1.6-5.1$ .

Со времени работ Еккеля почти ничего нового о нахождении этого гибрида в природе и его признаках не было опубликовано; изменялись только его названия (синонимика приводится Берг-гом, 1912).

Рыб, описанных Егерманом (1926) под названием *R. rutilus* × *S. erythrophthalmus*, Берг (1949) относит к чистому виду *Leuciscus borysthenicus* (Kessler). Лукаш (1933) хотя и описал под тем же гибридным названием один экземпляр, попавшийся среди плотвы из бассейна р. Вятки, но отмечает, что он только по общей форме тела и по положению рта напоминает краснопер-

ку, а в остальном характеризуется признаками плотвы; поэтому автор не дает определенного диагноза этому экземпляру, допуская, что он, возможно, представляет собой вариацию плотвы или продукт гибридного расщепления.

Казанский (1937) вывел молодь в результате искусственного оплодотворения икры подвида *R. rutilus caspicus* (Jak.) спермой *S. erythrophthalmus* и описал морфологические особенности личинок и двухмесячных мальков этого гибрида, указав для 23 экз. *D* III 10, *A* III 11—13.

В 1938 г. нами было произведено искусственное оплодотворение икры плотвы (типичной) спермой красноперки. Производители, использованные для этого скрещивания, характеризуются так: плотва *D* III 10, *A* III 11, *l.l.*  $44\frac{8}{4}$ —44; красноперка *D* III 8, *A* III 10, *l.l.*  $39\frac{8}{4}$ —40.

Полученная молодь была выращена до стадии мальков с общей длиной тела до 5 см. Кроме того, в 1945 г. были выведены мальки обеих реципрокных форм этого гибрида.

Прежде всего отметим некоторые из внешних признаков гибрида. Рот — конечный, иногда слегка обращенный вверх, вершина его чаще всего расположена на уровне середины глаза. Все плавники — оранжевые или красные, причем наиболее интенсивно окрашены нижняя лопасть *C*, а также *A* и *V*. Спинной плавник — темносероватый; оранжевая же окраска в нем, как и в *P*, выражена значительно слабее, чем в остальных плавниках. Грудные плавники почти достигают брюшных, но последние не доходят до анального отверстия. Спинной плавник у большинства начинается чуть позади вертикали заднего края основания брюшных, а у некоторых экземпляров на этой вертикали.

В табл. 8 представлена изменчивость числа разветвленных лучей в спинном и анальном плавниках гибридов.

Таблица 8

Название гибрида	Число разветвленных лучей						<i>n</i>
	<i>D</i>			<i>A</i>			
	8	9	10	10	11	12	
Плотва × красноперка (1938 г.)	13	21	2	8	25	3	36
Плотва × красноперка (1945 г.)	4	16	-	3	13	4	20
Красноперка × плотва (1945 г.)	6	12	2	5	14	1	20
Итого	23	49	4	16	52	8	76

Приведенные данные отличаются от данных Казанского. Так, у наших гибридов в *D*-плавнике преобладает 9 лучей, а Казан-

ский у всех 23 экз. нашел по 10 лучей. В А-плавнике у наших гибридов преобладает 11 лучей, и максимальное их число — 12, а у гибридов Казанского преобладает 12 лучей, а максимально встречается и 13. Между тем участвовавший в опыте этого автора подвид *R. g. caspicus* (астраханская вобла) отличается от типичной плотвы уменьшенным (приблизительно на 1) числом разветвленных лучей в *D*: по Бергу (1949) у типичной плотвы 9—11 (наименее 10), а у астраханской воблы 8—10 (наименее 9). Поскольку в нашем скрещивании участвовала типичная плотва, можно было ожидать у наших гибридов большего числа лучей в *D*, чем у гибридов Казанского, а оказалось наоборот. Сказанное относится в некоторой мере и к анальному плавнику.

Указанное противоречие отчасти можно объяснить тем, что Казанский у некоторых экземпляров молоди астраханской воблы находил *D* 11, как и *A* 11, т. е. по одному лучу сверх того, что указывает для нее Берг (*D* 8—10, *A* 8—10). При этом Казанский допускает возможность уменьшения числа разветвленных лучей на 1 при дальнейшем развитии за счет соединения двух последних лучей в один.

У 11 экз. гибрида плотва × красноперка мы определили формулу  $LL\ 40\ \frac{7}{4}\ 8\ 44$ , пределы колебания числа жаберных тычинок 10—12 и число позвонков: 39 (2 экз.), 40 (7 экз.) и 41 (2 экз.), из них туловищных 22—23 и хвостовых 17—18.

У 12 экз. этого же гибрида были установлены следующие формулы глоточных зубов: 2.5—5.1 (3 экз.), 5—5.1 (2 экз.), 1.5—5, 1.5—5.2, 1.5—5.3, 3.5—5.1, 2.5—5.2, 2.5—5.3, 1.6—5.2. Крупные зубы длинного ряда чаще всего по своей общей форме напоминают зубы плотвы, а по наличию зазубренности приближаются к зубам красноперки.

Сравнивая наших гибридов с описанными Еккелем, мы видим, что наиболее существенное отличие между теми и другими относится к формулам глоточных зубов. По Еккелю, чаще всего встречаются однорядные формулы 5—5 и 6—5 (особенно первая из них), между тем как ни у одного экземпляра из наших гибридов не оказалось таких формул и вообще однорядного расположения зубов с обеих сторон. Поэтому возникает вопрос, не ошибочно ли этим автором приняты экземпляры с такими зубами за гибридов — не являются ли они чистой плотвой.

### *Rutilus rutilus* (L.) ♀ × *Tinca tinca* (L.) ♂

Плотва ♀ × линь ♂

Этот гибрид выведен нами впервые. 24 мая 1938 г. небольшая порция икры плотвы была оплодотворена спермой линя. Началось нормальное дробление почти всех икринок. Однако 26 мая обнаружена гибель значительной части (около 30—40%)

кры. Отмирание икринок продолжалось и в следующие дни. 29 мая осталось около 25% живых икринок с подвижными зародышами, у которых уже можно было наблюдать кровообращение; бросалась в глаза характерная для линя пигментная полоса вдоль вентральных концов миотомов (отцовское влияние). При вылуплении личинок, происходившем в период 30 мая — 1 июня, уже были ясно заметны зачатки грудных плавников — в этом сказалось сходство с личинками плотвы (у линя эти зачатки появляются после вылупления). Число миотомов в период вылупления личинок равно 38—39. Изредка попадались уродливые экземпляры, например, с односторонним развитием органа зрения, с ненормальной формой желтка и искривленным телом.

В конечном результате этого скрещивания было выращено только 24 малька длиной 5—6 см до возраста около 11 месяцев; они погибли вследствие заболевания (ихтиофтириоз). По окраске тела, по форме плавников и величине чешуи они промежуточные между плотвой и линем, причем имеют однотипный габитус. Характерные для линя усики у гибридов отсутствуют. Обращает на себя внимание единообразие их и в отношении важнейших меристических признаков: числа лучей в *D* и *A*, формулы глоточных зубов и числа жаберных тычинок.

*D* III—IV (V) 8—9; *A* III—IV 8—9; *l.l.* 59—62; *d. ph.* 5—5 (1.5—5); *sp. br.* 12.

Из 32 экз. гибрида 17 имеют одинаковую формулу числа лучей в спинном и анальном плавниках, а именно *D* IV 9, *A* III 8. Число лучей в *D* варьирует так: IV 9 (у 26 экз.), IV 8 (у 3), III 9 (у 2) и V 9 (у 1), а в *A*: III 8 (у 19 экз.), IV 9 (у 11), IV 8 (у 1) и III 9 (у 1). Таким образом, из 32 экз. по 4 неразветвленных луча мы нашли у 29 экз. в *D* и у 12 экз. в *A*. Из исходных видов такое число этих лучей встречается только у линя, от которого оно и наследуется значительным количеством гибридов. По числу разветвленных лучей в *D* и *A* гибрид занимает промежуточное положение между исходными видами: в *D* у плотвы преобладает 10 лучей, у линя 8, а у гибрида 9; в *A* у плотвы преобладает 10 лучей, у линя 7, а у гибрида 8.

Из 24 экз. этого гибрида у 23 оказалась одна и та же формула глоточных зубов, а именно 5—5, и только у одного 1.5—5. Таким образом, у гибрида формула глоточных зубов очень мало варьирует и во всяком случае гораздо менее изменчива, чем у исходных видов. Берг (1949) указывает для плотвы 6—5, изредка 5—5 или 6—6 глоточных зубов и для линя 4—5, 5—4, 5—5 и 4—4. Из этих формул только одна, а именно 5—5, встречается и у плотвы, и у линя, и она же является характерной для гибрида. Коронки зубов гибрида несколько более вздуты, чем у плотвы, и слегка загнуты в крючки; на жевательной поверхности имеются желобки. Вообще по форме зубов гибрид чаще всего

также промежуточен. У всех 24 экз. гибрида мы обнаружили одинаковое число жаберных тычинок, а именно по 12 на каждой стороне. Надо заметить, что по этому признаку исходные виды мало отличаются между собою, и указанное число жаберных тычинок часто встречается у того и другого из них.

Что касается формулы боковой линии, то подробно она нами не исследована. Лишь у нескольких экземпляров гибрида было установлено 59—62 поперечных рядов чешуй (у плотвы 41—48 и у линя 87—115; Берг, 1949).

### **Rutilus rutilus (L.) × Chondrostoma nasus (L.)** **Плотва × подуст**

О межвидовых скрещиваниях с участием подуста мы имеем очень скудные сведения. Это объясняется тем, что в природе такие скрещивания если и совершаются, то, вероятно, крайне редко вследствие экологической обособленности подуста от большинства других карповых рыб.

О гибриде между плотвой и подустом в литературе нет никаких указаний.

Имеющиеся же в старых ихтиологических работах данные о гибридах *Chondrostoma nasus* × *Telestes agassizi* (бассейн Дуная и Рейна) и *Ch. nasus* × *Leuciscus cephalus* (Рейн) пока еще нельзя считать твердо установленными. Недаром первый из этих гибридов первоначально описывался рядом авторов как особый вид подуста под именем *Chondrostoma ryselae* Agassiz. Зибольд (1863) высказал лишь предположение о том, что последний представляет собою гибрида между *Ch. nasus* и *T. agassizi*. Однако против такого предположения говорит следующее: сам Зибольд, приводя характерные для этой формы однорядные глоточные зубы 6—5, реже 5—5, отмечает, что лишь у 6 из 18 исследованных им экземпляров этой рыбы он обнаружил формулы, отклоняющиеся от указанных однорядных, а именно: 1.6—5; 6—5.1 и 1.6—5.1. Лейтнер (1877) только у одного из 9 экз. подобных же рыб из Рейна (у Везеля) нашел двурядные глоточные зубы 1.6—5.1, а у остальных—однорядные 6—5. Приводимые этими авторами формулы глоточных зубов не соответствуют результатам нашего исследования глоточных зубов у межродовых гибридов карповых рыб (Николюкин, 1941). По нашим наблюдениям, если скрещиваются два вида *Cyprinidae*, у одного из которых глоточные зубы однорядны (в данном случае у *Ch. nasus*), а у другого двурядны (*T. agassizi*), то у гибрида мы имеем, как правило, двурядное расположение зубов с той и другой или по крайней мере с одной стороны. Следовательно, предположение об однорядных глоточных зубах у *Ch. ryselae* Agassiz противоречит указанному предположению Зибольда.

Также нельзя считать вполне решенным вопрос и о природе рыб из Рейна (у Базеля), описанных Фацио (1882) как гибриды между голавлем (*L. cephalus*) и подустом (*Ch. nasus*). Такому диагнозу не соответствует то обстоятельство, что рот у этих рыб, как отмечает Фацио, нижний, расположенный поперечно (хотя и изогнутый подковообразно), и рыло немного выдающееся, тогда как у описываемых мною ниже гибридов между плотвой и подустом рот полунижний и рыло не выдающееся. При этом надо принять во внимание, что у голавля рот типично конечный (в отличие от плотвы, у которой он более или менее скошен книзу). Поэтому, если описанные Фацио рыбы, которых он считает гибридами между голавлем и подустом, обладают нижним ртом, то тем более следовало бы ожидать наличия подобно-го рта и у исследованных нами гибридов между плотвой и подустом, чего на самом деле нет.

Выведенные нами путем искусственного оплодотворения икры обе реципрокные формы гибридов между плотвой и подустом оказались вполне жизнеспособными. Мы получили следующие три стада гибридов: 1) плотва×подуст (скрещ. 25 апреля 1938 г.), 2) плотва×подуст (скрещ. 27 апреля 1939 г.), 3) подуст×плотва (скрещ. 26 апреля 1939 г.) и одно контрольное стадо плотва×плотва (оплодотв. 25 апреля 1938 г.). Всего в нашем распоряжении имелось около 270 живых и некоторое количество фиксированных экземпляров гибридов от трех указанных скрещиваний. Контрольными плотвичками мы располагали в несколько меньшем количестве. На вегетационный период 1940 г. гибриды плотва×подуст высаживались в Ново-Животинновский опытный прудик. В этот прудик 29 мая было посажено 34 двухгодовалых (скрещ. 1938 г.) и 200 годовалых (скрещ. 1939 г.) гибридов. Двухгодовалые гибриды при посадке имели среднюю длину всего тела 9,2 см, а к концу вегетационного периода (17 октября 1940 г.) достигли 15,3 см. Средняя длина годовалых гибридов при посадке в прудик равнялась 5,5 см, а при облове (того же 17 октября)—11,8 см. Лишь единичные экземпляры составляли отход.

Поскольку плотва и подуст значительно варьируют, давая ряд местных форм и подвидов, считаем нужным привести биометрическую характеристику (табл. 9) тех 5 экз. рыб-производителей из Дона, от которых выведены реципрокные гибриды плотва×подуст и подуст×плотва, а также стадо контрольной плотвы.

Для описания внешнего вида и меристических признаков были использованы все три указанные стада гибридов. Для полной биометрической характеристики (включая и пластические признаки) было взято 25 гибридов из стада плотва×подуст (скрещ. 1938 г.) в возрасте немного более 2½ лет с колебаниями длины всего тела в пределах 136—179 мм.

## Характеристика рыб-производителей

Признаки	Скращивание и контрольное оплодотворение 1938 г.			Скращивание 1939 г.	
	плотва	подуст	плотва	подуст	плотва
Пол . . . . .	♀	♂	♂	♀	♂
Возраст . . . . .	6	4	4	6	3
Вес в г . . . . .	180	135	115	207	68
Длина всего тела в мм . . . . .	239	244	207	260	185
Формула глоточных зубов . . . . .	6—5	6—6	6—5	6—5	6—5
Число жаберных тычинок . . . . .	13—13	29—29	13—13	30—30	12—12
Формула боковой линии . . . . .	$44 \frac{8}{4\frac{1}{2}} 43$	$57 \frac{9}{5} 57$	$42 \frac{7\frac{1}{2}}{4} 41$	$55 \frac{8-9}{5} 57$	$44 \frac{7\frac{1}{2}}{4} 43$
Число позвонков . . . . .	40	45	41	45	40
Число лучей в D . . . . .	III 10	III 9	III 10	III 9	III 10
Число лучей в A . . . . .	III 11	III 10	III 10	III 10	III 11
В % длины тела:					
Антдорсальное расстояние . . . . .	51,0	51,1	51,1	49,2	51,3
Постдорсальное расстояние . . . . .	36,3	39,3	36,2	40,3	36,8
Длина хвостового стебля . . . . .	18,8	19,2	18,7	19,2	19,9
Наибольшая высота тела . . . . .	29,0	24,9	28,4	26,5	27,6
Наименьшая высота тела . . . . .	9,3	11,0	9,2	10,3	9,0
Высота головы у затылка . . . . .	17,8	17,1	17,4	16,2	17,1
Длина головы . . . . .	22,0	22,8	22,4	22,6	23,2
Длина рыла . . . . .	6,8	7,2	7,1	7,3	7,2
Диаметр глаза . . . . .	5,0	5,3	4,8	4,7	5,6
Заглазничный отдел головы . . . . .	11,0	10,9	10,9	11,2	11,1
Ширина лба . . . . .	9,0	9,3	9,3	8,8	8,4
Наибольшая толщина тела . . . . .	15,6	12,6	14,6	13,3	13,3
Длина основания D . . . . .	15,3	12,3	15,0	12,3	14,7
Наибольшая высота D . . . . .	20,8	21,9	20,9	21,2	21,1
Длина основания A . . . . .	12,2	11,9	13,1	11,5	13,2
Наибольшая высота A . . . . .	12,9	17,0	13,0	15,4	12,9
Длина P . . . . .	16,8	18,8	17,2	17,7	16,9
Длина V . . . . .	16,6	16,8	17,1	16,1	16,7
Длина верхней лопасти C . . . . .	21,9	22,6	20,7	20,0	19,9
Длина нижней лопасти C . . . . .	21,9	22,5	20,6	19,9	20,9
Расстояние P—V . . . . .	26,6	27,3	25,9	28,5	25,7
Расстояние V—A . . . . .	22,9	20,9	22,5	22,1	22,7

Переходя к описанию выведенных нами гибридов, прежде всего приведем формулы меристических признаков, полученные в результате исследования обеих реципрокных форм:

$D$  III 9—10 (11);  $A$  III 9—11 (12);  $P$  I 15—16;  $V$  II 8,  $C$  19;

$ll.$   $44 \frac{8(8\frac{1}{2})}{4}$  52;  $d. ph.$  6—5, 6—6 и редко 5—5 и 5—6;  $sp. br.$  17—20;  $vert.$  41—45.

По общему габитусу обе реципрокные формы гибрида крайне мало отличаются между собой (рис. 14 и 15), а по отношению к исходным видам являются промежуточными, причем по отдельным внешним признакам они более или менее приближаются к одному или другому из этих видов.

По удлинённой форме тела, наибольшая высота которого составляет в среднем 24,8% его длины (без *C*), гибрид более напоминает подуста, нежели плотву.

Если же взять наиболее характерные для подуста признаки— сильно выдающееся рыло и нижнее положение рта, то гибрид по первому из них значительно отличается от подуста и сходен с плотвой. Как уже сказано, рыло гибрида, как и плотвы, в отличие от подуста, нельзя считать выдающимся. По форме своего слегка выпуклого лба гибрид стоит немного ближе к подусту, чем к плотве. Что же касается рта гибрида, то он полунижний: вершина его расположена на уровне нижнего края глаза и лишь изредка немного выше. Таким образом, рот гибрида по своему положению является промежуточным (по сравнению с почти конечным ртом плотвы и нижним—подуста). Нижняя челюсть у гибрида, в отличие от подуста, не приострена. По форме костной нижней челюсти гибрид также занимает промежуточное положение между плотвой и подустом, но более близок к последнему из них, что яснее выражено в отношении места отхождения восходящего отростка зубной кости, которое у подуста, по сравнению с плотвой, несколько сдвинуто вперед. В коже на нижней поверхности *dentale* у гибрида ясно заметны поры (отверстия канала боковой линии), число которых варьирует от 4 до 6; в этом отношении гибрид мало отличается от подуста. Задний (сочленовный) край нижней челюсти у плотвы слегка заходит за вертикаль переднего края глаза, а у подуста нижняя челюсть причленяется под серединой глаза (Берг, 1949). По месту причленения нижней челюсти гибрид промежуточен. Задний конец *maxillare* у гибрида, как и у подуста, достигает вертикали ноздри, не доходя, в отличие от плотвы, до вертикали переднего края глаза.

У исследованных нами молодых гибридов и подустов (двухгодовалых) одинаковых линейных размеров ширина ротовой щели (расстояние между углами рта) приблизительно равна диаметру глаза. Повидимому, у гибридов по мере их роста ширина ротовой щели по отношению к диаметру глаза увеличивается, но не в столь значительной степени, как у подуста.

По окраске тела гибрид мало отличается от обоих исходных видов. Спина его темносерая; эта окраска со спины немного заходит и на бока, причем здесь она светлее и, кроме того, приобретает легкий синеватый или зеленоватый отлив; большая же часть боков светлая, серовато-серебристая, брюхо белое. У гибрида наблюдается правильное расположение пигмента по отно-

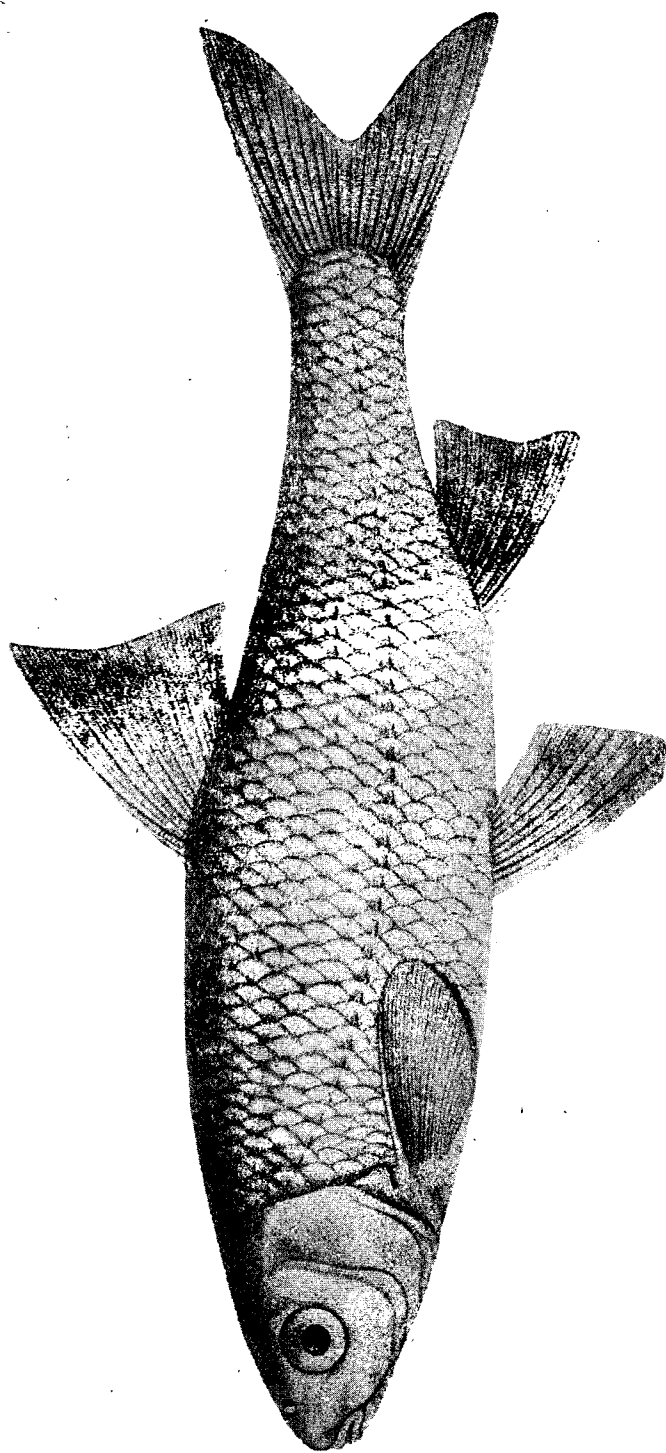


Рис. 14. Плывающий полудуг в возрасте 2½ лет. L—174 мм

шению к чешуям; точечные пигментные клетки размещены в виде полукруглых рядов непосредственно у апикальных краев чешуй. Радужина глаза желтовато-серебристая с оранжевым пятном над зрачком. В спинном и хвостовом плавниках преобладает серая окраска, у самых краев их имеется узкая кайма почти черного цвета. Остальные плавники более светлые. Все плавники, кроме того, более или менее окрашены в оранжевый цвет, причем эта окраска наиболее интенсивна в анальном и брюшных. В спинном и хвостовом плавниках, ближе к их основанию,

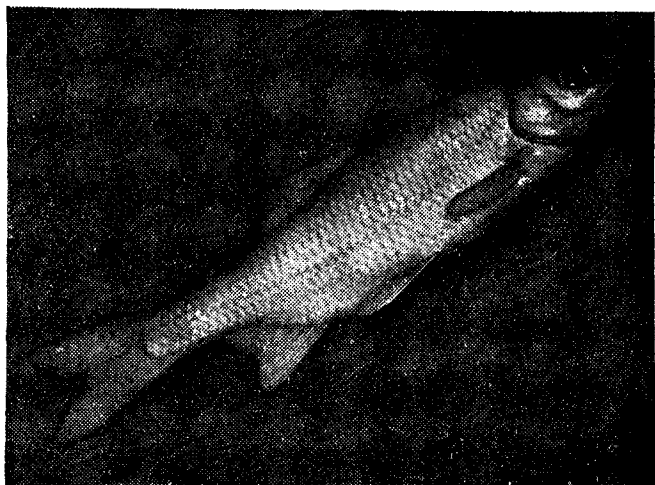


Рис. 15. Подуст-плотва в возрасте свыше 2 лет.  $L=161$  мм

наблюдается слабая оранжевая окраска, которая к краям постепенно теряется в серой окраске. В наиболее светлых грудных плавниках оранжевая пигментация еле заметна.

Спинной и анальный плавники имеют ясно выраженные выемки. Усеченной формы их мы не наблюдали ни у гибридов, ни у исходных видов, хотя у последних она отмечена Бергом (1912, 1914). Спинной плавник у гибрида начинается на уровне или немного позади начала брюшных плавников; в этом отношении гибрид сходен с плотвой и отличается от подуста, у которого спинной плавник «начинается чуть впереди вертикали начала брюшных плавников» (Берг).

Хвостовой плавник у гибрида, как и у исходных видов, глубоко вырезанный. Брюшные плавники почти достигают анального отверстия.

Кия позади брюшных плавников у гибридов, как и у подуста, нет, или он едва заметен.

Что касается чешуй, то у плотвы они немного крупнее, чем у подуста, а у гибрида имеют промежуточную величину. Количе-

ство апикальных лучей на чешуе, по нашим наблюдениям, колеблется: у донской плотвы от 3 до 8 (преобладает 4), у донского подуста от 5 до 9 (наичаще 5—6) и у гибридов от 4 до 8 (наичаще 5—6). Таким образом, по наиболее часто встречающемуся количеству апикальных лучей гибрид более сходен с подустом, чем с плотвой. Надо заметить, что для сравнения количества апикальных лучей мы брали одновозрастные (2+ лет) экземпляры гибридов и исходных видов, поскольку данный признак у карповых рыб изменяется в зависимости от возраста.

Брюшина у подуста черная, у плотвы светлая, а у гибрида темносерая или иногда даже почти черная; у двухгодовалых гибридов она темнее, чем у годовалых.

Переходя к меристическим признакам, прежде всего сопоставим наших гибридов с исходными видами в отношении числа лучей в плавниках.

Приводимые ниже данные по числу лучей в спинном и анальном плавниках для донского подуста заимствованы из работы Безруковой (1939), а для плотвы, как и для гибридов, получены в результате наших исследований.

В табл. 10 даны вариационные ряды числа разветвленных лучей в спинном плавнике у исходных видов и у каждого из реципрокных гибридов, а также средние величины этого числа ( $M$ ).

Таблица 10

Название рыбы	Число разветвленных лучей в D					n
	8	9	10	11	M	
Плотва . . . . .	—	5	44	1	9,92	50
Плотва × подуст . . . . .	—	128	126	2	9,51	256
Подуст × плотва . . . . .	—	67	33	—	9,33	100
Подуст . . . . .	20	173	7	—	8,94	200

Сопоставляя приведенные вариационные ряды, мы видим, что в спинном плавнике у плотвы преобладает 10 разветвленных лучей, а у подуста 9. У гибрида плотва×подуст почти в равной мере мы встретили как 9, так и 10 этих лучей, а у гибрида подуст×плотва преобладает, правда, не в столь значительной степени, как у подуста, 9 лучей. Из табл. 10 также видно, что по среднему числу разветвленных лучей в этом плавнике оба реципрокные гибрида занимают промежуточное место между исходными видами, но к плотве стоит немного ближе гибрид плотва×подуст, чем гибрид подуст×плотва, а к подусту, наоборот, ближе последний из этих гибридов, чем первый.

Для сравнения гибридов и исходных видов в отношении числа разветвленных лучей в анальном плавнике приводим таблицу.

Таблица 11

Название рыбы	Число разветвленных лучей в А					n
	9	10	11	12	M	
Плотва . . . . .	1	42	7	—	10,12	50
Плотва × подуст . . . . .	50	185	21	—	9,89	256
Подуст × плотва . . . . .	6	37	53	4	10,55	100
Подуст . . . . .	14	167	19	—	10,02	200

Как видно из табл. 11, у гибрида плотва×подуст так же, как у плотвы и подуста, в анальном плавнике значительно преобладает 10 разветвленных лучей над 9 и 11 лучами, но чаще, чем у исходных видов, встречается 9 лучей. У гибрида подуст×плотва несколько преобладает 11 лучей, хотя довольно часто встречается и 10; редко число их уменьшается до 9 или, в отличие от исходных видов, увеличивается до 12. По средней величине (M) этого признака исследованные плотва и подуст очень мало отличаются друг от друга. По сравнению с ними у гибрида плотва×подуст среднее число лучей чуть снижено за счет увеличения количества особей с 9 лучами, а у гибрида подуст×плотва немного повышено за счет увеличения количества особей с 11 лучами и единичных особей с 12 лучами.

По числу лучей в грудных плавниках реципрокные формы гибрида существенных различий между собой не имеют. В этих плавниках из 40 экз. того и другого реципрокного гибрида только у 3 оказалось по 16 разветвленных лучей, у остальных по 15, а неразветвленных лучей — у всех по одному. Грудные плавники правой и левой сторон имеют, как правило, одинаковое число лучей. Из 30 экз. донской типичной плотвы в грудных плавниках мы обнаружили у 2 экз. по 14, у 23 по 15 и у 5 по 16 разветвленных лучей. Правдин (1915) указывает для типичной плотвы только 15 разветвленных лучей в этих плавниках. Из 30 исследованных нами экземпляров донского подуста у 16 экз. оказалось по 15 и у 14 по 16 разветвленных лучей в грудных плавниках. Таким образом, по этому признаку гибрид лишь немного ближе к плотве, чем к подусту. По числу лучей в брюшных и хвостовом плавниках гибрид и исходные виды, как правило, совсем не отличаются друг от друга, имея формулы V II 8 и C 19.

Что касается боковой линии, то мы находим следующие ее формулы: у контрольной плотвы (у исследованных 30 экз.)

Л.Л. 40  $\frac{7\frac{1}{2}-8\frac{1}{2}}{3\frac{1}{2}-4\frac{1}{2}}$  45, у донского подуста (у 30 экз.) Л.Л. 53  $\frac{8-9}{4-6}$  59,  
у гибрида плотва  $\times$  подуст (у 50 экз.) Л.Л. 44  $\frac{8-8\frac{1}{2}}{3\frac{1}{2}-4\frac{1}{2}}$  51 и у  
гибрида подуст  $\times$  плотва (у 50 экз.) Л.Л. 45  $\frac{8-9}{(4\frac{1}{2})5(5\frac{1}{2})}$  52.

Из сопоставления приведенных формул видно, что по данному признаку оба реципрокные гибрида промежуточны по отношению к исходным видам, причем каждый из них, по сравнению с другим, немного сдвинут в сторону материнского вида. Чтобы убедиться, что в этом случае действительно имеет место матроклиния, проанализируем вариационно-статистические данные, полученные нами в результате исследования боковой линии у 50 экз. каждого реципрокного гибрида.

В табл. 12 приведены вариационные ряды числа чешуй (прободенных отверстиями) боковой линии левой и правой сторон для того и другого реципрокных гибридов. Кроме того, по каждому вариационному ряду вычислены средние величины с их средними ошибками ( $M \pm m$ ), средние «квадратические» отклонения ( $\sigma$ ) и коэффициенты вариации ( $C$ ). Достоверность различий между реципрокными гибридами по числу чешуй на той и другой сторонах определялась по формуле отношения разности средних величин двух вариационных рядов к средней ошибке этой разности.

Таблица 12

Название рыбы	Число чешуй в Л.									n
	44	45	46	47	48	49	50	51	52	
Плотва $\times$ подуст										
Левая сторона ( $M_1$ ) . . .	8	13	11	8	5	3	1	1	—	50
Правая сторона ( $M_2$ ) . . .	7	17	13	5	3	4	1	—	—	50
Подуст $\times$ плотва										
Левая сторона ( $M_3$ ) . . .	—	4	5	17	16	7	1	—	—	50
Правая сторона ( $M_4$ ) . . .	—	2	7	13	11	9	5	1	2	50

$M_1 = 46,14 \pm 0,22$ ;  $\sigma_1 = \pm 1,67$ ;  $C_1 = 3,6$ ,  $M_2 = 45,92 \pm 0,21$ ;  $\sigma_2 \pm 1,51$ ;  $C_2 = 3,2$ .

$M_3 = 47,40 \pm 0,16$ ;  $\sigma_3 = \pm 1,15$ ;  $C_3 = 2,4$ .  $M_4 = 47,94 \pm 0,23$ ;  $\sigma_4 \pm 1,61$ ;  $C_4 = 3,4$

$$M_{1-3} \text{ diff} = 4,6$$

$$M_{2-4} \text{ diff} = 6,5$$

Приведенные данные показывают, что у гибрида плотва  $\times$  подуст чешуй боковой линии (как на левой, так и на правой сторонах) в среднем немного меньше, чем у гибрида подуст  $\times$  плотва. Следовательно, эти реципрокные гибриды отличаются друг

от друга тем, что у каждого из них наблюдается незначительный сдвиг в сторону материнского исходного вида (у первого в сторону плотвы, у второго в сторону подуста). Эта матроклининая разница между реципрокными гибридами, вычисленная по формуле  $M_{diff}$ , является „реальной“.

В большей степени выражено отличие между реципрокными гибридами по числу продольных рядов чешуй под боковой линией, как это видно из табл. 13. При составлении вариационных рядов по этому признаку левая и правая стороны каждого реципрокного гибрида взяты суммарно.

Таблица 13

Название рыбы	Число чешуй под <i>l.l.</i>					n
	3½	4	4½	5	5½	
Плотва × подуст ( $M_1$ ) . . . . .	9	88	3	—	—	100
Подуст × плотва ( $M_2$ ) . . . . .	—	39	25	34	2	100

$$M_1 = 3,97 \pm 0,02; \sigma_1 = \pm 0,17; C_1 = 4,3;$$

$$M_2 = 4,49; \pm 0,05; \sigma_2 = \pm 0,45; C_2 = 10,0$$

$$M_{diff} = 10,4$$

Сопоставим в отношении данного признака обе реципрокные формы гибридов с исходными видами. По нашим наблюдениям, преобладающим числом продольных рядов чешуй под боковой линией у контрольной плотвы является 4 (значительно реже  $3\frac{1}{2}$  и  $4\frac{1}{2}$ ), а у донского подуста — 5 (очень редко  $4\frac{1}{2}$  и  $5\frac{1}{2}$ ). У гибрида плотва×подуст в значительном большинстве случаев мы встретили 4 ряда, изредка  $3\frac{1}{2}$ , еще реже  $4\frac{1}{2}$ , и ни разу число их не достигло 5, тогда как у гибрида подуст×плотва часто встречаются не только 4, но и  $4\frac{1}{2}$  и 5 рядов, а очень редко — даже  $5\frac{1}{2}$ . Следовательно, также и по этому признаку каждый из реципрокных гибридов несколько уклоняется в сторону материнского исходного вида.

Над боковой линией из 100 экз. гибрида плотва×подуст мы встретили у 98 экз. по 8 и у 2 по  $8\frac{1}{2}$  продольных рядов чешуй, а у гибрида подуст×плотва также из 100 экз. оказалось у 76 экз. по 8, у 22 по 9 и у 2 по  $8\frac{1}{2}$  рядов. У плотвы число рядов чешуй над боковой линией колеблется от  $7\frac{1}{2}$  до  $8\frac{1}{2}$ , а у подуста от 8 до 9. Сравнивая в этом отношении гибридов с исходными видами, мы видим, что у обеих реципрокных форм значительно преобладают 8 рядов чешуй над боковой линией; однако только у одной из этих форм (а именно у гибрида от скрещивания самки подуста с самцом плотвы) это число иногда увеличивается до 9, т. е. до числа, которое у подуста на-

блюдается чаще, чем у гибрида, а у плотвы совсем не встречается. Этот факт так же, как и сравнение средних величин рассматриваемого признака, указывает на то, что и здесь проявляется (правда, слабо выраженная) матроклиния.

Итак, на основании изложенных результатов исследования боковой линии мы приходим к выводу, что по средним величинам отдельных показателей формул боковой линии реципрокные гибриды между плотвой и подустом отличаются матроклинно.

У нескольких экземпляров гибрида плотва×подуст мы обнаружили следующие отклонения от нормы в боковой линии. Кроме обычной боковой линии, на 1—2 чешуи дорсальнее от нее наблюдаются отдельные отрывки (1, чаще 2), как бы второй боковой линии, расположенные на уровне спинного плавника или ближе к голове и образованные 3—8 чешуями, прободенными отверстиями. В одном случае подобная добавочная боковая линия, размещенная на 7 чешуях, является нераздельной и проходит параллельно нормальной боковой линии (рис. 14).

По формуле глоточных зубов реципрокные гибриды несколько отличаются друг от друга. У гибрида плотва×подуст количество и расположение глоточных зубов варьирует в меньшей степени, чем у исходных видов. У 50 исследованных экземпляров этого гибрида мы встретили только две формулы глоточных зубов: 6—5 (33 экз.) и 6—6 (17 экз.). Немного более варьируют глоточные зубы у гибрида подуст×плотва, у 50 экз. которого оказались такие формулы: 6—5 (28 экз.), 6—6 (17 экз.), 5—5 (4 экз.) и 5—6 (1 экз.).

Сравним по этому признаку гибридов с исходными видами. У плотвы глоточные зубы обычно расположены по формуле 6—5, лишь изредка 5—5 или 6—6 (Берг, 1949). Безрукова (1939) в результате исследования 200 экз. донского подуста установила следующие формулы глоточных зубов, которые мы приводим здесь в порядке частоты их нахождения: 6—5 (111 экз.), 6—6 (69 экз.), 5—5 (13 экз.), 5—6 (6 экз.) и 7—6 (1 экз.). Интересно отметить, что первые две из этих формул обнаружены у значительного большинства экземпляров подуста (90%), и только эти же две формулы найдены нами у гибрида плотва×подуст, а у гибрида подуст×плотва они составляют, как и у подуста, 90%. Последний из реципрокных гибридов сходен с подустом также и по наличию у него формул 5—5 и 5—6, отличаясь лишь отсутствием формулы 7—6, которая, правда, и у подуста встречается чрезвычайно редко (0,5%). В общем можно сказать, что гибрид подуст×плотва по формулам глоточных зубов немного ближе к подусту, чем к плотве.

По форме глоточные зубы обоих реципрокных гибридов в большинстве случаев отличаются от зубов плотвы более удлиненными и более сжатыми коронками, до некоторой степени приближаясь к ножевидным зубам подуста; однако, в отличие

от последних, зубы гибридов часто на вершинах более или менее загнуты в крючки, которые сильнее выражены на задних зубах; иногда на коронках наблюдается складчатость (реже даже легкая зазубренность); в этом отношении они напоминают зубы плотвы. Вообще по форме глоточных зубов гибрид представляет собою ряд постепенных переходов от плотвы к подусту, причем у различных экземпляров может преобладать форма зубов то одного, то другого из этих видов.

Что касается жаберных тычинок на первой дуге, то по их количеству существенного различия между реципрокными гибридами не наблюдается, а потому мы и рассматриваем последние совместно. У того и другого из реципрокных гибридов мы обнаружили 17—20 жаберных тычинок (чаще всего одинаковое число справа и слева), у донской типичной плотвы 11—15 и у донского подуста 28—33. Следовательно, по этому признаку гибрид стоит ближе к плотве, чем к подусту.

Сравним гибрида с исходными видами в отношении количества позвонков. Из исследованных нами 25 экз. типичной плотвы у 13 оказалось по 40, у 9 по 41 и у 3 по 39, а в среднем 40,2 позвонка. Из 25 экз. донского подуста мы обнаружили у 15 по 45, у 6 по 44, у 3 по 46 и у одного 43, а в среднем 44,8 позвонка.

Характеристика по этому признаку обеих реципрокных форм гибридов дана в табл. 14.

Таблица 14

Сравнение числа позвонков у реципрокных гибридов

	41	42	43	44	45	n
Плотва × подуст ( $M_1$ ) . . . . .	—	5	30	14	1	50
Подуст × плотва ( $M_2$ ) . . . . .	2	8	18	18	4	50

$$M_1 = 43,22 \pm 0,09; \sigma_1 = \pm 0,64; C_1 = 1,48$$

$$M_2 = 43,28 \pm 0,14; \sigma_2 = \pm 0,96; C_2 = 2,21$$

Из сопоставления средних чисел позвонков у плотвы (40,2), у подуста (44,8) и у гибрида (43,2 — 43,3) мы видим, что последний, занимая по этому признаку промежуточное место между исходными видами, стоит, однако, значительно ближе к подусту, чем к плотве.

Реципрокные формы гибрида по среднему числу позвонков существенного отличия не имеют. Некоторая разница между этими формами выражена лишь в том, что у гибрида подуст × плотва число позвонков варьирует несколько более, чем у гибрида плотва × подуст, как это видно из сравнения  $C_1$  и  $C_2$ .

Кроме того, у гибрида подуст $\times$ плотва обращают на себя внимание ненормальности в строении позвонков, обнаруженные нами у 8 из 58 экз. Выражаются они в следующем: отдельные позвонки имеют укороченные, как бы сплюснутые в краниокаудальном направлении тела, а в ряде случаев на теле позвонка, немного удлиненном, слегка намечено подразделение на 2—4 сегмента при соответствующем увеличении количества ребер, верхних дуг и остистых отростков; числом этих элементов и приходится руководствоваться при подсчете позвонков. Такие ненормальные позвоночники при составлении вариационных рядов (табл. 14) в расчет не принимались.

Переходим к пластическим признакам.

В табл. 15 сопоставлены средние индексы пластических признаков исходных видов и гибрида, а также пределы их колебаний у последнего. Приведенные данные получены в результате биометрической обработки гибрида плотва $\times$ подуст в возрасте немного более 2 $\frac{1}{2}$  лет, типичной плотвы из р. Дона в возрасте 2—4 лет и донского подуста в возрасте 2—3 лет, причем измерено по 25 экз. каждой из трех указанных форм. Колебания длины всего тела и веса у измеренных рыб ограничиваются следующими пределами: у гибрида 13,6—16,9 см и 25—42 г, у плотвы 13,7—16,4 см и 31—56 г и у подуста 14,3—17,0 см и 27—43 г. Большинство экземпляров этих рыб достигли половозрелости (исключение составляют несколько неполовозрелых подустов).

Сравнивая по таблице индексы пластических признаков у исходных видов, мы видим, что подуст имеет следующие наиболее выраженные отличия от плотвы: 1) менее высокое тело, 2) менее высокую голову, 3) большее постдорсальное расстояние, 4) менее длинное основание спинного плавника, 5) более высокий анальный плавник и 6) у подуста, по сравнению с плотвой, брюшные плавники расположены несколько более позади, и в связи с этим расстояние  $P-V$  немного увеличено, а расстояние  $V-A$  уменьшено.

Какое же отношение по этим признакам гибрида к исходным видам? По высоте тела он, несколько уступа плотве, почти не отличается от подуста, а по высоте головы занимает промежуточное положение. Постдорсальное расстояние у гибрида также промежуточно. По длине основания спинного плавника гибрид ближе к подусту, чем к плотве. Анальный плавник у него выше, чем у плотвы, и почти не отличается по высоте от анального плавника подуста. По расстоянию  $P-V$  гибрид более сходен с плотвой, чем с подустом, а по расстоянию  $V-A$  промежуточен. Грудные и брюшные плавники у гибрида немного длиннее, чем у плотвы и у подуста (по отношению к длине тела и еще в большей степени по отношению к расстоянию  $P-V$  и  $V-A$ ). По остальным пластическим призна-

## Пластические признаки исходных видов и гибрида

Признаки	Средние индексы			Пределы вариаций индексов у гибрида
	плотва	подуст	гибрид	
В % длины тела:				
Автдорсальное расстояние . . .	51,0	50,2	50,0	48,1—51,6
Постдорсальное расстояние . . .	36,5	39,0	37,8	35,2—39,9
Длина хвостового стебля . . .	19,2	19,3	19,9	18,6—21,1
Наибольшая высота тела . . .	27,6	24,7	24,8	23,4—25,7
Наименьшая высота тела . . .	9,2	10,0	9,5	9,0—10,1
Высота головы у затылка . . .	17,9	16,1	17,0	16,3—18,0
Длина головы . . .	23,2	23,2	23,4	22,3—24,6
Длина рыла . . .	6,9	7,1	7,0	6,4—7,5
Диаметр глаза . . .	5,6	5,6	5,8	5,4—6,2
Заглазничный отдел головы . . .	11,1	10,9	11,0	10,3—11,5
Ширина лба . . .	8,6	8,5	8,7	8,4—9,3
Наибольшая толщина тела . . .	12,9	11,8	11,9	11,2—12,8
Длина основания <i>D</i> . . .	14,4	12,4	14,0	13,4—14,6
Наибольшая высота <i>D</i> . . .	22,1	22,5	23,7	22,1—25,4
Длина основания <i>A</i> . . .	12,6	11,7	12,1	11,2—13,1
Наибольшая высота <i>A</i> . . .	13,9	16,7	16,9	16,0—18,1
Длина <i>P</i> . . .	17,8	18,2	19,0	18,0—19,7
Длина <i>V</i> . . .	17,2	16,1	18,0	16,8—19,0
Длина верхней лопасти <i>C</i> . . .	21,9	23,3	22,7	21,1—24,4
Длина нижней лопасти <i>C</i> . . .	21,8	23,7	23,2	21,9—25,0
Расстояние <i>P—V</i> . . .	25,4	27,1	24,7	23,6—25,1
Расстояние <i>V—A</i> . . .	22,9	21,2	22,2	20,8—23,8
Длина <i>P</i> в % расстояния <i>P—V</i> . . .	66,1	67,2	77,0	72,1—84,0
Длина <i>V</i> в % расстояния <i>V—A</i> . . .	75,1	75,9	81,1	76,5—84,5

накам отличия исходных видов друг от друга и от гибрида мало существенны.

То обстоятельство, что гибрид выращивался в искусственных условиях, несомненно, сказалось на его морфологических признаках, особенно пластических, вызвав специфические отличия от плотвы и подуста, росших в природных условиях р. Дона (напр., удлинение плавников).

В заключение морфометрического описания гибрида в сравнении с исходными видами мы можем подразделить его признаки следующим образом:

1. Признаки, по которым гибрид более сходен с подустом, чем с плотвой: форма ротовой щели и зубной кости, пигментация брюшины, число позвонков, наибольшая высота тела, длина основания спинного плавника, высота анального плавника, крайне слабое развитие или полное отсутствие киля и преобладающее число апикальных лучей на чешуях.

2. Признаки, по которым гибрид более близок к плотве, чем к подусту: форма рыла, положение спинного плавника по отношению к брюшным плавникам, формула боковой линии, количество жаберных тычинок и расстояние  $P-V$ .

3. Промежуточные признаки гибрида без ясно выраженного уклона в сторону одного из исходных видов: число разветвленных лучей в спинном плавнике, величина чешуи, глоточные зубы и ряд указанных выше пластических признаков.

4. Из признаков, по которым гибрид отличается от обоих исходных видов, не занимая промежуточного места между ними, отметим следующие: число разветвленных лучей в анальном

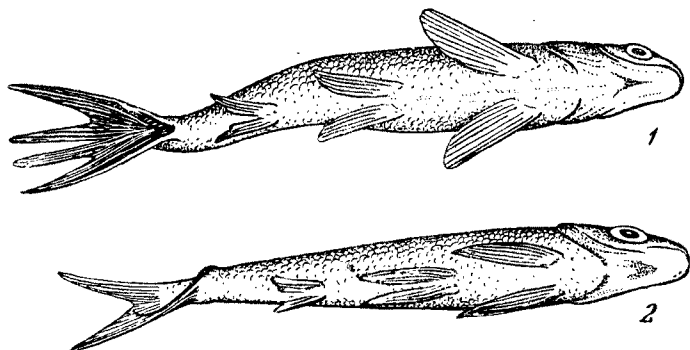


Рис. 16. Подуст×плотва. Уродливые экземпляры с удвоенными анальным и хвостовым плавниками (1) и с удвоенным анальным плавником и пидаточным лучом на хвостовом плавнике (2).

плавнике, удлиненные грудные и брюшные плавники и увеличенная высота спинного плавника.

5. Только по двум из исследованных признаков мы установили существенные отличия между реципрокными гибридами, а именно: по формуле боковой линии и по числу разветвленных лучей в спинном плавнике, причем эти отличия имеют матроклинный характер.

Остановимся на интересных случаях уродства (рис. 16), встреченных нами у 2 из 74 экз. гибрида подуст×плотва.

У одного из них тело, начиная от спинного плавника и до заднего конца, уродливо искривлено, в связи с чем оно приобрело неправильную форму и в поперечном сечении. Кроме того, вместо одного непарного анального плавника, позади анального отверстия имеется пара выемчатых плавников, расположенных по отношению друг к другу наподобие брюшных плавников. Этот экземпляр обладает также вместо одного двумя хвостовыми плавниками; дорсальные края их верхних лопастей сходятся под острым углом и в проксимальной части (на протяжении  $\frac{1}{3}$  их дли-

ны), даже сращены между собой, а в вентральном направлении эти плавники расходятся в стороны на довольно значительное расстояние. Соответственно наличию двух хвостовых плавников хвостовая стебель на своем заднем конце утолщается, образуя два боковых выступа, с которыми и соединены основания этих плавников. Описанные парные плавники, как анальные, так и особенно хвостовые, являются функционирующими. Спинальный, грудные и брюшные плавники у данного экземпляра имеют совершенно нормальный вид; также и других внешних морфологических аномалий у него не наблюдается.

У второго урода, в отличие от первого, тело имеет почти нормальную форму (не искривлено). Однако и в этом случае на месте непарного анального плавника имеется пара подвижных плавников; по выемчатой форме и по величине каждый из них похож на анальный плавник, а по расположению они напоминают брюшные. По форме утолщенного заднего конца хвостового стебля этот уродливый экземпляр до некоторой степени сходен с первым; и у него на заднем конце хвостового стебля имеется незначительное утолщение с боковыми выступами, которые, однако, выражены слабее. Левый из этих выступов не бросается в глаза, поскольку к нему присоединяется основание хвостового плавника, а правый более заметно выдается в сторону. От вентрального края правого выступа отходит немного утолщенный плавниковый луч, который своей проксимальной частью приращен к вентральному краю хвостового плавника, а свободной дистальной частью располагается справа от него. По длине этот придаточный луч значительно уступает краевым лучам хвостового плавника. Сравнение этого уродливого экземпляра с первым позволяет предположить, что придаточный луч представляет собою вентральный краевой луч недоразвитого второго (правого) хвостового плавника.

Описанные уродливые гибриды несколько не отставали в росте от нормальных гибридов того же скрещивания. Общая длина их тела равна около 9 см (в возрасте около 1½ г.).

Рассмотренные уродства очень напоминают некоторые случаи расщепления или удвоения анального и хвостового плавников у золотой рыбки.

После биометрической обработки 25 экз. гибрида плотва × подуст в возрасте около 2½ лет мы определили их половой состав путем исследования половых желез, причем оказалось 17 самок и 8 самцов. Никаких проявлений полового диморфизма в отношении меристических и пластических признаков нам установить не удалось. У большинства самок этих гибридов, зафиксированных зимой, т. е. много времени спустя после периода нереста наших карповых рыб, мы обнаружили икру в IV стадии созревания, состоящую из крупных икринок, довольно равномерных по величине (средний диаметр их равен 1,28 мм). В 1 г такой

икры мы насчитываем 960—1043 икринки, а всего в среднем лишь 2760. По весу яичник у ряда экземпляров составляет 10,2—11,3% веса тела рыбы. На 1 г веса тела приходится в среднем 96 икринок, что и определяет относительную плодовитость гибрида, превосходящую в 2,5 раза относительную плодовитость донского подуста, которая, по данным Безруковой, очень незначительна.

В общем по состоянию половых желез гибрид между плотвой и подустом довольно сходен с гибридом между плотвой и ельцом.

Что касается гетерозиса, отмеченного мною и другими авторами для ряда гибридов рыб, то проявление его мы наблюдаем и у гибрида плотва×подуст. Выращивая гибрида и контрольную плотву в одинаковых условиях (в одном и том же аквариуме), мы имели возможность убедиться в том, что плотва несколько уступает гибриду по скорости роста и по выносливости при неблагоприятных условиях питания, а также кислородного и температурного режима.

### **Rutilus rutilus (L.) × Gobio gobio (L.)** **Плотва × пескарь**

В литературе об этом гибриде никаких данных нет. Нами было поставлено пять опытов скрещивания пескарь ♀ × плотва ♂ и один опыт реципрокного скрещивания. Во всех опытах отмечена значительная гибель гибридной культуры в период эмбрионального развития. Только в двух опытах вылупились немногочисленные личинки, и только в одном из них сформировались единичные экземпляры мальков.

Опишу кратко результаты этих двух опытов.

26 апреля 1937 г. икра пескаря была оплодотворена спермой плотвы. Процесс дробления проходил нормально без значительной гибели икры. 28 апреля в период гастрюляции началось массовое отмирание икры. 4 мая через оболочку немногочисленных живых икринок можно было заметить движение зародышей. По удалении оболочки ясно наблюдалась пульсация сердца и кровообращение во всем теле. Пигментация еще не появилась. Образовались грудные плавники. 8 мая от всего гибридного потомства остались только 4 вылупившиеся личинки, из них 1 мертвая, 1 уродливо искривленная и 2 нормальные. У этих последних ясно выражена сегментация тела (40 сегментов). Образовались крупные черные хроматофоры, разбросанные по всему телу и желту, а также желтый пигмент на голове. Обрастают на себя внимание длинные грудные плавники, напоминающие таковые у личинок пескаря. 10 мая и эти личинки оказались мертвыми.

Другой опыт скрещивания пескарь × плотва был произведен 8 мая 1938 г. Эмбриональное развитие проходило приблизительно

так, как и в только что описанном опыте; наблюдалась значительная гибель на ранних стадиях. 18 мая началось вылупление личинок, продолжавшееся в течение двух суток. Большинство вылупившихся личинок были уродливы и мало подвижны. Сердце у них хотя и пульсировало, но кровообращение отсутствовало: у некоторых желтка было очень мало, причем между ним и телом зародыша образовалась большая полость. Немногие личинки имели нормальный внешний вид и отличались от других быстрыми плавательными движениями и кровообращением во всем теле. По пигментации они близки к личинкам пескаря. Грудные плавники у них длиннее, чем у личинок плотвы. Несколько из гибридных личинок достигли ранней мальковой стадии развития. У более крупных из них в возрасте 39 дней было определено количество лучей в плавниках, а именно: 1) *D* IV 9, *A* IV 9; 2) *D* III 9, *A* IV 8; 3) *D* III 9, *A* III 8. Вырастить этих мальков до более позднего возраста не удалось.

***Rutilus rutilus* (L.) × *Blicca bjoerkna* (L.)**  
**Плотва × густера**

В старой литературе этот гибрид описывался под названием *Bliccopsis abramo-rutilus* (Зибольд, 1863; Еккель, 1864, 1865; Кесслер, 1877; Смитт, 1895). Зибольд ошибочно описал под этим названием не только гибрида между плотвой и густерой, но и гибрида между красноперкой и густерой, поскольку оба они по внешнему виду довольно сходны между собой. Правильно отражено его гибридное происхождение в наименованиях других авторов (Гюнтер, 1868; Леонардт, 1904; Берг, 1912). Географически этот гибрид распространен далеко не столь широко, как гибрид между плотвой и лещом. Он отмечен для Голландии, Бельгии, Германии (Гюнтер), для дельты Дуная (Антипа, 1909), для дельты Волги и устья Риона (Берг, 1949). Державин (1926) указывает, что в р. Карасу (басс. Аракса) *R. rutilus schelkovnikovi* Derjavin образует помесь с *B. bjoerkna transcaucasica* Berg.

Казанский (1930) описал выведенных путем искусственного оплодотворения икры мальков обеих реципрокных форм гибрида между *R. rutilus caspicus* и *B. bjoerkna* (в возрасте 5—6 недель, длиной 12—16 мм).

Объектом нашего исследования служили: 1) 5 природных гибридов в возрасте 3—5 лет из Подклетненского озера; 2) 78 гибридов плотва × густера, выведенных искусственно (в 1936 г.) и выращенных (в аквариумах и в опытном прудике) до возраста 2—3 лет с общей длиной тела 9—14 см. Краткая характеристика производителей, от скрещивания которых получено это потомство, такова: плотва ♀ *D* III 10, *A* III 10, *l.l.* 42  $\frac{7}{4}$  43, *d.ph.*

6—5, *sp.br.* 12—12, *vert.* 40; густера ♂ *D* III 8, *A* III 21, *l.l.* 48  $\frac{9}{5}$  47, *d.ph.* 2.5—5.2, *sp.br.* 16—15, *vert.* 41; 3) 45 искусственно выведенных (в 1945 г.) мальков гибрида густера × плотва длиной 3—4 см. Производители, участвовавшие в этом скрещивании, характеризуются так: густера ♀ *D* III 8, *A* III 21, *l.l.* 46  $\frac{9}{5}$  46, *d.ph.* 2.5—5.2, *sp.br.* 15—16, *vert.* 41; плотва ♂ *D* III 10, *A* III 11, *l.l.* 43  $\frac{8}{4}$  42, *d.ph.* 5—5, *sp.br.* 13—13, *vert.* 41.

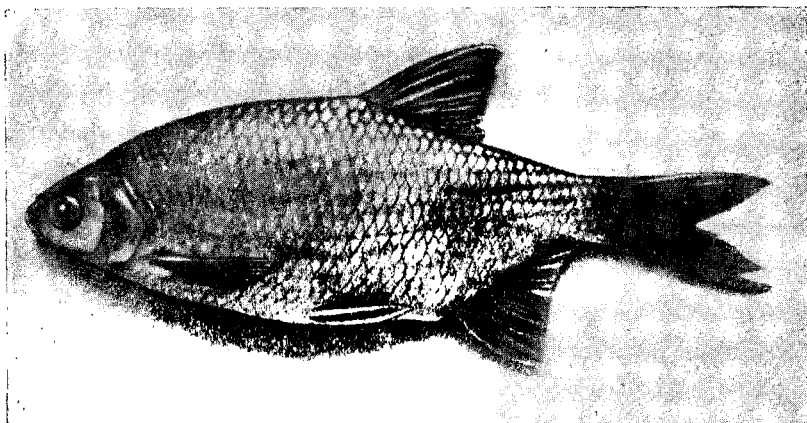


Рис. 17. Плотва × густера в возрасте около 3 лет. *L*—136 мм (искусственно полученный гибрид).

Из внешних признаков гибрида отметим следующие: тело гибрида менее высоко, чем у густеры, но более высоко, чем у типичной плотвы (рис. 17); наибольшая высота тела содержится в его длине (без *C*) у гибрида 2,6—2,9, а в среднем 2,8 раза, у плотвы (из Подгорненского озера по данным Рубцова)—3,0—3,8, а в среднем 3,3 раза и у густеры—2,2—2,7, а в среднем 2,5 раза. Таким образом, по этому признаку гибрид несколько более близок к густере, чем к плотве. Рот у одних экземпляров конечный или почти конечный, у других полунижний (вершина его расположена или выше уровня нижнего края глаза, или на уровне, или ниже его). По форме *maxillae* этот гибрид очень сходен с плотвой и этим отличается от гибрида красноперка × густера. Позади брюшных плавников имеется нерезко выраженный киль, покрытый чешуей. Хвостовой, анальный, а иногда и брюшные плавники окрашены в желто-оранжевый цвет. Спина темносерая с синеватым отливом. Радужина глаза слегка оранжевая.

Меристические признаки гибрида характеризуются следующими показателями:  $D$  III (8) 9 (10);  $A$  III 13—17;  $P$  I 15—16;  $V$  II 8;  $C$  19;  $LL$  43  $\frac{8-9\frac{1}{2}}{1-5}$  47;  $d.ph.$  наичаще: 1.5—5.1, 1.6—5.1, 1.6—5.2, 2.6—5.1;  $sp.br.$  13—17;  $vert.$  40—41.

Переходя к разбору отдельных меристических признаков, прежде всего остановимся на числе лучей в спинном и анальном плавниках.

Зибольд указывает (для *Bliccopsis abramo-rutilus*)  $D$  III 8, Еккель  $D$  III 9—10, Фогт и Гофер (1909)  $D$  III 9—10 и Берг (1949)  $D$  III 8—10. Что касается количества лучей в анальном плавнике, то Зибольд и Еккель указывают  $A$  III 14—16, Гюнтер 14—18 разветвленных лучей, Фогт и Гофер  $A$  III 14—15 и Берг  $A$  III 14—16.

У исследованных нами гибридов число лучей в  $D$  почти не варьирует: у 76 из 78 экз. гибрида плотва×густера оказалась одна и та же формула  $D$  III 9; только у одного экземпляра было найдено  $D$  III 8 и у одного  $D$  III 10. Формулу  $D$  III 9 мы нашли и у 44 из 45 гибридов густера×плотва, и только у одного из них оказалось  $D$  III 8. Также и все 5 природных гибридов имели  $D$  III 9. Отсюда можно считать вероятным, что указываемая Зибольдом для *Bliccopsis* формула  $D$  III 8 относится, главным образом, к гибриду красноперка×густера, а не к гибриду плотва×густера.

Сравним наших гибридов с исходными видами в отношении этого признака. Как уже отмечено выше (табл. 10), по нашим данным, у типичной плотвы значительно преобладает 10 разветвленных лучей в  $D$  (у 44 из 50 экз.), лишь изредка встречается 9 лучей и еще реже 11, а у густеры  $D$  III (7) 8 (9). Таким образом, гибриды по числу разветвленных лучей в  $D$  являются, как правило, промежуточными между исходными видами.

Для сопоставления реципрокных гибридов между собой и с исходными видами в отношении числа разветвленных лучей в  $A$  представлена табл. 16. Сравнивая приведенные в ней вариационные ряды и средние ( $M$ ), мы видим, что тот и другой из реципрокных гибридов, будучи промежуточными, занимают, однако, не совсем срединное положение, а немного уклоняются в сторону плотвы (в большей степени это стносится к гибриду плотва×густера). Из таблицы видно также, что реципрокные гибриды отличаются между собой матроклинно: вычисление по формуле  $M_{diff}$  показывает, что это отличие вполне „реально“.

Переходя к глоточным зубам, прежде всего обратимся к литературным данным по этому признаку. Приводимые Зибольдом для *Bliccopsis abramo-rutilus* формулы глоточных зубов 3.5—5.3, 2. 5—5. 3, 2. 5—5. 2, 3. 5—5. 2 относятся, по всей вероятности, к гибриду от скрещивания густеры не с плотвой, а с красноперкой. Еккель у исследованных им 13 экз. *Bliccopsis*

Название рыбы	Число разветвленных лучей в А																M	n
	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24		
Плотва . . . . .	1	42	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10,12	50
Плотва × густера (M <sub>1</sub> ) . . . . .	—	—	—	5	24	41	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14,66	78
Густера × плотва (M <sub>2</sub> ) . . . . .	—	—	—	—	3	15	22	5	—	—	—	—	—	—	—	—	15,64	45
Густера . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	26	41	43	18	—	—	421,46	134

$$M_1 = 14,67 \pm 0,08; \sigma_1 = \pm 0,74 \quad C_1 = 5,0;$$

$$M_2 = 15,64 \pm 0,11; \sigma_2 = \pm 0,76 \quad C_2 = 4,9;$$

$$M_{diff} = 7,1$$

abrato-rutilus указывает следующие формулы глоточных зубов: 6—5 (1 экз.), 6—5. 1 (2), 1. 6—5 (1), 2. 6—5. 2 (1), 5—5 (2), 1. 5—5. 1 (3), 2. 5—5. 1 (1), 1. 5—5. 2 (1) и 1. 5—5 (1).

У 47 гибридов плотва×густера нами обнаружены следующие формулы глоточных зубов: 1. 5—5. 1 (12 экз.), 1. 6—5. 1 (9), 1. 6—5. 2 (5), 2. 6—5. 1 (4), 1. 5—5 (3), 5—5. 1 (2), 1. 5—6. 1 (2), 1. 5—6. 2 (2), 6—5. 1 (2), 5—5 (2), 2. 6—5. 2 (1), 1. 6—5 (1), 1. 5—5. 2 (1), 2. 5—5. 1 (1). Таким образом, из формул, указанных Еккелем, нам не попались только две: 6—5 и 1. 6—5.

Сказанное выше о числе и расположении глоточных зубов гибрида плотва×елец Данилевского почти в полной мере относится и к гибриду плотва×густера: тот и другой по зубным формулам представляют ряд постепенных переходов от одного исходного вида к другому. Это и понятно, поскольку для густеры характерна та же формула зубов (2. 5—5. 2), что и для ельца. Только два раза попалась однорядная формула 5—5. Ни разу не встреченная нами формула 6—5, вероятно, хотя и очень редко, но все же встречается у описываемого гибрида; однако в этих случаях его легко смешать с гибридом плотва×лещ, у которого эта формула значительно преобладает над другими.

Зубы гибрида плотва×густера имеют на жевательных поверхностях желобки и на вершинах крючки; некоторые из них очень слабо зазубрены или слегка складчаты, чем отличаются от гладких зубов густеры и приближаются к зубам плотвы.

Остальные меристические, а также пластические признаки были исследованы лишь у 5 природных экземпляров этого гибрида из Подклетненского озера (биометрические данные приведены в табл. 17).

Таблица 17

Признаки	Плотва × густера (Подклетненское озеро)					
	1	2	3	4	5	М
Длина всего тела в см . . . . .	16,8	22,7	14,9	20,8	17,0	18,4
В % длины тела:						
Антедорсальное расстояние . . .	55,7	57,6	56,1	58,7	57,1	57,0
Постдорсальное расстояние . . .	36,0	34,6	35,9	35,1	35,2	35,4
Длина хвостового стебля . . . . .	17,1	14,5	16,7	15,8	16,4	16,1
Наибольшая высота тела . . . . .	35,1	38,2	34,1	37,5	36,2	36,2
Наименьшая высота тела . . . . .	10,6	10,5	11,1	10,8	11,2	10,8
Высота головы у затылка . . . . .	19,7	18,2	20,3	17,6	18,5	18,9
Длина головы . . . . .	22,7	22,4	22,8	22,2	23,0	22,6
Длина рыла . . . . .	7,2	7,4	6,8	6,8	6,5	6,9
Диаметр глаза . . . . .	6,4	5,7	6,9	6,0	6,3	6,3
Заглазничный отдел головы . . . .	10,6	10,2	10,2	10,4	10,4	10,4
Ширина лба . . . . .	9,5	9,2	9,2	9,8	9,3	9,4
Толщина тела . . . . .	12,3	12,6	14,0	13,5	13,6	13,2
Длина основания D . . . . .	12,3	12,6	14,1	11,8	14,2	13,0
Наибольшая высота D . . . . .	23,3	22,8	24,6	22,9	24,2	23,6
Длина основания A . . . . .	17,1	19,0	17,9	18,4	18,2	18,1
Наибольшая высота A . . . . .	16,7	15,2	18,3	17,2	18,3	17,1
Длина P . . . . .	19,2	20,0	21,9	20,6	21,4	20,6
Длина V . . . . .	18,2	18,0	19,1	18,1	20,0	18,7
Длина верхней лопасти C . . . . .	23,8	24,4	24,9	23,9	24,6	24,3
Длина нижней лопасти C . . . . .	25,1	24,6	26,0	25,5	27,6	25,8
Расстояние P—V . . . . .	21,7	26,3	21,6	25,0	24,0	23,7
Расстояние V—A . . . . .	25,5	24,8	22,9	24,5	21,2	23,8
Длина P в % расстояния P—V	91,2	75,9	100,8	82,9	86,4	87,4
Длина V в % расстояния V—A	71,5	72,5	83,3	73,8	94,6	79,1
В % длины головы:						
Длина рыла . . . . .	32,0	32,9	30,0	30,9	28,2	30,8
Диаметр глаза . . . . .	28,3	25,4	30,6	26,9	27,6	27,8
Заглазничный отдел головы . . . .	46,6	45,6	44,8	47,0	45,4	45,9
Формула боковой линии . . . . .	$46\frac{9}{4}45$	$43\frac{9\frac{1}{2}}{4}44$	$46\frac{9}{4\frac{1}{2}}47$	$44\frac{8}{4}44$	$45\frac{9}{5}45$	
Число лучей в D . . . . .	III 19	III 9	III 9	III 9	III 9	
"    "    в A . . . . .	III 16	III 15	III 17	III 15	III 15	
"    "    в P . . . . .	I 16	I 16	I 15	I 16	I 16	
"    "    в V . . . . .	II 8	II 8	II 8	II 8	II 8	
"    "    в C . . . . .	19	19	19	19	19	
Формула глоточных зубов . . . . .	1,5—5	1,6—5,1	1,5—5	1,5—5,1	1,6—5,2	
Число жаберных тычинок . . . . .	14—13	14—14	15—16	14—14	15—17	
Число позвонков . . . . .	41	40	41	41	40	
Возраст . . . . .	3+	4+	2+	4+	3+	
Пол . . . . .	♂	♀	♂	♀	♂	

В 1941 г. несколько самок искусственно выведенного гибрида плотва×густера в возрасте 3 лет с раздутым брюшком были подвергнуты гипофизарной инъекции; после этого от них получалась созревшая икра, которая использовалась для возвратных и других скрещиваний, в результате чего удалось вывести описываемое ниже потомство. Таким образом, экспериментально была установлена плодовитость гибридных самок, выращенных в искусственных условиях. Надо полагать, что самки этого гибрида способны к размножению и в естественных условиях.

### **Rutilus rutilus (L.)×Abramis brama (L.)**

#### **Плотва×лещ**

Этот гибрид распространен всюду, где водятся плотва и лещ (Гюнтер, 1868; Берг, 1949), причем встречается чаще ряда других гибридов карповых рыб. Известен он с давних времен, но первоначально описывался как самостоятельный вид под различными названиями. Зибольд (1863) выделил его даже в особый род *Abramidopsis*, высказав, однако, предположение, что он представляет собою гибрида между лещом и плотвой. За такого эта форма принимается и рядом авторов последующего времени, что отражается в ее наименованиях. Подробные сводки литературы по интересующему нас гибриду находим у Леонарда (1904) и у Берга (1912). В более новых ихтиофаунистических исследованиях Белинга (1928), Лукаша (1933) и Рубцова (1942) приводятся биометрические данные. Первый из этих авторов дает показатели меристических и пластических признаков для 5 гибридов из бассейна Днепра, второй для 16 вятских гибридов и третий для 6 гибридов из бассейна Дона. Гейер (1937), в результате сопоставления исследованных им 5 экз. этого гибрида с исходными видами в отношении 17 различных признаков, устанавливает некоторое преобладание у него признаков леща.

Заканчивая на этом краткий обзор важнейших литературных данных по гибриду плотва×лещ, заметим, что хотя он и значительно распространен в бассейнах ряда рек Европы, однако его морфологические и биологические особенности пока еще мало изучены. Надо сказать, что количество экземпляров этого гибрида, исследованных вышеуказанными авторами, является сравнительно небольшим.

Нами исследован более обширный материал, а именно:

1) 65 гибридов плотва×лещ в возрасте от 2 до 6 лет, собранных в Большом Подклетненском озере (где эти гибриды встречаются очень часто, иногда по несколько в каждой неводной тоне).

2) 111 гибридных мальков в возрасте около полугода, с колебаниями длины всего тела от 5,3 до 7,9 см, которые были выведены путем искусственного оплодотворения икры плотвы (ти-

личной) спермой леща (1938 г.) Выращивались они сначала (около 1½ мес.) в аппаратах Сес-Грина, затем (около 2½ мес.) в Ново-Животинновском опытном пруду, а в дальнейшем содержались в аквариумах. Родительские формы, от которых получено это потомство, характеризуются следующими важнейшими меристическими признаками: плотва ♀  $D III 10, A III 10, l.l. 44 \frac{8}{4} 43, d.ph. 6-5, vert. 41$ ; лещ ♂  $D III 9, A III 25, l.l. 54 \frac{12}{7} 53, d.ph. 5-5, vert. 44$ .

3) Выведенные и выращенные тем же способом 64 малька того же возраста с длиной всего тела 4,1—6,3 см от скрещивания самки леща с самцом плотвы (1939 г.). Эти мальки, по сравнению с мальками гибрида плотва × лещ, имеют несколько меньшие размеры, главным образом вследствие того, что период выращивания их в опытном пруду был менее продолжителен (62 суток). Родительские формы этого потомства характеризуются следующими меристическими признаками: лещ ♀  $D III 9, A III 24, l.l. 53 \frac{11}{7} 53, d.ph. 5-5, vert. 43$ ; плотва ♂  $D III 10, A III 10, l.l. 43 \frac{7\frac{1}{2}}{4} 43, d.ph. 6-5, vert. 40$ .

4) 2 гибрида плотва ♀ × лещ ♂ (скрещ. 1941 г.) в возрасте свыше 6 лет с длиной всего тела 20,5 см и 20,8 см.

5) Небольшое количество экземпляров обеих реципрокных форм гибридов различных возрастов (от 2 до 5 лет), выведенных искусственно и выращенных в аквариумах.

Из природных гибридов Подклетненского озера 33 экз. подвергнуты подробной биометрической обработке в отношении пластических и меристических признаков, а у остальных 32 экз. исследованы только последние. У всех искусственно выведенных гибридов определено число лучей в спинном и анальном плавниках, формулы глоточных зубов, а у некоторых, кроме того, число позвонков и формула боковой линии.

Что касается исходных видов, то для их характеристики нами использованы частью данные собственных исследований, частью литературные источники.

Не будем останавливаться на описании окраски тела и плавников, а также и других внешних признаков гибрида, поскольку в этом отношении наши наблюдения не добавляют чего-либо существенно нового к имеющимся в литературе данным. Укажем лишь, что у большинства наших гибридов рот конечный или почти конечный (вершина его расположена выше уровня нижнего края глаза) и лишь изредка полунижний. Позади брюшных плавников имеется хорошо выраженный киль, который покрыт чешуей чаще на всем протяжении, а иногда только впереди. По общему внешнему виду гибрид является промежуточ-

ным между исходными видами, но несколько более сходен с плотвой, чем с лещом (рис. 18).

Для краткой характеристики всех исследованных нами гибридов приводим формулу меристических признаков  $D$  III (IV) 9—10 (11);  $A$  III (IV) (13) 14—20;  $P$  I 15—16;  $V$  II 8;  $C$  19;  $L$  1.

$44 \frac{9-12}{5-6} 55$ ;  $d.ph.$  наичаще 6—5, 5—5;  $sp.br.$  16—20;  $vert.$  (39)

(40) 41—44 (45).

Анализ отдельных меристических признаков дал следующие результаты.

Число неразветвленных лучей в спинном плавнике равно 3 и почти не варьирует. Правда, кроме нормально развитых трех не-

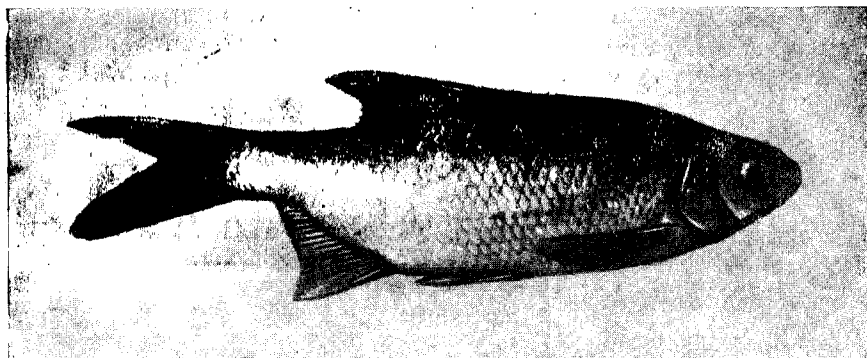


Рис. 18 Плотва × лещ. Природный гибрид в возрасте 3 лет.  $L$ —196 мм.

разветвленных лучей, обычно у гибридов (как и у исходных видов) имеется у переднего края основания спинного плавника еще один очень короткий луч, но он, как правило, целиком скрыт под кожей, в лопасть плавника не входит и может быть обнаружен только путем препаровки. Поэтому его не приходится принимать в счет. Исключение из этого мы наблюдали только у двух экземпляров (из 111), у которых этот луч оказался более длинным и слегка вдавался в лопасть плавника. Белинг (1928) считает и этот луч, отмечая у 5 описанных им днепровских гибридов плотва × лещ по 4 неразветвленных луча в спинном плавнике. Также и Юревич (1931) указывает у описанного ею одного экземпляра гибрида плотва × лещ из бассейна Ю. Буга 4 неразветвленных луча в спинном плавнике. Однако первый из лучей, очевидно, соответствует лучу, скрытому под кожей.

В табл. 18 сопоставлены вариационные ряды числа разветвленных лучей в спинном плавнике у исследованных нами исходных видов и реципрокных гибридов.

Таблица 18

Название рыбы	Число разветвленных лучей в D					n
	8	9	10	11	M	
Плотва . . . . .	—	5	44	1	9,92	50
Плотва × лещ (M <sub>1</sub> ) . . . . .	—	20	90	1	9,83	111
Лещ × плотва (M <sub>2</sub> ) . . . . .	2	51	11	—	9,14	64
Лещ . . . . .	1	42	7	—	9,12	50

$$M_1 = 9,83 \pm 0,04; \sigma_1 = \pm 0,40; C_1 = 4,1$$

$$M_2 = 9,14 \pm 0,05; \sigma_2 = \pm 0,43; C_2 = 4,7$$

$$M_{diff} = 10,8$$

Данная таблица показывает, что в спинном плавнике у гибрида плотва×лещ, как и у плотвы, преобладает 10 разветвленных лучей, а у гибрида лещ×плотва, как и у леща, 9 лучей. Соответственно этому отличаются матроклинно и средние числа (M) этих лучей у реципрокных форм гибридов. У подклетненских гибридов в спинном плавнике из 65 экз. оказалось: у одного 8 разветвленных лучей, у 27 по 9 и у 37 по 10. Эти данные позволяют предполагать, что в исследованной нами группе природных гибридов представлены обе реципрокные формы.

В анальном плавнике, как и в спинном, у гибридов иногда можно обнаружить кроме трех неразветвленных лучей, находящихся в самом плавнике, еще четвертый, который также очень короток и почти всегда скрыт под кожей.

Таблица 19

Название рыбы	Число разветвленных лучей в A									n
	13	14	15	16	17	18	19	20	M	
Плотва × лещ (M <sub>1</sub> ) . . . . .	1	3	13	32	48	13	1'	—	16,50	111
Лещ × плотва (M <sub>2</sub> ) . . . . .	—	1	17	24	8	9	3	2	16,38	64
Природный гибрид (Подкл. оз.) . . . . .	—	2	30	28	1	3	1	—	15,63	65
Итого . . . . .	1	6	60	84	57	25	5	2	16,23	240

$$M_1 = 16,50 \pm 0,10; \sigma_1 = \pm 1,02; C_1 = 6,2$$

$$M_2 = 16,38 \pm 0,17; \sigma_2 = \pm 1,34; C_2 = 8,2$$

$$M_{diff} = 0,6$$

Как видно из табл. 19, реципрочные гибриды по среднему числу разветвленных лучей в анальном плавнике не имеют «реального» отличия. Суммируя приведенные в таблице данные по количеству разветвленных лучей в анальном плавнике у всех исследованных гибридов (искусственно выведенных и природных), мы видим, что числа этих лучей располагаются в порядке частоты их нахождения так: 16, 15, 17, 18, 14, 19, 20 и 13. По среднему числу разветвленных лучей в этом плавнике, которое у 240 экз. равно 16,23, гибрид значительно более близок к плотве, чем к лещу. Значительно преобладает 15, 16 и 17 разветвленных лучей, а именно у 201 из 240 экз., что составляет 83,7%. То же количество разветвленных лучей в анальном плавнике преобладает и у вятских гибридов плотва×лещ: из 16 экз. у 15 Лукаш (1933) указывает 15—17 лучей и у одного 14. Солодовников (1935) отмечает 14 разветвленных лучей в анальном плавнике у найденного им одного экземпляра этого гибрида из бассейна р. Донца.

В отношении боковой линии нами исследовано по 50 экз. каждой из реципрочных форм гибрида и 50 подклетненских гибридов. Пределы изменчивости числа чешуй у всех этих гибридов определяются общей формулой  $L.L. 44 \frac{9-12}{5-6} 54$ .

По наиболее часто встречаемой формуле боковой линии описываемый гибрид является промежуточным по отношению к исходным видам, лишь немного уклоняясь в сторону леща. Существенных отличий между реципрочными формами гибрида по этому признаку не наблюдается. У той и другой формы, а также и у подклетненских гибридов значительно преобладает 50—51 поперечных рядов чешуй, прободенных отверстиями, составляя 72—84%. Крайние же варианты (44, 45, 53 и 54) встречены лишь в единичных случаях. Число продольных рядов чешуй над боковой линией колеблется от 9 до 12, причем чаще всего встречается 10, несколько реже 11 и очень редко 9 и 12; изредка попадает также  $9\frac{1}{2}$  и  $10\frac{1}{2}$  рядов. Под боковой линией значительно преобладает 5 продольных рядов чешуй (86—93%), и лишь редко встречается 6. В этом отношении наши гибриды значительно отличаются от гибридов Германии, описанных Гейером (1937), который из 5 исследованных экземпляров нашел над боковой линией у одного 8 продольных рядов чешуй, у двух по 9 и у двух по 10, а под боковой линией у четырех по 6 и у одного 7. В меньшей степени отличаются по этому признаку наши гибриды от вятских гибридов, описанных Лукашом (1933), у которых число чешуй колеблется так: в боковой линии от 44 до 52, над боковой линией от 10 до 12 и под ней от 4 (это число отмечено только для одного из 6 исследованных в этом отношении экземпляров) до 5.

Перейдем к глоточным зубам. Изменчивость их формулы у искусственно выведенных и у природного гибрида дана в табл. 20.

Таблица 20

Изменчивость формулы глоточных зубов

Плотва × лещ	n	Лещ × плотва	n	Природный гибрид (Подкл. оз.)	n
6—5	83	6—5	50	6—5	43
5—5	10	5—5	8	5—5	20
5—6	8	5—6	3	1.5—5	1
1.6—5	4	1.6—5	1	—	—
6—5.1	2	—	—	—	—
6—6	2	—	—	—	—
1.6—6.1	1	—	—	—	—
6—4	1	—	—	—	—
Итого . . .	111		62		64

Из таблицы видно, что у обоих реципрокных гибридов преобладают формулы, которые встречаются как у одного, так и у другого из исходных видов, а именно 6—5 и 5—5 (особенно первая из них). Менее часто находим у гибрида такие однорядные формулы глоточных зубов, которые изредка попадают или только у леща (5—6), или только у плотвы (6—6), или даже совсем не встречаются ни у того, ни у другого исходного вида (6—4).

Несмотря на то, что плотва и лещ характеризуются однорядными зубами, у гибридов от их скрещивания мы обнаруживаем в редких случаях и двурядное расположение зубов с левой (1.6—5) или с правой (6—5.1), или даже с обеих сторон (1.6—6.1). Из 237 экз. гибридов, у которых были исследованы глоточные зубы, 9 имели такие отклонения от однорядной формулы, что составляет 3,8%. Подобные же двурядные формулы нашел Зибольд (1863) у 2 из 45 экз. этого гибрида, а Кнауце (1896) даже у 7 из 20. Берг (1912) сомневался в том, что эти двурядные зубы принадлежат описываемому гибриду и предполагал, что указанные авторы, вероятно, имели дело с гибридами от скрещивания плотвы не с лещом, а с густерой, характеризующейся двурядными глоточными зубами. Поэтому для гибрида между плотвой и лещом Берг (1932) указывал только однорядные формулы 6—5 и 5—5. Однако на основании исследования искусственно выведенных гибридов, в диагнозе которых сомневаться не приходится, мы установили, что двурядные зубы у гибрида плотва×лещ действительно встречаются, но гораздо реже, чем это следует из данных Кнауце. Только в отношении этого автора (но не Зибольда) предположение Берга надо счи-

тать справедливым. Возможно, что появление в редких случаях двурядных зубов у гибридов от скрещивания видов с однорядными зубами представляет собою возврат к предкам этих видов.

Что касается формы глоточных зубов у интересующего нас гибрида, то она довольно значительно варьирует. В большинстве случаев мы наблюдали на вершинах зубов ясно выраженные крючки, а на жевательных поверхностях желобки; некоторые зубы зазубрены (иногда складчаты), чем отличаются от гладких зубов леща и приближаются к зубам плотвы, задние из которых обычно складчаты или даже слабо зазубрены по краям.

Количество жаберных тычинок (внешнего ряда) на первой жаберной дуге было определено нами у 50 экз. каждой реципрокной формы искусственно выведенных гибридов и у 65 природных подклетненских гибридов. Результаты исследования этого признака даны в табл. 21.

Таблица 21

Название рыбы	Число жаберных тычинок											n	
	16-16	16-17	17-16	17-17	17-18	18-17	18-18	19-17	18-19	19-18	19-19		20-20
Плотва × лещ . . . . .	1	—	1	27	11	3	6	1	1	—	—	—	50
Лещ × плотва . . . . .	2	6	1	20	9	5	5	—	—	1	1	—	50
Природный гибрид (Подкл. озеро) . . . . .	—	1	—	22	1	4	25	—	2	—	4	6	65
Итого . . . . .	2	7	2	69	21	12	36	1	3	1	5	6	165

Из таблицы видно, что по данному признаку искусственно выведенные реципрокные гибриды очень мало различаются между собой. У природного же гибрида число жаберных тычинок немного увеличивается. Не исключена возможность, что это увеличение обусловлено неодинаковым возрастом искусственно выведенных и природных гибридов (первые сеголетки, а последние 2—6-летние). Дело в том, что некоторые наблюдения указывают на то, что у молоди карповых рыб, по мере ее роста, число жаберных тычинок может немного повышаться.

Итоговые числа таблицы (по всем 165 экз.) показывают, что чаще всего у наших гибридов имеется по 17 или по 18 жаберных тычинок с каждой стороны. Если принять во внимание, что у донской плотвы число этих тычинок колеблется от 11 до 15 (чаще их 12—14), а у леща, по Бергу (1949), от 19 до 24 (в среднем 22,5), то можно заключить, что по этому признаку гибрид занимает промежуточное положение между исходными видами.

Наши данные по этому признаку близки к данным других авторов. По Лукашу, число жаберных тычинок у 14 экз. вятских гибридов колеблется от 16 до 20 с преобладанием от 17 до 19, причем у большинства левая и правая стороны отличаются на единицу. В тех же пределах изменяется число жаберных тычинок и у гибридов, исследованных Гейером.

Для характеристики описываемых рыб в отношении количества позвонков приводим табл. 22.

Таблица 22

Название рыбы	Число позвонков								n
	39	40	41	42	43	44	45	M	
Плотва × лещ (M <sub>1</sub> ) . . . . .	1	1	2	9	31	3	3	42,78	50
Лещ × плотва (M <sub>2</sub> ) . . . . .	1	2	6	14	19	7	1	42,46	50
Природн. гибрид . . . . .	—	—	2	17	11	3	—	42,25	33
Итого . . . . .	2	3	10	40	61	13	4	42,58	133
Плотва . . . . .	3	13	9	—	—	—	—	40,24	25
Лещ . . . . .	—	—	—	1	6	14	4	43,86	25

$$M_1 = 42,78 \pm 0,15; \sigma_1 = \pm 1,04; C_1 = 2,6$$

$$M_2 = 42,46 \pm 0,17; \sigma_2 = \pm 1,17; C_2 = 2,8$$

$$M_{diff} = 1,4$$

Из этой таблицы явствует, что у гибридов число позвонков варьирует в более значительных пределах, чем у исходных видов. У искусственно выведенных гибридов число позвонков колеблется от наименьшего числа, встречающегося у плотвы (39), до наибольшего числа у леща (45). У подклетненских гибридов пределы изменения числа позвонков не столь велики, что, может быть, обусловлено меньшим количеством исследованных особей.

Таблица показывает также, что по среднему числу позвонков (M=42,58) гибрид промежуточен в отношении исходных видов, но стоит несколько ближе к лещу, чем к плотве.

Переходим к анализу результатов морфометрического исследования гибрида.

В табл. 23 приведены пределы колебаний и средние величины индексов пластических признаков, вычисленные по измерениям 33 гибридов из Подклетненского озера в возрасте от 3 до 6 лет, и сопоставлены со средними индексами тех же признаков исходных видов. Надо заметить, что в отношении последних нами были использованы данные, полученные Рубцовым (1942) в результате измерения 26 экз. леща из того же озера и 25 экз. плот-

## Пластические признаки гибрида и исходных видов

Признаки	Средние индексы			Пределы колебаний индексов гибрида (Подкл. оз.)	Индексы	
	плотва	гибрид (Подкл. оз.)	лещ		гибрид скрещ. 1941 г.	
				♀	♂	
В % длины тела:						
Антедорсальное расстояние	51,0	54,0	59,0	51,1—56,6	53,1	55,8
Постдорсальное расстояние	37,2	35,9	36,5	32,4—39,3	37,2	37,2
Длина хвостового стебля	20,2	17,6	13,5	15,1—20,6	20,9	21,8
Наибольшая высота тела	30,0	31,0	37,3	27,3—33,7	30,8	31,2
Наименьшая высота тела	9,6	9,7	10,7	8,9—10,3	10,4	10,7
Высота головы у за- тылка . . . . .	18,7	18,7	21,4	17,6—19,8	18,6	19,8
Длина головы . . . . .	22,9	24,6	23,3	23,5—25,8	24,2	24,5
Длина рыла . . . . .	7,0	6,8	7,1	6,2—7,7	7,8	7,8
Диаметр глаза . . . . .	6,3	6,6	4,3	5,7—7,7	5,4	5,8
Заглазничный отдел го- ловы . . . . .	10,4	11,4	—	10,7—12,4	12,0	11,7
Ширина лба . . . . .	8,7	8,9	9,6	8,1—9,6	9,6	9,8
Длина основания <i>D</i> . . . . .	15,4	13,3	13,4	12,2—15,2	13,7	13,0
Наибольшая высота <i>D</i> . . . . .	21,7	24,3	24,5	22,0—26,3	23,3	26,1
Длина основания <i>A</i> . . . . .	13,0	17,0	27,9	15,1—19,5	18,8	18,2
Наибольшая высота <i>A</i> . . . . .	13,9	17,2	17,0	15,7—19,4	15,6	17,9
Длина <i>P</i> . . . . .	17,1	19,2	21,1	17,2—20,8	20,6	22,4
Длина <i>V</i> . . . . .	17,0	17,3	18,0	14,8—18,8	19,1	20,7
Длина верхней лопа- сти <i>C</i> . . . . .	24,4	23,9	23,0	20,7—25,9	22,0	26,8
Длина нижней лопа- сти <i>C</i> . . . . .	24,5	26,6	26,8	23,5—28,2	24,5	28,2
Расстояние <i>P—V</i> . . . . .	25,9	22,7	—	21,2—24,6	21,6	21,8
Расстояние <i>V—A</i> . . . . .	22,7	21,3	—	19,3—23,7	23,3	23,5
Длина <i>P</i> в % расстоя- ния <i>P—V</i> . . . . .	66,5	84,8	94,1	75,7—94,5	95,3	102,8
Длина <i>V</i> в % расстоя- ния <i>V—A</i> . . . . .	74,9	81,7	83,3	72,0—94,8	82,1	89,8
В % длины головы:						
Длина рыла . . . . .	—	27,6	—	26,0—30,8	32,9	31,2
Диаметр глаза . . . . .	—	27,0	—	24,0—30,7	22,2	23,5
Заглазничный отдел го- ловы . . . . .	—	46,1	—	42,1—48,9	49,4	47,8

вы из Подгорненского озера, расположенного смежно с Подклетненским. Кроме того, в этой таблице даны индексы тех же признаков двух экземпляров искусственно выведенного гибрида (скрещ. 1941 г.).

Сопоставленные здесь природные формы представляют собою неоднородный материал по средней длине тела (без *C*), ко-

которая составляет у гибрида 13,8 см, у плотвы 12,5 см, а у леща 30,6 см; таким образом, лещ значительно превосходит по величине плотву и гибрида. Поэтому при анализе приведенных в таблице числовых показателей отдельных признаков приходится учитывать, что к характерным особенностям сравниваемых форм могут присоединяться и такие, которые обусловлены, главным образом, неодинаковой величиной рыб.

Сказанное относится прежде всего к индексу наибольшей высоты тела, которая у гибрида плотва-лещ, как часто и у других карповых рыб, находится в зависимости от размера рыбы: с увеличением длины тела гибрида индекс наибольшей высоты тела возрастает. Поскольку гибриды имеют значительно меньшую длину тела, чем лещ, сопоставляемый с ними в табл. 23, постольку они по высоте тела значительно уступают последнему, приближаясь к плотве. Наоборот, 6 более крупных экземпляров подклетненских гибридов, описанных Рубцовым, по среднему индексу наибольшей высоты тела (34,6) несколько отклоняются от плотвы (30,0) в сторону леща (37,3). Неоднородность по величине рыб, сопоставленных в таблице, не позволяет нам выявить промежуточный характер гибридов по некоторым пластическим признакам. Так, например, по среднему индексу диаметра глаза гибриды (6,6) очень близки к плотве (6,3) и значительно отличаются от леща (4,3). Однако 6 более крупных гибридов, не указанных в таблице, по среднему индексу этого признака (5,2) оказываются промежуточными.

Индексы ряда других признаков гибрида не подвержены столь ясно выраженным изменениям, обусловленным увеличением или уменьшением длины рыбы. Так, по высоте головы гибриды различной величины очень сходны с плотвой, значительно отличаясь от леща. В слабой степени зависит от изменения длины тела рыбы антедорсальное расстояние, по которому гибриды является промежуточным, лишь немного отклоняясь в сторону плотвы. Наоборот, постдорсальное расстояние у гибрида немного ближе к таковому у леща, чем у плотвы. Это, очевидно, обусловлено различием в положении спинного плавника. Как известно, у леща этот плавник несколько сдвинут назад и начинается против промежутка между анальным и брюшным плавниками, тогда как у плотвы его начало расположено по вертикали основания брюшных плавников. У различных экземпляров гибрида положение спинного плавника в некоторых пределах варьирует, но в большинстве случаев гибриды по этому признаку, а следовательно и по постдорсальному расстоянию, ближе к лещу, чем к плотве.

По длине основания и по высоте спинного плавника гибриды почти не отличаются от леща, несколько превосходя по индексам этих признаков плотву. Также и по общей форме спинного плавника гибриды значительно ближе к лещу, чем к плотве.

По длине хвостового стебля так же, как и по длине основания анального плавника, гибрид имеет промежуточный характер, но несколько уклоняется в сторону плотвы. Анальный плавник у леща более высок, чем у плотвы; а у гибрида почти такой же, как у леща.

Грудные плавники у леща несколько длиннее, чем у плотвы, и соответственно этому у леща они лишь немного не достигают основания брюшных плавников, а иногда доходят и даже простираются немного далее назад (Берг, 1949), а у плотвы всегда не доходят до основания брюшных плавников, так что между последними и концами грудных плавников остается промежуток, равный часто около  $\frac{1}{3}$  расстояния  $P-V$  (Правдин, 1915). У гибрида длина грудных плавников в % длины тела и в % расстояния  $P-V$  промежуточна, по сравнению и исходными видами (табл. 23).

Отличие исходных видов по длине брюшных плавников не столь значительно, а потому и промежуточность гибрида не выявляется по этому признаку так ясно, как в отношении длины грудных плавников: обычно у гибрида брюшные плавники немного не доходят до анального отверстия.

По остальным из приведенных в таблице пластических признаков отличия между гибридом и исходными видами мало существенны.

Из этой же таблицы видно, что искусственно выведенный гибрид в наибольшей степени отличается от природного удлиненного хвостовым стеблем. Это, вероятно, является следствием того, что измеренные 2 экз. выведенного нами гибрида, по сравнению с природным, росли значительно медленнее. Дело в том, что они оставались на годы военного времени в Ново-Животинновском опытном пруду, в котором воды было столь мало, что зимой она должна бы нацело промерзнуть. Тем не менее в этом пруду каким-то образом выжило небольшое количество экземпляров гибрида, и 2 из них были выловлены в 1946 г.

Интересно сравнить природного гибрида с исходными видами в отношении скорости роста. Сопоставляя длину всего тела гибрида, плотвы и леща одинакового возраста (от 2 до 5 лет) одного и того же Подклетненского озера, мы видим, что по скорости роста гибрид много уступает лещу, а от плотвы отличается менее значительно, несколько обгоняя ее. Так, в возрасте 3+ лет гибриды (13 экз.) имеют среднюю длину всего тела 16,8 см, а плотва (16 экз.) — 15,3 см; в возрасте 4 лет гибриды (14 экз.) — 17,9 см, а плотва (14 экз.) — 17,1 см. Исследования Гейером гибриды по скорости роста превосходят наших: из пяти его экземпляров четыре сходны в этом отношении с лещом, а один занимает промежуточное положение между лещом и плотвой.

Что касается полового состава, то из 33 обследованных нами экземпляров подклетненских гибридов оказалось самцов 10, самок 21 и 2 juvenes. Преобладание самок у данного гибрида наблюдается приблизительно в такой же степени, как и у гибрида плотва×подуст. Иной половой состав установил Лукаш у вятских гибридов плотва×лещ: из 16 экз. оказались 1 самка, 1 juvenis, а остальные самцы. Приведенные данные не позволяют сделать заключение о закономерном преобладании самцов или самок у описываемого гибрида.

Гибриды рыб, в частности плотва×лещ, представляют большой интерес в отношении способности их к размножению. Еще Зибольд (1863) наблюдал икрометание у гибрида плотва×лещ, начинающееся в конце апреля. В это время на теле и плавниках самцов, как отмечал автор, появляются мелкие конические бугорки (брачный наряд). Наши гибриды были выловлены из Подклетненского озера в начале и в середине августа, т. е. почти 3 месяца спустя после нереста плотвы и леща. Тем не менее среди них несколько самок имели IV и III стадию зрелости икры, а большинство II стадию. Из 10 исследованных самцов только у двух мы обнаружили IV стадию и у двух III стадию созревания половых продуктов, а у остальных I и II стадию. У единичных экземпляров гибридов мы наблюдали более или менее ясно выраженную асимметрию в развитии половых желез.

Плодовитость данного гибрида можно считать определенно установленной пока только в отношении самок. Нам удавалось получать потомство в результате искусственного оплодотворения икры гибрида спермой плотвы, леща, густеры и красноперки. Самца же гибрида со зрелыми половыми продуктами нам ни разу не пришлось испытать в этом отношении.

Подведем важнейшие итоги исследования этого гибрида.

Реципрокные формы гибрида плотва×лещ по большинству меристических признаков не имеют существенных отличий. Лишь по числу разветвленных лучей в спинном плавнике мы установили между ними разницу матроклинного характера, да и та не резко выражена.

По габитусу и по ряду отдельных признаков гибрид занимает промежуточное положение между исходными видами, причем по некоторым признакам более или менее приближается к плотве или лещу.

Признаками, по которым гибрид ближе к плотве, чем к лещу, являются следующие: 1) число разветвленных лучей в анальном плавнике, 2) преобладающая формула глоточных зубов (6—5) и их форма, 3) высота головы, 4) длина хвостового стебля, 5) длина основания анального плавника и 6) скорость роста.

К признакам, по которым гибрид уклоняется в сторону леща, относятся: 1) формула боковой линии, 2) число позвонков,

3) форма и величина спинного плавника и 4) высота анального плавника.

Таким образом, результаты нашего исследования, проведенного на многочисленных экземплярах гибрида плотва×лещ, не согласуются с данными Гейера о преобладании признаков леща у 5 исследованных им экземпляров этого гибрида. Сопоставляя гибрида с исходными видами, мы приходим к заключению, что, при общем промежуточном характере, он имеет несколько больше признаков сходства с плотвой, чем с лещом. Это и понятно, если плотву рассматривать как форму, в общем более примитивную, чем лещ (Васнецов, 1939; Лукаш, 1939). Едва ли можно сомневаться, например, в том, что внешняя форма тела леща является вторично измененной по сравнению с внешней формой тела плотвы.

Исходя из предположения о том, что при скрещивании в большей степени проявляются древние признаки исходных видов, нежели их более новые признаки можно уже а priori ожидать, что данный гибрид более сходен с плотвой, чем с лещом. Возможно, что он ближе к ней и в экологическом отношении, поскольку попадался нам в уловах преимущественно с плотвой. На это указывает и Дрягин (1933), отмечая, что 3 экз. вятского гибрида были пойманы в стаях плотвы.

### **Scardinius erythrophthalmus (L.)×Tinca tinca (L.) Красноперка×линь**

Гибрид красноперка×линь получен и исследован нами впервые, причем удалось путем искусственного оплодотворения икры вывести обе реципрокные формы.

Опыты скрещивания красноперки с линем ставились нами неоднократно в течение ряда лет (1930—1938). В большинстве случаев развитие гибридов останавливалось на различных стадиях, начиная от зародышей с только что образовавшимся телом до личинок, которые гибли массами в период превращения их в мальков. Только в некоторых опытах немногочисленные экземпляры гибридов вырастали в небольших рыбок. Живя у нас в течение нескольких лет в аквариумах, они оказались даже более жизнеспособными, чем контрольные негибридные формы.

Из выполненных нами нескольких скрещиваний красноперка×линь остановимся лишь на том, которое дало возможность проследить эмбриональное развитие гибрида наиболее подробно.

Одновременно были поставлены два опыта: 1) часть икры красноперки была оплодотворена спермой линя и 2) часть той же икры была оплодотворена спермой красноперки (контрольный опыт). В результате того и другого опыта началось дробление почти всей икры. Развитие в обоих случаях происходило при одинаковых условиях с колебаниями температуры воды в те-

чение первых 8 суток от 21,5° до 25° С; и в дальнейшем температурные условия оставались в обоих опытах одинаковыми. Развивающаяся икра наблюдалась, зарисовывалась, а иногда и микрофотографировалась.

Через 55 минут после оплодотворения на гибридных и контрольных икринках можно было наблюдать по два blastomeres, а через 1 час. 50 мин. большинство из них достигли стадии 8 blastomeres, и лишь немногие оставались на стадии деления 4 на 8 blastomeres. Спустя 2 часа 35 мин. по оплодотворении наблюдалось от 16 до 32 blastomeres. Для сравнения гибридной и контрольной икры в отношении скорости дробления подсчитывалось количество blastomeres в каждой икринке из целой группы их (по 10—15 штук) и затем вычислялось среднее. В итоге ряда таких подсчетов мы обнаружили незначительное отставание в скорости дробления контрольной икры по сравнению с гибридной. Однако на ближайших следующих стадиях разница в скорости развития той и другой икры оказалась неуловимой.

На стадиях 32 и более blastomeres как в той, так и в другой культуре на некоторых икринках наблюдались отклонения от нормального хода развития, выражавшиеся в неодинаковой величине blastomeres и в неправильном их расположении. Вместе с тем на этой стадии стало заметным появление отмирающих икринок, количество которых в гибридной культуре было более значительным (5—8%), чем в контрольной.

Через 8 часов после оплодотворения можно было наблюдать процесс гаструляции, который на большинстве гибридных и контрольных икринок приближался уже к концу: зародышевая пленка, обрастающая желток, оставляла непокрытой лишь небольшую его часть (около  $\frac{1}{4}$ ). При исследовании тех и других икринок на микроскопических разрезах ясно различимы три нормально расположенные зародышевые листка с типичными митозами в их клетках. Спустя 17 часов по оплодотворении, стало ясно заметным кольцевидное тело зародыша с еще слабо намеченными головным и хвостовым отделами и с дифференцированными сомитами. Спустя 28 часов в оболочке икринки наблюдалось движение зародыша, хвостовой отдел которого теперь развился значительно больше. Соответственно удлинению зародыша, в желтке можно различать переднюю шаровидную часть и заднюю, вытянутую в виде пальцеобразного выроста. Головной мозг дифференцировался на отделы. Образовались закладки органов зрения, органов слуха и сердца.

В возрасте около 2 суток зародыш, заключенный в оболочке, еще более удлинился. Вместе с тем произошли значительные морфологические изменения. Появилась непарная плавниковая кайма. На живом прозрачном зародыше, искусственно извлеченном из оболочки, ясно видны хорда, ротовое углубление, кишечник, закладка анального отверстия, пульсация сердца и движение

крови в образовавшихся сосудах. Глаза сильно пигментированы, хрусталики резко очерчены. На этой стадии развития существенных различий между большинством гибридных и контрольных зародышей, по крайней мере при внешнем их наблюдении, не обнаруживается. Однако количество отмерших гибридных зародышей значительно возросло (до 15—20%), тогда как в контрольном опыте оно почти не увеличилось.

По истечении  $2\frac{1}{2}$  суток после оплодотворения икры, началось вылупление гибридных и контрольных личинок, которое длилось около 24 часов; таким образом, продолжительность инкубационного периода равнялась  $2\frac{1}{2}$ — $3\frac{1}{2}$  суток. Вылупившиеся гибридные личинки в возрасте около 3 суток имеют общую длину тела 3,6—4,0 мм, почти не отличаясь в этом отношении от контрольных личинок красноперки. Для этой стадии вылупления характерно появление пигментных клеток, расположенных вдоль брюшных концов миотомов в виде почти сплошной полосы, в чем намечается отличие гибридов от личинок красноперки. По закладке грудных плавников гибридные и контрольные личинки также не вполне сходны друг с другом. У личинок красноперки в период вылупления уже имеются ясные закладки грудных плавников; что же касается соответствующих по возрасту личинок гибрида, то у одних они отсутствуют совершенно, у других еле заметны, и только у темных более ясны.

В период вылупления, наряду с нормальными гибридными личинками, обращает на себя внимание большое количество уродливых, причем весьма разнообразных. Отметим здесь наиболее характерные.

В ряде случаев, начиная с ранней стадии, когда только что образовалось кольцевидное тело зародыша, последнее расположено не посередине желтка, а несколько сдвинуто к одной стороне. Такие зародыши и при дальнейшем развитии сохраняют несимметричное положение по отношению к желтку, в связи с чем становятся уродливо искривленными и мало подвижными. Это приводит к гибели одних из них еще до вылупления, других — после. Среди вылупившихся личинок немало и таких, которые, с первого взгляда, кажутся нормальными; по крайней мере, от явно уродливых их сразу можно отличить по прямому телу, энергичному кровообращению в сосудах и значительно большей подвижности. Однако при более детальном исследовании обнаруживается их несимметричное строение и ряд связанных с этим морфологических ненормальностей; так, например, оказывается, что личинка прилегает к желтку не своей брюшной, а боковой стороной; соответственно этому спинной край тела личинки и непарная плавниковая кайма располагаются у самого желтка; при внешнем наблюдении таких личинок можно видеть миотомы лишь одной стороны (правой или левой), так как противоположные прилегают к желтку. Повидимому, такая асим-

метрия отражается и на кровеносной системе: у ряда **подобных** личинок мы наблюдали смещение одного из кювьеровых протоков на противоположную сторону; в этих случаях оба протока располагаются рядом по одну сторону от желтка, причем в них в равной степени происходит кровообращение. Обычно эти личинки сохраняют жизнеспособность лишь в течение нескольких дней по вылуплении, неизбежно погибая по мере того, как рассасывается желток и приближается период превращения личинок в мальков.

В других случаях мы наблюдаем в хвостовом отделе личинки змееобразно искривленную хорду; получается такое впечатление, как будто хорда растет более быстро по сравнению с ростом органов, ее окружающих (миотомов и др.). Нередко уродство выражается в том, что хвостовой отдел тела личинки оказывается более или менее укороченным; у единичных экземпляров он совершенно отсутствует; недоразвитие хвостового отдела обычно связано с ненормальной общей организацией. У многих личинок уродливость формы тела усиливается еще и пузыревидными полостями, которые образуются в различных местах: на голове, в области сердца, на желтке, в плавниковой кайме и пр. Такие полости появляются, повидимому, вследствие дефектов кровообращения и обмена веществ у гибридных личинок. Рассасывание желтка у них по сравнению с контрольными личинками задерживается и идет неравномерно.

Рядом указанных ненормальностей организации обусловлено значительное понижение жизнедеятельности гибридных личинок: одни из них пребывают почти в полной неподвижности, другие лишь изредка совершают неправильные круговые движения, почти не поднимаясь над дном аквариума, что, очевидно, связано с искривлением их тела.

У нормально развивающихся гибридов в первые дни по вылуплении происходит равномерное рассасывание желтка, причем граница между его передней, шаровидной, и задней, пальцевидной, частями постепенно сглаживается. Вместе с тем более ясно выявляются различия между личинками гибрида и личинками исходных видов в расположении пигментных клеток. У гибрида последние образуют сразу бросающееся в глаза скопление в виде темной полосы, идущей вентрально от хорды вдоль брюшных концов миотомов; переходя из туловищной в головную область, эта непарная полоса разделяется на парные полосы, проходящие под слуховыми органами и оканчивающиеся чуть позади глаз. Кроме того, единичные пигментные клетки рассеяны на брюшной стороне желтка и сверху на голове. Такое расположение пигментных клеток у гибрида в общем очень сходно с тем, что мы наблюдаем у линя на соответствующей стадии; разница лишь в том, что у линя пигментация вдоль брюшных концов миотомов более интенсивна. Для личинки красноперки характерно распо-

ложение пигментных клеток в виде 3 рядов, из которых верхний идет **вдоль спинных** концов миотомов, средний—приблизительно по **боковой линии** и нижний — вдоль брюшных концов миотомов.

Позднее, у гибридных личинок в возрасте 11 суток после оплодотворения икры, кроме описанной пигментной полосы, появились пигментные клетки на боковой поверхности тела, которые у немногих экземпляров приняли даже рядовое расположение по боковой линии, хотя и не образовали столь полного и правильного ряда, как у красноперки. На этой стадии стал ясно заметным плавательный пузырь, который у гибрида, в отличие от контрольной красноперки, не разделен на 2 отдела. Висцеральный аппарат вполне дифференцировался: в нем ясно различимы подвижные жаберные дужки, покрытые жаберной крышкой. Что касается пищеварительного тракта, то он у некоторых личинок гибрида, по видимому, не функционирует, несмотря на наличие нормально развитого рта с подвижными челюстями, а также кишечника и анального отверстия. При наблюдении таких личинок обращает на себя внимание то обстоятельство, что они не заглатывают кишасших около них инфузорий и других мелких планктонных организмов; соответственно этому в их кишечнике никакого содержимого обнаружить не удастся.

Переходим теперь ко второй из реципрокных форм гибрида — **линь**×красноперка. Не давая описания последовательных стадий развития икры до периода вылупления личинок, так как оно в основном сходно с изложенным выше, остановимся на морфологии личинок этого гибрида.

Только что вылупившиеся гибридные личинки в возрасте около 66—70 часов по оплодотворении икры имеют в длину 3,5—3,9 мм и могут быть охарактеризованы следующими признаками. Непарная плавниковая кайма образовалась, но ее преанальный отдел еще очень слабо развит, заходя совсем немного вперед от анального отверстия. Лишь у немногих гибридных личинок едва заметны закладки грудных плавников, у большинства же, как и у контрольных личинок **линя**, они еще отсутствуют. Вдоль брюшных концов миотомов можно видеть пигментные клетки, расположенные у большинства гибридных личинок не столь равномерно густым слоем, как у **линя**. В остальном сравниваемые личинки сходны между собой как в период вылупления, так и в первые дни после него.

Спустя сутки по вылуплении это сходство наиболее ясно выражено в наличии у тех и других личинок пигментной полосы, идущей вдоль вентральных концов миотомов, однако у гибрида эта полоса не столь черна, как у **линя** (рис. 19 и 20).

Надо отметить, что среди личинок и этого гибрида, наряду с нормально развивающимися, попадает немало патологических с уродствами, подобными описанным у реципрокного гибрида **красноперка**×**линь**.

В возрасте 6 суток по оплодотворении икры гибридные личинки имеют длину 4,83—5,30 мм, а контрольные 4,47—4,92 мм. По средней длине первые также немного превосходят последних. Кроме характерной для линия пигментной полосы вдоль вентральных концов миотомов, у некоторых из гибридных личинок имеются одиночные пигментные клетки вдоль боковой линии, которые встречаются у разных экземпляров в неодинаковом количестве, а у многих так же, как и у контрольных личинок линия, совершенно отсутствуют. Между тем у одновозрастных личинок красноперки образовались типичные для них 3 ряда пигментных клеток. В отношении грудных плавников, которые значительно выросли и стали подвижными, разницу между гибридными и контрольными личинками подметить чрезвычайно трудно. Желток у тех и других личинок уже частично рассосался, и разделения его на передний и задний отделы, характерного для ранних стадий, не наблюдается (рис. 21 и 22). В результате просмотра большого количества личинок этой стадии мы убеждаемся, что по степени дифференцировки органов одни из гибридных личинок стоят немного впереди контрольных, некоторые сходны, а немногие даже отстают от них.

Однако при дальнейшем развитии гибриды опережают контрольных не только по средней длине, но и по степени морфологической дифференцировки. Так, в возрасте 13 суток гибриды достигают в среднем длины 6,3 мм, а контрольные — 5,7 мм. У тех и других желток уже почти исчез, ротовое отверстие ограничивается подвижными челюстями, плавательный пузырь пока еще не разделен на 2 отдела (рис. 23 и 24). Наряду с этими и некоторыми другими признаками сходства, у сравниваемых личинок ясно выражены и признаки различия, из которых одни являются следствием ускоренного развития гибридов, другие — результатом наследования особенностей отцовского вида. Прежде всего бросаются в глаза различия в пигментации: у гибридов, кроме характерной для линия пигментной полосы, образовался неясно выраженный ряд пигментных клеток вдоль боковой линии и еще один неполный ряд вдоль верхних концов миотомов (этих последних 2 рядов пигментных клеток у личинок линия не наблюдаем). Пигментация на брюшной поверхности и на голове выражена более сильно, чем у линия. В непарной плавниковой кайме, вентрально от заднего конца хорды, образовалось сгущение мезенхимных, а частью пигментных клеток; это — первая закладка скелета хвостового плавника, которая у контрольных личинок еще не появилась. Грудные плавники у гибридов крупнее. Нижняя челюсть у большинства из них более выступает вперед, чем у контрольных личинок; в этом отношении гибрид стоит ближе к красноперке, чем к линия. Радужина органов зрения имеет более интенсивную серебристую пигментацию, чем радужина у линия.

В возрасте 24 суток гибридные личинки достигли длины 7,6—8,9 мм, а контрольные 6,9—7,8 мм. У тех и других образовались закладки непарных плавников, причем у большинства гибридов в этих плавниках дифференцировка лучей пошла несколько дальше, чем у контрольных линий, если исключить немногие более крупные экземпляры последних. В промежутках между закладками плавников непарная плавниковая кайма у гибридов более редуцировалась, чем у контрольных (рис. 25 и 26). У многих образовались теперь три ряда пигментных клеток, как у красноперки, тогда как у контрольных линий попрежнему резко выделяется только нижняя пигментная полоса. Пигментация на голове, на брюшной поверхности личинки и на хвостовом плавнике у гибридов более интенсивна, чем у контрольных линий. Плавательный пузырь подразделен на два отдела, чего у большинства линий еще не наблюдается.

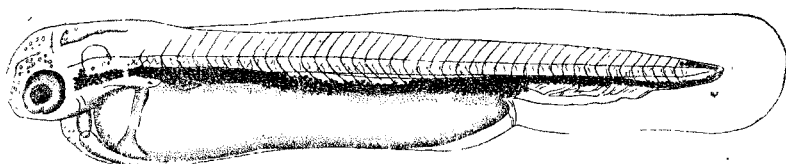


Рис. 19. Линь × красноперка. Личинка в возрасте 4 суток (по оплодотворении икры).

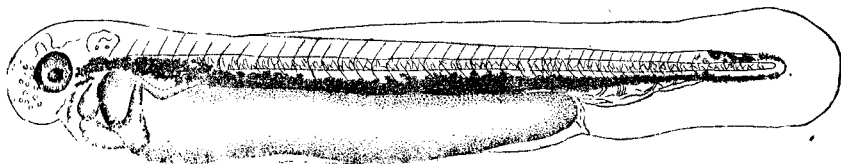


Рис. 20. Линь. Контрольная личинка того же возраста.

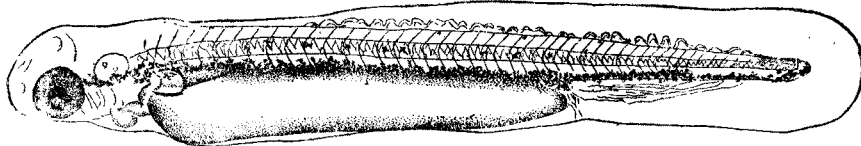


Рис. 21. Линь × красноперка. Личинка в возрасте 6 суток.

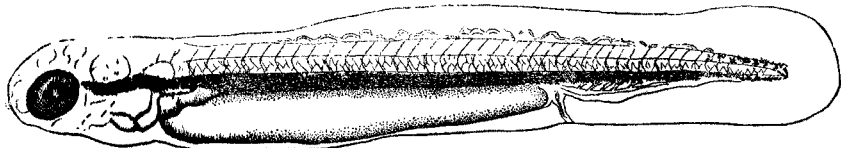


Рис. 22. Линь. Контрольная личинка того же возраста.

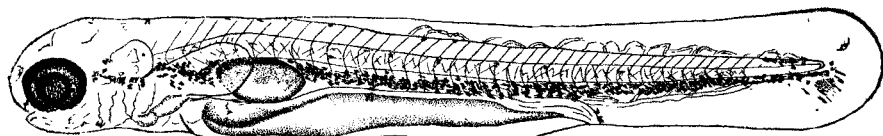


Рис. 23. Линь  $\times$  красноперка. Личинка в возрасте 13 суток.

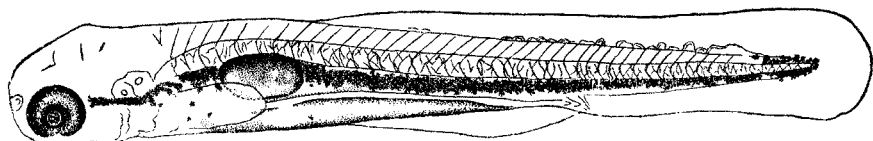


Рис. 24. Линь. Контрольная личинка того же возраста.

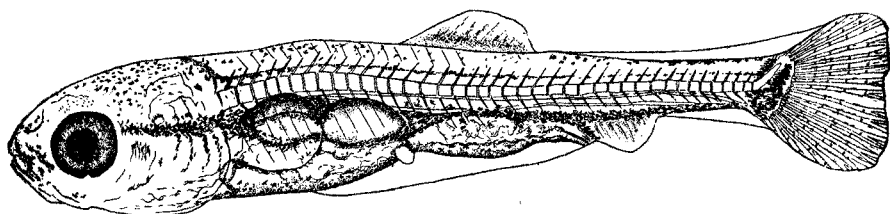


Рис. 25. Линь  $\times$  красноперка. Личинка в возрасте 24 суток.

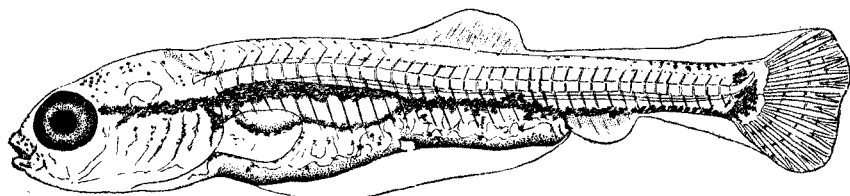


Рис. 26. Линь. Контрольная личинка того же возраста.

Для более точного сравнения личинок обоих реципрокных гибридов между собой и с личинками исходных видов мы прибегли к биометрическому методу: личинки, фиксированные формалином, измерялись с помощью окуляр-микрометра.

Прежде всего была установлена средняя длина только что вылупившихся личинок путем измерения 15 экз. каждой из 4 сравниваемых форм. Возраст измеренных личинок и температурные условия, при которых проходил инкубационный период развития, были приблизительно одинаковыми. Как видно из табл. 24, по средней длине тела только что вылупившиеся личинки гибрида линь  $\times$  красноперка занимают промежуточное место по отношению к исходным видам, а личинки красноперка  $\times$  линь очень мало отличаются от личинок материнского вида

(красноперки), значительно превосходя личинок линя. Кроме того, было измерено по 20 экз. личинок каждой из сравниваемых форм более поздней стадии, а именно в возрасте около 6 суток по оплодотворении икры. Результаты этих измерений показали, что по относительной длине хвостового отдела оба реципрокные гибрида промежуточны между исходными видами, причем отличаются друг от друга матроклинно, т. е. каждый из них стоит немного ближе к материнскому исходному виду, чем к отцовскому (табл. 24).

Кроме того, в таблице сведены морфологические различия сравниваемых личинок в отношении пигментации, закладок грудных, спинного и анального плавников, а также подразделения плавательного пузыря на два отдела. По пигментации обе реципрокные формы гибридных личинок, в отличие от контрольных, значительно варьируют, причем в большинстве являются промежуточными. То же самое надо сказать о закладке грудных плавников у вылупляющихся личинок. По времени разделения плавательного пузыря на 2 отдела гибрид красноперка × лень немного более сходен с красноперкой, а гибрид лень × красноперка — с лнем. По времени и месту закладки спинного плавника гибриды варьируют, но в большинстве своем оказываются также промежуточными.

Таблица 24

Признаки	Красноперка	Красноперка × лень	Лень × красноперка	Лень
Средняя длина только что выдувшихся личинок в мм	3,82	3,84	3,69	3,56
Средняя длина личинок в возрасте около 6 суток в мм	4,70	4,71	4,81	4,52
Средняя длина хвостового отдела в % длины всего тела	35,1	33,4	32,8	31,3
Количество мнотомов спустя 2—3 суток по вылуплении личинок . . .	22—23 (тулов.)	22—25	24—27	25—27
	15—17 (хвост.)	13—16	13—16	13—15

Признаки	Красноперка	Красноперка × линь	Линь × красноперка	Линь
Зачатки грудных плавников при вылуплении личинок	Ясно заметны	У одних отсутствуют, у других едва заметны, у немногих более ясны	Отсутствуют или едва заметны	Отсутствуют
Пигментация спустя 3—4 суток по вылуплении личинок	В виде 3 ясно выраженных рядов клеток	В виде полосы вдоль вентральных концов миотомов, немного слабее выраженной, чем у линя; пигментные клетки двух других рядов по времени своего появления, количеству и расположению варьируют, но, как правило, здесь не наблюдается столь четкого рядового расположения клеток, как у красноперки		В виде резко выраженной полосы тесно сдвинутых клеток вдоль вентральных концов миотомов
Плавательный пузырь	Подразделяется на два отдела на ранней стадии—до появления закладок <i>D</i> -и <i>A</i> -плавников	Подразделяется до или в период появления закладок <i>D</i> -и <i>A</i> -плавников.	У большинства под-разделяется после появления закладок <i>D</i> -и <i>A</i> -плавников	Подразделяется позднее, чем у красноперки, после появления закладок <i>D</i> -и <i>A</i> -плавников
Закладка <i>D</i> -плавника	Образуется на стадии, когда спинная плавниковая кайма в своей значительной части уже редуцировалась; расположена почти непосредственно впереди от переднего конца <i>A</i> -плавника	У большинства образуется после начала редукции спинной плавниковой каймы и лишь у немногих ранее; занимает промежуточное положение по сравнению с исходными видами.		Образуется на стадии, когда редукция спинной плавниковой каймы почти еще не началась; расположена более впереди, чем у красноперки.

Переходя к описанию систематических признаков наших гибридов, надо заметить, что для этого мы располагали лишь небольшим количеством экземпляров, выживших до возраста вполне сформированных рыбок. Таких гибридов красноперка ×

линь мы имели всего 14, а линь × красноперка — 16<sup>4</sup> экз. Для сравнения гибридов с исходными видами нам, к сожалению, не удалось полностью использовать контрольных мальков красноперки и линя, выведенных путем искусственного оплодотворения икры, так как они погибли в разное время в течение первых двух лет, не выдержав неблагоприятных условий аквариумного режима. Чтобы иметь в дальнейшем некоторый материал для сравнения, нам приходилось подбирать красноперок и линей, выловленных из естественных водоемов и приблизительно соответствующих по размерам нашим гибридам, и содержать их в тех же условиях, как и гибридов.

Таким образом, в то время, как гибриды были выращены в искусственных условиях, при которых рост был значительно замедленным, соответствующие им по длине красноперки и лини прошли период своего начального развития и роста в природных условиях. Эту неоднородность среды обитания сравниваемых форм нам приходится учитывать при морфологическом их исследовании.

Наши гибриды в возрасте 6—7 лет достигли 12,8—17,6 см длины всего тела, а сравниваемые с ними красноперки и лини, росшие частью в естественной среде, частью в аквариумах, имели приблизительно те же размеры в возрасте 3—5 лет. В целях приближения условий выращивания гибридов к природным мы прибегали к посадке части из них на 3—4 летних месяца в опытные пруды. В результате гибриды, вылавливаемые осенью из прудов, значительно обгоняли в росте оставшихся в аквариумах и имели более упитанный вид. Большинство же наших гибридов содержалось в течение ряда лет исключительно в условиях аквариумов, иногда далеко не благоприятных в отношении температуры воды, кислородного режима и питания. Однако и в таких условиях все эти гибриды оказались вполне жизнеспособными и даже более выносливыми (в силу гетерозиса), чем контрольные красноперки и лини.

Реципрокные формы гибридов заметно отличались по скорости роста: гибрид красноперка × линь оказался растущим медленнее, чем линь × красноперка.

Общая форма тела обоих реципрокных гибридов является более удлиненной (с относительно меньшей высотой тела), чем у исходных видов. По большинству других внешних признаков гибриды занимают промежуточное место между красноперкой и линем (рис. 27 и 28). С первого же взгляда обращают на себя внимание следующие промежуточные признаки того и другого реципрокного гибрида: форма плавников, окраска и чешуйный покров.

Как известно, у красноперки плавники более или менее заострены, причем спинной и анальный плавники слабо выемчатые или (реже) почти усеченные, а выемка между лопастями хво-

стового плавника сильно выражена. Наоборот, у линя все плавники имеют закругленные края, причем выемка между лопастями хвостового плавника выражена крайне слабо. У гибридов спинной и анальный плавники значительно менее закруглены, чем у линя, и по своей форме близки к усеченным плавникам; анальный плавник иногда имеет даже еле заметную выемку; в хвостовом плавнике выемка выражена у гибридов гораздо более, чем у линя, но все же не столь глубока, как у красноперки (рис. 27). Для более точного сравнения гибридов с исходными

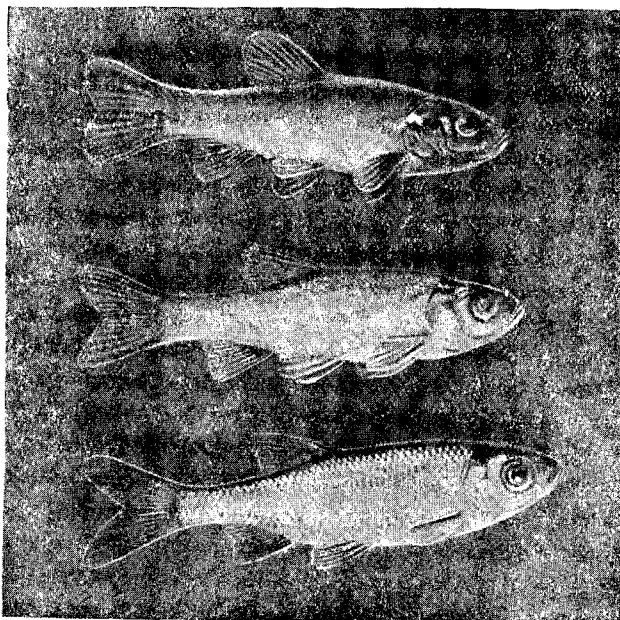


Рис. 27. Линь (вверху), красноперка × лень (в середине) и красноперка (внизу) в возрасте около 1½ года. (Натуральная величина).

видами по величине хвостовой выемки мы путем измерения определили отношения между расстоянием от заднего края средних лучей хвостового плавника до линии, соединяющей концы верхней и нижней лопастей, и длиной этой линии. Указанное отношение в среднем равняется у красноперки 0,47, у гибрида красноперка × лень 0,33, у гибрида лень × красноперка 0,35 и у линя 0,12. Эти данные показывают, что оба реципрокных гибрида по величине хвостовой выемки почти не отличаются друг от друга и более близки к красноперке, чем к линю.

Что касается окраски тела, то и в этом отношении у исходных видов наблюдаются значительные различия. У красноперки

спина темнобурая или бронзовая с зеленоватым отливом, бока желтовато-серебристые, и брюхо более светлое, серебристое; брюшные, анальный и хвостовой плавники ярко окрашены в кроваво-красный цвет; несколько бледнее эта окраска выражена в грудных плавниках, а спинной плавник при своем основании темносерый и лишь в верхней части красный; радужина оранжевая с красным пятном. У линия спина обычно темнозеленая, бока буро-зеленоватые или оливково-зеленоватые с золотистым блеском, брюшная сторона несколько светлее; плавники серые или черные, иногда с зеленовато-желтым оттенком; радужина глаза красная. У гибрида красноперка × линь преобладает буро-зеле-

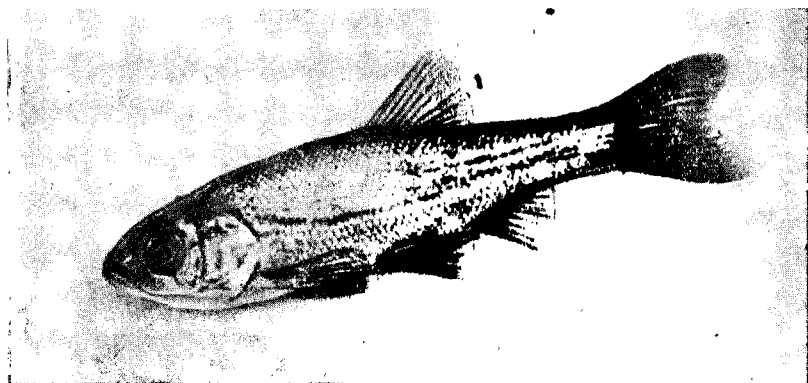


Рис. 28. Линь × красноперка в возрасте свыше 6 лет. Около  $\frac{3}{5}$  натуральной величины.

новатая окраска тела с серебристым отблеском; темный тон окраски спины постепенно переходит на боках в более бледный буровато-зеленый, а на брюшной стороне — в еще более светлый, причём здесь серебристый оттенок преобладает над зеленоватым; все плавники красноватые, причём наиболее интенсивно окрашен хвостовой (особенно по его нижнему и верхнему краям), немного слабее анальный и брюшные и совсем слабо грудные и спинной. С увеличением возраста гибрида красноватая окраска плавников несколько усиливается, но все-таки не достигает той степени яркости, которая характерна для брюшных, анального и хвостового плавников красноперки. В общем в окраске этого гибрида сочетается буро-зеленоватая окраска линия с серебристой красноперки; от последней гибрид унаследовал также и красноватую окраску плавников. Радужина гибрида окрашена не в красный или в оранжевый цвет, как это характерно для линия и красноперки, а в желтовато-серебристый. Сказанное об окраске гибрида красноперка × линь относится в значительной степени также и к гибриду линь × красноперка, который, однако,

отличается несколько более светлым общим тоном окраски, а также и тем, что на спине слабее выражена бурая окраска, а преобладает темнозеленая с изумрудным отблеском; эта последняя окраска постепенно бледнеет в направлении от спины к брюху; и на светлосеребристой брюшной поверхности зеленый цвет почти совершенно исчезает. В целом у гибридов оттенки окраски богаче, чем у исходных видов (гетерозис).

Чешуи гибридов по величине, форме и структуре в значительной степени варьируют, оставаясь, однако, всегда промежуточ-

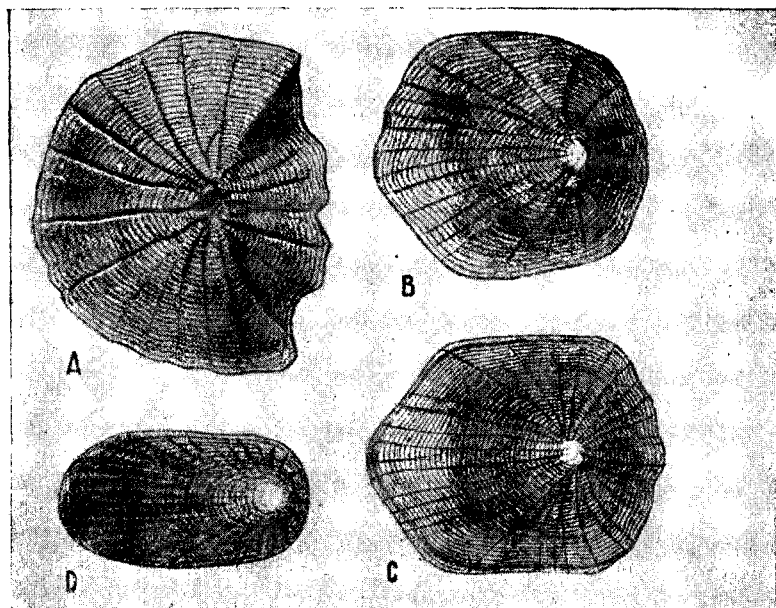


Рис. 29. Чешуи: красноперки (А), гибрида красноперка×линь (В), гибрида линь×красноперка (С) и линя (D).

ными в сравнении с чешуями исходных видов. У красноперки чешуя (рис. 29 А) сравнительно крупная, с округленным свободным (задним) краем; базальная (передняя) часть чешуи имеет волнистую поверхность; длина чешуи равна или даже уступает ее высоте; радиальные бороздки немногочисленны, но глубоки; нуклеус расположен близко к центру чешуи. У линя чешуя (рис. 29 D) мелкая, удлинненная; радиальные бороздки многочисленны, но не глубоки; нуклеус расположен недалеко от базального края чешуи. Чешуи гибридов (рис. 29 В и С) менее крупны и менее расширены в поперечном направлении, чем у красноперки, но более крупны и менее удлиннены, чем у

линия; радиальных бороздок у гибридов больше, чем у красноперки, но меньше, чем у линя; нуклеус занимает промежуточное место в сравнении с расположением его у красноперки и у линя.

Сравнивая чешуи реципрокных гибридов, мы видим, что резкую разницу между ними установить не удастся, и можно говорить лишь о преобладании некоторых признаков чешуи у того или другого из них. Так, у гибрида красноперка × линь преобладает чешуя (B) округленной формы (длина ее лишь немного превосходит высоту); от свободного края чешуи в направлении к нуклеусу идут радиальные бороздки в количестве 10—12, причем некоторые неполны, т. е. оканчиваются, далеко не достигая нуклеуса. У гибрида линь × красноперка преобладает чешуя (C) немного более удлиненной формы с радиальными бороздками (не всегда полными), расположенными более равномерно по всей ее поверхности; в этом отношении некоторые экземпляры чешуи этого гибрида приближаются к чешуям линя.

Расположение боковой линии у гибридов также варьирует; в большинстве случаев она образует более значительный, чем у линя, изгиб к брюшной стороне (рис. 28), однако этот изгиб выражен у них не столь сильно, как у красноперки. У некоторых экземпляров гибридов боковая линия слабо извилистая, а иногда и не вполне ясная.

Из других внешних признаков, характерных для обоих реципрокных гибридов, отмечу следующие: рот обращен кверху, нижняя челюсть значительно выступает вперед и причленяется лишь совсем немного впереди от вертикали переднего края глаза, как и у красноперки. Нижняя губа посередине имеет глубокую бороздку, как бы прервана; у некоторых экземпляров гибридов это выражено в большей степени, чем у красноперки. Свойственные линю усики у гибридов отсутствуют. Задний край жаберной крышки заканчивается сильно развитой кожистой каймой, которая охватывает снаружи основание грудного плавника, чего не наблюдается у исходных видов. Грудные плавники у некоторых экземпляров гибридов, в отличие от красноперки и линя, немного заходят своими задними концами за начало брюшных плавников, а последние простираются назад вплоть до анального отверстия. Спинной плавник начинается несколько позади вертикали заднего края основания брюшных плавников; в этом отношении гибриды более сходны с красноперкой, чем с линем, у которого спинной плавник начинается над задним краем основания брюшных (рис. 27 и 28). Кия (позади брюшных плавников), имеющегося у красноперки, но отсутствующего у линя, нет ни у того, ни у другого гибрида. Вообще, при сравнении реципрокных гибридов, мы не находим между ними резких внешних отличий, которые выходили бы за пределы индивидуаль-

ных вариаций; лишь путем измерений можно выявить некоторые отличительные особенности каждого из них.

Прежде чем перейти к пластическим признакам, остановимся на разборе меристических признаков. Показатели последних у обоих реципрокных гибридов таковы:  $D$  III — IV 8—9;

$A$  III — IV 8—9 (10);  $l.l$   $52 \frac{11-14}{7-9}$  69;  $d.ph.$  5—4, 5—5, 5—4.1 1.5—4 и др.;  $vert.$  38—40.

По числу лучей в дорсальном и анальном плавниках реципрокные гибриды не вполне сходны.

У гибрида красноперка×линь мы на основании исследования 17 экз. установили для этих плавников формулы:  $D$  III (IV) 8—9 и  $A$  III—IV 8—9 (10); при этом надо заметить, что IV неразветвленных луча в  $D$ -плавнике мы обнаружили только у одного экземпляра; что же касается разветвленных лучей этого плавника, то значительно преобладающим числом их является 8; только у 3 экз. мы встретили 9 разветвленных лучей; в  $A$ -плавнике у 9 экз. оказалось по III и у 8 по IV неразветвленных луча, а разветвленных лучей у 11 экз. по 8, у 5 по 9 и у одного 10.

У гибрида линь×красноперка мы имеем следующие формулы лучей в этих плавниках:  $D$  III—IV 8 (9) и  $A$  III—IV 8—9; при этом из 18 исследованных экземпляров этого гибрида III неразветвленных луча мы встретили в  $D$ -плавнике только у 2 экз. и в  $A$ -плавнике только у 4.

Таким образом, в том и другом плавнике значительно преобладает IV неразветвленных луча, т. е. такое их число, которое встречается в этих плавниках у линя, но не у красноперки. У нескольких экземпляров исследованных нами линей оказалось даже по V неразветвленных лучей в дорсальном плавнике, тогда как в литературе здесь указывается лишь III—IV луча. У этого гибрида в еще большей степени преобладает 8 разветвленных лучей в  $D$ -плавнике; 9 лучей здесь обнаружено только у одного экземпляра.

Формула лучей в хвостовом плавнике у гибридов и у исходных видов сходна и может быть выражена следующим образом:  $S$  VI—VIII 17 VI—VIII. Что касается количества лучей в парных плавниках, то у Фогга и Гофера (1909) мы находим формулы для линя  $P$  I 15—17 и  $V$  II 8 и для красноперки  $P$  I 15—16 и  $V$  II 8. Для гибридов мы установили  $P$  I 15—17 и  $V$  II 7—8. Таким образом, по количеству лучей в  $P$  и  $V$  плавниках исходные виды очень близки между собой, а следовательно, и гибриды отличаются от них незначительно.

По формуле боковой линии гибриды являются промежуточными по отношению к исходным видам: у красноперки  $l.l.$  (37)  $38 \frac{7-8}{4-3}$  42 (43), у линя самца  $90 \frac{30-32}{19-21}$  110 и самки

87  $\frac{30-35}{20-23}$  115 (Берг, 1949), а у гибридов красноперка  $\times$  линь  
54  $\frac{11-13}{7-9}$  69 и линь  $\times$  красноперка 54  $\frac{12-14}{7-8}$  68.

Формулы глоточных зубов у гибрида красноперка  $\times$  линь 5—4, 5—4. 1. 5—5, 1. 5—5 и линь  $\times$  красноперка 5—4, 5—5, 1. 5—4, 5—4. 1. Таким образом, по формулам глоточных зубов наши реципрокные гибриды стоят очень близко друг к другу. У того и у другого мы у наибольшего числа экземпляров обнаружили формулу 5—4. Эта же формула чаще всего встречается и у исследованных нами линий, тогда как, по Бергу, у линия обыкновенно 4—5, иногда 5—4, 5—5 и 4—4 глоточных зубов.

Кроме того, у обоих гибридов мы находим встречающуюся у линия формулу однорядных же зубов 5—5, но ни у одного экземпляра нам не попалась характерная для красноперки формула 3.5—5.3. Правда, двурядное расположение зубов имеет место у некоторых экземпляров гибридов, но лишь на одной стороне (левой или правой), как это следует из приведенных выше формул; в этих случаях формулы приобретают промежуточный характер.

Интересно также сравнить форму глоточных зубов у гибридов и у исходных видов. У красноперки коронки зубов сжаты с боков и резко (как ни у одной из наших карповых рыб) пилообразно зазубрены; на каждом зубе имеется по 5—8 зубчиков; верхушка зуба вытянута в небольшой крючок (Берг, 1912). У линия коронки зубов несколько вздуты, не зазубрены и имеют на косо срезанных внутренних поверхностях продольные желобки, а на верхушках короткие и толстые крючки. У того и другого из реципрокных гибридов глоточные зубы в общем сходны и по своей форме более напоминают зубы линия, чем красноперки; они в большинстве случаев не зазубрены, лишь на некоторых 2—3 очень слабо выраженные зубчика; на слегка вздутых коронках зубов имеются, как и у линия, продольные желобки.

Для сравнения обеих реципрокных форм гибридов с исходными видами в отношении пластических признаков приводим табл. 25, в которой сопоставлены средние величины индексов этих признаков, полученные в результате промеров 11 экз. каждой из сравниваемых рыб. Индивидуальная длина всего тела у всех промеренных рыб колеблется от 84 до 176 мм, а средняя длина всего тела по каждой форме указана в таблице.

Как видно из таблицы, реципрокные гибриды по большинству признаков очень мало отличаются друг от друга. Каждый из гибридов по многим признакам занимает промежуточное положение между исходными видами, а по некоторым уклоняется от них в сторону повышения или понижения индекса признака. Так,

Признаки	Красноперка	Красноперка × Линь	Линь × Красноперка	Линь
Длина всего тела в см . . . . .	11,7	10,8	13,1	12,4
В % длины тела:				
Наибольшая высота тела . . . . .	29,1	26,2	25,9	28,1
Наименьшая высота тела . . . . .	10,2	10,6	11,0	13,9
Высота головы у затылка . . . . .	19,7	20,7	20,5	21,6
Длина головы . . . . .	25,0	29,2	28,6	28,7
Длина рыла . . . . .	6,9	9,0	8,8	9,4
Диаметр глаза . . . . .	7,3	7,4	7,0	6,1
Заглазничный отдел головы . . . . .	11,8	14,3	14,0	14,8
Ширина лба . . . . .	10,3	10,6	11,4	13,3
Антдорсальное расстояние . . . . .	57,6	56,2	56,0	56,1
Постдорсальное расстояние . . . . .	34,7	35,3	35,6	35,4
Длина хвостового стебля . . . . .	19,2	20,4	20,6	20,8
Длина основания <i>D</i> . . . . .	12,4	13,0	13,0	14,1
Наибольшая высота <i>D</i> . . . . .	19,5	21,1	20,9	20,8
Длина основания <i>A</i> . . . . .	14,5	13,2	12,0	10,1
Наибольшая высота <i>A</i> . . . . .	15,9	17,2	16,9	17,4
Длина верхней лопасти <i>C</i> . . . . .	20,5	23,3	23,9	20,3
Длина нижней лопасти <i>C</i> . . . . .	21,8	23,7	24,0	21,3
Длина <i>P</i> . . . . .	19,7	20,3	19,9	18,9
Длина <i>V</i> . . . . .	16,9	19,5	19,3	19,2
Длина <i>P</i> в % расстояния <i>P—V</i> . . . . .	84,8	96,1	92,2	80,4
Длина <i>V</i> в % расстояния <i>V—A</i> . . . . .	78,3	99,8	97,9	93,5
Диаметр глаза в % длины головы:	29,2	25,3	24,5	21,3

плавники у гибридов относительно более крупны, чем у красноперки и у линя, в чем сказалось влияние искусственных условий выращивания гибридов.

Важнейшие результаты опытов скрещивания красноперки и линя сводятся к следующему:

1. Выведены путем искусственного оплодотворения икры обе реципрокные формы гибридов между красноперкой и линем.

2. В период личиночного развития в большинстве случаев наблюдалась массовая гибель этих гибридов. Однако те из них, которые выжили до возраста сформировавшихся мальков и небольших рыбок, оказались вполне жизнеспособными и даже более выносливыми, чем контрольные красноперки и линя, что, надо полагать, является следствием гетерозиса так же, как и повышенная скорость роста и обогащенная окраска гибридов.

3. В морфологическом отношении личинки гибридов по большинству признаков являются промежуточными и в значительной степени варьируют. По некоторым личиночным признакам каж-

дый из реципрокных гибридов немного более сходен с материнским исходным видом, чем с отцовским (относительная длина хвостового отдела, разделение плавательного пузыря). В постэмбриональном периоде матроклиния не проявляется.

4. Также в общем промежуточный характер сохраняют гибриды и в более позднем возрасте (окраска, форма плавников, величина и строение чешуй, глоточные зубы, формула боковой линии и ряд пластических признаков).

### Scardinius erythrophthalmus (L.) × Alburnus alburnus (L.) Красноперка × уклей

В руки исследователей попадались лишь единичные экземпляры этого, как видно, очень редко встречающегося в природе гибрида. Впервые гибрид красноперка × уклей был описан Еккелем (1866) под названием *Alburnus rosenhaueri* Jässel по одному экземпляру из Баварии. Важнейшие признаки его таковы: *D* III 8, *A* III 14, *d.ph.* 2.5—4.2, зазубренные; рот обращен вверх. Позднее Бенеке (1884) описал этого гибрида под названием *Scardiniopsis alburniformis* по 8 экземплярам из Восточной Пруссии, отметив *D* III 9, *A* III 15, *ll.*  $45\frac{6-7}{3-4}$  47, *d.ph.* 2.5—5.3 (у 4 экз.), 2.5—5.2 (у 2) и 3.5—5.3 (у 1), сильно зазубренные, как у красноперки; позади брюшных плавников киль у большинства покрытый, реже не покрытый чешуей. Великохатько (1930) описал 1 экз. из р. Рось (басс. Днепра), у которого нашел *D* IV 9, *A* III 15, *ll.*  $45\frac{8}{1}$  44, *d.ph.* 2.5—5.3, зазубренные; рот верхний; киль в передней половине покрыт чешуей, а в задней нет.

Сводка литературных данных и синонимика по этому гибриду приводится у Леонардта (1904) и у Берга (1949).

Нам удалось вывести этого гибрида искусственно, причем он оказался вполне жизнеспособным. 24 мая 1938 г. было произведено оплодотворение икры красноперки спермой уклей. Икра и молодь до стадии мальков развивалась в аппаратах Сес-Грина.

9 июня мальки (500 штук) были посажены в опытный прудик Ново-Животинновской биостанции. 18 октября при облове прудика было собрано 409 гибридов, причем вся длина их колебалась в пределах 4,5—6,5 см, за исключением единичных экземпляров. Эти гибриды (частью в живом, частью в фиксированном виде) и были исследованы в отношении ряда признаков.

Полученные нами общие формулы меристических признаков таковы: *D* (II) III (IV) (7) 8 (9); *A* III (IV) (12) 13—16; *ll.*  $43\frac{7-8}{3-4}$  47; *d.ph.* 2.5—5.2, 3.5—5.2, 2.5—5.3; *sp.br.* 15—17; *vert.* 40—42.

Из внешних признаков, изученных на более крупных экземплярах гибрида, отметим следующие. Высота тела больше, чем у уклей, но меньше, чем у красноперки. Рот обращен вверх. Имеющийся позади брюшных плавников киль, как правило, покрыт чешуей лишь в передней части ( $1/2$  и более) и только у единичных экземпляров не покрыт почти совсем. Как известно, у красноперки он покрыт, а у уклей не покрыт чешуей; следовательно, гибрид по этому признаку обычно промежуточен.

Окраска плавников варьирует. Желтоватая или красноватая окраска наиболее интенсивна в брюшных, анальном и хвостовом плавниках гибрида, но все же значительно слабее, чем у красноперки.

Число лучей спинного и анального плавников было определено у 392 экз. гибрида; результаты представлены в табл. 26.

Таблица 26

	Число лучей в D						Число лучей в A						
	неразветвленных			разветвленных			неразветвленных		разветвленных				
	II	III	IV	7	8	9	III	IV	12	13	14	15	16
Число особей . . . . .	3	387	2	5	378	9	389	3	3	66	232	81	10

В табл. 27 гибрид сопоставлен в отношении сводных формул числа лучей в этих плавниках с исходными видами, причем для последних данные заимствованы у Берга (1949). Понятно, что установленные нами на большом количестве экземпляров гибрида формулы отличаются от приводимых Бергом формул D III—IV 8—9, A III 14—15, составленных на основании данных по единичным природным экземплярам этого гибрида.

Таблица 27

Название рыбы	Формула числа лучей в D	Формула числа лучей в A
Красноперка . . . . .	III 8—9 (10)	III (9) 10—11 (12)
Красноперка × укля . . . . .	(II) III (IV) (7) 8 (9)	III (IV) (12) 13—16
Укля . . . . .	III—IV (7) 8 (9)	III (14) (15) 16—19 (20)

Как видно из табл. 27, гибрид по формуле D очень близок к укляе; он отличается только тем, что у него, как исключение, встречается II и IV неразветвленных луча, тогда как у уклей II совсем не отмечено, а IV луча указано не в скобках. Лишь не-

Таблица 28

№ экз.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Формула <i>ll</i>	7 44—43 4	7½ 44—45 4	8 45—45 4	8 45—45 4	7 44—45 3	8 45—45 3	7 44—44 3	8 44—44 4	8 45—45 4	8 45—47 4
Число жаберных тычинок	17—16	16—16	16—16	15—16	15—15	15—16	16—17	16—15	15—15	16—16
Число позвонков	40	41	41	42	41	41	41	42	41	40

много больше отличается по этой формуле гибрид от красноперки, у которой в *D* значительно преобладает 8 разветвленных лучей, но все-таки не в столь сильной степени, как у гибрида.

По числу лучей в *A* гибрид занимает середину между исходными видами: у красноперки (по 100 экз.)  $M=10,54$ , у гибрида (по 392 экз.)  $M=14,07$  и у уклей (по 50 экз.)  $M=17,52$ . Интересно отметить, что из 392 экз. гибрида у 91 мы нашли встречающиеся и у уклей числа разветвленных лучей 15 и 16 (табл. 26), и только у 3 экз. оказалось по 12 лучей, что очень редко встречается и у красноперки. Так как формула числа лучей в *D* гибрида, как правило, совпадает с формулой для уклей (табл. 27), то можно считать, что свыше 20% экз. гибрида неотличимы по числу лучей в *D* и *A* от уклей, и лишь единичные его экземпляры (менее 1%) сходны с красноперкой (с 12 лучами в *A*).

У ряда экземпляров наблюдались аномалии в строении разветвленных лучей анального плавника.

В отношении глоточных зубов исследовано 48 экз. гибрида, из них у большинства (у 29 экз.) обнаружена характерная для уклей формула 2.5—5.2, которая встречается (правда, очень редко) и у красноперки и, таким образом, является общей для обоих исходных видов. Значительно реже попадают промежуточные формулы (по отношению к формулам исходных видов) 3.5—5.2 (у 8 экз.) и 2.5—5.3 (у 7 экз.), и еще более редка характерная для красноперки формула 3.5—5.3 (у 2 экз.). Кроме указанных формул, у одного экземпляра найдена 2.5—5.1 и у другого 4.5—5.2. На зубах гибрида имеются крючки и зазубренность, выраженная сильнее, чем у уклей, но слабее, чем у красноперки. В общем по глоточным зубам, и особенно по наиболее часто встречающейся

формуле 2.5 — 5.2 гибрид значительно ближе к уклее, чем к красноперке.

Другие из меристических признаков, а именно формула боковой линии, число жаберных тычинок и число позвонков, определены только у 10 экз. гибрида, результаты чего приведены в табл. 28.

Сравнивая гибрида с исходными видами в отношении *l.l.* видим, что по этому признаку он уклоняется также в сторону уклей: по Бергу (1949), у красноперки *l.l.* (37) 38—42 (43) и у уклей *l.l.* (45) 46—52 (53) (54) (55), а у гибрида, по нашим данным, *l.l.* 43—47. Из 10 исследованных экземпляров 5 (№№ 3, 4, 6, 9, 10) по формуле *l.l.* неотличимы от уклей, но нет ни одного совершенно сходного с красноперкой.

По числу жаберных тычинок гибрид (15—17) является промежуточным между красноперкой (10—12) и уклейей (22—25), но стоит немного ближе к первой, чем ко второй.

По количеству позвонков гибрид (40—42) также до некоторой степени промежуточен между красноперкой (38—41) и уклейей (40—43); только крайние варианты исходных видов (38 и 43) нами не встречены у гибрида.

В заключение заметим, что число жаберных тычинок является единственным признаком, по которому все наши экземпляры гибрида отличаются как от одного, так и от другого исходного вида. По всем остальным исследованным нами систематическим признакам единичные экземпляры гибрида от уклей неотличимы.

### **Scardinius erythrophthalmus (L.) × Blicca bjoerkna (L.)** **Красноперка × густера**

В старых работах этот гибрид описывался под различными наименованиями. Как уже отмечено выше, Зибольдом (1863) под одним и тем же названием *Bliccopsis abramo-rutilus* ошибочно описаны два различных гибрида: красноперка × густера и плотва × густера. Еккель (1864, 1865) обратил внимание на эту ошибку и, оставив для последнего из них указанное название, гибриду между красноперкой и густерой дал иное — *Bliccopsis erythrophthalmoides*, которое затем было принято и рядом других авторов (Кнауце, 1895а; Смитт, 1895; Лютер, 1901). Позднее этому гибриду было присвоено употребляемое и в современной литературе наименование *S. erythrophthalmus* × *B. bjoerkna* (Леонардт, 1904; Фогт и Гофер, 1909; Берг, 1912 и др.). Более подробная синонимика для этого гибрида приведена Бергом. Распространен он довольно широко в Западной Европе (Дунай, Рейн, Везер, Эльба, Одер, Висла), но встречается редко (Фогт и Гофер); указан для Швеции (Смитт), Финляндии (Лютер) и Дании (Оттерштрём, 1923). В пределах СССР впервые отмечен Белингом

(1926), описавшим один экземпляр гибрида из бассейна среднего Днепра. Юревич (1931) описала 9(?) экземпляров этого гибрида из бассейна Ю. Буга (приведена таблица промеров). Кнау-те (I. c.) сообщил кратко, что ему удалось вывести этого гибрида путем искусственного оплодотворения икры густеры спермой красноперки, но описания полученного потомства не дал.

Указанными авторами этот гибрид описывался чаще всего на основе исследования немногих или даже единичных экземпляров.

Для нашего исследования этого гибрида был использован значительно больший материал; а именно: 1) 50 экз., собранных

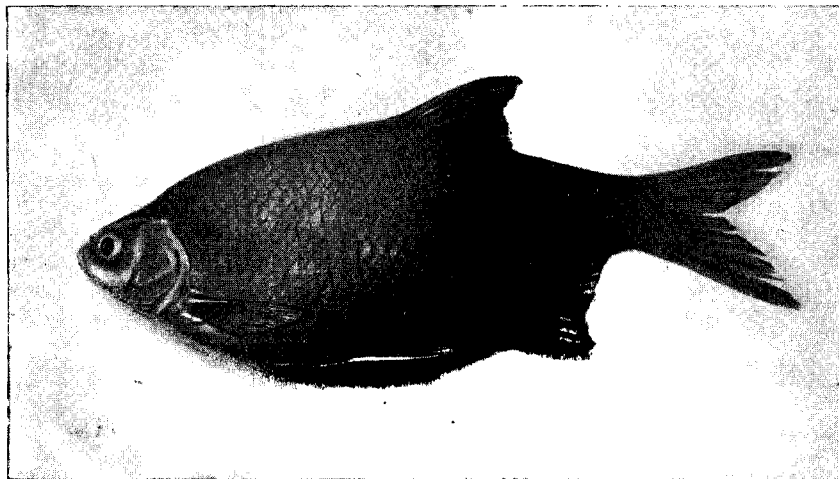


Рис. 30. Красноперка×густера. Природный гибрид в возрасте 4 лет.  
*L* — 227 мм.

в Подклетненском озере, где он встречается очень часто (иногда мы находили по несколько экземпляров в каждом центре улова рыбы); длина всего тела этих гибридов колеблется от 11,5 до 25,1 см, возраст от 1+ до 4+, максимальный вес 226 г; 2) 4 экз., найденные Н. С. Персональной в р. Сейм у гор. Рыльска (бассейн Днепра) и доставленные мне в фиксированном виде, размером 11,2—13,5 см и 3) гибриды, выведенные путем искусственного оплодотворения икры (1932 и 1933 г.) и выращенные до размера мелких рыбок (6—14 см) в количестве свыше 100 экз. каждой реципрокной формы.

Внешние признаки описываются на основе изучения, главным образом, подклетненских экземпляров гибрида (рис. 30), которых мы получали в живом виде и могли отмечать их окраску, неизменную фиксирующей жидкостью.

Окраска гибрида такова. Спина темносерая с зеленоватым оттенком, бока светложелтые с серебристым отливом, брюшко совершенно белое. Радужина глаза слегка окрашена в желто-оранжевый цвет. Анальный и хвостовой плавники оранжевые, слабее окрашены в этот же цвет брюшные и еще слабее спинной и грудной плавники; в этих последних оранжевая окраска как бы уступает место темносерой, особенно по краю плавниковой лопасти, где имеется темная кайма.

Спинной плавник начинается немного позади основания брюшных плавников, анальный — почти на вертикали заднего конца основания спинного плавника. Грудные плавники обычно не доходят до брюшных, как у красноперки, а часто и у густеры. Брюшные плавники не достигают анального.

Как известно, у красноперки рот конечный, обращенный вверх, а у густеры — полунижний. Гибрид по этому признаку занимает промежуточное место между исходными видами. Рот у него конечный: вершина его расположена чаще всего на уровне нижней трети глаза. Надо, однако, заметить, что рот гибрида по своему расположению несколько варьирует, причем нижняя челюсть слегка выдается вперед, но он никогда не бывает столь значительно обращен кверху, как у красноперки. Место причленения нижней челюсти расположено обычно на вертикали переднего края глаза. Верхнечелюстная кость (maxilla) по своей форме сходна с таковой у красноперки. Сравнивая искусственно выведенные реципрокные формы, мы установили, что среди гибридов красноперка×густера чаще встречаются экземпляры, напоминающие по строению рта красноперку, чем среди гибридов густера×красноперка.

На брюхе, позади брюшных плавников, у исходных видов имеется киль, который у красноперки покрыт, а у густеры не покрыт чешуей. У гибрида в большинстве случаев передняя часть ( $\frac{2}{3}$ , реже  $\frac{1}{2}$ ) килля покрыта, а задняя часть не покрыта чешуей, и только у единичных экземпляров он на всем протяжении покрыт чешуей, как у красноперки; но мы не встретили ни одного экземпляра, у которого киль был бы целиком не покрыт чешуей, как это отмечено Юревич для 3 из исследованных ею экземпляров. В общем по этому признаку гибрид несколько ближе к красноперке, чем к густере.

Надо сказать, что те из наших искусственно выведенных гибридов, которые очень медленно росли в аквариумах, резко отличались по своему ненормальному общему габитусу и по отдельным внешним признакам от природных гибридов, как это видно из сопоставления рис. 30 и 31. У аквариумных гибридов, по сравнению с природными, обращает на себя внимание удлиненное (менее высокое) тело, относительно более длинные плавники, более длинная голова, более крупные глаза, сильно выдающаяся вперед нижняя челюсть и верхний рот.

Подобные же ненормальности в пропорциях тела, как следствие замедленного роста, мы замечали и у ряда других наших гибридов. Понятно, что биометрическое исследование пластических признаков у таких гибридов теряет интерес, и мы изучали у них, главным образом, признаки меристических.

Формулы меристических признаков, выведенные нами на основании исследования всего имевшегося в нашем распоряжении материала по гибриду, таковы:  $D$  III (7) 8—9;  $A$  III (IV) (11) (12) 13—17 (18);  $P$  I 15—16;  $V$  II 8;  $C$ —19,  $l.l.$   $40 \frac{8-9\frac{1}{2}}{4-5}$  46;  $d.ph.$  наичаще 2.5—5.2, 3.5—5.3; 2.5—5.3, 3.5—5.2;  $sp.br.$  12—15;  $vert.$  39—41.

В отношении числа лучей спинного и анального плавников нами были исследованы 4 гибрида из р. Сейм, 50 подклетненских

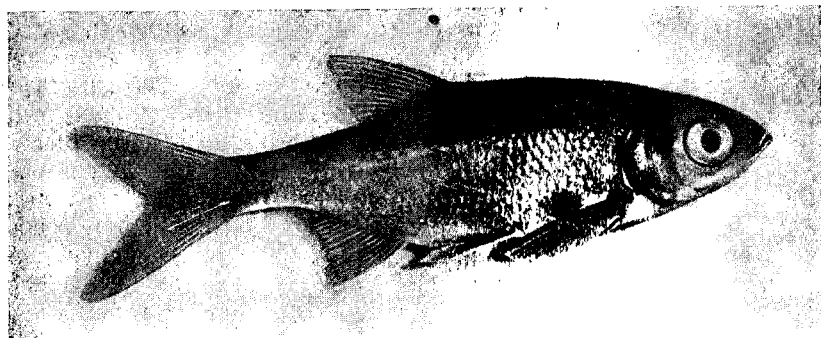


Рис. 31. Красноперка × густера в возрасте около 4½ лет.  $l.$ —129 мм (аквариумный).

гибридов и по 100 экз. каждой из реципрокных форм искусственно выведенных гибридов; кроме того, для сравнения по этим же признакам были обследованы пойманные в Подклетненском озере 50 красноперок и 135 густерок.

У исследованных гибридов, как и у исходных видов, число неразветвленных лучей в  $D$  и  $A$  равно 3, за исключением 2 экз. гибрида густера × красноперка, у которых в  $A$  оказалось по 4 луча.

Что касается количества разветвленных лучей, то в спинном плавнике у 4 сеймских гибридов их оказалось по 8, а в анальном у 2 по 14 и у 2 по 15.

В табл. 29 сопоставлены числа этих лучей в спинном плавнике у выведенных реципрокных форм гибрида и у собранных из Подклетненского озера природного гибрида и исходных видов.

Из таблицы видно, что по этому признаку различия между сравниваемыми формами ничтожны или даже совсем отсутствуют.

У 27 экз. красноперки, полученных в результате контрольного опыта оплодотворения икры той же самки, которая участвова-

Изменчивость числа разветвленных лучей в *D*

Варианты	7	8	9	<i>M</i>	<i>n</i>
Название рыбы					
Красноперка . . . . .	—	87	13	8,13	100
Красноперка × густера . . . . .	2	92	6	8,04	100
Густера × красноперка . . . . .	1	91	5	8,04	100
Природный гибрид . . . . .	1	42	7	8,12	50
Густера* . . . . .	3	127	4	8,01	134

ла в скрещивании красноперка×густера, число разветвленных лучей в *D* оказалось неизменно равным 8, а в *A* у 8 экз. по 10 и у 19 по 11 лучей.

Цифровые данные табл. 30 показывают, что обе реципрокные формы гибрида, как и природный гибрид, занимая по числу разветвленных лучей в анальном плавнике промежуточное положение между исходными видами, стоят, однако, несколько ближе к красноперке, чем к густере. При этом реципрокные гибриды немного отличаются между собой матроклинно, что явствует из сопоставления вариационных рядов и средних чисел, а также и из вычисления  $M_{d\text{ff}}$ .

У искусственно выведенных обоих реципрокных гибридов, в отличие от природных, обращает на себя внимание довольно большое количество (13%) экземпляров с аномалиями строения разветвленных лучей в *D* и *A* (они не вошли в число 200 экз., по которым составлены вариационные ряды таблиц 29 и 30). Эти аномалии выражаются в различной степени слияния соседних лучей. Чаще всего слиты на некотором протяжении два луча, но у одного экземпляра даже 3 задние луча анального плавника срослись своими средними отделами, а концы их, как и проксимальные отделы, разделены. Надо полагать, что подобные ненормальности являются следствием гибридизации, поскольку у контрольных форм они не наблюдаются.

Формула боковой линии, выведенная на основании исследования 29 экз. природных гибридов (25 подклетненских и 4 сеймских), такова:  $ll. 40 \begin{matrix} 8-9\frac{1}{2} \\ 4-5 \end{matrix} 46$ . Значительно преобладает 42—44 поперечных ряда чешуй; в таких пределах колеблется число этих рядов у 21 из 29 экз.; у остальных 8 экз. мы нашли: 41—40, 41—41, 41—41, 41—42, 45—45, 45—46 и 46—45 рядов. Продольных рядов чешуй над боковой линией 8—8½—9,

\* Берг (1949) для типичной густеры дает формулу *D* 8 (9) и для ее закавказского подвида *D* (7) 8 (9), а по нашим материалам и у типичной густеры, хотя и редко, но встречаются экземпляры с 7 разветвленными лучами в *D*.

Таблица 30

## Изменчивость числа разветвленных лучей в А

Название рыбы	Варианты															M	n
	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24		
Красноперка . . . . .	48	50	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10,54	100
Красноперка × густера (M <sub>1</sub> ) .	—	1	3	14	34	36	10	2	—	—	—	—	—	—	—	14,39	100
Густера × красноперка (M <sub>2</sub> )	—	—	—	1	11	32	45	10	1	—	—	—	—	—	—	15,55	100
Природный гибрид . . . . .	—	—	—	4	15	21	9	1	—	—	—	—	—	—	—	14,76	50
Густера . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	26	41	43	18	4	21,46	134

$$M_1 = 14,39 \pm 0,11; \sigma_1 = \pm 1,07; C_1 = 7,4$$

$$M_2 = 15,55 \pm 0,09; \sigma_2 = \pm 0,89; C_2 = 5,7$$

$$M_{diff} = 8,2$$

и только у одного экземпляра оказалось  $9\frac{1}{2}$ , а под боковой линией  $4-4\frac{1}{2}-5$ .

Глоточные зубы исследованы нами у обеих искусственно выведенных реципрокных форм и у природных гибридов. У 55 гибридов красноперка×густера формула глоточных зубов варьирует следующим образом: 2. 5—5. 2 (21 экз.), 3. 5—5. 3 (15), 2. 5—5. 3 (7), 3. 5—5. 2 (6), 1. 5—5. 2 (1), 2. 5—5. 1 (1), 1. 5—5. 1 (1), 2. 6—5. 2 (1), 2. 6—6. 2 (1), 2. 4—6. 2 (1) и у 45 гибридов густера×красноперка: 2. 5—5. 2 (16), 3. 5—5. 3 (9), 2. 5—5. 3 (7), 3. 5—5. 2 (5), 1. 5—5. 2 (3), 2. 5—5. 1 (1), 3. 5—5. 1 (1), 2. 6—5. 2 (1), 2. 6—5. 1 (1) и 2. 4—5. 2 (1). Таким образом, у 100 гибридов глоточные зубы оказались исключительно двурядными. Наиболее часто обнаружены формулы, общие для обоих исходных видов, а именно: формула 2. 5—5. 2 (37%), характерная для густеры, но как исключение попадающая и у красноперки, и 3. 5—5. 3 (24%), характерная для красноперки, но редко встречающаяся и у густеры. Следующие места по частоте нахождения у гибридов занимают формулы 2. 5—5. 3 (14%) и 3. 5—5. 2 (11%), которые являются промежуточными по отношению к формулам, типичным для исходных видов.

Сказанное относится и к глоточным зубам природных гибридов; разница заключается лишь в том, что здесь наиболее часто встречается формула 3. 5—5. 3, а не 2. 5—5. 2. У 32 экз. подклетненских гибридов мы нашли следующие формулы глоточных зубов: 3. 5—5. 3 (14 экз.), 2. 5—5. 2 (6), 2. 5—5. 3 (4), 3. 5—5. 2 (3), 3. 6—5. 3 (1), 2. 5—4. 3 (1), 2. 5—5. 1 (1), 1. 5—5. 2 (1), и 1. 5—5. 1 (1).

На глоточных зубах описываемого гибрида имеются ясно выраженные крючки (иногда не только на крупных, но и на малых зубах) и резкая зазубренность (до 5—6 зубчиков). По этим признакам зубы гибрида более близки к зубам красноперки, чем густеры. Зазубренность зубов этого гибрида является наиболее надежным отличием его от гибрида плотва×густера.

Количество жаберных тычинок, определенное нами у 23 экз. природных подклетненских гибридов, колеблется в пределах 12—15 (наичаще 13—14). Наиболее часто у красноперки мы находим 10—12 жаберных тычинок, а у густеры (по 20 экз. из Подклетненского озера) число их колеблется в пределах 14—18. Таким образом, только часть гибридов (с 13 жаберными тычинками) занимает промежуточное положение между исходными видами, но многие экземпляры неотличимы по этому признаку от густеры, а единичные (с 12 жаберными тычинками) — от красноперки.

Количество позвонков, установленное у 23 гибридов из Подклетненского озера, оказалось следующим: у 4 экз. по 39, у 15 по

40 и у 4 по 41. Для сравнения по этому признаку гибрида с исходными видами, которые значительно отличаются между собой соотношением количества туловищных и хвостовых позвонков, составлена табл. 31.

Таблица 31

Название рыбы	Пределы вариаций числа позвонков		Среднее число позвонков			Разница между средн. числами туловищ. и хвостовых позвонков
	туло- вищных	хвосто- вых	всего	туло- вищных	хвосто- вых	
Красноперка (25 экз.)	21—23	16—18	39,5	22,3	17,2	+ 5,1
Красноперка × гу- стера (23 экз.)	20—22	18—19	40,0	21,4	18,6	+ 2,8
Густера (25 экз.)	19—21	19—21	40,6	20,2	20,4	- 0,2

Приведенные в таблице данные показывают, что по общему числу позвонков, а также по числу туловищных и хвостовых позвонков гибрид занимает промежуточное, почти срединное положение между исходными видами; лишь немного он уклоняется в сторону красноперки, что наиболее выражается в разнице между средними числами туловищных и хвостовых позвонков.

Пластические признаки были исследованы у 30 подклетенских и у 4 сеймских гибридов (табл. 32).

Сравнение средних величин и пределов колебаний индексов отдельных пластических признаков подклетенских и сеймских гибридов показывает, что в этом отношении те и другие очень сходны.

Сопоставляя пластические признаки наших гибридов с такими же признаками гибридов из бассейна Ю. Буга, описанных Юревич, мы видим, что и здесь существенной разницы нет: незначительные отличия (длина головы, диаметр глаза, величина плавников) могут зависеть от неодинаковых размеров тех и других гибридов. Средняя длина всего тела гибридов, с которыми имела дело Юревич, и исследованных нами сеймских составляет около 12 см, тогда как у взятых для измерения подклетенских гибридов — 17,9 см.

Наибольшая высота тела содержится в его длине (без С) у гибрида (по нашим данным) 2, 7—3, 0 раза, у красноперки (по Бергу) 2, 7—3, 2 раза и у густеры 2, 2—2, 7 раза. Таким образом, гибрид по этому признаку хотя и занимает промежуточное положение между исходными видами, но стоит немного ближе к красноперке, чем к густере.

Таблица 32

Пластические признаки	Средние индексы гибридов		Пределы колебаний индексов подклетненских гибридов
	сеймских	подклетненск.	
Длина всего тела в см . . . . .	12,4	17,9	13,6—25,1
В % длины тела:			
Антелдорсальное расстояние . . . . .	56,6	56,1	54,1—57,8
Постлорсальное расстояние . . . . .	34,8	35,4	32,8—37,1
Длина хвостового стебля . . . . .	16,5	15,9	14,5—17,3
Наибольшая высота тела . . . . .	35,2	35,1	32,0—38,4
Наименьшая высота тела . . . . .	10,6	10,8	10,2—11,4
Высота головы у затылка . . . . .	19,8	19,0	16,6—20,5
Длина головы . . . . .	24,4	23,1	22,0—24,5
Длина рыла . . . . .	—	6,8	6,2—7,5
Диаметр глаза . . . . .	7,1	6,5	5,4—7,3
Заглазничный отдел головы . . . . .	11,4	10,4	9,9—11,3
Ширина лба . . . . .	9,1	9,2	8,6—10,0
Толщина тела . . . . .	—	13,0	12,1—14,3
Длина основания <i>D</i> . . . . .	12,5	12,8	11,3—14,2
Наибольшая высота <i>D</i> . . . . .	24,7	23,5	22,2—24,9
Длина основания <i>A</i> . . . . .	17,6	18,7	17,1—20,5
Наибольшая высота <i>A</i> . . . . .	18,3	17,5	16,2—18,8
Длина <i>P</i> . . . . .	20,3	20,1	18,3—21,9
Длина <i>V</i> . . . . .	18,4	18,3	17,1—20,0
Длина верхней лопасти <i>C</i> . . . . .	22,7	23,7	21,0—25,2
Длина нижней лопасти <i>C</i> . . . . .	23,9	25,6	21,3—27,6
Расстояние <i>P—V</i> . . . . .	22,9	23,3	20,5—26,3
Расстояние <i>V—A</i> . . . . .	24,9	22,8	20,1—25,5
Длина <i>P</i> в % расст. <i>P—V</i> . . . . .	88,8	87,1	75,6—101,1
Длина <i>V</i> в % расст. <i>V—A</i> . . . . .	73,1	80,7	71,5—94,6
В % длины головы:			
Длина рыла . . . . .	—	29,8	26,2—32,9
Диаметр глаза . . . . .	29,2	28,4	26,4—30,9
Заглазнич. отдел головы . . . . .	45,2	45,4	42,3—47,0

Что касается полового состава, то нами обследовано (по половым железам) 30 подклетненских и 4 сеймских гибридов. Среди подклетненских оказалось только 7 самок и 23 самца (последние составляют 76,7%). Все 4 экземпляра сеймских гибридов оказались самцами. Таким образом, в нашем материале по этому гибриду самцы значительно преобладают над самками. Этому соответствуют и данные Юревич: из 9 исследованных ею гибридов оказалось 8 самцов и 1 самка. Однако эта самка по важнейшим признакам выделяется среди других экземпляров,

описанных Юревич под названием гибрида красноперка×густера. Приводимая для нее формула глоточных зубов 1. 5—5 указывает на однорядное расположение зубов правой стороны, между тем как среди многочисленных экземпляров этого гибрида мы ни разу не встретили однорядных зубов, хотя бы с одной стороны. Также и формула  $l.l. 47 \frac{10-9}{4\frac{1}{2}} 47$  этой самки отличается от установленной нами для данного гибрида: мы ни разу не встретили 47 поперечных рядов чешуй (хотя такое число и указывается в литературе) и 10 продольных рядов чешуй над боковой линией. По всей вероятности, эта самка представляет собой гибрида между красноперкой и лещом, а не между красноперкой и густерой, что отмечает и Берг (1949).

Среди самок описываемого гибрида нередко встречаются вполне плодовитые экземпляры со значительным количеством текучей икры: от таких самок нам удавалось получать потомство путем возвратных и тройных скрещиваний (см. ниже). Что же касается самцов, то некоторые из них, вероятно, совсем бесплодны, другие же хотя и плодовиты, но в более или менее ограниченной степени.

Все же и от самцов этого гибрида в результате возвратных и тройных скрещиваний нам удавалось получать потомство, правда, лишь очень малочисленное и с пониженной жизнеспособностью.

Мы получили определенные указания на то, что этот гибрид размножается и в природных условиях Подклетненского озера. В дни нереста красноперки и густеры идет на нерест и гибрид, попадающийся в это время в сравнительно больших количествах в верши (до 10% всего улова). Среди гибридов встречаются самки с нормальной текучей икрой, а иногда и самцы со зрелой спермой; последняя, однако, имеет вид не молочно-белой, а слегка белесоватой прозрачной жидкости, в которой мы обнаруживали подвижные сперматозоиды, хотя и различные по размерам. Следовательно, здесь имеются налицо условия, благоприятные, главным образом, для возвратных скрещиваний, в которых, вероятно, самки гибрида принимают участие чаще, чем самцы. Размножение же гибрида *inter se* если и происходит, то, надо полагать, гораздо реже.

### **Scardinius erythrophthalmus (L.)×Abramis brama (L.)** Красноперка×лещ

Об этом гибриде в литературе имеются лишь очень скудные сведения. Впервые его получил искусственно Сели Лонгшам (1887) от совместно посаженных в пруд лещей и красноперок, отметив у гибрида следующие признаки: *D* 13, *A* 20—21, *l.l.* 48. Кнауце (1895) сообщает, что ему удалось путем искусственного

оплодотворения икры получить гибрида между лещом и красноперкой, но никакого описания его не дает. В другом сообщении Кнауте (1896) упоминает о полученном им из окрестностей Берлина экземпляре этого гибрида, причем указывает только, что глоточные зубы его (1.5—5) зазубрены, как у красноперки.

Первое описание и изображение этого гибрида из Ирландии и Англии находим у Ригэна (1908). Важнейшие систематические признаки гибрида, по данным этого автора, таковы:  $D\ III\ (8)\ 9\ (10)$ ,  $A\ III\ 15-18$  (число лучей этих плавников исследовано у 14 экз.);  $l.l.\ 46\ \frac{9\frac{1}{2} - 10\frac{1}{2}}{3\frac{1}{2} - 5\frac{1}{2}}\ 50$ ;  $vert.\ 42$ ; глоточные зубы с крючками, более или менее зазубренные, 5—5 (у 1 экз.), 1.5—5.1 (у 6), 1.5—5.2 (у 1) и 2.5—5.2 (у 1). Высота тела содержится в его длине (без  $C$ )  $2\ \frac{1}{4} - 2\ \frac{2}{3}$  раза, а длина головы  $4\ \frac{1}{4} - 4\ \frac{3}{4}$  раза. Рот косой.

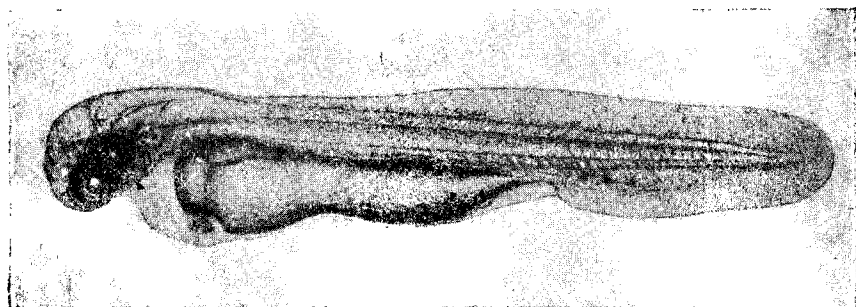


Рис. 32. Красноперка  $\times$  лещ. Личинка (спустя несколько часов по вылуплении).

Как указано выше, один из девяти экземпляров, описанных Юревичем (из бассейна Ю. Буга) под названием гибрида красноперка  $\times$  густера, на самом деле является, вероятно, гибридом красноперка  $\times$  лещ.

Нами одновременно (1933 г.) были выведены оба реципрокных гибрида между красноперкой и лещом. Выращивались они, начиная с личиночной стадии, в аквариумах. Из наших материалов по эмбриональному развитию этих гибридов сохранилась только фотография личинки красноперка  $\text{♀} \times$  лещ  $\text{♂}$ , вскоре после ее вылупления (рис. 32).

Меристические признаки были исследованы у обоих реципрокных гибридов (по 100 экз. каждого), выращенных до возраста  $1\ \frac{1}{2} - 2\ \frac{1}{2}$  года, длиной всего тела 5—8 см.

Внешние же и пластические признаки исследовались только на нескольких наиболее крупных экземплярах обоих реципрокных гибридов в возрасте 5—6 лет, длиной 15—18 см. Кроме того, все признаки были исследованы у 3 экз. этого гибрида, найденных в июне 1934 г. в Подклетненском озере.

По габитусу этот гибрид очень напоминает гибрида между красноперкой и густерой. По общей форме тела он является промежуточным между красноперкой и лещом. Тело его не столь сильно сжато с боков, как у леща. Наибольшая высота тела содержится в его длине (без С) 2,6—2,9 раза (искусственно выведенные гибриды отличаются от природных менее высоким телом). Рот конечный, часто обращенный вверх; вершина его расположена на уровне середины глаза или немного ниже. Позади брюшных плавников имеется киль, который, как и у гибрида красноперка×густера, только в переднем (большем) отделе покрыт чешуей. Чешуя несколько мельче, чем у гибрида красноперка×густера.

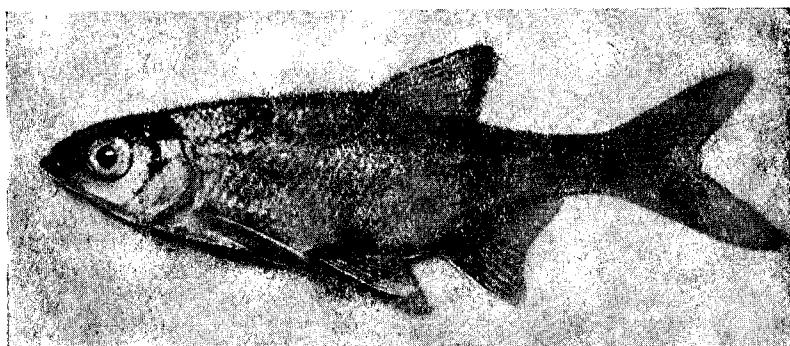


Рис. 33 Красноперка×лещ в возрасте 5½ лет. *L* 164 мм.

Грудные плавники у гибрида, как и у леща (Берг, 1949), чаще всего немного не доходят до основания брюшных и только у некоторых экземпляров доходят и даже заходят за это основание. Брюшные плавники немного не достигают анального. Спинной плавник начинается, как и у исходных видов, позади вертикали заднего конца основания брюшных плавников. Окраска тела и плавников несколько темнее, чем у гибрида красноперка×густера. Все плавники более или менее темносерые, причем к этому основному тону окраски примешивается лишь очень слабая желтоватая или бледно-оранжевая окраска, которая наиболее выражена в нижней лопасти хвостового плавника и в анальном, слабее в брюшных, едва заметна в спинном, а в грудных в большинстве случаев совсем неразличима. Хотя интенсивность окраски у различных экземпляров и варьирует, но все же является существенным признаком отличия этого гибрида от гибрида между красноперкой и густерой. Особенно это относится к окраске хвостового и анального плавников, желто-оранжевая окраска которых у первого выражена очень слабо, а у второго — яркая. У некоторых экземпляров на радужине глаза имеется едва заметное желтоватое пятно, у других оно отсутствует.

У ряда аквариумных экземпляров гибрида с очень замедленным ростом обнаруживались отклонения во внешних признаках (рис. 33), аналогичные указанным выше для гибрида красноперка × густера.

На основании исследования искусственно выведенных и природных гибридов мы получили следующие формулы меристических признаков:  $D$  III (7) 8—9 (10);  $A$  III (IV) (14) 15—18 (19), наичаще 16—17;  $l.l.$   $45 \frac{9-11}{(4) 5-6}$  51;  $d.ph.$  наиболее часто 1.5—5.1, 2.5—5.2, 2.5—5.1, 1.5—5 2;  $sp.br.$  15—18;  $vert.$  41—43.

Число лучей в спинном и анальном плавниках было определено у 100 экз. каждой реципрокной формы гибрида.

Число неразветвленных лучей в том и другом плавнике у гибрида, как и у исходных видов, равняется 3, почти не варьируя (как исключение, по 4 луча оказалось только у 2 экз. гибрида красноперка × лещ в  $D$  и у 1 экз. гибрида лещ × красноперка в  $A$ ).

Изменчивость числа разветвленных лучей в  $D$  у обоих реципрокных гибридов и у исходных видов приведена в табл. 33.

Таблица 33

Название рыбы	Число разветвленных лучей в $D$					$n$
	7	8	9	10	$M$	
Красноперка . . . . .		87	13		8,13	100
Красноперка × лещ ( $M_1$ ) . . . . .	1	40	57	2	8,60	100
Лещ × красноперка ( $M_2$ ) . . . . .		49	50	1	8,52	100
Лещ . . . . .		13	35	2	8,78	50

$$M_1 = 8,60 \pm 0,06; \sigma_1 = \pm 0,55; C_1 = 6,4$$

$$M_2 = 8,52 \pm 0,05; \sigma_2 = \pm 0,52; C_2 = 6,1$$

$$M_{diff} = 1,0$$

Из таблицы видно, что у красноперки значительно преобладает 8 разветвленных лучей, у леща — 9, у гибрида красноперка × лещ лишь немного преобладает 9 лучей, а у гибрида лещ × красноперка число экземпляров с 8 и с 9 лучами почти одинаково. Как показывает сравнение реципрокных гибридов по формуле  $M_{diff}$ , „реального“ различия по этому признаку между ними нет.

Сопоставим теперь реципрокных гибридов между собой и с исходными видами в отношении изменчивости числа разветвленных лучей в  $A$ .

Сравнивая по этому признаку гибрида красноперка×лещ (табл. 34) с гибридом красноперка×густера (табл. 30), мы видим, что как тот, так и другой занимают промежуточное, но не срединное место между исходными видами, будучи несколько ближе к тому из них, у которого меньше лучей в А (т. е. к красноперке). Реципрокные формы в том и другом случае отличаются между собой матроклинно, но это различие настолько незначительно, особенно у гибрида красноперка×лещ, что может быть обнаружено лишь статистическим методом.

Таблица 34

Название рыбы	Число разветвленных лучей в А														n	
	10	11	12	14	15	16	17	18	19	24	25	26	27	28		M
Красноперка .	48	50	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10,54	100
Красноперка × лещ (M <sub>1</sub> ) .	—	—	—	5	16	43	27	9	—	—	—	—	—	—	16,19	100
Лещ × красно- перка (M <sub>2</sub> ) .	—	—	—	—	7	34	48	10	1	—	—	—	—	—	16,64	100
Лещ . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	16	21	7	1	25,66	50

$$M_1 = 16,19 \pm 0,10; \sigma_1 = \pm 0,98; C_1 = 6,1$$

$$M_2 = 16,64 \pm 0,08; \sigma_2 = \pm 0,79; C_2 = 4,7$$

$$M_{diff} = 3,5$$

Формула боковой линии, которую мы определили только у 13 наиболее крупных гибридов обеих реципрокных форм и у 3 природных гибридов, может быть представлена в следующем виде:  $ll. 45 \frac{9-11}{(4) 5-6} 51$ , преобладает 47—50 поперечных

рядов чешуй; такие числа оказались у 11 из 16 экз.; другие числа были встречены лишь в единичных случаях. Над боковой линией чаще всего встречается по 10 продольных рядов чешуй (у 10 экз.), изредка по 9½ и 10½, еще реже по 9, и только у одного экземпляра их оказалось 11. Под боковой линией преобладает по 5 продольных рядов чешуй (у 11 экз.), значительно реже встречается по 5½, еще реже по 6, и только у одного экземпляра мы нашли 4. В общем по формуле боковой линии описываемый гибрид довольно близок к гибриду плотва×лещ, отличаясь от него главным образом тем, что число поперечных рядов чешуй у него меньше (чаще всего на 2).

Глоточные зубы значительно варьируют. У 39 экз. гибрида красноперка×лещ найдены формулы: 1. 5—5. 1 (11), 1. 5—5. 2

(7), 2. 5—5. 2 (5), 2. 5—5. 1 (4), 2. 5—5 (2), 5—5. 1 (2), 5—5 (2), 5—5. 2 (1), 1. 5—5 (1), 2. 5—5. 3 (1), 1. 5—6. 1 (1), 1. 6—5 (1), 2. 5—4 (1) и у 40 экз. гибрида лещ×красноперка: 1. 5—5. 1 (8), 2. 5—5. 2 (8), 2. 5—5. 1 (7), 1. 5—5. 2 (6), 2. 6—5. 1 (3), 5—5. 1 (2), 3. 5—5. 2 (1), 2. 6—5. 2 (1), 2. 5—4. 1 (1), 2. 5—5 (1), 1. 5—5 (1), 5—5 (1). Таким образом, у той и другой из реципрокных форм гибрида преобладают двурядные формулы глоточных зубов: 1. 5—5. 1, 2. 5—5. 2, 1. 5—5. 2 и 2. 5—5. 1, которые являются промежуточными по отношению к формуле, характерной для леща (5—5), встреченной у 3 экз., и формуле, характерной для красноперки (3. 5—5. 3), которой у гибридов совсем не оказалось; к этой последней формуле наиболее приближаются 3. 5—5. 2 и 2. 5—5. 3, найденные у единичных гибридов. На зубах ясно выражены крючки и зазубренность.

Число жаберных тычинок, исследованное только у 8 экз. (5 экз. гибрида красноперка×лещ и 3 природных гибрида), колеблется в пределах 15—18 (16—15, 16—16, 16—17, 17—16, 17—17, 17—17, 17—17, 18—17); и по этому признаку гибрид занимает промежуточное положение между исходными видами.

Число позвонков, исследованное у тех же 8 экз., варьирует в пределах 41—43, причем чаще всего встречено по 42 позвонка (у 5 экз.), реже по 41 (у 2) и 43 (у 1). В среднем это число равно 41,9, т. е. превышает таковое гибрида красноперка×густера (40,0) почти на 2.

Результаты промеров трех природных гибридов из Подклетненского озера сведены в табл. 35.

Как уже отмечено выше, гибрид красноперка×лещ очень сходен с гибридом красноперка×густера и по общему внешнему виду, и по отдельным признакам. Указать тот или иной диагностический признак для безусловного разграничения этих гибридов не представляется возможным. Пределы колебаний числовых величин, характеризующих отдельные меристические и тем более пластические признаки, одного гибрида частично заходят в пределы колебаний этих величин другого. В большинстве случаев этих гибридов все же можно различать, но для этого придется сравнивать их в отношении целого ряда признаков. Возьмем, например, экземпляр № 2 (табл. 35) из природных гибридов; по числу лучей в *D* и *A*, по формуле глоточных зубов и по числу жаберных тычинок он неотличим от гибрида красноперка×густера, но формула боковой линии (*l.l.* 50—49) определено указывает на принадлежность его к гибриду красноперка×лещ. К тому же в *D* имеется 9 разветвленных лучей; такое число у гибрида красноперка×лещ встречается часто, а у гибрида красноперка×густера, наоборот, редко. Наконец, этот диагноз подтверждается и характером окраски тела и плавников данного экземпляра.

Признаки	Красноперка × лещ (Подклетнен. оз.)			
	№ 1	№ 2	№ 3	М
Длина всего тела (в см) . . . . .	16,6	18,2	23,0	19,3
В % длины тела:				
Антедорсальное расстояние . . . . .	57,1	56,2	57,4	56,9
Постдорсальное расстояние . . . . .	34,7	35,9	36,4	35,7
Длина хвостового стебля . . . . .	16,0	16,6	15,6	16,1
Наибольшая высота тела . . . . .	35,9	38,0	38,1	37,3
Наименьшая высота тела . . . . .	11,4	11,1	11,4	11,3
Высота головы у затылка . . . . .	19,3	19,7	17,6	18,9
Длина головы . . . . .	23,7	23,2	22,0	22,9
Длина рыла . . . . .	6,8	7,5	6,8	7,0
Диаметр глаза . . . . .	6,1	5,8	5,3	5,7
Заглазничный отдел головы . . . . .	10,9	10,5	10,2	10,5
Ширина лба . . . . .	9,2	9,3	9,0	9,2
Толщина тела . . . . .	13,1	12,9	12,8	12,9
Длина основания <i>D</i> . . . . .	12,9	12,3	13,1	12,8
Наибольшая высота <i>D</i> . . . . .	24,8	23,4	23,9	24,0
Длина основания <i>A</i> . . . . .	18,3	17,8	19,1	18,4
Наибольшая высота <i>A</i> . . . . .	18,7	18,8	17,3	18,3
Длина <i>P</i> . . . . .	20,7	21,4	20,1	20,7
Длина <i>V</i> . . . . .	18,4	19,2	17,9	18,5
Длина верхней лопасти <i>C</i> . . . . .	25,2	25,1	23,1	24,5
Длина нижней лопасти <i>C</i> . . . . .	26,2	26,1	25,3	25,9
Расстояние <i>P—V</i> . . . . .	23,2	23,8	25,0	24,0
Расстояние <i>V—A</i> . . . . .	21,9	23,9	23,5	23,1
Длина <i>P</i> в % расстояния <i>P—V</i> . . . . .	89,3	89,7	80,4	86,5
Длина <i>V</i> в % расстояния <i>V—A</i> . . . . .	84,0	81,1	75,9	80,3
Формула боковой линии . . . . .	$48 \frac{9\frac{1}{2}-10}{5} - 48$	$50 \frac{10}{5} - 49$	$47 \frac{10-11}{5\frac{1}{2}} - 48$	
Число лучей в <i>D</i> . . . . .	III 9	III 9	III 9	
„ „ в <i>A</i> . . . . .	III 17	III 16	III 18	
Формула глоточных зубов . . . . .	5—5.1	2.5—5.2	1.5—5.1	
Число жаберных тычинок . . . . .	18—17	16—17	17—17	
Число позвонков . . . . .	42	43	42	
Возраст . . . . .	2+	3+	4+	
Пол . . . . .	♂	♂	♀	

*Scardinius erythrophthalmus* (L.) ♀ × *Cyprinus carpio* L. ♂  
Красноперка ♀ × сазан ♂

Это скрещивание было произведено 23 мая 1934 г. Началось развитие значительного большинства (около 95%) гибридных

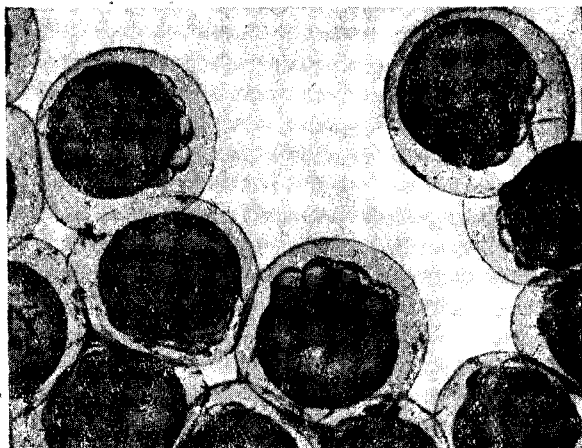


Рис. 34. Красноперка × сазан. Дробящиеся икринки через 3 часа по оплодотворении.

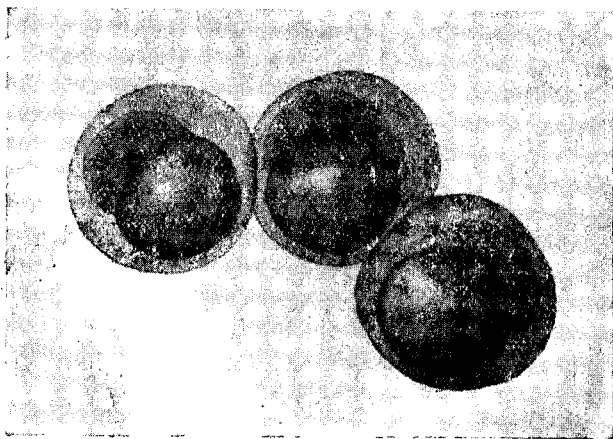


Рис. 35. Красноперка × сазан. Дробящиеся икринки через 6½ часов по оплодотворении.

икринок. Средняя температура воды за инкубационный период — 17,9°. Дробление, за исключением немногих икринок, проходило нормально. Через 2 часа по оплодотворении икры большинство икринок достигли стадии 16 бластомеров; другие задер-

жалась на стадии 8 бластомеров. В это время несколько икринок были сфотографированы (рис. 34). Спустя 6½ часов по оплодотворении бластодиск раздробился на множество мелких бластомеров, причем в одних икринках он имел совершенно нормальный вид, в других небольшие группы бластомеров выступали за пределы его обычных контуров (рис. 35). В период гаструляции отмечено массовое отмирание икринок. При дальнейшем развитии обращала на себя внимание неоднородность гибридов по форме желтка (у одних он еще шаровидный, у других более

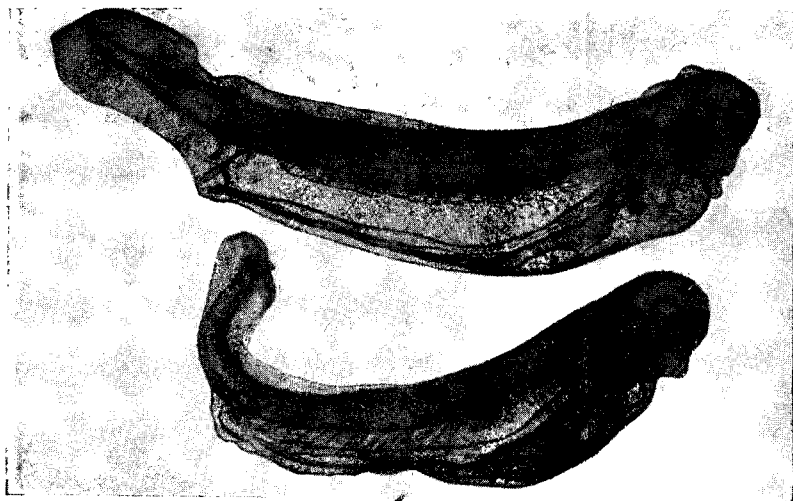


Рис. 36. Красноперка × сазан Личинки в возрасте 8 суток

или менее вытянутый, грушевидный), а также по форме тела зародыша и по числу сегментов (16—22). Немало оказалось и уродливых зародышей; некоторые из них расположены несимметрично по отношению к желтку. Задняя часть желтка, как правило, не вытянута в длинный пальцеобразный вырост, а соответственно этому и хвостовой отдел зародыша более или менее недоразвит.

На четвертые сутки развития отмечено движение зародышей; глаза у них сильно пигментированы. На шестые сутки зародыши начали вылупляться (в большинстве случаев пассивно выпадали из оболочек); при этом они имели сильно искривленное тело и более или менее недоразвитый хвостовой отдел; только у некоторых из них, кроме пульсации сердца, наблюдалось и движение крови в сосудах, причем такие изредка пытались плавать, но чаще вращались на дне сосуда или лежали, как и другие, неподвижно. У личинок в возрасте 8 суток желток почти целиком, или в своей большей части, уже резорбирован; кишечник яс-

но виден, но не функционирует; перикардиальная полость раздута; личинки еще прозрачны, но кровообращения в сосудах уже не заметно. Фотография личинок этого возраста представлена на рис. 36. Небольшое количество личинок, достигших этой стадии развития, были зафиксированы.

***Tinca tinca* (L.) ♀ × *Leuciscus cephalus* (L.) ♂**  
**Линь ♀ × голавль ♂**

13 июня 1937 г. был поставлен опыт оплодотворения икры, взятой от только что уснувшей самки линя (около 2000 икринок), спермой голавля, которая сохранялась в течение суток в пробирке, причем сперматозоиды не утратили подвижности. На следующий день мы обнаружили массу отмершей икры, осталось не более 200 живых икринок. К 16 июня число их уменьшилось приблизительно до 100; сформировались зародыши с еще непигментированными глазами. Оболочка икринки очень нежна, легко разрывается при прикосновении иглой, освобождая зародыш. 17 и 18 июня происходило вылупление личинок, как правило, совершенно нормальных. По черным меланофорам, сгруппированным в виде полосы, тянущейся от глаза назад вдоль нижних концов миотомов, гибрид на этой стадии очень напоминает линя. Миотомов 37—38. Грудные плавники у некоторых только что вылупившихся личинок едва заметны, у других совсем отсутствуют; в этом отношении описываемый гибрид сходен с гибридом между линем и красноперкой. По сравнению с одновременно выведенными гибридами линь ♀ × красноперка ♂ и линь ♀ × густера ♂, личинки гибрида линь × голавль отличались большей подвижностью. Все же жизнеспособность их оказалась очень низкой; большинство личинок погибло до превращения в мальков. Стадии вполне сформировавшихся мальков достигли только 5 особей, но и они погибли в возрасте 1½—2 мес. По габитусу эти мальки промежуточны между лнем и голавлем, но более напоминают первого, чем второго. В окраске тела несколько преобладают тона линя. Спинной и анальный плавники закруглены почти так же, как у линя. Вырезка на хвостовом плавнике выражена несколько более, чем у линя. По числу лучей в спинном и анальном плавниках эти пять мальков стоят в среднем также немного ближе к лню, чем к голавлю: у двух из них D III 8, A III 7; у одного D III 8, A II 7 и двух D III 8, A III 8. Рот конечный. Зачатков усиков нет.

***Gobio gobio* (L.) ♀ × *Leuciscus cephalus* (L.) ♂**  
**Пескарь ♀ × голавль ♂**

Опыт этого скрещивания был поставлен 14 мая 1938 г. Эмбриональное развитие до вылупления личинок продолжалось около шести суток при средней температуре 16°. Вылупление контрольных личинок пескаря началось лишь немного ранее. Спустя

сутки по вылуплении, гибридные личинки значительно варьировали по величине грудных плавников, то приближаясь в этом отношении к пескарю (таких большинство), то к голавлю, то занимая срединное положение между ними. Около 70—80% всех вылупившихся личинок оказались уродливыми (аномальная форма желтка, пузыревидные вздутия). У нормальных личинок желток вытянут в длинный пальцеобразный отросток, как и у контрольных личинок пескаря. У ряда личинок наблюдалось нормальное кровообращение; бросалась в глаза крупная величина грудных плавников, в этом отношении гибридные личинки напоминали контрольных личинок пескаря; некоторые из них очень быстро двигались. Непарная плавниковая кайма частично уже редуцировалась. В следующие дни отмечено отмирание личинок. 30 мая живых личинок не осталось. Таким образом, развитие этого гибрида не пошло далее стадии начала превращения личинки в малька.

**Gobio gobio (L.) ♀ × Scardinius erythrophthalmus (L.) ♂**  
**Пескарь ♀ × Красноперка ♂**

25 мая 1938 г. небольшое количество икры (несколько сотен икринок) пескаря было оплодотворено спермой красноперки. Эмбриональное развитие происходило в лабораторных условиях. С первого же дня началась значительная гибель икры. К 28 мая осталось несколько десятков живых икринок, в некоторых из них можно было наблюдать движение зародышей. 30 мая все икринки оказались мертвыми: развитие гибрида не достигло стадии вылупления личинок.

**Gobio gobio (L.) ♀ × Chondrostoma nasus (L.) ♂**  
**Пескарь ♀ × Подуст ♂**

Опыт этого скрещивания был поставлен 10 мая 1938 г. Инкубационный период развития проходил при средней температуре 15°. 18 мая началось вылупление личинок, которые имели более или менее выраженный патологический вид (искривление тела, раздутая перикардальная полость, ненормальная форма желтка, неполное кровообращение); отмечена очень слабая пигментация вдоль нижних концов миотомов и на желтке, а на голове эпидермические железки; грудные плавники заметно уступают по величине таковым пескаря. В следующие дни происходило значительное отмирание личинок. 25 и 26 мая погибли последние из уродливых личинок этого гибрида.

**Gobio gobio (L.) ♀ × Abramis brama (L.) ♂**  
**Пескарь ♀ × Лещ ♂**

Употребленная для этого скрещивания (14 V 1938) сперма леща предварительно сохранялась в течение более суток при комнатной температуре. Быть может, это было причиной того, что

лишь часть (10—15%) икры начала развиваться. Средняя температура за инкубационный период 16°. Большинство личинок вылупилось на шестые сутки развития. Однако среди них почти не было нормальных. Здесь часто наблюдались уродства того же характера, как и у личинок гибридов пескарь ♀ × голавль ♂ и пескарь ? × подуст ♂. От контрольных личинок пескаря эти гибридные личинки отличаются малой величиной грудных плавников. Обращали на себя внимание совершенно черные глаза. С каждым днем количество живых личинок уменьшалось вследствие их гибели. Лишь единичные экземпляры достигли возраста 13—14 суток.

### **Alburnus alburnus (L.) × Tinca tinca (L.)**

#### **Уклея × линь**

Об этом гибриде в литературе никаких сведений нет. Нами выполнены оба реципрокные скрещивания уклеи и линя. 13 июня 1940 г. икра уклеи была оплодотворена спермой линя. В отличие от гибрида между красноперкой и линем, при развитии которого наблюдалась массовая гибель зародышей и личинок, гибрид уклеи ♀ × линь ♂ оказался вполне жизнеспособным; эмбриональное и постэмбриональное развитие его проходило нормально. В течение первого года гибридное потомство содержалось сначала в аппаратах Сес-Грина и позднее в аквариумах. 4 июня 1941 г. 110 экз. гибрида, имевших длину 3,3—4,8 см, были посажены в Ново-Животинновский пруд. 20 октября из этого пруда было выловлено 88 гибридов, выросших до длины 9—12 см.

Для сравнения гибрида с исходными видами в один аквариум было посажено совместно по 15 штук уклеи, линя и гибрида приблизительно одинаковых размеров. При этом наблюдалось неодинаковое поведение указанных форм: уклеи отличалась наибольшей быстротой движений и держалась ближе к поверхности воды, чем линь, который находился чаще всего на большой глубине и даже у самого дна, плавая медленнее. Что касается гибрида, то в отношении уровня воды, на котором он преимущественно держался, а иногда и в отношении быстроты движений казался его промежуточный характер. Надо, однако, заметить, что это относится лишь к большинству особей, имевших тенденцию собираться стайками, но отдельные особи постоянно нарушали указанное распределение.

Морфологические признаки, исследованные у двухлеток гибрида, таковы. По общему внешнему виду гибрид является промежуточным между исходными видами. Тело его не столь удлиненное, как у уклеи; высота тела содержится в длине (без С) в среднем 3,75 раза; такое отношение встречается лишь у широкой (озерной) морфы уклеи (Берг, 1933). Рот конечный, обращен-

ный вверх, почти столь же большой, как у уклей. Усики в углах рта, в отличие от линя, не имеются. Чешуя значительно крупнее, чем у линя, но все же несколько уступает по величине чешуе уклей. В окраске гибрида сочетаются признаки исходных видов. Голова сверху темная; спина не столь темнозеленая, как у линя, а несколько светлее; на боках к серебристости уклей присоединяется легкий зеленоватый отлив линя. Плавники светлее, чем у линя; брюшные плавники, анальный, а нередко и хвостовой (его нижняя лопасть) окрашены в слабый желтовато-оранжевый цвет; спинной плавник наиболее темный. Как известно, у линя плавники закругленные, а у уклей более или менее заостренные; гибрид и в этом отношении промежуточен: его спинной плавник закруглен, но не в такой степени, как у линя; все же он значительно отличается от усеченного спинного плавника уклей; анальный плавник гибрида в большинстве случаев закругленный, а у некоторых экземпляров приближается к усеченному, но не бывает выемчатым, как у уклей; выемка хвостового плавника выражена несколько слабее, чем у уклей, но значительно сильнее, чем у линя. *D* начинается у линя над задним краем основания *V*, а у уклей немного более позади; гибрид по этому признаку также в общем промежуточен, причем отдельные экземпляры варьируют, уклоняясь в сторону то одного, то другого исходного вида. Грудные плавники, как правило, доходят до брюшных, а последние — до анального отверстия. Впереди ануса имеется киль, почти весь покрытый чешуей.

*D* III—IV 8—9, *A* III—IV (8) 9—11 (12), *l.l.*  $59 \frac{12-15}{7-9} 71$ , *d.ph.* 2.5—5.1, 1.5—5.1, 1.5—4.1, 3.4—5, 5—5.2, 1.5—5, 5—5.1

Из меристических признаков у наибольшего числа экземпляров, а именно у 86, было определено количество лучей в спинном и анальном плавниках. Формулы их для гибрида и (по Бергу) для исходных видов приведены в табл. 36.

Таблица 36

Название рыбы	<i>D</i>	<i>A</i>
Уклей . . . . .	III—IV (7) 8 (9)	III (14) (15) 16—19 (20)
Уклей × лень . . . . .	III—IV 8—9	III—IV (8) 9—11 (12)
Лень . . . . .	III—IV 7—9	III—IV 6—8

Из 86 экз. гибрида в спинном плавнике мы нашли у 70 экз. по 3 неразветвленных луча и у 16 по 4, а разветвленных лучей у 62 экз. по 8 и у 24 по 9. Таким образом, у гибрида, как и у исходных видов, преобладает 8 разветвленных лучей в *D*.

В анальном плавнике у 53 экз. гибрида оказалось по 3 неразветвленных луча и у 33 по 4. Число разветвленных лучей в А варьирует так:

Таблица 37

Число разветвленных лучей в А	8	9	10	11	12	М	n
Число особей гибрида . . . . .	2	25	45	12	2	9.84	86

Сравнивая пределы колебаний числа разветвленных лучей в А (табл. 36), мы видим, что гибрид, занимая промежуточное место между исходными видами, стоит значительно ближе к линю, чем к уклее.

По 12 экз. установлена формула  $l.l. 59 \frac{12-15}{7-9} 71$  (чаще всего  $l.l. 62-68$ ). По этой формуле гибрид является промежуточным, но не занимает срединного положения между исходными видами, а более близок к уклее, чем к линю.

Глоточные зубы, исследованные только у 9 экз. гибрида, сильно варьируют: 2.5—5.1 (2 экз.), 1.5—5.1 (2), 1.5—4.1, 3.4—5, 5—5.2, 1.5—5 и 5—5.1. Для уклей, как известно, наиболее характерна формула 2.5—5.2, у линя (по нашим данным) чаще всего встречается 5—4, реже другие, также однородные формулы (4—5, 5—5), а у гибрида (за исключением одного экземпляра с формулой 3.4—5) мы имеем промежуточные формулы с двурядным расположением зубов или с обеих сторон, или только с одной. По форме зубы гибрида также промежуточные, но немного более сходны с зубами уклей, чем линя; коронки их как бы срезаны, имеют желобки и слабую зазубренность; вершины зубов загнуты в ясно выраженные крючки.

Рассмотренные нами признаки гибрида можно подразделить на 3 категории: 1) признаки, по которым он занимает промежуточное место между исходными видами, заметно не уклоняясь в сторону того или другого из них; сюда относятся общий внешний вид, окраска, форма плавников и глоточные зубы; 2) признаки, по которым гибрид уклоняется в сторону уклей: формула боковой линии, строение рта, отсутствие усиков и 3) признак, сближающий гибрида с линем: число лучей в анальном плавнике.

Итак, у гибрида, при его общем промежуточном характере, мы устанавливаем несколько большее сходство с уклеей, чем с линем. Едва ли было бы правильно объяснить это матроклинным характером наследования. Более вероятно, что здесь проявляется общая закономерность, согласно которой признаки, филогенетически более новые, признаки, по которым тот или иной вид наиболее уклонился в сторону от предков, выражены у гибридов в ослабленной степени, а могут и отсутствовать. К таким призна-

кам в данном случае можно отнести: очень малую величину чешуи линя и соответствующую формулу боковой линии, по которой линь резко выделяется из ряда других карповых рыб, а также и его усики. Возможно, что и уклон гибрида в сторону уклей по числу разветвленных лучей в *A* сбъясняется тем, что меньшее число этих лучей у линя является более примитивным состоянием, чем большее число их у уклей.

В результате реципрокного скрещивания линь ♀ × уклей ♂ нам не удалось получить жизнеспособных гибридов. Опыт этого скрещивания был поставлен дважды (12 и 14 июня 1938 г.). В

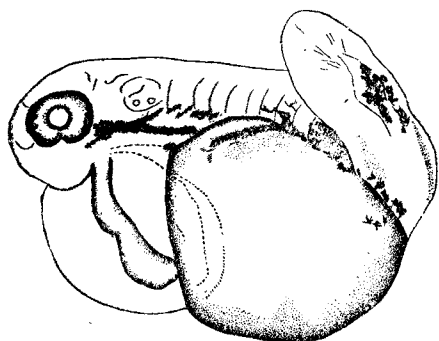


Рис. 37. Линь × уклей. Уродливая личинка в возрасте 5 суток.

том и другом случае получились сходные результаты. Дробление большинства икринок совершалось неправильно: лишь изредка попадались нормальные бластодиски в стадии морулы. В период гастрюляции наблюдалась массовая гибель икры (свыше 90%). Дальнейшее развитие немногочисленных икринок, как правило, шло также ненормально, в результате чего получались уродливые малоподвижные зародыши.

Только единичные экземпляры имели нормальный вид. Интересно отметить, что у них эпидермические железы (особенно на голове) более многочисленны, чем у уродливых. У вылупившихся немногочисленных личинок бросались в глаза следующие аномалии: искривление тела, недоразвитие хвоста и чрезмерное увеличение перикардальной полости (рис. 37); по пигментации они более напоминали линя, чем уклей. Вскоре после вылупления эти патологические личинки погибали, и лишь наиболее нормальные из них прожили несколько дней.

***Alburnus alburnus* (L.) ♀ × *Blicca bjoerkna* (L.) ♂  
Уклей ♀ × густера ♂**

Об этом гибриде мы знаем еще очень мало. Зибольд (1863) описал его под названием *Bliccopsis alburniformis* по одному экземпляру из Германии, у которого он нашел *D* III 8, *A* III 19, *l.l.*  $47 \frac{8}{4}$ , *d.ph.* 2.5—5.2. Кнауце (1895, 1896) сообщил о том, что вблизи Берлина *Bliccopsis alburniformis* встречается довольно часто, но ограничился лишь очень кратким его описанием, причем отметил *A* III 17—20, *l.l.*  $47 \frac{8}{4}$ —49, *d.ph.* 2.5—5.2,

2.5—5.1 и 1.4—4.1. Баде (1901) указал для этого гибрида. А III 17—21, *d.ph.* наиболее 1.4—4.1 и очень редко 2.5—5.1. По мнению Берга (1933), имеющийся в Зоологическом музее Академии Наук экземпляр, добытый И. Д. Кузнецовым в Волге, возможно, представляет помесь уклей и густеры (А III 20, *l.l.* 46, *d.ph.* 2.5—5.1, высота тела составляет 32 % его длины).

Нами этот гибрид был выведен в 1940 г. путем оплодотворения икры уклей спермой густеры. В течение около одного года молодь содержалась сначала в аппаратах Сес-Грина и позднее в аквариуме. На вегетационный период 1941 г. маленькие рыбки, достигшие длины всего тела до 4—5 см, были посажены в Ново-Животинновский пруд, где за период около 3<sup>1</sup>/<sub>2</sub> месяцев выросли до размеров 10—14 см и были собраны при осеннем облове пруда в количестве 249 экз. Наиболее крупные из них были обработаны биометрически, результаты чего, к сожалению, не сохранились. Поэтому мы располагаем лишь данными по меристическим и некоторым внешним признакам этого гибрида.

В 1945 г. это же скрещивание было повторено. У части выведенных мальков определено число лучей в спинном и анальном плавниках.

Полученные нами для этого гибрида формулы меристических признаков таковы: *D* III (7) 8, *A* III (16) 17—20 (21), *l.l.*  $45 \frac{8-9}{4}$  49, *sp.br.* 18—22, *vert.* 41—42. *d.ph.* 2.5—5.2, 2.5—5.1, 1.5—5.1 и др.

По общему внешнему виду и по высоте тела гибрид более сходен с уклейей (особенно с *m. lacustris*), чем с густерой. Рот конечный, у большинства слегка направленный вверх; в этом отношении гибрид напоминает уклейю, значительно отличаясь от густеры с ее полунижним ртом. Как у исходных видов, так и у гибрида имеется киль, не покрытый чешуей. Чешуя — несколько более плотно сидящая, чем обычно у уклей.

Число лучей в спинном и анальном плавниках было подсчитано у 247 двухлеток (скрещ. 1940 г.) и у 50 мальков (скрещ. 1945 г.). Число лучей в спинном плавнике определяется формулой *D* III (7) 8; 7 разветвленных лучей мы встретили только у 3 из 247 и у 2 из 50 экз. Не оказалось ни одного экземпляра с 9 разветвленными лучами в этом плавнике, между тем как такое число, хотя и очень редко, но все же встречается у каждого из исходных видов. Однако и у последних значительно преобладает 8 лучей.

Изменчивость числа разветвленных лучей в анальном плавнике у гибридов представлена в табл. 38.

По среднему числу разветвленных лучей в *A* гибрид (18, 82) занимает промежуточное место между уклейей (17, 52) и густерой (21, 46), но ближе к первой, чем ко второй (см. также табл. 40).

Таблица 38

Число разветвленных лучей в А	16	17	18	19	20	21	М	п
Число особей (скрещ. 1940 г.)	4	22	68	102	48	3	18,71	247
Число особей (скрещ. 1945 г.)		1	4	25	17	3	19,34	50
Суммарно	4	23	72	127	65	6	18,82	297

Аномалии в строении разветвленных лучей анального плавника, отмеченные у гибрида уклея×красноперка, встречаются и у гибрида уклея×густера, но у последнего они более часты и несколько разнообразнее. Из 247 экз. такие аномалии найдены у 13. Чаще всего два соседних луча, вполне ясно обособленных друг от друга в проксимальных частях, сливаются своими дистальными частями; иногда это слияние ограничивается только дистальной половиной лучей, но в других случаях оно захватывает и большее протяжение, а в одном случае два луча слились почти на всем протяжении, в результате чего получился один луч с двумя основаниями. У одного экземпляра один из лучей, начиная с половины своей длины, делится на две ветви, расходящиеся в дистальном направлении и сливающиеся с соседними лучами. В связи с указанными аномалиями некоторые лучи искривлены, а у 2 экз. мы наблюдали крайне тонкие, нитевидные лучи. В ряде случаев аномалиям в строении лучей соответствуют резкие отклонения от нормы и в кровеносной системе плавника. Ненормальности в строении лучей спинного плавника гораздо более редки и более просты.

При определении числа лучей в плавниках экземпляры с аномальными лучами в счет не принимались.

Данные по формуле боковой линии, по числу жаберных тычинок и по числу позвонков, которыми мы располагаем только для шести экземпляров, приведены в табл. 39.

Таблица 39

№ экз.	Признаки					
	1	2	3	4	5	6
Формула <i>ll</i>	$46 \frac{8}{4} - 47$	$45 \frac{8}{4} - 46$	$46 \frac{8\frac{1}{2}}{4} - 47$	$49 \frac{9}{4} - 47$	$48 \frac{8}{4} - 47$	$47 \frac{8}{4} - 47$
Число жаберных тычинок	19—21	19—18	21—20	20—20	22—22	21—20
Число позвонков	42	41	40	41	42	41

Туловищных позвонков 20—21 и хвостовых 20—22.

Глоточные зубы исследованы у 13 экз., причем найдены следующие их формулы: 2.5—5.2 (5), 2.5—5.1 (2), 1.5—5.1 (2), 1.5—5.2 (1), 2.6—6.1 (1), 2.5—4.2 (1), 5—5.1 (1). В большинстве случаев зубы на вершинах загнуты в крючки и имеют слабо выраженную зазубренность; в этом отношении они более сходны с зубами уклей, чем густеры.

Изложенные данные указывают на то, что у этого гибрида признаки уклей доминируют над признаками густеры (габитус, строение рта, число разветвленных лучей в *A*, формула *II*, глоточные зубы). Число лучей в *D* и *A* из 297 экз. гибрида только у 6 (с 21 разветвленными лучами в *A*) выходит за пределы колебаний их числа у уклей. Формула *II*, определенная нами только у 6 экз. гибрида, вполне покрывается формулой *II* уклей. Наиболее часто встречающаяся у гибрида формула глоточных зубов 2.5—5.2 характерна и для уклей. По числу жаберных тычинок указанные 6 экз. гибрида также неотличимы от уклей. Отсюда мы приходим к выводу, что некоторое количество экземпляров гибрида по внешнему виду и по важнейшим меристическим признакам может быть ошибочно принято за чистую уклей, особенно за ее высокотелую морфу (*m. lacustris*), к которой гибрид очень близок и по высоте тела.

Интересно было бы подвергнуть специальному исследованию с этой точки зрения указанную морфу уклей, тем более что в некоторых местах (оз. Ильмень, р. Мста, басс. Днепра) она встречается наряду с обычными уклейками (Берг, 1933).

Дрягин (1933) нашел один экземпляр уклей из Белоозера (басс. Шексны) с 22 разветвленными лучами в *A* и высказал предположение, не гибрид ли это уклей с густерой, хотя по остальным признакам он не отличается от высокотелой морфы уклей. Однако, судя по числу разветвленных лучей в *A* (22), которое ни разу не встретилось у выведенного нами гибрида, надо считать более вероятным, что этот экземпляр представляет собой гибрида от скрещивания уклей с одним из видов рода *Abramis*.

### ***Alburnus alburnus* (L.) ♀ × *Abramis brama* (L.) ♂**

Укляя ? × Лещ ♂

Гибрида между уклейей и лещом описал Оттерштрём (1923) по одному экземпляру из Дании, отметив у него *D* 11, *A* 22, *II*. 54—55, *d.ph.* 1.5—5.1, частично зазубренные. Тело удлиненное. Берг (1933), не находя значительных отличий этого экземпляра от уклей, полагает, что его гибридную природу нельзя считать окончательно установленной.

Этот гибрид выведен нами в 1940 г. одновременно с только что описанным гибридом укляя × густера. Условия выращивания того и другого гибрида были очень сходны (в течение первого го-

да в аппаратах Сес-Грина и в аквариумах, а на второе лето в опытном пруду). Осенью 1941 г. гибрид уклея×лещ достиг приблизительно тех же размеров (10—14 см), что и гибрид уклея×густера, и был собран в количестве 126 штук.

Выращенные нами двухлетки этого гибрида описываются на основании лишь части материалов по их исследованию, которые удалось сохранить.

По габитусу и этот гибрид (как и уклея×густера) более напоминает уклею, нежели леща. Рот у него конечный, часто слегка обращенный кверху. Имеется киль, не покрытый чешуей.

$D$  (II) III (7) 8—9,  $A$  III 17—21 (22),  $l.l.$  49  $\frac{9-10}{4-5}$  53,  $d.ph.$  1.5—5, 5—5.1, 1.5—5.1, 2.5—5.1, 2.5—5.2.

Число лучей в  $D$  и  $A$  определено у 118 экз. гибрида, причем у значительного большинства оказалось  $D$  III 8; только у 2 экз. мы встретили по 2 неразветвленных луча, а разветвленных у 4 оказалось по 7 и у 12 по 9. Таким образом, у гибрида мы наблюдаем резко выраженное преобладание 8 разветвленных лучей в  $D$  (над 7 и 9), что характерно и для уклеи; у леща, наоборот, 9 лучей преобладает над 8 (очень редко 10).

Таблица 40

Число разветвленных лучей в  $A$

Варианты Название рыб *	Число разветвленных лучей в $A$													$M$	$n$	
	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28			
Уклея . . . . .	7	19	17	5	2										17,52	50
Уклея × густера . . . . .	4	23	72	127	65	6									18,82	297
Уклея × лещ . . . . .		6	22	40	37	12	1								19,25	118
Густера . . . . .				2	26	41	43	18	4						21,46	134
Лещ . . . . .									5	16	21	7	1	25,66	50	

В табл. 40 сопоставлены гибриды уклея×густера и уклея×лещ друг с другом и с исходными видами в отношении изменчивости числа разветвленных лучей в анальном плавнике.

Из таблицы ясно видно, что по вариационному ряду и по  $M$  гибрид уклея×лещ далеко не настолько значительно отличается от гибрида уклея×густера, как лещ от густеры. Кроме того, сравнение средних ( $M$ ) показывает, что каждый из этих гибридов по числу разветвленных лучей в  $A$  ближе к тому исходному виду, у которого это число меньше, т. е. к уклее, чем к густере или лещу. Особенно бросается в глаза этот сдвиг в сторону уклеи у гибрида уклея×лещ: по среднему числу гибрид (19,25) отличается от уклеи (17,52) на 1,73, а от леща (25,66) на 6,41. Модальная величина (19) у обоих гибридов тождественна.

Что касается других меристических признаков гибрида уклей×лещ, то мы располагаем лишь следующими данными по формулам боковой линии и глоточных зубов (табл. 41).

Таблица 41

№ экз	1	2	3	4	5	6
Признаки						
Формула <i>ll.</i>	$52 \frac{10}{4\frac{1}{2}} 52$	$49 \frac{9}{4} 51$	$53 \frac{10}{5} 52$	$51 \frac{9}{4} 49$	$53 \frac{10}{5} 52$	$52 \frac{9\frac{1}{2}-10}{4\frac{1}{2}-5} 51$
Формула глоточных зубов	1.5 — 5	2.5 — 5.1	5 — 5.1	2.5 — 5.2	1.5 — 5.1	1.5 — 5

По форме глоточные зубы гибрида более сходны с зубами уклей, нежели леща; зубы длинного ряда в большинстве случаев зазубрены и имеют слабо выраженные крючки.

Сказанное о доминировании признаков уклей у гибрида уклей×густера относится в некоторой мере и к гибриду уклей×лещ; особенно ясно выражено это доминирование в наследовании числа разветвленных лучей в анальном плавнике.

Описанный Букиревым (1948) 1 экз. искусственно полученного гибрида лещ♀×уклей♂ по форме рыла и по меристическим признакам также ближе к уклее, чем к лещу.

### *Blicca bjoerkna* (L.)×*Tinca tinca* (L.) Густера×лещ

4 июня 1936 г. икра густеры была оплодотворена спермой линя. Инкубационный период продолжался около 4 суток при средней температуре 18°. Только что вылупившиеся личинки выглядели вполне нормальными. Они были еще очень слабо пигментированы; имелись лишь светлосерые меланофоры, редко разбросанные между миотомами и желтком; но глаза стали уже темносерыми; наблюдалось интенсивное кровообращение во всем теле. 11 июня очень подвижные личинки сохраняли нормальный вид; желток уже в значительной степени рассосался, но пищеварительный тракт не функционировал, хотя нижняя челюсть стала слегка подвижной. Образовалась характерная для линя полоса пигментных клеток вдоль нижних концов миотомов. Сомитов 40—42 (24—26 туловищных и 15—17 хвостовых). На этой стадии развития около 700 личинок этого гибрида были посажены в маленький опытный прудик рыбхоза «Нива». Однако ни во время пробных обловов, ни при осеннем спуске этого прудика не удалось выловить ни одного малька. Вероятно, эта молодь была истреблена хищниками до превращения личинок в мальков.

13 июня 1937 г. был поставлен опыт реципрокного скрещивания самки линя с самцом густеры. Молок было настолько мало, что пришлось прибегнуть к получению их путем вскрытия рыбы. Спустя 30 часов по оплодотворении, 90% икры оказалось погибшей; в живых икринках сформировались зародыши с ясно различимыми сомитами (температура воды 19—20°). В возрасте немного более 2 суток наблюдалось слабое движение зародыша. К концу третьих суток по оплодотворении можно было видеть

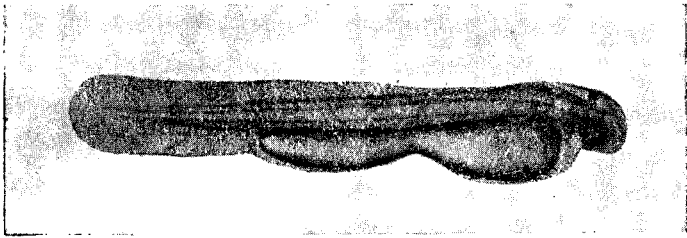


Рис. 38. Линь × густера. Только что вылупившаяся личинка (спустя 5 суток по оплодотворении).

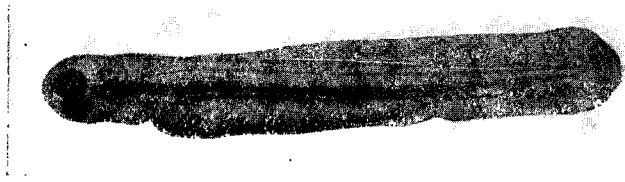


Рис. 39. Линь × густера. Личинка в возрасте 7 суток.

энергичное движение зародыша с сильно удлившимся хвостом и еще совсем непигментированными глазами. 18 июня отмечено вылупление личинок, из которых большинство выглядели нормально, хотя немало было и уродливых. У последних пигментация или очень слабо выражена, или совсем отсутствует. Многие из ненормальных экземпляров очень напоминали уродцев гибрида линя ♀ × карась ♂, подробно описываемых мною ниже. У нормальных личинок (рис. 38) наблюдалась более или менее выраженная характерная для личинок линя пигментная полоса, идущая вдоль нижних концов миотомов. 20 июня отмечено, что гибридные личинки очень варьируют по характеру пигментации; некоторые, кроме указанной пигментной полосы, имеют еще и меланофоры, расположенные одиночно или рядами по боку и вдоль спины, и в этом отношении более или менее приближаются к личинкам густеры; у других здесь пигментации почти нет (рис. 39), вследствие чего они очень близки к ли-

чинкам лия. В следующие дни личинки гибрида постепенно погибали, и к последним числам июня оставались живыми лишь единичные экземпляры, ни одного из которых не удалось довести до стадии вполне сформированных мальков.

***Blicca bjoerkna* (L.) × *Abramis brama* (L.)**  
**Густера × лещ**

Относительно нахождения этого гибрида в природе мы имеем крайне мало достоверных данных. Рузский (1894) высказал лишь осторожное предположение о том, не является ли таким гибридом найденный им в Волге, близ Казани, экземпляр, у которого оказалось  $D$  III 9,  $A$  III 25,  $l.l.$  55 и  $d.ph.$  1.5—5.1. Кнауте (1896) описал 6 экземпляров гибрида между густерой и лещом из Германии (окрестности Берлина), указав у них  $D$  III 8,  $A$  III 20—25,  $l.l.$  48  $\frac{10-12}{6-7}$  51,  $d.ph.$  1.5—5.2. (2 экз.), 1.5—5.1, 2.5—5.2, 5—5.1, 2.5—5.1. По сообщению Мика и Брайер (1928), гибрид между густерой и лещом, найденный в Нейзидлерском озере (Венгрия), по внешнему виду и по окраске не отличается от леща, но глоточные зубы 1.5—5, реже 1.5—5.1, указывают на его гибридную природу. Лукаш (1933) описал 7 экземпляров рыб из р. Кобры (приток Вятки) как „вариацию мутационного характера“ леща. Формула их такова:  $D$  III 9,  $A$  III 23—26,  $l.l.$  50—54,  $sp.br.$  20—25 и  $d.ph.$  1.5—5 (5 экз.), 1.5—5.1 (1 экз.), 5—5.1 (1 экз.). По пластическим признакам все они неотличимы от леща. Берг (1933) считает их за помесь между густерой и лещом. Казанский (1937) путем искусственного оплодотворения икры получил мальков гибрида лещ♀ × густера♂, у которых нашел  $D$  III 8—10,  $A$  III 23—26.

10 мая 1933 г. нам удалось осуществить оба реципрокные скрещивания между густерой и лещом. Первые месяцы развитие и рост молоди проходили в аппаратах Сес-Грина, а в дальнейшем в течение ряда лет потомство от этих скрещиваний содержалось в аквариумах.

Значительное замедление роста гибридов в аквариумных условиях специфически сказалось на габитусе: тело у них относительно длиннее и ниже, а голова и глаза крупнее, чем у густеры и у леща (рис. 40). По окраске оба реципрокные гибрида ближе к лещу, чем к густере. Рот полунижний (или, как исключение, конечный); вершина его расположена на урвне нижней четверти диаметра глаза. Имеется киль, не покрытый чешуей. Грудные плавники заходят за основание брюшных, а последние доходят до анального плавника.

На основании измерений 8 более крупных (с длиной всего тела 11—13 см) экземпляров гибрида густера♀ × лещ♂ в воз-

расте около  $3\frac{1}{2}$  лет установлены следующие средние индексы ряда пластических признаков: в % длины тела (без *C*) — антедорсальное расстояние 51,7, длина хвостового стебля 13,2, наибольшая высота тела 31,3, наименьшая высота тела 10,9, длина головы 27,1 диаметр глаза 9,2, высота *D* 27,7, высота *A* 18,1, длина *P* 21,5, длина *V* 19,9, длина верхней лопасти *C* 29,9, длина нижней лопасти *C* 33,3.

44 экз. гибрида густера ♀ × лещ ♂ и 23 экз. гибрида лещ ♀ × густера ♂ в возрасте 1—5 лет (длиной до 13 см) были исследованы в отношении числа лучей в спинном и анальном плавниках и формулы глоточных зубов. Кроме того, число лучей в *D* и *A*

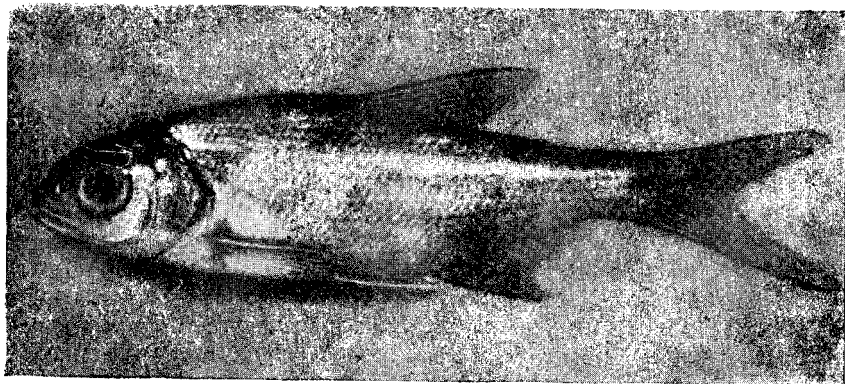


Рис. 40. Густера × лещ в возрасте около  $3\frac{1}{2}$  лет. *L*—124 мм.

было установлено у 25 экз. выведенного повторно в 1945 г. гибрида густера × лещ. Формула *l.l.* и число жаберных тычинок были определены у 10 из тех же 44 экз. гибрида густера × лещ (скрещ. 1933 г.). На основании исследования этих признаков можно дать следующую краткую характеристику, общую для обеих реципрокных форм гибрида: *D* III 8 (9), *A* III (20) 21—25 (26) (27), *l.l.*  $48 \frac{10-12}{5-7}$  53, *d.ph.* (наичаще) 1.5—5.1, 1.5—5, 5—5.1, *sp.br.* 18—22.

В спинном плавнике у той и другой формы гибрида значительно преобладает 8 разветвленных лучей (признак густеры) над 9; из 44 гибридов густера × лещ только у трех оказалось по 9 лучей, а из 23 гибридов лещ × густера — только у 2; из 25 гибридов густера × лещ, выведенных в 1945 г., у 4 оказалось по 9 лучей, а у остальных по 8. Также по 8 разветвленных лучей в *D* указывает Кнауце у всех описанных им экземпляров этого гибрида. Напротив, у всех 7 экз., описанных Лукашом, оказалось по 9 лучей (число, преобладающее у леща). Казанский из 21 экз. мальков гибрида указывает у 5 по 8, у 14 по 9 и у 2 по 10 лучей в *D*.

В отношении числа разветвленных лучей в анальном плавнике наши гибриды, исходные виды, а также и гибрид Казанского сопоставлены в табл. 42, причем для удобства сравнения по данным этого автора составлен вариационный ряд и вычислена  $M$ .

Таблица 42

Число разветвленных лучей в А

Название рыбы	Варианты										$M$	$n$
	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28		
Густера . . . . .	2	26	41	43	18	4	—	—	—	—	21,45	134
Густера × лещ (1945 г.) . . . . .	—	1	9	12	3	—	—	—	—	—	21,68	25
Густера × лещ (1933 г.) ( $M_1$ ) . . . . .	—	2	7	20	10	4	1	—	—	—	22,23	44
Лещ × густера (1933 г.) ( $M_2$ ) . . . . .	—	—	1	2	4	10	2	3	1	—	24,00	23
Лещ × густера (по Казанскому)	—	—	—	—	5	6	8	2	—	—	24,33	21
Лещ . . . . .	—	—	—	—	—	5	16	21	7	1	25,66	50

$$M_1 = 22,23 \pm 0,16; \sigma_1 = \pm 1,04; C_1 = 4,7$$

$$M_2 = 24,00 \pm 0,29; \sigma_2 = \pm 1,38; C_2 = 5,8$$

$$M_{diff} = 5,3$$

Величина  $M_{diff}$  дает основание считать достоверным различие по числу разветвленных лучей в А между реципрокными формами этого гибрида. По средним и модальным величинам данного признака эти формы отличаются между собой матроклинно: гибрид густера×лещ по среднему числу лучей (22,23) ближе к густере (21,45), чем к лещу, а гибрид лещ×густера (24,00) ближе к лещу, чем к густере. У первого из этих гибридов и у густеры модальная величина (22) совпадает, тогда как у второго эта величина (24) сдвинута в сторону леща (26). Полученный Казанским гибрид лещ×густера в сравнении с соответствующим из наших реципрокных гибридов сдвинут еще немного более в сторону леща и по модальной (25), и по средней величине (24,33). Выведенный нами в 1945 г. гибрид густера×лещ по среднему числу разветвленных лучей в А (21,68) стоит еще ближе к густере, чем соответствующий гибрид 1933 г.

Из 67 экз. обоих реципрокных гибридов у 8 наблюдались аномалии в строении разветвленных лучей спинного и анального плавников, аналогичные описанным выше для гибрида уклея×густера. У нескольких экземпляров гибрида густера×лещ отмечено чрезмерное разрастание лопастей хвостового плавника, осо-

бенно нижней, приводившее к более или менее выраженной вуалевостости.

Формула боковой линии (по 10 экз.) такова:  $48 \frac{9-10}{5} 49$ ;  
 $49 \frac{10}{6} 48$ ;  $49 \frac{10}{6} 51$ ;  $50 \frac{11}{6} 50$ ;  $50 \frac{10}{6} 51$ ;  $51 \frac{12}{7} 51$ ;  $51 \frac{11-10}{6} 52$ ;  
 $52 \frac{11}{6} 52$ ;  $52 \frac{12}{7} 52$ ;  $53 \frac{11}{6} 52$ .

Что касается глоточных зубов, то у 23 гибридов лещ×густера обнаружены следующие их формулы: 1. 5—5. 1 (8), 1. 5—5 (4), 5—5. 1 (3), 2. 5—5. 1 (3), 2. 5—5. 2 (2), 1. 5—5. 2 (1), 2. 6—5. 2 (1), 1. 6—6. 2 (1), а у 44 гибридов густера×лещ: 1. 5—5. 1 (17), 1. 5—5 (6), 5—5. 1 (6), 1. 5—5. 2 (5), 5—5 (2), 5—5. 2 (2), 2. 5—5. 2 (2), 2. 5—5 (1), 2. 5—5. 1 (1), 1. 5—4. 2 (1), 1. 5—4 (1). Таким образом, у того и другого из реципрокных гибридов преобладает двурядное расположение зубов, причем чаще всего встречается формула 1. 5—5. 1, общее число зубов которой является средним арифметическим чисел зубов, представленных формулами, характерными для леща (5—5) и для густеры (2. 5—5. 2). Эти формулы исходных видов встречаются, хотя и редко, и у гибридов. Зубы гибридов на вершинах сильно изогнуты в крючки, а на жевательных поверхностях косо срезаны; некоторые из них слегка зазубрены, чем отличаются от гладких зубов исходных видов.

Число жаберных тычинок (у тех же 10 экз.) варьирует следующим образом: 18—18, 18—19, 20—19, 20—20, 20—20, 21—20, 21—21, 21—21, 20—22, 22—22.

Из приведенных данных явствует, что среди гибридов густера×лещ могут встречаться экземпляры, неотличимые по важнейшим систематическим признакам (число лучей в *D* и *A*, формула *l.l.*, формула глоточных зубов, число жаберных тычинок) от густеры. Из 44 гибридов густера×лещ мы встретили таких два экземпляра. Это и понятно, если принять во внимание, что показатели отдельных меристических признаков гибрида заходят в пределы колебаний их у густеры. Так, формула *D* III 8 (9) у гибрида и густеры совпадает. Из 92 исследованных обоих реципрокных гибридов у 71 оказалось 20—23 разветвленных лучей в *A*, что характерно и для густеры (у остальных 24—27). Из приведенных выше для гибрида десяти формул *l.l.* пять покрываются общей формулой густеры:  $43 \frac{9-10}{4-6} 51$  (Берг, 1949). Из 67 обоих реципрокных гибридов у 4 мы нашли характерную для густеры формулу глоточных зубов 2. 5—5. 2. Число жаберных тычинок из 10 экз. у 8 не выходит за указываемые Бергом пределы вариаций этого признака у густеры 14—21; правда, у исследованных нами 20 экз. густеры (из Подклетненского озера) число жаберных тычинок изменяется в более узких пределах 14—18.

Сказанное в некоторой мере относится и к признакам сходства между гибридом и лещом. Таким образом, мы приходим к выводу, что и среди природных гибридов густеры с лещом могут встречаться особи, которых мы, руководствуясь основными систематическими признаками, можем ошибочно определять как густеру или (значительно реже) как леща, не подозревая их гибридного происхождения.

На основании изучения искусственно выведенных гибридов мы можем подтвердить правильность мнения Берга о том, что указанные выше экземпляры рыб, описанные Лукашом как вариация леща, на самом деле являются гибридами между лещом и густерой.

Что же касается 6 указанных выше экземпляров, описанных Кнаутом, то Берг (1933) лишь 2 из них считает более вероятными гибридами между густерой и лещом, поскольку они имеют  $A III 25$  и  $d.ph. 5-5.1$  и  $2.5-5.1$ , а остальные 4, у которых  $A III 20-24$  и  $d.ph. 1.5-5.1$ ,  $1.5-5.2$  и  $2.5-5.2$ , по его мнению, возможно, являются чистой густерой, так как малые зубы внешнего ряда легко отламываются и, следовательно, там, где Кнауте указывает по одному зубу в этом ряду, на самом деле их могло быть по 2, как у густеры. Надо, однако, заметить, что у этих экземпляров имеются и другие признаки гибридного характера, отличающие их от густеры (11 или 12 чешуй над  $l.l.$ ,  $A III 24$ ). Правда, у них несколько доминируют признаки густеры над признаками леща, но подобное же явление наблюдается и у выведенных нами гибридов между этими видами. Поэтому в данном случае мы более склонны к признанию гибридного происхождения и этих 4 экземпляров.

За ряд лет работы на Подклетненском озере нам попались только 2 экз. гибрида между густерой и лещом. У них были определены следующие признаки: 1)  $D III 8$ ,  $A III 23$ ,  $l.l. 52 \frac{11}{6} 51$ ,  $d.ph. 2.5-5.1$ ,  $sp.br. 19-19$  и 2)  $D III 9$ ,  $A III 24$ ,  $l.l. 50 \frac{11}{6} 50$ ,  $d.ph. 5-5.1$ ,  $sp.br. 21-20$ . Таким образом, у того и другого экземпляра сочетаются признаки густеры и леща.

В природных условиях Волго-Иргизской поймы часто встречаются рыбы, которых рыбаки считают за гибридов между густерой и лещом, о чем мне сообщила А. Н. Яковлева и предоставила в мое распоряжение 2 экземпляра, пойманные в конце мая 1951 г. В результате их обследования нами было установлено следующее: 1) самка с икрой IV-V стадии зрелости (всего 65760 икринок), возраст 4 г., вся длина 32 см, вес 395 г,  $D III 9$ ,  $A III 23$ ,  $d.ph. 1.5-5.1$ ,  $sp.br. 21-21$  и 2) самец с текучими молоками, возраст 4 г., вся длина 32 см, вес 410 г,  $D III 9$ ,  $A III 23$ ,  $d.ph. 1.5-5.1$ ,  $sp.br. 22-21$ . Судя по формуле глоточных зубов, эти экземпляры дей-

ствительно представляют собой гибридов между густерой и лещом.

В заключение надо заметить, что гибрид между густерой и лещом, по сравнению с рядом других гибридов от скрещивания густеры или леща с плотвой, красноперкой и пр., оказался менее вынослив. При аквариумном содержании мальков различных гибридов в одинаково неблагоприятных условиях прежде всего погибал гибрид между густерой и лещом.

***Blicca bjoerkna* (L.) ♀ × *Cyprinus carpio* L. ♂  
Густера ♀ × сазан ♂**

Дневник записей наблюдений над эмбриональным развитием этого гибрида (скрещ. 1934) не сохранился. Имеются лишь рисунки уродливых личинок, проживших несколько суток после вылупления; по телу и желтку этих личинок разбросаны пигментные клетки с неясно выраженным рядовым расположением вдоль спины; глаза сильно пигментированы; в слуховых пузырьках по два отолита; сердце имеет трубнообразный вид; перикардиальная полость пузыревидно раздута; задняя пальцевидная часть желтка укорочена, и соответственно этому хвостовой отдел личинки недоразвит и искривлен; непарная плавниковая кайма также не получила полного развития.

***Abramis brama* (L.) ♀ × *Tinca tinca* (L.) ♂  
Лещ ♀ × линь ♂**

Опыт этого скрещивания был поставлен 11 мая 1933 г. На следующий день большая часть икры (около 90%) оказалась мертвой, а в развивавшихся икринках подходил к концу процесс гастрюляции. 13 мая в живых икринках сформировалось тело зародыша. 14 мая отмечено движение зародышей; у последних ясно выражены зачатки глаз и сегментация тела, но лишь немногие из них имеют нормальный внешний вид. К 16 мая живых икринок не осталось — ни один зародыш не достиг стадии вылупления.

***Abramis brama* (L.) ♀ × *Cyprinus carpio* L. ♂  
Лещ ♀ × сазан ♂**

Это скрещивание (1933 г.) дало также нежизнеспособное потомство, развитие которого ограничилось лишь эмбриональным периодом. Большинство икринок достигли стадии сформировавшихся подвижных зародышей с пигментированными глазами; как правило, эти зародыши были более или менее уродливыми и гибли до вылупления; лишь единичные экземпляры вылупились, но они имели патологический вид и вскоре также погибли.

**Vimba vimba vimba n. carinata (Pallas) ♀ × Leuciscus cephalus (L.) ♂**

**Рыбец ♀ × голавль ♂**

Опыт оплодотворения икры рыбака спермой голавля был поставлен 13 июня 1941 г. (самка рыбака с текущей икрой была поймана в Дону при температуре воды 16,4°). В течение инкубационного периода, продолжавшегося 3½—4 суток, происходила значительная гибель икры. У личинок, спустя 2 суток по их вылуплении, мы отметили 41—42 миотома (26 туловищных и 15—16 хвостовых) и трехрядное расположение меланофоров. В конечном результате этого скрещивания было выращено около 100 гибридных мальков, из них 80 было посажено в пруд, который мы, к сожалению, не имели возможности обловить. Только у 13 мальков было определено число лучей в *D* и *A*. Число разветвленных лучей варьирует так: в *D* у 7 экз. по 8 лучей и у 6 по 9, а в *A* у 4 экз. по 12, у 7 по 13 и у 2 по 14. У 5 экз. гибрида были определены следующие формулы глоточных зубов: у двух по 1.5—5.1 и у остальных трех 1.5—5.2, 5—5.2 и 5—5.1. Из внешних признаков гибридных мальков наше внимание было привлечено относительно большой длиной грудных плавников, которые, в отличие от взрослых родительских видов, доходят до брюшных плавников. В этом, возможно, проявляется возрастная особенность мальков (контроля для сравнения у нас было).

Букирев (1948) описал 1 экз. искусственно полученного гибрида рыбака ♀ × голавль ♂: *L* — 164 мм, возраст 3+, *D* III 9, *A* III 13, *l.l.*, 55  $\frac{9}{5}$ , *d. ph.* 2.5—5.2, отметив у него преобладание материнской наследственности.

**Carassius carassius (L.) × Rutilus rutilus (L.)**

**Карась × плотва**

В 1936 г. нами были выполнены опыты обоих реципрокных скрещиваний между карасем и плотвой. Подробных записей наблюдений над эмбриональным развитием этого гибрида не сохранилось. Поэтому нам приходится здесь ограничиться лишь кратким сообщением о конечных итогах.

В результате скрещивания карась ♀ × плотва ♂ было получено некоторое количество не вполне сформировавшихся мальков (стадия появления закладок непарных плавников). Вырастить их до более позднего возраста не удалось.

Реципрокный гибрид плотва ♀ × карась ♂ по общему характеру развития очень напоминал описанного ниже гибрида лишь ♀ × карась ♂. Как в том, так и в этом случае потомство оказалось нежизнеспособным. Отцовское влияние у уродливых зародышей гибрида плотва × карась обнаруживалось

в более интенсивной, чем у плотвы, пигментации глаз. Единичные из этих зародышей достигли возраста 12 суток, но ни один не выклюнулся.

**Carassius carassius (L.) ♀ × Leuciscus cephalus (L.) ♂<sup>1)</sup>**  
**Карась ♀ × голавль ♂<sup>1)</sup>**

Это скрещивание было произведено три раза. 26 мая 1938 г. икра одной и той же самки круглого карася была оплодотворена частью спермой голавля и частью спермой карася. В опыте скрещивания, в отличие от контроля, наблюдалась значительная гибель икры в течение всего инкубационного периода. 29 мая, сравнивая извлеченных из оболочек гибридных и контрольных зародышей, мы не обнаружили каких-либо отличий между ними; те и другие выглядели сходно по форме желтка, по длине

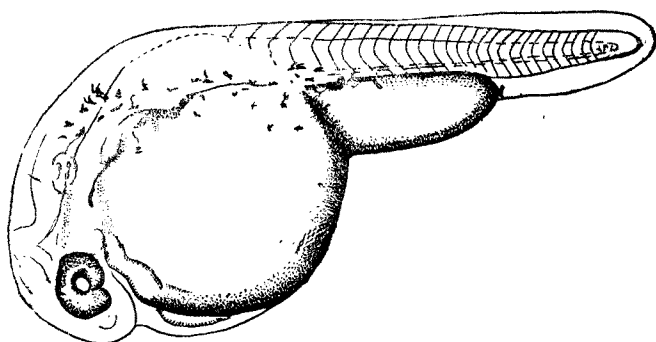


Рис. 41. Карась × голавль. Зародыш, извлеченный из оболочки в начале 4-х суток развития.

хвостового отдела и по пигментации. Один из гибридных зародышей этой стадии развития изображен на рис. 41. 30 мая в обоих опытах вылупились личинки. 1 июня было установлено, что гибридные личинки, по сравнению с контрольными, более разнообразны в морфологическом отношении: некоторые совершенно сходны с контрольными, другие в большей или меньшей степени отличаются от них по более длинному хвостовому отделу тела, по увеличенному (до 15) числу хвостовых сегментов и по слабому развитию подкишечной вены. При этом личинки, сходные с карасевыми, в большинстве случаев имеют нормальный вид, а отличные от последних чаще всего более или менее уродливы. 2 июня была зарисована нормальная «гибридная» личинка с мощно развитой подкишечной веной, неотличимая от контрольной (рис. 42).

Из всех личинок от этого скрещивания мальковой стадии достигли только шесть. У них было определено число лучей в спинном и анальном плавниках: 1) *D* IV 14, *A* III 6; 2) *D* IV 15, *A* III 6; 3) *D* IV 15, *A* III 6; 4) *D* IV 16, *A* III 6;

5)  $D IV 16, A III 6$ ; 6)  $D IV 17, A III 6$ . По внешнему виду эти мальки нисколько не отличались от контрольных мальков карася (рис. 43).

Второй раз опыт этого скрещивания был поставлен 8 июня 1938 г., причем подробных наблюдений над эмбриональным развитием не проводилось. Отмечена также значительная гибель икры и вылупившихся личинок. Удалось вывести всего три малька, у которых были установлены следующие формулы числа лучей в спинном и анальном плавниках, не выходящие за пределы соответствующих формул карася: 1)  $D III 14, A III 6$ ;  $D IV 16, A III 6$  и 3)  $D III 16, A III 7$ . У одного из них были отпрепарированы глоточные зубы, которые по формуле (4—4) и по форме оказались совершенно сходными с таковыми карася.

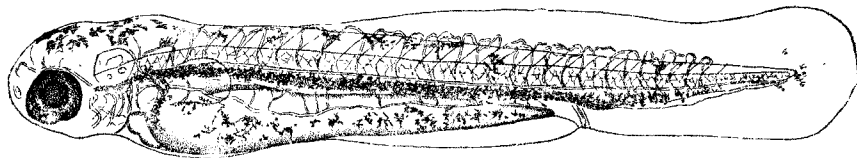


Рис. 42. Карась×голавль. Личинка в возрасте 6 суток.

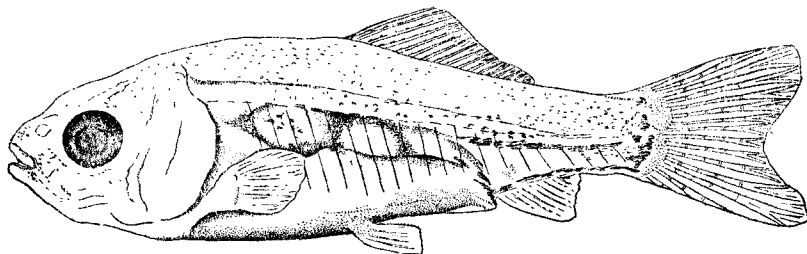


Рис. 43. Карась×голавль. Малек в возрасте 4 недель.

Третий опыт этого скрещивания, поставленный 21 июня 1941 г., дал подобное же потомство, но при этом удалось вывести мальков в более значительном количестве. Большая часть икры, взятая для этого опыта, погибла в течение первых же суток по оплодотворении; развитие остальной ее части привело к образованию зародышей и личинок, которые в своем большинстве оказались патологическими и нежизнеспособными. При этом и в данном случае некоторые из патологических личинок отличались от личинок карася по более длинному хвостовому отделу тела, число сегментов которого достигло до 14, по пигментации и по слабому развитию подкишечной вены. Немногочисленные нормальные личинки были вполне сходны с контрольными личинками карася по короткому хвостовому отделу, по числу сегментов (20—22 туловищных и 10—12 хвостовых), по форме желтка и по характерной для карася мощно развитой подкишечной вене, рас-

положенной на поверхности желтка. В результате этого скрещивания было получено 49 нормальных жизнеспособных мальков, выращенных до размеров 4—5 см, по габитусу несколько не отличавшихся от контрольных карасиков. У всех этих мальков было установлено число лучей в спинном и анальном плавниках, а у 10 из них, кроме того, были определены показатели ряда других меристических признаков. В табл. 43 сопоставлены показатели исследованных признаков: 1) мальков от этого скрещивания, 2) карася — по 25 экз. из Медовского озера поймы верхнего Дона (из этого же озера была поймана самка карася, скрещенная с голавлем) и 3) голавля—по данным Берга (1949).

Таблица 43

Признаки	<i>C. carassius</i> × <i>L. cephalus</i>		<i>C. carassius</i> (Медовское озеро)		<i>L. cephalus</i> (По Бергу)
	крайние варианты	<i>M</i>	крайние варианты	<i>M</i>	
Число лучей в <i>D</i>	III—IV 14—19	16,7	III—IV 16—19	17,2	III 8
Число лучей в <i>A</i>	III 6 (7)	6,0	III (5) 6	6	III (8) 9 (10)
Число позвонков	32—34	32,4	31—34	32,5	—
Число жаберных тычинок	25—29	28,1	28—33	30,4	8—11
Число поперечных рядов чешуй	32—34	33,1	32—35	32,9	43—47
Число чешуй над II	7—8	7,8	7—8	7,9	7—7½
Число чешуй под II	6 (7)	6,9	(6) 7	7,0	3
Формула глоточных зубов	4—4	—	4—4	—	2.5—5.2

Показатели указанных в таблице признаков мальков карася × голавль подходят под формулу, приводимую Бергом для круглого карася: *D* III—IV 14—21, *A* II—III (5) 6—8,

*II*. 32  $\frac{6-8}{(5)6-7}$  36, жаберных тычинок 23—35. Число позвонков у гибридных мальков не выходит за пределы числа позвонков у медовских карасей. У голавля позвонков значительно больше (не менее 42, по нашим определениям на единичных экземплярах). Как видно из табл. 43, интересующие нас мальки в наибольшей степени отличаются от медовских карасей по числу разветвленных лучей в *D* и по числу жаберных тычинок, но и этим отличиям едва ли следует придавать существенное значение (возможно, что формирование жаберных тычинок у исследованных нами мальков еще не закончилось).

Таким образом, во всех трех скрещиваниях лишь незначительная часть потомства чисто матроклинного характера оказывалась жизнеспособной, остальная его часть развивалась ненормально и погибла до или вскоре после вылупления. Естественно-

но возникает вопрос, не представлено ли это потомство двумя разнородными группами особей: патологическими — истинно-гибридными и нормальными — псевдогибридными.

### *Carassius carassius* (L.) × *Scardinius erythrophthalmus* (L.) Карась × красноперка

26 мая 1938 г. икра той же самки карася, которая была использована для скрещивания карась × голавль, была оплодотворена спермой красноперки. Результаты этого опыта оказались в значительной мере сходными с результатами скрещивания карась × голавль. В самом начале развития значительная часть икры погибла; из остальных икринок большинство развивалось ненормально, давая патологических нежизнеспособных зародышей. Вылупление личинок происходило 30 и 31 мая. 2 июня было

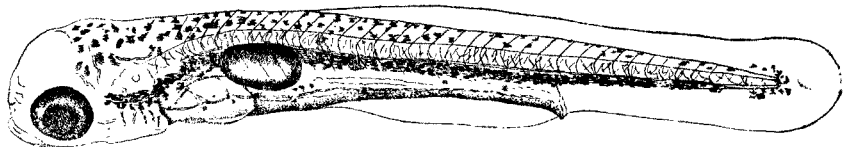


Рис. 44. Карась × красноперка. Десятидневная личинка.

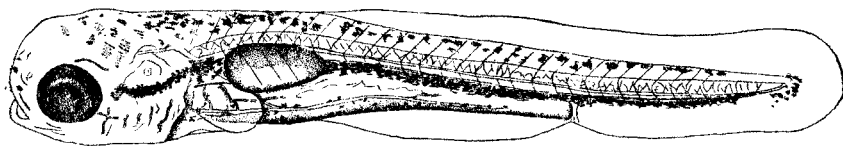


Рис. 45. Карась. Контрольная десятидневная личинка.

установлено, что некоторые из гибридных личинок отличаются от контрольных личинок карася по числу хвостовых сегментов, достигавшему 14 (при общем их количестве 36—37), по форме желтка с более длинным пальцеобразным отростком, по слабому развитию подкишечной вены и по пигментации. В этих признаках, повидимому, проявлялось влияние красноперки. Из просмотренных 5 июня около 25 личинок попались только 2 вполне сходные в морфологическом отношении с контрольными; у тех и других образовался плавательный пузырь, еще неподразделенный на два отдела; также нет существенных отличий в пигментации, кровеносной системе, сегментации и пр. (рис. 44 и 45).

Из всего этого потомства только 4 экз. достигли мальковой стадии; у них были определены следующие формулы числа лучей в спинном и анальном плавниках: 1)  $D$  III 14,  $A$  III 7; 2)  $D$  IV 15,  $A$  III 7; 3)  $D$  III 17,  $A$  III 6; 4)  $D$  IV 17,  $A$  III 6. Эти формулы не выходят за пределы показателей этих признаков у чи-

стого карася. Также и по другим внешним признакам эти мальки не имеют отличий от контрольных мальков карася.

Реципрокное скрещивание красноперка ♀ × карась ♂ дало патологических зародышей, не достигших стадии вылупления.

### *Carassius carassius* (L.) × *Tinca tinca* (L.)

#### Карась × линь

В природных условиях этот гибрид, повидимому, не встречается, по крайней мере в литературе об этом нет указаний.

Казанский (1930) дал краткое описание молоди обеих реципрокных форм этого гибрида, выведенных путем искусственного оплодотворения икры. Среди вылупившихся личинок гибрида *T. tinca* ♀ × *C. carassius* ♂ только немногие имели нормальный вид, большинство же были уродливы, но все они погибли в стадии, когда желток еще не резорбировался. Личинки другой из реципрокных форм *C. carassius* ♀ × *Tinca tinca* ♂ были совершенно нормальными и плавали даже быстрее, чем личинки линя и карася. Молодь этого гибрида (содержавшаяся в аквариуме) достигла возраста 49—70 суток при длине 12,5—13 мм. 70-дневные мальки погибли, зараженные сапролегнией, причем имели сложенные плавники, лучи которых вследствие этого у большинства экземпляров невозможно было просчитать. Для некоторых экземпляров Казанский все же приводит данные о числе лучей *D* и *A* (*D* III—IV 12—21; *A* II—III 5—8), но эти данные не точны, поскольку новообразование лучей в этих плавниках не всегда закончилось.

В течение ряда лет мы ставили опыты обоих реципрокных скрещиваний между линем и карасем. Как в опытах Казанского, так и в наших, гибрид линь × карась развивался ненормально и неизбежно погибал в раннем эмбриональном периоде. Гибрид карась × линь, развивавшийся нормально, был выращен до более позднего возраста, в большем количестве, и поэтому мы имели возможность дать более полную морфологическую характеристику его, чем это сделано Казанским.

Скрещивание карась × линь было выполнено нами 4 раза, причем во всех случаях удавалось выращивать гибридов до стадии более или менее крупных мальков (длиною до нескольких см). Наиболее многочисленное потомство было выведено в 1938 г. Результаты исследования, главным образом, этого потомства и положены в основу описания данного гибрида.

Искусственное оплодотворение икры карася спермой линя было произведено 21 июня 1938 г. Одновременно были поставлены контрольные опыты оплодотворения икры карася и линя. Таким образом, мы имели возможность сопоставлять развитие гибрида с развитием каждого из исходных видов. Во всех трех опытах инкубационный период протекал приблизительно при одинаковых температурных условиях (20,5—22,8°).

Отличия гибрида от исходных видов стали заметными к концу третьих суток развития, незадолго до вылупления личинок. На этой стадии глаза карася, как правило, сильно пигментированы (черные); гибрид по этому признаку несколько варьирует, но в большинстве случаев глаза у него пигментированы слабее (серые), а у линя этого же возраста еще совсем светлые. Пигментация на теле зародыша у гибрида еще заметна, у карася более ясно выражена, а у линя еще отсутствует.

Вылупление личинок началось у гибрида и у карася на четвертые сутки, а у линя в конце третьих суток развития. Только что вылупившиеся личинки сравниваемых форм отличаются между собой по следующим признакам. У карася и у гибрида имеются зачатки грудных плавников, а у линя они отсутствуют, появляясь лишь спустя 1—1½ суток по вылуплении. По характеру и интенсивности пигментации тела гибридные личинки (рис. 46) варьируют, но в общем несколько более сходны с таковыми ка-

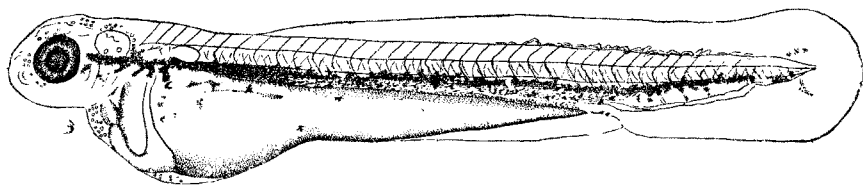


Рис. 46. Карась×линь. Четырехдневная личинка (по оплодотворению).

рася, чем линя. По слабому развитию подкишечной вены гибрид отличается от карася и сходен с линем.

По количеству миотомов личинки гибрида чаще всего являются промежуточными. Так, спустя 4 суток по вылуплении личинок у гибрида 22—25 туловищных и 11—13 хвостовых миотомов, соответственно у карася 21—22 и 11—12 и у линя 25—27 и 13—15. По Казанскому, у 10-дневной (по вылуплении) личинки этого гибрида 23—25 туловищных и 11—14 хвостовых миотомов.

Плавательный пузырь в течение личиночного периода развития у сравниваемых форм остается однокамерным. Лишь позднее, после появления зачатков лучей в спинном и анальном плавниках, он подразделяется на две камеры, что мы наблюдаем у гибрида в возрасте 17—20 суток (по вылуплении), у карася в возрасте 16—18 суток и у линя 21—23 суток.

Спустя немного более месяца по вылуплении мальки гибрида достигли длины 9—13 мм. Таких мальков было выращено (в терях аппаратах Сес-Грина) около 700 штук.

26 июля 300 мальков гибрида были посажены в Ново-Животинновский прудик. Надо сказать, что в этом прудике в течение всего вегетационного периода имелся в избытке планктонный корм для мальков рыб. В первой половине августа прудик был настолько перенаселен планктоном, что это

обстоятельство неблагоприятно отражалось на кислородном режиме. В связи с этим в течение ряда дней мальки постоянно поднимались к поверхности воды.

28 сентября 1938 г. при облове пруда было собрано 146 гибридов-сеголеток длиной 5—8 см; следовательно, около половины особей не выжили. Из выловленных часть (50 экз.) была зафиксирована, остальные в дальнейшем содержались в аквариуме. В середине января 1939 г. большинство из них погибло в течение нескольких дней, вследствие заболевания. Последнее обычно начиналось с плавников, особенно со спинного, который постепенно утрачивал подвижность, причем его спавшиеся вместе лучи прилегали к спине рыбки; кровообращение в плавниках замедлялось и даже совсем прекращалось; нередко на теле и плавниках появлялись кровоподтеки; рыбки становились очень вялыми; многие из них поражались сапролегнией. Только 8 рыбок прожили на несколько месяцев больше остальных, однако и они питались слабо и почти не росли.

Из всего материала по этому гибриду были отобраны 82 более крупных экземпляра наиболее нормального внешнего вида, у которых были измерены длина всего тела, длина тела (без *C*), наибольшая и наименьшая высота тела. Те же признаки были измерены у отобранных из наших ихтиологических сборов 25 карасиков и 25 линьков, по размерам приблизительно соответствующих гибридам. Различные меристические признаки были исследованы на различном числе экземпляров (61—141).

По внешнему виду (форма тела и плавников, окраска, величина чешуй) гибрид, будучи промежуточным, несколько более сходен с карасем, чем с линем. Характерные для линя усики у гибрида отсутствуют.

Прежде чем перейти к рассмотрению отдельных меристических признаков, приводим установленные нами формулы:  $D$  (II) III—IV (V) (11) 12—15 (16, 17, 18);  $A$  (I) II—III (IV, V) (5) 6—9 (10);  $l.l$  36  $\frac{7-11}{7-11}$  46;  $d\ ph$  4—4;  $vert.$  (33) 34—37 (38).

Надо заметить, что при исследовании числа неразветвленных лучей в спинном и анальном плавниках подсчитывались не только лучи, находящиеся в самом плавнике, но и те из них, которые почти или совсем скрыты под кожей и поэтому в счет не должны бы приниматься (Правдин, 1939). Мы считали как те, так и другие, поскольку на некоторых экземплярах гибрида очень трудно решить, целиком ли скрыт данный луч под кожей или он отчасти входит в основание плавника.

Как видно из табл. 44, в спинном плавнике значительно преобладают 4 неразветвленных луча, и в этом отношении гибрид стоит немного ближе к карасю, чем к линю.

Число разветвленных лучей в  $D$  у гибридного потомства определялось дважды: 1) у 90 наиболее крупных мальков из 300

Таблица 44

Число неразветвленных лучей в $D$	II	III	IV	V	$n$
Число особей . . . . .	1	38	101	1	141

$$M = 3,72 \pm 0,04; \sigma = \pm 0,47; C = 12,6.$$

Таблица 45

Число разветвленных лучей в $D$	11	12	13	14	15	16	17	18	$M$	$n$
Число мальков ( $M_1$ ) . . . . .	2	25	31	17	7	4	2	2	13,36	90
Число сеголеток ( $M_2$ ) . . . . .	1	45	58	29	6	2	—	—	13,00	141

$$M_1 = 13,36 \pm 0,14; \sigma_1 = \pm 1,43; C_1 = 10,7.$$

$$M_2 = 13,0 \pm 0,08; \sigma_2 = \pm 0,92; C_2 = 7,1.$$

$$M_{diff} = 2,3.$$

перед посадкой их в опытный прудик и 2) у 141 гибрида, выловленных из этого прудика осенью; результаты этих определений привожу в виде вариационных рядов (табл. 45). Обращает на себя внимание то обстоятельство, что у сеголеток, по сравнению с мальками, вариационный ряд сокращен за счет исчезновения вариантов 18 и 17, а вместе с тем уменьшено число экземпляров с 16 и 15 лучами. Таким образом, экземпляры с более длинным многолучевым спинным плавником оказались несколько менее жизнеспособными.

Число разветвленных лучей в  $D$  у линя колеблется в пределах 7—9 (Берг, 1949) и чаще всего равно 8, у карася из бассейна верхнего Дона варьирует в пределах 16—20, а в среднем 17,2—17,5 и у гибрида, как мы видели, варьирует в пределах 11—18, а в среднем 13—13,4. Таким образом, по этому признаку гибрид занимает промежуточное место между исходными видами, но несколько более близок к карасю, чем к линю. Данные Казанского о числе разветвленных лучей в  $D$  близки к нашим, за исключением одного экземпляра, у которого он указывает 21 луч.

В анальном плавнике у гибрида число неразветвленных лучей варьирует следующим образом:

Таблица 46

Число неразветвленных лучей в $A$	I	II	III	IV	V	$n$
Число особей . . . . .	4	32	100	4	1	141

$$M = 3,39 \pm 0,01; \sigma = \pm 0,75; C = 22,1.$$

Этот признак у гибрида значительно более изменчив, чем у исходных видов; у 168 карасей (Подклетненское озеро) мы наблюдали неизменное число неразветвленных лучей, равное III, хотя в литературе указывается у карася *A* II—III; у линя число неразветвленных лучей в *A* варьирует лишь в пределах III—IV.

Изменчивость числа разветвленных лучей в *A* у гибрида такова:

Таблица 47

Число разветвленных лучей в <i>A</i>	5	6	7	8	9	10	<i>n</i>
Число особей . . . . .	2	64	35	23	14	3	141

$$M = 6,94 \pm 0,09; \sigma = \pm 1,12; C = 16,1.$$

Число этих лучей также варьирует у гибрида в большей степени, чем у исходных видов; по нашим данным, у карася число их обычно равно 6 и очень редко 7, а у линя колеблется в пределах 6—8 и чаще всего равно 7. По среднему числу (6,94) этих лучей гибрид более близок к линю, чем к карасю. Казанский указывает также 7 разветвленных лучей в *A* у большинства выведенных им экземпляров этого гибрида.

О формуле боковой линии Казанский никаких данных не приводит. У 82 экз. гибрида мы установили *l.l.* (36)  $37 \frac{7-11}{7-11}$  46, а у подклетненских карасей (по 60 экз.) — *l.l.*  $29 \frac{7-8}{6-7}$  36. Берг (1949) для самцов линя указывает *l.l.*  $90 \frac{30-32}{19-21}$  110 и для самок *l.l.*  $87 \frac{30-35}{20-23}$  115. Следовательно, гибрид по этому признаку значительно более близок к карасю, чем к линю. Надо заметить, что формулу боковой линии у наших гибридов не всегда можно было определить точно: у ряда экземпляров она неясна вследствие повреждения чешуйного покрова; иногда боковая линия прерывается или неполная. Поэтому мы и не составляли вариационных рядов по этому признаку.

Что касается глоточных зубов, то для исходных видов характерны однорядные их формулы: для карася 4—4 (не варьирует), а для линя 4—5, 5—4, 5—5 и 4—4 (Берг). У 78 экз. гибрида мы обнаружили неизменную формулу 4—4, которая характерна для карася, а у линя встречается лишь изредка и, следовательно, является общей для обоих исходных видов. По форме глоточные зубы гибрида стоят несколько ближе к зубам карася, хотя вершины некоторых из них слегка загнуты в крючки, что характерно для зубов линя, но не карася.

Таким образом, и по глоточным зубам гибрид в общем ближе к карасю, чем к линю.

Для характеристики гибрида в отношении числа позвонков привожу следующий вариационный ряд:

Таблица 48

Число позвонков	33	34	35	36	37	38	n
Число особей . . . . .	1	6	16	30	7	1	61

$$M = 35,64 \pm 0,12; \sigma = \pm 0,93; C = 2,6.$$

У исследованных нами подклетненских карасей число позвонков колеблется в пределах 31—34, а у линей 39—41. По среднему числу позвонков гибрид (35,64) стоит немного ближе к карасю (32,26), чем к линю (39,73).

Из пластических признаков наиболее показательным является наибольшая высота тела. У измеренных 82 гибридов мы установили среднюю величину этого признака в % к длине тела, равную 30,91 ( $M = 30,91 \pm 0,12; \sigma \pm 1,09; C = 3,52$ ). У соответствующих по размерам экземпляров исходных видов (по 25 экз.) индекс наибольшей высоты тела в среднем равен у карася 36,18 и у линя 26,36. Таким образом, промежуточность гибрида по этому признаку выражена ясно. По наименьшей высоте тела исходные виды почти не отличаются между собой и от гибрида.

Подводя итоги, надо прежде всего отметить, что гибрид карась×линь занимает промежуточное, но далеко не срединное положение между исходными видами, значительно приближаясь к карасю.

К признакам, по которым гибрид уклоняется в сторону карася, относятся: 1) общий внешний вид, 2) отсутствие усиков, 3) число лучей в D, 4) величина чешуи и формула боковой линии, 5) формула и форма глоточных зубов, 6) число позвонков и 7) развитие пигментации личинок.

С линем гибрид сходен более, чем с карасем, лишь по одному признаку, а именно, по числу разветвленных лучей в A.

В заключение отметим, что результаты нашего опыта выращивания гибрида карась×линь позволяют предполагать, что ему свойственна пониженная жизнеспособность.

Опыты скрещивания линь♀×карась♂ ставились нами многократно, причем ни разу не удалось получить жизнеспособное потомство, несмотря на то, что условия опытов значительно изменялись. Икра инкубировалась в аппаратах Сес-Грина и на течении реки, и в стоячей воде пруда при различных температуре, освещении и гидрохимическом режиме ( $O_2$ , Ph). Повидимому, изменение условий инкубации икры влияло лишь на стадию, которой достигало развитие, но всегда оно ограничивалось эм-

бриональным периодом. Даже в тех случаях, когда развитие шло более успешно, оно не продолжалось далее стадии личинки с нерезорбированным желтком (фаза предличинки по Рассу, 1946). Во всех опытах начиналось дробление, хотя в ряде случаев отмечен больший % недробящихся (вероятно неоплодотворенных) икринок, чем в контрольных опытах. При внешнем наблюдении процесса дробления гибридных икринок уловить сколько-нибудь ясных отклонений от нормы не удается. Что касается скорости дробления, то только в двух опытах путем подсчета blastomeres мы констатировали незначительное отставание гибридной икры от контрольной. Нормально проходит и процесс гастрюляции. Замедление и аномалии развития обнаруживаются лишь на стадиях обособления тела зародыша от желтка и его дифференцировки. Так, например, у контрольных зародышей линия в возрасте 28 часов хвостовой отдел уже значительно вытянулся, и заметно движение, тогда как большинство зародышей гибрида того же возраста были еще неподвижны и имели менее дифференцированные хвостовой и головной отделы, а также органы зрения и слуха. Развитие в том и другом случае происходило в одинаковых условиях при колебаниях температуры воды 21,2—24,3°.

При нормальном развитии линия желток постепенно изменяет свою шаровидную форму в грушевидную, после чего его задний отдел, по мере удлинения зародыша, вытягивается в пальцеобразный вырост. Этот обычный для карповых рыб путь преобразования желтка значительно нарушается у гибридов. Иногда у последних желток сохраняет неизменную шаровидную форму, а у многих становится яйцевидным или грушевидным, но с очень укороченным выростом. Некоторые зародыши хотя и производят впечатление более нормальных и имеют желток с длинным пальцевидным придатком, но при более тщательном наблюдении оказывается, что они совершенно неподвижны, в их теле начинаются процессы дегенерации, и лишь слабая пульсация сердца не позволяет признать их совершенно безжизненными. Только немногие, наименее патологические зародыши изредка двигаются.

При сравнении гибридных зародышей с контрольными зародышами линия в возрасте около 2 суток обнаруживается резкая разница в пигментации глаз: у первых они совсем черные, тогда как у контрольных—бледносероватые, при этом по интенсивности пигментации глаз гибриды почти не уступают карасю. На этой стадии развития более нормальные зародыши совершают энергичные движения.

Вылупление гибридов в подавляющем большинстве случаев происходит ненормально. Так, при указанных выше температурных условиях оно началось в первой половине третьих суток развития, причем яйцевые оболочки разрывались, и уродливые зарод-

дыши (чаще всего с сильно недоразвитым или даже отсутствующим хвостовым отделом) вымывались из них водой. Такие abortивные зародыши (рис. 47) в течение нескольких дней пребывают в состоянии почти полной неподвижности или только изредка двигаются (часто по спирали вследствие изогнутости тела), причем недоразвитый хвостовой отдел совершает лишь вибрирующие колебания. Такие патологические зародыши массами гибнут в первые же дни по вылуплению.

По пигментации тела гибрид на этой стадии развития более сходен с линем, чем с карасем. Имеется характерная для линя

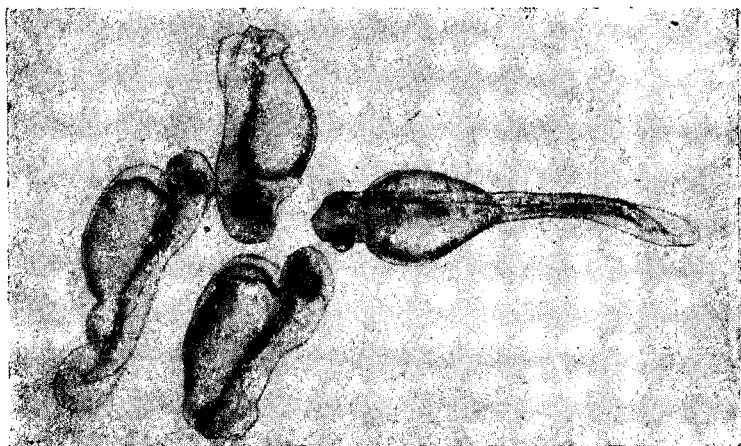


Рис. 47. Лимь×карась. Уродливые зародыши (спустя 3½ суток по оплодотворении).

полоса пигмента вдоль нижних концов миотомов и одиночные звездчатые меланофоры, редко разбросанные по желтку и по телу зародыша.

Кроме уродливости общей формы зародышей, следует отметить также и аномалии в строении и функции органов кровообращения. Эти аномалии значительно варьируют у различных особей, но в общем близки к тем, которые описаны Крыжановским (1924) у личинок леща, плотвы и др., и неизбежно приводят к гибели. У зародышей описываемого гибрида лимь×карась сердце чаще всего имеет вид чрезмерно удлинненной трубки. Пульс замедлен, иногда падает до 35 биений в минуту. Кровообращение также в большинстве случаев очень ослаблено, причем часто движение крови ограничивается только областью сердца и совершенно отсутствует в сосудах. Повидимому, следствием ненормального кровообращения является образование в различных местах тела пузырьвидных (отечных) полостей. Перикардиальная полость обычно очень сильно раздута.

Спустя полутора суток по вылуплении, у более нормальных гибридных личинок образовались ротовое и анальное отверстия и кишечник. Непарная плавниковая кайма и грудные плавники у большинства из них развиты слабее, чем у контрольных. Пальцеобразный вырост желтка, как правило, не доходит до анального отверстия, и чем он короче, тем в большей степени недоразвит хвостовой отдел личинки (рис. 48).

Наряду с многочисленными патологическими (абортивными) зародышами гибрида, изредка встречаются и личинки, нормаль-

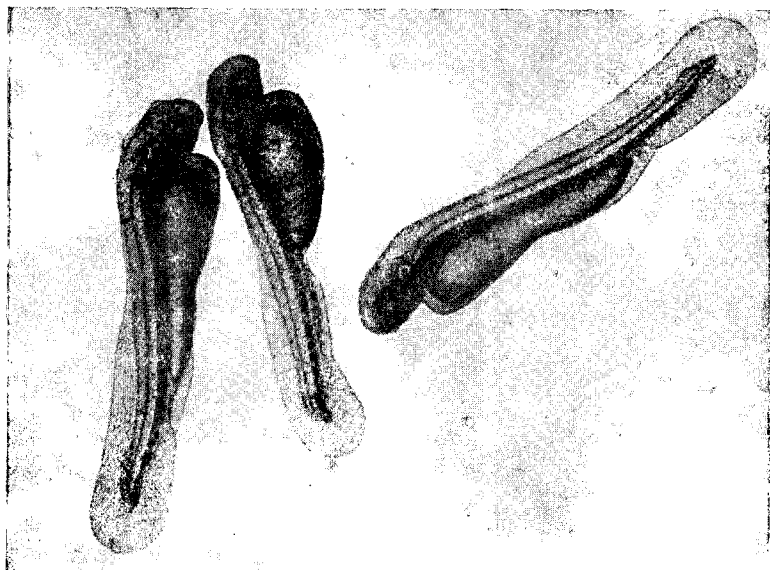


Рис. 48. Линь × карась. Четырехдневные личинки (спустя 1½ суток по вылуплении).

но вылупляющиеся и по внешнему виду приближающиеся к нормальным. В одном из опытов описываемого скрещивания наше внимание было привлечено тем, что среди таких личинок попадаются единичные экземпляры, поразительно сходные с личинками линя. Личинка гибрида, у которой это сходство выражено в наибольшей степени, сфотографирована вместе с контрольной личинкой линя (рис. 49). По количеству миотомов (26 туловищных и 14 хвостовых), по пигментации и по строению кровеносной системы (отсутствуют характерные для личинки карася особенности строения подкишечных вен) эта гибридная личинка неотличима от личинки линя. Очень сходны они по габитусу: личинка гибрида отличается лишь не вполне нормальной формой желтка, значительно не достигающего до заднего конца кишки, и слабее развитой непарной плавниковой каймой.

У трех наиболее нормальных гибридных личинок, зафиксированных в возрасте 9 суток по оплодотворении икры ( $6\frac{1}{2}$  суток по вылуплении) длиной 4,6—4,9 мм, тело лишь в малой степени изогнуто; непарная плавниковая кайма, грудные плавники, рот и анальное отверстие нормально развиты, но в кишечнике нет содержимого; образовались жаберные дужки с зачатками лепестков и жаберная крышка. Полоса черного пигмента тянется вдоль нижних концов миотомов на уровне вентрального края хорды, огибает задний конец хорды, переходя на ее дорсаль-

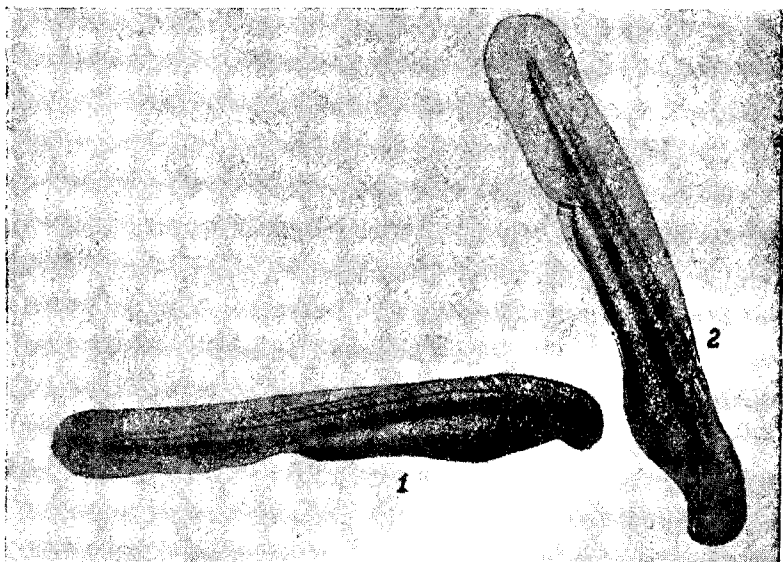


Рис. 49. Линь  $\times$  карась (1) и линь (2). Личинки в возрасте  $4\frac{1}{2}$  суток.

ную сторону и образуя здесь характерный для личинки линя крючок. Кроме этой полосы, имеются редко разбросанные пигментные клетки на голове, на брюшной поверхности позади жаберной области и на боках тела личинки. У одной из этих трех личинок одиночные меланофоры встречаются и на уровне брюшной стенки кишечника. В общем по пигментации личинок гибрид значительно более сходен с линем, чем с карасем.

Казанский (1930) описывает две стадии развития гибрида линь  $\times$  карась: только что вылупившуюся личинку длиной 3—3,1 мм и пятидневную (считая от момента вылупления) длиной 4,2—4,5 мм. У первой из них пигмент расположен только вдоль нижнего края миотомов и отсутствует на спине и на боках тела, что характерно и для линя. То же самое наблюдается и у нашей только что вылупившейся личинки этого гибрида. У пятидневной же личинки Казанский отмечает характерное для ка-

рася расположение пигментных клеток, которые концентрируются на спине и вдоль нижнего края миотомов, а кроме того, диффузно разбросаны на боковой поверхности тела. У наших трех личинок мы не видим концентрированного пигмента на спине (у двух личинок здесь всего 1—2 меланофора), хотя по возрасту и величине они немного даже превосходят пятидневную личинку описанную Казанским.

Что касается количества миотомов, то этот автор не указывает его для личинок гибрида линь×карась. По нашим наблюдениям, у тех же трех личинок имеется 23—24 туловищных и 13—14 хвостовых миотомов. Кроме того, у одной из личинок, как отмечено выше, оказалось 26 туловищных и 14 хвостовых миотомов. Таким образом, по общему числу миотомов наиболее нормальные личинки этого гибрида являются или промежуточными, или неотличимыми от личинок линя.

При исследовании нежизнеспособного патологического потомства от этого скрещивания у нас неоднократно возникал вопрос, не является ли оно псевдогибридным. Однако для положительного решения этого вопроса нет достаточных оснований, так как в некоторых опытах нам удавалось обнаружить в этом потомстве и отцовское влияние (прежде всего в интенсивной пигментации глаз), хотя материнское влияние всегда преобладало (пигментация тела, число миотомов). Казанский отмечает, что личинка этого гибрида в момент вылупления сходна с линем, а позднее—с карасем. Лишь у единичных из более нормальных личинок мы совсем не могли установить признаков карася, что вызывает сомнение в их истинногибридной природе. Но такие личинки представляют собой очень редкое явление.

При наблюдении над эмбриональным развитием этого гибрида получается такое впечатление, что причиной дефектов развития и нежизнеспособности является ненормальное морфологическое и физиологическое взаимодействие между желтком и собственно телом зародыша; желток, свойственный линю, в своих изменениях не поддается влиянию гибридного зародыша в такой степени, как это необходимо для нормального развития. Как уже говорилось, при дифференцировке и удлинении тела зародыша желток не подвергается обычным изменениям в отношении его формы и рассасывается неравномерно. Соответственно этому и форма тела зародыша отклоняется от нормы; этому сопутствуют и аномалии в развитии сердца и в кровообращении. Желток нередко резорбируется, главным образом, в области сердца и кювьеровых протоков, что ведет к образованию здесь обширных полостей; задний же его отдел почти не меняет своей формы, а в связи с этим и хвостовой отдел зародыша значительно отстает в развитии. Хотя и редко, но встречались и такие личинки этого гибрида, у которых, несмотря на их уродливость, кровообращение происходило почти во всем теле; тем не менее

и они вскоре погибали. Таким образом, нежизнеспособность личинок этого гибрида не всегда связана с аномалиями кровообращения.

Надо заметить, что в целом ряде опытов межродовых скрещиваний карповых рыб, в которых карась участвует как отцовский вид (за исключением скрещивания карп×карась), мы неизбежно получаем подобных же патологических нежизнеспособных зародышей и личинок. Таким образом, золотой карась по очень ограниченной скрещиваемости его самцов занимает особое место среди карповых рыб.

### *Carassius carassius* (L.)×*Gobio gobio* (L.) Карась×пескарь

8 июня 1938 г. икра карася была оплодотворена спермой пескаря, причем для получения последней пришлось прибегнуть к вскрытию рыбы. Одновременно было произведено контрольное оплодотворение икры той же самки карася. Кроме того, для сравнения был использован ранее зафиксированный эмбриологический материал по пескарю. На следующий день большая часть (около 90%) гибридной икры погибла; осталось около 100 раз-

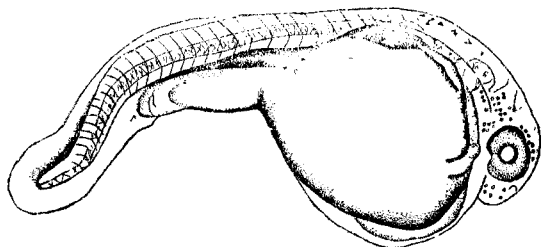


Рис. 50. Карась×пескарь. Двухклетный зародыш, извлеченный из оболочки.

вивающихся икринок; почти в каждой из них можно было видеть сегментирующееся тело зародыша с только что появившимися зачатками глаз. 10 июня один из них был извлечен из оболочки и зарисован (рис. 50). При сравнении этого зародыша с исходными видами соответствующей стадии развития, было установлено, что он является промежуточным, но более сходным с карасем, чем с пескарем. Так, пальцеобразный вырост желтка у гибрида значительно короче, чем у пескаря, и лишь немного длиннее, чем у карася. Также и по пигментации глаз, интенсивной у карася и слабой у пескаря, гибрид более близок к карасю. Пигментация на теле зародыша и на желтке у гибрида выражена несколько слабее, чем у карася, а у пескаря совсем отсутствует.

Вылупление гибридных личинок началось 13 июня, запоздав, по сравнению с карасем, почти на сутки. Всего вылупилось около 40 личинок. И на этой стадии развития гибрида материнское наследственное влияние доминирует над отцовским, что наиболее ясно проявляется в сегментации тела (хвостовых сег-

ментов у карася 11—12, у пескаря 17—18 и у гибрида 13—14). а отчасти и в пигментации и в строении подкишечной вены; также и по величине грудных плавников, более крупных у пескаря, чем у карася, гибрид стоит ближе к последнему.

При дальнейшем развитии у гибридных личинок, в отличие от контрольных (карася), пищеварительный тракт не функционировал (они не питались извне), и это, по видимому, было причиной их гибели. Ни одна из личинок не достигла мальковой стадии.

Гибрид от реципрокного скрещивания пескарь×карась (18 июня 1938 г.) развивался только до стадии заключенных в оболочках зародышей, у которых обращали на себя внимание совершенно черные (как у карася) глаза. Многие из зародышей были подвижны, но, как правило, имели уродливую форму тела; некоторые достигли возраста 10—12 суток, однако ни один не вылупился.

### **Carassius carassius (L.)×Blicca bjoerkna (L.)** **Карась×густера**

Дневник наблюдений по обоим реципрокным скрещиваниям (1933 г.) между карасем и густерой не сохранился. Судя по уцелевшим рисункам, потомство от скрещивания карась♀×густера♂ достигло стадии вылупившихся личинок, имевших нормальный вид; число хвостовых сегментов (14) и форма желтка указывают на их промежуточность по отношению к исходным видам. Вырастить личинок до мальковой стадии не удалось. Скрещивание густера♀×карась♂ дало уродливых нежизнеспособных зародышей и личинок.

### **Carassius carassius (L.)×Abramis brama (L.)** **Карась×лещ**

26 мая 1938 г. икра одной и той же самки карася была оплодотворена частью спермой леща, частью спермой карася. Эмбриональное развитие гибрида до вылупления личинок продолжалось около 5 суток при средней температуре 18,5°, причем значительная часть икры погибла. Вылупление личинок контрольного карася наступило приблизительно на сутки позднее. Интересно сравнить этого гибрида с исходными видами на личиночной стадии развития. Крыжановский (1933) обращает внимание на следующие отличия между личинками леща и карася; у первого хвостовой отдел тела более длинный (около 20 хвостовых сегментов), чем у второго (11—12 сегментов); кроме того, у леща парные подкишечные вены проходят не по поверхности желтка, а прикрыты вентральными концами миотомов и являются едва заметными малокровными и прямыми сосудами, а у карася они,

наоборот, расположены на поверхности желтка и представляют собой очень извилистые крупные и полнокровные сосуды. Личинки, выведенные нами в результате скрещивания этих видов, по указанным признакам более сходны с личинками карася, чем леща; хвостовых сегментов у них 13—15 и туловищных 20—22. 18 июня было взято для наблюдений несколько не вполне сформировавшихся живых мальков этого скрещивания (один из них изображен на рис. 51), причем у них можно было лишь приблизительно определить 35—38 позвонков, из которых хвостовых 13—16. Что касается спинного и анального плавников, то зачатки их задних лучей еще не вполне оформились, и поэтому точно определить их число было невозможно; наиболее вероятные пределы колебаний этого числа таковы: *D* 13—17, *A* 7—9. Таким образом, как у личинок, так и у мальков этого гибрида материнские (карасевые) признаки более или менее доминируют над отцовскими.

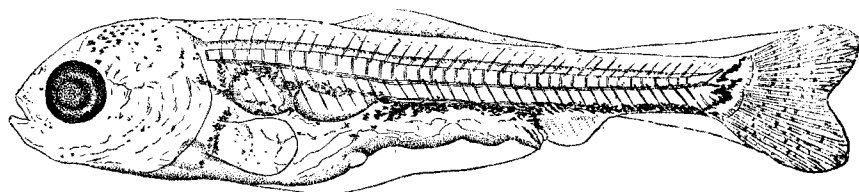


Рис. 51. Карась × лещ в возрасте 23 суток.

ми. Наиболее ясным признаком отличия гибрида от карася является число позвонков, но и в этом отношении гибрид в среднем несколько ближе к карасю (наиболее мы находим у карася 32—33, а у леща 44—45 позвонков).

К сожалению, не удалось вырастить этого гибрида до более позднего возраста и более точно определить его важнейшие меристические признаки.

Опыт реципрокного скрещивания лещ × карась был поставлен 6 мая 1934 г. Через 2 суток у гибридных зародышей, кольцевидно охватывающих желток, появились зачатки глаз и началась сегментация тела. Зародыши в своем большинстве выглядели совершенно нормальными, несколько не отличаясь от контрольных зародышей леща. В возрасте 3½ суток гибридные зародыши стали отличаться от контрольных более темной пигментацией глаз. Некоторые из них попрежнему были нормальными и энергично двигались, но наряду с такими теперь оказалось немало и уродливых. В возрасте 5 суток у немногих более нормальных зародышей наблюдалось кровообращение во всем теле. Вылупление, как правило, проходило ненормально — зародыши пассивно выпадали из разорвавшихся оболочек; началось оно 12 мая и продолжалось в течение нескольких дней. К 21 мая значительная часть гибридного потомства погибла. Из оставшихся живых личинок почти все сформировались очень уродливо. Даже

у наиболее успешно развивавшихся личинок бросались в глаза чрезмерно раздутая перикардиальная полость, неправильная форма желтка и тела, искривленный и часто недоразвитый хвостовой отдел; но вместе с тем у ряда личинок некоторые органы достигли высокой степени дифференцировки (глаза, слуховые пузырьки, грудные плавники, жаберный аппарат с жаберной крышкой, подвижные челюсти). У большинства патологических личинок, хотя сердце и пульсировало, но движения крови в сосудах не было, и только у трех наиболее нормальных личинок наблюдалось кровообращение почти во всем теле. Эти личинки изредка совершали плавательные движения. 25 мая у них кровообращение в сосудах прекратилось, и они были зафиксированы.

Крыжановский (1939) исследовал кровеносную систему у личинки гибрида лещ ♀ × карась ♂, причем установил интересные атавистические особенности в развитии висцеральных сосудов. Личинка, изображенная на рисунке Крыжановского, по внешнему виду приближается к нашим наиболее нормальным личинкам этого гибрида, но все же и у нее желток имеет ненормальную форму, далеко не достигая анального отверстия.

Таким образом, гибрид лещ × карась, как и ряд других гибридов от межродовых скрещиваний карповых рыб с участием самца карася, повидимому, нежизнеспособен.

***Carassius carassius* (L) ♀ × *Vimba vimba vimba*  
*n. carinata* (Pallasi) ♂  
Карась ♀ × Рыбец ♂**

Опыт скрещивания самки карася с самцом рыбака был поставлен дважды. В 1938 г. в результате этого скрещивания были выведены личинки, очень напоминавшие личинок карася. Проследить их дальнейшее развитие не удалось, так как вследствие прорыва сетки в аппарате Сес-Грипа они были утеряны. В 1941 г. это скрещивание было повторено. В период эмбрионального развития большая часть (80—90%) икры погибла. Все же было получено некоторое количество личинок, которые оказались также сходными с личинками карася по пигментации, по строению подкишечной вены и по короткому хвостовому отделу тела (хвостовых сегментов 11—12, туловищных 21—22). Только 8 из выведенных личинок достигли стадии появления зачатков лучей в спинном и анальном плавниках; число лучей нельзя было определить точно, однако с некоторым вероятием можно считать, что в *D* не менее 13—14 разветвленных лучей и в *A* не более 7.

Понятно, что изложенные данные недостаточны для заключения о гиногенетическом характере потомства от этого скрещивания, но все же с этой точки зрения последнее представляет определенный интерес и заслуживает дополнительного исследования.

***Cyprinus carpio* L. ♀ × *Tinca tinca* (L.) ♂  
Карп (сазан) ♀ × линь ♂**

Гибрид между карпом и линем почти совершенно не исследован. В литературе мы нашли о нем только два очень краткие указания. По сообщению Фриделя (1880), такой гибрид, искусственно выведенный, был представлен среди экспонатов Международной выставки по рыболовству в Берлине в 1880 г. Однако кроме названия этого гибрида, у Фриделя мы ни слова о нем не находим. В более новое время Кирпичников (1938), между прочим, упоминает о скрещивании «голового» карпа с линем, произведенном А. И. Куземой, которое дало гибридов, похожих на «разбросанных» карпов. К сожалению, никаких более подробных сведений об этом скрещивании не опубликовано.

Опыт скрещивания *C. carpio* × *T. tinca* был поставлен нами дважды.

В 1932 г. в результате скрещивания сазан × линь были получены нормальные по внешнему виду личинки, которых, однако, не удалось вырастить до более поздних стадий развития.

10 июня 1934 г. было произведено скрещивание зеркальный карп × линь, причем сперма у линя, пребывавшего в течение нескольких дней до опыта в садке, выделялась лишь в ничтожном количестве. Одновременно икра той же самки карпа была оплодотворена спермой карпа. Через 11 часов по оплодотворении отмечено, что около 50% гибридных икринок погибли, в то время как контрольная икра карпа почти вся развивалась. 14 июня, т. е. спустя 2 суток по оплодотворении, мы установили отставание в развитии гибрида от контроля. У гибридных зародышей желток имеет грушевидную форму; его пальцеобразный отросток еще не вытянулся; соответственно этому хвостовой отдел зародыша еще очень слабо обособлен от желтка, плавниковая кайма на нем еще не образовалась; зачатки глаз представляют собой еще не пигментированные выросты головного мозга; хрусталик не сформировался. Зачатки названных органов у контрольных зародышей более дифференцированы. Среди гибридов, в отличие от контроля, оказалось немало уродливых.

15 июня началось вылупление личинок как контрольных, так и гибридных. У последних бросалась в глаза характерная для линя пигментная полоса вдоль вентральных концов миотомов. Встречались ненормально сформировавшиеся гибридные личинки с желтком неправильной формы. 17 июня наступило значительное похолодание, и к 18 июня температура воды в аппарате Сес-Грина, где содержались выведенные личинки, снизилась до 11,5° (в предшествующие дни она держалась около 18—19°). С этого времени гибридные личинки стали малоподвижными; среди них увеличилось количество уродливых; гибель их с каждым днем возрастала. К 23 июня живых личинок почти

не осталось. Возможно, что причиной гибели этого гибрида явилось указанное резкое похолодание.

В 1936 г. 23 июня опыт скрещивания зеркальный карп ♀ × линь ♂ был повторен; при этом, так как самцов линя с текучими молоками не оказалось, пришлось прибегнуть к получению спермы путем вскрытия рыбы. Тем не менее большая часть икры была оплодотворена и начала развиваться. Спустя около 1/2 суток по оплодотворении было отмечено, что 25—30% гибридной икры погибло, контрольная же икра карпа дала значительно меньший стход (около 5%). 26 июня началось массовое вылупление личинок. 29 июня мы констатировали, что личинки карпо-линя немного уступали по скорости развития контрольным карпам. 30 июня 480 выведенных личинок карпо-линя были посажены в опытный прудик. Однако выловить гибридов как при пробном облове прудика (4 августа), так и при осеннем спуске его не удалось. Повидимому, эти гибриды в данном опыте, как и в 1934 г., нацело погибли уже в первый месяц вегетационного периода, несмотря на то, что эмбриональное развитие их проходило нормально, и при посадке в прудик личинки казались вполне жизнеспособными. Не исключена возможность, что они были уничтожены хищниками.

### *Cyprinus carpio* L. × *Carassius carassius* (L.)

#### Карп (сазан) × карась

Карп дает жизнеспособных гибридов с обоими видами карася—*C. carassius* (L.) и *C. auratus* (L.). Еще в старой литературе у ряда авторов (Геккель и Кнер, 1858; Кесслер, 1859; Зибольд, 1863 и др.) мы находим указания на то, что гибрид между карпом и карасем встречается в природных условиях. Вначале он описывался не как гибрид, а как отдельный вид под названиями *Cyprinus kollarii* (Геккель, 1836) и *Carpio kollarii* (Геккель и Кнер). В дальнейшем была установлена его гибридная природа.

Фишер (1880) вывел искусственно гибрида между карпом и «золотой рыбкой», *C. carpio* × *C. auratus*, который оказался более быстро растущим и более холодоустойчивым: все 350 подопытных карпов погибли, не перенеся суровой зимы, тогда как 300 гибридов благополучно перезимовали.

Матсуи (1931) скрещивал карпа с некоторыми разновидностями «золотого» или китайского карася (*C. auratus*) и дал биометрическую характеристику гибрида в сравнении с исходными видами. Результаты ряда его опытов указывают на то, что этот гибрид, занимая в морфологическом отношении промежуточное место между исходными видами, выгодно отличается от них, приближаясь по вкусовым качествам к карасю, а по скорости роста к карпу. В 1937 и 1938 гг. были опубликованы две мои работы по гибридизации *C. carpio* и *C. carassius*, содержание

которых излагается ниже. В 1941 г. появилось краткое сообщение Хохлиной об опытах гибридизации золотой рыбки и круглого карася с карпом. Выводы автора о повышенной жизнеспособности и зимостойкости этих гибридов, а также о матроклинии в наследовании глоточных зубов в значительной мере подтверждают результаты упомянутых моих работ.

Переходим к изложению результатов наших опытов выведения и выращивания карпо-карасей в прудах рыбхоза «Нива», начатых в 1934 г. по тематическому плану Воронежского отделения Всероссийского научно-исследовательского института прудового рыбного хозяйства.

В наше распоряжение были предоставлены три небольших опытных пруда: № 5 — площадью в 0,1 га, № 6 — 0,08 га и № 7 — 0,1 га. Последний из этих прудов мы перегородили земляным валом на два равных прудика (№ 7а и № 7б). С 23 по 25 мая было произведено удобрение всех этих прудов перегнившим конским навозом.

Первого июня началась заливка прудов, которая проходила медленно вследствие значительной фильтрации. Лишь к 6 июня пруды достаточно наполнились водой. Температура ее к этому времени достигла 16°. Нерест еще не начинался, хотя и была произведена посадка 12 гнезд карпа в нерестовые пруды. Необходимо было иметь наготове производителей. Карасей со зрелыми половыми продуктами мы доставляли из Подклетненского озера и содержали их в просторном деревянном лотке с проточной водой. Сверх ожидания, караси слабо переносили выдерживание в этом лотке; спустя два-три дня значительная часть их покрывалась сапролегнией, и они становились негодными для опыта. В связи с этим приходилось неоднократно подвозить новые партии производителей в ожидании нереста карпа, который задержался вследствие значительного похолодания.

Только с 10 июня началось заметное потепление, и 12 июня произошел первый нерест карпа в хозяйственных прудах при температуре воды 19,5°. В этот же день во время нереста были пойманы самец и самка карпа, и произведены опыты искусственного оплодотворения. Икра карпа была оплодотворена спермой карася, причем икра, взятая для опыта, была достаточно зрелая и легко вытекала обильными порциями; молоки же, наоборот, выделялись слабо, видимо, в связи с тем, что употреблявшихся для опыта самцов карася предварительно пришлось выдерживать двое суток в лотке. Икра той же самки карпа была оплодотворена спермой карпа (контрольный опыт); половые продукты обоих производителей были вполне доброкачественными. Оплодотворенная икра была помещена в аппараты Сес-Грина, установленные в одном из опытных прудов.

Гибрид сравнивался с контрольным карпом как в отношении процента гибели икры, так и в отношении скорости развития и

морфологии личинок. В обоих опытах через 11 часов по оплодотворении мы могли уже ясно отличать неоплодотворенные икринки от нормально развивавшихся. Количество погибших гибридных, как и контрольных икринок, составляло не более 1%.

14 июня мы установили следующие различия между зародышами. Глаза у карпо-карася, уже вполне обособившиеся от головного мозга, сильно пигментированы; образовался хрусталик; в хвостовом отделе ясно заметна плавниковая кайма; желток подразделился на передний шарообразный и задний пальцеобразный отделы. По степени развития зародыши этого скрещивания более однородны, чем зародыши контрольного карпа. Так, у одних из последних глаза, по степени дифференцировки, близки к глазам зародышей карпо-карася, в то время как у других значительно уступают им; при этом встречается немало экземпляров карпа, у которых глазные пузыри еще даже слабо обособлены от головного мозга; пигментация глаз у всех контрольных зародышей слабее, чем у гибридов, а у некоторых почти совершенно отсутствует.

Таким образом, карпо-карась, по сравнению с карпом, развивается немного быстрее и является более однородным в морфологическом отношении.

Выклевание личинок в обоих опытах началось 15 июня. При наблюдении личинок, зафиксированных 16 июня, мы констатировали, что на этой стадии, как и ранее, карпо-караси по степени развития превосходят контрольных карпов. Так, у последних передний отдел желтка имеет еще характерную для только что вылупившихся личинок шаровидную форму, тогда как у гибридов он стал более продолговатым и постепенно переходит в вытянутый назад отросток. Пигментация как на самом теле личинок, так и на желтке у карпо-карасей лучше выражена, чем у карпов.

Надо заметить, что 17 июня наступило значительное похолодание, и 18 июня температура воды упала до 11,5°. 18 июня мы установили, что у карпо-карасей желток рассосался в большей степени, чем у карпа, и соответственно этому граница между его передним и задним отделами почти совершенно сгладилась.

К 20 июня у личинок карпо-карасей и у контрольных карпов желтка осталось уже немного; хорошо заметен плавательный пузырь; более дифференцировались челюсти и висцеральные дужки с жабрами, прикрытые жаберными крышками. Теперь гораздо труднее установить разницу в степени развития отдельных органов у гибридов, с одной стороны, и у карпов, с другой, однако последние попрежнему остаются менее однородными: попадаются экземпляры, значительно отстающие в развитии от других.

20 июня мы произвели заселение опытных прудов. В пруд № 5 (площ. 0,1 га) были посажены карпо-караси вышеописанной

стадии развития в количестве 1500 шт. из расчета нормальной посадки с прибавлением к ней 50% на возможный отход, а также на взятие проб; при этом продуктивность пруда условно принята в 250 кг, а индивидуальный прирост мальков предположен в 25 г. В пруд № 6 (площ. 0,08 га) было посажено 1200 контрольных мальков карпа из того же расчета. Кроме того, в небольшие прудики № 7а и 7б была произведена совместная посадка карпо-карасей и карпов с тем, чтобы сравнить рост тех и других в совершенно одинаковых условиях. Однако провести это сравнение до конца не удалось, так как прудики 7а и 7б, по независящим от нас обстоятельствам, были осушены, и мы имели возможность собрать лишь часть материала, по которому нельзя сделать каких-либо выводов.

Для сравнительных наблюдений над ростом молоди брались пробы из опытных прудов в различные сроки вегетационного периода и фиксировались в формалине, причем вылавливаемые мальки взвешивались и промерялись; пробы из прудов № 5 и № 6 брались одновременно. Карпо-карасей мы вылавливали для одной пробы в количестве 40—50 штук, а карпов 10—20 штук. Повидимому, уже в первый месяц после посадки карпа значительная часть его мальков погибла, он оказался в меньшем количестве и, следовательно, в более благоприятных условиях питания, чем гибрид; соответственно этому карп значительно труднее поддавался облову при взятии проб.

В результате обработки проб получилась следующая картина роста гибридов и контрольных карпов, приводимая в таблице в сопоставлении с температурными изменениями.

Таблица 49

Периоды роста	Средняя температура за данный период		Длина в см		Вес в г	
	пруд № 6	пруд № 5	карп	гибрид	карп	гибрид
20 июня—12 июля . . . . .	21,0°	21,0°	6,4	5,6	4,9	3,3
13 июля—4 августа . . . . .	23,8°	23,7°	10,2	8,4	19,7	12,1
5 августа—5 сентября . . . . .	21,3°	21,1°	12,5	9,6	33,9	15,3
6 сентября—26 сентября . . . . .	13,0°	13,1°	13,2	10,1	40,4	17,1

27 сентября был произведен полный облов опытных прудов. Из пруда № 5 было выловлено 1027 сеголеток карпо-карасей с наибольшим индивидуальным весом в 46,2 г, наименьшим в 7,8 г и средним в 17,1 г. Принимая во внимание, что из 1500 карпо-карасей, посаженных в пруд № 5, кроме выловленных при окончательном облове 1027 сеголеток, было еще 200 штук взято в предварительных пробах, мы определяем отход в 273 малька, что составляет 18,2% общего количества посаженных мальков.

При определении продуктивности пруда № 5 мы к количеству гибридов, собранных при окончательном облове, прибавляем 50% от количества выловленных для предварительных проб, исходя из того, что гибриды, взятые в пробах, использовали кормовые ресурсы пруда в среднем приблизительно только в течение половины вегетационного периода. Таким образом, фактический прирост карпо-карасей этого пруда выразится  $17,1 \times (1027+100) = 19272$  г, следовательно, его продуктивность определится в 192,72 кг.

Из посаженных в пруд № 6 1200 мальков карпа 50 было выловлено для проб в разные сроки вегетационного периода и 411 шт. при окончательном облове; остальные 739 мальков пошли в отход, который составляет 61,58%. При окончательном облове установлен наибольший индивидуальный вес карпа в 82,0 г, наименьший в 11,8 г и средний в 40,4 г. Прирост карпа в этом пруду (по тому же расчету как и для пруда № 5) выражается  $40,4 \times (411+25) = 17614$  г, а его продуктивность — 220,18 кг.

Что касается влияния на выживаемость и рост наших гибридов и карпов гидрохимических и гидробиологических условий, то в этом отношении существенной разницы между опытными прудами № 5 и № 6 не было, как это показали анализы соответствующих проб.

В 1935 г. был выведен гибрид от скрещивания самки круглого карася с самцом сазана, выловленных в Подклетненском озере.

На основании биометрического обследования использованной для этого скрещивания самки карася мы склонны отнести ее к типичной форме (*C. carassius typicus*). Из признаков морфы *humilis* отмечена только неполнота боковой линии. В левом углу рта этой самки обнаружен небольшой кожный выступ, который, судя по его форме и положению, представляет собой зачаточный усик; на правой стороне усика нет. Надо заметить, что у наших карасей нередко имеются подобные же, иногда парные усики. Вопрос об их происхождении мы разберем ниже. Плавательный пузырь этой самки в своем заднем отделе значительно удлинен, что характерно для типичного круглого карася (Дрягин, 1933а).

Икра для искусственного оплодотворения была взята непосредственно от живой самки карася, а сперму из-за недостатка сазанов в уловах пришлось запасти в пробирку заблаговременно, и она сохранялась в холодном месте около полусуток до опыта. Несмотря на последнее обстоятельство, опыт 24 мая 1935 года дал положительные результаты. Оплодотворенная икра нормально развивалась в аппаратах Сес-Грина.

Выведенные мальки этого гибрида в стадии, когда желток уже совсем рассосался, были перевезены из с. Подклетное в рыбхоз «Нива» для выращивания в опытном пруду.

Количество посаженных мальков карасе-сазанов в отношении к площади пруда (№ 8) было уменьшено по сравнению с посадкой карпо-карасей в 1934 г. на 25%. Спустя около 4 месяцев после посадки опытный пруд был обловлен, причем оказалось, что гибриды имели средний вес 17,4 г при средней длине 10,7 см, т. е. дали за первое лето приблизительно такой же прирост, как и сеголетки карпо-караси, выведенные в 1934 г. Индивидуальные колебания веса карасе-сазанов ограничивались пределами от 7,5 до 48,5 г, а длины — от 8,0 до 15,5 см. Отход карасе-сазанов был менее значительным, по сравнению с отходом карпо-карасей за первое лето, и составлял 12,5%. Часть выловленных из опытного пруда карасе-сазанов сеголеток была зафиксирована, а остальные посажены в пруд-зимовальник совместно с другой рыбой. Точно учесть процент отхода этих гибридов за период зимованья мы не имели возможности.

Весной 1936 г. после облова зимовальника часть карасе-сазанов была взята для биометрической обработки, остальные же в количестве 85 штук были посажены для выращивания в опытный пруд № 4 (площ. 0,08 га). Несмотря на то, что вследствие поздней (20 июня 1936 г.) посадки этих гибридов вегетационный период был сокращен почти до 3 месяцев, они, сверх ожидания, дали большой прирост за второе лето. Посажено было 85 карасе-сазанов со средней длиной 10,7 см и средним весом 17,4 г, а выловлено осенью 82 гибрида со средней длиной 25,5 см, средним весом 231,9 г и с индивидуальными колебаниями длины в пределах от 18,0 до 26,3 см и веса от 119 до 382 г. Отход за второе лето составлял всего 3,5%. Рыбоводная продуктивность пруда № 4, установленная по приросту всего стада карасе-сазанов с перечислением ее на площадь в 1 га, оказалась сравнительно высокой. Общий прирост карасе-сазанов в этом пруду, т. е. с площади 0,08 га, равняется  $(231,9 - 17,4) \times 82 = 17589$  г, а соответственный прирост с площади в 1 га составляет 219,86 кг, что и определяет продуктивность пруда.

Что касается скорости роста, то, не имея контрольного материала по исходным видам, мы можем лишь на основании литературных данных сопоставить в этом отношении наших гибридов (карасе-сазанов и карпо-карасей) с карасем из каспийско-куринского (Розанова, 1927) и с быстрорастущим каспийско-куринским сазаном (Борзенко, 1926). Для сопоставления указанных форм по длине и весу за первые 3—4 года приводим табл. 50.

Как и надо было ожидать, оба гибрида, выращенные в условиях опытных прудов, значительно превосходят по скорости роста карася из естественных водоемов. Однако от каспийско-куринского сазана наши гибриды заметно отстают. Если условно принять, как это делает Борзенко, средний вес годовика за 100%, то увеличение веса за каждый последующий год по

Таблица 50

Название рыбы	В о з р а с т							
	1 г.	2 г.	3 г.	4 г.	1 г.	2 г.	3 г.	4 г.
	Средняя длина всего тела в см				Средний вес в г			
1. Карась (Черное озеро, по Розановой) . . . . .	6,7	10,6	13,0	15,6	—	—	—	—
2. Зеркальный карп × карась (скрещ. 1934 г.) . . . . .	10,1	21,4	26,6	31,2	17,1	181,0	323,8	496,8
3. Карась × сазан (скрещ. 1935 г.) . . . . .	10,7	25,5	27,7	—	17,4	231,9	382,7	—
4. Сазан (по Борзенко) . . . . .	14,6	31,0	37,8 ♂ 38,7 ♀	48,0 ♂ 50,0 ♀	54	416	1323 ♂ 1806 ♀	2106 ♂ 2721 ♀

сравнению с предыдущим может быть выражено для сопоставляемых рыб в процентных отношениях следующим образом:

Таблица 51

Название рыбы	Возраст			
	1 г.	2 г.	3 г.	4 г.
1. Зеркальный карп × карась . . . . .	100	1058	179	154
2. Карась × сазан . . . . .	100	1303	165	—
3. Сазан . . . . .	100	770	318 ♂ 434 ♀	159 ♂ 150 ♀

По данным Борзенко, процент увеличения веса с возрастом значительно снижается: так, у 8—12-летнего сазана увеличение в весе составляет всего лишь от 10 до 26% веса предыдущего года. Наш гибрид за второй вегетационный период дал очень большой процент прироста в весе по сравнению с сазаном, хотя и отстал от последнего по абсолютному весу (табл. 50 и 51). Также и по относительному приросту длины за второй год карасе-сазан значительно превзошел сазана. Но даже и по абсолютному приросту длины наш гибрид приближается к сазану: за второй год прирост длины сазана равен в среднем 16,4 см, а карасе-сазана 14,8 см. При этом надо заметить, что каспийско-куринский сазан, с которым имел дело Борзенко, по скорости роста значительно превосходит средне-русского сазана и не уступает культурному галицийскому карпу, а в некоторых случаях даже обгоняет последнего. По приросту за второе лето карасе-сазан значительно превзошел также и нашего гибрида зеркальный карп × карась (скрещ. 1934 г.), как это видно из тех же таблиц.

Переходим к изложению результатов опыта скрещивания зеркальный карп×карась, повторенного нами в 1936 г., и сравнение его с подобным же опытом 1934 г. Вместе с тем сообщим краткие данные по наблюдениям над дальнейшим ростом гибридов зеркальный карп×карась (скрещ. 1934 г.).

В 1936 г. мы сравнительно поздно — лишь во второй половине июня — получили возможность начать опыты в рыбхозе «Нива». К этому времени нерест зеркального карпа в хозяйственных прудах уже закончился, и у нас было мало уверенности в возможности получить производителей, годных для опыта скрещивания. Тем не менее мы начали предпринимать попытки в этом направлении. 18 июня было отсажено в пруды для нереста несколько пар производителей карпа, однако нереста не последовало. 21 июня мы снова отобрали несколько самцов и самок карпа; при этом трудно было установить, какие из самок уже отнерестились. Самцов отобрать было значительно легче, поскольку экземпляров с текучими молоками было достаточно. На этот раз производители карпа, посаженные в нерестовый пруд, пошли на нерест (23 июня). За несколько дней до этого в рыбхоз были доставлены производители карася из Подклетненского озера, содержавшиеся в проточном лотке. К сожалению, несмотря на достаточное количество производителей карася, они ко времени нереста карпа оказались малопригодными для опытов. Для оплодотворения икры самки карпа, выловленной из нерестового пруда во время икрометания, молок карася почти не оказалось. Пришлось вскрывать самцов карася, вырезать у них семенники и извлекаемой из них спермой оплодотворять икру карпа. Несмотря на указанные затруднения, этот опыт дал в основном положительные результаты: большинство икринок было оплодотворено. Кроме того, для контроля икра той же самки карпа была оплодотворена спермой карпа же, причем половые продукты в этом случае были текучими и получались обычным способом выдавливания их. Оба опыта были произведены 23 июня 1936 г. при температуре воды в опытном пруде 21,8°. Оплодотворенная икра равномерным слоем была распределена на стекла, которые были помещены в аппараты Сес-Грина. В этот же день вечером мертвая икра была удалена; контроль дал меньшую гибель (около 5%), чем карп×карась (10—15%). Повышенный процент отхода икры гибридного оплодотворения может быть обусловлен частичной непригодностью половых продуктов самцов карася. В дальнейшем значительного отхода икры не наблюдалось.

26 июня, т. е. через трое с небольшим суток после оплодотворения икры, началось массовое вылупление личинок.

Не входя в подробности описания развития молоди, остановимся лишь на некоторых особенностях гибридных и контрольных личинок.

29 июня, т. е. спустя около 6 суток после оплодотворения икры, мы установили, что у контрольных личинок карпа желток почти нацело рассосался, челюсти энергично функционируют, и кишечник набит пищей. По длине контрольные личинки в среднем немного превосходят гибридных и значительно подвижнее их. У личинок карпо-карася также почти не оказалось желтка; рот и челюсти нормально развиты и подвижны, но питались эти личинки, повидимому, слабее контрольных; по крайней мере у большинства из них в кишечнике пищи почти не имелось. Кровообращение, как и у контрольных личинок, нормально.

Данные о скорости развития карпо-карася, полученные за 2 года, не совпадают: в 1934 г. эти гибриды развивались несколько быстрее, а в 1936 г. медленнее контрольных карпов.

Для выращивания молоди, полученной в результате опыта 1936 г., а также гибридов, выведенных ранее (в 1934 и 1935 гг.), были использованы предоставленные нам в рыбхозе «Нива» опытные пруды № 3, 4 и 76.

30 июня 1936 г. все эти пруды были заселены нашим опытным материалом. В пруд № 76 (площ. около 0,04 га) были посажены 334 малька карпо-карася и 50 мальков контрольного карпа. Количество тех и других мальков определено из расчета нормальной посадки с прибавлением к ней 20% на возможный отход, причем продуктивность пруда на основании данных предшествующих лет принята за 200 кг, а индивидуальный прирост мальков намечен в 25 г. Двухгодовалые карпо-караси (скрещ. 1934 г.) были посажены в количестве 43 штук в опытный пруд № 3 (площ. 0,08 га). Пруд № 4 (площ. 0,08 га), как уже сказано, был заселен выведенными в 1935 г. годовиками карасе-сазанами.

В течение всего вегетационного периода из опытных прудов брались гидробиологические и гидрохимические пробы. Анализы их показали, что в отношении факторов, влияющих на рост опытной рыбы, значительной разницы между нашими прудами не было.

Для наблюдений над скоростью роста опытных рыб брались ихтиологические пробы.

4 августа 1936 г. в результате пробного облова пруда № 76 было обнаружено, что мальки карпо-карася заметно отстали в росте от контрольных карпов, средняя длина мальков карпо-карасей равнялась 11,2 см, в то время как карпы достигли в среднем 14,6 см. Надо, однако, заметить, что и карпы, и карпо-караси за этот короткий срок (30 июня—4 августа) дали сравнительно большой прирост, что, видимо, было следствием жаркого лета, высокой температуры воды в мелком опытном пруду и массового развития планктонных и бентосных организмов, т. е. благоприятных условий питания молоди рыб. За весь вегетационный период 1936 г., сокращенный вследствие позднего заселения опытных

прудов, эти карпо-караси дали значительный прирост, достигнув среднего веса около 36 г и превзойдя в этом отношении более чем в два раза сеголеток карпо-карася, выращенных за более продолжительный вегетационный период 1934 г.

Осенний облов опытного пруда № 76 дал следующие результаты. Из посаженных 334 гибридов и 50 контрольных карпов выловлено сеголеток гибридов 218 и карпов 28; следовательно, отход гибридов составляет 34,7 и карпов 44%. Эти данные за 1936 г. значительно отличаются от соответствующих данных за 1934 г., когда отход мальков карпо-карасей был не так велик, составляя 18,2%, между тем как карпы в 1934 г. дали гораздо более значительный отход — 61,5%. Таким образом, как в 1934 г., так и в 1936 г. карпо-карась при совместном выращивании его с карпом, когда условия для роста того и другого были тождественны, дал меньший отход, что указывает на его повышенную, в сравнении с карпом, жизнеспособность.

Скорость роста молоди карпо-карася и карпа в опытных прудах в 1936 г. была значительно выше, чем в 1934 г., но соотношение между ними по длине и наибольшей высоте тела весьма близко, и только по весу карпо-карась отстал от карпа в большей степени в 1934 г., чем в 1936 г. Другими словами, сеголетки карпо-карася 1934 г. уступали сеголеткам 1936 г. не только по абсолютному, но и по относительному весу, т. е. были менее упитанными. В этом можно убедиться, рассмотрев нижеприводимую таблицу среднего веса и средних размеров сеголеток этого гибрида при осенних обловах опытных прудов за указанные годы.

Таблица 52

Название рыбы	Средний вес в г		Средняя длина всего тела в мм		Средняя „наибольшая высота тела“ в мм	
	1934 г.	1936 г.	1934 г.	1936 г.	1934 г.	1936 г.
Карпо-карась . . . . .	17,1	35,9	101,0	124,9	31,6	40,1
Зеркальный карп . . . . .	40,0	72,0	132,0	162,0	41,6	52,2
Карпо-карась в % от зеркального карпа . . . . .	42,8	49,9	77,3	77,1	76,0	76,8

В результате краткой биометрической обработки сеголеток карпо-карася, выращенных в 1936 г., мы установили у них индивидуальные колебания веса от 22 до 54,5 г, длины — от 110 до 144 мм и наибольшей высоты тела — от 34 до 47 мм.

Учитывая средний вес и количество карпо-карасей и карпов, выловленных из опытного пруда № 76, определяем прирост всего стада за вегетационный период или рыбоводную продуктивность этого пруда в 267,85 кг [(35,9×218) + (72×28)] = 8698 + 2016 = 10714 г с площади 0,04 га; а с 1 га — 267,85 кг. Следовательно, продуктивность пруда № 76, полученная в результате выращива-

ния сеголеток карпо-карася совместно с небольшим количеством контрольных карпов, оказалась значительно более высокой по сравнению с той, которую дали сеголетки карпо-карася в 1934 г. по опытному пруду № 5.

Дальнейшее выращивание гибридов зеркальный карп×карась (скрещивание 1934 г.) дало в 1936 г. следующие результаты. Посаженные в пруд № 3 двухгодовалые карпо-караси (43 шт.) весной имели средний вес 181 г и среднюю длину 214 мм, при индивидуальных колебаниях веса от 82 до 238 г и длины от 190 до 262 мм. Собранные при осеннем облове трехлетки этого гибрида (42 шт.) имели средний вес 323,8 г и среднюю длину 266 мм при индивидуальных колебаниях веса от 195 до 495 г и длины — от 230 до 305 мм. Таким образом, эти гибриды за третье лето дали относительно и даже абсолютно меньший прирост, чем гибриды карась×сазан за второе лето (табл. 50 и 51).

Выведенные Матсуи гибриды между *S. carpio* и *S. auratus* по понятной причине отличаются от наших гибридов более удлиненной формой тела. По скорости роста гибриды этого автора несколько превосходят наших. Так, в возрасте 3 лет наши карпо-караси достигли в среднем веса 323,8 г и карасе-сазаны—382,7 г, а Матсуи указывает для 24 экз. гибридов того же возраста средний вес 440,9 г. К сожалению, автор не сообщает, к какому из реципрокных гибридов относится этот средний вес и каково отношение количества гибридов к площади пруда, в котором они выращивались.

Остановимся на морфологической характеристике наших гибридов.

По внешнему виду сеголетки карпо-карася значительно отличаются как от зеркального карпа, так и от карася. Они сплошь покрыты равномерно расположенной чешуей. Между тем у Фогта и Гофера (1909) мы находим указание на то, что тело гибрида зеркальный карп×карась одето не сплошным чешуйным покровом. Общая форма тела нашего гибрида несколько более вытянута, чем у карпа и тем более у карася (рис. 52 и 53).

Карасе-сазана по габитусу не легко отличить от карпо-карася: оба гибрида внешне сходны между собой как в однолетнем, так и в двухлетнем возрасте (рис. 54 и 55). Карасе-сазан по высоте тела значительно уступает круглому карасю и немного карпо-карасю, но в небольшой степени превосходит каспийско-куринского сазана. У двухлетнего карасе-сазана наибольшая высота тела содержится в его длине 2,6—3 раза, а у карпо-карася 2,3—2,8 раза. По равномерно расположенной чешуе карасе-сазан не отличается от карпо-карася. Чешуя карасе-сазана лишь немного меньше чешуи карася. Окраска тела того и другого гибридов очень сходна: темнокоричневая спина, серебристые бока и светлое, почти белое (иногда слегка желтоватое) брюшко. Анальный плавник и нижняя лопасть хвостово-

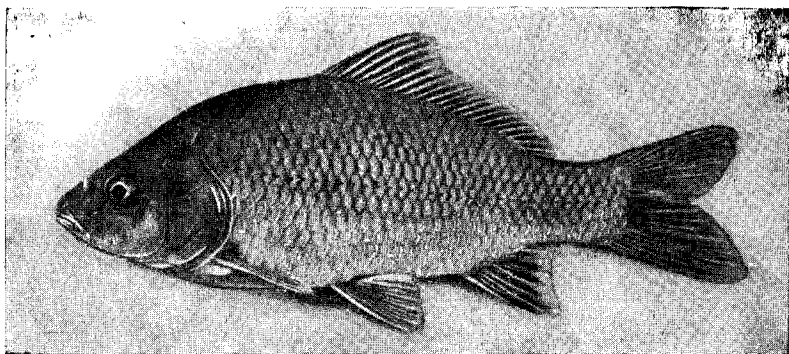


Рис. 52. Зеркальный карп×карась. Сеголетка.

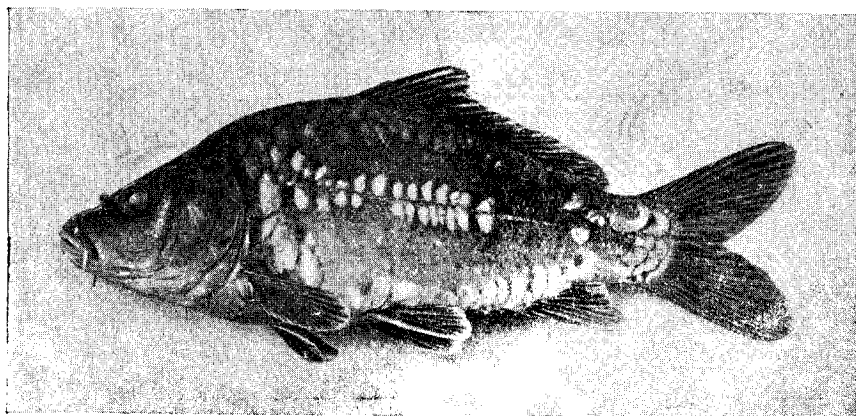


Рис. 53. Зеркальный карп. Сеголетка.

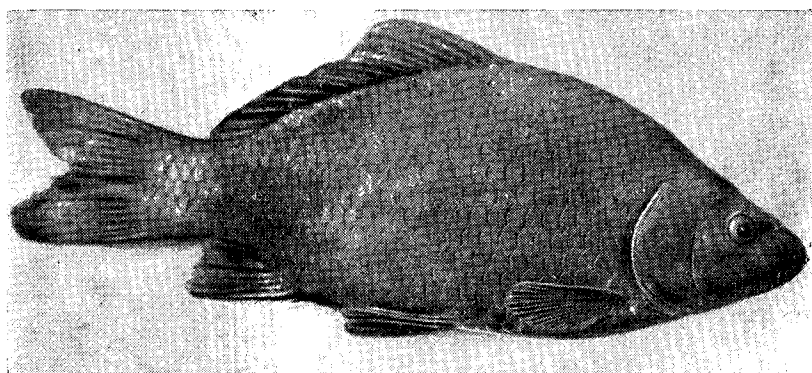


Рис. 54. Зеркальный карп×карась. Двухлетка. (Уменьшено в 2,2 раза).

го плавника интенсивно окрашены в оранжевый цвет. В верхней лопасти хвостового плавника и в брюшных эта окраска выражена несколько слабее. От описанной наиболее типичной окраски наблюдаются лишь незначительные отклонения. Выемка на верхнем крае спинного плавника, характерная для сазана, имеется, как правило, и у гибрида, но выражена слабее.

Что касается усиков гибрида, то в литературе имеются о них разноречивые данные. По Зибольду (1863) усики карпо-карася настолько тоньше и короче, чем у карпа, что их можно да-

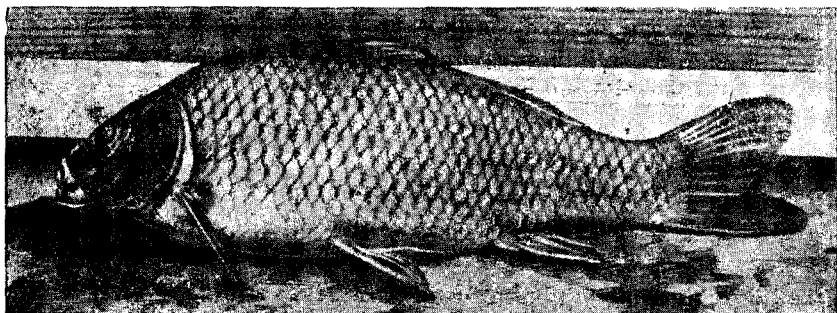


Рис. 55. Карась×сазан. Двухлетка. (Уменьшено в 3 раза).

же не заметить. Матсуи (1931) для большинства экземпляров гибрида *C. carpio*×*C. auratus* отмечает только одну пару усиков, более коротких, чем у карпа, указывая при этом, что число и длина усиков подвержены значительным индивидуальным изменениям и что у некоторых особей они могут и совсем отсутствовать с одной стороны. По Пичману (1934), у двух из трех экземпляров гибрида *C. carpio*×*C. auratus*, найденных им в одном из прудов Австрии, передняя пара усиков отсутствует, а у третьего имеется рудиментарный передний усик только на одной стороне; задняя же пара усиков имеется у всех. Только одну пару усиков отмечает и Хохлина (1941) у гибридов от скрещивания *C. carpio* с *C. auratus* и с *C. carassius*. У описанного Никольским (1940) 1 экз. гибрида между сазаном и серебряным карасем из бассейна Арала оказалось 2 пары усиков.

Все без исключения экземпляры наших гибридов карпо-карася и карасе-сазана имеют по 2 пары усиков, варьирующих по длине, всегда более коротких, чем у *C. carpio*, но не имеющих рудиментарного характера и совершенно ясно заметных.

В связи с исследованием гибридов между карпом и карасем наше внимание было привлечено карасями (*C. carassius*) некоторых озер поймы Дона, поскольку у многих из них имеются маленькие усики, которые, по своему положению в углах рта,

соответствуют нижней паре усиков сазана, но имеют значительно меньшие размеры. Насколько нам известно, в литературе нет никаких указаний об усатых карасях; мало того, отсутствие усиков считается одним из важнейших систематических отличий карася от близкородственного сазана.

Величина усиков у этих карасей варьирует. У отдельных экземпляров усики достигают 2 мм при длине всего тела рыбы

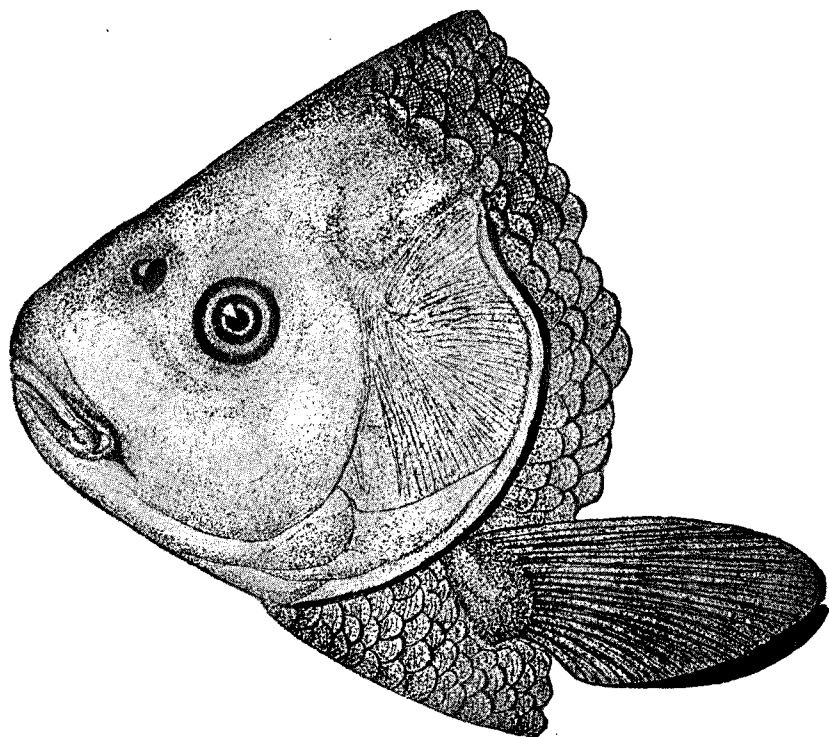


Рис. 56. Голова усатого карася.

25—30 см (рис. 56), у других они короче или даже на месте усика наблюдается лишь еле заметный бугорок; у некоторых имеется зачаточный усик только на одной стороне (левой или правой). В большинстве случаев в уловах обследованных нами озер мы обнаружили около 70—80% усатых карасей, считая и таких, у которых имеются хотя бы зачаточные, но ясно заметные усики.

По гистологическому строению усик карася в основном сходен с описанным Менгом (1923) усиком сазана. На поперечном разрезе усика карася (как и сазана) наблюдается следующая картина (рис. 57). Снаружи располагается относительно широ-

кий слой эпидермиса с разбросанными в нем чувствующими почками, а под ним слой соединительной ткани (кориум), в котором изредка попадаются кровеносные сосуды; местами соединительная ткань вдается в эпидермис в виде сосочков, которые часто подходят к чувствующим почкам. Далее внутрь мы видим слой гладкой кольцевой мускулатуры, развитый у карася несколько слабее, чем у сазана. В самой внутренней (осевой) части усика наибольшее место занимают кровеносные сосуды,

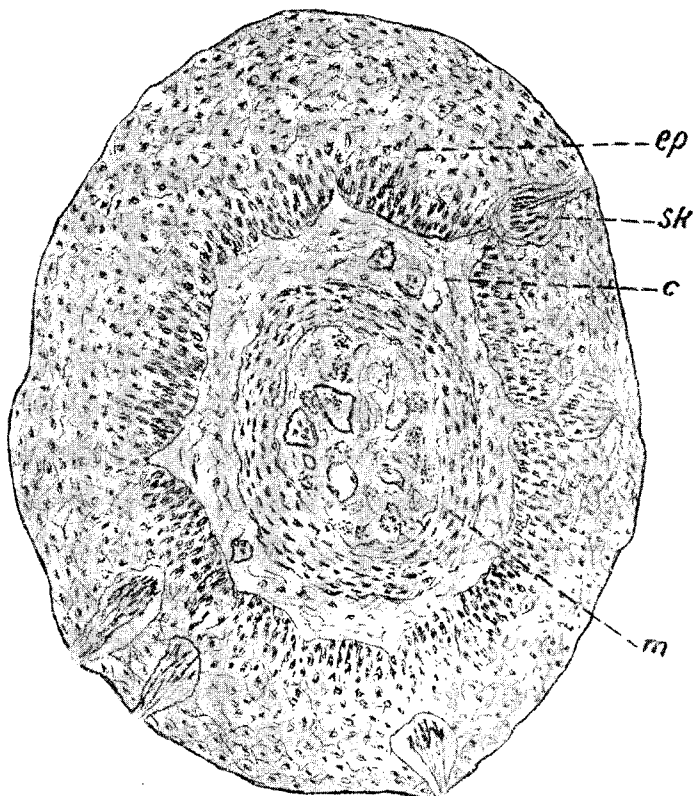


Рис. 57. Поперечный разрез усика карася: *ep*—эпидермис, *sk*—чувствующая почка, *c*—кориум, *m*—кольцевая мускулатура.

между которыми располагаются прослойки соединительной ткани и тонкие пучки продольных гладких мышечных волокон.

Возникает вопрос, не свидетельствуют ли усики наших карасей о происхождении последних от гибридов между сазаном и карасем (в тех озерах, из которых мы получали карасей, встречаются, правда, значительно реже, и сазаны). Во всяком случае мы не можем признать их за первое поколение гибридов между

карпом и карасем, поскольку выведенные нами обе реципрокные формы этих гибридов имеют ряд признаков резкого отличия от интересующих нас карасей. К таким признакам, кроме габитуса гибридов, надо прежде всего отнести наличие у них 2 пар хорошо развитых усиков и формулу глоточных зубов, которая в подавляющем большинстве случаев является не однорядной, а двурядной или трехрядной. Исследованные же нами караси, все без исключения (как усатые, так и безусые), имеют однорядную формулу 4—4. При этом по форме глоточные зубы также типичны для карася.

Если ясно, что по указанным признакам исследуемых карасей нельзя принимать за гибридов между карпом и карасем первого поколения, то все же остается вопрос, не уклоняются ли они в морфологическом отношении от типичных карасей и нет ли у них, кроме усиков, и других признаков, сближающих их с сазаном. Для выяснения этого вопроса мы исследовали биометрически наших карасей в сопоставлении с карасями других местностей. В результате этого исследования у усатых карасей не было обнаружено никаких других (кроме усиков) признаков, которые могли бы иметь гибридное происхождение. По меристическим и по пластическим признакам те и другие караси существенно не отличаются друг от друга.

Происхождение усиков наших карасей неясно. По этому вопросу можно высказать лишь следующие соображения. Если исходить из того, что усики карповых рыб являются относительно древними образованиями и что общий предок карася и сазана ими уже обладал (Лукаш, 1939), то можно рассматривать усики карася как массовое проявление атавизма. Вторым объяснением наличия усиков у наших карасей может служить предположение о том, что последние являются потомками гибрида между карасем и сазаном. Однако против этого говорит прежде всего тот факт, что у усатых карасей отсутствуют какие-либо другие сазаньи признаки, а также и довольно широкое распространение их в пойме верхнего Дона: во всех обследованных нами озерах встречаются караси именно такого типа. Правда, в озерах поймы р. Воронеж (приток Дона) усатые караси нам не попадались.

Возвращаясь к морфологической характеристике гибрида, надо отметить его промежуточность по форме и величине плавательного пузыря. У гибрида оба отдела пузыря имеют овальную форму, причем задний лишь немного уступает по величине переднему и слегка заострен; у карпа передний отдел пузыря превосходит в несколько раз задний, а этот последний суживается конусообразно и оканчивается загнутым острием; у карася, напротив, передний отдел уступает по величине заднему, имеющему овальную форму без заострения. Интересно, что по форме плавательного пузыря к карасю стоит несколько ближе карасе-сазан, чем карпо-карась.

Для биометрической характеристики гибрида в сравнении с исходными видами были обработаны: 1) выведенные в 1934 г. 100 экз. сеголеток карпо-карася с длиной всего тела от 98,7 до 122,2 мм и 40 экз. контрольных карпов с длиной от 103,1 до 135,3 мм. 2) 25 сеголеток карасе-сазана (скрещ. 1936 г.) с длиной от 95,9 до 113 мм и 25 двухлеток этого гибрида с длиной от 176,1 до 250,7 мм и 3) 25 круглых карасей из Подклетненского озера с длиной от 97 до 119,2 мм.

Варьирование некоторых меристических признаков исследовано на более значительном количестве экземпляров.

К сожалению, мы не располагали искусственно выведенными контрольными формами — карасем и сазаном — для сопоставления с ними наших гибридов. Хотя караси, отобранные нами из уловов в Подклетненском озере, по размерам и близки к сеголеткам карпо-карася и карасе-сазана, но по возрасту превосходят их в большинстве случаев на 2—3 года, что обусловлено очень медленным ростом карася. Сравнение гибридов с этими карасями имеет, конечно, лишь ограниченное значение: если меристические признаки с возрастом, как правило, не изменяются, то этого нельзя сказать о пластических признаках. Поэтому вариационно-статистического анализа биометрических данных по карасю мы не даем, указывая лишь средние величины индексов (табл. 60,  $M_3$ ).

Для сравнения карасе-сазана с сазаном в отношении пластических признаков мы могли использовать только приводимые Борзенко данные измерений 10 экз. молодых сазанов со средней длиной всего тела 12 см, т. е. приближающихся по размерам к нашим гибридам-сеголеткам.

При сравнении карпо-карася и карасе-сазана между собой мы можем рассматривать их как реципрокные формы лишь в отношении тех признаков (главным образом меристических), по которым культурный карп не отличается от дикого сазана.

Переходим к описанию меристических признаков обоих гибридов в сравнении с исходными видами.

Как видно из вариационных рядов, приведенных в табл. 53, сравниваемые рыбы по числу неразветвленных лучей в *D*-плавнике очень сходны между собой. У всех исследованных форм весьма преобладает IV неразветвленных луча в этом плавнике. III луча встречается у карпо-карася как исключение, немного чаще у зеркального карпа и еще значительно более часто у карасе-сазана и у карася. Соответственно этому изменяются и средние числа неразветвленных лучей этого плавника. Среди карпо-карасей чрезвычайно редко попадаются экземпляры с V неразветвленными лучами в *D*.

Сопоставление вариационных рядов и средних чисел разветвленных лучей в дорсальном плавнике у интересующих нас рыб выражено в табл. 54.

Таблица 53

Число неразветвленных лучей в *D*

Название рыбы	Варианты			M	n
	III	IV	V		
1. Зеркальный карп . . . . .	2	71	—	3,97	73
2. Зеркальный карп × карась . . . . .	1	181	2	4,01	184
3. Карась × сазан . . . . .	6	66	—	3,92	72
4. Карась круглый . . . . .	18	150	—	3,89	168

Таблица 54

Число разветвленных лучей в *D*

Название рыбы	Варианты								n
	15	16	17	18	19	20	21	22	
1. Зеркальный карп ( $M_1$ ) . . . . .	1	—	8	18	22	21	2	1	73
2. Зеркальный карп × карась ( $M_2$ ) . . . . .	—	1	12	87	66	15	3	—	184
3. Карась × сазан ( $M_4$ ) . . . . .	—	—	11	35	21	4	1	—	72
4. Карась ( $M_3$ ) . . . . .	—	24	53	74	14	2	—	—	167

$$M_1 = 18,86 \pm 0,14; \sigma_1 = \pm 1,18; C_1 = 6,3$$

$$M_2 = 18,49 \pm 0,06; \sigma_2 = \pm 0,82; C_2 = 4,4$$

$$M_4 = 18,29 \pm 0,10; \sigma_4 = \pm 0,84; C_4 = 4,6$$

$$M_3 = 17,51 \pm 0,07; \sigma_3 = \pm 0,88; C_3 = 5,0$$

$$M_{(1-2)} \text{ diff} = 2,47; M_{(1-4)} \text{ diff} = 3,35; M_{(3-4)} \text{ diff} = 6,5; M_{(2-3)} \text{ diff} = 10,9.$$

Из этих цифровых данных видно, что у карпа среднее число разветвленных лучей в *D* является наибольшим, у карася — наименьшим, а гибриды занимают по этому признаку промежуточное место между исходными видами, причем к карпу стоит ближе карпо-карась («реальной» разницы между ними нет), чем карасе-сазан, а к карасю более близок карасе-сазан, чем карпо-карась. Таким образом, сравниваемые формы по среднему числу разветвленных лучей в *D* находятся в матроклинических отношениях друг к другу.

В анальном плавнике число неразветвленных лучей у обоих гибридов и у исходных видов совпадает и равно III. В литературе для этого плавника у карася обычно указывается II—III неразветвленных луча, однако мы ни у одного из 168 подклеточных карасей не обнаружили менее трех неразветвленных лучей.

По количеству разветвленных лучей в анальном плавнике (табл. 55) зеркальный карп и оба гибрида также совершенно

сходны, и только карась несколько отличается, в большинстве случаев превосходя их на 1 луч.

Таблица 55

Число лучей в А

Название рыбы	Лучей в А	Число экз.
Зеркальный карп . . . . .	III 5 (6)	73
Зеркальный карп × карась . . . . .	III 5 (6)	250
Карась × сазан . . . . .	III 5 (6)	72
Карась . . . . .	III 6 (7)	168

Что касается боковой линии, то результаты исследования ее у обоих гибридов в сопоставлении с сазаном и карасем представлены в табл. 56, которая показывает, что гибрид зеркальный карп × карась по формуле боковой линии, особенно по наиболее часто встречающейся, и по среднему числу поперечных рядов чешуи занимает промежуточное (серединное) положение по отношению к исходным видам. Промежуточность же карасе-сазана выражена крайне слабо: по среднему числу поперечных рядов чешуи он значительно превосходит карася и очень близок к сазану. Возможно, что разница в среднем количестве поперечных рядов чешуи у наших гибридов обусловлена тем, что в одном случае с карасем скрещивался Зеркальный (галицийский) карп с крупной, разбросанной чешуей, а в другом — дикий сазан с обычной чешуей.

Таблица 56

Название рыбы	Формула боковой линии		Среднее число поперечных рядов чешуи	Число экз.
	общая	наиболее часто встречающаяся		
Сазан (по данным Борзенко) . . . . .	5—6 35—40 6—9	5—6 37—39 6—8	37,74	133
Зеркальный карп × карась . . . . .	6—7 35—38 6—7	7 35—36 7	35,72	100
Карась × сазан . . . . .	6—8 36—39 6—7	7 37—38 7	37,42	60
Карась (Подклетненское озеро) . . . . .	7—8 29—36 6—7	8 33—34 7	33,61	60

У большинства обследованных нами карасей из Подклетненского озера боковая линия прерывистая и неполная, как у morpha

humilis, причем в некоторых случаях очень неясная. Иногда и у карасе-сазанов в хвостовом отделе попадаются чешуйки (большей частью 1—2), не прободенные отверстиями канала боковой линии. В этих случаях в формуле мы указываем общее число поперечных рядов чешуй, считая и чешуи без отверстий. Если же считать только чешуи с отверстиями, то формула боковой линии наших карасей должна бы принять такой вид:  $12\frac{7-8}{6-7}33$ .

Глоточные зубы исследованы у 60 экз. карасе-сазана (30 сеголеток и 30 двухлеток) и у 100 экз. сеголеток карпо-карася, причем мы обнаружили разнообразие формул глоточных зубов и некоторые отличия в их строении у того и другого гибрида. У сеголеток карпо-карася значительно преобладает формула 1.4—4.1, встреченная нами у 68 экз. из 100. У сеголеток карасе-сазана эта формула часто видоизменена следующим образом: на левой и правой жаберных дужках вместо нормального зуба внешнего ряда имеется небольшой бугорок, не покрытый эмалью, который по положению соответствует единственному полному зубу этого ряда у карпо-карася. Если этот зуб обозначить единицей, заключенной в скобки, то формула, которую мы установили у большинства карасе-сазанов, примет такой вид (1).4—4.(1); лишь немного реже встречаются формулы 1. 4—4. (1) и (1). 4—4. 1. Надо заметить, что среди сеголеток карасе-сазанов попадались экземпляры, у которых было крайне трудно определить формулу глоточных зубов. Так, например, мы имели случай настолько нетипичного их расположения, что очень затруднялись решить, какую из двух формул принять для их обозначения (1). 1.4—4.1. (1) или (1). 1.4—5.(1). Дело в том, что зуб среднего ряда правой жаберной дужки расположен почти в одном ряду с четырьмя внутренними крупными зубами, но значительно отличается от последних по своей малой величине и немного сдвинут кнаружи, в сторону неполного зуба. Более подходящей для данного случая считаем формулу (1).1.4—4.(1).

Сказанное о неполных зубах относится главным образом к сеголеткам карасе-сазана. Что же касается двухлеток этого гибрида, то у них такие зубы попадались нам гораздо реже, и, следовательно, преобладающей формулой у них становится та же, что и у карпо-карася, т. е. 1.4—4.1, хотя у некоторых экземпляров зуб внешнего ряда несколько уменьшен. Никаких признаков зачатков молодых зубов-заместителей у однолетних и двухлетних карасе-сазанов из осенних обловов мы не наблюдали. Однако, так как у однолетних карасе-сазанов преобладает формула (1).4—4.(1), а у двухлетних 1.4—4.1, то надо полагать, что внешний зуб, развивающийся гораздо слабее других, уже в течение первого вегетационного периода изнашивается (стирается или обламывается), а у двухлеток, вероятно в результате смены,

здесь появляется цельный, но, по сравнению с другими, более малый (тонкий) зуб.

В табл. 57 сопоставлены формулы глоточных зубов у гибридов и у исходных видов, причем формулы помещены в порядке убывания числа случаев их нахождения. Для удобства сравнения формул неполные зубы внешнего ряда карасе-сазанов обозначаются в таблице так же, как и полные, т. е. единицей без скобок.

Таблица 57

Название рыбы	Формулы глоточных зубов	Число экз.
Сазан (по Бергу) . . . . .	1.1.3—3.1.1, (редко 1.2.3—3.2.1)	—
Зеркальный карп (из рыбхоза „Нива“) . . . . .	1.1.3—3.1.1*	50
Зеркальный карп × карась	1.4—4.1, 1.1.4—4.1, 1.4—4.1.1, 1.1.4—4.1.1, 1.4—4.2, 2.4—4.2, 1.1.3—3.1.1, 1.4—4, 1.4—3.1.1, 2.4—4.1, 4—4.1.1, 2.4—4.1.1	100
Карась × сазан . . . . .	1.4—4.1, 4—4.1, 1.1.4—4.1, 1.4—4, 1.1.4—4.1.1, 4—4, 2.4—4.1, 1.1.4—4.	60
Карась (из Подклетненского озера) . . . . .	4—4	60

Как видно из таблицы, у некоторых экземпляров карасе-сазана встречается и однорядная, характерная для карася, формула глоточных зубов 4—4. Интересно, что этой формулы мы не обнаружили ни у одного из карпо-карасей, хотя этот гибрид исследован нами в отношении глоточных зубов в большем количестве экземпляров, чем карасе-сазан, между тем как формула, характерная для карпа 1.1.3—3.1.1, найдена и у карпо-карася (3 экз.), но не у карасе-сазана. Таким образом, в этом сказывается, правда в слабой степени, преобладание материнских особенностей у наших реципрокных гибридов (матроклиния). Подтверждение этому мы находим в работе Хохлиной (1941), согласно которой карасевая формула 4—4 чаще встречается у гибрида *C. auratus* ♀ × *C. carpio* ♂, чем у гибрида *C. carpio* ♀ ×

\* Ни у одного из исследованных нами карпов мы не встретили отклонений от формулы глоточных зубов 1.1.3—3.1.1. Гриб (1930) отмечает, что ему попадались экземпляры взрослых прудовых карпов, у которых зуб внешнего ряда отсутствовал. Уменьшение числа рядов глоточных зубов у карпа вплоть до однорядных 3—3 указывает и Кирпичников (1945).

*C. carassius* ♂, и также у первого из этих гибридов ни разу не попала карповая формула. В этом и Хохлина усматривает проявление матроклинии.

Наиболее часто встречается у обоих наших гибридов, как и у гибридов Хохлиной, формула 1.4—4.1, которая является промежуточной по отношению к формулам исходных видов. Это выражается в том, что она двурядна, в отличие от трехрядной формулы у *Surginus* и однорядной у *Carassius*, а также и в том, что четыре зуба внутреннего ряда у карасе-сазана по своей форме и расположению очень напоминают зубы *Carassius*, а сидящий снаружи от них маленький зуб, видимо, унаследован гибридом от *Surginus* (в формуле 1.1.4—4.1.1 и число этих малых зубов совпадает с числом их у *Surginus*).

Матсуи (1931) для глоточных зубов гибрида *C. carpio* × *C. auratus* указывает единственную формулу 3.4—4.3, которую мы ни разу не встретили у наших гибридов. По Пичману (1934), глоточные зубы у исследованных им трех экземпляров гибрида между карпом и золотой рыбкой по своей форме и расположению соответствуют зубам караса.

Для сопоставления гибридов с исходными видами по количеству тычинок на первой жаберной дуге привожу табл. 58.

Таблица 58

Изменчивость числа жаберных тычинок

Название рыбы	В а р и а н т ы											n
	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32		
1. Зеркальный карп (рыбхоз "Нива" ( $M_1$ )) . . . . .	2	7	21	12	7	1	—	—	—	—	50	
2. Зеркальный карп × карась ( $M_2$ ) . . . . .	—	1	3	13	13	6	1	—	—	—	37	
3. Карась (Подклетн. озеро) ( $M_3$ ) . . . . .	—	—	—	3	7	4	7	3	1	—	25	
4. Карась × сазан ( $M_4$ ) . . . . .	—	—	—	1	11	21	11	4	1	1	50	
5. Сазан* ( $M_5$ ) . . . . .	3	12	20	22	11	2	2	—	—	—	72	

$$M_1 = 25,36 \pm 0,15; M_2 = 26,62 \pm 0,16; M_3 = 28,12 \pm 0,27;$$

$$M_4 = 28,26 \pm 0,15; M_5 = 25,56 \pm 0,15.$$

Сравнение средних чисел жаберных тычинок у данных форм показывает, что гибрид карась × сазан почти не отличается по этому признаку от караса, а зеркальный карп × карась, занимая промежуточное положение между исходными видами, все же немного ближе стоит к карпу, чем к карасю. Следовательно, и

\* Вариационный ряд для сазана составлен нами по данным Борзенко.

здесь мы видим, что гибриды несколько отличаются друг от друга матроклинно.

По среднему числу позвонков оба гибрида являются промежуточными по сравнению с исходными видами, причем гибрид зеркальный карп × карась стоит ближе к карпу, чем к карасю, а карась × сазан, наоборот, более близок к карасю, чем к карпу. Между зеркальным карпом и диким сазаном по количеству позвонков существенной разницы нет. Таким образом, в наследовании этого признака ясно выражена матроклиния. В этом мы убеждаемся путем сравнения вариационных рядов (табл. 59) и средних величин. Это же иллюстрирует и рис. 58 (стр. 202).

Таблица 59

Число позвонков

Название рыбы	Варианты								n
	31	32	33	34	35	36	37	38	
Зеркальный карп ( $M_1$ ) . . . . .	—	—	—	—	—	6	37	2	45
Зеркальный карп × карась ( $M_2$ ) . . . . .	—	—	2	10	83	24	1	—	120
Карась × сазан ( $M_4$ ) . . . . .	—	—	2	23	7	—	—	—	32
Карась ( $M_3$ ) . . . . .	1	19	6	1	—	—	—	—	27

$$M_1 = 36,91 \pm 0,06; \sigma_1 = \pm 0,41; C_1 = 1,1$$

$$M_2 = 35,10 \pm 0,06; \sigma_2 = \pm 0,60; C_2 = 1,7$$

$$M_4 = 34,16 \pm 0,08; \sigma_4 = \pm 0,50; C_4 = 1,5$$

$$M_3 = 32,26 \pm 0,21; \sigma_3 = \pm 0,57; C_3 = 1,5$$

Обратимся теперь к табл. 60, в которой сопоставлены пластические и некоторые меристические признаки зеркального карпа ( $M_1$ ), карпо-карася ( $M_2$ ), карася ( $M_3$ ), карасе-сазана ( $M_4$ ) и сазана ( $M_5$ ).

Таблица показывает, что по большинству признаков оба гибрида (сеголетки) промежуточны между родительскими видами, причем карпо-карась по средним величинам значительного большинства сравниваемых признаков ближе к материнскому виду, чем к отцовскому: разница между гибридом и карпом ( $M_2 - M_1$ ) меньше, чем разница между гибридом и карасем ( $M_2 - M_3$ ). К признакам, по которым этот уклон гибрида в сторону карпа наиболее выражен, относятся: наибольшая высота тела, длина хвостового стебля, длина основания  $A$ , длина  $V$ , число позвонков, а также форма спинного и хвостового плавников (рис. 52 и 53).

Отсюда понятно также и то, что к карпу стоит ближе карпо-карась, чем карасе-сазан. Для большинства признаков разница между зеркальным карпом и карпо-карасем ( $M_{1-2} \text{ diff}$ ) значительно меньше, чем разница между зеркальным карпом

Таблица 60

Признаки	Карп		Карпо-карась		Карась	Карасе-сазан		Сазан	$M_{1-diff}$	$M_{1-diff}$	Разница между гибридом и карпом ( $M_2 - M_1$ )	Разница между гибридом и карасем ( $M_3 - M_2$ )
	$M_1 \pm m_1$	$C_1$	$M_2 \pm m_2$	$C_2$	$M_3$	$M_4 \pm m_4$	$C_4$	$M_5$				
Пластические (в % длины тела):												
Аитедорсальное расстояние	52,95±0,15	1,8	51,48±0,01	2,1	53,34	49,88±0,22	1,2	50,5	9,8	16,3	-1,47	-1,86
Постдорсальное расстояние	19,40±0,21	6,8	20,28±0,09	4,4	19,42	21,00±0,16	3,8	19,0	3,8	6,2	+0,88	+0,86
Длина хвостового стебля	18,56±0,10	3,5	19,22±0,08	4,0	16,11	18,46±0,06	1,6	18,7	5,1	0,6	+0,66	+3,11
Наибольшая высота тела	38,13±0,16	2,7	38,14±0,08	2,1	48,00	33,44±0,15	2,2	32,2	0,1	16,2	+0,01	-9,86
Наименьшая высота тела	14,11±0,07	3,2	14,21±0,04	2,8	15,72	13,46±0,06	2,1	12,7	1,3	7,2	+0,10	-1,51
Высота головы у затылка	26,34±0,10	2,5	25,40±0,07	2,7	26,53	24,50±0,56	2,3	—	7,8	17,2	-0,94	-1,13
Длина головы	32,07±0,11	2,3	29,42±0,06	2,1	28,74	29,14±0,08	1,4	29,6	22,1	21,2	-2,65	+0,68
Диаметр глаза	6,07±0,06	6,6	5,79±0,02	4,0	6,29	6,44±0,04	3,3	6,2	4,7	5,3	-0,28	-0,50
Заглазничный отдел головы	15,02±0,09	3,9	14,95±0,05	3,2	14,19	14,00±0,06	2,5	13,8	0,7	9,4	-0,07	+0,76
Длина основания D	36,97±0,23	4,0	36,46±0,11	3,0	37,80	36,28±0,14	2,0	37,9	2,0	2,5	-0,51	-1,34
Наибольшая высота D	16,24±0,15	5,7	18,05±0,07	3,8	20,81	18,96±0,12	3,2	15,9	10,6	14,5	+1,81	-2,76
Длина основания A	9,45±0,11	7,6	10,07±0,06	5,5	12,70	10,26±0,08	3,9	10,1	4,8	5,8	+0,62	-2,63
Наибольшая высота A	15,21±0,11	4,7	15,86±0,07	4,3	17,00	16,36±0,07	2,2	16,1	5,0	8,9	+0,65	-1,14
Длина P	19,85±0,23	7,6	18,05±0,07	3,9	18,33	19,28±0,12	3,0	19,3	7,5	2,9	-1,80	-0,28
Длина V	16,8±0,15	5,8	18,77±0,07	3,9	22,00	19,78±0,13	3,3	18,2	12,2	14,8	+1,96	-3,23
Длина P в % P-V	90,25±0,65	4,6	79,39±0,40	5,3	—	87,96±0,73	4,2	—	14,1	2,3	—	—
Длина V в % V-A	70,25±0,85	7,7	78,91±0,44	5,5	—	80,18±0,18	2,2	—	9,0	8,1	—	—
Диаметр глаза в % длины головы	18,83±0,18	6,0	19,62±0,08	3,9	21,70	22,14±0,11	2,5	20,6	3,9	15,8	+0,79	-2,08
Меристические:												
Число разветвленных лучей в D	18,86±0,14	6,7	18,49±0,06	4,4	17,51±0,7	18,29±10	5,0	—	2,5	—	-0,37	+0,98
Число разветвленных лучей в A	5,07	—	5,09	—	6,12	—	—	—	—	—	+0,02	-1,03
Число жаберных тычинок	25,36±0,15	—	26,62±0,16	—	28,12±0,27	28,26±0,15	—	25,56±0,15	—	—	+1,26	-1,50
Число позвонков	36,91±0,06	1,1	35,10±0,06	1,7	32,26±0,21	34,16±0,08	1,5	—	21,7	—	-1,81	+2,84

и карасе-сазаном ( $M_{1-4\ diff}$ ). Такое различие между нашими гибридами в отношении пластических признаков, вероятно, является следствием того, что гибрид выведен от скрещивания карася в одном случае с высокоспинным зеркальным карпом, а в другом — с диким сазаном, поскольку последние существенно отличаются друг от друга по ряду пластических признаков.

В отношении некоторых признаков разница между карпо-карасем и карпом столь ничтожна, что не может быть признана

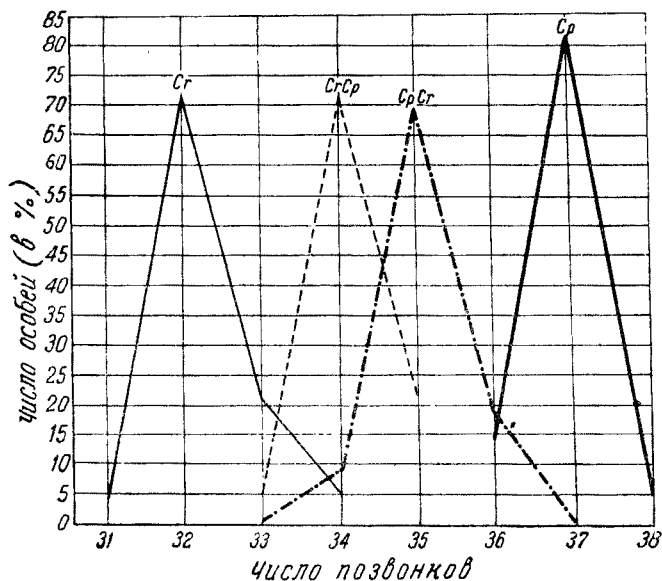


Рис. 58. Матроклинные отличия реципрокных гибридов по числу позвонков. Cr—Carassius; CrCp—Carassius×Cyprinus; CpCr—Cyprinus×Carassius; Cp—Cyprinus.

«реальной» (наибольшая и наименьшая высота тела, заглазничный отдел головы, длина основания D). «Нереальных» отличий между карпо-карасем и карасем гораздо меньше.

У карасе-сазана, в отличие от карпо-карася, мы не обнаруживаем преобладания материнских особенностей над отцовскими. В этом случае наибольшая высота тела, по которой карасе-сазан столь значительно отличается от материнского вида, видимо, связана с уклоном гибрида в сторону отцовского вида и по ряду других пластических признаков.

С возрастом наибольшая высота тела гибридов несколько изменяется. У сеголеток карасе-сазана она по отношению к длине тела равняется в среднем 33,44%, у двухлеток увеличивается до 35,68%, а у трехлеток снова падает до 34,02%. Также

и у карпо-карася наибольшая высота тела подвержена небольшим возрастным изменениям: у сеголеток она составляет в среднем 38,14%, у двухлеток — 38,74%, у трехлеток — 38,29% и у четырехлеток — 37,22% длины тела. Таким образом, у того и другого гибрида максимальная величина этого признака наблюдается в двухлетнем возрасте, после чего начинает падать.

На основании вариационно-статистического изучения возрастных изменений пластических признаков нами было установлено, что наиболее существенными отличиями двухлеток от сеголеток являются: относительно более высокое тело, уменьшенная голова, укороченные парные плавники, удлиненное основание дорсального плавника и уменьшенное постдорсальное расстояние (Николюкин, 1938). Коэффициент вариации (С) у сеголеток карасе-сазанов по всем исследованным нами пластическим признакам ниже, чем у двухлеток. Следовательно, последние в морфометрическом отношении более изменчивы. Это связано с тем, что у двухлеток, которые дали столь большой прирост за второе лето, поскольку выращивались в более благоприятных условиях питания, размах индивидуальных вариаций абсолютной длины оказался значительно шире, чем у сеголеток.

Что касается полового состава, то и для карпо-карася, и для карасе-сазана отмечено, что самцы значительно преобладают в количественном отношении над самками (до 87%), но отстают по средней скорости роста. У сазана, по Борзенко (1926), половой диморфизм крайне слабо выражен, а половозрелость наступает чаще на 4 и 5 году; при этом самцы и самки до наступления половозрелости растут приблизительно одинаково, после чего самцы начинают несколько отставать в росте. У большинства наших двухгодовалых гибридов можно было безошибочно определять пол по наружным признакам (брачный наряд и меньшая величина самцов), и лишь в некоторых случаях приходилось прибегать к вскрытию. В отношении пола и половозрелости было просмотрено 35 экз. двухгодовалых карпо-карасей (скрещ. 1934 г.) непосредственно перед посадкой их в опытный пруд (29 июня 1936 г.). Длина гибридов колебалась от 19 до 26 см, а вес от 82 и до 238 г. На основании обследования этого материала мы установили следующий половой состав: из 35 экз. оказалось самок только 10. Самки, как правило, превышают самцов по весу и длине: средний вес самок 164,4 г, а самцов 140,2 г. Самцы в большинстве случаев одеты в типичный для карповых рыб брачный наряд в виде мелких беловатых бугорков на голове, а иногда и на туловище. Особенно ясно он выражен на жаберной крышке. Следовательно, уже у двухгодовалых карпо-карасей проявляется половой диморфизм, который у зеркального карпа этого же возраста не выражен. В единичных случаях даже у сеголеток карпо-карасей можно наблюдать подоб-

ный же брачный наряд. У ряда самцов-двухлеток карпо-карасей так же, как и у карасе-сазанов, при легком надавливании на брюшко показывалась в незначительном количестве сперма. Повидимому, гибриды (по крайней мере самцы) достигают половозрелости ранее, не только чем карась, но и чем сазан и зеркальный карп.

У некоторых самцов мы обнаружили явное недоразвитие и даже полное отсутствие одного из семенников при нормальной величине другого. Сперма обычно имеет вид прозрачной почти бесцветной жидкости, резко отличной от типичной для карповых рыб густой молочно-белой спермы. При микроскопическом исследовании нам лишь в немногих случаях удавалось наблюдать в ней подвижные сперматозоиды в уменьшенном количестве. На окрашенных препаратах удалось установить, что сперматозоиды гибрида в своем большинстве отличаются от контрольных (карпа) более крупной величиной и относительно более длинными хвостами. В результате многочисленных опытов оплодотворения икры карпа и карася спермой различных экземпляров гибридов мы только в одном случае добились успеха, получив лишь очень малочисленное потомство от скрещивания карась ♀ × карасе-сазан ♂. Таким образом, мы приходим к выводу, что самцы гибридов первого поколения, как правило, стерильны, и лишь в очень редких случаях среди них могут попадаться частично плодовитые экземпляры.

У самок гибридов яичники и в анатомическом, и в гистологическом отношении варьируют в значительных пределах — от почти нормальных до столь сильно недоразвитых (иногда с явными признаками жирового перерождения), что по внешнему виду половой железы нельзя с уверенностью определить невооруженным глазом.

Неоднократно самкам с наиболее раздутыми брюшками инъецировалась суспензия гипофиза (карася или линя), что лишь в некоторых случаях вызывало слабое выделение икры (иногда несколько икринок), которая, однако, была непригодной для оплодотворения. Только в одном случае нам удалось получить потомство в результате посадки в пруд на нерест нескольких самок карасе-сазана с самцами зеркального карпа.

Исследование строения яичников гибридов, а также опыты стимулирования созревания икры и искусственного оплодотворения выделявшихся небольших порций икры показали, что самки гибридов обычно стерильны и что плодовитые экземпляры могут встречаться среди них только как редкое исключение.

При вскрытии одного экземпляра, имевшего длину всего тела 37 см, вес 850 г и возраст 4+, по внешнему виду принятого за самку, мы обнаружили интересный случай гермафродитизма. Только в каудальном отделе половой железы оказалось значи-

тельное скопление икры, что подтвердилось и микроскопически наблюдениями. Икринки большей частью прозрачны, зеленовато-желтого цвета, различны по размерам (0,44—1,37 мм), оплетенные многочисленными мелкими кровеносными сосудами. Наряду с такими картинками, которые мы наблюдали в каудальной части железы и которые типичны для яичника с развивающимися яйцами, в остальной части железы наше внимание было привлечено структурами, свойственными семеннику, т. е. ампулами, наполненными сперматогониями. Эта семенная часть железы гистологически очень сходна с семенником сазана. Таким образом, было установлено несомненное гермафродитное строение половой железы этого экземпляра.

Оценивая гибридизацию между карпом и карасем с практической точки зрения, надо сказать, что в некоторых условиях она может дать больший хозяйственный эффект, чем разведение карпа или карася. Как известно, карась отличается от карпа (особенно от его культурных рас) необычайной выносливостью, но растет медленно, тогда как карп отличается от карася меньшей костистостью, а по быстрому росту занимает совершенно исключительное место среди карповых рыб. Отсюда понятен практический смысл скрещивания этих видов.

Наши опыты показали, что гибрид, значительно превосходя по скорости роста карася и несколько уступая карпу, выгодно отличается от последнего по резко повышенной выносливости, которая, вероятно, наследуется от карася и увеличивается в силу гетерозиса. Об этом свидетельствует, например, отмеченный нами значительно меньший (в 3,5 раза) процент отхода гибридов карпо-карасей за первое лето (в опыте 1934 г.) по сравнению с контрольными карпами. С другой стороны, мы можем полностью подтвердить заключение Гадда (1917) о том, что карпо-караси хорошо переносят перевозки. В течение ряда лет нам неоднократно приходилось перевозить в бочках (иногда при очень густой посадке) наших гибридов, пользуясь автомобильным и гужевым транспортом. При этом гибриды неизбежно получали различного рода травматические повреждения кожи, чешуйного покрова, плавников и пр., которые, однако, у них очень быстро заживали, и мы имели только очень редкие случаи отхода единичных экземпляров. Также хорошо переносят гибриды неблагоприятные условия зимовки, почти не давая отхода, и в этом отношении, несомненно, значительно более выносливы, чем карпы. Поэтому карпо-карась заслуживает предпочтения перед карпом, особенно, как объект для заселения неспускных прудов более или менее заморного характера. При этом, судя по почти полному бесплодию гибридов, практически следует учитывать возможность эксплуатации только первого поколения. Однако бесплодие гибридов может иметь и положительные последствия.

Так, выращенные нами карпо-караси и карасе-сазаны обладали хорошим вкусом и повышенной жирностью, что, повидимому, связано с их бесплодием. С другой стороны, бесплодие гибридов исключает возможность перенаселения водоема, что так часто наблюдается при заселении неспускных водоемов карасями, которые, стихийно размножаясь, крайне мельчают.

Подведем итоги нашего исследования гибридов между *Cyprinus* и *Carassius*.

1. Оба гибрида—карпо-карась и карасе-сазан—являются вполне жизнеспособными и даже отличаются от карпа повышенной выносливостью. Карпо-карась дал меньший отход по сравнению с контрольным карпом при содержании их в одинаковых условиях и даже при совместном выращивании в одном и том же пруду.

2. По среднему индивидуальному приросту карпо-карась (скрещ. 1934 г.) значительно отстал от карпа. Однако отчасти это отставание объясняется тем, что в нашем опытном пруду карп, вследствие его массового отхода в начале вегетационного периода, оказался в значительно меньшем количестве и, следовательно, в лучших условиях использования кормовых ресурсов. В связи с этим карпо-карась, несмотря на малый индивидуальный прирост, дал незначительное снижение продуктивности пруда по сравнению с карпом. Вообще же продуктивность по обоим опытным прудам, несмотря на их удобрение, оказалась невысокой в связи с тем, что вегетационный период в 1934 г. был сокращенным, вследствие позднего нереста карпа и неблагоприятных метеорологических условий.

Карпо-карась, выведенный в 1936 г., по приросту за первое лето обогнал более чем в два раза карпо-карася, выращенного в 1934 г., так же как и карасе-сазана, но все-таки вдвое отстал по скорости роста от совместно с ним посаженного в опытный пруд контрольного карпа. Зато по сравнению с последним карпо-карась дал меньший процент гибели.

3. По большинству морфологических признаков оба наши гибрида (карпо-карась и карасе-сазан) являются промежуточными по отношению к исходным видам. По ряду признаков каждый из них более сходен с материнским видом, чем с отцовским (матроклиния), что наиболее ясно выражено в отношении количества позвонков и некоторых других меристических признаков. В наследовании пластических признаков у карасе-сазана, в отличие от карпо-карася, преобладания материнских особенностей не наблюдается.

4. Наибольшая высота тела у обоих гибридов значительно ниже, чем у карася. В возрасте сеголеток карпо-карась не отличается по этому признаку от зеркального карпа, а карасе-сазан очень близок к сазану. У двухлеток относительная величина этого признака достигает максимума, а затем понижается.

5. Оба гибрида по большинству пластических признаков в общем менее изменчивы, чем зеркальный карп, как это вытекает из сравнения их коэффициентов вариации. С переходом к двухлетнему возрасту изменчивость пластических признаков у карасе-сазана повышается.

6. Формула глоточных зубов у обоих гибридов значительно варьирует. Наиболее часто встречается формула 1.4—4.1, причем у сеголеток карасе-сазана единственный зуб внешнего ряда бывает неполным. У этого же гибрида, в отличие от карпо-карася, попадаетея и однорядная формула 4—4, как у карася.

7. Получены указания в пользу того, что карпо-караси и карасе-сазаны (по крайней мере самцы) достигают половозрелости в более раннем возрасте, чем исходные виды. Половые железы гибридов обычно более или менее ненормальны. Обнаружено и явление гермафродитизма.

8. Как правило, гибриды бесплодны: плодовитые экземпляры очень редко встречаются среди самцов и еще реже среди самок.

9. Установлено значительное количественное преобладание самцов над самками. По скорости роста самцы несколько уступают самкам.

10. Выращивание гибридов от скрещивания зеркального карпа или сазана с карасем в прудах рыбхоза дало сравнительно высокую продуктивность. Это, а также повышенная жизнестойкость гибридов позволяет считать, что выращивание их в некоторых условиях, например, в неспускных заморных водоемах, может оказаться значительно более выгодным, чем разведение более прихотливого культурного карпа или медленнее растущего карася.

#### Краниологическое исследование гибрида в сравнении с исходными видами

Гибриды рыб до настоящего времени совершенно не были изучены в краниологическом отношении, между тем как такое изучение представляет определенный интерес, поскольку в современной систематике рыб черепу уделяется немалое место (Берг, 1940).

Мы поставили перед собой задачу установить наиболее существенные отличия в строении черепа гибридов и исходных видов. Материалом для нашего исследования послужили черепа: 1) 4 экз. гибрида зеркальный карп ♀ × карась ♂ и 3 экз. реципрокного гибрида карась ♀ × сазан ♂, 2) 3 экз. зеркального карпа и 7 экз. сазана и 3) 7 экз. карася. Возраст всех этих экземпляров колеблется в пределах 4—6 лет\*.

Так как карп и карась по составу черепных костей отличий не имеют, то мы сравнивали общую форму черепа, соот-

\* Исследование проведено при участии С. Д. Романцевой.

ношения величин различных его отделов, а также форму и строение некоторых костей. При этом нам пришлось прибегнуть к краниометрическому методу, с помощью которого только и можно с достаточной точностью охарактеризовать морфологические отличия черепов столь близких форм, как карп, карась и гибрид между ними.

Для измерения нами были избраны следующие признаки: 1) длина основания черепной коробки, т. е. расстояние от заднего края тела (а не глоточного отростка) *basioccipitale* до середины переднего края *vomcr*; 2) наибольшая высота черепной коробки — расстояние от верхнего края костной стенки поперечного канала боковой линии (против шва между *parietalia*) до пункта, находящегося на нижней поверхности *parasphenoideum* непосредственно впереди от парных продольных гребней, описываемых ниже в черепе карася и гибрида; 3) наибольшая ширина черепной коробки — расстояние между задними концами *pterotica*; 4) наибольшая ширина обонятельного отдела черепа — расстояние между латеральными концами анторбитальных отростков; 5) длина глоточного отростка — расстояние от его заднего конца до переднего края костной пластинки, к которой прикрепляется жерновок; 6) наибольшая ширина костной пластинки для жерновка в % ее длины; 7) наибольшая ширина *operculum* (по верхнему краю) в % его длины; 8) ширина *hyomandibulare* (по верхнему краю) в % его наибольшей длины; 9) наибольшая ширина *frontale* в % длины этой кости; 10) наибольшая ширина верхней пластинчатой части *mesethmoideum* в % ее длины и 11) наибольшая ширина *vomcr* в % его длины.

В табл. 61 первые четыре признака даны в % длины основания черепа, а для остальных элементов приведены процентные отношения наибольшей ширины к наибольшей длине. Различия между реципрокными формами гибридов, а также между зеркальным карпом и диким сазаном по приведенным в таблице признакам, если и имеются, то столь незначительны, что могут быть выявлены лишь при вариационно-статистическом исследовании большого количества черепов. Для наших же целей эти различия не имеют значения, и поэтому реципрокные формы в таблице не разделены.

Из таблицы видно, что средние величины индексов пяти признаков (*C*, *lp*, *b*, *hm*, *f*) у гибрида и у карпа очень сходны или даже почти совпадают, сильно отличаясь от таковых карася; по трем признакам (*H*, *m*, *v*) гибрид, занимая промежуточное положение между исходными видами, более или менее уклоняется в сторону карпа и по одному признаку (*c*) занимает середину между карпом и карасем; только по одному признаку (*o*) гибрид очень близок к карасю, значительно отличаясь от карпа.

Таблица 61

Признаки	Средние индексы			Крайние варианты индексов		
	карп	гибрид	карась	карп	гибрид	карась
В % длины основания черепа:						
Наибольшая высота черепной коробки ( <i>H</i> ) . . .	37,1	41,9	52,8	36,2—38,5	40,6—44,2	50,7—54,8
Наиб. ширина черепа ( <i>C</i> ) . . .	53,1	54,0	59,2	50,7—54,6	52,2—56,7	58,0—61,8
Наиб. ширина обонятельного отдела черепа ( <i>c</i> ) . . . . .	42,7	46,3	49,5	41,1—43,6	42,6—48,8	45,4—52,2
Длина глоточного отростка ( <i>lp</i> )	27,4	27,2	30,3	26,9—28,1	26,6—27,9	27,8—31,2
Ширина костной пластинки для жерновка в % ее длины ( <i>b</i> ) . . . . .	129,1	130,0	95,9	122,9—139,3	123,4—138,9	86,3—104,1
Наиб. ширина <i>operculum</i> в % его длины ( <i>o</i> ) . . . . .	61,5	48,5	46,1	59,0—66,5	46,5—50,8	42,3—50,6
Наиб. ширина <i>hyomandibulare</i> в % его длины ( <i>hm</i> ) . . . . .	47,9	48,2	39,8	43,4—49,9	46,0—51,1	36,6—42,3
Наиб. ширина в % длины <i>frontale</i> ( <i>f</i> ) . . . . .	64,3	65,3	77,1	61,3—70,7	58,5—70,2	72,7—82,6
Наиб. ширина в % длины <i>mesethmoidium</i> ( <i>m</i> ) . . . . .	87,3	98,4	123,5	84,2—91,6	93,3—107,9	116,4—132,6
Наиб. ширина в % длины <i>vomere</i> ( <i>v</i> ) . . . . .	46,2	53,7	75,5	37,3—51,5	49,8—60,1	68,3—81,6

Таким образом, в черепе гибрида превалируют признаки карпа над признаками карася. В связи с этим и по общей форме черепа гибрид более сходен с карпом, чем с карасем.

Обратимся теперь к сравнению строения некоторых костей черепа гибридов и исходных видов.

Не останавливаясь на разборе *supraoccipitale*, отметим лишь, что по строению, величине и положению гребня этой кости гибрид значительно более сходен с карпом, чем с карасем.

Интересно сравнить эти виды и гибрида в отношении строения *basioccipitale*. Как известно, эта кость у карповых рыб состоит из 1) собственно тела кости, которое служит основанием затылочного отдела черепа и своей задней вогнутой поверхностью соединяется с первым позвонком, и 2) отходящего от

тела двумя корнями глоточного отростка, который направлен вниз и назад, а на своей нижней поверхности образует костную пластинку для прикрепления жерновка.

Сравнивая *basioccipitale* у карпа и у карася, мы видим, что у первого эта кость несколько более массивна, чем у второго. Это, по-видимому, связано с более значительной величиной глоточного отростка и жерновка у карпа, чем у карася, что в свою очередь обусловлено различием в строении глоточных зубов: трехрядным зубам карпа с расширенными жевательными поверхностями соответствует и более массивный треугольный жерновок и подобной же формы широкая костная пластинка, к которой он прикрепляется, а порядным зубам карася со сжатыми коронками соответствует менее массивный овальный жерновок и такой же формы костная пластинка глоточного отростка. Корни последнего у карпа короткие и толстые, а у карася имеют вид вытянутых книзу пластинок; вследствие этого костная пластинка жерновка у карася располагается ниже, чем у карпа. Канал для спинной аорты, проходящий между корнями глоточного отростка, у карпа имеет округлое сечение, а у карася несколько сдавлен с боков. Пластинчатые корни глоточного отростка у карася продолжают вперед вдоль нижней поверхности тела *basioccipitale* в виде пары продольных гребней, причем в образуемом ими желобке проходит аорта.

Гибрид по общему строению *basioccipitale* промежуточен между исходными видами, но по отдельным признакам этой кости очень сходен или с одним, или с другим из них. Так, по форме и относительной величине той ее части, которая служит местом прикрепления жерновка, он почти не отличается от карпа, а по наличию двух продольных гребней с желобком между ними очень сходен с карасем; наконец, по форме и величине глоточного отростка и его корней, а также по форме отверстия для аорты гибрид является промежуточным.

Немалый интерес для сравнения интересующих нас форм рыб представляет *parasphenoideum*. Наиболее существенное различие между карпом и карасем выражено в заднем отделе этой кости: у карпа нижняя поверхность ее здесь уплощена и не образует гребней, тогда как у карася имеется желобок, ограниченный парой продольных гребней, продолжающихся в описанные выше гребни *basioccipitale*. Гибрид же по строению этого отдела очень близок к карасю, значительно отличаясь от карпа. Также и на нижней поверхности переднего отдела парасфеноида у гибрида, как и у карася, имеется открытый желобок, в отличие от карпа, у которого последний покрыт снизу тонкой костной пластинкой, вследствие чего приобрел здесь вид канала.

Из других отличий парасфеноида отметим следующие: у карпа задний отдел его заметно расширен по сравнению с передним; у карася тот и другой отделы имеют приблизительно одинако-

вую ширину; гибрид и в этом отношении значительно более близок к карасю, чем к карпу. Крыловидные отростки этой кости у гибрида, как и у карася, несколько длиннее, чем у карпа, но направлены у гибрида, как у карпа, вверх и назад, в отличие от карася, у которого они направлены лишь вверх. Расположенные книзу и немного позади от крыловидных отростков углубления, служащие для приращения *pharyngo-branchialia* первых жаберных дуг, в большинстве случаев выражены наиболее ясно у карася, немного слабее у гибрида и совсем слабо у карпа.

*Oper* у сравниваемых форм рыб представляет собой выпуклую снизу и вогнутую сверху пластинку, которая закладывается, как покровная кость, но позднее вырастает своей передней частью внутрь этмоидального хряща, образуя здесь пару массивных выступов. Изучение серий микроскопических препаратов показало нам, что в отношении указанного пути развития сошника карп, карась и гибрид сходны между собой. Но во взрослом состоянии у них наблюдаются следующие отличия в строении этой кости. У карася ее пластинчатая часть изогнута седлообразно: нижняя поверхность выпукла слева направо и вогнута спереди назад; у карпа, в отличие от карася, *oper* не имеет изгиба в передне-заднем направлении. У карася позади передних массивных выступов кость несколько суживается, а каудальная снова расширяется вследствие образования отростков, направленных вверх, в стороны и назад и служащих для сочленения сошника с *ectethmoidea*; задний конец сошника заострен. Эти признаки (сужение и отростки) у карпа выражены слабее, чем у карася; задний конец сошника у карпа закруглен. Гибрид по указанным признакам занимает промежуточное место между исходными видами. Вдоль верхней вогнутой поверхности сошника у карася проходит тонкий невысокий гребень, который у карпа в большинстве случаев отсутствует — обнаружен лишь у одного экземпляра, причем оказался расщепленным. У гибрида, как и у карася, гребень имеется, но в большинстве случаев он расщеплен. Кроме того, надо отметить, что у карася сошник относительно более широк, чем у карпа; гибрид в этом отношении, хотя и промежуточен, но значительно более близок к карпу, чем к карасю, на что указывают результаты соответствующих измерений (табл. 61, v).

*Mesethmoideum* карповых рыб состоит из тонкой горизонтальной пластинки, которая развивается как покровное окошение, и расположенного под ней массивного отдела, образующегося в результате вrastания кости в этмоидальный хрящ. Карп, карась и гибрид различаются, главным образом, по форме горизонтальной пластинки: у карпа она более удлинена в передне-заднем направлении, чем у карася, а у гибрида промежуточна. Задняя расширенная часть этой пластинки у карпа приближается по форме к четырехугольнику, у карася имеет за-

кругленный задний край, а гибрид по форме ее варьирует, приближаясь то к одному, то к другому из исходных видов. Передняя часть горизонтальной пластинки суживается в ростральном направлении, причем ее латеральные края у карпа слабо выемчаты, у карася глубоко вырезаны, а у гибрида форма вырезки также изменчива, но чаще ближе к таковой карася, чем карпа. По наибольшей ширине в отношении к длине этой пластинки гибрид значительно более сходен с карпом, чем с карасем (табл. 61, *m*).

По общей форме *frontale* и по форме ее надглазничного отростка гибрид очень близок к карпу, сильно отличаясь от карася. У карпа и у гибрида эта кость менее широка, чем у карася (табл. 61, *f*); в этом отношении гибрид почти не отличается от карпа. То же самое надо сказать и о характерной для карпа скульптуре на наружной поверхности *frontale*. Сходство гибрида с карпом выражается также и в отсутствии костных трубочек, ограничивающих отверстия канала боковой линии и выступающих на поверхности этой кости; такие трубочки имеются у карася.

Что касается *parietale*, то по общей форме и по наружной скульптуре этой кости гибрид также ближе к карпу, чем к карасю. У карася и здесь, на поверхности кости, обособлена проводящая канал боковой линии костная трубочка, прободенная отверстиями, а у карпа по ходу этого канала кость имеет лишь очень слабое возвышение, не образуя трубочки; гибрид в этом отношении промежуточен между исходными видами, причем отдельные его экземпляры лишь немного уклоняются в сторону того или другого из них. *Parietale* у карпа относительно длиннее, чем у карася; гибрид по этому признаку ближе к карпу.

Подводя итоги, надо сказать, что путем анализа черепных костей гибрида по отдельным деталям строения мы в ряде случаев установили сочетание («мозаику») признаков то одного, то другого исходного вида наряду с промежуточными признаками. Иначе говоря, здесь проявляется как смешанная, или расчлененная наследственность, так и слитная (классификация Тимирязева, Соч., т. VI, стр. 184).

По общей форме черепа, по отдельным измерительным признакам и по строению ряда костей (особенно *frontale* и *parietale*) гибрид, будучи промежуточным, заметно уклоняется в сторону карпа. По строению некоторых костей (*paraspinoideum*, *basioccipitale*) он, наоборот, немного ближе к карасю, чем к карпу. В общем же признаки карпа, несомненно, преобладают над признаками карася.

Если считать карпа формой более древней, чем карась (Лукаш, 1939; Третьяков, 1946), то большее сходство гибрида по строению черепа с карпом, чем с карасем, можно толковать как проявление атавистических тенденций у гибрида, к рассмотрению которых мы еще вернемся.

***Perca fluviatilis* L. × *Acerina ceppna* (L.)**  
**Окунь × ерш**

Обе реципрокные формы гибрида между окунем и ершом описаны Каммерером (1907), которому удалось вырастить их до стадии сформировавшихся рыбок.

Опыты реципрокных скрещиваний этих же видов неоднократно ставились и нами, в результате чего мы получали гибридов, развивавшихся не далее личиночной стадии; ни разу не удалось вырастить их до стадии мальков.

В нескольких опытах этих же скрещиваний, поставленных Персональной (1946), развитие гибридов останавливалось еще ранее — на стадиях, предшествующих вылуплению.

В одном из наших опытов скрещивания ерш ♀ × окунь ♂, мы констатировали, что гибрид несколько отставал в своем эмбриональном развитии от контрольного ерша. В том и другом реципрокном скрещивании перед и во время вылупления отмечена значительная гибель гибридов и повышенное количество патологических зародышей и личинок. В некоторых признаках гибридных личинок, например, в сегментации, проявляется их промежуточный характер, как это видно из таблицы 62, в которой сопоставлено количество сегментов у личинок реципрокных гибридов и у исходных видов (по последним данные заимствованы из работы Персональной).

Таблица 62

Название рыбы	Число сегментов		
	туловищных	хвостовых	всего
Окунь . . . . .	19—20	23—26	42—46
Окунь × ерш . . . . .	15—16	23—24	38—40
Ерш × окунь . . . . .	14—16	23—24	37—40
Ерш . . . . .	14—15	21—22	35—37*

Мы не могли установить отмеченной Каммерером матроклинии в личиночных признаках гибрида; если она и выражена, то очень слабо. Обе реципрокные формы по общему числу сегментов более сходны с ершом, чем с окунем, но по числу хвостовых сегментов, наоборот, немного ближе к окуню.

\* По нашим данным (Николюкин и Логинова, 1930), у личинки ерша 38 сегментов.

***Perca fluviatilis* L. × *Acerina acerina* (Güld.)  
Окунь × бирючок**

Нами были произведены оба реципрокные скрещивания между окунем и бирючком (1933 г.).

В результате оплодотворения икры окуня спермой бирючка началось эмбриональное развитие икры, продолжавшееся лишь до стадии более или менее сформировавшихся зародышей, которые отмирали, далеко не достигая стадии вылупления.

Опыт реципрокного скрещивания этих же видов был поставлен одновременно с контрольным опытом. Почти вся икра в том и другом случае начала развиваться, причем процесс дробления гибридной и контрольной икры протекал с одинаковой скоростью. Но с начала гастрюляции гибридное развитие стало запаздывать по сравнению с контрольным. На стадиях формирования тела зародыша и при дальнейшем развитии среди гибридных зародышей наблюдалось значительно большее количество отмирающих уродливых, чем среди контрольных. Только 3 экземпляра гибрида достигли стадии вылупления, но и они оказались не вполне нормальными, тогда как в контрольном опыте вылупились многочисленные нормальные личинки.

---

В заключение описания межродовых скрещиваний *Teleostei* можно сказать, что многие из этих скрещиваний дают вполне жизнеспособных гибридов. При благоприятных условиях подобные скрещивания происходят и в природе. Определение природных гибридов рыб представляет большие затруднения, поскольку систематические признаки их подвержены значительным индивидуальным вариациям, пределы которых, как мы видели, иногда столь велики, что частично включают в себя и показатели признаков исходных видов. Поэтому считаем нелишним дать сводку важнейших систематических признаков ряда наиболее изученных нами межродовых гибридов карповых рыб в виде определительной таблицы. В последнюю включены только те гибриды, которых мы вывели искусственно, вырастили до стадии сформировавшихся рыбок и исследовали в отношении основных систематических признаков. Таблица может служить для определения лишь тех экземпляров наших рыб, которые не удовлетворяют систематическим признакам «чистых» видов. Правда, характеристики большинства приведенных в таблице гибридов таковы, что по ним последние вполне отличимы от исходных видов, и только в редких случаях единичные экземпляры гибридов по всем важнейшим признакам очень близки к исходным видам. Так, например, под характеристику гибрида карась × линь могут подходить и единичные особи карася.

## ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА МЕЖРОДОВЫХ ГИБРИДОВ КАРПОВЫХ РЫБ

- 1 (3). Усики есть.
- 2 (4). Глоточные зубы двурядные или трехрядные (как исключение однорядные 4—4); преобладает 1.4—4.1, изредка 1.1.4—4.1, 1.4—4.1.1, 1.1.4—4.1.1, 1.4—4.2 и др. В спинном плавнике 17—20 (21) разветвленных лучей;  $l.l. 35 \frac{6-8}{6-7}$  39. . . . . 1. Карп×карась.
- 3 (1). Усики нет.
- 4 (2). Глоточные зубы однорядные 4—4; в спинном плавнике (11) 12—15 (16, 17, 18) разветвленных лучей;  $l.l. 36 \frac{7-11}{7-11}$  46. . . . . 2. Карась×линь.
- 5 (6). Брюшина темносерая или почти черная. Глоточные зубы однорядные: 6—5, 6—6 и 5—5. А III 9—11 (12). Рот полунижний;  $l.l. 44 \frac{8(8\frac{1}{2})}{4}$  52. . . . . 3. Плотва×подуст.
- 6 (5). Брюшина светлая.
- 7 (10). Под боковой линией не менее 7 продольных рядов чешуй.
- 8 (9). Впереди анального отверстия кия нет;  $l.l. 52 \frac{11-14}{7-9}$  69; в анальном плавнике 8—9 (10) разветвленных лучей; глоточные зубы 5—4, 5—5, 5—4.1, 1.5—4 и др. . . . . 4. Красноперка×линь.
- 9 (8). Впереди анального отверстия имеется киль, почти весь покрытый чешуей;  $l.l. 59 \frac{12-15}{7-9}$  71; в анальном плавнике (8) 9—11 (12) разветвленных лучей; глоточные зубы 2.5—5.1, 1.5—5.1, 1.5—4.1, 3.4—5 и др. . . . . 5. Уклея×линь.
- 10 (7). Под боковой линией менее 7 продольных рядов чешуй.
- 11 (12). Наибольшая высота тела содержится в его длине (без С) не менее 4 раз. Плавники не окрашены в оранжевый цвет (серые или бледно-желтоватые). D III—IV 8—9, A III—IV 9—10,  $l.l. 42 \frac{7-8}{4}$  47; глоточные зубы иначе: 1.6—5.1, 2.6—5.1, 1.5—5.1, 1.6—5.2, 2.6—5.2. . . . . 6. Плотва×елец.
- 12 (11). Наибольшая высота тела содержится в его длине (без С) менее 4 раз. Все плавники оранжевые или красноватые; наиболее интенсивно окрашены А, V и нижняя лопасть С; D III 8—9 (10); A III 10—12;  $l.l. 40 \frac{7-8}{4}$  44; глоточные зубы 2.5—5.1, 5—5.1, 1.5—5, 1.5—5.2, 1.5—5.3 и др. . . . . 7. Плотва×красноперка.
- 13 (22). Глоточные зубы не зазубрены или не резко зазубрены.
- 14 (15). Глоточные зубы однорядные: 6—5, 5—5, 5—6, 6—6, 6—4 или, как исключение, двурядные: 1.6—5, 6—5.1, 1.6—6.1. В спинном плавнике 9—10, а в анальном (13) 14—20 разветвленных лучей;  $l.l. 44 \frac{9-12}{5-6}$  55; жаберных тычинок 16—20. . . . . 8. Плотва×лещ.
- 15 (14). Глоточные зубы двурядные и изредка однорядные.
- 16 (17). Жаберных тычинок не более 17; D III (8) 9 (10); A III 13—17;  $l.l. 43 \frac{8-9\frac{1}{2}}{4-5}$  47; глоточные зубы иначе: 1.5—5.1, 1.6—5.1, 1.6—5.2, 2.6—5.1. . . . . 9. Плотва×густера.

17 (16). Жаберных тычинок более 17.

18 (19). Рот полунижний (как исключение конечный). *D* III 8 (9);

*A* III (20) 21—25 (26, 27); *l.l.*  $48 \frac{10-12}{5-7}$  53. Глоточные зубы наичаще: 1.5—5.1, 1.5—5, 5—5.1.

19 (18). Рот конечный, часто слегка обращенный вверх. . . . . 10. Густера×лещ.

20 (21). В боковой линии 45—49 чешуй. *D* III (7) 8; *A* III (16) 17—20 (21);

глоточные зубы 2.5—5.2, 2.5—5.1, 1.5—5.1 и др. . . . . 11. Уклея×густера.

21 (20). В боковой линии 49—53 чешуй. *D* (II) III (7) 8—9; *A* III 17—21 (22); глоточные зубы 1.5—5, 5—5.1, 1.5—5.1 и др. . . . . 12. Уклея×лещ.

22 (13). Глоточные зубы резко зазубрены.

23 (24). Рот всегда направлен вверх. Разветвленных лучей в спинном плавнике обычно 8, редко 7 или 9, а в анальном обычно 13—16, редко

12; *l.l.*  $43 \frac{7-8}{3-4}$  47; глоточные зубы 2.5—5.2, 3.5—5.2, 2.5—5.3 и др.

. . . . . 3. Красноперка×уклея.

24 (23). Рот конечный, иногда слегка обращенный вверх.

25 (26). Анальный и хвостовой плавники ярко оранжевые *D* III (7) 8—9; *A* III (IV) (11, 12) 13—17 (18). Глоточные зубы всегда двурядные.

наичаще: 2.5—5.2, 3.5—5.3, 2.5—5.3, 3.5—5.2; *l.l.*  $40 \frac{8-9\frac{1}{2}}{4-5}$  46; жаберных тычи-

нок 12—15.

. . . . . 14. Красноперка×густера.

26 (25). Анальный и хвостовой плавники окрашены очень слабо (желтовато-оранжевые). *D* III (7) 8—9 (10); *A* III (IV) (14) 15—18 (19). Глоточные зубы двурядные или изредка однорядные, наичаще: 1.5—5.1, 2.5—5.2,

2.5—5.1, 1.5—5.2; *l.l.*  $45 \frac{9-11}{(4) 5-6}$  51; жаберных тычинок 15—18.

. . . . . 15. Красноперка×лещ.

## ОПЫТЫ ПОЛУЧЕНИЯ ПОТОМСТВА ОТ ГИБРИДОВ РЫБ

Вопрос о возможности получения потомства от гибридов рыб и о природе этого потомства имеет, понятно, очень важное как теоретическое, так и практическое значение. Почти все исследователи, занимавшиеся изучением природных гибридов рыб, интересовались способностью их к размножению. Тем не менее в литературе по этому вопросу мы в большинстве случаев находим лишь отрывочные, часто противоречивые высказывания различных авторов, и крайне мало данных, основанных на эксперименте.

Что касается гибридов *Acipenseridae*, то имеются давние указания на их плодовитость (Овсянников, 1870; Кесслер, 1878). Бергу (1911) на Куре пришлось видеть гибрида между шипом и севрюгой «с икрой точно такой же степени зрелости, как у ловившегося тогда же шипа». По сообщению Кесслера, в низовьях Куры даже межродовые гибриды шипа с белугой бывают икра-ными.

Этими очень краткими сведениями и исчерпываются наши знания по вопросу о способности гибридов осетровых рыб да-

вать потомство. Здесь остается еще много неясного, поскольку специальных экспериментальных исследований в этой области не было.

Переходим к краткому обзору литературных данных о способности к размножению гибридов других семейств рыб.

Еще Зибольд (1863) отмечал у межродовых гибридов *Syrpinidae* нормально и даже сильно развитые яичники, а в единичных случаях и зрелую, годную для оплодотворения икру. По мнению Еккеля (1864), гибриды карповых рыб плодovиты, но размножаются, за исключением очень редких случаев, не *inter se*, а путем возвратных скрещиваний с одним из родительских видов. Способность к размножению гибридов лососевых рыб отмечалась рядом авторов. Гааку (1893) удалось вывести жизнеспособную молодеь от возвратного скрещивания гибрида лосось×форель с форелью, но описания этого потомства он не дал.

Гейнке (1892) безуспешно пытался получить потомство от гибридов карпо-карасей путем посадки их на нерест в пруды. По сообщению Кнауэ (1893), ему удалось получить потомство в результате скрещивания гибридов карпо-карасей с каждым из исходных видов и между собой путем посадки соответствующих производителей на нерест в прудики-копанки. В каждом из 6 опытов была выведена молодеь, правда, в незначительном количестве экземпляров (15—50). В том и другом из реципрокных возвратных скрещиваний с карасем и с карпом получились в общем сходные результаты: некоторая часть потомства (около половины или более) оказалась представленной или чистыми карасями, или чистыми карпами; остальные экземпляры имели вид карпо-карасей; однако последние в опыте возвратного скрещивания с карпом были более сходны с карпом, чем с карасем. В потомстве каждого из двух опытов межгибридного скрещивания оказалось по несколько экземпляров чистых карасей и чистых карпов; остальная часть потомства была представлена карпо-карасями. К сожалению, Кнауэ сообщил об этих опытах слишком кратко без всякого описания морфологических признаков полученной им молодежи. Не дана также и характеристика использованных для опытов гибридов-производителей. В связи с этим возникает сомнение в принадлежности этих производителей к первому поколению гибридов, поскольку оба пола их во всех опытах этого автора дали потомство, между тем плодovитость их, как теперь нам известно, крайне ограничена.

Кроме того, Кнауэ (1893) произвел скрещивание выведенного им искусственно гибрида *Alburnus alburnus* (L.)×*Leucaspis delineatus* (Heckel): 1) с самцом *L. delineatus* и 2) с самкой этого же вида. В первом опыте было получено 60 мальков, из них 51 оказались очень сходными с *L. delineatus*, во втором — 40 мальков, из них 34 также сходных с этим же видом. Таким образом,

здесь отмечено значительное приближение большинства экземпляров (свыше 80%) выведенной молодежи к исходному виду, участвовавшему в возвратном скрещивании. Автор обозначает такие экземпляры, как *L. delineatus*, хотя полного возврата к этому виду здесь и не было, поскольку у всех гибридов  $F_2R$ , как и у  $F_1$ , боковая линия оказалась полной, тогда как характерным видовым признаком *L. delineatus* является неполная боковая линия.

Каммерер (1907) скрестил пойманную в природе самку, которая была определена как гибрид между окунем и ершом, 1) с самцом окуня и 2) с самцом ерша. От первого из этих возвратных скрещиваний получилось потомство, очень близкое к окуневному; впрочем, лишь с первого взгляда немногие экземпляры нельзя было отличить от окуня; при исследовании же числа плавниковых лучей и числа чешуй и у этих экземпляров обнаруживались гибридные признаки. Второе скрещивание дало потомство, сходное с ершом, не всегда отличимое от последнего даже по количеству лучей в плавниках и чешуй. Каммерер считает, что в результате этих опытов доказана плодовитость самок гибрида между окунем и ершом. Возникает, однако, вопрос о возможной неточности диагноза использованной для этих опытов самки. Дело в том, что после работы Каммерера в литературе не появилось никаких указаний, подтверждающих нахождение гибрида между окунем и ершом в природных условиях. К тому же, как уже отмечено выше, нам в результате неоднократных опытов скрещивания этих видов не удалось вырастить гибридов далее личиночной стадии, что свидетельствует об их пониженной жизнеспособности.

Надо заметить, что в большинстве случаев заключения о плодовитости или бесплодии гибридов основывались, главным образом, на изучении природных экземпляров. Что же касается экспериментально выводимых гибридов, то рядом авторов детально исследованы в формально-генетическом отношении вполне плодовые межродовые гибриды сем. *Poeciliidae* (преимущественно между меченосцем и платипецилией) как первого, так и второго поколения, а также внутривидовые гибриды от скрещивания трех видов рода *Limia* того же семейства.

Искусственным путем удалось получить потомство и от возвратного скрещивания внутривидового гибрида между морской и речной камбалами, которое, однако, погибло в начале эмбрионального развития (Кэндлер, 1935).

Как уже было указано, К. и Л. Хеббс установили экспериментально бесплодие межродовых гибридов сем. *Centrarchidae*.

Что касается гибридов сем. *Syrpinidae*, то об их плодовитости или бесплодии мы имеем лишь предположительные высказывания ряда авторов, и чрезвычайно мало точных экспериментальных данных о втором гибридном поколении.

В более новое время опубликованы некоторые сведения о способности к размножению экспериментально полученных гибридов между карпом и карасем, но и здесь мы не находим данных, характеризующих второе поколение гибридов. Матсуи (1933) при скрещивании *C. carpio* × *C. auratus* в первом гибридном поколении получил стерильных самцов, а возвратное скрещивание самки гибрида дало нормальное потомство, описания которого нет и у этого автора. Хохлина (1941) в результате возвратных скрещиваний самки карпо-карася ( $F_1$ ) с самцами *C. carpio* и *C. carassius* получила немногочисленное нежизнеспособное потомство (с большим количеством уродливых экземпляров), которое развивалось не далее мальковой стадии; морфологической характеристики этого потомства также не дано.

Нами было выполнено с положительными результатами несколько возвратных скрещиваний, несколько тройных и одно скрещивание между различными гибридами рыб. Гибридов, как и чистых видов, со зрелыми половыми продуктами для опытов скрещивания нам удавалось в большинстве случаев находить в уловах рыбы. Кроме того, для опытов были использованы искусственно выведенные нами половозрелые гибриды *C. carassius* ♀ × *C. carpio* ♂ и *R. rutilus* ♀ × *B. bjoerkna* ♂. В некоторых случаях для стимулирования созревания икры гибридов приходилось прибегать к гипофизарной инъекции. Скрещивания производились путем искусственного оплодотворения икры, за исключением возвратного скрещивания (*C. carassius* ♀ × *C. carpio* ♂) ♀ × *C. carpio* ♂, которое было осуществлено в 1938 г. путем посадки производителей на нерест в пруд. В 1941 г. для искусственного оплодотворения брались небольшие порции икры, причем развитие ее происходило в лабораторных условиях, и количество выведенных гибридов было совсем незначительным. В 1945 г. и в 1950 г. для инкубации икры использовались рыбодонные аппараты, что давало возможность получать гораздо большее количество гибридов.

Излагаемые ниже результаты наших опытов получения потомства от гибридов карповых рыб, а также и некоторые литературные данные свидетельствуют о том, что в ряде случаев плодовитость свойственна даже межродовым гибридам рыб, что же касается гибридов между видами одного и того же рода, то можно считать, что они гораздо чаще плодовиты, чем бесплодны.

Повидимому, и осетровые внутриродовые гибриды не представляют собой исключения из этого правила, о чем говорят приведенные выше литературные данные и результаты нашего обследования нескольких экземпляров гибридов стерляди с севрюгой, а также стерляди с осетром, полученных из волжских уловов. Яичники, исследованные нами у двухлетних самок этих гибридов, имеют совершенно нормальное гистологическое строение. Еще более ясные указания мы получили в пользу пло-

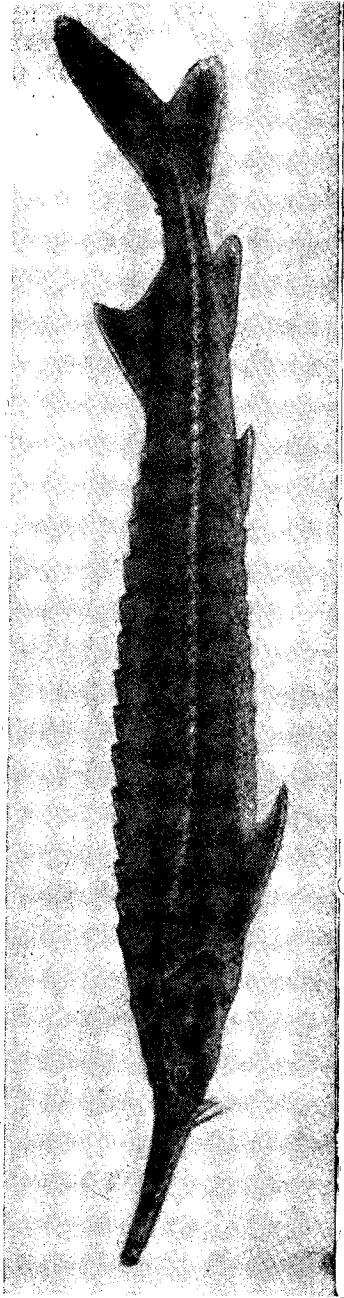


Рис. 59. Самец гибрида-производитель стерлядь  $\times$  севрюга.

витости гибридных самцов. В апреле 1950 г. нам был доставлен самец гибрида стерлядь  $\times$  севрюга в возрасте 4 лет, длиной 75 см и весом 1455 г с почти зрелыми молоками (IV стадия). Способность к размножению самцов нам удалось установить и экспериментально — путем получения потомства от самцов гибридов стерлядь  $\times$  севрюга и стерлядь  $\times$  осетр.

Указанные данные, полученные пока на небольшом материале, позволяют заключить, что эти гибриды по сроку созревания половых продуктов значительно более близки к ранее созревающей стерляди, чем к севрюге или осетру.

#### Возвратные скрещивания

*Acipenser ruthenus* ♀  $\times$  (*A. ruthenus*  $\times$  *A. stellatus*) ♂  
Стерлядь ♀  $\times$  (стерлядь  $\times$  севрюга) ♂ \*

8 мая 1950 г. мы получили из волжских уловов у с. Синенькие самца гибрида стерлядь  $\times$  севрюга (рис. 59 и 60) с текущими молоками. Краткая характеристика его такова: возраст 4 г., вес 465 г, длина всего тела 54 см, длина головы в %  $L$  24,4, длина рыла в % длины головы 60,9, жучек спинных 14, боковых 46—49, брюшных 11—12, лучей в  $D$  44, лучей в  $A$  26. Слабо бахромчатые усики значительно

\* Этот гибрид исследован мной совместно с Н. А. Тимофеевой.

не достигают рта. При микроскопическом наблюдении спермы этого гибрида обнаружилось нормальное движение сперматозоидов. Несколько дней этот гибрид выдерживался в садке.

13 мая были поставлены: 1) опыт возвратного скрещивания стерлядь×(стерлядь×севрюга) и 2) контрольный опыт стерлядь×стерлядь, причем была использована икра одной и той же гипофизированной самки острорылой стерляди. Эмбриональное развитие гибрида протекало несколько быстрее, чем стерляди. Масовое выклевание личинок гибрида происходило спустя  $6\frac{1}{2}$  суток по оплодотворении икры, а стерляди — спустя  $7\frac{1}{2}$  суток. Средняя температура за инкубационный период —  $12,8^{\circ}$ . В течение инкубации гибридная икра дала меньший отход, чем контрольная икра стерляди. Выведенные личинки были транспортированы в Саратов и далее содержались в аквариумах. Со времени перехода на активное питание молодь гибрида в течение нескольких дней давала более значительный отход, чем стерлядь.

22 июля мальки гибрида достигли в среднем веса 4,4 г и длины 10,1 см, тогда как контрольные мальки стерляди — 3,6 г и 9,2 см. Таким образом, по скорости роста гибрид заметно обогнал стерлядь.

В возрасте 4 месяцев гибрид был обследован биометрически в сравнении с исходными видами, причем было обработано 20 экз. гибрида, 25 экз. стерляди и 18 экз. севрюги, с колебаниями длины всего тела в пределах 12—16 см.

На табл. 63 представлены средние величины и пределы колебаний показателей меристических и некоторых пластических признаков стерляди, севрюги и гибрида от возвратного скрещивания стерлядь×(стерлядь×севрюга). Анализируя приве-

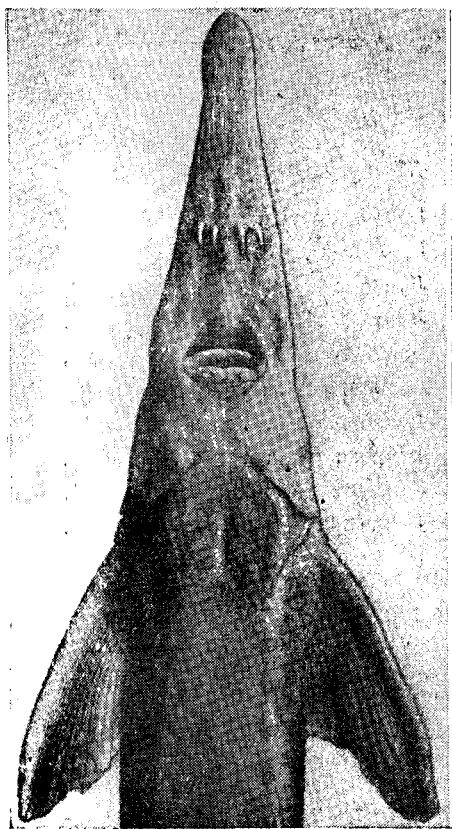


Рис. 60. Головной отдел того же экземпляра.

денные здесь данные, мы видим, что крайние варианты признаков гибрида заходят в пределы вариантов их у исходных видов; только по числу боковых жучек гибрида можно безусловно отличить от севрюги (захождения нет), но не от стерляди. Амплитуда вариаций всех признаков у гибрида шире, чем у исходных

Таблица 63

**Средние величины и пределы вариаций меристических  
и пластических признаков**

Признаки	Стерлядь	Стерлядь × (стерлядь × севрюга)	Севрюга
Спинных жучек . . . . .	13,8 (12--15)	14,6 (11--18)	12,6 (11--14)
Боковых жучек . . . . .	63,7 (57--68)	55,1 (40--68)	32,9 (27--38)
Брюшных жучек . . . . .	14,3 (12--16)	12,9 (10--17)	11,5 (10--13)
Лучей в D . . . . .	43,9 (40--50)	43,2 (33--50)	44,1 (36--51)
Лучей в A . . . . .	26,9 (23--30)	27,9 (22--36)	26,5 (24--32)
Длина головы в % L . . . . .	23,4 (22--25)	25,3 (23--28)	25,2 (24--28)
В % длины головы:			
Длина рыла . . . . .	43,4 (40--46)	48,2 (41--53)	54,2 (52--56)
Ширина рыла . . . . .	37,6 (34--40)	34,6 (30--39)	29,5 (27--32)
Заглазничное пространство	44,1 (41--46)	38,9 (35--43)	34,4 (31--37)
Длина наибольшего усика	20,2 (18--22)	17,4 (13--22)	12,2 (11--14)
Ширина рта . . . . .	21,4 (19--23)	21,6 (18--25)	19,7 (17--22)

видов. По большинству признаков гибрид по отношению к исходным видам является промежуточным, но не занимает середины между ними, а уклоняется в сторону стерляди: из 11 приведенных в таблице признаков этого нельзя сказать только о трех: по числу брюшных жучек гибрид занимает срединное положение без уклона к стерляди, по длине головы почти неотличим от севрюги и по заглазничному пространству стоит немного ближе к севрюге, чем к стерляди. Таким образом, мы имеем в общем большее приближение гибрида к стерляди, чем к севрюге. Этого и надо было ожидать, поскольку в данном возвратном скрещивании участвовала стерлядь, а не севрюга.

По скорости роста гибрид попрежнему превосходит стерлядь: так, к 14 декабря 1950 г. гибрид достиг веса 38,3 г, а стерлядь 26,6 г.

В конце зимы после длительного кормления подопытной молодежи только энхитреидами было установлено, что у гибрида гемоглобина в крови больше (15--22%), чем у стерляди и севрюги (10% и ниже).

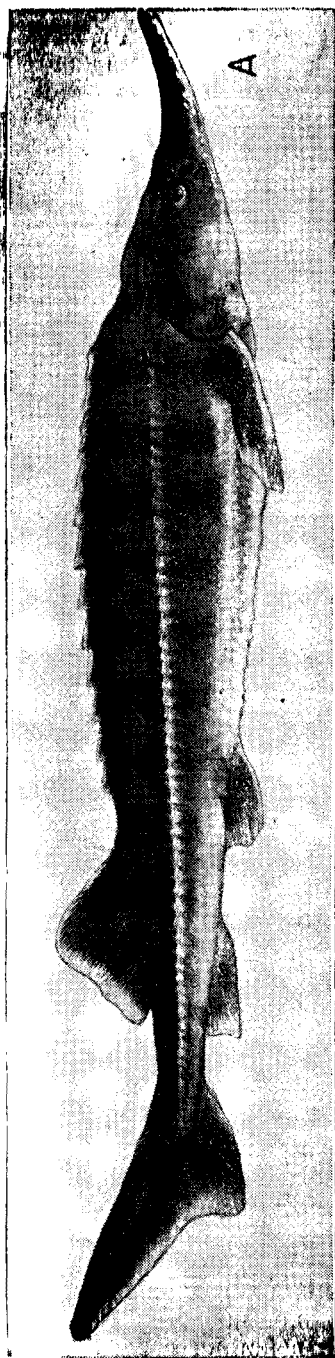


Рис. 61. Длиннорылая (A) и короткорылая (B) формы гибрида стерлядь  $\times$  (стерлядь  $\times$  севрюга).

Как уже отмечено, данный гибрид отличается от исходных видов повышенной вариабильностью. Он дает вариации по окраске тела: одни особи приближаются в этом отношении к стерляди, другие (их больше) к севрюге. То же надо сказать и о длине рыла, и о длине усиков. Особенно бросается в глаза различие между длиннорылыми и короткорылыми особями

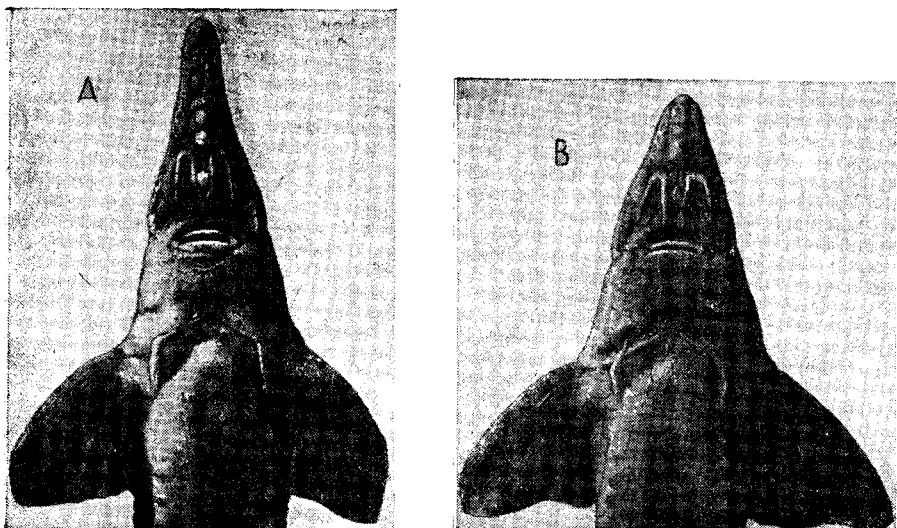


Рис. 62. Головные отделы тех же экземпляров длиннорылой (А) и короткорылой (В) форм гибрида.

(рис. 61 и 62). Также и по скорости роста это поколение неоднородно. Несмотря на содержание в одинаковых условиях — в одном и том же аквариуме — можно было выделить целую группу особей, которые по весу уступали вдвое особям другой группы.

Кроме того, у этого второго гибридного поколения обращает на себя внимание сравнительно большое количество экземпляров с аномалиями главным образом в отношении брюшных плавников, которые представлены лишь рудиментами или совсем отсутствуют (один или оба).

Итак, в результате этого скрещивания экспериментально доказана плодовитость самцов гибрида между стерлядью и севрюгой и вместе с тем впервые выведено вполне жизнеспособное потомство от возвратного скрещивания его с севрюгой.

Возвратные скрещивания должны найти практическое применение в деле селекционного выведения новых форм осетровых рыб; потомство от таких скрещиваний, благодаря свойственной ему повышенной изменчивости, должно представить интересный материал для направленного воздействия среды.

(*R. rutilus* ♀ × *B. bjoerkna* ♂) ♀ × *R. rutilus* ♂  
(Плотва ♀ × густера ♂) ♀ × плотва ♂

Самки для этого скрещивания, произведенного три раза, брались из стада искусственно выведенного нами гибрида плотва × густера в возрасте 3 лет, причем предварительно подвергались гипофизарной инъекции. Все три опыта скрещивания дали положительные результаты в том смысле, что происходило по крайней мере начальное развитие части икры. Дробление и гастрюляция протекали нормально. С началом же закладки тела зародыша и его дифференцировки наблюдалась значительная гибель. Большинство зародышей, развивавшихся далее, формировалось ненормально и также рано или поздно погибало. Все патологические зародыши отличались ненормальной формой желтка; обычный ход преобразования шаровидного желтка в грушевидный с последующим вытягиванием его заднего отдела в пальцевидный отросток у этих зародышей в большей или меньшей степени нарушался: в одних случаях шаровидный желток превращался в яйцевидный, а далее форма его почти не изменялась, в других случаях он приобретал более удлиненную форму, но не имел ясно выраженного пальцевидного отростка.

Соответственно ненормальной форме желтка также и тело зародыша уродливо искривлено, причем хвостовой отдел часто недоразвит. У большинства патологических зародышей и личинок кровообращения нет, хотя сердце, вытянутое в виде трубки и расширенной перикардальной полости, пульсирует. Только у немногих уродцев можно было видеть частичное, а иногда и почти полное кровообращение в сосудах. У некоторых личинок было ясно заметно движение крови только в сердце, кювьеровых протоках и кардинальных венах, но оно отсутствовало в хвостовом отделе, хотя последний и был подвижным; желток по своей форме у таких личинок не столь значительно отклонялся от нормы, как у других.

В результате исследования многочисленных уродцев этого скрещивания мы приходим к заключению, что патологический характер органогенеза гибридов тесно связан с аномалиями изменения формы желтка и в большинстве случаев сопровождается резким нарушением или даже отсутствием кровообращения.

В двух опытах этого скрещивания развитие не пошло далее личиночной стадии. В третьем опыте удалось вырастить 14 мальков величиной около 3—4 см, у которых было определено число лучей спинного и анального плавников. Число неразветвленных лучей в том и другом плавнике равно 3. Разветвленных лучей в *D* оказалось у 8 экз. по 9 и у 6 экз. по 10. Отсюда ясно, что по среднему числу этих лучей гибрид *Fb* является промежуточным между гибридом *F1* (у которого, как правило, 9 лучей) и

плотвой (у которой значительно преобладает 10 лучей). Число разветвленных лучей в *A* варьирует так: у одного экземпляра 10 лучей, у 6 по 11, у 5 по 12 и у 2 по 13;  $M=11,57$ . По среднему числу этих лучей гибрид *Fb* является также промежуточным между гибридом *F<sub>1</sub>* (14,66) и плотвой (10,12), но стоит значительно ближе к последней.

(*R.utilus* × *A. brama*) ♀ × *A. brama* ♂  
(Плотва × лещ) ♀ × лещ ♂

Для опыта была взята совсем небольшая порция икры. Среди выведенных немногочисленных (около 40) зародышей этого гибрида оказалось около половины уродливых (искривленность тела, недоразвитие головы, отсутствие глаз, циклопия, недоразвитие хвостового отдела тела). Из них наиболее привлек наше внимание один зародыш с раздвоенным передним отделом тела и с двумя головами (рис. 63). Соответственно такому раздвоению у этого зародыша можно было наблюдать и два пульсирующие сердца, разделенные между собой довольно значительным пространством; каждое из них было заключено в свою ненормально расширенную перикардиальную полость. В правой более крупной и более дифференцированной голове ясно выражены зачатки глаз, слу-

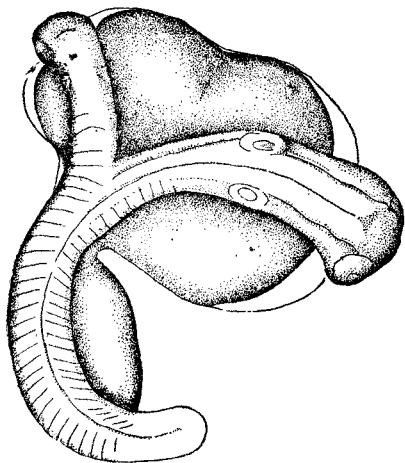


Рис. 63. (Плотва × лещ) × лещ. Двухголовый зародыш на 3 сутки развития (извлечен из оболочки).

ховые пузырьки и ротовое углубление; позади головы еле заметны зачатки грудных плавников. Левая же голова явно недоразвита: зачатки глаз едва заметны, слуховые пузырьки нечетко очерчены, а в головном мозгу нет ясной дифференцировки; зачатки грудных плавников не образовались. На восьмой день развития зародыш оставался еще в яичевой оболочке, совершая энергичные движения. На этой стадии развития он был извлечен из оболочки и зафиксирован.

Наряду с уродливыми оказалось некоторое количество и вполне нормальных зародышей и личинок, из которых только 9 экз. удалось вырастить до стадии мальков (около 3—4 см длины). У них оказалось разветвленных лучей в *D* у 6 экз. по 9 и у 3 по 10, а в *A* у 3 экз. по 18, у 3 по 19, у одно-

го 20 и у 2 по 21. По среднему числу разветвленных лучей в  $A$  ( $M = 19,22$ ) гибрид  $Fb$  промежуточен по отношению к гибриду  $F_1$  ( $M = 16,23$ ) и к лещу ( $M = 25,66$ ), но более близок к первому, чем ко второму.

(*S. erythrophthalmus* × *B. bjoerkna*) ♀ × *S. erythrophthalmus* ♂,  
(Красноперка × густера) ♀ × красноперка ♂

В опыте 1941 г. почти все икринки небольшой порции текущей икры гибрида были оплодотворены, и началось их развитие. Среди зародышей и личинок оказалось значительное количество ненормальных. В конечном результате этого опыта удалось вырастить только 12 вполне жизнеспособных мальков (3—4 см длиной). У них было определено число лучей в спинном и анальном плавниках. При этом оказалось, что число неразветвленных лучей в том и другом плавнике не варьирует и равно 3, а число разветвленных лучей изменяется так: в  $D$  у 10 экз. по 8 лучей и у 2 по 9, а в  $A$  у 3 экз. по 11 лучей, у 5 по 12, у 3 по 13 и у одного 14. Среднее число разветвленных лучей в  $A$  равно 12,17 и, следовательно, является промежуточным по отношению к средним числам этих лучей у скрещенных форм, т. е. у красноперки (10,54) и у гибрида красноперка × густера (14,98).

3 июня 1945 г. было поставлено еще два опыта того же обратного скрещивания, причем часть икры самки гибрида красноперка × густера была оплодотворена спермой одного экземпляра красноперки, а другая часть этой икры — спермой другого экземпляра. Краткая характеристика использованных для этих опытов производителей такова: (красноперка × густера) ♀:  $D$  III 8,  $A$  III 16,  $l.l.$   $45\frac{9}{5}$ —44,  $d.ph.$  3.5—5.2,  $sp.br.$  14—14,  $vert.$  40; красноперка ♂ первого опыта:  $D$  III 8,  $A$  III 11,  $l.l.$   $41\frac{8}{4}$ —40,  $d.ph.$  3.5—5.3,  $sp.br.$  11—10,  $vert.$  39; красноперка ♂ второго опыта:  $D$  III 8,  $A$  III 10,  $l.l.$   $40\frac{8}{4}$ —40,  $d.ph.$  3.5—5.3,  $sp.br.$  11—11,  $vert.$  40.

В обоих опытах в течение первых же суток развития отмечена значительная гибель икры; на стадии сформировавшихся зародышей мы наблюдали немалое количество патологических экземпляров. Тем не менее, в том и другом опыте вылупилось большое количество (по 3—5 тысяч) личинок, как правило, совершенно нормальных. Только что вылупившиеся личинки уже имели зачатки грудных плавников (сходство с красноперкой). Спустя 2—3 суток по вылуплении они по габитусу и по трехрядному расположению меланофоров весьма напоминали личинок красноперки, не отличаясь от последних и по количе-

ству сегментов (37—39, из них 15—16 хвостовых). Несмотря на неблагоприятные условия выращивания потомства от этого скрещивания, удалось получить от двух опытов свыше 300 вполне жизнеспособных мальков.

У 164 из них было определено число лучей в спинном и анальном плавниках. Число неразветвленных лучей в том и другом плавнике равно 3. Привожу таблицу изменчивости числа разветвленных лучей в спинном плавнике у 156 экз. (за исключением 8 экз. с аномалиями этого плавника).

Таблица 64

Число разветвленных лучей в <i>D</i>	7	8	9	10	<i>M</i>	<i>n</i>
Число особей (1-й опыт) . . . . .	6	61	14	1	8,12	82
„ „ (2-й опыт) . . . . .	—	64	10	—	8,14	74
„ „ суммарно (по обоим опытам) . . . . .	6	125	24	1	8,13	156

Таким образом, в спинном плавнике у гибрида *Fb*, как и у форм, от скрещивания которых он получен, значительно преобладает 8 разветвленных лучей.

У нескольких особей этого гибрида имеется по 2 спинных плавника, которые расположены один непосредственно позади другого, иногда отчасти наслаиваясь друг на друга. В единичных случаях спинной плавник, хотя и один, но ненормально удлинен и раздвоен, причем основание его короче, чем лопасть, вследствие чего последняя образует складки. Из 164 обследованных мальков 8 имеют подобные аномалии в строении спинного плавника (5 в первом опыте и 3 во втором). Вот их краткий перечень: три экземпляра имеют по два отдельных спинных плавника, в каждом из них по 8 разветвленных лучей, а 3 неразветвленных луча только в переднем плавнике, что можно обозначить формулой  $D_1 \text{ III } 8 D_2 \text{ 8}$ . У двух экземпляров имеется также по 2 плавника:  $D_1 \text{ III } 8 D_2 \text{ I } 9$  и  $D_1 \text{ III } 9 D_2 \text{ I } 8$ , причем замечательно, что  $D_1$  и  $D_2$  отличаются по пигментации (по форме меланофоров). У одного экземпляра спинной плавник единый, но состоит из двух как бы сросшихся частей, соответствующих отдельным плавникам других экземпляров. Число лучей в нем определяется формулой  $D \text{ III } 7+8$ . У последних двух экземпляров еще полнее слиты передний и задний отделы плавника, границу между которыми можно наметить лишь по выемке и складке. Число разветвленных лучей и у этих экземпляров увеличено — выходит за пределы вариаций, указанных в табл. 54: у одного  $D \text{ III } 12$  и у другого  $D \text{ III } 13$ .

Изменчивость числа разветвленных лучей в анальном плавнике дана в табл. 65.

Таблица 65

Число разветвленных лучей в <i>A</i>	10	11	12	13	14	15	<i>M</i>	<i>n</i>
Число особей (1-й опыт) . . . . .	2	19	32	24	4	1	12,14	82
• " (2-й опыт) . . . . .	2	16	33	22	1	—	12,05	74
• " суммарно (по обоим опытам) . . . . .	4	35	65	46	5	1	12,10	156

$$M = 12,10 \pm 0,07; \sigma = \pm 0,89; C = 7,4.$$

Приведенные вариационные ряды по тому и другому опыту довольно сходны между собой, а потому вариационные элементы вычислены по суммарному ряду.

Сравнивая коэффициенты вариации у данного гибрида ( $C=7,4$ ) и у гибрида первого поколения между красноперкой и густерой ( $C_1=7,4$ ;  $C_2=5,7$ ; табл. 30), мы видим, что о значительном повышении изменчивости этого признака у гибрида *Fb* говорить не приходится.

По среднему числу разветвленных лучей в *A*, (12,10) гибрид занимает промежуточное, но не серединное положение между скрещенными формами: он несколько более близок к красноперке, чем к гибриду *F1*. У 104 экз. (67%) оказалось 10—12 разветвленных лучей в *D*; эти же числа встречаются (правда, 12 очень редко) и у красноперки.

25 мальков этого гибрида размером 3,5—4,5 см были исследованы не только в отношении числа лучей в *D* и *A*, но и в отношении числа чешуй в *II*, формулы глоточных зубов и числа позвонков. Полученные результаты представлены в табл. 66.

В начале таблицы приведены данные для 3 экз. (№ 1—3), совершенно сходных по всем исследованным признакам с чистой красноперкой. Следующие 5 экз. (№ 4—8) отличаются от последней только по одному признаку—по увеличенному до 19 числу хвостовых позвонков (которых у красноперки 16—18; табл. 31). Правда, у 4 из этих 8 экз. в *A* имеется по 12 разветвленных лучей, между тем как у красноперки это число встречается очень редко, а у одного из них, кроме того, оказалась и формула глоточных зубов 2.5—5.2, попадающая у красноперки только как исключение. С другой стороны, эти же экземпляры (№ 1—8), как и ряд других (№ 9—21), а всего 21 из 25 экз., неотличимы по тем же признакам и от описанного выше первого поколения гибрида между красноперкой и густерой.

Что касается числа поперечных рядов чешуй боковой линии, то его далеко не всегда можно было определить точно, вследствие малой величины мальков; поэтому в таблице для большинства экземпляров указаны пределы колебаний этого числа с учетом возможных ошибок. С большой долей вероятности

тия можно принять, что число чешуй в *l.l.* изменяется у данного гибрида в пределах 39—45, причем преобладает 41—42; эти последние числа покрываются формулой *l.l.* у красноперки, но не встречаются у густеры.

Формула глоточных зубов у исследованных 25 экз. изменяется так: 3.5—5.3 (13 экз.), 3.5—5.2 (4), 2.5—5.3 (2), 2.5—4.2 (2), 2.5—5.2 (1), 2.4—5.3 (1), 3.4—5.3 (1) и 2.6—6.2 (1). Таким образом, у гибрида *Fb* преобладает формула, характерная для красноперки (3.5—5.3); только у одного экземпляра оказалась характерная для густеры формула (2.5—5.2). Кроме того, встречаются и формулы, промежуточные между этими двумя формулами, а также и новые, не встречающиеся у исходных видов, с числом зубов внутреннего ряда, сниженным до 4 или увеличенным до 6. По форме зубы описываемого гибрида в подавляющем большинстве случаев очень сходны с зубами красноперки.

Таблица 66

№	Число разветвленных лучей		Число чешуй в <i>l.l.</i>	Формула глоточных зубов	Число позвонков		
	<i>D</i>	<i>A</i>			туловищных	хвостовых	всего
1	8	10	39—40	3.5—5.3	22	18	40
2	8	12	41—42	3.5—5.3	22	18	40
3	9	12	42	2.5—5.2	23	18	41
4	8	11	40—42	3.5—5.3	21	19	40
5	9	12	42	3.5—5.3	22	19	41
6	8	11	41—42	3.5—5.3	21	19	40
7	8	11	41—42	3.5—5.3	22	19	41
8	8	12	42	3.5—5.3	22	19	41
9	9	12	41	3.5—5.2	21	18	39
10	8	13	?	3.5—5.3	21	19	40
11	8	12	41—43	3.5—5.2	22	18	40
12	9	13	42—43	2.5—5.3	21	18	39
13	8	13	41—42	3.5—5.3	22	19	41
14	8	14	44—45	3.5—5.3	23	18	41
15	8	13	43—44	3.5—5.3	22	18	40
16	8	14	42	3.5—5.2	22	18	40
17	9	13	?	2.6—6.2	22	19	41
18	8	14	42—43	3.5—5.3	22	18	40
19	8	11	41—43	2.5—5.3	23	18	41
20	9	13	44	3.5—5.3	21	19	40
21	7	11	43—44	3.5—5.2	21	19	40
22	8	12	39—41	2.4—5.3	22	17	39
23	7	12	40—42	2.5—4.2	21	19	40
24	8	10	41—42	2.5—4.2	22	18	40
25	8	12	43—45	3.4—5.3	22	19	41

По числу позвонков, в среднем равному 40,24 (туловищных 21,80 и хвостовых 18,44), гибрид *Fb* очень близок к гибриду  $F_1$  (40,0=21,4 тулов.+18,6 хвост.), но по соотношению между числом туловищных и хвостовых позвонков немного сдвинут в сторону красноперки (табл. 31). Ни у одного экземпляра гибрида *Fb* количество позвонков не выходит за пределы вариаций его у красноперки (38—41) и у гибрида  $F_1$  (39—41).

Новообразование жаберных тычинок у исследованных мальков, повидимому, еще не закончилось. У 10 из них мы нашли 8—12 жаберных тычинок.

***S. erythrophthalmus* ♀ × (*S. erythrophthalmus* × *B. bjoerkna*) ♂  
Красноперка ♀ × (красноперка × густера) ♂**

В 1945 г. это скрещивание было поставлено дважды, причем в том и другом случае использованный для опыта гибрид дал лишь немного спермы, не молочно-белой, а слегка белесоватой. При ее микроскопическом обследовании отмечена разнородность сперматозоидов по величине и по интенсивности движения.

В первом опыте с самого раннего периода развития началась значительная гибель икры. Среди зародышей и личинок оказалось немало уродливых. Было выведено всего несколько десятков нормальных личинок, из которых лишь единичных удалось вырастить до мальковой стадии.

Подобные же результаты дал и второй опыт. Некоторая разница заключалась лишь в том, что наиболее значительная гибель в этом опыте наблюдалась не в начальном периоде развития, а позднее — на личиночной стадии. У только что вылупившихся личинок отмечена несколько более частая пульсация сердца (124 удара в минуту), чем у красноперки (110 ударов). Спустя сутки по вылуплении, личинки этого гибрида весьма напоминали контрольных личинок красноперки по трехрядному расположению меланофоров и по другим признакам. Лишь у немногих экземпляров гибрида, в отличие от красноперки, спинной и боковой ряды меланофоров местами прерываются. Зачатки грудных плавников у гибридных личинок, как и у контрольных, ясно выражены. По количеству миотомов (37—39, из которых туловищных 23—24 и хвостовых 13—15) у личинок гибрид также значительно ближе к красноперке, чем к густере.

В конечном итоге этого опыта было выращено только 3 малька, у которых установлено: *D* III 8, *A* III 12; *D* III 8, *A* III 13 и *D* III 8, *A* III 13.

**(*S. erythrophthalmus* × *B. bjoerkna*) ♀ × *B. bjoerkna* ♂  
(Красноперка × густера) ♀ × густера ♂**

В результате опыта этого скрещивания в 1941 г. было выведено незначительное количество зародышей и личинок, среди которых также было порядочно нежизнеспособных уродцев.

Наиболее нормальные из личинок прожили около месяца, причем у более развитых из них образовались зачатки непарных плавников. Вырастить это потомство до более поздних стадий, на которых было бы можно определить число лучей в плавниках, не удалось.

Более многочисленное потомство от скрещивания тех же форм мы получили в 1945 г. Правда, во время эмбрионального развития и в данном случае наблюдалась значительная гибель, особенно незадолго до и вскоре после вылупления личинок. Тем не менее, спустя сутки по вылуплении мы имели 500—700 личинок, что составляло около 25% количества взятых для оплодотворения икринок. У выведенных личинок меланофоры, как правило, располагались в 3 ясно выраженные ряда (как и у красноперки).

Из этого потомства было выращено около 100 мальков. У 50 из них мы определили число лучей в спинном и анальном плавниках. Неразветвленных лучей в том и другом плавнике по 3. Число разветвленных лучей в спинном плавнике варьирует так: у 1 экз. 7 лучей, у 40 по 8 и у 9 по 9; таким образом, и у этого гибрида, как и у исходных форм, значительно преобладает 8 разветвленных лучей в *D*.

Вариационный ряд числа разветвленных лучей в *A* дан в табл. 67.

Таблица 67

Число разветвленных лучей в <i>A</i>	14	15	16	17	18	19	20	<i>M</i>	<i>n</i>
Число особей . . . .	1	5	8	19	10	5	2	17,10	50

$$M = 17,10 \pm 0,18; \sigma = \pm 1,3; C = 7,6.$$

Как видно из таблицы, только у 7 экз. (14%) имеется по 19 и 20 лучей, т. е. числа, встречающиеся и у густеры; в этом отношении описываемый гибрид отличается от гибрида (красноперка × густера) × красноперка, значительно больше экземпляров (67%) которого неотличимо по данному признаку от красноперки. Все остальные варианты (14—18) гибрида (красноперка × густера) × густера встречаются и у гибрида *F*<sub>1</sub>. По среднему числу разветвленных лучей в *A* (*M*=17,10) гибрид *F*<sub>2</sub> занимает промежуточное место между скрещенными формами, но несколько более близко к гибриду *F*<sub>1</sub> (*M*=14,98), чем к густере (*M*=21,46), и в этом отношении отличен от гибрида (красноперка × густера) × красноперка.

У 15 экз., кроме числа лучей в *D* и *A*, были исследованы формула глоточных зубов и число позвонков, результаты чего приведены в табл. 68.

Таблица 68

№	D	A	Формула глочных зубов	Число позвонков		
				туловищных	хвостовых	всего
1	8	18	2.5—5.2	22	20	42
2	9	18	2.5—5.2	21	20	41
3	8	17	2.5 5.2	20	20	40
4	8	16	2.5—5.2	21	20	41
5	8	15	2.5—5.2	21	20	41
6	9	17	2.5—5.2	21	20	41
7	9	17	2.5—5.3	21	20	41
8	8	16	2.5—5.3	20	20	40
9	8	19	3.5—5.2	21	20	41
10	8	16	3.5—5.2	21	19	40
11	8	16	1.5—5.1	21	20	41
12	9	17	1.5—5.1	20	20	40
13	8	17	2.5—5.1	21	20	41
14	8	19	1.5—5.2	21	20	41
15	8	17	1.4—5.2	21	19	40

Чаще всего, а именно у 6 из 15 экз. (№ 1—6) этого гибрида, обнаружена формула 2.5—5.2, характерная для густеры и наиболее встречающаяся также и у гибрида ( $F_1$ ) между красноперкой и густерой. У 4 экз. (№ 7—10) мы нашли формулы 3.5—5.2 или 2.5—5.3, которые являются промежуточными между формулой густеры 2.5—5.2 и формулой красноперки 3.5—5.3; эта последняя формула ни разу не встречена. У 5 экз. (№ 11—15) общее число глочных зубов оказалось меньшим, чем у густеры.

Число позвонков изменяется в пределах 40—42, а в среднем всех позвонков 40,74, из них туловищных 20,87 и хвостовых 19,87. В количественном соотношении туловищных и хвостовых позвонков у гибрида  $F_b$ , по сравнению с гибридом  $F_1$ , можно констатировать определенный сдвиг в сторону густеры, т. е. увеличение числа хвостовых позвонков.

Число жаберных тычинок, определенное только у 8 мальков, колеблется в пределах 12—15 (образование их, надо полагать, еще не закончилось).

Интересно отметить, что среди 15 экз. этого гибрида не оказалось ни одного такого, у которого показатели всех приведенных в таблице признаков покрывались бы пределами вариаций их у густеры (и тем более у красноперки). Но у большинства экземпляров, за исключением № 9, 14 и 15, показатели этих признаков не выходят за пределы вариаций их у гибрида  $F_1$ .

**C. carassius ♀ × (C. carassius ♀ × C. carpio ♂) ♂.**  
**Карась ♀ × (карась ♀ × сазан ♂) ♂.**

В 1938 г. икра карася (из оз. Медовское) была искусственно оплодотворена спермой трехлетнего гибрида *C. carassius* ♀ × *C. carpio* ♂, выведенного нами экспериментально (скрещ. 1935 г.). Сперма этого экземпляра гибрида, по сравнению с другими, имела несколько более нормальный вид; микроскопически в ней наблюдалось движение сперматозоидов. Тем не менее, большая часть икры в этом опыте оказалась неоплодотворенной. В раннем периоде эмбрионального развития этого гибрида отмечена значительная гибель. В конечном результате удалось вывести всего 29 мальков, которые были вполне нормальны и жизнеспособны. У 25 из них было определено число лучей в дорсальном и анальном плавниках. В *D* оказалось неразветвленных лучей у 4 экз. по 3, у остальных по 4 и разветвленных у 2 по 16, у 7 по 17, у 14 по 18 и у 2 по 19, а в среднем 17,64. Таким образом, у исследованных мальков среднее число разветвленных лучей в *D* является промежуточным между таковым гибрида карасе-сазана ( $M=18,29$ ) и медовских карасей ( $M=17,24$ ). В анальном плавнике неразветвленных лучей у всех 25 экз. оказалось по 3, а разветвленных у 11 по 5 и у 14 по 6; последних у карасе-сазанов 5 (6) и у медовских карасей (5) 6.

Перезимовали эти мальки в аквариуме, а весной 1939 г. были посажены в опытный Ново-Животинновский прудик. При осеннем облове прудика ни одного экземпляра этого гибрида не было найдено.

**(C. carassius ♀ × C. carpio ♂) ♀ × C. carpio ♂.**  
**(Карась ♀ × сазан ♂) ♀ × зеркальный карп ♂.**

В том же 1938 г. мы получили потомство в результате посадки на нерест в опытный пруд рыбхоза «Нива» нескольких самок искусственно выведенного нами гибрида карасе-сазана (скрещ. 1935 г.) вместе с самцами зеркального карпа. Полученные гибриды в течение первого лета выращивались в количестве свыше тысячи экземпляров в небольших нерестовых прудах, причем к концу вегетационного периода достигли в среднем 28 г. На второе лето мы получили возможность поставить опыт выращивания их в производственном масштабе. Для этого были использованы большие Ольшанские пруды этого же рыбхоза, в которые были посажены наши гибриды совместно с зеркальными карпами того же возраста (со средним весом 29,5 г). К концу второго лета средний вес гибридов составлял 493 г, а карпов 477 г. Отход гибридов был менее значительным, чем отход карпов.

Только у 12 экз. этих гибридов-двухлеток были определены меристические признаки, однако полученные данные не сохранились. Поэтому нам приходится ограничиться здесь лишь очень

краткой общей характеристикой этого второго гибридного поколения (*Fb*). По внешнему виду оно, несомненно, более близко к карпу, чем *F1*. Усики более крупны, чем у гибридов первого поколения. Но чешуйный покров, как и в первом поколении, сплошной (не зеркальный). У большинства исследованных экземпляров мы нашли характерную для сазана формулу глоточных зубов 1.1.3—3.1.1, но у некоторых из них имелось и по 4 зуба в длинном ряду и не только трехрядное, но и двурядное расположение зубов, так что формула их более или менее приближалась к наиболее часто встречающейся у гибрида *F1* формуле 1.4—4.1.

### Тройные скрещивания

(*R. rutilus* ♀ × *B. bjoerkna* ♂) ♀ × *S. erythrophthalmus* ♂  
(Плотва ♀ × густера ♂) ♀ × красноперка ♂

Для этого скрещивания (1941 г.) была использована самка искусственно выведенного нами гибрида, предварительно подвергнутая гипофизарной инъекции. Около 300 икринок, полученных от этой самки, было оплодотворено спермой красноперки. Многие из них (около 70%) начали дробиться. В первые 2 суток по оплодотворении значительное большинство икринок погибло. На 3 и 4 сутки в немногих икринках можно было видеть зародышей со слабо обособленным от желтка телом, как будто остановившихся в развитии. В начале 5 суток вся культура оказалась мертвой.

(*R. rutilus* × *A. brama*) ♀ × *S. erythrophthalmus* ♂  
(Плотва × лещ) ♀ × красноперка ♂

Для опыта этого скрещивания (1941 г.) была взята совсем незначительная порция икры. Большинство полученных зародышей имело явно патологический характер. Вылупилось всего 18 нормальных личинок. У них, как и у только что вылупившихся личинок красноперки, имелись ясно заметные зачатки грудных плавников, а спустя 2—3 суток по вылуплении было отмечено трехрядное расположение пигментных клеток, правда, не у всех оно было столь четко выражено, как у красноперки. Из этого потомства только 8 экз. было выращено до стадии небольших (2—3 см) жизнеспособных мальков, которые на этой стадии были зафиксированы. У них было определено число лучей в *D*-и *A*-плавниках: 1) *D* III 8, *A* III 12; 2) *D* III 8, *A* III 13; 3) *D* III 9, *A* III 11; 4) *D* III 9, *A* III 12; 5) *D* III 9, *A* III 11; 6) *D* III 9, *A* III 13; 7) *D* III 9, *A* III 14 и 8) *D* III 8, *A* III 14. По среднему числу разветвленных лучей в *A* ( $M=12,5$ ) этот тройной гибрид является промежуточным по отношению к скрещен-

ным формам, но стоит ближе к красноперке ( $M=10,54$ ), чем к гибриду плотва×лещ ( $M=16,23$ ).

(*R.utilus* × *A. brama*) ♀ × *B. bjoerkna* ♂  
(Плотва × лещ) ♀ × густера ♂

Икра, использованная для этого скрещивания (1941 г.), была не вполне годна для оплодотворения, поскольку самка содержалась в течение суток в садке. Для опыта было взято около 100 икринок; почти все они начали дробиться, однако в период гастрюляции подавляющее большинство их погибло. Лишь единичные икринки достигли стадии зародыша, тело которого полукольцом охватывало желток. К концу третьих суток по оплодотворении, живых зародышей не осталось.

(*S. erythrophthalmus* × *B. bjoerkna*) ♀ × *R.utilus* ♂  
(Красноперка × густера) ♀ × плотва ♂

Производители, участвовавшие в опыте этого скрещивания (1945 г.), характеризуются следующими признаками: красноперка × густера  $D$  III 9,  $A$  III 13,  $l.l.$   $44 \frac{8}{4\frac{1}{2}}$  43,  $d.ph.$  3.5—5.3,  $sp.br.$  12—12,  $vert.$  41; плотва  $D$  III 10,  $A$  III 10,  $l.l.$   $44 \frac{8}{4}$  44,  $d.ph.$  5—5,  $sp.br.$  12—12,  $vert.$  40.

Для опыта было взято незначительное количество икры (около 500 икринок). По оплодотворении икры началось развитие большей ее части. Среди зародышей и среди вылупившихся личинок отмечено значительное количество уродливых. В конечном результате этого скрещивания было выращено 42 малька. У 35 из них было определено число лучей в спинном и анальном плавниках. Число неразветвленных лучей в  $D$  и  $A$  равно 3. Разветвленных лучей в  $D$  у 2 экз. по 8, у 23 по 9 и у 10 по 10. Изменчивость числа разветвленных лучей в  $A$  представлена в виде вариационного ряда.

Таблица 69

Число разветвленных лучей в $A$	10	11	12	13	14	$n$
Число особей . . . . .	1	11	15	7	1	35

$$M = 11,89 \pm 0,14; \sigma = \pm 0,85, C = 7,1.$$

По среднему числу разветвленных лучей в  $A$  (11,89) этот тройной гибрид, будучи промежуточным между скрещенными формами, стоит, однако, ближе к плотве ( $M=10,12$ ), чем к гибриду красноперка×густера ( $M=15,00$ ).

Кроме того, у трех экземпляров были определены формулы глоточных зубов 2.5—5.1, 1.5—5 и 5—5, число жаберных тычинок 11—11, 12—11, 12—12 и число позвонков 40, 40, 41.

(*S. erythrophthalmus* × *B. bjoerkna*) ? × *A. brama* ♂  
(Красноперка × густера) ♀ × лещ ♂

Для этого скрещивания была использована та же самка, которая участвовала в скрещивании (красноперка × густера) ♀ × красноперка ♂, при описании которого и дана ее характеристика. У второго производителя — у леща мы нашли: *D* III 9, *A* III 26, *l.l.* 53  $\frac{12}{7}$  54, *d.ph.* 5—5, *sp.br.* 24—24 и *vert.* 44.

Для оплодотворения была взята небольшая порция икры. Значительная часть ее погибла в период эмбрионального развития. В результате этого скрещивания было выведено около 200 нормальных личинок, из которых мальковой стадии достигли около 50. У 37 из них было определено число лучей в *D* и *A*. Неразветвленных лучей в том и другом плавнике мы нашли по 3. Разветвленных лучей в *D* оказалось у одного экземпляра 7, у 9 экз. по 8, у 26 по 9 и у одного 10. Изменчивость числа разветвленных лучей в *A* отражена в табл. 70.

Таблица 70

Число разветвленных лучей в <i>A</i>	16	17	18	19	20	21	<i>n</i>
Число особей . . . . .	4	8	12	9	3	1	37

$$M = 18,05 \pm 0,19; \sigma = \pm 1,21; C = 6,7.$$

По среднему числу разветвленных лучей в *A* этот тройной гибрид стоит значительно ближе к гибриду красноперка × густера ( $M=15,00$ ), чем к лещу ( $M=25,66$ ).

У 6 мальков были определены формулы глоточных зубов: 1.5—5.1 (2 экз.), 1.5—5 (2), 5—5.1 (1) и 5—5 (1); число жаберных тычинок 15—15 (3 экз.), 14—14 (2 экз.), 13—15 (1 экз.) и число позвонков 42 (3 экз.) и 43 (3 экз.).

### Межгибридное скрещивание

(*R.utilus* ♀ × *B. bjoerkna* ♂) ♀ × (*S. erythrophthalmus* × *B. bjoerkna*) ♂

(Плотва ♀ × густера ♂) ♀ × (красноперка × густера) ♂

Для этого скрещивания (1941 г.) была использована самка, взятая из стада искусственно выведенного нами гибрида плот-

ва  $\times$  густера, причем предварительно она была подвергнута гипофизарной инъекции. Участвовавший в этом скрещивании самец гибрид красноперка  $\times$  густера, пойманный в Подклетненском озере, в течение нескольких суток содержался в аквариуме, не давая спермы. За сутки до опыта ему также была сделана гипофизарная инъекция, после чего появилась в ничтожном количестве сперма, при микроскопическом наблюдении которой была установлена подвижность сперматозоидов.

В результате опыта оплодотворения икры приблизительно лишь пятая часть ее (около 200 икринок) начала развиваться. Дробление большинства икринок шло правильно. В период гастрюляции около 70% развивавшихся икринок погибло. К концу 3 суток разви-

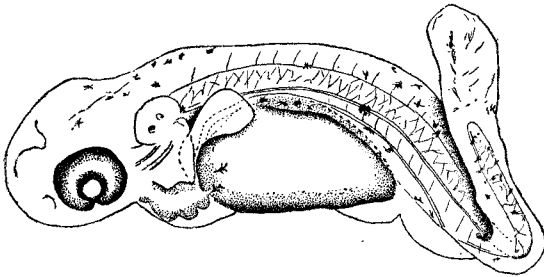


Рис. 64. (Плотва  $\times$  густера)  $\times$  (красноперка  $\times$  густера). Личинка с уродливо изогнутым хвостом на 12 сутки развития.

тия осталось живых только 40 икринок, в которых были видны зародыши с утолщенным телом и ясно обособленным головным отделом. К концу 4 суток осталось 32 живых зародыша; значительно вытянулся хвостовой отдел, но движения зародыша

и кровообращения не наблюдалось. К концу 5 суток осталось 22 развивающихся зародыша; началось ясно заметное движение некоторых из них. В начале 8 суток осталось 15 живых зародышей, которые попрежнему были заключены в оболочках; глаза пигментированы; за исключением единичных, более подвижных экземпляров, движение зародышей так же, как и сокращение сердца, очень слабо заметны или даже совсем не обнаруживаются. Большинство зародышей сформированы уродливо; часто крайне недоразвит хвостовой отдел. К концу 9 суток осталось только один живой зародыш с ненормально согнутым хвостом, но с энергичным кровообращением почти во всем теле (за исключением самого дистального отдела хвоста). Этот зародыш для зарисовки был извлечен из оболочки. После этого он жил еще в течение 4 суток, изредка совершая движения своим уродливым хвостом (рис. 64). Образовались зачатки грудных плавников. Глаза стали сильно пигментированными. Появились звездчатые меланофоры, разбросанные по различным частям тела, и, кроме того, желтый пигмент в области головы.

Описанные опыты получения второго гибридного поколения указывают на то, что не только среди внутривидовых гибридов осетровых рыб, но и среди межродовых гибридов карповых рыб встречаются плодовитые формы. Несомненно, вполне плодовиты самки гибридов красноперка×густера, плотва×густера и плотва×лещ. Эти самки по обилию текущей, годной для оплодотворения икры несколько не уступают чистым видам. Некоторые наши наблюдения позволяют предполагать, что и от самок ряда других гибридов между близкими родами (плотва×лещ, плотва×подуст, густера×лещ) можно получать потомство. Плодовитость самок гибрида карась×каarp (сазан) в значительной степени нарушена; повидимому, лишь очень редко встречаются плодовитые экземпляры. Что же касается самцов межродовых карповых гибридов, то, вероятно, имеется ряд переходов от почти полной стерильности одних из них (карась×каarp) к частичной и, быть может, даже полной фертильности других. Все же у самцов плодовитость нарушается чаще и в большей степени, чем у самок.

В результате возвратных и тройных скрещиваний в одних случаях мы получали хотя бы самое небольшое количество жизнеспособных мальков, в других это не удавалось, и вся культура погибала в период эмбрионального развития. Надо, однако, полагать, что и в большинстве последних случаев гибель обусловлена не тем, что данный гибрид вообще нежизнеспособен; отрицательные результаты ряда наших скрещиваний следует объяснять теми условиями, в которых они проводились; здесь приходится принять во внимание недостаточную зрелость половых продуктов некоторых производителей, влияние гипофизарной инъекции, малое количество оплодотворяемой икры, неблагоприятные лабораторные условия ее развития и проч. С этим связано и повышенное количество уродливых нежизнеспособных зародышей в большинстве наших опытов.

По средним показателям важнейших меристических признаков жизнеспособные гибриды от возвратных или тройных скрещиваний занимают промежуточное положение между гибридом  $F_1$  и участвующим в скрещивании чистым видом.

Промежуточность мы не всегда обнаруживали только в отношении числа жаберных тычинок. Почти все исследованные нами гибриды от возвратных и тройных скрещиваний заметно уклоняются в сторону той из скрещенных форм, которая имеет меньшее число жаберных тычинок, иногда и совсем от нее не отличаясь. Так, у тройного гибрида (красноперка×густера)×лещ число жаберных тычинок колеблется в тех же пределах 12—15, как и у гибрида  $F_1$  (красноперка×густера), значительно уступая числу их у леща (19—24). Только частично это могло быть обусловлено тем, что у небольших мальков,

которых мы исследовали, процесс формирования жаберных тычинок еще не вполне закончился.

Следует отметить, что как у красноперки туловищных позвонков больше (в среднем на 5,1), а хвостовых меньше (на 3,2), чем у густеры (табл. 31), так и у гибрида (красноперка  $\times$  густера)  $\times$  красноперка туловищных позвонков больше (на 0,93), а хвостовых меньше (на 1,43), чем у гибрида (красноперка  $\times$  густера)  $\times$  густера; понятно, что эти различия у гибридов *Fb* выражены в значительно меньшей степени, чем у исходных видов.

Как показывает сравнение вариационных кривых и средних величин (*M*) числа лучей в анальном плавнике (рис. 65а), каждый из двух гибридов от возвратных скрещиваний (красноперка  $\times$  густера)  $\text{♀} \times$  красноперка  $\text{♂}$  и (красноперка  $\times$  густера)  $\text{♀} \times$  густера  $\text{♂}$  занимает промежуточное, но не срединное положение между скрещенными формами; первый из них стоит немного ближе к красноперке, чем к гибриду *F<sub>1</sub>*, а второй более близок к гибриду *F<sub>1</sub>*, чем к густере. Другими словами, каждый из гибридов несколько уклоняется в сторону исходного вида (красноперка) с меньшим числом лучей в *A*.

То же наблюдается и у других наших гибридов от возвратных скрещиваний, а именно у (плотва  $\times$  густера)  $\text{♀} \times$  плотва  $\text{♂}$  и у (плотва  $\times$  лещ)  $\text{♀} \times$  лещ  $\text{♂}$ . Первый из них по среднему числу разветвленных лучей в *A* (11,6) более близок к плотве (10,3), чем к гибриду *F<sub>1</sub>* (14,2), а второй (19,2), наоборот, более близок к гибриду *F<sub>1</sub>* (16,2), чем к лещу (25,7).

Подобные же результаты дает сопоставление по этому признаку тройных гибридов (красноперка  $\times$  густера)  $\text{♀} \times$  плотва  $\text{♂}$  и (красноперка  $\times$  густера)  $\text{♀} \times$  лещ  $\text{♂}$  с гибридом *F<sub>1</sub>* и с третьим видом (плотва или лещ). Каждый из этих тройных гибридов по вариационной кривой и по среднему числу разветвленных лучей в *A* (рис. 65б) также является промежуточным между скрещенными формами, но первый несколько уклоняется в сторону плотвы, а второй ближе к гибриду *F<sub>1</sub>*, чем к лещу.

Подобная же особенность наследования числа разветвленных лучей в *A* проявляется и в первом поколении межродовых гибридов карповых рыб (рис. 69, стр. 268).

Исходя из предположения, что увеличение числа этих лучей у некоторых представителей Cyprinidae (*Abramis*, *Blicca* и др.) произошло в их филогенезе вторично, мы можем рассматривать уклон в сторону меньшего числа этих лучей у исследованных нами гибридов как проявление атавизма.

Сопоставляя те же вариационные кривые числа разветвленных лучей в *A* (рис. 65) у гибрида красноперка  $\times$  густера (*SB*) и у гибридов от возвратных скрещиваний его с каждым из исходных видов (*SBS* и *SBB*), а также соответствующие коэффициенты вариации (табл. 30 и 65), мы видим, что у гибрида *Fb*, по сравнению

с  $F_1$ , не обнаруживается существенного повышения изменчивости этого признака; в некоторых опытах коэффициенты вариации в том и другом поколении приблизительно одинаковы. Это же можно констатировать и при сравнении тройных

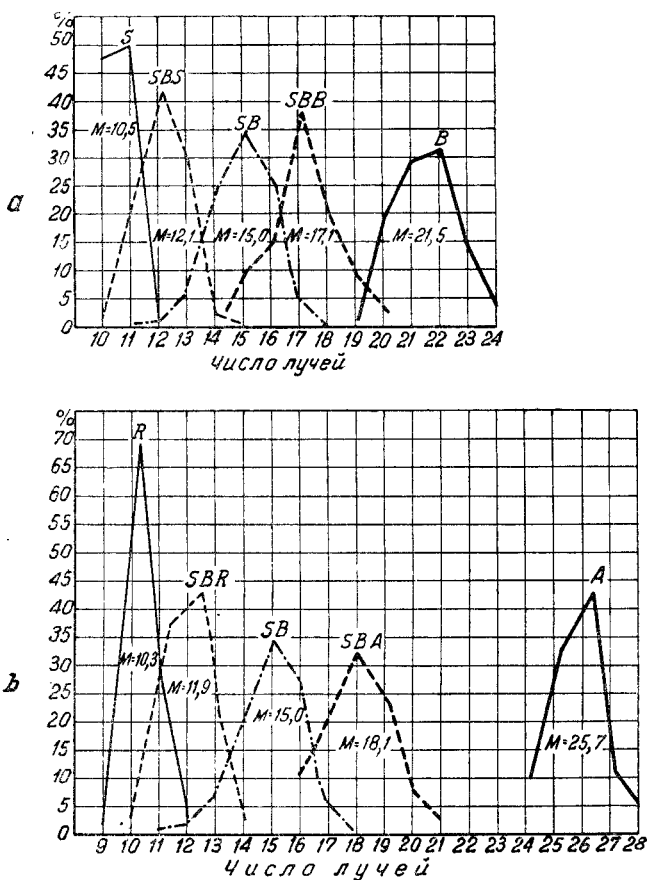


Рис. 65. Вариационные кривые числа разветвленных лучей в анальном плавнике: а—красноперка (S), (красноперка×густера)×красноперка (SBS), красноперка×густера (SB), (красноперка×густера)×густера (SBB), густера (B); б—плотва (R), (красноперка×густера)×плотва (SBR), красноперка×густера (SB), (красноперка×густера)×лещ (SBA), лещ (A).

гибридов (красноперка×густера)×плотва (SBR) и (красноперка×густера)×лещ (SBA), с одной стороны, и гибрида красноперка×густера, с другой (табл. 30, 69 и 71).

Как мы видели, среди гибридов  $F_2$  встречаются экземпляры, не отличающиеся по важнейшим систематическим признакам от

исходного вида, участвовавшего в возвратном скрещивании, или (чаще) от гибрида  $F_1$ . Отсюда весьма вероятно, что и в природе среди рыб, обычно принимаемых за чистые виды или за гибридов  $F_1$ , могут встречаться и гибриды возвратных скрещиваний, поскольку генетические различия между ними не всегда проявляются внешне (по крайней мере в отношении основных систематических признаков).

Интересно, что при скрещивании (красноперка  $\times$  густера)  $\times$  красноперка у 7 из 25 полученных гибридов (что составляет 28%) наблюдается почти полный возврат к красноперке, тогда как при скрещивании (красноперка  $\times$  густера)  $\times$  густера ни у одного из 14 гибридов нет такого возврата к густере. Возникает вопрос, не обусловлено ли это большей примитивностью красноперки по сравнению с густерой (общая форма тела, форма анального плавника) и не преобладают ли в данном случае признаки красноперки в силу атаксизации.

### МЕЖОТЯДНЫЕ («гетерогенные») СКРЕЩИВАНИЯ

*Rutilus rutilus* (L.) ♀  $\times$  *Lucioperca lucioperca* (L.) ♂  
Плотва ♀  $\times$  судак ♂

Это скрещивание было выполнено нами дважды 2 и 6 мая 1932 г. В обоих опытах только незначительная часть икры начала дробиться. В первом из них через 9 часов по оплодотворении развивающиеся икринки составляли не более 8% всей икры, взятой для опыта. Спустя сутки по оплодотворении среди многочисленных отмерших икринок встречались лишь единичные живые, достигшие стадии бластодиска, раздробленного на мелкие бластомеры (морула). Во втором опыте развитие прекратилось в период гастрюляции.

*Rutilus rutilus* (L.) ♀  $\times$  *Perca fluviatilis* L. ♂  
Плотва ♀  $\times$  окунь ♂

Для опыта этого скрещивания (24 апреля 1937 г.) были использованы икра плотвы и зрелая сперма окуня, предварительно сохранявшаяся в течение 2 суток в пробирке при низкой температуре; перед опытом в сперме наблюдалось движение сперматозоидов. Одновременно икра той же самки плотвы была оплодотворена спермой плотвы (контрольный опыт).

Через 5 часов по оплодотворении, на большинстве икринок контроля была отмечена стадия двух бластомеров, тогда как в гибридной икре можно было найти лишь очень немного икринок этой же стадии. Через 23 часа по оплодотворении, икринки плот-

вы достигли стадии морулы. К этому же времени только единичные гибридные икринки достигли подобной стадии, причем и они отличались от контрольных неоднородностью blastomerov по величине, а иногда и по форме; таким образом, дробление шло неправильно. К концу вторых суток развития вся гибридная икра оказалась мертвой, между тем как икра плотвы продолжала развиваться — здесь уже заканчивался процесс гастрюляции.

**Rutilus rutilus (L.) × Acerina cernua (L.)**  
**Плотва × ерш**

25 апреля 1934 г. было произведено скрещивание плотва ♀ × ерш ♂. Только часть икринок (около 30%) начала развиваться. Через 1 ч. 10 мин. по оплодотворении икры мы наблюдали стадию 2 blastomerov. Через 2 ч. 20 мин. большинство развивавшихся икринок достигло стадии 8 blastomerov, причем многие икринки дробились ненормально: blastomery имели неодинаковую величину и неправильно располагались; одиночный blastomer выступал иногда за пределы общего контура blastodiska (рис. 66). Через 3 ч. 50 мин. мы наблюдали blastodiski в стадии морулы, которые в большинстве случаев имели также неправильные очертания (рис. 67). В период гастрюляции отмечено массовое отмирание икринок.

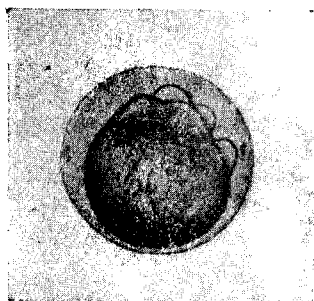


Рис. 66. Плотва × ерш. Ненормально дробящаяся икринка (спустя 2 ч. 20 мин. по оплодотворении).

В конечном результате было выведено несколько патологических личинок, освободившихся от оболочек. Эти личинки были очень малоподвижны. Сердце у них пульсировало, но кровообращения в сосудах не было. По общему внешнему виду, по местоположению анального отверстия и по пигментации они, несмотря на уродливость, очень напоминали личинок плотвы, резко отличаясь от личинок ерша. Те из них, которые развивались наиболее успешно, прожили до возраста около 14 суток.

Реципрокное скрещивание ерш ♀ × плотва ♂ и контрольное ерш × ерш были произведены 24 апреля 1934 г. Почти вся икра начала развиваться. Через 4 часа после оплодотворения в том и другом опытах мы наблюдали стадию двух blastomerov и лишь очень редко переходные стадии от 2 к 4 blastomeram. Через 1 ч. 35 мин. по оплодотворении значительное большинство гибридных, как и контрольных икринок, достигло стадии 4 blastomerov. Однако в опыте гибридизации, в отличие от контрольного, оказалось немалое количество неправильно дробящихся, а

также отмирающих икринок. Через 6 ч. 30 мин. в контрольном опыте на большинстве икринок наблюдалась 8-клеточная стадия, а из гибридных икринок лишь немногие достигли этой стадии, большинство же задержались на стадии 4—6 бластомеров или представляли собой картину совершенно ненормального дробления с бластомерами неравномерной величины и не всегда четко разграниченными; вместе с тем здесь значительно возросло число отмерших икринок. Через 23 часа не более 15%

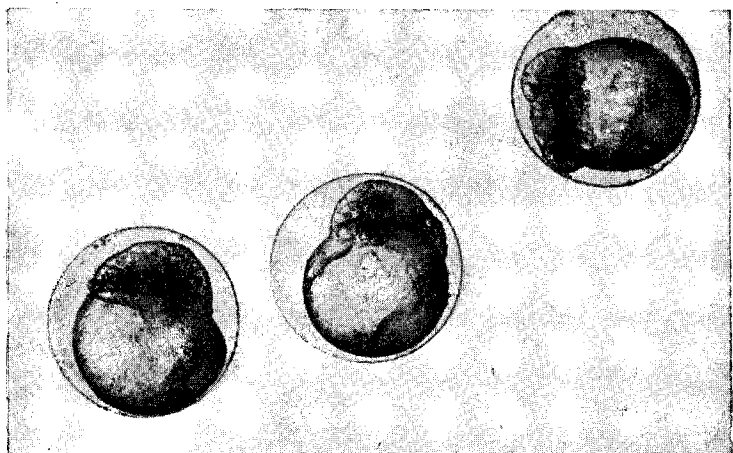


Рис. 67. Плотва  $\times$  ерш. Икринки в стадии морулы (спустя 3 ч. 50 мин).

гибридных икринок достигли стадии бластодиска, состоявшего из многочисленных бластомеров; такие икринки по скорости дробления почти или даже совсем не отстали от контрольных.

В течение вторых суток развития мы наблюдали процесс гастрюляции, который лишь у немногих гибридных икринок проходил, как казалось при внешнем их рассматривании, совершенно нормально, как и в контроле; значительное отмирание гибридных икринок продолжалось. К концу 3 суток в контрольных икринках сформировались зародыши с ясно выраженной сегментацией тела, а живых гибридных икринок оставалось всего несколько штук, причем в них едва можно было различать контуры тела зародыша без всяких следов сегментации; на этой стадии развитие их остановилось, и начался процесс дегенерации.

### ***Rutilus rutilus* (L.) $\times$ *Acerina acerina* (Güld.)**

**Плотва  $\times$  бирючок**

Не останавливаясь на описании обоих реципрокных скрещиваний между плотвой и бирючком, поскольку по результатам они в основном сходны с реципрокными скрещиваниями между плот-

вой и ершом, отметим лишь, что от скрещивания бирючок ♀ × плотва ♂ мы получили зародышей немного более поздней стадии (по сравнению с зародышами ерш ♀ × плотва ♂) с ясно различимыми головным и хвостовым отделами тела; однако и в данном случае гибридные зародыши значительно отставали от контрольных по степени дифференцировки органов.

**Scardinius erythrophthalmus (L.) ♀ × Esox lucius L. ♂**  
**Красноперка ♀ × щука ♂**

27 мая 1938 г. был поставлен опыт искусственного оплодотворения икры красноперки спермой щуки. Одновременно икра того же экземпляра красноперки была оплодотворена спермой красноперки. В результате того и другого опыта началось развитие икры (в одинаковых лабораторных условиях), причем в процессе дробления некоторых гибридных икринок не наблюдалось каких-либо существенных отличий от контрольных, но многие дробились неправильно, и в период гастрюляции гибридная икра более чем наполовину погибла. Вместе с тем стало заметным отставание в скорости развития гибридных икринок по сравнению с контрольными. 29 мая оставалось около 40 развивающихся гибридных икринок, причем в них уже можно было наблюдать сформировавшихся зародышей, кольцеобразно охватывающих желток.

30 мая среди гибридных зародышей выделялись более успешным развитием 8 экз., которые по своей подвижности (внутри оболочки), по пульсации сердца и кровообращению, ясно наблюдаемому в кювьеровых протоках, по намечающейся пигментации глаз, по закладке слуховых пузырьков, по значительно удлинённому хвостовому отделу с плавниковой каймой и по дифференцировке сегментов несколько не уступали контрольным зародышам и имели совершенно нормальный вид. Остальные гибридные зародыши были более или менее патологическими (с укороченным хвостовым отделом, с неправильной формой желтка и пр.). Но все они, даже в случае максимального недоразвития хвоста, были подвижны.

31 мая утром один из нормально развитых гибридных зародышей и два контрольных были искусственно освобождены от оболочек. Все три зародыша оказались очень сходными по стадии развития; в морфологическом отношении гибриды также не отличались ничем существенным от контрольных. У всех трех экземпляров кровообращение в основании плавниковой каймы еще не началось, а в сегментальных сосудах ясно выражено только в пределах передних миотомов; в остальной же части тела гибрида можно заметить лишь медленное движение форменных элементов крови вдоль дорсальных концов миотомов. У контрольных зародышей движение крови здесь идет несколь-

ко оживленнее. В остальном у тех и других кровообращение сходно. Число миотомов у гибрида 37 (23 туловищных и 14 хвостовых) и у контрольных красноперок 37—38. Глаза у гибридного зародыша пигментированы немного сильнее, чем у контрольных; у всех на голове имеется множество эпидермических железок.

К вечеру 31 мая началось вылупление контрольных личинок. Утром 1 июня были обнаружены две вылупившиеся личинки гибрида. Внешне они были вполне нормальны, энергично плавали и морфологически не отличались от контрольных, лишь в некоторых отношениях немного отставая по степени развития. По расположению пигментных клеток в три ряда (вдоль спины, по боку и вдоль вентральных концов миотомов) гибрид очень сходен с красноперкой; пигментные клетки разбросаны еще редко и слабо отросчаты, а иногда даже имеют вид точек. Миотомов у одной гибридной личинки 37 (23 тулов. и 14 хвост.) и у другой 38 (23 тулов. и 15 хвост.). Непарная плавниковая кайма имеет ровный край (без вырезки), как и у красноперки. Появились зачатки грудных плавников. В слуховых пузырьках имеется у одной личинки по одному отолиту, а у другой по два. В строении сердца и перикардиальной полости, а также в кровообращении резко выраженных отклонений от нормы не обнаруживается.

2 июня у одной из двух вылупившихся личинок началось удлинение сердца, расширение перикардиальной полости и замедление кровообращения. Кроме этих наиболее нормальных личинок, в этот же день мы наблюдали 14 более или менее уродливых гибридных личинок, которые частью были извлечены нами из оболочек, частью сами выпали из них. Всем им свойственна неправильная форма тела: чаще всего они искривлены и имеют укороченный хвостовой отдел; у некоторых тело в разных местах раздуто пузырьвидными полостями; желток имеет ненормальную форму (овальную, полушаровидную, полугрушевидную и др.). Непарная плавниковая кайма в большей или меньшей степени недоразвита. Зачатки грудных плавников очень слабо намечены или совсем отсутствуют. Сердце у большинства имеет вид более или менее длинной трубки, натянутой в сильно раздутой перикардиальной полости. У всех сердце пульсирует, но у некоторых очень слабо и редко. Только у единичных экземпляров можно наблюдать медленное кровообращение в сосудах; у большинства оно или не начиналось, или остановилось; трубкообразное сердце хотя и пульсирует, но движения форменных элементов крови в нем не заметно. У некоторых экземпляров кровь накапливается в перикардиальной полости. У двух личинок началось постепенное отмирание головы, в то время как в туловищном и хвостовом отделах еще можно было наблюдать замедленное кровообращение и подвижность. Пигментные

клетки в большинстве случаев разбросаны беспорядочно и только иногда располагаются рядами. Количество миотомов точно определить не удастся, но в хвостовом отделе оно более или менее сокращено по сравнению с контролем. Глаза сильно пигментированы. Отолитов в слуховых пузырьках у многих экземпляров имеется по 2, у некоторых по 1, а иногда они и совсем отсутствуют.

3 июня большинство описанных личинок или погибло, или сохраняло лишь очень слабые признаки жизнедеятельности

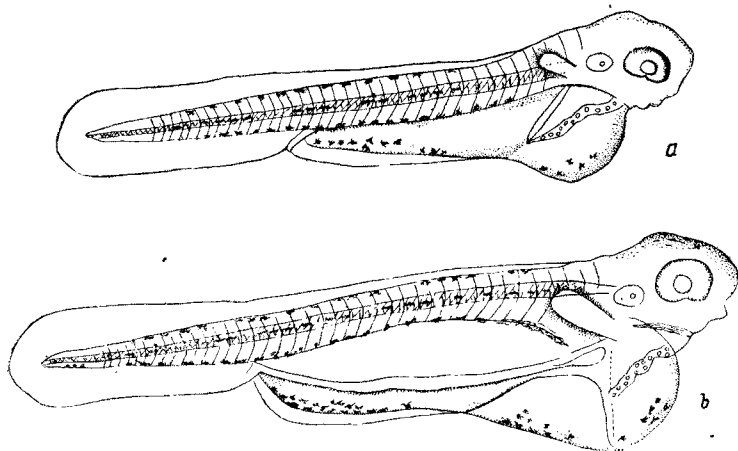


Рис. 68. Красноперка  $\times$  щука: *a*—личинка в возрасте 8 суток, *b*—она же в возрасте 10 суток.

(едва заметная пульсация сердца) при отмирании тех или других частей тела.

4 июня остались только 3 живых гибридных экземпляра: 2 более нормальные личинки, самостоятельно вылупившиеся 31 мая, и 1 более уродливая. Одна из первых двух личинок изображена на рис. 68*a*. Наиболее существенным отличием ее от нормальных контрольных личинок красноперки является значительно раздутая перикардальная полость с натянутым в ней трубкообразным сердцем. Последнее пульсирует, но кровообращение в сосудах, которое еще накануне можно было наблюдать вплоть до заднего конца хвоста, теперь или идет крайне медленно (в спинной аорте и в кардинальных венах), или почти совсем прекратилось. Между тем личинка совершенно прозрачна и не утратила способности совершать плавательные движения, которые чередуются с состоянием покоя. Челюсти неподвижны. В слуховых пузырьках имеется по одному отолисту. Зачатки грудных плавников несколько увеличились в размерах. Пигментация имеет характерный для личинки красноперки вид: мелано-

форы расположены в 3 правильные продольные ряда и, кроме того, разбросаны по вентральной поверхности желтка.

Вторая из самостоятельно вылупившихся личинок по расположению меланофоров и в других отношениях довольно сходна с первой, отличаясь от нее, главным образом, более значительно расширенной перикардиальной полостью. Однако кровообращение в сосудах у этой личинки идет более быстро. Личинка лишь изредка плавает.

Третья личинка отличается уродливо изогнутым телом. Непарная плавниковая кайма развита только в хвостовом отделе с вентральной стороны. Перикардиальная полость очень сильно расширена, но в строении сердца отклонение от нормы не столь уж значительно. Кровообращение наблюдается во всем теле. Меланофоры расположены в 3 ряда. В слуховых пузырьках по 2 отолита. Личинка совершает энергичные вращательные движения.

К 6 июня первая из самостоятельно вылупившихся личинок приняла еще более уродливый вид (рис. 68*b*). Кроме пузыревидной перикардиальной полости, бросаются в глаза несвойственные нормальным личинкам полости, расположенные — одна непосредственно позади перикардиальной полости на месте расщепившегося желтка и другая дорсально от кишечника. Сердце еще энергично пульсирует, но в сосудах кровообращение остановилось. Тем не менее личинка не утратила способности быстро плавать. Грудные плавники стали заметно крупнее по сравнению с предшествующей стадией и вместе с тем приобрели подвижность. Личинка теперь часто двигает нижней челюстью. Ротовое отверстие недоразвито и для захватывания пищи не используется; соответственно этому кишечник пустой. Желток осталось очень мало; его передняя часть имеет вид тонкого тяжа, достигающего кювьеровых протоков. Глаза слегка подвижны. В слуховых пузырьках по одному отолиту. Туловищных миотомов 23 и хвостовых 15. Пигментация несколько усилилась; сохраняется трехрядное расположение меланофоров. Личинка прозрачна; отмирания каких-либо частей ее тела не заметно.

У второй из самостоятельно вылупившихся личинок кровообращение в сосудах прекратилось, но сердце пульсирует. Радужина глаза стала слегка серебристой. Хвостовой отдел тела изогнулся, и его плавниковая кайма начала разлагаться. Личинка изредка изгибает тело, но почти не плавает. На этой стадии развития она была зафиксирована.

У третьей личинки, сильно изогнутой, кровообращение в сосудах почти прекратилось; однако она энергично двигается, вращаясь. На данной стадии и эта личинка была зафиксирована.

Оставшаяся единственная живая личинка в следующие дни изменялась мало; развитие ее как будто остановилось, хотя

дегенеративных изменений тела и не наблюдалось: она сохранила прозрачность и способность к движению. К 12 июня пигментация у нее еще больше усилилась, особенно в околосердечной области и на вентральной стороне тела, и несколько более распространилась в область головы. Желтка осталось совсем немного — лишь под задней половиной кишечника. Нижняя челюсть стала более энергично двигаться, но кишечник по-прежнему пуст. Сердце пульсирует. Личинка изредка плаваёт порывистыми движениями тела. Прожила она до 14 июня включительно, т. е. около 19 суток по оплодотворении икры.

Изложенное можно резюмировать так: потомство от этого скрещивания в своей основной части развивалось ненормально и отмирало на ранних эмбриональных стадиях, но единичные экземпляры развивались более успешно и достигли стадии вылупившихся личинок. Наиболее нормальные из последних не отличались от красноперки (пигментация, число сегментов, ранняя закладка грудных плавников). Никаких признаков, свойственных щуке, у них не оказалось. Таким образом, эти личинки были чисто матроклинными.

***Blicca bjoerkna* (L.) ♀ × *Lucioperca lucioperca* (L.) ♂<sup>1</sup>  
Густера ♀ × судак ♂**

В результате этого скрещивания (15 мая 1932 г.) только часть икры (около 30%) начала развиваться. В течение эмбрионального развития температура воды колебалась в пределах 20—22°. Через 3½ часа бластодиск раздробился на 32—48 blastomeres; во многих икринках он имел почти нормальный вид; в других — наблюдались ясно выраженные отклонения от нормального строения. Через 8½ часов после оплодотворения икры совершался процесс гастрюляции, причем около 2/3 желтка было уже покрыто разросшимся бластодиском. На микроскопических разрезах икринок этой стадии развития мы наблюдали типичное строение трех зародышевых листков. Тем не менее на следующий день (16 мая) вся икра оказалась мертвой.

***Abramis brama* (L.) ♀ × *Lucioperca lucioperca* (L.) ♂<sup>1</sup>  
Лещ ♀ × судак ♂**

Икра одной и той же самки была оплодотворена (6 мая 1932 г.) частью спермой судака, частью спермой леща. Процесс дробления протекал при температуре 14,5—16°. Через 4 часа по оплодотворении мы в том и другом опыте наблюдали стадию 16—32 blastomeres. Однако в гибридной икре, в отличие от контрольной, нередко попадались икринки с неправильным дроблением. Дальнейших наблюдений за первые сутки не проводилось, а на вторые сутки вся икра погибла.

**Abramis brama (L.) × Perca fluviatilis L.**  
**Лещ × окунь**

В опыте скрещивания лещ × окунь (28 апреля 1931 г.) количество оплодотворенных икринок составляло 50—60%, а в контрольном опыте (с икрой той же самки) — свыше 95%. В том и другом случае развивающаяся икра содержалась в тарелках с водопроводной водой при температуре 11—13°. Начальное дробление в обоих опытах происходило с одинаковой скоростью. Через 42 часа после оплодотворения развитие той и другой икры достигло стадии, когда бластодиск начал обрастать желток, покрыв его уже на  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ . Большинство гибридных икринок развивалось без заметных отклонений от нормы. Через 56 часов вся гибридная икра, в отличие от контрольной, оказалась отмершей.

Реципрокное скрещивание окунь ♀ × лещ ♂ было произведено 22 апреля 1933 г. Наблюдалось только начальное развитие включительно до стадии морулы. Через сутки по оплодотворении все икринки были мертвыми.

**Carassius carassius (L.) × Acerina cernua (L.)**  
**Карась × ерш**

В результате скрещивания карась ♀ × ерш ♂ (26 мая 1938 г.) только на немногих икринках можно было наблюдать дробление, которое происходило, однако, ненормально, и через несколько часов живых икринок не осталось.

При реципрокном скрещивании ерш ♀ × карась ♂ (11 мая 1938 г.) отмечено развитие также лишь очень незначительной части икры (не более 3%) до стадии начала гастрюляции.

**Acerina cernua (L.) ♀ × Abramis brama (L.) ♂**  
**Ерш ♀ × лещ ♂**

30 апреля 1933 г. в 10 ч. 20 мин. утра были поставлены два опыта оплодотворения двух незначительных порций икры одной и той же самки: ерш ♀ × лещ ♂ и ерш ♀ × карась ♂. Дробление икры в том и другом опыте проходило при одинаковой температуре (12—13°). В 13 ч. 40 мин. этого же дня в контрольном опыте была отмечена стадия двух бластомеров приблизительно у половины икринок. Одновременно эту же стадию мы наблюдали только у 14 из 200—250 гибридных икринок; остальные, повидимому, не развивались. В 16 ч. 15 мин. у этих 14 икринок наблюдалась стадия перехода от 4 к 8 бластомерам. Такую же стадию проходило и большинство контрольных икринок. На следующий день, 1 мая в 8 ч. 30 мин. утра, в гибридных и контрольных икринках уже образовалось множество бла-

стомеров, имевших вид мелких зерен. 2 мая в 8 часов утра начался процесс гастрюляции, который у контрольных икринок шел несколько впереди, чем у гибридных; в первом случае оставалось не более  $\frac{1}{4}$ , а во втором еще около  $\frac{1}{3}$  желтка, не покрытого зародышевой пленкой. В обоих случаях было ясно выражено утолщение на месте образования тела зародыша. Также и при дальнейшем развитии зародыша обособление тела и дифференцировка органов у гибрида заметно задержались по сравнению с контролем. 3 мая в 8 часов утра у контрольных зародышей уже ясно различались головной и хвостовой отделы, зачатки глаз, и намечалась сегментация тела, тогда как в недифференцированном теле гибридных зародышей лишь с трудом можно было различать головной и хвостовой отделы; с этого времени развитие остановилось.

***Acerina acerina* (Güld.) ♀ × *Carassius carassius* (L.) ♂**  
**Бирючок ♀ × карась ♂**

В результате этого скрещивания (21 апреля 1938 г.) на подавляющем большинстве икринок мы не обнаружили никаких признаков развития, и только единичные начали дробиться. Через 30 часов по оплодотворении бластодиски этих икринок раздробились на мелкие blastomeres. В середине вторых суток развитие прекратилось.

***Esox lucius* L. × *Perca fluviatilis* L.**  
**Щука × окунь**

Оба реципрокные скрещивания между щукой и окунем были произведены нами несколько раз.

Опыт оплодотворения икры щуки спермой окуня был поставлен 4 раза (23 и 24 апреля 1932 г., 6 и 8 апреля 1933 г.). Оплодотворенная икра содержалась в аппаратах Сес-Грина на Подклетненском озере и в лабораторных условиях, причем всякий раз получались в основном сходные результаты. Поэтому ограничимся описанием лишь одного из этих опытов.

6 апреля 1933 г. часть икры щуки была оплодотворена спермой окуня, а другая ее часть — спермой щуки. Процент оплодотворенных икринок в первом случае был несколько ниже (около 80%), чем во втором (около 100%). Условия развития икры в обоих случаях были одинаковы. Процесс дробления проходил при 6—8°.

Через 12 $\frac{1}{2}$  часов по оплодотворении в том и другом случаях на большинстве икринок мы наблюдали бластодиск из 8—16 blastomeres. Сравнивая среднее число blastomeres в каждом опыте путем подсчета на 20 икринок, мы не могли установить разницы в скорости дробления гибридной и контрольной

икры. Однако некоторые гибридные икринки отличались от контрольных нечетким разграничением, неправильным расположением и неодинаковой величиной blastomerov.

Через 26 часов число blastomerov значительно увеличилось (не менее 60), причем границы между ними как в контрольных, так и в гибридных икринках ясно заметны, хотя многие из последних дробятся неправильно, вследствие чего отдельные blastomeres резко выступают за пределы общего контура blastodiska. К началу вторых суток развития отмечено отмирание значительного количества гибридной икры. К концу вторых суток более 75% гибридных икринок погибли на стадии более или менее выпуклого blastodiska (морула). В конце 3 суток немногие живые икринки достигли стадии начала гастрюляции, однако значительно отстали в развитии от контрольных. В начале 5 суток у большинства последних blastodisks более чем на  $\frac{1}{3}$  покрывает желток, тогда как гибридные икринки находятся еще в стадии самого начального обрастания, массами отмирая.

Таким образом, гибридные икринки по скорости процесса дробления не уступали контрольным, однако в самом начале гастрюляции развитие их замедлилось и прекратилось.

Реципрокное скрещивание окунь♀ × щука♂ было произведено дважды (24 и 27 апреля 1932 г.), причем в том и другом случае получились сходные результаты. Даю описание того из этих скрещиваний, которое было выполнено (27 апреля 1932 г.) одновременно с контрольным скрещиванием окунь × окунь. Как в контроле, так и в опыте гибридной скрещивания количество оплодотворенных икринок составляло 95—98%. Через 5 часов по оплодотворении икры в том и другом опыте большинство икринок достигло стадии 32 blastomerov. Однако многие гибридные личинки отличались от контрольных неправильным дроблением, в результате которого получались blastomeres неодинаковой величины. Через девять часов в гибридных и контрольных икринках можно было наблюдать начало гастрюляции; однако уже и на этой стадии, а особенно в дальнейшем, во многих гибридных икринках наблюдались ненормальности и задержка в развитии, что приводило к их массовому отмиранию; но наряду с такими попадалось немало икринок, у которых процесс гастрюляции совершался как будто нормально, хотя и медленнее, чем у контрольных: в то время как в икринках окуня, спустя 54 часа по оплодотворении, blastopor уже замкнулся, в гибридных икринках, даже наиболее нормально развивавшихся, еще около  $\frac{1}{4}$  желтка не было покрыто blastodiskом.

В начале 4 суток развития в контроле уже ясно заметно утолщенное тело зародыша, охватывающее немного более  $\frac{2}{3}$  желтка, причем можно легко различить обособляющиеся от желтка головной и хвостовой отделы. В это же время тело гибридного зародыша оказывается более коротким и охватывает

немного менее  $1/2$  желтка; его хвостовой отдел более обособлен от желтка, чем у контрольного зародыша, но, повидимому, это лишь результат патологического развития, вследствие которого зародыш очень мало погибает около желтка, располагаясь почти прямолинейно; эта ненормальность особенно бросается в глаза на более поздних стадиях развития.

По истечении 7 суток сквозь оболочку контрольной икринки ясно видно сформированное тело энергично двигающегося эмбриона с длинным хвостовым отделом, на котором уже образовалась широкая плавниковая кайма; кроме того, хорошо заметны пигментированные глаза с хрусталиками, слуховые пузырьки, хорда, сомиты, закладка анального отверстия и пр. Гибридный же зародыш к этому времени имеет уродливое, волнообразно изогнутое тело, которое значительно короче и менее дифференцировано, чем у контрольного; плавниковая кайма недоразвита, слабо очерченные зачатки глаз не пигментированы, нет хрусталиков, отсутствуют и слуховые пузырьки, хорда и сомиты неразличимы. Зародыш мало прозрачен, совершенно неподвижен и, как видно, остановился в развитии. В следующие дни наблюдается все увеличивающаяся гибель гибридных зародышей; на 9 сутки развития среди множества отмерших икринок встречаются лишь единичные живые, но и у этих, достигших максимального возраста, обнаруживаются, в отличие от контрольных, явные признаки недоразвития и частичной дегенерации. К началу 10 суток живых икринок не осталось.

Таким образом, эмбриональное развитие гибрида окунь ♀ × щука ♂, уже начиная с ранних стадий, протекало ненормально, что приводило к образованию более или менее патологических зародышей и массовой их гибели. Тем не менее развитие достигло здесь более поздней стадии, чем при скрещивании щука ♀ × окунь ♂.

***Esox lucius L.* × *Acerina cernua (L.)*  
Щука × ерш**

Ограничимся лишь кратким сообщением об особенностях эмбрионального развития икры гибрида щука ♀ × ерш ♂, поскольку оно в общем сходно с только что описанным развитием икры гибрида щука ♀ × окунь ♂ (икра для того и другого скрещивания была взята от одной и той же самки). В результате изучения серии микроскопических разрезов через дробящиеся икринки этого гибрида было установлено, что здесь часто встречаются неправильные клеточные деления, вследствие чего иногда в одном, несколько более крупном blastomere находятся два рядом лежащие ядра; некоторые blastomeres как бы выползают за пределы общего контура blastodiska; но во многих других blastomeres видны типичные картины нормальных митозов. Скорость раннего дробления гибридной и контрольной икры

была приблизительно одинаковой. В самом начале гастрюляции отмечено значительное отставание в развитии гибридных икринок по сравнению с контролем и их массовое отмирание. Процесс обрастания лишь в единичных случаях достиг немного большей степени, чем при скрещивании щука ♀ × окунь ♂.

Реципрокное скрещивание ерш ♀ × щука ♂ по результатам очень мало отличалось от скрещивания окунь ♀ × щука ♂. Как в том, так и в этом случае наиболее успешно развивавшиеся икринки достигли стадии ясно обособленного от желтка зародыша, уродливо сформированного и крайне слабо дифференцированного.

### *Esox lucius* L. × *Acerina acerina* (Güld.)

#### Щука × бирючок

В опыте скрещивания щука ♀ × бирючок ♂ (21 апреля 1932 г.) при наблюдении процесса дробления отмечен ряд патологических явлений, в основном сходных с теми, которые указывались выше для скрещивания щука ♀ × ерш ♂. Разница заключалась, главным образом, в том, что в данном опыте развитие прекратилось несколько ранее — на стадии бластодиска, раздробленного на крупные бластомеры, до начала гастрюляции.

В результате реципрокного скрещивания (23 апреля 1938 г.) началось развитие лишь незначительной части (около 5%) икры, взятой для оплодотворения. При внешнем наблюдении икринок казалось, что в некоторых из них дробление и гастрюляция проходили нормально. Однако дальнейшее развитие и таких икринок приводило к образованию патологических эмбрионов, подобных тем, которых мы получили при скрещивании окунь × щука.

Подводя итоги наших опытов межотрядных («гетерогенных») скрещиваний, надо прежде всего заметить, что здесь большей частью можно было наблюдать лишь самые ранние стадии эмбрионального развития, прекращавшегося чаще всего с началом гастрюляции, а иногда и еще ранее. При этом лишь в редких случаях дробление шло нормально и тогда по скорости не отличалось от дробления икры материнского вида. В большинстве же случаев развитие с самого начала проходило ненормально. Так, например, при дроблении икры щуки, оплодотворенной спермой окуня, ерша и бирючка, мы наблюдали аномалии, которые выражались в неодинаковой величине и неправильном расположении бластомеров, выплзании многих из них за пределы общего контура бластодиска, а также и слабой разграниченности бластомеров; в некоторых из них можно было видеть по два ядра без всяких следов деления между ними протоплазмы, что, вероятно, являлось следствием абортивных митозов, при которых деление ядра не сопровождалось делением протоплазмы.

Несколько успешнее развивалась икра при скрещивании самок окуня, ерша и бирючка с самцами щуки, в результате чего были получены немногочисленные более или менее обособленные от желтка зародыши; однако последние, как правило, были неподвижны, уродливы, отличались от контрольных крайне слабой дифференцировкой органов, отсутствием кровообращения и малой прозрачностью.

У единичных, наиболее успешно развивавшихся (до стадии личинок) экземпляров гибридов плотва ♀ Херш ♂ и красноперка ♀ Х щука ♂ не было обнаружено отцовских признаков. Гибриды оказались неотличимыми от контрольных материнских личинок (если не считать патологических признаков).

## СПИСОК

### СКРЕЩИВАНИЙ С КРАТКИМ УКАЗАНИЕМ РЕЗУЛЬТАТОВ

№ п.п.	Скрещивания*	Результаты
	<b>Межвидовые (внутриродовые)</b>	
1	Осетр × стерлядь и	
2	реципрокное	
3	Осетр × севрюга и	
4	реципрокное	
5	Елец × голавль	
6	Бирючок × ерш и	
7	реципрокное	
	<b>Межродовые</b>	
8	Плотва × елец Данилевского	
9	Плотва × красноперка и	
10	реципрокное	
11	Плотва × линь	
12	Плотва × подуст и	
13	реципрокное	
14	Плотва × густера и	
15	реципрокное	
16	Плотва × лещ и	
17	реципрокное	
18	Красноперка × линь и	
19	реципрокное	
20	Красноперка × укля	
21	Красноперка × густера и	
22	реципрокное	
23	Красноперка × лещ и	
24	реципрокное	
25	Укля × линь	
26	Укля × густера	
27	Укля × лещ	
		Жизнеспособные гибриды, выращенные до стадии мальков или до более старшего возраста (от нескольких месяцев до 7 лет).

\* Материнский вид указывается первым, отцовский — вторым.

№ п.п.	Скрещивания	Результаты
28 29 30 31 32 33	Густера × лещ и реципрокное Рыбец × голавль Карась × линь Карп (сазан) × карась и реципрокное	
34 35 36 37 38 39 40 41 42 43 44 45 46 47 48 49 50 51 52 53 54	Плотва × пескарь и реципрокное Линь × голавль Пескарь × голавль Пескарь × красноперка Пескарь × подуст Пескарь × лещ Линь × укля Густера × линь и реципрокное Лещ × линь Карась × плотва Карась × пескарь Карась × густера Карась × лещ Карась × рыбец Карп × линь Окунь × ерш и реципрокное Окунь × бирючок и реципрокное	Менее жизнеспособные гибриды, развитие которых чаще всего прекращалось на различных стадиях формирования зародышей или вскоре после вылупления личинок; лишь в немногих случаях удалось вырастить единичных мальков.
55 56	Карась × голавль Карась × красноперка	Частично жизнеспособное, вероятно, гиногенетическое потомство.
57 58 59 60 61 62 63 64 65	Красноперка × сазан Густера × сазан Лещ × сазан Плотва × карась Красноперка × карась Линь × карась Пескарь × карась Густера × карась Лещ × карась	Нежизнеспособные гибриды, погибавшие, главным образом, в стадии уродливых зародышей и лишь редко в стадии вылупившихся личинок.
66 67 68 69 70 71	Межотрядные („гетерогенные“) Плотва × судак Плотва × окунь Плотва × ерш и реципрокное Плотва × бирючок и реципрокное	Нежизнеспособное потомство. Эмбриональное развитие, как правило, ненор-

№ п/п.	Скрещивания	Результаты
72 73 74 75 76 77 78 79 80 81 82 83 84 85 86	<p>Красноперка × щука  Густера × судак  Лещ × судак  Лещ × окунь и  реципрокное  Карась × ерш и  реципрокное  Ерш × лещ  Бирючок × карась  Щука × окунь и  реципрокное  Щука × ерш и  реципрокное  Щука × бирючок и  реципрокное</p>	<p>мальное, ограничивалось  лишь ранними стадиями  (дробление, гаструляция,  обособление тела зароды-  ша); только в редких слу-  чаях вылуплялись единич-  ные более нормальные ли-  чинки матроклинного типа.</p>
87 88 89 90 91 92	<p><b>В о з в р а т н ы е</b>  Стерлядь × (стерлядь × севрюга)  (Красноперка × густера) × красноперка  (Красноперка × густера) × густера  (Карась × сазан) × карп  <b>Т р о й н ы е</b>  (Красноперка × густера) × плотва  (Красноперка × густера) × лещ</p>	<p>Жизнеспособное потомство.</p>
93 94 95 95 97	<p><b>В о з в р а т н ы е</b>  (Плотва × густера) × плотва  (Плотва × лещ) × лещ  Красноперка × (красноперка × густера)  Карась × (карась × сазан)  <b>Т р о й н ы е</b>  (Плотва × лещ) × красноперка.</p>	<p>Повышенное количество  патологических зародышей  и личинок; немногочислен-  ные или даже единичные  жизнеспособные мальки.</p>
98 99 100	<p>(Плотва × густера) × красноперка  (Плотва × лещ) × густера  <b>М е ж г и б р и д н о е</b>  (Плотва × густера) × (красноперка × гу-  стера).</p>	<p>Развитие прекращалось в  раннем эмбриональном пе-  риоде, не достигая стадии  вылупления личинок.</p>

# НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ РЫБ

## 1. ГИНОГЕНЕЗ

Как известно, при скрещивании весьма отдаленных форм, например, представителей различных классов и даже типов беспозвоночных животных сперматозоид лишь активизирует яйцо, но не принимает видимого участия в его развитии. Это явление называют гиногенезом. Получаемые при гиногенезе чисто матроклинные псевдогибриды чаще всего имеют патологический характер и гибнут в период эмбрионального развития.

Большинство авторов рассматривает гиногенез как частный случай партеногенеза, с чем нельзя согласиться, поскольку при последнем активация яйца производится не сперматозоидом, а другими агентами.

Опыты наиболее отдаленных скрещиваний позвоночных ставил Казанский (1929), пытаясь оплодотворить икру щуки спермой стерляди, лягушки, черепахи, петуха и мыши. Он, как видно из его сообщения, мог наблюдать самые ранние стадии развития. Ясно, что в этих опытах истинной гибридизации не происходило: впрочем нельзя быть уверенным и в том, что совершалось настоящее развитие яйца; не исключена возможность, что здесь имели место лишь его дегенеративные изменения, которые иногда внешне напоминают процесс дробления.

Значительно труднее решить вопрос об истинной или ложной гибридизации при скрещиваниях не столь далеких форм, в частности при скрещивании рыб, принадлежащих к различным отрядам, подотрядам или семействам. Лёб, например, считает потомство от таких «гетерогенных» скрещиваний чисто матроклинным, следовательно, «партеногенетическим». Ньюмен, напротив, находя в нем отцовские признаки, рассматривает его как истинногибридное. Отцовское влияние у межотрядных гибридов костистых рыб отмечает и Крыжановский (1937); но ему же (1947) пришлось наблюдать и «партеногенетическое» (правильнее гиногенетическое) развитие при межотрядном скрещивании судака с лещом, при межсемейственном — серого гольца

с мариной (илийской), при межродовых скрещиваниях чебака (иссыккульского) с османом и карася (серебряного) с конем.

Из сказанного следует, что и при «гетерогенных», и при внутрисемейственных скрещиваниях может иметь место как истинная, так и ложная гибридизация.

У ряда беспозвоночных можно получить искусственным путем партеногенетическое потомство, совсем не прибегая к оплодотворению (без всякого участия сперматозоида). Из позвоночных в этом отношении ранее других были исследованы с положительным результатом амфибии. Что же касается рыб, то Ньюмен (1915) категорически утверждает, что за 8 лет своей экспериментальной работы он ни разу не получил ни одного эмбриона из неоплодотворенного яйца рыб.

Противоположные результаты получила Трифонова (1931), опыты которой представляют в этом отношении большой интерес. Трифонова наблюдала развитие яиц ерша, неоплодотворенных и не подвергнутых какому-либо искусственному воздействию, а просто выдерживаемых в воде. Однако полученные из этих яиц партеногенетические зародыши, в отличие от контрольных, были недоразвитыми; пигментация у них не появлялась, и вылупление не наступало. Только в одном опыте единичные зародыши развивались более успешно и более продолжительно; но на 12-й день они оказались мертвыми, причем были лишены оболочек. Это последнее обстоятельство дало автору повод говорить о «вылуплении партеногенетических эмбрионов». Путем подобных же опытов был установлен «рудиментарный естественный партеногенез» и у ряда других рыб (окунь, лещ, плотва, верховка).

Казанскому (1935), по его сообщению, удалось вызвать партеногенетическое развитие сазана, воздействуя на его икру слюной человека, причем были выращены молодые рыбки до возраста  $8\frac{1}{2}$  месяцев, длиной около 26,8 мм, которые оказались вполне жизнеспособными и даже очень выносливыми. По числу лучей в спинном и анальном плавниках они не отличались от сазана. Более подробного описания их морфологических признаков автором не дано. Однако поставленные Головинской и Ромашовым (1947) проверочные опыты активации икринок серебряного карася, карпа или сазана воздействием слюны дали отрицательные результаты.

Детлаф и Гинзбург (1950) наблюдали партеногенетическое дробление неовулировавших яйцеклеток в яичнике севриги после гипофизарной инъекции. Эти же авторы (1951) указывают на то, что при искусственном оплодотворении икры севриги некоторая часть яиц оказывалась неоплодотворенной и развивалась партеногенетически, отмирая на поздних стадиях дробления.

До сих пор мы говорили о партеногенетическом и гиногенетическом развитии рыб в экспериментальных условиях. Но осо-

бенно интересно, что у рыб открыт гиногенез и в природных условиях, связанный с «однополым» размножением.

В 1932 г. было опубликовано сообщение К. и Л. Хеббс о гиногенезе в природе у одной формы живородящих «зубастых карпов» из сем. Poeciliidae—у *Mollienisia «formosa»*. Последняя ранее описывалась, как самостоятельный вид. Но К. и Л. Хеббс на основании промежуточного положения этой формы по отношению к двум другим видам того же рода — *M. sphenops* и *M. latipinna* считают ее за гибрида от скрещивания последних. Авторы полагают, что им удалось доказать гибридную природу *M. «formosa»* экспериментально путем скрещивания этих видов в аквариумных условиях. Форма эта встречается в изобилии по побережью Мексиканского залива, причем обычно представлена только самками, обитающими совместно лишь с одним из исходных видов—или *M. sphenops*, или *M. latipinna*. Предполагается, что в одном случае самки *M. «formosa»* скрещиваются только с самцами *M. sphenops*, а в другом только с самцами *M. latipinna*. При этом, несмотря на значительные различия между двумя последними видами, оба потомства, получившиеся от того и другого скрещивания, являются совершенно идентичными, чисто матроклинными и также представлены исключительно самками.

На основании изложенного К. и Л. Хеббс приходят к выводу, что в природе при скрещивании самки гибрида *M. «formosa»* с одним из исходных видов имеет место гиногенез, впервые установленный у позвоночных. При этом авторы неправильно рассматривают гиногенез как частный случай партеногенеза.

Иное толкование репродуктивных особенностей *M. «formosa»* дает Мейер (1938), посвятивший этому вопросу специальное исследование. Он полагает, что если бы матроклиния *M. «formosa»* обуславливалась элиминацией отцовского хроматина, то число хромосом у последней, по сравнению с родительскими видами, должно бы быть уменьшено. Между тем, ему удалось установить диплоидный набор хромосом у этой формы. Отсюда автор заключает, что при оплодотворении яиц *M. «formosa»* сперматозоидами *M. sphenops* или *M. latipinna* происходит гибридизация. Что же касается чисто матроклинного характера потомства от этих скрещиваний, то для объяснения его Мейер допускает, что отцовские хромосомы здесь, хотя и представлены, но не могут влиять на признаки этого потомства в присутствии цитоплазмы и хромосом материнского вида.

Само по себе допущение, что в данном случае гибридизация происходит, но отцовские признаки не проявляются, не вызывает возражений. Но объяснение этого явления, даваемое Мейером с точки зрения метафизической хромосомной теории наследственности, не выдерживает критики. Дело в том, что здесь подавлено влияние на зиготу не только мужских хромосом, но и

сперматозоида в целом, любая частица которого обладает наследственными свойствами.

В последнее время наши советские ученые открыли гиногенез в природе у серебряного карася (*C. auratus gibelio*). Наш рыбовод-селекционер А. И. Кузема еще в 1937 г. на основании опытов скрещивания этого карася с карпом впервые высказал предположение, что в данном случае сперматозоид лишь стимулирует яйцо к развитию, но сам в этом развитии не участвует\*.

Интересные данные о возможности гиногенеза у этого карася сообщили Ромашов и Суховерхов (1945). Они пишут, что единственная самка серебряного карася, завезенная в Обираловский опытный рыбхоз с р. Амура и посаженная в маточный пруд совместно с производителями карпа, сазана и других рыб, дала потомство, по внешности сходное с этой самкой. В дальнейшем было установлено, что при скрещивании самки серебряного карася с сазаном или карпом всегда получалось однополое потомство, совершенно сходное с материнской формой; признаков истинной гибридизации не обнаруживалось. Отсюда авторы склонны предполагать, что серебряный карась может размножаться гиногенетически.

Не зная о работах указанных исследователей, я пришел к той же мысли несколько иным путем. На эту мысль меня натолкнуло то обстоятельство, что серебряный карась, обитающий в больших количествах в некоторых прудах Украины и, в частности, в рыбхозе «Роток», представлен почти исключительно самками. В этом мне пришлось убедиться во время осенних обловов прудов рыбхоза, когда перед моими глазами проходили тысячи экземпляров этой рыбы вместе с карпом и круглым карасем. Естественно возник вопрос: не размножаются ли однополые серебряные караси гиногенетически с участием самцов карпа или круглого карася (Николюкин, 1946).

Из обследованных в половом отношении (путем вскрытия) 38 экз. серебряных карасей оказалось 33 самки и 5 juvenes, причем у одного из них при микроскопическом исследовании половых желез мы обнаружили признаки гермафродитизма.

Ненормальности полового состава этих карасей вызвали у нас некоторое сомнение в том, что они относятся к чистому виду; казалось, что не исключена возможность их гибридного происхождения. В связи с этим нами были исследованы 22 экз. этой рыбы, причем у них были установлены следующие показатели важнейших систематических признаков: *D* III—IV, 15—18, *A* III 5 (6), *l.l.*  $28 \frac{5\frac{1}{2}-6\frac{1}{2}}{5-6\frac{1}{2}}$  31, *d.ph.* 4—4, *sp.br.* 40—48, *vert.* (29) 30 (31); брюшина черная. Эти данные свидетельствуют о том,

\* Неопубликованные данные, известные мне по работе Головинской и Ромашова (1947) и из статьи Берга (1947).

что интересующие нас караси действительно представляют собой *Carassius auratus gibelio*.

На возможность гиногенеза у рыб и, в частности, у серебряного карася косвенно указывают и некоторые наши опыты скрещиваний, давшие чисто матроклинное потомство. С этой точки зрения особенно интересны скрещивания самки круглого карася с самцами голавля и красноперки. В потомстве от этих скрещиваний жизнеспособными оказались лишь те особи, которые имели чисто матроклинный характер. Остальная же, более значительная часть потомства развивалась ненормально и погибала в эмбриональном периоде. Отсюда можно предполагать, что патологические особи являются истинными гибридами, а нормальные — ложными (гиногенетическими).

В потомстве от наших межотрядных скрещиваний ни в одном случае не было обнаружено отцовских признаков. Особенно ясно мы наблюдали чистую матроклинность на единичных личинках, полученных в результате скрещивания красноперка ♀ × щука ♂ (см. выше).

Вопрос о гиногенезе у серебряного карася получил наиболее полное освещение в обстоятельном исследовании Головинской и Ромашова (1947). Авторы выполнили ряд скрещиваний самок серебряного карася с самцами золотой рыбки, золотого карася, карпа, сазана и линя. Потомство от всех этих скрещиваний оказалось одинаковым — чисто матроклинным — и было представлено только самками. На основании контрольных опытов было установлено, что неоплодотворенная икра серебряного карася не развивается. Начатые авторами цитологические исследования показали, что сперматозоид чужого вида проникает в яйцо, но слияния мужского и женского ядра не наблюдается.

Благодаря исследованию Головинской и Ромашова гиногенез у серебряного карася можно считать экспериментально доказанным. Однако авторы, подчеркивая, что в их опытах скрещивания самок этого карася никаких признаков отцовского вида не обнаруживалось, противопоставляют гиногенез гибридизации, что нельзя признать правильным.

Вероятно, гиногенез в природных условиях распространен шире, чем нам это известно. Недавно Талиев (1949) высказал предположение о гиногенетическом размножении у голомянки.

Подводя итоги изложенного, можно сказать, что разноречивые мнения ряда авторов (Хеббс, Мейер и др.) по данной проблеме основаны на формально-генетическом подходе к ее разрешению и вытекающем отсюда ошибочном смешении понятий партеногенеза и гиногенеза. Конечно, нельзя гиногенез считать за частный случай партеногенеза. Дело в том, что при партеногенезе процесс оплодотворения, а следовательно и отцовское наследственное влияние полностью исключаются, между тем как при гиногенезе оплодотворение (хотя бы частичное) всегда

предшествует развитию, но отцовские наследственные свойства поглощаются материнскими, что и ведет к так называемой ложной гибридизации, которая не всегда резко отличается от истинной, поскольку это поглощение может быть и неполным. Поэтому-то мы и наблюдаем здесь переходы от чисто матроклинного потомства к такому, у которого материнские свойства лишь в некоторой, иногда очень сильной степени преобладают над отцовскими. Так, при одних скрещиваниях (карась×красноперка, карась×голавль) мы получали чисто матроклинное потомство, а при других (карась×лещ) едва заметно проявлялись и отдельные отцовские признаки. Некоторые наши наблюдения позволяют предполагать, что даже в одном и том же потомстве отцовское влияние может быть в различной степени подавлено, так что некоторая часть его, возможно, развивается как псевдогибридная, а другая — как истинногибридная. То обстоятельство, что при гиногенезе в яйцеклетку в процессе оплодотворения проникает сперматозоид чужого вида, не может не оказывать влияния на ее обмен веществ. Следовательно, организм, развивающийся из такой яйцеклетки, отличается генетически от организма, развивающегося партеногенетически или же в результате негибридного оплодотворения.

Правда, отцовские признаки гиногенетического потомства если и проявляются у некоторых особей, то очень слабо. Так, Суховерхов (1951) отмечает, что при оплодотворении икры серебряного карася спермой других видов рыб материнские признаки в потомстве, как правило, не изменяются, но некоторые из них все же уклоняются в сторону отцовских признаков; это потомство характеризуется расшатанной наследственностью, которую автор использовал для направленного изменения природы этого карася. В опыте Головинской и Ромашова в потомстве от скрещивания самки серебряного карася с самцом карпа оказалось всего два экземпляра, имевшие по одной паре зачаточных усиков (признак карпа). Но авторы напрасно не придают значения этому факту; он свидетельствует о том, что отцовское наследственное влияние в данном случае нацело не исключено. Оно может проявляться и в последующих поколениях. Следовательно, нельзя гиногенез противопоставлять гибридизации, как это делают авторы, исходя из формально-генетического положения о том, что только ядра (хромосомы) передают наследственные свойства и что, если в процессе оплодотворения нет кариогамии, то нет и гибридизации\*. Лысенко (1949) приводит ряд примеров, которые «наглядно свидетель-

\* Впрочем, Головинская и Ромашов допускают, что у форм, размножающихся гиногенетически, возможно сохраняется «константно-гетерозиготная (гибридная) структура» и сопровождающий ее гетерозис. Вопрос о роли гетерозиса гибридных форм в эволюционном возникновении партеногенеза разбирает Астауров (1940).

ствуют о многообразии биологического процесса оплодотворения, совершенно не укладывающегося в выдуманный морганистами цитогенетический шаблон».

Среди растений известно немало случаев чисто материнской наследственности при гибридизации.

И. В. Мичурин кастрировал цветки песчаной вишни и опылял их пыльцой персика и также в дальнейшем полученных гибридов в ряде поколений кастрировал и опылял пыльцой персика. При этом он всегда получал потомство, совершенно сходное с песчаной вишней, и только в шестом поколении среди многочисленных растений оказалось два экземпляра с признаками персика. Известны случаи, когда в результате скрещивания получается потомство и чисто патроклинное.

Т. Д. Лысенко пишет: «Непригодность «объяснения» партеногенезом случаев преобладания типа наследственности одного из родителей становится особенно очевидной при разборе таких фактов, когда полученный от скрещивания организм нацело уклоняется не в материнскую, а в отцовскую форму».

К. А. Тимирязев в своей классификации явлений наследственности у гибридов выделяет подобные факты под названием мильярдеизма по имени Мильярде (1894), объяснявшего возникновение ложных гибридов тем, что «некоторые важные части мужской и женской клетки нейтрализуются, быть может, уничтожаются, клеткой противоположного пола».

К этой же категории гибридной наследственности следует отнести и отмеченные явления гиногенеза у рыб. При этом гиногенез следует рассматривать как частный случай гибридизации с полным или почти полным поглощением отцовских признаков.

Дальнейшая разработка проблемы гиногенеза у рыб, несомненно, даст много интересного для выяснения ряда не только общебиологических, но и рыбохозяйственных вопросов.

## **II. РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ РЕЦИПРОКНЫМИ ГИБРИДАМИ**

При скрещивании растений или животных различных видов иногда проявляются различия между реципрокными формами гибридов. Эти различия характерны для межвидовых скрещиваний, а при внутривидовых отмечены крайне редко.

Природа этих различий еще очень мало изучена. В одних случаях их объясняют ограниченной полом наследственностью, в других — различием плазм скрещиваемых видов. Формальная генетика бессильна в объяснении этих различий. Филипченко (1929) по сути дела игнорировал их, полагая, что при исследовании небольшого количества экземпляров сильно варьирующего потомства обоих реципрокных гибридов может лишь казаться, что последние различны; так создалось,

по мнению автора, ошибочное представление о различиях между мулом и лошаком, а также между реципрокными зейброидами. Жегалов (1930) в своем «Введении в селекцию сельскохозяйственных растений» писал: «С точки зрения получаемых результатов безразлично, какое растение выбрать материнским, а какое отцовским». Это решительно отверг С. И. Исаев в своей речи на сессии ВАСХНИЛ (1948), правильно отметив, что «явление преимущественного влияния материнского растения распространено в природе и должно серьезно учитываться в практической работе селекционера».

В ряде наших опытов также обнаружены отличия между реципрокными гибридами рыб (Николюкин, 1935).

При некоторых реципрокных межотрядных скрещиваниях мы установили различную успешность развития яиц. Это различие, как нам кажется, может зависеть от того, что яйца различных видов рыб имеют неодинаковые количественные соотношения между протоплазмой и желтком. С другой стороны, и различия в свойствах желтка (например, его плотность) могут оказывать влияние на характер дробления, а следовательно и на форму бластодиска. Можно предполагать, что подобные различия между скрещиваемыми видами приводят к большему или меньшему несоответствию между процессом развития гибридного зародыша и изменениями материнского желтка. Это несоответствие проявляется тем в большей степени, чем более значительна разница в величине яиц материнского и отцовского видов. В этом и можно искать причину различных результатов наших реципрокных скрещиваний: щука $\times$ окунь, щука $\times$ ерш и щука $\times$ бирючок. Яйца щуки, относительно бедные протоплазмой («олигоплазматические» по Крыжановскому, 1940), значительно крупнее, чем богатые протоплазмой («полиплазматические») яйца окуневых рыб. Соответственно этому при оплодотворении яиц окуня, ерша и бирючка спермой щуки развитие совершается несколько успешнее, достигая стадии обособленного от желтка зародыша, тогда как при реципрокных скрещиваниях тех же видов оно не идет далее стадии морулы.

Также и при некоторых межродовых и межвидовых скрещиваниях мы констатировали более или менее ясно выраженные различия между реципрокными формами. Эти различия касаются: 1) жизнеспособности гибридов (рис. 4); 2) скорости роста и 3) морфологических признаков.

Различия по жизнеспособности наиболее резко выражены у межродовых гибридов, получаемых от скрещиваний с участием карася (например, карась $\times$ линь), причем самки карася могут давать жизнеспособное (иногда гиногенетическое) потомство, а самцы дают нежизнеспособных гибридов (за исключением карпо-карася).

Наиболее значительное различие по скорости роста мы наблюдали у реципрокных форм гибрида между осетром и стерлядью, причем оно носит матроклинный характер.

Морфологические различия между реципрокными гибридами в ряде случаев также являются матроклинными. Интересно, что они могут быть приурочены только к периоду эмбрионального развития, а в более позднем возрасте утрачиваются, что отмечено нами у гибрида красноперка×линь. Такое явление следует объяснять неодинаковым влиянием внешних условий в различные периоды развития гибридов. Это объяснение находится в соответствии с мичуринским положением о том, что при скрещивании признаки исходных видов не «передаются» гибриду, а развиваются у него в зависимости от внешних условий.

Кроме того, нами обнаружены матроклинные различия между реципрокными формами некоторых гибридов и по ряду дефинитивных меристических признаков, а именно: по числу разветвленных лучей в *A* (плотва×густера, красноперка×густера, красноперка×лещ, густера×лещ), по числу разветвленных лучей в *D* (плотва×лещ, карп×карась), по числу позвонков (карп×карась) и по числу жаберных тычинок (карп×карась). Вариационно-статистический анализ этих признаков, исследованных на многочисленных экземплярах гибридов, показывает, что матроклиния здесь не может быть объяснена многообразием гибридов первого поколения и не является лишь кажущейся, как предполагал Филипченко.

Наиболее приемлемым мы считаем объяснение указанных матроклинных различий наследственным влиянием цитоплазмы материнского вида, так как реципрокные зиготы отличаются между собой не столько ядерными компонентами, сколько цитоплазматическими; следовательно, здесь, вероятно, сказывается преобладающее наследственное влияние яйцевой цитоплазмы того, то другого исходного вида.

Имеются указания на то, что и у растительных гибридов матроклинные различия обусловлены цитоплазматической наследственностью (Рыжков, 1938).

Понятно, что с точки зрения метафизического положения хромосомной теории о монополярной роли ядра клетки как носителя «наследственного вещества» явление матроклинии необъяснимо, поскольку в обоих реципрокных скрещиваниях ядерные наследственные компоненты одинаковы. Поэтому-то менделисты-морганисты и склонны игнорировать это явление.

Лишь исходя из мичуринского учения о том, что не только ядро, но и любая частица клетки обладает наследственными свойствами, можно дать правильное объяснение матроклинии. Дело в том, что при реципрокных скрещиваниях цитоплазматические наследственные компоненты со стороны матери и отца далеко не равнозначны, особенно у таких форм

с крупными, богатыми желтком яйцами как рыбы, когда формирующийся зародыш в течение сравнительно длительного периода питается материнским желтком. Мало того, за счет последнего происходит и новообразование клеток, идущих на построение тела зародыша, как это доказала Лепешинская (1950).

Надо сказать, что матроклинию у исследованных нами гибридов мы наблюдали не всегда. Возьмем, например, гибридов плотва $\times$ лещ и красноперка $\times$ лещ. В анальном плавнике у плотвы 10—11 разветвленных лучей, а у красноперки (9) 10—11 (12). Таким образом, между этими видами по данному признаку нет существенной разницы. Казалось бы, что гибриды от скрещивания каждого из них с лещом должны быть сходны в отношении наследования этого признака. На самом же деле реципрокные формы у гибрида плотва $\times$ лещ по среднему числу разветвленных лучей в анальном плавнике неотличимы, а у гибрида красноперка $\times$ лещ отличаются матроклинно. Дать объяснение этому затруднительно. Следует все же учитывать, что производители для одного из этих скрещиваний (плотва $\times$ лещ) были получены из донских уловов рыбы, а для другого — из подклетненских, причем условия выращивания молоди были также различны.

В некоторых случаях, например, при скрещивании карась $\varnothing$   $\times$  линь $\sigma$  гибрид оказывается более сходным в отношении дефинитивных признаков с материнским исходным видом (карасем), чем с отцовским (линем). Однако, если мы имеем только одну из реципрокных форм гибрида и не можем сравнить ее с другой, то у нас нет оснований говорить о матроклинии, и приходится отмечать лишь большее сходство данной формы гибрида с одним из исходных видов. Дело в том, что и другая реципрокная форма может быть не в меньшей степени сходной с тем же видом.

### III. ГИБРИДНЫЙ АТАВИЗМ

Еще Ч. Дарвин неоднократно отмечал явление гибридного атавизма как при внутривидовых, так и при межвидовых скрещиваниях. На атавизм, проявляющийся при скрещивании растений, обращал внимание и И. В. Мичурин. В настоящее время известны многочисленные примеры этого явления, отмеченного рядом авторов в различных группах животных (бабочки, млекопитающие и др.).

Очень интересное явление атавизма обнаружил Крыжановский (1939) в онтогенезе гибридов лещ $\times$ карась и лещ $\times$ сазан, а именно — древние стадии развития висцеральных сосудов, утерянные обоими родительскими видами.

В результате ряда скрещиваний мы также убедились в том, что у гибридов карповых рыб более или менее доминируют признаки, филогенетически более древние, и наоборот, более новые признаки чаще всего или выражены слабо, или исчезают.

Рассмотрим с этой точки зрения наследование числа разветвленных лучей в анальном плавнике (рис. 69). Каждый из гибридов плотва×густера, плотва×лещ, красноперка×густера, красноперка×лещ, уклейка×густера и уклейка×лещ по среднему числу разветвленных лучей в этом плавнике более близок к тому из исходных видов, у которого лучей меньше (плотва, красноперка, уклейка), чем к тому, у которого их больше (густера, лещ).

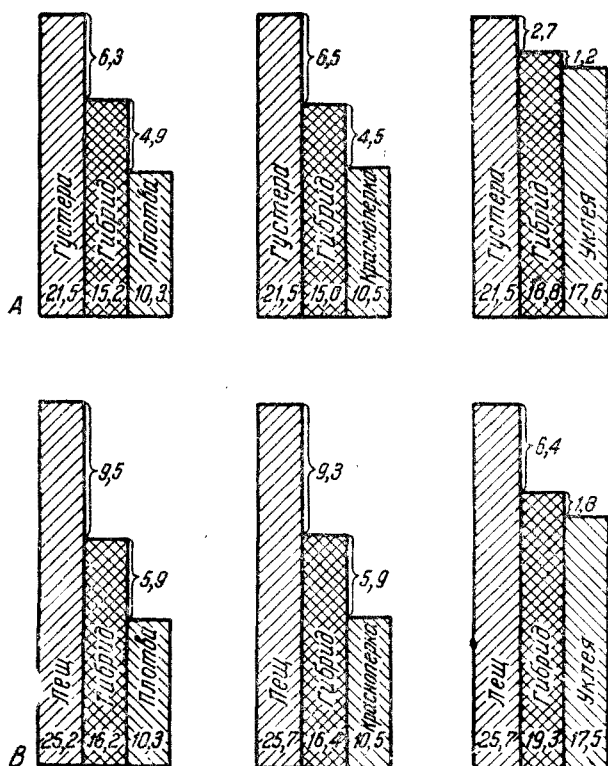


Рис. 69. Среднее число разветвленных лучей в анальном плавнике. Скобками отмечены различия между гибридом и каждым исходным видом.

Подобные же данные по наследованию этого признака некоторыми межродовыми гибридами Cyprinidae мы находим и у Казанского (1930а). Хотя он имел дело лишь с малым количеством экземпляров и не мог анализировать число разветвленных лучей в А вариационно-статистически, тем не менее можно определенно сказать, что по крайней мере гибриды, полученные им от скрещивания астраханской воблы с чехонью и с белоглазкой, стоят по этому признаку ближе к вобле, чем к че-

хони или белоглазке, у которых число лучей в *A* больше, чем у воблы.

Такой же уклон в сторону исходного вида с меньшим числом лучей в *A* установили мы и у гибридов от возвратных и тройных скрещиваний карповых рыб, о чем уже говорилось выше.

Каковы же эволюционные соотношения коротких (малолучевых) и удлиненных (многолучевых) анальных плавников у указанных видов *Syrpinidae*?

Лукаш (1939) склонен рассматривать удлиненную форму этих плавников как «наиболее архаичное состояние», в пользу чего он, однако, не приводит почти никаких аргументов. Мы считаем более вероятным, что многолучевые анальные плавники являются вторично измененными по сравнению с малолучевыми. Этому соответствуют и некоторые данные онтогенеза, приводимые Васнецовым (1946), который полагает, что «наиболее древние карповые предки леща имели короткий плавник, такой же, как у воблы»... Если это действительно так, то отмеченный нами уклон гибридов в сторону исходного вида с меньшим числом лучей в анальном плавнике представляет собой закономерное явление атавизации.

С точки зрения гибридного атавизма могут быть объяснены и некоторые закономерности в наследовании межродовыми гибридами *Syrpinidae* глоточных зубов (Николюкин, 1941). В таблице 70 приведены формулы глоточных зубов исходных видов и гибридов в порядке частоты встречаемости. Как видно из таблицы, если у исходных видов наряду с различными формулами зубов встречаются, хотя бы редко, и одинаковые, то

Таблица 70

Формулы глоточных зубов

исходных видов	гибридов
Лещ . . . . . 5-5, 6-5, 5-6	6-5, 5-5, 5-6, 1.6-5 и др. 5-5, (1.5-5) 4-4
Плотва . . . . . 6-5, 5-5, 6-6	
Линь . . . . . 4-5, 5-4, 5-5, 4-4	
Карась . . . . . 4-4	
Елец Данилевского . . . . . 2.5-5.2	1.6-5.1, 2.6-5.1, 1.5-5.1, 1.6-5.2 и др. 1.5-5.1, 1.6-5.1, 1.6-5.2, 2.6-5.1 " 1.5-5.1, 1.5-5, 5-5.1, 2.5-5.1 " 1.5-5.1, 2.5-5.2, 2.5-5.1, 1.5-5.2 "
Плотва . . . . . 6-5, 5-5, 6-6	
Густера . . . . . 2.5-5.2, (3.5-5.3)	
Лещ . . . . . 5-5, 6-5, 5-6	
Красноперка . . . . . 3.5-5.3, (2.5-5.2)	

у гибридов эти одинаковые формулы преобладают над другими. Так, у гибрида плотва×линь, за исключением одного экземпля-

ра, мы нашли одну и ту же формулу 5—5; это единственная общая для обоих исходных видов формула, причем ни у того, ни у другого из них она не занимает первого места по частоте встречаемости. Возникает вопрос: не являются ли такие одинаковые формулы наиболее близкими к формулам общих предков скрещиваемых видов? Однако определенных указаний на это мы не имеем. Интересно, что при скрещивании видов, каждый из которых характеризуется только однорядными зубами, у немногих экземпляров гибридов встречается и двурядное расположение зубов, например, у гибрида плотва×лещ. Это явление можно рассматривать как атавизм, указывающий на правильность мнения ряда ихтиологов, в частности Васнецова (1939), о том, что однорядным зубам исторически предшествовали многорядные. В соответствии с этим находится и тот факт, что если у одного из скрещиваемых видов зубы двурядны, а у другого однорядны, то у гибридов значительно преобладает двурядность (табл. 70). Зазубренность, а иногда и крючки глоточных зубов у некоторых гибридов выражены несколько сильнее, чем у исходных видов, что также согласуется с мнением Васнецова о примитивности этих признаков.

Гибридный атавизм, повидимому, проявляется и в наследовании чешуйного покрова. Известно, что линь выделяется среди карповых рыб по своей мелкой чешуе, и надо полагать, что эта специфическая особенность приобретена им вторично в результате видоизменения широко распространенного среди этих рыб крупночешуйного покрова. Выведенные нами гибриды от скрещивания линя с видами, имеющими значительно более крупную чешую, — с карасем, красноперкой, плотвой и уклейей — по величине чешуи, а следовательно, и по формуле боковой линии отличаются от линя в большей степени, чем от каждого из скрещенных с ним видов. В этом, повидимому, и сказываются атавистические тенденции гибридов.

При скрещивании зеркального карпа с карасем (так же, как и с сазаном) гибриды всегда наследуют не «зеркальный», а сплошной чешуйный покров. «Зеркальность» не сохраняется у гибридов, как признак, сравнительно недавно приобретенный некоторыми породами культурного карпа.

Исходя из предположения о большей древности карпа (сазана) по сравнению с карасем, мы можем усматривать атавизм у карпо-карася и в установленном нами большом сходстве этого гибрида с карпом, чем с карасем, в отношении строения черепа.

То же самое надо сказать и об усиках карпо-карася. Имеются некоторые основания предполагать, что наличие усиков у карпа — признак более древний, чем отсутствие их у карася. Если однорядность глоточных зубов некоторых карповых рыб в самом деле произошла от многорядности, то в пользу древности усиков

косвенно говорит и тот факт, что среди этих рыб чаще всего встречаются усики у тех видов, которые имеют трехрядные глоточные зубы, значительно реже у видов с двурядными зубами и еще реже у видов с однорядными. Однако не исключена возможность и более позднего появления усиков у отдельных форм, например у линя, при скрещивании которого с безусыми видами мы всегда получали безусых гибридов.

Если тот или иной гибрид по большинству признаков ближе к одному из исходных видов, чем к другому, то на основании закономерности наследования гибридами преимущественно атавистических признаков можно предполагать, что первый из этих видов является более примитивным и, быть может, более древним, чем второй.

#### **IV. ГИБРИДИЗАЦИЯ КАК МЕТОД ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ РЫБ**

Северцов (1932) в статье «Эволюционное учение после Дарвина», отмечая значительные достижения в области исследования филогенеза «большинства крупных систематических групп, т. е. классов, отрядов, в некоторых случаях семейств, входящих в главные типы животного царства», в то же время указывает, что «эволюция мелких групп, т. е. происхождение видов в собственном смысле этого слова, изучена еще совершенно недостаточно» и что очередной задачей эволюционных исследований является «раскрытие филогенеза малых систематических групп».

В частности, еще очень слабо изучены филогенетические соотношения мелких групп семейства Cyprinidae. В ряде работ мы находим лишь распределение родов по группам, причем различные авторы указывают от 6 до 14 групп. Берг (1912) устанавливает 10 групп, главным образом, для родов, водящихся в пределах СССР, а именно: Leuciscini, Chondrostomini, Gobiini, Abramidini, Barbini, Schizothoracini, Rhodeini, Cyprinini, Elopichthyini и Nuporphthalmichthyini. Что же касается выяснения филогенетических взаимоотношений этих групп, а также составляющих их родов и видов, то в этом направлении пока сделано очень немного. «Представить в настоящее время генетическую систему для всех родов сем. Cyprinidae является весьма затруднительным»—писал Берг в 1912 г., и это остается справедливым и поныне, хотя советскими ихтиологами в последнее время и проведены некоторые интересные исследования в этой области.

Значительный интерес с точки зрения выяснения филогенеза ряда родов карповых рыб представляют работы Васнецова (1936, 1939), посвященные онтогенезу и эволюции глоточных зубов в этом семействе. Автор устанавливает единое направление развития формы зубов в группах Leuciscini, Abramidini и

Chondrostomini. В частности, на основании констатированной им двурядности глоточных зубов у мальков плотвы и леща автор приходит к заключению о близком родстве между этими видами, «стоящими в непосредственной близости к первичной группе язя». В другом направлении, по Васнецову, шло развитие формы зубов у пескаря, и от этого же направления «ответился тип зубов карася — сазана (линя)».

Лукаш (1939) дал анализ филогенетических соотношений между 9 видами Cyprinidae, относящимися к 6 родам (Cyprinus, Carassius, Leuciscus, Rutilus, Blicca и Abramis). Наиболее примитивным среди исследованных им видов он считает сазана, соединяя его вместе с двумя видами карася в одну наиболее архаичную группу. Род Blicca Лукаш соединяет с родами Leuciscus и Rutilus во вторую группу, относя все три к одному и тому же «уровню эволюционного развития». По мнению автора, род Blicca, как имеющий определенное сходство с родом Abramis (относимым им к третьей группе), связывает филогенетически группу Leuciscini с группой Abramidini.

Третьяков (1944, 1946), руководствуясь расположением сейсмодензиторных каналов головы и некоторыми особенностями строения черепа, а также принимая во внимание число рядов глоточных зубов, распределяет исследованные им виды карповых рыб на 4 группы. В первую из них выделяются виды с тремя рядами глоточных зубов, во вторую — с двумя и в третью — с одним рядом; четвертую группу составляет только один вид — линь, как «особо специализированная форма», близкая к Catostomidae. Вопреки общепринятому мнению о близком родстве сазана и карася, Третьяков размещает их в различные группы. Сазана (первая группа) он, как и Лукаш, считает за наиболее примитивную форму Cyprinidae, относя к его примитивным признакам трехрядное расположение глоточных зубов. Карась же попадает в ту группу (третью), к которой относятся плотва, лещ, подуст и другие виды, обладающие однорядными зубами. В общей (второй) группе автор объединяет виды различных групп других авторов (Leuciscini, Abramidini, Gobiini Берга).

На основе преимущественно эмбриолого-экологических исследований подходит к систематике карповых рыб Крыжановский (1947, 1949). Сем. Cyprinidae он подразделяет на 4 подсемейства: 1) Barbini, 2) Gobionini, 3) Leuciscini и 4) Danionini. Для наших целей интересно отметить, что в подсемействе Leuciscini автор различает 2 группы: Tincina, с единственным родом Tinsa, и Leuciscina, со всеми остальными родами этого подсемейства. Группу Leuciscina он в свою очередь разделяет на подгруппы: Leuciscinae, Pelecinae и Cultrinae. В состав первой из этих подгрупп он включает и ряд родов, относимых Бергом к группам Abramidini и Chondrostomini, подчеркивая значитель-

ную близость, например, родов *Abramis* и *Rutilus*. Естественность подразделения карповых рыб на указанные подсемейства, по мнению автора, подтверждается и данными по гибридизации: только при скрещивании в пределах той или иной группы и подсемейства гибриды развиваются нормально и доживают до взрослого состояния; более отдаленные скрещивания дают нежизнеспособных гибридов или «партеногенетическое» потомство. В подтверждение этой закономерности Крыжановский указывает на результаты своих и наших опытов скрещивания карповых рыб.

Из приведенных литературных данных видно, что филогенетическая систематика *Syringidae* еще мало разработана. При построении системы этого семейства в большинстве случаев решающее значение придавалось морфологическим (часто внешним) признакам. Такой односторонний подход является существенным недостатком старых работ по систематике рыб, а в последнее время и цитированных выше работ Третьякова, что значительно снижает ценность выводов этого автора.

«Только посредством сопоставления результатов и дополнения данных одного метода данными других возможно получить более или менее прочные выводы относительно филогении», писал Северцов (1912), имея в виду сравнительно-анатомический, эмбриологический и палеонтологический методы. Понятно, что не всегда возможно применить все эти три метода, а кроме того, не всегда целесообразно и ограничиваться только ими, поскольку такое ограничение может приводить нас к неправильным выводам. В ряде случаев приходится прибегать и к другим методам, особенно при исследовании филогенеза мелких систематических групп. В этом отношении ценной в работе Лукаша является попытка применения разнообразных методов филогенетического исследования карповых рыб (зоогеографического, сравнительно-анатомического, серодиагностического). С этой же точки зрения очень интересен подход к построению системы *Syringidae* и в упомянутой работе Крыжановского; обращая главное внимание на эмбриональные признаки, он вместе с тем учитывает также и данные экологии развития, географического распространения и скрещиваемости исследуемых форм.

Особое значение приобретает гибридизация как метод исследования родственных отношений между мелкими систематическими группами (родами и видами) рыб, поскольку здесь в ряде случаев крайне затруднительно дать филогенетическое толкование морфологическим и другим различиям между изучаемыми формами. Дело в том, что эти различия или очень незначительны, или относятся, главным образом, к внешним признакам, не имеющим существенного филогенетического значения. Применяя гибридологический метод, мы исходим из положения о том, что успешность гибридизации зависит, как правило, от степени род-

ства скрещиваемых форм. Чем более близко родственные виды мы скрещиваем, тем больше шансов на получение нормально развивающихся жизнеспособных и даже плодовитых гибридов. Кроме того, и морфологическое исследование гибридов в сравнении с исходными видами (как в период их эмбрионального развития, так и в сформированном состоянии) дает интересный материал для выяснения вопросов о филогенетических отношениях между последними, об их общем предке и пр.; при этом следует учитывать возможность проявления атавистических особенностей гибридов.

На огромное значение, которое должен приобрести в ближайшее время гибридологический метод, указывает и Парамонов (1939) в статье, посвященной задачам современной зоологической систематике.

Каково же значение наших опытов гибридизации для филогенетической систематики карповых рыб?

Роды, участвовавшие в наших скрещиваниях, относятся к следующим пяти из десяти групп, установленных для Cyprinidae Бергом: Leuciscini, Chondrostomini, Gobiini, Abramidini и Cyprinini. При скрещиваниях родов одной и той же группы, например, Leuciscini (*Rutilus*, *Leuciscus*, *Scardinius*) или Abramidini (*Abramis*, *Blicca*, *Alburnus*), мы обычно получаем нормальных жизнеспособных гибридов обеих реципрокных форм. Но, кроме того, и скрещивания некоторых родов различных групп—Leuciscini, Chondrostomini и Abramidini — дает также вполне жизнеспособных, а иногда даже плодовитых гибридов, например, плотва×лещ, плотва×густера, красноперка×лещ, красноперка×укляя, плотва×подуст и др. Это говорит в пользу правильности объединения указанных трех групп Берга в одно подсемейство Leuciscini (Крыжановский).

Род Tinca занимает обособленное место по несколько ограниченной скрещиваемости его с различными родами той же и других групп. Нам удалось получить жизнеспособное потомство только от скрещивания его с родами *Rutilus*, *Scardinius*, *Alburnus* и *Carassius*, причем выведенные гибриды или малочисленны, или представлены лишь одной из реципрокных форм. Интересно заметить, что только Tinca, в отличие от ряда других родов Leuciscini, дает жизнеспособных гибридов от скрещивания с *Carassius*. Это, надо полагать, связано с тем, что Tinca несколько обособился филогенетически от других родов Leuciscini. Недаром этот род, как уже отмечено, выделяется Третьяковым в особую (четвертую) группу сем. Cyprinidae, а Крыжановским — в группу Tincina, противопоставляемую всем остальным родам подсемейства Leuciscini.

Скрещивая род *Gobio* с родами других групп, мы, как правило, получали нежизнеспособное потомство, отмирающее в эмбриональном периоде. Лишь в одном опыте скрещивания песка-

ря с плотвой нам удалось вывести единичных не вполне сформированных мальков. Эти данные подтверждают правильность выделения рода *Gobio* в группу *Gobiini* (Берг) или в группу *Gobionina* подсем. *Gobionini* (Крыжановский).

Роды *Carassius* и *Syrpinus*, относимые Бергом к группе *Syrpinini* и Крыжановским — к группе *Syrpinina* подсем. *Varbini*, легко скрещиваются между собой, давая обе реципрокные формы вполне жизнеспособных гибридов. Скрещиваемость же их с рядом родов других групп (*Leuciscini*, *Abramidini*, *Gobiini*) крайне ограничена; особенно это относится к самцам *Carassius*, а вероятно, и *Syrpinus*, при гибридизации которых с другими родами мы всегда получали только патологических эмбрионов или личинок. Лишь немного шире гибридизационные возможности у самок *Carassius*; скрещивания их с рядом родов других групп карповых рыб дают или нежизнеспособное (за исключением единичных экземпляров), или чисто матроклинное (гиногенетическое) потомство. Истинных жизнеспособных гибридов нам удалось вывести только от скрещивания *Carassius* × *Tipca*, т. е. родов, относимых Крыжановским к различным подсемействам. Следовательно, в данном случае мы имеем отклонение от указанной этим автором закономерности, по которой скрещивания представителей различных подсемейств нормальных жизнеспособных гибридов не дают. Вероятно, жизнеспособны и гибриды *Syrpinus* × *Tipca*, хотя нам удалось их вырастить только до возраста формирующихся мальков.

Таким образом, *Carassius* и *Syrpinus* в гибридологическом отношении значительно выделяются из ряда других родов карповых рыб, что, надо думать, связано с их филогенетической обособленностью, вследствие чего их и следует относить к отдельной группе.

Что касается филогенетических взаимоотношений *Carassius* и *Syrpinus*, то мы не имеем достаточных оснований для разделения их между двумя группами, как это делает Третьяков, руководствуясь, главным образом, различием в числе рядов глоточных зубов. Дело в том, что числу рядов глоточных зубов не приходится придавать решающего значения при группировке родов карповых рыб: очень близкие роды (например, *Rutilus* и *Leuciscus*) могут иметь различное число рядов зубов, и наоборот. Вообще говоря, та или иная формула глоточных зубов является в большинстве случаев характерным отличительным признаком лишь отдельных родов, а не целых их групп. В частности и различие по этому признаку между *Carassius* (однорядные зубы) и *Syrpinus* (трехрядные зубы) несколько не исключает основания для объединения их в общую группу. К тому же в последнее время в некоторых генетических группах галицийского карпа обнаружены и двурядные, а реже даже и однорядные зубы (Кирпичников, 1945). С другой стороны, можно предполагать, что

различие в числе зубов длинного ряда у *Carassius* (4) и у *Surginus* (3) является следствием вторичной редукции одного зуба этого ряда у *Surginus* (Гейнке, 1892). Соответственно этому и у гибрида между этими родами в подавляющем большинстве случаев мы находим 4 зуба в длинном ряду. Отсюда очень вероятно, что такое же число зубов в этом ряду имелось и у общего предка указанных видов. Можно допустить, что в процессе эволюции *Carassius* и *Surginus* у первого из них произошло сокращение числа рядов зубов, а у второго — числа зубов в длинном ряду. Сказанное согласуется и с выводами Васнецова (1939), который в своей схеме эволюции форм глоточных зубов карповых рыб располагает смежно зубы карася и сазана, как развившиеся дивергентно от единой гипотетической формы зубов.

На основании морфологического исследования гибрида между *Carassius* и *Surginus* мы можем подтвердить правильность предположения о большей «архаичности» (Лукаш) или большей «примитивности» (Третьяков) рода *Surginus* в сравнении с *Carassius*. Быть может, в связи с этим гибрид, при общей своей промежуточности, несколько уклоняется, однако, по строению черепа в сторону *Surginus* (атавизм).

Что же касается усиков, то, судя по наличию обнаруженных нами зачатков их у карася и хорошо развитых усиков у гибрида карп×карась, можно думать, что и у общего предка этих видов они имелись, а карасем были утрачены вторично. В данном заключении мы исходим из предположения, что усики, имеющиеся у ряда родов с трехрядными глоточными зубами (*Surginus*, *Varbus* и др.), являются древним признаком. Таким образом, и этот признак отличия между *Carassius* и *Surginus* — отсутствие или наличие усиков — едва ли следует рассматривать как противоречащий близкому родству между ними.

Резюмируя сказанное, мы приходим к следующим выводам.

Полученные нами гибридологические данные говорят в пользу филогенетической близости между группами *Leuciscini*, *Abramidini*, *Chondrostomini* Берга и на некоторую обособленность среди них рода *Tinca*, заслуживающего выделения в особую группу, и, следовательно, подтверждают правильность мнения Крыжановского о целесообразности объединения этих групп в одно подсемейство.

*Surginini* Берга или *Surginina* Крыжановского представляют собой довольно замкнутую группу. Из родов, ее составляющих, *Surginus* является более примитивным, чем *Carassius*. Различие в отношении усиков и числа рядов глоточных зубов не должно служить основанием для разделения этих родов между двумя группами.

Изложенное убеждает нас в том, что результаты опытов скрещиваний рыб и изучения гибридов в отношении жизнеспособ-

ности, эмбриологических и морфологических признаков, плодовитости или бесплодия и пр. могут быть с успехом использованы для внесения дополнений или поправок в наши представления о филогенезе скрещиваемых видов. Понятно, что применимость гибридологического метода ограничивается пределами мелких систематических групп до подсемейств включительно, поскольку межсемейственные и более отдаленные гибриды нежизнеспособны.

## V. ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ ГИБРИДИЗАЦИИ РЫБ

Начиная со второй половины XVIII века и по настоящее время проблема эволюционного значения гибридизации организмов привлекает внимание исследователей. Даже Линней, с именем которого связано антиэволюционное представление об изначальной неизменности видов, допускал, что новые виды могут возникать в результате скрещивания. По мнению Палласа (1784), гибридизация имела немаловажное значение в происхождении различных пород домашних животных. Ч. Дарвин гибридизации придавал лишь ограниченное значение в эволюционном процессе, хотя и признавал, что скрещивания рас или видов могут явиться «богатейшим источником новых рас» (Соч., т. III, стр. 123).

Лотси (1916) в своей антидарвинистской теории «эволюции путем гибридизации» крайне односторонне подошел к объяснению эволюционного процесса, сводя его только к рекомбинациям «генов». Эта насквозь метафизическая теория с самого начала не имела успеха, вызвав резкую критику со стороны ряда авторов.

И. В. Мичурин, решительно возражая против попыток менделистов сводить сложный эволюционный процесс только к рекомбинации прежних неизменных признаков, неоднократно подчеркивал наличие новообразований у гибридов, особенно при отдаленных скрещиваниях. Вместе с тем он отмечал значительную роль гибридизации в эволюции растений: «Главным образом этим путем, путем межвидовых и межродовых скрещиваний при воздействии могучих факторов влияния внешней среды, могли лишь возникать в природе на протяжении миллионов прошедших лет новые формы растений... (Мичурин, Соч., т. I, стр. 578). В другом месте он пишет: «Что же касается появления новых видов растений, то хотя и довольно редко, но они получаются при межродовой, а иногда и при межвидовой гибридизации» (Соч., т. I, стр. 629).

Комаров (1944) указывал на широкое распространение в природе гибридизации растений, в результате которой возникают: 1) прямые потомки скрещиваемых растений, т. е. гибриды; 2) возможные потомки этих гибридов, т. е. полиморфные гиб-

ридные популяции, или «гибридные циклы» и 3) виды гибридного происхождения (гибридогенные виды).

Животные в меньшей мере, чем растения, служили объектом исследования с точки зрения разбираемой нами проблемы.

Чтобы подойти к вопросу об эволюционном значении гибридизации рыб, остановимся предварительно на некоторых данных о распространении межвидовых и межродовых гибридов рыб в природе, а также об их плодовитости или бесплодии и особенностях второго и последующих гибридных поколений.

Как известно, в некоторых группах рыб гибридизацией охвачено столь большое количество видов и родов, причем местами гибриды могут встречаться столь часто, что это очень затрудняет ихтиолога в работах по систематике. Сказанное можно иллюстрировать следующим примером. Из встречающихся в бассейне верхнего Дона 18 родов карповых рыб 11 родов принимают участие в образовании естественных межродовых гибридов, указываемых Бергом (1949) для СССР. Остальные 7 родов упоминаются различными авторами как участвующие в гибридизации (главным образом, искусственной) или фигурируют в наших скрещиваниях.

Интересно, что большинство исследованных гибридов из сем. *Syrpinidae* являются межродовыми, а не внутривидовыми. Так, Берг среди пресноводных рыб СССР и сопредельных стран для этого семейства, представленного 55 родами и 122 видами, указывает 20 межродовых и только 2 межвидовых гибрида.

Легко скрещиваются также и различные виды рыб сем. *Acipenseridae*. Берг (1948) для этого семейства, представленного в нашем Союзе 3 родами и 13 видами, указывает 4 межродовых и 7 межвидовых гибридов\*. Таким образом, из всего состава *Acipenseridae* неизвестны гибриды только для двух видов из рода *Acipenser* и для одного вида из рода *Pseudoscaphirhynchus*. Следовательно, здесь мы имеем менее значительное численное преобладание межвидовых гибридов над межродовыми, чем преобладание видов над родами.

Что касается лососевых рыб (сем. *Salmonidae*), то в СССР, по Бергу, имеется 7 родов и 40 видов этого семейства, а гибридов 2 межродовых и 5 межвидовых\*\*. Таким образом, и здесь налицо значительно большее преобладание видов над родами, чем межвидовых гибридов над межродовыми.

Указанное количественное соотношение межродовых и межвидовых гибридов как будто находится в противоречии с общей

---

\* Считается и описанный Никольским (1938) гибрид между двумя видами лопатоноса из Аму-Дарьи.

\*\* В этот счет не приняты гибриды между различными видами рода *Oncorhynchus*, о которых сообщает Кузнецов (1928), так как описания этих гибридов не дано.

закономерностью о том, что более близкородственные виды легче скрещиваются, чем более далекие. Но это только **кажется**. Начнем наше разъяснение хотя бы с вопроса о способности тех и других гибридов к размножению.

Еще Дарвин в своем «Происхождении видов» в главе, посвященной гибридизации, подробно анализирует данные о бесплодии и плодовитости потомства от скрещивания видов, с одной стороны, и разновидностей, с другой. Вопреки мнению известного гибридизатора растений Кельрейтера, утверждавшего, что межвидовые гибриды всегда бесплодны, чем резко отличаются от плодовитых гибридов между разновидностями, Дарвин приходит к выводу, что «ни бесплодие, ни плодовитость не представляют надежных признаков, по которым можно отличать виды от разновидностей». При этом он подчеркивает, что гибриды от скрещивания разных видов «весьма часто, но не всегда, бесплодны», а гибриды («помеси», как он их называет) от скрещивания разновидностей «по большей части, но не всегда, как столь часто утверждали, плодовиты».

Однако и в более позднее время некоторые авторы переоценивали значение бесплодия при скрещивании, как отличительного признака вида. Так, антидарвинист Пеннет (1913) приходит даже к выводу, что видовые признаки могут быть лишь случайными для вида, истинный же критерий для установления последнего — бесплодие гибридов от скрещивания его со смежными видами. Это положение находится в явном противоречии с фактом наличия многочисленных плодовитых межвидовых гибридов не только среди растений, но и среди животных.

Наши и литературные данные позволяют предполагать, что различные виды рыб при внутриродовых скрещиваниях дают даже чаще плодовитых гибридов, чем бесплодных, и что в этом отношении их нельзя резко отграничить не только от разновидностей, на что указывал Дарвин, но и от родов. Дело в том, что и у межродовых гибридов наблюдаются постепенные переходы от полной плодовитости (напр., у *Xiphophorus* × *Platyroecilus*) до полной стерильности (сем. *Centrarchidae*). Что же касается исследованных нами межродовых гибридов *Cyprinidae*, то у обоих полов мы ни разу не наблюдали полной плодовитости так же, как и полной стерильности. В тех случаях, когда мы имели дело с половозрелыми гибридами, нам чаще всего удавалось констатировать полную плодовитость самок при частичной плодовитости или (реже) полной стерильности самцов.

Межвидовые (внутриродовые) гибриды рыб исследованы в меньшей мере, чем межродовые, а потому и вопрос об их способности к размножению менее освещен в литературе. Несомненная плодовитость установлена у изученных Брейдером (1936) гибридов (обоих полов) от скрещивания трех видов рода *Limia* (сем. *Poeciliidae*). Отмечен нерест у гибрида между чудским сигом и

ряпушкой (Тихий, 1930). Попадаются экземпляры с текучими половыми продуктами гибрида между омулем и муксуном (Берг, 1948). Плодовитым является и гибрид *Alosa alosa* × *A. finta*. Встречаются экземпляры гибрида между морской и речной камбалы с вполне зрелыми половыми продуктами. Этим в основном и исчерпываются наши сведения о плодовитых внутриродовых гибридах рыб. Однако бесплодные формы среди них совсем не констатированы.

Всобщее говоря, можно считать установленным, что степень плодовитости или бесплодия отдаленных гибридов находится в зависимости от степени родства скрещиваемых видов. Другими словами, чем мельче таксономические различия скрещиваемых видов, тем больше шансов на плодовитость гибридов, и наоборот. Исходя из этого положения, примененного и к гибридам рыб, а также принимая во внимание, что даже межродовым гибридам рыб свойственна частичная, а иногда и полная плодовитость, можно предполагать, что и значительное большинство межвидовых (внутриродовых) гибридов способны к размножению. Во всяком случае, вполне плодовитые формы среди последних гораздо более часты, чем среди межродовых гибридов.

Сказанное относится и к некоторым другим группам животных. Правда, среди птиц известно больше плодовитых межродовых гибридов, чем межвидовых, но это объясняется, надо полагать, тем, что первые изучены в большей степени, чем последние. Следовательно, нельзя считать, что межродовая гибридизация птиц дает больше плодовитых форм, чем межвидовая. Имеется больше оснований для обратного заключения.

Косвенным подтверждением правильности наших соображений может служить совершенно иное соотношение изученных плодовитых гибридов среди млекопитающих. Значительное большинство исследованных гибридов млекопитающих получены в искусственных условиях и являются вполне плодовитыми межвидовыми (внутриродовыми), тогда как межродовые гибриды оказываются или стерильными, или лишь частично плодовитыми (самки плодовиты, а самцы, как правило, бесплодны).

Теперь вернемся к нашему вопросу о том, почему же межвидовые гибриды рыб (например, *Cyprinidae*), как и птиц, обнаруживаются в природе реже, чем межродовые, несмотря на то, что скрещиваемость между видами, вообще говоря, выше, чем между родами. Это, по нашему мнению, обусловлено тем, что полная плодовитость свойственна многим, вероятно, большинству межвидовых гибридов, а у межродовых наблюдается лишь в редких случаях. Дело в том, что, если два вида, скрещиваясь в природе, дают плодовитое потомство, то такой процесс гибридизации может вести к постепенному перемешиванию отличительных признаков скрещивающихся видов, а следовательно, и к утрате ими самостоятельности. Фактором, предотвращающим

скрещивание таких видов, может служить их изоляция (географическая, экологическая и др.). Лишь в очень редких случаях некоторые виды, например, птиц, свободно скрещиваются, и тем не менее гибриды их плодовиты. В этих случаях в области, где такие виды встречаются совместно, возникают полиморфные гибридные популяции («гибридные циклы») с постепенными переходами от одного вида к другому.

Лысенко (1951) подчеркивает, что взаимоотношения видов одного и того же рода являются конкурентными, взаимно исключают: «трудно найти примеры длительного сосуществования в смесях (популяциях) индивидуумов разных, но близких видов, то есть одного и того же ботанического рода».

Что же мы видим у рыб? Оказывается, что различные виды одного и того же рода гораздо чаще изолированы географически, чем виды различных родов; другими словами, ареалы первых в меньшей степени совпадают, чем вторых. Поясним это на следующих примерах.

Из указываемых Бергом (1949) для пресных вод СССР 55 родов и 122 видов *Surginidae* в бассейне Дона распространены 19 родов и только 27 видов, причем в большинстве случаев род представлен одним видом, и лишь 5 родов (*Rutilus*, *Leuciscus*, *Gobio*, *Abramis*, *Carassius*) подразделяются на виды, а для бассейна верхнего Дона число таких видов сокращается до 4, так как род *Rutilus* представлен здесь только одним видом. Подобные же количественные соотношения родов и видов имеем также и для бассейнов, смежных с Донским. Так, в бассейне Волги (по Бергу) встречается 20 родов и 28 видов *Surginidae*, причем только 6 родов представлены несколькими видами, а в бассейне Днепра — 20 родов и 29 видов, и также 6 родов подразделяются на виды.

Таким образом, в трех указанных бассейнах, как и в ряде других географических участков, количество видов по отношению к количеству родов значительно сокращено в сравнении с численным соотношением их во всем нашем Союзе, где число видов более чем вдвое превосходит число родов. Если тот или иной род представлен целым рядом различных видов, то последние географически распределяются так, что совместно встречаются лишь немногие из них.

Возьмем, например, один из наиболее полиморфных родов — *Leuciscus*, представленный в СССР 15 видами. Из этих видов только в немногих бассейнах встречаются совместно 4 вида (басс. Днестра, Днепра и Дона). В бассейнах же большинства рек европейской части СССР совместно обитают три вида — *L. leuciscus*, *L. cephalus* и *L. idus*, в ряде других бассейнов — только два вида (Кура, Печора, Обь, Енисей, Лена) или даже один вид (Терек, Туркмения, Колыма). Сильно выраженным полиморфизмом характеризуется также и род *Varbus*, пред-

ставленный в СССР 9 видами. Однако в бассейнах ряда рек различные виды этого рода совместно не встречаются. Из трех видов рода *Alburnus* только в реках Урал и Кура имеется по два вида, а в остальной части СССР для каждой реки указывается не более одного.

Еще в большей степени изолированы подвиды (географические расы). Поскольку в водной местности, как правило, распространен только один подвид (географический викариат), постольку переходные формы, возникающие в результате гибридизации, могут встречаться лишь в местах соприкосновения ареалов двух подвидов. Вследствие того, что морфологические отличия подвидов сравнительно незначительны, распознавать межподвидовых гибридов среди особей исходных подвидов и переходных популяций очень нелегко. Отсюда понятно, почему в литературе крайне мало сведений о межподвидовых (межрасовых) скрещиваниях рыб в природе.

Тем больший интерес в этом отношении представляет работа Талиева (1941), который на основании серологического анализа рас байкальского омуля приходит к предположению, что повышенная изменчивость у чавыркуйского и у ангарского омуля вызвана скрещиванием этих рас. Это скрещивание началось, вероятно, недавно, как следствие сокращения нагульных районов чавыркуйской расы, вызвавшего вклинивание последней в сферу кочевков ангарской расы. Автор оговаривается, что естественная гибридизация, выдвигаемая им в данном случае как одна из возможных причин внутривидового варьирования указанных омулей, не может, однако, быть явлением, широко распространенным в эволюционном процессе.

Плodyтоживая изложенное, можно сказать, что наиболее изолированы географически (а иногда экологически) расы (подвиды), менее — виды и еще менее — роды. Соответственно уменьшается и плодовитость в ряду межрасовые—межвидовые—межродовые гибриды рыб. Чем мельче таксономические различия между скрещивающимися формами, тем в большей степени последние связаны с гибридами постепенными переходами. Поэтому межрасовых гибридов труднее диагностировать (чаще можно ошибочно принять за исходные формы), чем межвидовых или, тем более, межродовых гибридов; наши знания о межрасовой и межвидовой гибридизации в природе менее полны, чем о межродовой.

Для СССР Берг (1949) указывает среди *Cyprinidae* только два межвидовых гибрида, из которых один относится к роду *Barbus* и другой — к роду *Alburnus*. В реке Чу обитают 2 вида рода *Barbus*, а именно *B. capito conocephalus* Kessl. и *B. brachycephalus* Kessl. Найденный здесь гибрид между этими видами (Берг, 1914; Никольский, 1931) дает постепенные переходы к обоим исходным видам.

Вторым межвидовым гибридом Cyprinidae (по Бергу) является гибрид от скрещивания двух видов рода *Alburnus*, водящихся в бассейне р. Куры,—*A. charusini hohenackeri* Kessl. (et n. persicus Petrov) × *A. filippii* Kessl. Показатели внешних меристических признаков этого гибрида «заходят» в пределы колебаний показателей их у *A. charusini hohenackeri*, и только от персидской нации этого подвиды гибрида отличается уменьшенным на единицу числом разветвленных лучей в анальном плавнике. Наиболее существенным отличием *A. filippii* от гибрида является несколько меньшее число чешуй в боковой линии. При исследовании большого количества экземпляров этого гибрида некоторая часть их, по всей вероятности, окажется неотличимой от исходных видов.

Большинство мальков внутривидового гибрида *A. brama* × *A. ballerus*, выведенного искусственно Казанским (1937), по числу лучей в *D* и *A* оказались неотличимыми от *A. brama*. Также совпадают и пределы колебаний числа чешуй в *II* у гибрида и у леца. Таким образом, и этого гибрида в большинстве случаев невозможно отличить от леца по важнейшим систематическим признакам.

Встречающиеся в бассейне верхнего Дона 4 вида рода *Leuciscus* (*L. leuciscus*, *L. danilewskii*, *L. cephalus* и *L. idus*) также довольно близки друг к другу. Наиболее обособлен среди них *L. idus*, однако и у него нет ни одного признака, по которому он резко отличался бы от трех остальных видов. Важнейшим отличием *L. idus* является большее число чешуй в боковой линии, но и по этому признаку он не вполне резко отграничен от *L. leuciscus*, поскольку у того и другого, хотя и редко, но может встречаться по 55 чешуй в *II*. С другой стороны, и по числу жаберных тычинок *L. idus* (10—14) близок к *L. leuciscus* (6—9) и неотличим от *L. cephalus* (8—10). Глоточные зубы также не могут служить достаточно надежным признаком для разграничения этих видов, так как у *L. idus*, кроме характерной для него формулы их 3.5—5.3, попадаетея, как исключение, и 2.5—5.2, т. е. формула, встречающаяся и у других видов, а у *L. leuciscus*, кроме обычной для него формулы 2.5—5.2, изредка встречается и характерная для *L. idus* 3.5—5.3 или промежуточная 2.5—5.3 (Берг, 1949).

В результате сравнения меристических признаков *L. leuciscus* и *L. danilewskii* из бассейна верхнего Дона мы убедились в том, что эти два вида связаны друг с другом переходными формами. Как указано выше, из выведенных нами искусственно мальков гибрида *L. leuciscus* × *L. cephalus* часть (около 30%) оказалась совершенно сходной по числу лучей в *D* с *L. leuciscus*, а остальная часть — с *L. cephalus*. Отсюда, со значительной долей вероятности, можно предполагать, что среди этих гибридов найдется некоторое количество экземпляров, неотличимых от того или дру-

того из исходных видов по всем важнейшим систематическим признакам.

На основании приведенных данных мы приходим к заключению, что если скрещивания между видами рода *Leuciscus* происходят в природе (а это вполне допустимо), то возникающие гибриды легко могут быть смешаны с особями чистых видов, среди которых отличать этих гибридов чрезвычайно трудно, а иногда и невозможно.

По нашим наблюдениям, это относится и к гибриду осетр  $\times$  севрюга, часть особей которого по важнейшим диагностическим признакам не отличается от севрюги, а в редких случаях и от осетра.

Вообще говоря, межвидовые (внутриродовые) гибриды рыб, повидимому, как правило, связаны постепенными переходами с исходными видами, существенно отличаясь этим от межродовых гибридов. Правда, резкой границы в этом отношении между теми и другими нет. Среди межродовых гибридов мы также встречали иногда экземпляры, совершенно сходные с исходными видами (густера  $\times$  лещ, плотва  $\times$  елец), но здесь это явление наблюдается значительно реже. Обычно межродовые гибриды более резко обособлены от исходных видов — переходы между ними отсутствуют.

Проблема эволюционного значения межвидовой гибридизации рыб тесно связана с вопросом о способности гибридов к размножению и о наследственном характере второго и дальнейших поколений, а также поколений от возвратных скрещиваний плодовых гибридов. В литературе этот вопрос подробно освещен только в отношении сем. *Poeciliidae*, а о гибридах карповых и других рыб имеются лишь крайне ограниченные сведения.

Хеббс (1940), разбирая вопрос о видообразовании у рыб в связи с результатами исследований гибридизации в сем. *Centrarchidae* и сем. *Poeciliidae*, приходит к следующим выводам. Гибриды ( $F_1$ ) между расами, подвидами, видами и родами характеризуются однотипной наследственностью: обе реципрокные формы почти по всем признакам точно промежуточны, т. е. занимают срединное место между исходными видами. Также и возвратные скрещивания дают потомство ( $F_2$ ), точно промежуточное между гибридом  $F_1$  и участвующим в скрещивании родительским видом. Это потомство автор обозначает, согласно гальтоновской схеме, как  $\frac{3}{4}$  гибрид. Дальнейшие возвратные скрещивания соответственно дают  $\frac{7}{8}$ ,  $\frac{15}{16}$  и т. д. гибридов, причем путем таких скрещиваний может быть вполне восстановлен родительский тип (за исключением некоторых признаков окраски, которые имеют малое систематическое значение или совсем его не имеют). Тому же промежуточному типу наследственности следуют и гибриды  $F_2$ , оставаясь постоянно промежуточными, а также сложные гибриды с комбинированными признаками несколь-

ких видов. По мнению Хеббса, при обсуждении вопросов видообразования у позвоночных, у которых обычно не происходит простого менделевского расщепления, не уделяется должного внимания признакам промежуточной наследственности.

Однако данные, относящиеся к гибридизации рыб, изложены Хеббсом в очень краткой, тезисной форме и недостаточно иллюстрированы конкретным фактическим материалом.

Полученные нами результаты исследования гибридов *Surginidae* и *Aspenseridae* ( $F_1$ ,  $F_2$  и тройных) не соответствуют приведенным данным Хеббса. Хотя гибриды также промежуточны (за исключением немногих случаев чистой или почти чистой матроклинии), однако чаще они не занимают строго срединного положения между скрещиваемыми видами, а более или менее уклоняются в сторону одного из них. Так, гибрид карась×линь значительно более близок к карасю, чем к линю, а гибрид плотва×лещ (обе реципрокные формы) несколько ближе к плотве, чем к лещу. Понятно, что в зависимости от условий среды гибрид может уклоняться в сторону одного или другого из исходных видов. Здесь могут проявляться и атаксистические отклонения гибридов. Поэтому употребляемые Хеббсом дробные обозначения ( $1/2$ ,  $3/4$ ,  $7/8$  и т. д.) неприменимы, поскольку не отражают указанных отклонений гибридов, а также и образующихся иногда у них новых признаков, несвойственных исходным видам. Этими обозначениями игнорируется обогащенная наследственность гибридов и повышенная приспособляемость, т. е. такие особенности, вследствие которых гибридизация и может играть немаловажную роль в эволюционном процессе. Поясним это на следующем конкретном примере.

Представим себе, что в силу тех или иных географических или экологических изменений создались условия, благоприятствующие массовым скрещиваниям, например, красноперки с густерой, а также для возвратных скрещиваний гибрида с каждым из исходных видов. В наших опытах гибрид (красноперка×густера)×красноперка оказался более близким к красноперке, чем гибрид (красноперка×густера)×густера — к густере. Если природные условия будут соответствовать тому, чтобы при возвратных скрещиваниях этого гибрида признаки красноперки также хотя бы немного доминировали над признаками густеры, то тип красноперки будет быстрее восстанавливаться, чем тип густеры. Это может повести к тому, что численность красноперки станет увеличиваться, а густеры — уменьшаться, и красноперка окажется в условиях, более благоприятных для образования новых экологических форм.

В литературе имеются указания на то, что подобные явления в той или иной мере могут и на самом деле происходить в природе, но констатировать их, понятно, чрезвычайно трудно.

хотя все же удается в тех, очень редких случаях, когда они совершаются сравнительно быстрым темпом.

Вообще говоря, вопрос о том, в какой степени способность к размножению некоторых гибридов рыб фактически осуществляется в природе, очень мало освещен. Тем не менее имеются наблюдения, на основании которых можно предполагать, что даже межродовые гибриды могут давать потомство не только в экспериментальных, но и в естественных условиях.

Лишь в редких случаях межвидовые скрещивания рыб приобретают массовый характер в естественных условиях. Примером этого может служить отмеченная выше гибридизация двух видов сельдей — *A. alosa* и *A. finla*. Редке полагает, что смещение нерестилищ майской рыбы в низовья Рейна вызвало здесь гибридизацию ее с финтой, причем размножившийся гибрид почти совершенно вытеснил *A. alosa*. С мнением Чаликова о том, что форма, о которой идет речь, является не гибридом, а уклоняющейся формой майской рыбы, возникшей под влиянием измененных экологических условий развития молоди, мы не можем согласиться. Дело в том, что эта форма, будучи в морфологическом отношении промежуточной между *A. alosa* и *A. finla*, значительно более сходна с последним из этих видов, чем с первым. Маловероятно, чтобы *A. alosa* за относительно короткий срок (около 50 лет) могла в такой мере утратить свои характерные видовые признаки и столь приблизиться к другому виду без скрещивания с ним.

Гибридная природа интересующей нас формы подтверждается и данными о числе жаберных тычинок. У *A. alosa* 110—130 жаберных тычинок, а у *A. finla* 38—43. Из исследованных Редке 479 экз. этих сельдей только 1 экз. с 124 тычинками можно признать за *A. alosa*; 106 экз., у которых число тычинок колеблется в пределах 38—43, можно отнести по этому признаку к *A. finla*, а остальные экземпляры (гибриды) имеют промежуточное количество тычинок 44—101. Эти данные представлены нами в виде вариационной кривой (рис. 70); в последней не отражены только два экземпляра с 101 и 124 тычинками. Как показывает кривая, гибрид по этому важнейшему систематическому признаку связан постепенным переходом с *A. finla*; граница между ними по числу жаберных тычинок (до 43 или выше), отмеченная на рисунке вертикальной пунктирной линией, является совершенно искусственной. Наоборот, от *A. alosa* гибрид резко обособлен по этому признаку: из 282 экз. гибрида только у одного оказалась 101 жаберная тычинка, а у остальных не более 85 (у большинства не более 50). Судя по этим данным, мы считаем, что форма, описанная Редке за гибрида *A. alosa* × *A. finla*, на самом деле является полиморфной популяцией особей, из которых, вероятно, лишь незначительная часть представлена гибридом первого поколения, большая же часть возникла в результате многократных

скрещиваний этого гибрида как *inter se*, так и возвратных; главным образом, с *A. finta*, поскольку последняя встречается в бассейне Рейна гораздо чаще, чем *A. alosa*.

На основании изложенного мы можем принять для разбираемого явления следующее объяснение. Изменение географо-эко-

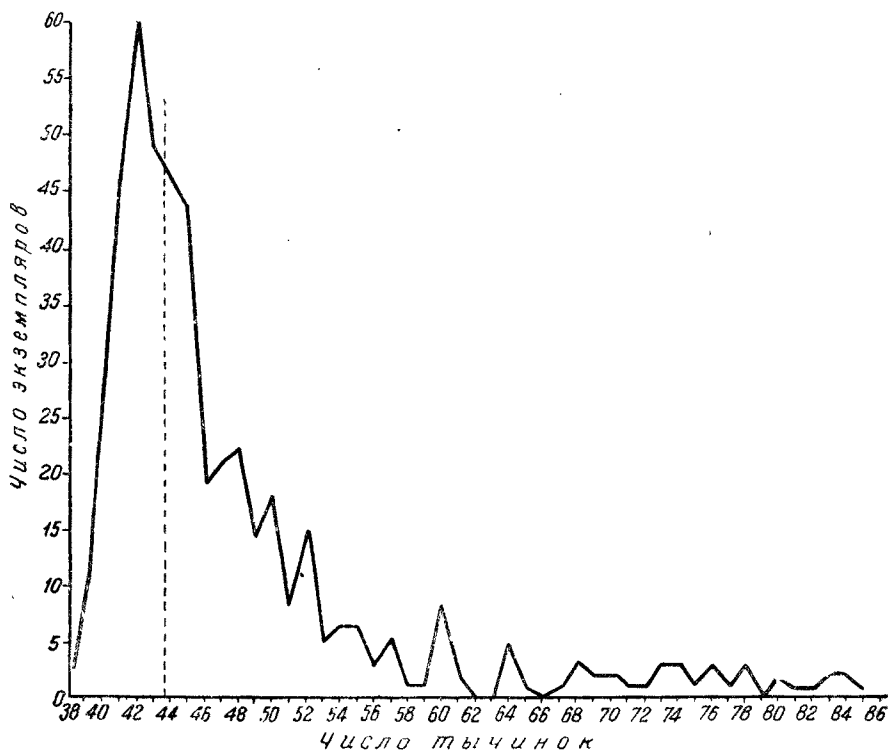


Рис. 70 Вариационная кривая числа жаберных тычинок у сельдей рода *Alosa*, построенная по данным Редке.

логических условий нереста майской рыбы в бассейне Рейна повело к массовым скрещиваниям этого вида с финтой и возникновению плодовитой гибридной популяции, оказавшейся более приспособленной к новым экологическим условиям, чем майская рыба, которая почти полностью исчезла. Вместе с тем, вследствие ряда поглотительных скрещиваний с финтой, многие особи этой популяции, повидимому, постепенно утрачивают гибридные признаки и становятся в систематическом отношении близкими к особям финты.

Таким образом, в данном случае процесс естественной гибридизации между этими двумя видами, связанный с изменением экологических условий, привел к исчезновению майской рыбы. С

другой стороны, этот же процесс не может не отражаться в большей или меньшей степени и на эволюции финты, поскольку состав этого вида стал пополняться особями гибридного происхождения, которые даже при полном внешнем сходстве с финтами, конечно, отличаются от них генетически. Следовательно, изменчивость в пределах этого вида повышается, что может способствовать его полиморфизму — возникновению новых форм, более приспособленных, чем *A. alosa*, к измененным экологическим условиям нереста и роста молоди.

Как уже отмечено выше, явление массовой внутривидовой гибридизации в природе обнаружено и для двух видов камбал — *P. platessa* и *P. flesus*, причем иногда наблюдалось запаздывание икрометания *P. platessa*, сопровождаемое уменьшением количества молоди этого вида и увеличением количества гибридов. В прежние годы *P. platessa* встречалась в западной части Балтийского моря в гораздо большем количестве, чем *P. flesus*, но в последнее время количественные соотношения этих видов стали обратными. Можно предполагать, что количественное уменьшение *P. platessa* явилось следствием не только усиленного вылова этого вида, но и влияния гибридизации. Допустим, что факторы, вызывающие запаздывание икрометания *P. platessa*, действовали бы в течение длительного периода времени; понятно, что это могло бы вызвать постепенное замещение этого вида гибридной популяцией, аналогичное отмеченному для сельдей.

Массовая гибридизация обнаружена и в сем. Centrarchidae и в сем. Cyprinidae. Усиленную гибридизацию между аральским и туркестанским усачами в р. Чу (гибридов вдвое больше, чем аральского усача) Никольский (1943) связывает с изменениями, происходившими в бассейне Арала в четвертичный период, когда аральский усач в р. Чу оказался изолированным от моря и превратился из проходной формы в туводную. Таким образом, здесь, как бы на наших глазах, происходит преобразование природы аральского усача в связи со скрещиванием его с туркестанским усачом и приспособлением гибридных генераций к новым условиям существования.

По нашим наблюдениям, скрещивания некоторых видов Cyprinidae (особенно плотва × лещ и красноперка × густера) сравнительно часто происходят и в Подклетненском озере. Нередки были случаи, когда в одном и том же улове (и даже в одной неводной тоне) нам попадались самки межродовых гибридов Cyprinidae (обычно принимаемые за  $F_1$ ) с текучей икрой вместе с самцами исходных, а иногда и других видов, со зрелыми молоками. От некоторых из таких самок-гибридов нами и было получено описанное выше жизнеспособное потомство. Отсюда естественно предполагать, что в этом озере некоторые гибриды скрещиваются иногда с чистыми видами, и не исключена возможность, что в очень редких случаях размножают-

ся и *inter se*. По всей вероятности, в большинстве случаев плодовые самки какого-либо гибрида с созревшей икрой, за отсутствием плодовых самцов того же гибрида, скрещиваются с самцами преимущественно исходных видов, как более близких к данному гибриду в генетическом, а следовательно, и в биологическом отношениях. Поэтому возвратные скрещивания надо считать наиболее частыми. И на самом деле, нам попадались такие экземпляры гибридов из этого озера, которых скорее можно было принять за *Fb*, нежели за *F1*.

В результате наблюдения над ихтиофауной Подклетненского озера за ряд лет у нас создалось впечатление, что довольно многочисленные гибриды плотва×лещ вследствие повторных возвратных скрещиваний поглощаются преимущественно стадом плотвы, поскольку последняя численно значительно превосходит леща. Скрещивания же гибридов не с исходными видами, а с третьим видом (тройные гибриды) представляют, вероятно, гораздо более редкое явление. Тройные гибриды почти совсем не исследованы — диагностировать их крайне трудно. Так, Лукашу (1933) попался один экземпляр рыбы, который он описал под названием «тригибрид» *Blicca bjoerkna*×*Alburnus alburnus*×*Rutilus rutilus*, однако приводимые им основания для такого диагноза, как нам кажется, недостаточно вески, да и сам автор не уверен в его правильности.

Известно, что при повторных возвратных скрещиваниях гибридов растений или животных с одним и тем же исходным видом каждое новое поколение все более и более утрачивает признаки гибридности и приближается к этому виду вплоть до полного слияния с ним. Этому соответствуют и результаты наших опытов возвратных скрещиваний гибридов рыб.

Возможно, что некоторые редкие вариации, наблюдаемые, например, среди карповых рыб, связаны по своему происхождению с гибридизацией в предшествующих поколениях, являясь следствием как бы не вполне законченного слияния гибрида с исходным видом в результате повторных возвратных скрещиваний. Разберем некоторые примеры, поясняющие сказанное.

У красноперки, кроме обычной для нее формулы глоточных зубов 3.5—5.3, встречается, как исключение, и формула 2.5—5.2. Эта последняя характерна для густеры; она же наиболее часто встречается у гибрида между красноперкой и густерой. Формулу 2.5—5.2 мы нередко находим и в потомстве от возвратного скрещивания этого гибрида с густерой. Возможно, что те редкие экземпляры красноперки, которые имеют эту формулу, связаны генетически с гибридом красноперка×густера. То же самое можно сказать и о встречающихся у красноперки, как исключение, 12 разветвленных лучах в *A*.

У густеры, наоборот, кроме характерной для нее формулы глоточных зубов 2.5—5.2, указывается обычно, как редко встре-

чающаяся, и формула 3.5 5.3, которая, возможно, является также наследием от гибрида красноперка×густера. Эта же формула нередко попадается в потомстве от возвратного скрещивания указанного гибрида с красноперкой. Сказанное относится и к обнаруженным у единичных экземпляров густеры формулам 2.5—5.3, 2.6—5.2 и 3.5—5.2 (Берг, 1933).

Подобное же гибридное происхождение, возможно, имеют редкие отклонения от обычной однорядной формулы глоточных зубов у леща, а именно: 5—5.1; 1.5—5; 1.5—5.1 (Гейнке, 1892; Кнауце, 1896). Впрочем, если исходить из предположения о происхождении однорядных глоточных зубов карповых рыб от многорядных, то указанные, частично двурядные, формулы можно рассматривать и как независимое от скрещивания явление возврата к предкам леща, тем более, что провизорные зубы второго (короткого) ряда обнаружены и у мальков леща (Васнецов, 1939). Но с другой стороны, подобные формулы в редких случаях встречаются и у гибридов от скрещивания леща с плотвой, имеющей также однорядные зубы. Поэтому при объяснении таких отклонений приходится учитывать и возможность влияния отдаленной гибридизации.

Для некоторых видов растений, реже и животных, гибридное происхождение весьма вероятно. Среди рыб в этом отношении наибольший интерес представляет *Mollienisia «formosa»*. По литературным данным, встречающаяся в природе *M. «formosa»* отличается от гибридов, полученных лабораторно при скрещивании *M. sphenops* и *M. latipinna*, однополостью и гиногенетическим размножением. Лабораторные гибриды, внешне не отличаясь от *M. «formosa»*, являются двуполоыми и при возвратных скрещиваниях с *M. sphenops* и *M. latipinna* дают истинногибридные формы с постепенным возвратом к исходному виду, участвующему в скрещиваниях. Отсюда можно заключить, что природная *M. «formosa»* является не гибридом в обычном смысле этого слова, а гибридогенным видом, который в процессе эволюции утратил самцов и приобрел способность к гиногенезу.

Не без некоторого основания было высказано предположение, что в р. Лене осетровые рыбы представлены особой формой, которую, быть может, надо считать за «самостоятельный вид, порожденный в процессе длительной гибридизации между осетром и стерлядью» (Борисов, 1928). Дело в том, что в прошлом веке и начале нынешнего рядом авторов отмечались в р. Лене, как и в р. Колыме, и осетр, и стерлядь. В последнее же время здесь указывается единственный представитель осетровых—подвид сибирского осетра, называемый осторылым (Меньшиков, 1947) или стерлядевидным (Дрягин, 1948).

Итак, наше общее представление о роли скрещиваний в процессе формообразования у рыб сводится к следующему.

По мере того, как возникающие в пределах того или иного вида новые формы уклоняются биологически друг от друга, наступает их физиологическая, экологическая или географическая изоляция, что ведет к ограничению или полному устранению скрещивания. Вновь образовавшиеся таким путем расы или подвиды, а также и близкородственные виды могут еще сохранять способность к скрещиванию с другими подобными формами и часто даже давать плодовитое потомство, но эта способность реализуется у них лишь в редких случаях, вследствие более или менее выраженной из изоляции. При дальнейшей эволюции, в результате которой возникают родовые отличия рыб, имеет место еще более значительное ограничение скрещиваемости. Правда, мы знаем немало таких родов (*Rutilus*, *Scardinius*, *Alburnus*, *Blicca* и др.), которые сохранили способность скрещиваться со смежными родами, но у других (*Tinca*, *Carassius*, *Cyprinus*) скрещиваемость очень ограничена. Однако, поскольку в некоторых группах рыб (например, *Cyprinidae*) виды различных родов в меньшей степени изолированы географически, чем виды одного и того же рода, постольку межродовые скрещивания могут происходить в природе чаще, чем внутривидовые. Важнейшим фактором, предотвращающим возможность перемешивания скрещиваемых видов различных родов и утраты ими самостоятельности, является значительное ограничение плодовитости или даже полное бесплодие у межродовых гибридов. Понятно, что и фактор экологической изоляции препятствует межродовой гибридизации не в меньшей степени, чем внутривидовой.

Вообще, чем меньше таксономические различия скрещиваемых форм, тем более значительна роль гибридизации в процессе формообразования, и наоборот. Межвидовые (внутривидовые) скрещивания, несомненно, имеют большее эволюционное значение, чем межродовые, так как межвидовые гибриды значительно чаще плодовиты, чем межродовые. Межродовые скрещивания могут иметь некоторое эволюционное значение лишь в тех случаях, когда они дают вполне плодовитых гибридов. Обычно же плодовитость межродовых гибридов более или менее нарушена и иногда ограничена одним полом. В последнем случае они если и скрещиваются, то преимущественно с тем или другим из исходных видов, что должно вести к постепенной утрате ими гибридных признаков.

Что касается предположения Гейнке (1892) о том, что некоторые из так называемых гибридов карповых рыб на самом деле представляют собой остатки вымирающих промежуточных форм между близкородственными видами, то в пользу этого мы не имеем никаких данных. Очень редкие случаи возникновения многочисленных промежуточных гибридных популяций мы склонны считать вторичным явлением—следствием резких изменений в условиях существования исходных видов, ведущих к нару-

шению видовой изоляции (той или иной формы изоляции), которая ранее препятствовала свободному скрещиванию.

Говоря об эволюционном значении межвидовой гибридизации рыб, мы имеем в виду не столько возможность образования новых гибридных видов, сколько то, что сами исходные виды, скрещиваясь между собой, давая плодовитых гибридов и скрещиваясь с последними, становятся вследствие этого более изменчивыми, и это может оказывать некоторое влияние на их эволюцию. Правда, в большинстве случаев в естественных межвидовых скрещиваниях принимают участие столь немногочисленные особи, что это влияние ничтожно. Но в отдельных случаях гибридизация в природе может приобретать массовый характер, — тогда ее эволюционное значение становится более ясно выраженным.

## VI. О ПРИМЕНЕНИИ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ В РЫБОВОДСТВЕ

Метод отдаленной гибридизации рыб является, несомненно, одним из перспективных, хотя и мало разработанных методов рыбоводства.

Техника гибридизации рыб сравнительно несложна в связи с возможностью получения многочисленного потомства путем искусственного оплодотворения икры. Тем не менее применению гибридизации в рыбоводстве пока еще не уделяется достаточного внимания. Только этим и объясняется тот факт, что до последнего времени наши промысловые рыбы оставались менее исследованными в этом отношении, чем, например, некоторые сельскохозяйственные млекопитающие.

Что касается близкородственной гибридизации рыб, то рядом опытов, проведенных в наших крупных рыбодельных хозяйствах, доказана эффективность скрещивания культурного карпа с диким сазаном (Кирпичников и Балкашина, 1935; Кирпичников, Михайлов и Головинская, 1936; Савельев, 1939). Хозяйственная ценность гибрида карпо-сазана основана на его особенностях, обусловленных гетерозисом, и прежде всего на ускоренном росте сеголеток, обеспечивающем успешность зимовки. Опыты, проведенные в 1934—1935 гг. в Никольском рыбсовхозе (Ленинградская область) показали, что в благоприятных условиях гибриды превзошли карпа по весу на 37%, а в неблагоприятных условиях различие доходило даже до 110%. Сеголетки гибрида дали рекордно низкий для северного карповодства отход: в среднем по всему рыбсовхозу — 1,4%, тогда как в тех же условиях сеголетки карпа дали 24,8% отхода (Савельев). Эти опыты значительно приблизили нас к разрешению проблемы продвижения карповодства в северные районы СССР.

Более отдаленные (межвидовые и межродовые) скрещивания также представляют значительный интерес не только в теоретическом, но и в практическом отношении.

Понятно, что прежде чем применять метод отдаленной гибридизации в рыбоводной практике, необходимо знать, при каких скрещиваниях можно рассчитывать на получение жизнеспособных гибридов, какие из последних плодовиты и какие бесплодны, какое из реципрокных скрещиваний дает более ценное потомство, как отличаются гибриды от исходных видов по скорости роста, выносливости, степени приспособляемости, качеству мяса и проч.

На основании наших исследований можно сказать, что подобные вопросы для ряда хозяйственно ценных гибридов в значительной мере изучены; установлены и некоторые общие морфобиологические закономерности гибридизации рыб. Обосновано положение о том, что внутривидовые гибриды, в отличие от многих межродовых, как правило, вполне плодовиты и, следовательно, им надо отдать предпочтение при постановке скрещиваний в целях выведения новых форм селекционным путем. При выборе того или другого из реципрокных скрещиваний для получения более ценного потомства следует руководствоваться возможностью матроклинии.

Теоретические знания советских ученых в области гибридизации рыб достигли уже такого уровня, что на очередь встает необходимость шире проверять и применять их в практике. Прудовым хозяйствам прежде всего надо рекомендовать промышленное выращивание некоторых гибридов как товарной продукции. Наиболее испытанным и сравнительно легко получаемым является карпо-карась, ценность которого обусловлена гетерозисом. Целесообразность постановки опытов выращивания карпо-карася в прудах неоднократно указывалась в нашей рыбохозяйственной литературе. Так, например, Алеев (1932) отмечал необходимость заняться созданием новой формы рыб, «по скорости роста приближающейся к карпу, а по выносливости — к карасю» как объекта выращивания, особенно, в неспускных прудах, где после облова часть карпа остается и обычно зимой погибает. По словам Елеонского (1932), «прудовому хозяйству СССР следует путем широкого опыта испытать хозяйственные свойства карпо-карася». Что касается практического изучения карпо-карася как объекта прудового хозяйства, то в этом отношении сделаны лишь первые шаги, которые дали вполне положительные результаты.

Впервые нами были проведены исследования карпо-карася в условиях прудового хозяйства, в результате чего установлено, что гибрид отличается не только быстрым ростом и выносливостью, но и повышенной жирностью и хорошим вкусом (Николюкин, 1937, 1938). Существующие границы прудового рыбоводства могут быть расширены в северные районы нашей страны за

счет выращивания карпо-карася, отличающегося от карпа большей зимостойкостью. На это указывает и Суворов (1950). Кроме того, гибрид не является абсолютно бесплодным: обнаружены единичные плодовые экземпляры, что открывает возможность восстановления полной плодовитости в потомстве от возвратных скрещиваний. Полученное нами потомство от возвратного скрещивания гибрида с карпом превзошло по скорости роста карпа. Карпо-карась, несомненно, представляет интерес как объект промышленного выращивания, особенно для неспускных водоемов с неблагоприятным гидрохимическим режимом, непригодных для карповодства.

В опыте Мовчана (1948), поставленном в рыбопитомнике «Совки», карпо-карась уже в первом поколении достиг такого веса, которого, судя по результатам наших опытов, нельзя было ожидать. В то время как двухлетки карпа весили в среднем 300 г, двухлетки гибрида, при совместном выращивании тех и других, — 430 г. Это объясняется, вероятно, тем, что в данном опыте была применена очень уплотненная посадка в один пруд мальков и годовиков карпа с годовиками карпо-карася, что и отразилось неблагоприятно на индивидуальном приросте, причем в большей степени это сказалось на карпе, чем на гибриде, вследствие повышенной приспособляемости последнего. Следовательно, гибрид при уплотненных посадках может конкурировать с карпом не только по жизнестойкости, но даже и по скорости роста. На основании биохимических анализов автор устанавливает также, что питательная ценность гибрида, в сравнении с карпом, при выращивании в одинаковых условиях, должна быть в полтора раза выше, и приходит к заключению, что перспективность работы с этим гибридом очевидна.

Опыт Мовчана по выращиванию этого гибрида, несомненно, представляет немалый практический интерес, но, к сожалению, был проведен лишь попутно с выращиванием карпа, которому и посвящена монография автора. В связи с этим в работе отсутствует ряд интересных данных по карпо-карасю: нет характеристики производителей, от которых получен гибрид, не описана техника его выведения и выращивания до годового возраста, не указано количество годовиков гибрида, посаженных в пруд.

Кроме карпо-карася, и некоторые другие межродовые гибриды карповых рыб, вероятно, могут быть выгодно использованы в прудовом хозяйстве. Интересно, например, скрещивание карпа с линем, которое, судя по результатам наших опытов и по неопубликованным данным А. И. Куземы, дает жизнеспособного гибрида, а также скрещивание карпа с золотой рыбкой.

В рыбхозах дельты Волги следовало бы поставить опыты по выяснению хозяйственной эффективности некоторых внутривидовых скрещиваний карповых рыб, например, воблы с кутумом, в целях получения формы, более рослой, чем вобла.

Метод отдаленной гибридизации должен сыграть немаловажную роль и в осетроводстве.

Наши недавно начатые опыты внутривидовых скрещиваний осетровых рыб уже позволяют сделать некоторые выводы практического характера.

Гибрид осетр ♀ × стерлядь ♂ может быть рекомендован для промышленного выращивания в прудах в целях получения товарной высококачественной рыбы за 2—3 вегетационных периода. Выращивание этого гибрида обещает быть очень выгодным, поскольку он растет значительно быстрее, чем стерлядь (при совместной посадке в пруд). По нашим наблюдениям и опытам, этот гибрид плодовит, а по сроку достижения половозрелости значительно более близок к стерляди, чем к осетру. Не лишено вероятия предположение, что гибрид, в силу своей большей пластичности, окажется, в отличие от стерляди, способным давать потомство в прудах, а это позволило бы вывести путем селекции новую пресноводную быстрорастущую форму осетровых рыб. Благодаря повышенной приспособляемости такая форма могла бы служить не только для разведения в культурных рыбопитомниках наряду с карпом, но и для заселения водохранилищ и других создаваемых в настоящее время многочисленных водоемов.

Считаю не лишним сделать несколько замечаний о технике практического применения гибридизации рыб.

Искусственное оплодотворение икры и инкубация ее в рыбоводных аппаратах — основной способ получения гибридного потомства, который позволяет проводить наблюдения и уход за развивающейся икрой, учитывать количество жизнеспособной молоди и выдерживать ее до желательной стадии развития. Только в крайних случаях можно прибегать к посадке производителей в пруд на нерест, так как этот способ не гарантирует получения потомства. При этом производители должны быть подобраны по размерам: например, самку карпа малого размера следует сажать с крупными самцами карася. В связи с тем, что сроки созревания половых продуктов у скрещиваемых видов нередко лишь немного не совпадают, мы на основе нашего опыта рекомендуем широко применять искусственную гибридизацию производителей, а при скрещиваниях в целях акклиматизации, когда исходные виды отдалены друг от друга географически, следует прибегать к транспортировке спермы.

Надо, однако, помнить, что гибридизация сама по себе не имеет решающего значения в деле выведения новых ценных пород рыб, как и других организмов. Лысенко (1949) подчеркивает, что «хорошие сорта растений, а также хорошие породы животных в практике всегда создавались и создаются только при условии хорошей агротехники, хорошей зоотехнии». Для успеха дела необходимо обеспечить гибриднему потомству такие условия внеш-

ней среды, которые способствовали бы закреплению и дальнейшему развитию его хозяйственно ценных особенностей. В частности, потомство от скрещивания осетра со стерлядью следует культивировать в специально-мелиорированных удобренных прудах высокой «кормности» и благоприятного гидрохимического режима с тем, чтобы получать возможно более быстро растущих и хорошо упитанных гибридов. Без такого содержания нельзя рассчитывать на получение потомства от гибридов.

Метод гибридизации должен найти широкое применение и в деле искусственного воспроизводства запасов рыб. Как известно, одной из наиболее слабых сторон рыборазведения в естественных водоемах является недостаточность учета его результатов. Если же выпускать в водоемы молодь не только чистых видов, но и гибридную в определенном численном соотношении, то это даст возможность судить об эффективности рыбоводных мероприятий по количеству вылавливаемых гибридов, достигших того или иного возраста. Евтюхин (1933) в этих целях, а также и в целях получения товарной гибридной продукции, считает даже обязательным применение гибридизации в тех случаях, когда на рыбоводном пункте имеются икраные самки, но нет самцов того же вида со зрелой спермой, или наоборот. Однако при проведении этих мероприятий необходимо располагать точными данными о том, при каких скрещиваниях можно рассчитывать на получение вполне жизнеспособного потомства, иначе работа может оказаться безрезультатной. Кроме того, надо иметь в виду, что эти мероприятия могут сказаться и отрицательно на рыбном населении того или другого водоема. Мы знаем, что в естественных условиях межвидовые скрещивания рыб происходят обычно очень редко и потому не оказывают сколько-нибудь заметного влияния на исходные виды. Но если практиковать такие скрещивания систематически из года в год, то это может привести к значительному увеличению количества гибридов. Разводя таким путем, например, карповых межродовых гибридов, самки которых, как мы установили, нередко плодовиты, надо учитывать и возможность многочисленных повторных возвратных скрещиваний, которые могут постепенно «расшатывать» наследственную основу исходных видов. Последнее нельзя признать полезным, если подобные мероприятия не проводятся планомерно. Искусственные межвидовые скрещивания должны производиться по определенному, строго продуманному плану. Только при этом условии мы сможем правильно повлиять на процесс формообразования у рыб, направляя его на осуществление тех или иных рыбохозяйственных задач.

С постройкой мощных плотин и гидростанций на Волге и других реках резко изменятся условия существования и размножения рыб, особенно проходных, и это выдвигает перед ихтиологами ряд

новых задач (Кожин и Никольский, 1951). В связи с этим возникает и задача преобразования некоторой части проходных рыб в пресноводные, приспособленные к существованию в верхнем бьефе плотины при полном отрыве от морских нагульных пастбищ. Важную роль должен сыграть здесь метод межвидовых скрещиваний в сочетании с направленным воздействием среды на гибридное потомство.

Не следует, однако, забывать, что гибриды от скрещивания видов, обитающих в водоемах одного и того же ареала, вследствие своего промежуточного характера могут оказаться (несмотря на повышенную пластичность) менее приспособленными к существованию в тех же водоемах, чем исторически сложившиеся здесь исходные виды, и подвергаться элиминации в силу естественного отбора. Поэтому более интересны скрещивания географически отдаленных видов, приспособленных к резко различным условиям (климатическим, экологическим) существования, например, межвидовые скрещивания некоторых дальневосточных карповых рыб с европейскими. И. В. Мичурин, достигший исключительно ценных результатов применения скрещиваний географически отдаленных форм растений, пришел к заключению, что «все гибриды, полученные от скрещивания двух различных видов или двух разновидностей одного вида, но далекие между собой по своим местам родины, всегда обладают самой сильной способностью приспособляться к условиям жизни в новой местности» (Соч., т. I, 1948).

Отсюда вытекает немаловажное значение применения гибридизации и в акклиматизационных целях. Надо сказать, что из многочисленных попыток акклиматизации рыб только немногие увенчались успехом. Причина этого заключается в том, что до последнего времени в большинстве экспериментов стремились лишь расширить ареал акклиматизируемых видов, ошибочно полагая, что переселенцы сохраняют в новой среде обитания свои прежние полезные особенности. Между тем, необходимо перейти к мичуринскому методу акклиматизации, существенным моментом которого является преобразование природы переселяемого вида в соответствии с условиями среды нового ареала (Карпевич, 1948; Гербильский, 1950; Черфас, 1950). В этих целях и интересно использовать повышенную пластичность и гетерозис гибридов.

Как известно, для акклиматизации осетровых рыб определенный интерес представляет бассейн Арала. Попытки акклиматизировать здесь севрюгу не дали ожидаемых результатов, и попрежнему единственным промысловым представителем рода *Acipenser* в этом бассейне является шип, причем запасы его истощены. В связи с этим встает вопрос о возможном положительном эффекте скрещивания его с другими видами этого рода, которые через гибридизацию могут быть ус-

пешнее интродуцированы в бассейн Арала. Одним из интересных опытов может быть скрещивание шипа с осетром и в дальнейшем — возвратное скрещивание гибрида с осетром для выведения новой формы осетра, приспособленной к условиям Арала. С этой же точки зрения заслуживают изучения и другие межвидовые гибриды осетровых рыб. Если способность гибрида осетр × стерлядь к размножению в пресных водах будет вполне доказана, то акклиматизация его в верхнем бьефе Тахиаташской плотины на реке Аму-Дарье должна быть не менее эффективной, чем рекомендуемое Никольским (1950) вселение сюда стерляди.

Гибриды рыб иногда представляют хозяйственную ценность сами по себе, как объекты для промышленного выращивания. В ряде же других случаев их следует расценивать только как переходные формы и исходный материал для создания новых форм. При этом к гибридизации целесообразно прибегать особенно в тех случаях, когда в результате деятельности человека резко изменяются условия существования, к которым исторически приспособились исходные виды, иначе говоря, когда требуется получить организмы с «расшатанной» наследственностью, у которых «ликвидирован их консерватизм, ослаблена их избирательность к условиям внешней среды» (Лысенко, 1949).

Вопрос о значении метода гибридизации в рыбоводстве следует рассматривать в свете разработанного академиком Т. Д. Лысенко диалектико-материалистического учения о жизненности организмов, широко применяемого в растениеводстве и животноводстве. Жизненность обуславливается противоречивостью живого тела. При половом размножении противоречие возникает вследствие объединения в процессе оплодотворения двух относительно разных половых клеток. «Степень жизненности в пределах вида зависит от степени различия объединяющихся при оплодотворении половых элементов-зачатков» (Лысенко, 1949а). Поэтому жизненность повышается при межсортовых и межпородных скрещиваниях. Это относится и к тем из межвидовых скрещиваний рыб, которые дают жизнестойких и вполне плодотворных гибридов. Гетерозис (по жизнестойкости, по росту и пр.) у гибридов далеко не всегда сопровождается общим повышением жизненности, поскольку нередко нарушается их плодовитость, например, у карпо-карася.

Мы уже располагаем некоторыми знаниями по морфологии, систематике, биологии, а также и в отношении хозяйственной ценности гибридов рыб, но предстоит еще большая и многообещающая работа по применению метода гибридизации в целях направленного изменения природы рыб.

В то время как в капиталистических странах, особенно в Америке, в последние десятилетия усилия буржуазных генетиков были направлены на разработку лженаучного менделизма-морга-

низма, совершенно бесплодного для практики, в нашей стране неуклонно и успешно разворачивались исследования по отдаленной гибридизации, причем первый, кто поставил эти исследования в громадных масштабах на высоком теоретическом уровне и в теснейшей увязке с сельскохозяйственной практикой, был И. В. Мичурин — ученый-новатор, смелый преобразователь природы. «При вмешательстве человека — писал он — является возможным вынудить каждую форму животного или растения более быстро изменяться и притом в сторону, желательную человеку» (Мичурин, Соч., т. IV).

Нет сомнения, что мичуринское учение об отдаленной гибридизации будет плодотворно развиваться в нашей стране и впредь, открывая еще более широкие возможности преобразования живой природы и внося новые ценные вклады в дело осуществления грандиозных задач, поставленных перед советскими биологами великой сталинской эпохой.

## Р Е З Ю М Е

1. Внимание исследователей отдаленной гибридизации рыб привлекали преимущественно вопросы цитологии оплодотворения, раннего эмбриогенеза, наследования эмбриональных признаков у гибридов, а также проблема истинной или ложной гибридизации при «гетерогенных» скрещиваниях, причем изучались большей частью нежизнеспособные гибриды. Что же касается жизнеспособных, то они, за исключением сем. *Poeciliidae* и сем. *Centrarchidae*, оставались вне поля зрения большинства гибридизаторов рыб. Изучение морфологии и систематики, а также биологических особенностей и хозяйственной ценности гибридов составляло основную часть нашей задачи.

2. Объектом нашего исследования служили главным образом искусственно выводимые, а отчасти и природные, межвидовые гибриды костистых рыб бассейна верхнего Дона и осетровых рыб нижней Волги. Только в некоторых случаях эксперименты проводились исключительно в лабораторных условиях, чаще же использовались рыбоводные аппараты, а иногда и опытные пруды, что давало возможность получать гибридов в больших количествах и выращивать жизнеспособных из них в течение ряда лет до стадии вполне сформировавшихся рыбок (в отдельных случаях до половозрелости). Благодаря этому мы могли исследовать некоторых гибридов биометрически. Всего было выполнено 100 различных скрещиваний рыб (7 межвидовых, 58 межродовых, 8 возвратных, 5 тройных, 1 межгибридное и 21 межотрядное).

3. При межотрядных («гетерогенных») скрещиваниях более или менее значительная часть икры обычно остается неоплодотворенной, в отличие от межродовых и межвидовых скрещиваний, при которых оплодотворение происходит в большинстве случаев столь же полно, как и в контрольном опыте. Это не позволяет нам согласиться с мнением Менкгауза об отсутствии зависимости между степенью родства скрещиваемых видов рыб и процентом оплодотворенных икринок.

4. Эмбриональное развитие при межотрядных скрещиваниях обычно ограничивается лишь самыми ранними стадиями (дробление, гастрюляция), только в редких случаях достигает стадии сформировавшихся зародышей и еще реже стадии вылупив-

шихся личинок. Характерным для этих зародышей и личинок является их уродливость и нежизнеспособность. Только у единичных личинок, полученных от скрещивания красноперка×щука, мы наблюдали кровообращение.

5. Успешность эмбрионального развития различных «гетерогенных» гибридов неодинакова. Кроме того, обращает на себя внимание и то обстоятельство, что иногда различные части потомства от одного и того же скрещивания развиваются по-разному. При этом в некоторых случаях наиболее преуспевают в развитии, повидимому, те экземпляры, на которых отцовское наследственное влияние отражается в наименьшей степени. Отсюда возникает вопрос, не зависят ли различные результаты этих скрещиваний от различной степени влияния сперматозоида на развитие яйца вплоть до почти полного исключения этого влияния? Возможно, что одни «гетерогенные» скрещивания дают истинных, другие — ложных гибридов. Не исключена также возможность, что при некоторых скрещиваниях (например, красноперка×щука) лишь наиболее развитые экземпляры потомства являются чисто матроклинными псевдогибридами (гиногенетическими).

6. В некоторых межродовых скрещиваниях самок круглого карася подавляющее большинство икринок развивалось ненормально, давая нежизнеспособное потомство, и лишь незначительная часть последнего оказывалась жизнеспособной, но имела чисто матроклинный характер (карась×голавль, карась×красноперка). Возможно, что патологическая часть потомства представлена истинными гибридами, а жизнеспособная — псевдогибридами.

7. Гиногенез у рыб нельзя смешивать с партеногенезом, а следует рассматривать как частный случай гибридизации, при которой получается потомство с подавленными отцовскими наследственными свойствами.

8. Вопреки мнению Ньюмена о том, что успешность развития гибрида не зависит от степени родства скрещиваемых видов, мы доказываем такую зависимость. Межродовые скрещивания карповых рыб в пределах одного и того же подсемейства дают обычно жизнеспособных гибридов; наоборот, скрещивания между представителями различных подсемейств дают гибридов ограниченной жизнеспособности или совсем нежизнеспособных; более отдаленные скрещивания дают исключительно нежизнеспособное потомство. Указанной зависимостью определяется значение гибридологического метода для исследований филогенеза рыб.

9. Некоторые наши наблюдения указывают на то, что нежизнеспособность гибридов рыб может зависеть не только от степени родства скрещиваемых форм, но и от других факторов, лежащих в основе физиологии эмбрионального развития. В этом

отношении особенно интересны различия во взаимодействии между зародышем и желтком, которые, вероятно, и обуславливают различные результаты реципрокных скрещиваний, поскольку родственные отношения скрещиваемых форм здесь остаются неизменными. Нежизнеспособность одного из реципрокных гибридов при жизнеспособности другого (например, карась  $\times$  линь) объясняется, быть может, тем, что только в одном из реципрокных скрещиваний несоответствие между морфообразовательными процессами, происходящими в теле гибридного зародыша, и изменениями желтка с его материнскими свойствами достигает крайней степени. Возможно, что от подобной же причины зависит и различная успешность эмбрионального развития при реципрокных «гетерогенных» скрещиваниях таких видов, яйца которых значительно отличаются по величине (например, окунь  $\times$  щука).

10. В ряде случаев реципрокные формы гибридов как в морфологическом, так и в биологическом отношении отличаются между собой матроклинно (личиночные признаки, число лучей в  $D$  и  $A$ , формула  $I. I.$ , число позвонков, скорость роста и др.).

11. Межродовые гибриды Cyprinidae, будучи в общем промежуточными, по ряду признаков не занимают срединного положения между исходными видами, а стоят несколько ближе к тому или другому из последних. Часто в большей или меньшей степени доминируют признаки, более древние в филогенетическом отношении (наследование числа лучей в  $A$ , глоточных зубов, чешуйного покрова и пр.). В этом мы усматриваем проявление гибридного атавизма.

12. Морфологическое исследование карпо-карася подтверждает правильность мнения о большей древности карпа (сазана) по сравнению с карасем. С этой точки зрения большее сходство строения черепа карпо-карася с черепом карпа, чем карася, можно рассматривать как гибридный атавизм. Что же касается обнаруженных нами зачаточных усиков карася, то мы склонны считать их за атавистическое уклонение карася в сторону сазана, не связанное с гибридизацией этих видов.

13. Установлены следующие закономерности наследования глоточных зубов межродовыми гибридами карповых рыб: 1) Если у двух скрещиваемых видов наряду с различными формулами глоточных зубов имеются и одинаковые, то у гибридов последние преобладают. 2) При скрещивании видов, у одного из которых глоточные зубы однорядны, а у другого двурядны, гибриды по числу зубов в большинстве случаев промежуточны; однако у таких гибридов значительно преобладает двурядное расположение зубов, и это, вероятно, указывает на то, что однорядность глоточных зубов приобретена карповыми рыбами вторично.

14. Морфологическое многообразие в первом поколении гибридов рыб наблюдается далеко не всегда. Нередко межродовые

гибриды *Cyprinidae* по степени индивидуальной изменчивости не превосходят исходные виды, а некоторые из них даже, наоборот, поразительно однообразны по общему внешнему виду и особенно по отдельным признакам (число лучей в *D* у гибрида между плотвой и густерой, формула глоточных зубов, не варьирующая у гибрида карась×линь, и др.). У некоторых гибридов отмечены и новые, несвойственные родительским видам, признаки (удлинение плавников, окраска, глоточные зубы и пр.), развивающиеся, повидимому, под влиянием внешних условий.

15. Изучение гибридов, получаемых экспериментально в больших количествах, дает достоверный материал для диагностирования гибридов, встречающихся в природе, поскольку те и другие принципиальных отличий не имеют. Сводка важнейших систематических признаков у исследованных нами межвидовых гибридов карповых рыб дана в виде определительной таблицы. В потомстве от скрещиваний близких родов (например, густера×лещ, плотва×лещ) могут попадаться единичные особи, которые по всем основным систематическим признакам почти или даже совсем не отличаются от того или другого исходного вида.

16. Некоторые из полученных нами жизнеспособных гибридов являются совершенно новыми, поскольку они выведены впервые и не найдены, а, возможно, и не встречаются в природе. Сюда относятся: плотва×лещ Данилевского, плотва×линь, плотва×подуст, красноперка×линь, уклея×линь и др. Возможность экспериментального получения таких гибридов указывает на то, что естественной гибридизацией далеко не достигнуты ее пределы.

17. У жизнеспособных гибридов мы, как правило, наблюдали гетерозис (выносливость, ускоренный рост, ранняя половозрелость, яркость окраски). Гетерозис, судя по литературным и нашим данным, широко распространен среди гибридов рыб и, видимо, представляет собой закономерное явление.

18. У гибрида между карпом и карасем мы констатировали значительное преобладание самцов над самками. Получены некоторые указания в пользу того, что карпо-карась (по крайней мере, его самцы) достигает половозрелости в более раннем возрасте, чем исходные виды. У этого же гибрида обнаружены ненормальности строения половых желез (асимметрия, недоразвитие) и даже случай явно выраженного гермафродитизма.

19. Межвидовые (внутриродовые) гибриды рыб, надо полагать, в значительном большинстве случаев вполне плодовиты, на что указывает ряд литературных данных, а также и установленная нами возможность получения жизнеспособного потомства от возвратных скрещиваний гибридов стрелядь×севрюга и стерлядь×осетр. Что же касается межродовых гибридов карповых рыб, то, вероятно, самки многих из них также вполне плодовиты, что подтверждается нашими экспериментами. Это относится особенно к гибридам между близкородственными родами. Однако

карпо-карась в этом отношении занимает особое положение, поскольку плодотворные самки его встречаются, повидимому, лишь как исключение. В значительно большей степени нарушена плодотворность самцов межродовых гибридов карповых рыб: здесь, надо полагать, имеется ряд переходов от стерильности одних гибридов к частичной, а может быть и полной плодотворности других.

20. В результате возвратных и тройных скрещиваний карповых рыб мы в некоторых случаях получали повышенное количество патологических эмбрионов и личинок, что могло зависеть от неблагоприятных условий опытов; тем не менее, в ряде опытов удалось вывести и многочисленных жизнеспособных мальков. В морфологическом отношении они являются промежуточными между гибридом  $F_1$  и участвующим в скрещивании чистым видом. По среднему числу разветвленных лучей в  $A$  гибриды  $F_b$  и тройные, как правило, занимают не серединное положение между скрещенными формами, а более или менее уклоняются в сторону той из них, которая имеет меньшее число этих лучей (гибридный атавизм). Изменчивость этого признака у гибридов  $F_b$  и тройных не повышена по сравнению с гибридами  $F_1$ , и во всяком случае не может быть и речи о расщеплении по менделевской схеме. Но в  $F_b$  внутривидовых гибридов осетровых рыб наблюдается повышенная вариабильность по ряду признаков.

21. По общему характеру наследственности межродовые гибриды рыб (как  $F_1$ , так и  $F_b$ ) не отличаются от межвидовых (внутривидовых) гибридов, а последние также сходны с межрасовыми гибридами. Нельзя признать основательными утверждения некоторых авторов о том, что межвидовые (внутривидовые и более отдаленные) гибриды по специфическому для них типу наследования принципиально отличаются от внутривидовых.

22. Среди исследованных нами гибридов  $F_b$  и тройных встречаются экземпляры, неотличимые по важнейшим систематическим признакам (число лучей в  $D$  и  $A$ , глоточные зубы, формула  $I. I.$ , число позвонков) от чистого вида или гибрида  $F_1$ , участвовавших в скрещивании. Отсюда весьма вероятно, что и в природе среди рыб, обычно принимаемых за чистые виды или за  $F_1$ , могут попадаться и гибриды от возвратных и даже тройных скрещиваний.

23. Что касается влияния скрещиваний на эволюционные изменения исходных видов, то, за исключением редких случаев массовой гибридизации, оно очень незначительно. Чем крупнее таксономические различия между скрещивающимися видами, тем это влияние ограничено в большей степени, и наоборот: межвидовые (внутривидовые) скрещивания могут иметь в этом отношении большее значение, чем межродовые, так как первые чаще дают плодотворные гибриды, чем последние. Однако, поскольку в некоторых семействах рыб (например, Cyprinidae) различные роды в меньшей степени изолированы географически, чем виды,

постольку в природе мы чаще находим межродовых, чем внутриродовых гибридов, тем более, что последних труднее диагностировать.

24. Как в эволюции, так и в селекции рыб гибридизация может иметь тем большее значение, чем меньше нарушается плодовитость гибридного потомства. Гибриды от скрещивания различных подвидов или рас (например, карпа), как правило, вполне плодовиты и поэтому наиболее интересны не только в смысле возможности выгодного использования гетерозиса в их первом поколении, но и выведения новых константных форм путем селекции. С этой же точки зрения могут представить большой практический интерес и некоторые межвидовые (внутриродовые) скрещивания, поскольку и здесь можно рассчитывать на получение плодовитых гибридов.

25. Из внутриродовых гибридов прежде всего заслуживает дальнейшего опытного изучения гибрид между осетром и стерлядью как объект промышленного выращивания в прудах и других пресных водоемах, а также и как исходная форма для селекционного выведения новой пресноводной породы осетровых рыб. В последнем случае гибридизация сама по себе еще не гарантирует успеха дела: она может дать определенный хозяйственный эффект только при содержании гибридов в условиях, благоприятствующих развитию и наследственному закреплению у них желательных особенностей, т. е. в специально мелиорированных высококормных водоемах, в которых можно получать быстрорастущих упитанных гибридов, способных производить новое потомство. Вместе с тем очень интересно применение гибридизации осетра со стерлядью и в целях акклиматизации осетровых.

26. Что же касается межродовых гибридов, то селекционная работа с ними связана с большими трудностями, а иногда и невозможна, вследствие того, что плодовитость их чаще всего более или менее нарушена. Но даже и совершенно бесплодные гибриды не лишены практического значения, поскольку можно выгодно использовать гетерозис в первом поколении. В этом отношении среди исследованных гибридов немалый интерес представляет карпо-карась. Как показали наши опыты в условиях прудового хозяйства, повышенная жизнестойкость и неплохой рост этого гибрида позволяют рекомендовать его для промышленного выращивания, особенно в водоемах с неблагоприятным гидрохимическим режимом, в которых карп не выживает.

27. Результаты, достигнутые в области экспериментального исследования отдаленной гибридизации рыб, должны быть использованы для дальнейшей разработки метода гибридизации в сочетании с воздействием внешних условий в целях выведения новых ценных пород рыб, что приобретает особенно важное значение в связи с осуществлением великого сталинского плана преобразования природы.

## ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Алеев В. 1932. Гибрид карася и карпа как объект для заморных водоемов. За соц. рыbn. хозяйство, № 5—6.
- Аристовская Г. В., Лукин А. В., Муратова Р. Х. и Штейнфельд А. Л. 1948. Осетр средней Волги. Тр. Татарск. отд. ВНИОРХ, вып. 3.
- Астауров Б. Л. 1940. Искусственный партеногенез у тутового шелкопряда. Изд. Акад. Наук СССР.
- Безрукова Е. А. 1939. Подуст (*Chondrostoma nasus*) р. Дон. Бюлл. биол. станции Воронежск. гос. пединститута, 1.
- Белинг Д. Е. 1926. Мишанець чорнухи та густери — *Scardinius erythrophthalmus* (L.) × *Blicca bjoerkna* (L.) — з р. Унави. Зап. Киев. ветер.-зоотехн. инст., IV.
- Белинг Д. Е. 1928. До характеристики рыбного населения держзаповидника „Конча-Заспа“. Збир. праць держ. рыbn. заповідн. конча-Заспа, 1.
- Берг Л. С. 1911. Фауна России. Рыбы, 1.
- Берг Л. С. 1912 и 1914. Фауна России. Рыбы, III, вып. 1 и 2.
- Берг Л. С. 1933. Фауна СССР. Рыбы, III, вып. 3.
- Берг Л. С. 1949. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. Тр. Зоол. инст. Акад. Наук СССР, V, вып. 2.
- Берг Л. С. 1947. Об „однополем“ размножении у карасей. Вестн. Ленингр. университета, № 7.
- Берг Л. С. 1948—1949. Рыбы пресных вод СССР, ч. I и II.
- Бизяев И. Н. 1949. Опыт выращивания осетрово-севрюжких гибридов в пруду. Рыbn. хоз., № 10.
- Борзенко М. П. 1926. Материалы по биологии сазана. Изв. Бакинск. ихтиол. лабор., II, вып. 1.
- Борисов П. Г. 1923. Рыбы реки Лены. Тр. Якутск. ком. Акад. Наук СС. Р., IX.
- Букирев А. И. 1948. К изучению гибридов карповых рыб. Зоол. журн., XXVII, вып. 2.
- Васильев Л. И. 1950. Ихтиофауна рыбного водохранилища и задачи рыбного хозяйства в нем. Рыbn. хоз., № 6.
- Васнецов В. В. 1936. Пути филогенетических исследований костистых рыб. Изв. Акад. Наук СССР. Сер. биол., № 5.
- Васнецов В. В. 1939. Эволюция глоточных зубов карповых рыб. Сборн. памяти акад. А. Н. Северцова, 1.
- Васнецов В. В. 1946. Дивергенция и адаптация в онтогенезе. Зоол. журн., XXV, вып. 3.
- Великохатко Ф. Д. 1930. Про гибрида *Scardinius erythrophthalmus* × *Alburnus alburnus*. Зап. Нежин. инст. нар. образ., X.
- Гадд Г. Г. 1917. Карповое прудовое хозяйство. Киев.
- Гербильский Н. Л. 1950. Новый этап в истории отечественного рыбоводства и задачи науки. Вестн. Ленингр. ун-ва, № 8.

Головинская К. А. и Ромашов Д. Д. 1947. Исследование по гниогенезу у серебряного карася. Тр. Всер. инст. пруд. рыбн. хоз., IV.

Гриб А. В. 1930. О глоточных зубах у карповых рыб. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., LX, вып. 2.

Гримм О. А. 1881. Заметка о скрещивании рыб. Тр. С.-Петербур. общ. естествоисп., XII, вып. 1.

Дарвин Ч. 1939. Происхождение видов путем естественного отбора. Сочинения, т. III. Изд. Ак. Наук СССР.

Державин А. Н. 1926. Рыбы реки Кара-су. Изв. Бакин. ихт. лабор., II, вып. 1.

Державин А. Н. 1947. Воспроизводство запасов осетровых рыб. Баку.

Детлаф Т. А. и Гинзбург А. С. 1950. Случай партеногенетического дробления неовулировавших яйцеклеток в яичнике у севрюги. Докл. Акад. Наук СССР, LXXII, № 2.

Детлаф Т. А. и Гинзбург А. С. 1951. Партеногенетическое развитие как одна из причин гибели икры севрюги. Докл. Акад. Наук СССР, LXXVI, № 6.

Дрягин П. А. 1933. Рыбы 102 озер Ленинградской области. Изв. инст. озерн. и речн. рыбн. хоз., XV.

Дрягин П. А. 1933а. Рыбы бассейна реки Вятки от гор Вятки до р. Летки. Тр. Вятск. н.-и. инст. краеведения, VI.

Дрягин П. А. 1936. Помеси сиговых рыб реки Колымы. Тр. Зоол. инст. Акад. Наук СССР, III.

Дрягин П. А. 1948. О некоторых морфологических и биологических отличиях осетра, обитающего в реках Якутии, от сибирского осетра — *Acipenser baeri* Brandt. Зоол. журн., XXVII, вып. 6.

Евтюхин А. Б. 1933. Искусственное разведение карповых, окуневых, осетровых и лососевых рыб. М.—Л.

Егерман Ф. Ф. 1926. Материалы по ихтиофауне Кучурганского лимана (бассейна р. Днестра) по сборам 1922—1925 гг. Тр. Черн.-Азов. научно-пром. опытн. станции, II, вып. 1.

Елеонский А. Н. 1932. Основы рыбоводства. М.

Жегалов С. И. 1930. Введение в селекцию сельскохозяйственных растений. М.—Л.

Зограф Н. Ю. 1887. Материалы к познанию организации стерляди. Изв. общ. люб. ест., антр. и этн., XLII, вып. 3.

Исаев С. И. 1948. Степогр. отчет сессии ВАСХНИЛ. М.

Карневич А. Ф. 1948. Итоги и перспективы работ по акклиматизации рыб и беспозвоночных в СССР. Зоол. журн., XXVII, № 6.

Кесслер К. 1877. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-каспийско-понтийской ихтиологической области. Тр. Арало-каспийской эксп., IV.

Кесслер К. 1878. Путешествие по Закавказскому краю в 1875 г. с зоологической целью. Тр. С.-Петербур. общ. естествоисп., VIII, прилож.

Кирпичников В. С. 1938. Гибридизация рыб и проблема гетерозиса. Изв. Акад. Наук СССР. Сер. биол., № 4.

Кирпичников В. С. 1945. Влияние условий выращивания на жизнеспособность, скорость роста и морфологию карпов различного генотипа. Докл. Акад. Наук СССР, XLVII, № 7.

Кирпичников В. С. и Балкашина Е. И. 1945. О хозяйственном использовании гибридов культурного карпа и волжского сазана. Рыбн. хоз. СССР, № 3.

Кирпичников В. С., Михайлов Ф. Н. и Головинская К. А. 1936. О производственной гибридизации карпа с сазаном. Рыбн. хоз. СССР, № 5.

Кожин Н. И. и Никольский Г. В. 1951. Задачи ихтиологии в связи с реконструкцией стока наших южных рек. Журн. общ. биол., XII, № 1.

Комаров В. Л. 1911. Учение о виде у растений. Изд. Акад. Наук СССР.

Конрадт А. Г. 1950. Методика заготовки посадочного материала при акклиматизации осетра в Ладожском озере. Вести. Ленингр. унив., № 8.

Крыжановский С. Г. 1924. О смертности личинок некоторых костистых рыб, обусловленной дефектами строения и деятельности сердца. Русск. гидробиол. журн., III, № 6—7.

Крыжановский С. Г. 1933. Органы дыхания личинок рыб и псевдобрахиия. Тр. Лаб. эвол. морф. Акад. Наук СССР, I, вып. 2.

Крыжановский С. Г. 1937. Некоторые результаты гетерогенной гибридизации рыб. Тр. Новороссийск. биол. станции, I, вып. 6.

Крыжановский С. Г. 1939. Принцип рекапитуляции и условия исторического понимания развития. Сборн. памяти акад. А. Н. Северцова, I.

Крыжановский С. Г. 1940. О значении размеров поверхности желточного мешка яиц костистых рыб для органогенеза. Зоол. журн., XIX, вып. 3.

Крыжановский С. Г. 1947. Система семейства карповых рыб (Cyprinidae). Зоол. журн., XXVI, вып. 1.

Крыжановский С. Г. 1949. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб (Cyprinoidei и Siluroidei). Тр. инст. морф. животн. Акад. Наук СССР, вып. 1.

Кузнецов И. И. 1928. Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей. Изв. Тихоокеан. научно-пром. станц., II, № 3.

Кузнецов Н. Ф. 1932. О помесях нельмы с сиговыми. Матер. к ихтиофауне басс. р. Лены. Изд. Акад. Наук СССР.

Лепешинская О. Б. 1950. Происхождение клеток из живого вещества и роль живого вещества в организме. Изд. Акад. Мед. Наук СССР.

Лысенко Т. Д. 1949. Агробиология. М.

Лысенко Т. Д. 1949а. Трехлетний план развития общественного колхозного и совхозного продуктивного животноводства и задачи сельскохозяйственной науки. Сельхозгиз.

Лысенко Т. Д. 1951. Новое в науке о биологическом виде. Философск. вопросы современ. биологии. Изд. Акад. Наук СССР.

Лукаш Б. С. 1929. Рыбы верховьев р. Камы. Тр. Вятск. н.-и. инст. краевед., V.

Лукаш Б. С. 1933. Рыбы нижнего течения р. Вятки. Тр. Вятск. н.-и. инст. краевед., VI.

Лукаш Б. С. 1939. Филогенетические соотношения между некоторыми видами карповых рыб. Учен. зап. Кировск. гос. пединститута (факульт. естеств.), вып. 1.

Меньшиков М. И. 1929. Рыбы реки Камы и ее долины в окрестностях города Перми. Изв. биол. инст. Пермск. унив., VI, вып. 8.

Меньшиков М. И. 1947. О географической изменчивости сибирского осетра — *Acipenser baeri* Brandt. Докл. Акад. Наук СССР, LV, № 4.

Меньшиков М. И. и Букирев А. И. 1934. Рыбы и рыболовство верховьев р. Камы. Тр. Биол. н.-и. инст. при Пермск. гос. унив., VI, вып. 1—2.

Мичури И. В. 1948. Сочинения, т. I, III и IV. М.

Мовчан В. А. 1948. Экологические основы интенсификации роста карпа. Изд. Акад. Наук УССР.

Никольский Г. В. 1931. Рыбы среднего и нижнего течения р. Чу. Ежегодн. зоол. муз. Акад. Наук СССР, XXXII.

Никольский Г. В. 1938. Рыбы Таджикистана. Тр. Таджикск. базы Акад. Наук СССР, VII.

Никольский Г. В. 1940. Рыбы Аральского моря. М.

Никольский Г. В. 1943. Материалы к познанию речного периода жизни аральского усача *Barbus brachycephalus* Kessler (Pisces. Cyprinidae). Зоол. журн., XXII, вып. 6.

Никольский Г. В. 1950. Строительство Главного Туркменского канала и вопросы рыбного хозяйства. Рыбн. хоз., № 12.

- Николюкин Н. И. 1945. К методике искусственного рыборазведения. Тр. Воронежск. отд. Всесоюз. н.-и. инст. пруд. рыбн. хоз-ва, 1.
- Николюкин Н. И. 1937. Межродовая гибридизация карпа. Тр. Воронежск. гос. университета, IX, вып. 2.
- Николюкин Н. И. 1938. О гибриде *Cyprinus carpio* L.  $\times$  *Carassius carassius* (L.) в сравнении с исходными видами. Изв. Воронежск. гос. пед-института, III.
- Николюкин Н. И. 1941. О глоточных зубах межродовых гибридов карповых рыб. Докл. Акад. Наук СССР, XXX, № 9.
- Николюкин Н. И. 1946. Опыты получения потомства от межродовых гибридов карповых рыб. Докл. Акад. Наук СССР, LI, № 9.
- Николюкин Н. И. 1946а. О чисто матроклинном потомстве при некоторых скрещиваниях костистых рыб. Докл. Акад. Наук СССР, LII, № 4.
- Николюкин Н. И. 1948. Межвидовые гибриды костистых рыб, их морфология и значение для систематики. Зоол. журн., XXVII, № 4.
- Николюкин Н. И. 1949. Применение метода отдаленной гибридизации в рыбоводстве. Рыбн. хоз., № 8.
- Николюкин Н. И. и Лонгинова А. М. 1930. Материалы по искусственному оплодотворению икры и развитию личинок некоторых костистых рыб. Тр. н.-и. института Воронежск. гос. университета, IV.
- Николюкин Н. И. и Тимофеева Н. А. 1950. Гибридизация осетра со стерлядью. Докл. Акад. Наук СССР, LXXI, № 5.
- Овсянников Ф. В. 1870. Об искусственном разведении стерлядей. Тр. II Съезда русск. естествоисп., Москва.
- Парамонов С. Я. 1939. Современная зоологическая систематика, ее теоретические и практические задачи. Зоол. журн., XVIII, вып. 1.
- Пеннет Р. К. 1913. Менделизм. Москва.
- Персональная Н. С. 1946. Эмбриональное развитие некоторых окуневых рыб и их гибридов. Диссертация (неопубл.).
- Правдин И. Ф. 1915. Описание некоторых форм русской плотвы. Матер. к познанию русск. рыболовства, IV, вып. 9.
- Правдин И. Ф. 1939. Руководство по изучению рыб. Л.
- Расс Т. С. 1946. Ступени онтогенеза костистых рыб (Teleostei). Зоол. журн., XXV, вып. 2.
- Розанова М. И. 1927. К познанию изменчивости и темпа роста карася некоторых водоемов Средней России. Тр. Косинск. биол. станции, вып. 6.
- Ромашов Д. Д. и Суховерхов Ф. М. 1945. Об однополых линиях серебряного карася и о возможном партеногенетическом размножении этих линий. Рукопись ВНИИПРХ.
- Рубцов Д. В. 1942. Материалы к познанию ихтиофауны бассейна верхнего Дона. Диссертация (неопубл.).
- Русский М. Д. 1894. Заметка о леще из р. Волги. Прилож. прот. Общ. ест. Казан. унив. № 146.
- Рыжков В. Л. 1938. Новейшие исследования о цитоплазматической наследственности у растений. Успехи совр. биол., VIII, вып. 3.
- Савельев В. И. 1939. О гибридизации гапараванского сазана и культурного карпа. Изв. Всесоюз. н.-и. инст. озерн. и речв. рыбн. хоз-ва, XXII.
- Северцов А. Н. 1912. Этюды по теории эволюции. Киев.
- Северцов А. Н. 1932. Эволюционное учение после Дарвина (1859—1932). Зоол. журн., XI, вып. 3—4.
- Серебровский А. С. 1935. Гибридизация животных. М.—Л.
- Солодовников С. В. 1935. Учен. зап. Харк. держ. унив., № 1.
- Строганов Н. С. 1951. Выращивание осетров в прудах Московской области. Рыбн. хоз., № 3.
- Суворов Е. К. 1950. Объекты прудового рыбоводства в климатических условиях северо-западной части СССР. Вестн. Ленингр. унив., № 8.
- Суховерхов Ф. М. 1951. Хозяйственное значение серебряного карася в прудовом рыбоводстве. Рыбн. хоз., № 4.

- Сыроватский И. Я. 1946. К познанию ихтиофауны р. Дона. Рыбн. хоз., № 9.
- Талиев Д. П. 1941. Серологический анализ рас байкальского омуля. [*Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi)]. Тр. Зоол. инст. Акад. Наук СССР, VI, вып. 4.
- Талиев Д. Н. 1949. Об „однополом“ размножении у голомянки (*Pisces, Comberoidae*). Докл. Акад. Наук СССР, LXIX, № 1.
- Тимирязев К. А. 1939. Соч., т. VI. Сельхозгиз.
- Тихий М. И. 1930. Состояние государственного рыболовства в СССР. Изв. Ихтиол. института, XI, вып. 1.
- Третьяков Д. К. 1944. Очерки по филогении рыб. Изд. Акад. Наук УССР.
- Третьяков Д. К. 1946. Систематические группы карповых. Зоол. журн., XXV, вып. 2.
- Филипченко Ю. А. 1929. Генетика. М.—Л.
- Хохлина Е. А. 1941. Опыты по гибридизации караса с карпом и сазапом. Докл. Акад. Наук СССР, XXX, № 7.
- Чаликов Б. Г. 1943. О проходных сельдях реки Волги. Зоол. журн., XXII, вып. 6.
- Чаликов Б. Г. 1944. О новом виде рода *Acipenser* из северного Каспия—*Acipenser primigenius* sp. nov. Зоол. журн., XXIII, вып. 1.
- Черфас Б. И. 1950. Рыбоводство в естественных водоемах. М.
- Шмидтов А. И. 1939. Стерлядь (*Acipenser ruthenus* L.). Уч. зап. Казан. гос. университет., т. 99, кн. 4—5.
- Юревич Н. 1931. Гибриды з родини Cyprinidae з водоим Вишицькой округи. Тр. Природничо-техничного видилу Всеукраин. Акад. Наук, № 13.
- Антипа, 1909.—Antipa Gr. Fauna ichtiologica a Romaniei, Bucuresti.
- Аппелль ф. 1894.—Appellöf A. Über einige Resultate der Kreuzbefruchtung bei Knochenfischen. Berg. Museums Aarbog.
- Баде, 1901.—Bade E. Die Mitteleuropäischen Süßwasserfische.
- Бенеке, 1884.—Benecke v. Ein Neuer Cyprinoidenbastard. Zool. Anz., VII.
- Брейдер, 1936.—Breider H. Eine Erbanalyse v. Artmerkmalen geographisch vikarierender Arten d. Gattung *Limia*. Zeitschr. ind. Abst. Ver., 71.
- Гаак, 1893.—Haak H. Bastardierung der Forelle durch den Bachsaibling. Allgem. Fischereizeitung, 18. Jahrg. Nr. 14.
- Гейер, 1937.—Geyer Fr. Bastarde zwischen Brassen (*Abramis brama* L.) und Plötze (*Leuciscus rutilus* L.) aus Seen Ostholsteins. Zool. Anz., 117.
- Гейнке, 1892.—Heincke Fr. Variabilität und Bastardbildung bei Cyprinoiden. Festschr. 70. Geburst. R. Leuckarts.
- Геккель и Кнер, 1858.—Heckel J. u. Kner R. Die Süßwasserfische der Oesterreichischen Monarchie. Leipzig.
- Гертвиг Г. и П., 1914.—Hertwig G. u. P. Kreuzungsversuche an Knochenfischen. Arch. micr. Anat., 84.
- Гертвиг, 1936.—Hertwig P. Artbastarde bei Tieren. Handb. d. Vererbungswiss., II B.
- Гершлер, 1914.—Gerschler M. W. Über alternative Vererbung bei Kreuzung von Cyprinodontiden-Gattungen. Zeitschr. ind. Abst. Ver., XII.
- Гюнтер, 1868.—Günther A. Catalogue of the Fishes, VII.
- Еккель, 1864.—Jäckel A. Die Fische Bayerns. Abhandl. des zool.-min. Vereins Regensburg, IX.
- Еккель, 1865—1870.—Jäckel A. Ichthyologisches aus meinen Tagebücher. Korr.-Bl. des zool.-min. Vereins Regensburg. XIX, XX, XXI, XXIII, XXIV.
- Еккель, 1866.—Jäckel A. *Alburnus rosenhaueri* Jäckel. Zool. Garten, VII.
- Зибольд, 1863.—Siebold C. Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig.

- Казанский, 1929.—Kasansky W. J. Die Befruchtung der Eier von *Esox lucius* durch das Sperma von Acipenseriden, Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugtieren. Zool. Anz., 86, H. 3/4.
- Казанский, 1930.—Kasansky W. J. Zur Morphologie der Hybriden von *Carassius carassius* L. × *Tinca tinca* L. Zool. Anz., 90, H. 5/6.
- Казанский, 1930a.—Kasansky W. J. Vererbung der Körpersegmentierung, Pigmentanordnung und Strahlenzahl der Flossen bei den Hybriden der Cyprinidae. Zool. Anz., 90, H. 9/12.
- Казанский, 1935.—Kasansky W. J. Parthenogenetisch entwickelte junge Karpfen. Zool. Anz., 110, H. 7/8.
- Казанский, 1937.—Kasansky W. J. Zur Morphologie der Hybriden der Cypriniden. Zool. Anz., 118, H. 5/6.
- Каммерер, 1907.—Kammerer P. Bastardierung von Flussbarsch (*Perca fluviatilis* L.) und Kaulbarsch (*Acerina cernua* L.). Roux Arch. Entw.-mech., XXIII.
- Кесслер, 1859.—Kessler K. Über die Süßwasserfische der Krym. Bull. Soc. Nat. Moskou, XXXII.
- Кнауте, 1893.—Knauth K. Zwei fortpflanzungsfähige Cyprinidenbastarde. Zool. Anz., XVI.
- Кнауте, 1895.—Knauth K. Cypriniden-Bastarde. Zool. Anz., XVIII.
- Кнауте, 1895a.—Knauth K. Einige Notizen über *Bliccopsis erythrophthalmoides* Jäck. Zool. Anz. XVIII.
- Кнауте, 1896.—Knauth K. Über Weissfischbastarde ans den Gewässern in der Nähe von Berlin. Forschungsber. biol. Stat. Plön, IV.
- Коссвиг, 1928.—Kosswig C. Über Kreuzungen zwischen den Telcostiern *Xiphophorus helleri* und *Platyopocilus maculatus*. Zeitschr. ind. Abst. Ver. 47.
- Кэндлер, 1935.—Kändler R. Über das Vorkommen von Bastarden zwischen Scholle (*Pleuronectes platessa* L.) und Flunder (*Pleuronectes flesus* L.) in der Ostsee. Rep. Conseil Expl. Mer., 94. № 3.
- Кювье и Валенсиен, 1844.—Cuvier—Valenciennes. Hist. nat. poiss., XVII.
- Лёб, 1912.—Loeb J. Heredity in heterogeneous hybrids. Journ. Morph. XXIII.
- Лейнер, 1934.—Leiner M. Die drei europäischen Stichlinge (*Gasterosteus aculeatus* L., *G. pungitius* L. und *G. spinachia* L.) und ihre Kreuzungsprodukte. Zeitschr. Morph. Ökol., XXVIII.
- Лейтнер, 1877.—Leuthner E. J. Die Mittelrheinischen Fischfauna.
- Леонардт, 1904.—Leonhardt E. Die Bastarde der deutschen Karpfenähnlichen Fische.
- Лотси, 1916.—Lotsy J. P. Evolution by means of hybridisation. Hague.
- Лютер, 1901.—Luther A. Über *Bliccopsis erythrophthalmoides* Jäckel. Meddel. Soc. fauna fl. fenn., XXVII.
- Матсуи, 1931.—Matsui Y. Genetical studies of fresh water Fish. 2. On the Hybrid of *Cyprinus carpio* L. and *Carassius carassius* (L.) (*auratus* L.). Journ. Imper. Fish. exper. Station. Tokyo, № 2.
- Матсуи, 1933.—Matsui Y. Genetical studies of fresh water Fish. 3. On the male Sterility of Hybrids of *Cyprinus carpio* L. and *Carassius carassius* L. or its Varieties. Journ. Imper. Fish. exper. Station. Tokyo № 3.
- Мейер, 1938.—Meuer H. Investigations concerning the Reproductive Behaviour of *Mollinia* „formosa“. Journ. Genet., 35.
- Менг, 1923.—Meng Fr. Beiträge zur Kenntnis der Morphologie der Parteln einiger Fische. Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ont., 45, H. 2.
- Менкгауз, 1910.—Moenkhaus W. J. Cross-Fertilization among Fishes. Proc. Indian. Acad. Sc.
- Мика и Брейер, 1928.—Mika u. Breuer. Arbeit. Ung. Biol. Forsch.-Inst., II, Lief. 1.
- Милярде, 1894.—Millardet. L'hybridité sans croisement.

Моррис, 1911.—Morris M. The Behavior of the Chromatin in Hybrids between *Fundulus* and *Ctenolabrus*. Journ. exper. Zool., XVI.

Николюкин, 1935.—Nikoljukin N. I. Über Kreuzungsversuche an Knochenfischen. Zool. Anz., 112, H. 1<sub>12</sub>.

Ньюмен, 1914.—Newman H. H. Modes of Inheritance in Teleost Hybrids. Journ. exper. Zool., XVI.

Ньюмен, 1915.—Newman H. H. Development and Heredity in Heterogenic Teleost Hybrids. Journ. exper. Zool., XVIII.

Оттерстрём, 1923.—Otterström C. V. Ichthyologiske Notiser. IV. Bastarder mellem forskallige Karpfisk. Vidensk. Medd. fra Dansk. naturh. Forening, 76.

Паллас, 1784.—Pallas P. S. Mémoire sur la variation des animaux. Acta Acad. Sci. Imper. Petropolitanae.

Пинней, 1918.—Pinney E. A. Study of the Relation of the Behavior of the Chromatin to Development and Heredity in Teleost Hybrids. Journ. Morph., 31.

Пичман, 1934.—Pietschmann V. Eine Kreuzung zwischen Karpfen und Goldfischen aus Niederösterreich. Zool. Anz., 107.

Редеке, 1918.—Redeke H. C. Über den Bastard *Clupea alosa*—*finta* Hoek. Arch. Néerland. Zool., III.

Ригэн, 1908.—Regan C. T. The Hybrid between the Bream and the Rudd (*Abramis brama* × *Leuciscus erythrophthalmus*). Ann. Mag. Nat. Hist., (8), II.

Рубашев, 1935.—Rubashev S. F. Embryonic development of Hybrids of trout (*Salmo fario* Lac. L.) and Gwiniad (*Coregonus lavaretus* Baer Kessl.). Acta Zool. Arg. 18, H. 3.

Сели Лонгшам, 1887.—Selys Longchamps. Bull. Acad. R. Belgique, (3), XIV.

Смитт, 1895.—Smitt F. A history of Scandinavian fishes, II.

Трифопова, 1931.—Trifonowa A. Zur Frage der Parthenogenese und Hybridisation der Fische. Zool. Anz., 96, H. 7<sub>18</sub>.

Фацио, 1882.—Fatio V. Faune des vertébrés de la Suisse, IV.

Фишер, 1880.—Fischer F. Zur Karpfen-Bastard-Züchtung. Deutsch. Landw. Press. 7. Jahrg.

Фогт и Гофер, 1909.—Vogt C. u. Hofer Br. Die Süßwasserfische von Mitteleuropa, Leipzig.

Фридель, 1880.—Friedel E. Die lebenden Wassertiere auf der internationalen Fischerei-Ausstellung zu Berlin im Jahre 1880. Zool. Garten. 21. Jahrg.

Хэббс К. и Л., 1931.—Hubbs C. L. a. Hubbs L. C. Increased growth in hybrid Sunfishes. Papers Michigan Acad., XIII.

Хэббс К. и Л., 1932.—Hubbs C. L. a. Hubbs L. C. Experimental verification of natural hybridization between distinct genera of Sunfishes. Papers Michigan Acad., XV.

Хэббс К. и Л., 1932a.—Hubbs C. L. a. Hubbs L. C. Apparent parthenogenesis in nature in a form of Fish of hybrid origin. Science, 76, № 1983.

Хэббс К., 1933.—Hubbs C. L. The increased growth, predominant maleness a. apparent infertility of Hybrid Sunfishes. Papers Michigan Acad., XVII, (1932).

Хэббс К., 1940.—Hubbs C. L. Speciation of Fishes. Amer. Naturalist, LXXIV, № 752.