

А. Д. Павлов, А. С. Сафронов, А. Б. Ефимов, М. А. Ёжкин

К ВОПРОСУ ОБ ОТДАЛЁННОМ ЕСТЕСТВЕННОМ ГИНОГЕНЕЗЕ И ГИБРИДОГЕНЕЗЕ У ГИДРОБИОНТОВ

Приведён обзор российской литературы, посвящённой изучению биологии нереста и раннего эмбрионального развития рыб и других водных животных. Учтены работы известных российских специалистов, изучавших способность рыб к естественной гибридизации и гиногенезу. Для подтверждения существующих концепций предложено 34 варианта скрещивания гидробионтов разных систематических категорий. Показана возможность межклассового взаимодействия половых клеток.

Ключевые слова: естественный гиногенез, партеногенез, гибридизация, скрещивание.

Введение

Известно, что икра рыб и яйца других пойкилотермных гидробионтов после попадания во внешнюю среду (воду), даже в отсутствие мужских половых клеток, тотально активируются и развиваются до стадии гастрюляции, а по истечении данной фазы развития также тотально гибнут. При этом икра, вымётываемая самками, находится на стадии метафазы мейоза, а завершающая стадия (телофаза) этого процесса проходит уже во внешней среде. Митотическое дробление зародышевых клеток продвигается за счёт запасов эндогенной энергии, заключённой под оболочками икринок, и этот метаморфоз протекает независимо от того, прошло оплодотворение или нет [1, 2].

Согласно представлению о взаимосвязанности эколого-физиологических и энергетических процессов партеногенез неоплодотворённых яйцеклеток, гибнущих на стадии гастропора, выглядит нерационально.

В целях обоснования этого «эволюционного отклонения» в настоящее время научным сообществом выдвигается концепция естественного гиногенеза, впервые открытого у рыб при исследовании амазонской моллинезии (*Poecilia formosa* Girard) [3]. Подсчитано, что размножаться гиногенетически, с появлением однополого потомства по материнской линии, способно менее 0,5 % от числа открытых видов рыб [4].

Известно достаточно примеров естественной гибридизации рыб. В исключительных случаях у рыб возможен *завершённый* партеногенез (например, у акулы-молот). Показано, что естественный (без индукции) партеногенез, наиболее часто встречающийся у членистоногих (беспозвоночных), в редких случаях возможен у рыб, рептилий и даже птиц, и не доказан у млекопитающих [1, 2].

Партеногенез (или прямое клонирование) – способность поддержания жизни (как жизни самой в себе), возник, вероятно, раньше гиногенеза и гибридогенеза. Однако партеногенез, не являясь, возможно, тупиковой ветвью эволюции, в настоящее время менее интересен, чем естественный гиногенез и гибридизация с точки зрения экологии и межвидовых взаимоотношений.

Считается, что гиногенез, а также истинная гибридизация с последующим выходом жизнеспособного и, что ещё менее вероятно, фертильного потомства у рыб возможны только в пределах семейства и, как исключение, отряда [4].

Вода – сложная, динамичная субстанция, которая не только наполняет и поддерживает водные организмы, но и служит «открытой» средой для слияния их гамет. Известно, что большинство гидробионтов имеют наружное оплодотворение.

В связи с этим считается, что в процессе эволюции у гидробионтов, в том числе рыб, выработались защитные механизмы, позволяющие нивелировать вероятность слияния половых клеток разных видов. Можно вспомнить всем известную экологическую классификацию рыб, разделяющую их по срокам, значениям температуры и местам икромёта [5].

Следует отметить, что как диапазоны нерестовых значений температуры, так и биотопы, используемые для нереста разными видами, часто совпадают – именно эти факторы, как принято считать, приводят в конечном итоге к появлению гибридного и гиногенетического потомства [6, 7]. В числе других не менее важных предпосылок тесных межвидовых взаимоотношений

необходимо упомянуть унифицированность внешних сигнальных факторов – ферментов и гормонов половых клеток, практически одинаковые размеры сперматозоидов и микропиле даже у эволюционно отдалённых таксонов. Известна также так называемая внутривидовая и даже автономная вариация размеров половых клеток [8]. Необходимо вспомнить также о длительной способности к оплодотворению спермиями некоторых видов гидробионтов: так, у сельди выметанные спермии сохраняют поступательное движение более трёх суток, у мидий и других двустворок – до 12 [9]. Известен также порционный, растянутый во времени нерестовый период у некоторых плодовых видов, гарантирующий присутствие в воде значительного числа жизнеспособных гамет в течение длительного периода. Отметим, что самцы карася, содержащиеся в установках замкнутого водоснабжения, практически круглогодично готовы к нересту (имеют некоторое количество зрелых сперматозоидов), а завезённый на Кубу карп не только достигает половой зрелости на 7-м месяце жизни, но и нерестится в этих условиях до 6-ти раз в год.

Конечно, сходство меристических признаков или дивергенция органоидов гамет не являются единственными лимитирующими факторами их взаимодействия – не меньшее значение имеют вопросы цитогенетики (совместимость хроматид, роль полярных телец и др.) [10, 11].

Таким образом, вопросы межвидовых взаимоотношений гидробионтов, а также вопросы биологии и экологии их нереста остаются до сих пор актуальными.

В связи с вышеизложенным сотрудниками лаборатории эколого-токсикологических исследований и лаборатории аквакультуры Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) совместно был предпринят ряд попыток скрещивания различных видов рыб и других гидробионтов.

Материал и методы исследований

Работы проводились в основном в весеннее время на базе рыбоводного пункта «Таблово» Зубцовского рыбоводного завода Главрыбвода и в аквариальных комнатах ВНИРО в 2011–2016 гг.

Первоочередная цель проведения нерестовых компаний на данных площадях состояла в том, чтобы получить гетерозисных гибридов судака (*Sander lucioperca* L.) и окуня (*Perca fluviatilis* L.), в том числе реципрокных, с их последующим введением в промышленную аквакультуру. Одновременно, в ходе заготовки диких производителей судака и окуня, с учетом обилия прилова других готовых к нересту представителей частика, имелась возможность существенно расширить рыбоводные опыты.

Скрещивание рыб осуществлялось в соответствии с общепринятыми рыбоводными нормативами. Готовых к нересту самцов и самок содержали отдельно. Сильно травмированные производители выбраковывались. Плотность посадки выдерживаемых рыб в основном была ниже нормативной в 1,5–2 раза (не более 5 кг на м³).

Получение икры осуществлялось заводским способом путём стимулирования самок гонадотропными препаратами или посредством их выдерживания при нерестовых значениях температуры. Сперму от крупных рыб получали прижизненно, от мелких – путём вскрытия брюшной полости. Эякулят систематически подвергался качественной оценке (определялась степень подвижности и концентрация спермиев). Осеменение икры проводили в основном сухим способом, реже полусухим, добавляя к икре сперму, разбавленную водой. Степень оплодотворения рассчитывали путём подсчёта развивающихся икринок, прошедших стадию гастрюляции. На стадии 4-х бластомеров, ввиду скоротечности процесса и необходимости постоянной проверки выдерживаемых производителей, степень оплодотворения не рассчитывалась. Количество развивающихся икринок подсчитывалось в чашках Петри под бинокляром МБС-10. Фотографии эмбрионов были выполнены с использованием камеры DCM510. Во время инкубации икра (особенно икра окуня, соединённая перетяжками в единую сеть) периодически подвергалась противопаразитарным обработкам текстильными красителями [12].

Результаты исследований

Результаты работ представлены в таблице.

♀	♂	Результат	Примечания
Серебряный карась (<i>Carassius auratus</i> – complex)	Колюшка девятииглая (<i>Pungitius pungitius</i> L.)	Единичные уродливые гибриды	Развитие 1/2000 шт. икринок
Серебряный карась (<i>Carassius auratus</i> – complex)	Вьюн (<i>Misgurnus fossilis</i> L.)	Тотальное развитие (более 90 %)	Икра была заражена сапролегниозом. Выход свободных эмбрионов нужно подтверждать дополнительными опытами
Вьюн (<i>Misgurnus fossilis</i> L.)	Ротан (<i>Perccottus glenii</i> D.)	Догаструльный партеногенез	–
Бестер (<i>Huso huso</i> × <i>Acipenser ruthenus</i>)	Ротан (<i>Perccottus glenii</i> D.)	Догаструльный партеногенез	–
Вьюн (<i>Misgurnus fossilis</i> L.)	Серебряный карась (<i>Carassius auratus</i> – complex)	Догаструльный партеногенез	–
Серебряный карась (<i>Carassius auratus</i> – complex)	Плотва (<i>Rutilus rutilus</i> L.)	Догаструльный партеногенез	Необходимо уточнение плоидности карася
Серебряный карась (<i>Carassius auratus</i> – complex)	Окунь (<i>Perca fluviatilis</i> L.)	Догаструльный партеногенез	Необходимо уточнение плоидности карася
Серебряный карась (<i>Carassius auratus</i> – complex)	Ротан (<i>Perccottus glenii</i> D.)	Догаструльный партеногенез	Необходимо уточнение плоидности карася
Щука (<i>Esox lucius</i> L.)	Окунь (<i>Perca fluviatilis</i> L.)	Догаструльный партеногенез	–
Щука (<i>Esox lucius</i> L.)	Ёрш (<i>Gymnocephalus cernuus</i> L.)	Догаструльный партеногенез	–
Щука (<i>Esox lucius</i> L.)	Серебряный карась (<i>Carassius auratus</i> – complex)	Догаструльный партеногенез	–
Окунь (<i>Perca fluviatilis</i> L.)	Щука (<i>Esox lucius</i> L.)	Тотальное развитие (более 90 %). Гибель до вылупления	–
Окунь (<i>Perca fluviatilis</i> L.)	Ёрш (<i>Gymnocephalus cernuus</i> L.)	Тотальное развитие (более 90 %). Вылупление единичных предличинок	–
Судак (<i>Sander lucioperca</i> L.)	Окунь (<i>Perca fluviatilis</i> L.)	Догаструльный партеногенез	–
Серебряный карась (<i>Carassius auratus</i> – complex)	Беззубка (<i>Anodonta</i> Lam.)	Догаструльный партеногенез	Наблюдалось незначительное число малоподвижных спермиев
Окунь (<i>Perca fluviatilis</i> L.)	Беззубка (<i>Anodonta</i> Lam.)	Догаструльный партеногенез	Наблюдалось незначи- тельное число малоподвижных спермиев
Плотва (<i>Rutilus rutilus</i> L.)	Вьюн (<i>Misgurnus fossilis</i> L.)	Догаструльный партеногенез	Необходимо проведение дополнительных опытов
Серебряный карась (<i>Carassius auratus</i> – complex)	Дрейссена (<i>Dreissena polymorpha</i> P.)	Догаструльный партеногенез	Наблюдалось незначительное число малоподвижных спермиев
Окунь (<i>Perca fluviatilis</i> L.)	Ротан (<i>Perccottus glenii</i> D.)	Догаструльный партеногенез	–
Окунь (<i>Perca fluviatilis</i> L.)	Колюшка девятииглая (<i>Pungitius pungitius</i> L.)	Тотальное развитие (более 90 %). Вылупление единичных предличинок	–
Окунь (<i>Perca fluviatilis</i> L.)	Судак (<i>Sander lucioperca</i> L.)	Тотальное развитие (более 90 %)	Проведено более 10 повторностей. В связи с разнородностью результа- тов требуется проведение дополнительных опытов
Окунь (<i>Perca fluviatilis</i> L.)	Минога речная (<i>Lampetra fluviatilis</i> L.)	Развитие 1/100 шт. икринок	Икра была заражена сапролегниозом. Выход свободных эмбрионов нужно подтверждать до- полнительными опытами
Серебряный карась (<i>Carassius auratus</i> – complex)	Минога речная (<i>Lampetra fluviatilis</i> L.)	Развитие 1/1000 шт. икринок	Вылупление гибридных зародышей, претерпевших гибель при переходе на эндогенное питание. Необходимо исследование плоидности используемой самки
Серебряный карась (<i>Carassius auratus</i> – complex)	Золотой карась (<i>Carassius carassius</i> L.)	Тотальное развитие	–
Золотой карась (<i>Carassius carassius</i> L.)	Серебряный карась (<i>Carassius auratus</i> – complex)	Тотальное развитие	–
Серебряный карась (<i>Carassius auratus</i> – complex)	Лещ (<i>Abramis brama</i> L.)	Вылупление единичных предличинок	Икра была заражена са- пролегниозом. Выход, %, свободных эмбрионов нужно подтверждать до- полнительными опытами

Продолжение табл.

♀	♂	Результат	Примечания
Промысловая золотая рыбка	Телескоп (<i>Carassius auratus</i> – complex)	Тотальное развитие	–
Промысловая золотая рыбка	Ситцевый вуалехвост (<i>Carassius auratus</i> – complex)	Тотальное развитие	–
Серебряный карась (<i>Carassius auratus</i> – complex)	Телескоп (<i>Carassius auratus</i> – complex). Ситцевый вуалехвост (<i>Carassius auratus</i> – complex)	Тотальное развитие и 50 %-ная дивергенция	Необходимо уточнение плоидности карася
Серебряный карась (<i>Carassius auratus</i> – complex)	Гребенчатый тритон (<i>Triturus cristatus</i> Laurenti)	Догаструльный партеногенез	Сперма тритона высокого качества
Серебряный карась (<i>Carassius auratus</i> – complex)	Озёрная лягушка (<i>Pelophylax ridibundus</i> P.)	Догаструльный партеногенез	В спермиальной жидкости находилось некоторое число сперматозоидов. Спермии не активирова- лись водой. Необходимо подтверждение дополни- тельными опытами
Серебряный карась (<i>Carassius auratus</i> – complex)	Травяная лягушка (<i>Rana temporaria</i> L.)	Догаструльный партеногенез	В эякуляте находилось некоторое число сперма- тозоидов. Спермии не активировались водой. Необходимо подтвержде- ние дополнительными опытами
Щука (<i>Esox lucius</i> L.)	Судак (<i>Sander lucioperca</i> L.)	Догаструльный партеногенез	–
Плотва (<i>Rutilus rutilus</i> L.)	Серебряный карась (<i>Carassius auratus</i> – complex)	Догаструльный партеногенез	–

В основе изысканий по отдалённому скрещиванию рыб лежат труды таких российских учёных, как Н. Г. Крыжановский, Н. И. Николукин, Н. Б. Черфас, Д. Д. Ромашов, К. А. Головинская, В. П. Васильев, И. Н. Рябов и др., проводивших более 200 различных вариантов скрещиваний рыб. Получены перспективные гибриды, которые в настоящее время широко используются в рыбоводстве [13]. Сформулированы общепризнанные научные концепции о вероятности естественной гибридации при межвидовой аლოსимпатрии; о влиянии на результаты скрещивания генетических факторов (представление об этом можно получить, изучая разнообразие карриологических форм серебряного карася); о несовместимости и вариабельности органогенеза у гибридных зародышей в зависимости от условий и характера естественного нереста пробандов и т. д. [14–16].

Однако, несмотря на авторитетность вышеназванных исследователей, в настоящее время многие актуальные позиции, изложенные в их работах, как нам кажется, устарели и требуют некоторых уточнений. Например, до сих пор остаются дискуссионными важные вопросы цитогенетики, освещающие внутриклеточные процессы, происходящие в момент оплодотворения. Привлекают внимание вопросы о возможности реципрокных скрещиваний: в данных исследованиях опыты по обратному скрещиванию производителей речного окуня оказались безрезультатными (табл.). В этом случае интересен сам факт слияния гамет, или возможность проникновения головки спермия в яйцеклетку (т. е. сопоставимость клеточного материала → ширина головки спермия/диаметр микропиле). Нуждаются в подтверждении данные, описывающие ранний эмбриогенез (период морулы, бластулы) значительного числа гибридных скрещиваний. Из описания этих исследований не всегда можно понять, о чем шла речь – о тупиковом партеногенезе, затухающем на гастрале, или об имевшей место истинной гибридации. Результаты скрещиваний (карась × минога и окунь × минога), указывая на возможность межклассового взаимодействия половых клеток, говорят о необходимости дальнейших исследований по отдалённому гиногенезу (рис. 1–3).



Рис. 1. Личинка карась × речная минога
(8 суток после вылупления)

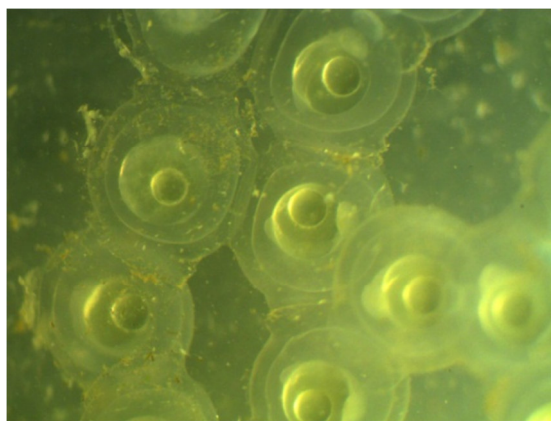


Рис. 2. Эмбрионы окунь × девятииглая колюшка

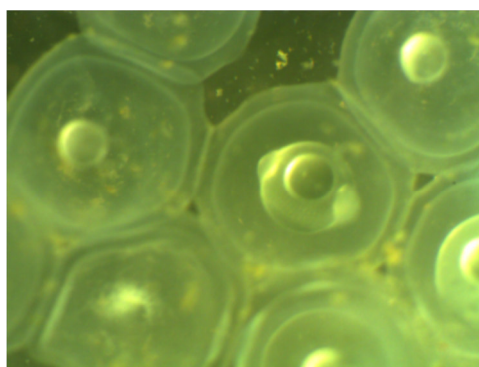


Рис. 3. Эмбрион окунь × речная минога

Необходимо упомянуть личное сообщение заслуженного работника рыбного хозяйства, главного рыбовода Александровского осетрового рыболовного завода (Астраханская область) Л. Ф. Рудомёткина – на базе этого хозяйства проведён успешный опыт по осеменению икры волжского сазана спермой русского осетра, в результате которого было получено значительное количество гиногенетической молоди сазана.

В то же время необходимо отметить, что некоторые гиногенетические формы рыб размножаются исключительно по материнской линии. Например, промысловые золотые рыбки, описанные С. Б. Подушкой, дают в искусственных условиях гиногенетическое потомство промысловых золотых рыбок, «отвечая» на самцов золотых рыбок разных пород (очень близких таксономически). В аквариальных комнатах ВНИРО, например, в конце августа – сентябре 2016 г. было получено несколько сотен молоди характерного фенотипа [17, 18].

В экспериментальных скрещиваниях в качестве контроля при инкубации неоднократно использовалась неосеменённая икра. Во всех случаях при этом наблюдался тотальный *догастральный партеногенез*. Эксперименты проводились в нескольких повторностях на икре щуки, окуня, серебряного и золотого карася, вьюна, судака, речной миноги, бестера, плотвы, промысловой золотой рыбки. Было проведено несколько попыток проинкубировать неосеменённую икру серебряного карася и бестера с использованием метода температурной индукции. В результате развитие икры (во всех повторностях) затормозилось на стадии гастрюляции.

Заключение

В настоящее время кажется естественным, что вероятность нереста полиплоидных или способных к гиногенезу гидробионтов с другими видами крайне мала. Мала и вероятность появления исключительно моногамной популяции в обширных и, тем более, сообщающихся биотопах. Напротив, скорее, это возможно только в изолированных мезокосмах – например в искусственных прудах и карьерах.

В ряде источников показано, что гиногенетические или партеногенетические клоны с точки зрения новой, альтернативной теории эволюции, так называемого «третьего синтеза», отнюдь не являются тупиковой генетической ветвью [19]. Например, у гиногенетической промысловой золотой рыбки в потомстве обнаруживаются самцы. Однако вопрос о фертильности данных самцов остаётся открытым. В ряде опытов было отмечено, что самцы, проявляя нерестовое поведение, не выделяют эякулят, и отложенная самками икра погибает на стадии гастрюляции.

При всём вышеизложенном нам не хотелось бы преждевременно и необоснованно делать какие-либо выводы и предложения. Отметим, однако, что в ходе работ возник ряд вопросов экологического и эволюционного характера, скорое разрешение которых может стать хорошим приложением к общепризнанным теориям. Например, можно ли провести параллель между мужскими гаметами, активно перемещающимися в воде – общей среде для всех гидробионтов, с так называемыми внешними сигнальными факторами, функцию которых часто выполняют ферменты и гормоны в своих различных вариациях, в том числе играя роль аттрактантов или репеллентов. Если да, то возникает вопрос, когда у гидробионтов появилась эта «дополнительная возможность взаимодействия» – это вновь приобретённая костистыми рыбами или всё же архаичная способность поддержания жизни?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Токин Б. П. Общая эмбриология. М.: Высш. шк., 1987. 479 с.
2. Иванов А. А. Физиология гидробионтов. М.: Лань, 2015. 480 с.
3. Hubbs C. L., Hubbs L. C. Breeding experiments with the invariably female, strictly matroclinous fish *Mollienesia formosa* // Genetics (USA). 1946. Vol. 31, no. 2. P. 218.
4. Васильев В. П., Воробьева Э. И. Эволюционные аспекты естественной гибридизации рыб // Godisnjaka Bioloskog Instituta Univerziteta u Sarajevu. 1981. № 34. P. 171–194.
5. Крыжановский С. Г. Закономерности развития гибридов рыб различных систематических категорий. М.: Наука, 1968. 220 с.
6. Никольский Г. В. Экология рыб. М.: Высш. шк., 1963. 368 с.
7. Николокин Н. И. Отдалённая гибридизация рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1972. 336 с.
8. Гинзбург А. С. Оплодотворение у рыб и проблема полиспермии: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1967. 28 с.
9. Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 1. 325 с.
10. Васильева Е. Д., Васильев В. П. К проблеме происхождения и таксономического статуса триплоидной формы серебряного карася *Carassius auratus* (Cyprinidae) // Вопросы ихтиологии. 2000. Т. 40, № 5. С. 581–593.
11. Черфас Н. Б. Гиногенез рыб. Гл. 7 // В. С. Кирпичников. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука. 1987. С. 309–335.
12. Привезенцев Ю. А., Власов В. А. Рыбоводство. М.: Мир, 2004. 456 с.
13. Головинская К. А., Ромашов Д. Д., Черфас Н. Б. Однополые и двуполые формы серебряного карася (*Carassius auratus gibelio* Bloch) // Вопросы ихтиологии. 1965. Т. 5, № 4. С. 614–629.
14. Абраменко М. И., Кравченко О. В., Великованенко А. Е. Генетическая структура популяций в диплоидно – триплоидном комплексе серебряного карася *Carassius auratus gibelio* в бассейне Нижнего Дона. // Вопросы ихтиологии. 1997. Т. 37, № 1. С. 62–71.
15. Вехов Д. А. Некоторые проблемные вопросы биологии серебряного карася *Carassius auratus* s. Lato // Науч.-техн. бюл. лаб. ихтиол. ИНЭНКО. 2013. Вып. 19. С. 5–38.
16. Рябов И. Н. Гибридизация представителей различных подсемейств семейства Cyprinidae // Вопросы ихтиологии. 1979. Т. 19, № 6 (119). С. 1025–1042.
17. Подушка С. Б., Ивойлов А. А. Дальнейшее исследование потомства промысловой золотой рыбки (четырёхгодовалые рыбы: обнаружение самцов) // Науч.-техн. бюл. лаб. ихтиол. ИНЭНКО. 2014. Вып. 20. С. 21–25.
18. Подушка С. Б. Промысловая золотая рыбка – новый элемент в ихтиофауне России // Аквакультура и интегрированные технологии: проблемы и возможности: материалы Междунар. науч.-практ. конф. Сб. науч. тр. ГНУ ВНИИР. Т. 1. С. 321–326.
19. Хлебович В. В. Экология особи (очерки фенотипических адаптаций животных). СПб.: Зоол. ин-т, 2012. 143 с.

Статья поступила в редакцию 15.09.2016

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Павлов Алексей Дмитриевич – Россия, 107140, Москва; Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии; канд. с.-х. наук; старший научный сотрудник лаборатории эколого-токсикологических исследований; ichthyodrug@mail.ru.

Сафронов Александр Станиславович – Россия, 107140, Москва; Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии; канд. биол. наук; ведущий научный сотрудник лаборатории нормативного и технологического развития аквакультуры; maricul@vniro.ru.

Ефимов Александр Борисович – Россия, 107140, Москва; Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии; канд. биол. наук; ведущий научный сотрудник лаборатории нормативного и технологического развития аквакультуры; patriot_medvedkovo@mail.ru.

Ёжкин Михаил Александрович – Россия, 107140, Москва; Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии; аспирант лаборатории нормативного и технологического развития аквакультуры; Yozhkin_Mikhail@mail.ru.



A. D. Pavlov, A. S. Safronov, A. B. Efimov, M. A. Ezhkin

TO THE QUESTION
ABOUT THE REMOTE NATURAL GYNOGENESIS
AND HYBRIDOGENESIS OF THE AQUATIC ORGANISMS

Abstract. The article presents a review of Russian literature on the biology of spawning and early embryonic development of fish and other aquatic animals. The works of the famous Russian specialists, who studied the ability of fish to natural hybridization and gynogenesis, are considered. To confirm the existing concepts, 34 alternative crossings of hydrobionts of different taxonomic categories are presented. The possibility of interclass interaction of germ cells is shown.

Key words: natural gynogenesis, parthenogenesis, hybridization, crossing.

REFERENCES

1. Tokin B. P. *Obshchaia embriologiya* [General embryology]. Moscow, Vysshaya shkola, Publ., 1987. 479 p.
2. Ivanov A. A. *Fiziologiya gidrobiontov* [Physiology of hydrobionts]. Moscow, Lan' Publ., 2015. 480 p.
3. Hubbs C. L., Hubbs L. C. Breeding experiments with the invariably female, strictly matroclinal fish *Mollinnesia Formosa*. *Genetics* (USA), 1946, vol. 31, no. 2, pp. 218.
4. Vasil'ev V. P., Vorob'eva E. I. Evoliutsionnye aspekty estestvennoi gibridizatsii ryb [Evolutionary aspects of natural hybridization of fishes]. *Godisnjaka Bioloskog Instituta Univerziteta u Sarajevu*, 1981, no. 34, pp. 171–194.
5. Kryzhanovskii S. G. *Zakonomernosti razvitiia gibridov ryb razlichnykh sistematicheskikh kategorii* [Particularities of development of hydrobionts of fishes of different systematic categories]. Moscow, Nauka Publ., 1968. 220 p.
6. Nikol'skii G. V. *Ekologiya ryb* [Fish ecology]. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1963. 368 p.
7. Nikoliukin N. I. *Otdalennaia gibridizatsiia ryb* [Remote hybridization of fishes]. Moscow, Pishchevaia promyshlennost' Publ., 1972. 336 p.
8. Ginzburg A. S. *Oplodotvorenii u ryb i problema polispermii. Avtoreferat dis. ... d-ra biol. nauk* [Fertilization of fish and problem of polyspermy. Abstract of dis. doc. biol. sci.]. Moscow, 1967. 28 p.
9. Odum Yu. *Basic Ecology*, Philadelphia: Saunders, 1983.
10. Vasil'eva E. D., Vasil'ev V. P. K probleme proiskhozhdeniia i taksonomicheskogo statusa triploidnoi formy serebriannogo karasia *Carassius auratus* (Cyprinidae) [To the issue of origin and taxonomic status of triploid form of silver carp *Carassius auratus* (Cyprinidae)]. *Voprosy ikhtiologii*, 2000, vol. 40, no. 5, pp. 581–593.
11. Chervfas N. B. *Ginogenez ryb* [Gynogenic fish]. Glava 7. V knige: V. S. Kirpichnikov. *Genetika i selektsiia ryb* [Genetics and fish selection]. Leningrad, Nauka Publ., 1987. P. 309–335.
12. Privezentsev Iu. A., Vlasov V. A. *Rybovodstvo* [Fishery]. Moscow, Mir Publ., 2004. 456 p.

13. Golovinskaia K. A., Romashov D. D., Cherfas N. B. Odnopolye i dvupolye formy serebrianogo karasia (*Carassius auratus gibelio* Bloch) [Unisexual and epicene forms of silver carp (*Carassius auratus gibelio* Bloch)]. *Voprosy ikhtiologii*, 1965, vol. 5, no. 4, pp. 614–629.
14. Abramenko M. I., Kravchenko O. V., Velikoivanenko A. E. Geneticheskaia struktura populiatsii v diploidno – triploidnom komplekse serebrianogo karasia *Carassius auratus gibelio* v basseine Nizhnego Dona [Genetic structure of populations in diploid-triploid complex of silver carp *Carassius auratus gibelio* in the Low Don basin]. *Voprosy ikhtiologii*, 1997, vol. 37, no. 1, pp. 62–71.
15. Vekhov D. A. Nekotorye problemnye voprosy biologii serebrianogo karasia *Carassius auratus* s. Lato [Some problematic issues of biology of silver carp *Carassius auratus* s. Lato]. *Nauchno-tekhnicheskii biulleten' laboratorii ikhtiologii INENKO*, 2013, iss. 19, pp. 5–38.
16. Riabov I. N. Gibridizatsiia predstavitelei razlichnykh podsemeistv semeistva Cyprinidae [Hybridization of representatives of different subfamilies Cyprinidae]. *Voprosy ikhtiologii*, 1979, vol. 19, no. 6 (119), pp. 1025–1042.
17. Podushka S. B., Ivoilov A. A. Dal'neishee issledovanie potomstva promyslovoi zolotoi rybki (chetyrekhgodovyye ryby: obnaruzhenie samtsov) [Further study of the offspring of commercial golden fish (four-year fishes: male detection)]. *Nauchno-tekhnicheskii biulleten' laboratorii ikhtiologii INENKO*, 2014, iss. 20, pp. 21–25.
18. Podushka S. B. Promyslovaia zolotaia rybka – novyi element v ikhtiofaune Rossii [Commercial golden fish – a new element in ichthyofauna in Russia]. *Akvakul'tura i integrirovannye tekhnologii: problemy i vozmozhnosti: materialy Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii. Sbornik nauchnykh trudov GNU VNIIR*, vol. 1, pp. 321–326.
19. Khlebovich V. V. *Ekologiya osobi (ocherki fenotipicheskikh adaptatsii zhivotnykh)* [Ecology of species (reviews of phenotype adaptations of animals)]. Saint-Petersburg, Zoologicheskii institut, 2012. 143 p.

The article submitted to the editors 15.09.2016

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Pavlov Alexey Dmitrievich – Russia, 107140, Moscow; Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography; Candidate of Agricultural Sciences; Senior Scientific officer of the Laboratory of Ecological and Toxicological Research; ichthyodrug@mail.ru.

Safronov Alexander Stanislavovich – Russia, 107140, Moscow; Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography; Candidate of Biology; Leading Researcher of the Laboratory of Regulatory and Technological Development of Aquaculture; maricul@vniro.ru.

Efimov Alexander Borisovich – Russia, 107140, Moscow; Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography; Candidate of Biology; Leading Researcher of the Laboratory of Regulatory and Technological Development of Aquaculture; patriot_medvedkovo@mail.ru.

Ezhkin Mikhail Aleksandrovich – Russia, 107140, Moscow; Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography; Postgraduate Student of the Laboratory of Regulatory and Technological Development of Aquaculture; Yozhkin_Mikhail@mail.ru.

