

639.303.2+639.304.5

ГИБРИДИЗАЦИЯ РЫБ И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ В АККЛИМАТИЗАЦИИ

Н. И. НИКОЛЮКИН

Многие виды и роды рыб очень легко скрещиваются как в природных, так и в экспериментальных условиях, давая жизнеспособных, а нередко даже плодовитых гибридов. Такие скрещивания рыб в некоторых семействах, несомненно, являются причиной повышенной внутривидовой изменчивости. Эту особенность рыб следует шире использовать в практических целях и прежде всего в случаях, когда требуется изменить природу какого-либо вида в желательном человеку направлении.

Задача настоящего сообщения заключается в том, чтобы кратко осветить следующие вопросы: 1) о распространении межвидовых и межродовых скрещиваний рыб в природе; 2) о роли естественной гибридизации при акклиматизации рыб; 3) о применении гибридизации в работах по акклиматизации.

В последние десятилетия вопросом естественной гибридизации рыб уделяется немало места в литературе, особенно зарубежной.

По данным Хаббса (Hubbs, 1955) и др., а также и по нашим наблюдениям, можно сказать, что ни в одной группе животного мира межвидовые скрещивания в природе не достигают столь широкого распространения и не дают столь многочисленных гибридов, как у рыб. Особенно это относится к пресноводным рыбам, у которых более часто, чем у морских, нарушается репродуктивная изоляция, что в свою очередь связано с менее постоянным гидрологическим режимом в реках, нежели в морях.

В мировой литературе, по недостаточно полным подсчетам на 1956 г., зарегистрировано всего 212 различных гибридов, из них на долю морских приходится только 30 (Slastenenko, 1956). Понятно, что количество различных гибридов в природе значительно больше, но не все гибриды попадают в руки исследователей и не всегда они поддаются точной диагностике.

У рыб, как и у многих других животных, чаще всего бывает так называемая симпатрическая гибридизация (Майр, 1947). При этом два вида сосуществуют на обширных частях своих взаимно перекрывающихся ареалов и, как правило, не скрещиваются вследствие их экологической или физиологической изоляции, однако изредка они могут давать незначительное количество гибридов. В редких случаях в результате резкого нарушения тех или иных «изолирующих механизмов» гибридизация может приобретать массовый характер. Гибридизацию, возникающую вследствие разрушения какой-либо географической преграды, ранее препятствовавшей сосуществованию и скрещиванию двух видов, Майр называет аллопатрической. При этом многочисленные гибриды появляются в пограничной зоне — на стыке ареалов двух видов. Массовые скрещивания могут вызывать значительные изменения в чис-

ленности исходных видов. Дело в том, что плодовые гибриды первого поколения могут поглощаться преимущественно одним из исходных видов путем возвратных скрещиваний.

Блэр (Blair, 1951) отмечает следующие причины редкого нахождения естественных гибридов позвоночных: 1) изолирующие механизмы, не допускающие скрещиваний видов; 2) недостаточность исследований по выявлению объема естественной гибридизации; 3) возникающие в природе гибриды большей частью не распознаются. Указанные Блэром причины относятся и к рыбам.

В обзоре естественной гибридизации мы рассматриваем те семейства рыб, где она достигает наибольших масштабов.

Acipenseridae. Ряд наших видных отечественных ихтиологов (Овсянников, 1870, Зограф, 1887) еще в прошлом веке считали, что склонность осетровых рыб к образованию «разновидностей» является следствием их скрещиваний. Природные гибриды осетровых издавна описаны в ихтиофаунистических работах. Специальные исследования, выполненные в более позднее время, показали, что среди волжской осетровой молодежи может встречаться до 9% гибридов (Константинов, Николукин и Тимофеева, 1952) и даже более (Дюжиков, 1960). Чаше других встречаются гибриды осетра со стерлядью, осетра с севрюгой, стерляди с севрюгой. Гибриды осетровых бывают плодовитыми и в природных условиях они скрещиваются не столько между собой, сколько с исходными видами. Возникающие таким образом возвратные гибриды трудно отличить от исходных видов. Вот почему в литературе о природных гибридах осетровых имеется немало противоречий.

Clupeidae. Редке (Redecke, 1938) описал интересное явление массовой гибридизации между двумя видами сельдей — *Alosa alosa* (L.) и *A. fallax* (Ласер.) в устьях Рейна и Мааса, где, начиная с 80-х годов прошлого века, размножившийся гибрид почти нацело вытеснил одного из исходных видов, а именно *A. alosa*. Вследствие индустриализации Рейна создались условия, благоприятные для указанных скрещиваний. Судя по приводимым Редке данным о количестве жаберных тычинок у исходных видов и у гибридных форм, последние являются полиморфной популяцией, особи которой лишь в незначительной части представлены гибридом F_1 , большая же часть возникла в результате многократных скрещиваний этого гибрида как *inter se*, так и возвратных главным образом с *A. fallax* (Николукин, 1952).

А. Н. Световидов (1943, 1952) считает, что подобная гибридизация имеет место и у каспийских проходных сельдей, а именно у *Alosa kessleri kessleri* (Grimm) и *Alosa kessleri volgensis* (Berg), которые морфологически и биологически соответствуют *A. alosa* и *A. fallax*. Вероятно, в результате скрещиваний названных подвидов каспийских сельдей и возникла так называемая «малотычинковая волжская сельдь», к которой, по-видимому, относятся не только F_1 и поколения от внутригибридного размножения, но и поколения от возвратных скрещиваний гибрида преимущественно с волжской сельдью, поскольку наиболее интенсивный нерест у них происходит в одних и тех же местах. Под названием «суворовской сельди» также описывались помеси между различными видами каспийских сельдей.

Е. Н. Казанчев (1961) указывает на возможное влияние гибридизации на изменение численности волжской сельди и каспийского пузанка. Он считает, что в последнее время создались благоприятные условия для скрещиваний ряда видов каспийских сельдей, а именно между черноспинкой и волжской, между волжской и каспийским пузанком, между долгинской сельдью и аграханским пузанком и

что этому способствует сокращение нерестового ареала сельдей вследствие постройки Волгоградской плотины.

Salmonidae. Естественные гибриды здесь значительно менее часты и их способность к размножению более ограничена, чем, например, у карповых рыб. Сластененко отмечает, что в этом семействе (включая сиговых) количество зарегистрированных в природе межвидовых и межродовых гибридов составляет 21 (Slastenenko, 1956). Многочисленные опыты показали, что при искусственных скрещиваниях различных видов лососевые легко дают жизнеспособных гибридов, причем от некоторых из них получены новые поколения — F_2 , а также возвратные и тройные гибриды (Senton, 1950, 1952; Alm, 1955; Bussa, Wright, 1956; Леманова, 1960). Как указывает Альм (1955), наибольшее практическое значение среди описанных им гибридных форм имеет гибрид *Salvelinus alpinus* (L.) × *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), который по высокой выживаемости и по другим рабоводным качествам может быть рекомендован для разведения в прудах и озерах.

Сиговые легко скрещиваются в лабораторных условиях и в прудах и озерах, причем нередко гибриды плодовиты. У гибридов рипуса с чудским сигом (Нестеренко, 1957) и рипуса с лудогой (Маслов, 1960) отмечены некоторые признаки гетерозиса.

По данным М. Л. Грандилевской-Дексбах (1957), гибрид рипуса с чудским сигом в озерах Урала обнаружил высокую степень приспособляемости к условиям внешней среды, причем молодежь гибрида благодаря свойственной ей большей, чем у рипуса, активности и интенсивности питания может вытеснять молодежь исходных видов с наиболее кормных мест.

Некоторые гибриды сигов представляют интерес для создания новых форм, способных акклиматизироваться в прудах и озерах. Н. А. Леманова (1960), отмечая у гибрида рипус (самка) × лудога (самец) гетерозисные особенности — расширенный спектр питания, высокий темп роста и повышенную устойчивость к неблагоприятным факторам среды, полагает, что он окажется перспективной формой для акклиматизации. Правдин (1954) в заключение своей книги о сиговых Карело-Финской ССР пишет: «Нужно надеяться, что при разведении сигов будут применены гибридизация и селекция, так как сиви являются объектами высокой пластичности и большого хозяйственного значения».

Доттрэнс (Dottrens, 1955) поставил перед собой задачу — выяснить, сохранили ли различные виды сиговых, которых с конца прошлого века акклиматизировали в озерах Франции (Аннеси и др.) и Италии, свойственные им признаки или они смешивались в результате гибридизации. На основании сравнительного биометрического изучения сигов указанных озер, главным образом в отношении количества тычинок на первой жаберной дуге, автор приходит к выводу, что столь различные формы, как *Coregonus wartmanni* и *Coregonus schinzi*, которые выпускались в озера совместно, смешивались между собой и с местными видами, образуя гибридные популяции. Поэтому, как заключает автор, успех акклиматизации можно выявить только по истечении срока, необходимого для образования ряда новых генераций вселенных форм.

Catostomidae. В этом семействе естественную гибридизацию впервые описали Хаббс К., Хаббс Л. и Джонсон (Hubbs C., Hubbs L. a. Johnson, 1943). Оказалось немало не только межвидовых, но и межродовых гибридов, иногда представленных многочисленными особями. Так, гибрид между неблизкородственными видами *Catostomus mac-*

rocheilus и *C. syncheilus* по количеству особей составляет 15,1 и 21,6% соответственно одного и другого родительских видов.

Как отмечает Хаббс К. и Хаббс Л. (Hubbs C. a. Hubbs L., 1947), причиной усиленной гибридизации может быть резкая разница, в численности родительских видов, например, с одной стороны, крайне малочисленного вида *Catostomus commersonnii sucklii*, недавно интродуцированного в систему реки Колорадо, а с другой, — изобилующего особями вида *Pantosteus delphinus delphinus*. Поэтому численное соотношение гибрида и родительских видов очень различно: по отношению к *Catostomus* он составляет 19%, а по отношению к *Pantosteus* — 1,3%. Вообще, как указывают эти авторы, возможность гибридизации повышается, когда встречаются интродуцированный и аборигенный виды.

Хаббс и Миллер (1953) отмечают, что усилению гибридизации между видами родов *Catostomus* и *Xugauchen* способствует резкая разница в численности скрещивающихся видов (изобилие *Catostomus* и относительная скудность *Xugauchen*).

Cyprinidae. Особенно широко распространена естественная гибридизация у карповых рыб, причем в ряде случаев она приобретает массовый характер. Так, в р. Читрал (Пакистан) Хора обнаружил многочисленные межродовые гибриды от скрещивания *Schizothorax labiatus* и *Oreinus sinuatus griffithii* (Hora, 1934). На массовые скрещивания двух видов маринки в бассейне Таласа — *Schizothorax saltans* и *Sch. intermedius* (гибридов больше, чем «чистых» видов) указывает Ф. А. Турдаков (1963). В р. Чу отмечена массовая гибридизация между туркестанским и аральским усачами. Это, вероятно, вызвано изменениями, происходившими в бассейне Аральского моря в четвертичный период, которые привели к превращению аральского усача из проходной формы в туводную (Никольский, 1931, 1943).

Хаббс и Миллер (1943) обнаружили интересное явление массовой гибридизации между видами *Gila ogcuttii* и *Siphateles mohavensis*, которые обитают в бассейне р. Мохаве, пересекающей пустыню того же названия (Калифорния). Первый из этих видов — речная форма, а второй — преимущественно озерная. Оба вида и гибрид между ними встречаются почти во всех частях прерывистой системы р. Мохаве, *Gila* составляет 67%, гибрид — 9 и *Siphateles* — 24. Местами количество гибридных экземпляров достигает 24%. Как правило, гибридные формы относятся к F_1 , но встречаются и гибриды от возвратных скрещиваний преимущественно с более многочисленным родительским видом — *Gila ogcuttii*, правда, в небольших количествах, поскольку плодовитость F_1 , вероятно, несколько снижена.

Явление массовой гибридизации Хаббс и Миллер объясняют гидрографическими изменениями бассейна р. Мохаве, происходившими в четвертичный период. В это время некоторые водоемы пустыни постепенно пересыхали. По мере исчезновения ряда озер населявшие их популяции *Siphateles* распространились в месте обитания *Gila*, причем оба вида входили в тесный контакт в небольших изолированных водоемах, что и способствовало их скрещиваниям.

Авторы подчеркивают, что массовая и притом экстенсивная гибридизация является следствием нарушения видовой экологической изоляции и что в борьбе за существование рыб, обитающих в пустынных водоемах, более значительную роль играют не биотические, а абиотические факторы.

Мы наблюдали многочисленное межродовое скрещивание карповых рыб в Большом Подклетненском оз. поймы Верхнего Дона вблизи г. Воронежа (Николюкин, 1952).

Это озеро в недалеком прошлом было типичным пойменным, позднее оно постепенно обособлялось от Дона и в последние годы почти не сообщается с рекой даже в большое половодье. Благодаря повышенной плотности рыбного населения в озере и совпадению мест и сроков нереста у ряда видов здесь создались благоприятные условия для их скрещиваний, особенно плотвы с лещом и красноперки с густерой. Интересно, что иногда в одном и том же неводном улове нам попадались текущие самки гибридов, например, плотва \times лещ вместе с текущими самцами обоих исходных видов, а иногда и третьего вида. От таких зрелых гибридов-производителей удавалось экспериментально получать вполне жизнеспособное потомство путем возвратных и тройных скрещиваний. Подобные скрещивания, по-видимому, совершаются и в естественных условиях. Наиболее многочисленный в этом озере гибрид плотвы с лещом путем повторных возвратных скрещиваний преимущественно с плотвой, вероятно, «растворяется» в ее стаде, поскольку плотва здесь значительно многочисленнее, чем лещ. Таким образом, вследствие скрещиваний этих видов генотипы их перемешиваются, причем большее наследственное влияние оказывает лещ на плотву, нежели наоборот.

По нашим данным, возвратные гибриды, а также и крайние варианты F_1 по важнейшим систематическим признакам могут не отличаться от исходных видов и часто принимаются за них не только в промысле, но и в ихтиофаунистических работах.

Вообще, когда гибриды, встречающиеся в природе, плодovиты, то бывает нелегко решить, имеем ли мы дело с гибридом F_1 или F_2 , или даже (в очень редких случаях) с гибридогенным видом. Так, Л. С. Берг (1949) высказал предположение, что *Acanthorhodeus chanakanensis* (Dyb.), описанный как самостоятельный вид, быть может является лишь помесью между совместно с ним живущими в оз. Ханка видами *Acanthorhodeus asmussii* (Dyb.) и *Rhodeus sericeus sericeus* (Pallas). Гольчик (Hołcik, 1963) на основании сравнительного исследования систематических признаков трех указанных видов подтверждает правильность предположения Л. С. Берга. Он отмечает некоторые новые признаки ханкинского колючего горчака, отличающие его от предполагаемых родительских видов и допускает, что это гибридогенный вид. В то же время автор рассматривает некоторые популяции ханкинских горчаков как F_2 -генерации от скрещивания данного гибрида с *Acanthorhodeus asmussii*.

Лидер (Lieder, 1956) в статье, посвященной генетическим проблемам рыбоводства, намечает интересные вопросы для дальнейших исследований. Он считает, что в теоретическом и практическом отношении важно выяснить, какие последствия имеет возникающий благодаря межвидовым скрещиваниям рыб поток генов («Genström») от одного вида к другому и в какой мере популяция того или иного вида может включать в свой генотип наследственный материал чужого вида, не утрачивая основных видовых признаков. Некоторые из этих вопросов можно решить путем экспериментальных исследований, поставленных в прудовых условиях. Таким путем можно внести больше ясности, например, в вопрос о «густеризации» (по выражению Лидера) леща, которая отмечена в ряде водоемов, где многочисленны оба вида. Это имело бы практическое значение, так как лещ, скрещиваясь с густерой вследствие наследственного влияния последней может подвергаться значительным изменениям, в частности темп роста его может замедляться.

После интродукции леща бассейна Волги в оз. Убинское (Запад-

ная Сибирь) наблюдается скрещивание его с сибирской плотвой, что, по мнению Р. Г. Пушкиной (1962), сыграло положительную роль в акклиматизации леща: гибриды в результате возвратных скрещиваний с лещом постепенно поглощались его стадом. Благодаря этому лещ приобрел повышенную изменчивость, что способствовало его более легкому приспособлению к новым условиям обитания.

Cyprinodontidae. Хаббс, Валькер и Джонсон (Hubbs, Walker a. Johnson, 1943) посвятили специальное исследование гибридизации в природе между видами американских карпозубых рыб. Естественное скрещивание здесь встречается чрезвычайно редко. Гибридизация в этом семействе была предметом многочисленных экспериментальных исследований, результаты которых суммировал Хаббс (1940). Интересно, что гибридные формы *Cyprinodontidae*, изученные указанными авторами: 1) *Chriopeops goodei* (Jordan) × *Lucania parva* (Baird a. Girard); 2) *Fundulus diaphanus diaphanus* (Le Sueur) × *F. heteroclitus macrolepidotus* (Walbaum) и 3) *Fundulus kansae* (Garman) × *F. sciadicus* Соре встречаются в природных условиях лишь там, где малочисленен один из родительских видов при изобилии другого.

Centrarchidae. В этом северо-американском семействе, по многочисленности природных гибридов, занимающем второе место после сем. *Cyprinidae*, до 1956 г. зарегистрировано 34 межвидовых и межродовых гибридов, причем среди скрещивающихся видов резко доминируют виды рода *Lepomis*.

Экспериментально удалось полностью подтвердить гибридную природу ряда форм рыб, часто встречающихся в естественных условиях (Хаббс К. и Хаббс Л., 1931, 1932, 1933). Установлено сходство между природными и искусственно полученными гибридами не только по морфологическим признакам, но и по биологическим особенностям, а именно: ускоренному росту, крайне незначительному количеству самок и бесплодию.

В результате подробного исследования способности к размножению у ряда межродовых гибридов из семейства *Centrarchidae* оказалось, что они бесплодны. Об этом свидетельствуют следующие особенности: 1) морфологическое однообразие природных гибридов, указывающее на принадлежность их только к F_1 , 2) невозможность получения потомства при посадке их в пруды, 3) противоестественное поведение в брачный период (самец ведет себя как самка и наоборот), 4) отсутствие, за редкими исключениями, у самцов молок и невозможность получения их путем гипофизарных инъекций, 5) ненормальное строение у самок яйцеклеток, 6) недоразвитие, а в редких случаях и полное отсутствие семенников, 7) ненормальный сперматогенез.

Большое количество и разнообразие гибридов отмечает Томпсон среди рыб Иллинойса, относящихся главным образом к тому же семейству *Centrarchidae* (Thompson, 1935). Частота встречаемости их очень варьирует и в некоторых случаях на каждый десяток рыб приходится по одному гибриднему экземпляру. Плодовитые особи среди гибридов встречаются лишь как исключение. Однако Томпсон считает, что фактор гибридизации играет некоторую роль в процессе расовой дифференциации у рыб. Он подчеркивает, что с увеличением водного пространства, разделяющего места обитания двух популяций рыб, увеличивается и разница в числе лучей плавников, обусловленная наследственными факторами, а не различиями среды, в которой эти популяции развивались.

Бейлей и Лаглер (Bailey a. Lagler, 1938) дали анализ массовой гибридизации трех видов (*Apomotis cyanellus*, *Eupomotis gibbosus* и

Helioerpes macrochryps) того же семейства в крупном пруде вблизи Нью-Йорка. В период размножения рыбы собираются на небольших участках водоема, наиболее благоприятного для нереста, и это способствует образованию большого количества гибридов (до 11,7%). Гибридизация между указанными видами совершается в **любых комбинациях**. Увеличение числа лучей грудных плавников у гибридов авторы рассматривают как проявление гетерозиса.

Pleuronectidae. У камбаловых в отличие от других морских рыб естественные гибриды столь же часты, как и среди пресноводных рыб. Их отмечали: Норман (Norman, 1934), Кендлер (Kändler, 1935); Хаббс и Куронума (Hubbs a. Kuronuma, 1942). Это объясняется слабой географо-экологической изоляцией скрещивающихся видов камбал и тем, что нерест у них очень растянутый и синхронный или частично перекрывается. Отмечена массовая гибридизация в Балтийском море между *Pleuronectes platessa* и *P. flesus*. Имеются указания на то, что у камбал не только межвидовые, но и межродовые гибриды бывают плодовитыми.

При сравнительном анализе морфологических признаков гибридов и исходных видов *Pleuronectidae* Хаббс и Куронума (1942) пользовались введенным ими понятием «гибридный индекс». Величина индекса показывает степень промежуточности гибрида по отдельным признакам (в числовых выражениях) или в среднем по ряду признаков, и, следовательно, на степень возможного отклонения гибрида в сторону того или другого родительского вида. Гибридный индекс выражается в процентах. Если гибридный индекс равен 50, то значит гибрид занимает по данному признаку или по ряду признаков срединное положение между исходными видами, а индекс, равный 25, указывает, что гибрид в 3 раза ближе к одному исходному виду, чем к другому. Вычисляется гибридный индекс по формуле (немного видоизменной нами)

$$\frac{(H - M_1)100}{M_2 - M_1},$$

где M_1 и M_2 — числовые значения признаков первого и второго родительских видов,

H — числовое значение соответствующего признака гибрида.

Например, если $M_1=30$, $M_2=50$ и $H=35$, то гибридный индекс, вычисленный по указанной формуле, составит 25, а при $H=40$ он равен 50.

У гибридов F_1 индекс чаще всего приближается к 50 в отличие от возвратных гибридов, уклоняющихся в сторону родительского, участвовавшего в скрещивании с F_1 .

В последнее время гибридный индекс широко используется в американских исследованиях.

В заключение литературного обзора, далеко не исчерпывающего всех многочисленных случаев естественной гибридизации рыб, можно высказать следующие соображения. Чаще всего причиной усиленной гибридизации бывает резкое нарушение условий среды обитания видов, вследствие чего устраняются изолирующие механизмы, препятствующие их свободному скрещиванию. При этом могут ухудшиться условия размножения одного из скрещивающихся видов и, следовательно, сократиться его численность. Возникающая разница в численности двух видов также благоприятствует усилению их скрещиваний. При малочисленности особей того или иного вида не все они могут находить себе партнеров для размножения в разреженном стаде своего вида, и многие

из них, например самцы, совсем не участвовали бы в размножении, если бы не скрещивались с самками чужого вида.

Интересно, что в природе встречаются более часто межродовые гибриды рыб, чем межвидовые (внутриродовые). Это объясняется тем, что виды различных родов, например Cyprinidae, реже изолированы географически, чем виды одного и того же рода (Николюкин, 1952). Нарушение других типов изоляции (экологической, физиологической) приводит к более частому образованию межродовых, чем межвидовых гибридов. Эта особенность выделяет рыб среди других групп животных.

Хаббс К. (1955) отмечает, что между частотой гибридизации рыб и количеством видов в данной географической области существует обратная зависимость. Так, в сем. Catostomidae, а вероятно и в сем. Cyprinidae, гибриды более часты в пресных водах запада Северной Америки, чем в более богатых видами водах востока Северной Америки. Почти полное отсутствие гибридизации в водоеме там, где виды более многочисленны, Хаббс считает доказательством того, что уменьшение гибридизации — показатель усиления процесса видообразования так же, как и полная или частичная стерильность гибридов.

Однако автор отмечает, что в отдельных группах рыб ряда областей межвидовые скрещивания играли некоторую роль в процессе видообразования, особенно при интрогрессивной гибридизации.

Андерсон (Anderson, 1949), разработавший учение о интрогрессивной гибридизации, считает, что если возникающие в природных условиях межвидовые гибриды плодовиты, то они скрещиваются часто с родительскими видами. При повторных возвратных скрещиваниях с одним и тем же родительским видом получается потомство, совершенно сходное с этим видом по габитусу, но, как подчеркивает автор, отличающееся от него генетическими особенностями, приобретенными от другого родительского вида. Андерсон исследовал интрогрессивную гибридизацию у цветковых растений, но отмечает, что она распространена и у рыб, и у амфибий. Он придает этому явлению большое значение как фактору эволюции, который может приводить к возникновению новых биотипов и дальнейшему формообразованию.

Об эволюционном значении отдаленных скрещиваний можно говорить лишь в тех случаях, когда гибриды хотя бы частично плодовиты. В этом отношении у рыб наблюдается большое разнообразие от полной плодовитости гибридов сем. Poeciliidae, например, *Xiphophorus* × *Platyroceilus* (Gershler, 1914; Kosswig, 1928), а также гибридов между тремя видами рода *Limia* (Breider, 1936), до полной стерильности гибридов сем. Centrarchidae (Хаббс, 1932). У межродовых гибридов сем. Cyprinidae имеют место постепенные переходы от бесплодных (*Cyprinus* × *Carassius*) до таких (межродовые гибриды от скрещиваний *Rutilus*, *Leuciscus*, *Scardinius*, *Blicca*, *Abramis*), у которых способность к размножению нарушена лишь отчасти, причем самки нередко бывают вполне плодовитыми (Николюкин, 1952). Вообще у самок гибридов рыб плодовитость, как правило, в меньшей степени ограничена, чем у самцов, что объясняется гетерозиготностью мужского пола. У гибрида от скрещивания двух видов рода *Etheostoma* сем. Percidae самки плодовиты, а самцы стерильны (Hubbs Cl., 1958). Подобные гибриды могут принимать участие в размножении только путем возвратных или тройных скрещиваний.

Обычно степень плодовитости гибридов зависит от степени родства скрещиваемых видов (Николюкин, 1952; Hubbs, 1959). Но имеются и исключения. Признаки, по которым систематики относят виды к одному или к различным родам, не всегда соответствуют цитогенетиче-

скому сходству или различию видов прежде всего в отношении хромосомных комплексов. Так, например, осетр и стерлядь относятся к одному роду *Acipenser*, а белуга — к другому — *Huso*. Но межродовой гибрид белуга × стерлядь, по-видимому, плодовит (Чиркина, 1960), а у внутривидового гибрида осетр × стерлядь плодовитость ограничена, особенно у самок (Бурцев, 1962). Этому соответствуют и цитогенетические данные: белуга и стерлядь по числу и форме хромосом очень сходны, а у осетра хромосом гораздо больше (более, чем вдвое), чем у стерляди (Николукин, 1960).

Когда изучают повышенную внутривидовую изменчивость некоторых рыб, то следует учитывать наряду с влиянием внешних условий также и фактор возможной межвидовой скрещиваний. Благодаря сравнительно малоограниченной плодовитости ряда гибридов рыб (осетровые, карповые и др.) в природе широко распространены возвратные гибриды, постепенно поглощаемые исходными видами, вследствие чего внутривидовая изменчивость повышается. При этом виды, как правило, не утрачивают своих характерных признаков, оставаясь относительно устойчивыми, а гибридные формы не достигают (за редкими исключениями) уровня процветания. Все же по мере накопления знаний о массовой гибридизации в природе количество предполагаемых гибридогенных видов рыб увеличивается. Были бы очень интересны специальные исследования в этом направлении, что справедливо подчеркивает Ф. А. Турдаков (1963).

Значение гибридизации для акклиматизации рыб. На основании изучения скрещиваний рыб в природных условиях установлены довольно закономерные явления. Если один из двух совместно обитающих и могущих скрещиваться видов малочисленен, а другой, наоборот, изобилует особями, то это способствует усиленной гибридизации. Интродукция одного вида в ареал другого также может приводить к их массовой гибридизации.

В процессе эволюции формы, дающие начало новым видам, постепенно утрачивали возможность скрещиваний с уклоняющимися от них формами вследствие географической, экологической, физиологической или генетической изоляции (понятно, что не обязательны все указанные формы изоляции). Например, если два близких вида на раннем этапе своего становления изолировались географически, т. е. ареалы их стали различны, то они могли не приобрести других особенностей (экологических, физиологических и др.), препятствующих их свободному скрещиванию, т. е. они легко скрещивались бы, не будь географической преграды. В природе, когда разрушается такая преграда, могут возникать массовые скрещивания аллопатрических видов, как это имеет место у птиц, у рыб и у других животных.

Акклиматизируя какой-либо вид в ареал другого, человек искусственно устраняет географическую изоляцию и тем самым открывает возможность свободных скрещиваний, поскольку других изолирующих механизмов у данных видов может не быть. Частые скрещивания в этом случае тем более вероятны, что аборигенный вид, как правило, значительно многочисленнее, чем вновь вселенный. Если же интродуцированный вид окажется хорошо приспособленным к новым условиям обитания, то он может даже вытеснить аборигенный вид. В описанном Хаббсом и Миллером (1943) примере вселения в бассейн р. Мохаве вида *Gila oguttii* он быстро размножился и начал замещать аборигенный вид *Siphateles mohavensis*, чему, несомненно, благоприятствовали многочисленные скрещивания между этими видами.

Следовательно, при проведении акклиматизации рыб надо учиты-

вать возможность многочисленных скрещиваний между видами вселенцами и аборигенами. Так, предпринятая в 1960 г. попытка акклиматизировать байкальского осетра в Волгоградском водохранилище неоправданна. В этом водохранилище имеется близкородственный байкальскому — волжский осетр, который, по-видимому, размножается в речной вершине водохранилища. А так как волжский осетр по численности значительно превосходил бы байкальского, то создались бы условия, благоприятные для их скрещиваний, в результате чего байкальский осетр растворялся бы в стаде волжского. Другой пример. Калуга — один из наиболее перспективных объектов акклиматизации среди осетровых. Но вселять ее в низовья таких рек, как Волга, Дон, Днепр (а такое предложение выдвигалось), нецелесообразно, поскольку здесь также возможно скрещивание калуги с белугой с образованием плодовых гибридов и растворением их в более многочисленном стаде белуги. Поэтому более целесообразно вселять калугу в такие водоемы (например, водохранилища Волго-Каспийского бассейна), где белуга отсутствует и где можно рассчитывать на формирование жилых пресноводных стад калуги. При акклиматизации дальневосточных лососей — горбуши и кеты в Северной Атлантике икру горбуши перевозят в значительно больших количествах, чем икру кеты. При такой численной разнице акклиматизантов не исключена возможность усиленных скрещиваний между ними с образованием гибрида, который, как отмечает Хантер (Hunter, 1950), плодовит.

Применение метода гибридизации в осетроводстве, в частности в акклиматизационных работах.

Познание причин и закономерностей гибридизационных процессов, происходящих в природе, поможет выяснить возможности и пути применения гибридизации в рыбохозяйственной практике. Некоторые авторы (Станчинский, 1933 и др.) подразделяют акклиматизацию на фенотипическую, при которой человек не вмешивается активно в наследственную природу акклиматизанта, и генотипическую, при которой такое вмешательство имеет место (скрещивание, селекция). Стоянов (1929—1930) даже противопоставляет акклиматизацию, основой которой он считает генетику и селекцию, натурализации, осуществляемой иными методами. Если теоретические предпосылки фенотипической акклиматизации рыб в значительной части разработаны (Дрягин, 1953; Карпевич, 1960а и др.), то этого нельзя сказать о генотипической акклиматизации. Правда, успешно разрабатывается проблема продвижения карповодства на север методом внутривидовых скрещиваний и селекции (Кирпичников, 1960). Но работы по применению метода межвидовых скрещиваний при акклиматизации рыб совершенно недостаточны, и усилия исследователей должны быть направлены на более широкую разработку этой перспективной проблемы.

При акклиматизации вид переселяют из среды обитания, к которой он приспособлен в результате длительной истории эволюции, в новую среду, к которой он должен быстро приспособиться или погибнуть. Гибридные формы, обладающие обогащенной и вместе с тем «расшатанной» наследственностью, могут легче, чем исходные виды, приспособиться к новым условиям обитания. Этому должно способствовать и то, что гибриды в силу гетерозиса отличаются повышенной жизнестойкостью и ускоренным ростом.

Одним из наиболее интересных объектов для применения генотипической акклиматизации являются осетровые, которые легко скрещиваются в самых разнообразных сочетаниях и образуют вполне жизнеспособные, а иногда и плодовые межвидовые гибриды.

Прежде всего представляет интерес товарное выращивание гибридов осетровых рыб в целях использования гетерозиса в первом поколении.

Гибрид, получаемый от скрещивания стерляди — этой типичной пресноводной формы с проходной формой — белугой, интересен для выращивания не только в пресноводных водоемах (прудах, водохранилищах), но и в пресноводно-солончатых. Молодь этого гибрида, выпущенная (в 1962 г.) в пресноводную часть Пролетарского водохранилища, распространилась в своей основной массе в места повышенной солености и хорошо растет (Николюкин, 1963).

Интересно вселить этот гибрид в Азовское море, где он может «избирать» места различной солености, начиная от сильно опресненного Таганрогского залива. В настоящее время в рыбном населении Азовского моря преобладают малоценные виды, и вселение сюда гибрида — один из путей повышения рыбопродуктивности этого моря.

Богатые кормовые ресурсы при благоприятном температурном и гидрохимическом режиме должны способствовать быстрому росту гибрида в Азовском море.

Гидростроительство на Дону препятствует естественному размножению осетровых. Е. Г. Бойко и В. И. Наумова, (1960) считают, что «воспроизводство запаса донских осетровых возможно только путем искусственного разведения их на осетроводных заводах». Поэтому вселение гибрида белуга × стерлядь в Азовское море интересно не только в смысле использования его первого поколения, но и с точки зрения другой важной задачи — создания новой раннеспелой формы, способной более эффективно, чем типичные проходные осетровые, размножаться в Дону (ниже Цимлянской ГЭС).

В 1963 г. был поставлен опыт интродукции гибрида белуга × стерлядь в Дон и Азовское море. В середине июня в низовье Дона было выпущено 412,9 тыс. шт. гибридной молоди со средним весом 2,3 г, полученной на донских рыбодонных заводах, главным образом на Рогожкинском.

В течение лета и осени сотрудники АзНИИРХа проводили наблюдения над распределением, ростом, а отчасти и питанием гибрида. При содействии Е. Г. Бойко собран материал по речному периоду жизни молоди гибрида (уловы тралом). А. Н. Смирнов располагает интересным материалом по контрольным сетным уловам молоди осетровых, в том числе и гибрида в Таганрогском заливе. Пользуясь случаем, приношу благодарность указанным лицам за любезное ознакомление меня с их материалами и разрешение сослаться на последние.

Данные АзНИИРХа позволяют сделать следующее предварительное заключение. В течение нескольких недель гибрид держался в Дону, осенью в своей основной массе скатился в Таганрогский залив, распространившись почти по всей его акватории. В западной части залива гибрид менее многочислен, чем в более опресненной восточной, где за период сентябрь — первая половина ноября было поймано сетями 954 экз. гибрида и 1266 экз. белуги, что составляет соответственно 16,4 и 21,7% от всей молоди осетровых, пойманной за тот же период. Среди молоди белуги представлены, вероятно, не только сеголетки, но и двухлетки. Скорость роста вселенца очень высокая — к концу октября в ряде районов залива сеголетки его достигли среднего веса около 0,5 кг. Это объясняется изобилием корма в низовьях Дона, где он питался преимущественно мизидами и особенно в Таганрогском заливе, где по мере роста гибрида наибольшее значение в его питании приобретает мел-

кая рыба (главным образом различные виды бычков). До сентября включительно гибрид мало отставал в росте от белуги. Столь быстрый рост гибрида позволяет предполагать, что и половое созревание его здесь будет проходить быстрее, чем в прудах.

Все же возникает ряд вопросов. Не поведет ли вселение в Азовское море гибрида к нежелательной напряженности в пищевых взаимоотношениях осетра, севрюги, белуги и гибрида? Каковы перспективы естественного размножения гибрида и не окажет ли он отрицательного наследственного влияния на других осетровых? Гибрид белуга \times стерлядь рассматривается нами как форма, которая не может заместить какой-либо из видов осетровых Азовского моря, а лишь дополнит состав этих рыб, не причинив их стаду сколько-нибудь существенного ущерба. Карпевич (1960 б) на основании очень обстоятельного изучения промысловой и кормовой фауны Азовского моря указывает на необходимость акклиматизации здесь бентосоядных и хищных рыб, к категории которых гибрид по характеру питания вполне подходит.

Преимущества гибрида как объекта осетроводства основаны прежде всего на его гетерозисных свойствах: повышенной жизнестойкости (что имеет значение особенно при искусственном получении молоди), быстром росте и раннем половом созревании. Самцы гибрида созревают даже в малокормных прудах на четвертом году, тогда как самцы белуги — не ранее 12—13 лет. Если даже иметь в виду только заводское воспроизводство гибрида, т. е. в сущности товарное выращивание его в Азовском бассейне, то и в этом случае представляет определенный практический интерес использование гетерозиса в его первом поколении.

Имеются основания предполагать возможность и естественного воспроизводства гибрида, поскольку не только самцы, но и самки его, по видимому, окажутся плодовитыми. Но так как самки должны созревать не менее чем на 2—3 года позднее самцов, то в первые годы весьма вероятны возвратные скрещивания гибрида с самками стерляди с образованием потомства, морфологически близкого к стерляди, но отличающегося от нее большей скоростью роста, что может вести к возникновению новой стерлядеподобной формы.

Если начнется созревание у самок гибрида и внутригибридное размножение, то потомство F_2 вследствие полимерного наследования признаков должно быть представлено главным образом особями, промежуточными между белугой и стерлядью. Если гибридные генерации в какой-то степени и будут находиться под большим наследственным влиянием стерляди в силу скрещиваний с ней, то все же в основной части они должны иметь промежуточный характер. По мере роста гибридов они, вероятно, будут постепенно обособляться от стерляди экологически как по более крупной величине, так и по характеру питания (хищник). Иначе говоря, если гибрид займет свою экологическую нишу, то может возникнуть новая гибридогенная форма осетровых, приспособленная к размножению в измененных условиях гидрологического режима Нижнего Дона и растущая быстрее, чем осетр или севрюга. Для этого нужно, чтобы стадо гибрида в течение нескольких лет пополняло заводским путем и в первые годы не вылавливали.

Опасения о возможности нежелательного наследственного влияния гибрида на других осетровых нельзя признать основательными. Скрещивания осетра с гибридом могут происходить в редких случаях и полученный от таких скрещиваний тройной гибрид не может быть плодовитым, так как слишком велика разница в хромосомных комплексах осетра и гибрида. Следовательно, дальнейшие скрещивания тройного гибрида с осетром исключаются и какого-либо влияния на наследст-

венную природу осетра таким путем не может быть. Еще реже гибрид белуга × стерлядь может скрещиваться с севрюгой, поскольку сроки их размножения значительно расходятся во времени. Более вероятны возвратные скрещивания гибрида с родительскими видами, но с белугой они могут случаться значительно реже, чем со стерлядью, хотя бы вследствие того, что половозрелые особи гибрида будут отличаться от белуги меньшими размерами. Наиболее вероятны возвратные скрещивания гибрида со стерлядью, для которой они были бы только полезны, поскольку ее наследственная природа обогащалась бы в какой-то мере за счет более быстрорастущей белуги.

Поставленный опыт интродукции гибрида в Азовское море представляет интерес и потому, что позволяет изучать результаты искусственного воспроизводства осетровых, так как по выживаемости гибрида (не требующего мечения) можно судить до некоторой степени об эффективности заводского осетроводства и у других видов.

Этот опыт, имеющий целью изучение путей повышения продуктивности осетровых рыб Азовского моря, может приобрести и теоретическое значение, поскольку позволит выяснять биологические взаимоотношения этого гибрида и других осетровых, а также возможности освоения им особой экологической ниши, образования нового экотипа и даже превращения его в новый вид благодаря постепенной биологической изоляции. И. И. Шмальгаузен (1940) указывает, что обособление экотипов имеет основное значение в процессе внутривидовой дифференциации и обычно является источником видообразования при отсутствии географической изоляции. Таким образом, этот опыт может пролить некоторый свет на вопрос о возникновении гибридогенных видов у рыб — на вопрос, в котором так много гипотетического.

Возвратные скрещивания гибрида белуга × стерлядь с каждым родительским видом легко производятся искусственно. Среди гибридов, выращенных нами в прудах, много половозрелых самцов этого гибрида, поэтому в условиях осетроводного завода можно выводить возвратных гибридов в больших количествах. Полученные нами возвратные гибриды жизнеспособны (в течение нескольких лет они содержатся в прудах). Морфологически они являются промежуточными между гибридом F_1 и участвующим в скрещивании родительским видом.

Гибрид стерлядь × (белуга × стерлядь) по габитусу близок к стерляди, за которую он с первого взгляда может быть ошибочно принят. Но он отличается от стерляди рядом признаков: рот у него больше, перерыв нижней губы шире и др. Гибрид белуга × (белуга × стерлядь) находится в подобном же отношении к белуге.

На основании общего положения о том, что если у гибридов первого поколения плодовитость ограничена, то она обычно восстанавливается при возвратных скрещиваниях, можно предполагать, что возвратные гибриды окажутся вполне плодовитыми. Это подтверждается предварительными данными гистологических наблюдений над развитием гонад гибрида стерлядь × (белуга × стерлядь).

Гибриды стерлядь × (белуга × стерлядь) можно рекомендовать для выращивания или для акклиматизации в реках, озерах, водохранилищах и других пресноводных водоемах, в которых отсутствует стерлядь. Главное преимущество его перед стерлядью — повышенная скорость роста, благодаря чему он может служить исходным материалом для образования новой быстрорастущей формы стерляди.

Интересно изучить и другой возвратный гибрид белуга × (белуга × стерлядь). После зарегулирования стока рек резко нарушены нормальные условия размножения проходных осетровых, поскольку пло-

тины преграждают им пути к нерестилищам. В настоящее время белуга, как и другие проходные осетровые, все же может нереститься на участке Волги ниже Волгограда, но с постройкой Нижне-Волжской ГЭС такая возможность будет исключена и воспроизводство этой ценной рыбы будет только искусственным. Столь существенное биологическое изменение не может пройти бесследно для природы вида, вынужденного так или иначе приспособляться к новым условиям воспроизводства. Человеку следует активно вмешиваться в процесс перестройки природы осетровых, по возможности направляя его в желательную сторону, и метод гибридизации может сыграть здесь не последнюю роль. Интересно поставить опыт образования в природных условиях такой формы белуги, которая могла бы размножаться в низовьях реки. Для этой цели и представляет интерес возвратный гибрид белуга \times (белуга \times стерлядь), имеющий $\frac{3}{4}$ «крови» белуги и $\frac{1}{4}$ — стерляди, и соответственно этому очень близкий к белуге по внешнему виду и по скорости роста. В аквариальных условиях он рос даже несколько быстрее, чем белуга (Николюкин и Шпилевская, 1959). Он хорошо выживает и зимует в прудах.

Свойственный белуге нерестовый миграционный инстинкт у данного возвратного гибрида может быть ослаблен благодаря примеси «крови» стерляди или, по крайней мере, гибрид должен быть в этом отношении пластичнее, чем чистокровная белуга с ее консервативной наследственностью. Он может дать начало образованию новой раннеспелой разновидности белуги с укороченной нерестовой миграцией. Опыты в этом направлении облегчаются тем, что возвратный гибрид, хотя и близок к белуге морфологически, но все же отличается от нее и поэтому не требует мечения.

Необходимо дальнейшее изучение возвратных гибридов между белугой и стерлядью в отношении путей использования их в осетровом хозяйстве, хотя гетерозисные преимущества у них по сравнению с гибридом F_1 ослаблены в силу такой общей закономерности, что со снижением гетерозиготности эффект гетерозиса уменьшается и наоборот (Кирпичников, 1960).

Широкое распространение среди осетровых скрещиваний в природе, вероятно, способствует повышению variability и приспособляемости к меняющимся условиям существования этой, хотя и древней, но адаптационно-пластичной (Гербильский, 1962) группы рыб. Как отмечает И. И. Шмальгаузен (1940), «широкое скрещивание увеличивает разнообразие возможных комбинаций и является условием, увеличивающим пластичность и возможность быстрой эволюции». Если допустить, что в результате скрещиваний могут появляться индивидуальные вариации, не имеющие приспособительного значения или даже «вредные», то они должны элиминироваться.

Как следует из приведенного выше обзора литературы, в ряде семейств естественная гибридизация является как бы ответной реакцией на неблагоприятные изменения условий жизни скрещивающихся видов, например усиление гибридизации сельдей, как следствие гидростроительства (реки Рейн, Волга), или массовая гибридизация карповых под влиянием гидрографических изменений в пустынной местности (Калифорния) и др. Скрещивания в подобных случаях можно рассматривать как одно из проявлений борьбы за существование в неблагоприятных условиях.

Ч. Дарвин о значении фактора гибридизации в эволюционном процессе писал так: «Если не примем за доказанное, то будет по крайней мере считать в высшей степени вероятным существование великого за-

кона природы — закона, состоящего в том, что скрещивание животных и растений не близкородственных друг другу в высшей степени полезно или даже необходимо» (Соч. Т. 3, кн. 2, стр. 121, 1928).

В заключение замечу, что межвидовая гибридизация — один из самых могучих методов направленного преобразования живой природы. К сожалению, этому не всегда придается должное значение. Академик Н. В. Цицин (1957), достигший выдающихся успехов в деле применения этого метода в растениеводстве, пишет: «Довольно долгое время у нас недооценивалась важная область биологической науки, детище И. В. Мичурина — отдаленная гибридизация. Наперекор очевидным фактам практики и науки утверждалось, что в целом гибридизация бесплодна и может рассматриваться как малозначный прием расшатывания наследственной основы организмов».

ВЫВОДЫ

1. Межвидовые скрещивания рыб широко распространены в природе, поэтому наряду с другими факторами, определяющими судьбу акклиматизантов, следует учитывать также и фактор возможной гибридизации вселенца с тем или иным аборигенным видом.

2. Усиленным межвидовым скрещиваниям в природе способствует значительная разница в численности особей совместно обитающих видов. Вот почему и при интродукции одного вида в ареал другого близкородственного вселенец, как уступающий по численности аборигенному виду, в результате их скрещивания может вытесняться последним или, наоборот, вселенец может занять доминирующее положение, если он окажется более приспособленным в данных условиях обитания.

3. Метод гибридизации следует шире применять при акклиматизации рыб, поскольку у гибридов повышенная пластичность, а следовательно, они могут легче, чем исходные виды, адаптироваться к новой среде обитания, чему благоприятствуют и их гетерозисные особенности.

4. Среди межвидовых гибридов осетровых рыб прежде всего заслуживает внедрения в рыбное хозяйство гибрид белуга × стерлядь (F_1 и F_2) как по линии товарного выращивания, так и по линии создания новых форм в целях расширения ареала осетровых рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР. Ч. II, 1949.
Бойко Е. Г. и Наумова В. И. Условия размножения осетровых рыб в Дону после зарегулирования его стока. Тр. АзНИИРХ. Т. 1. Вып. 1, 1960.
Бурцев И. А. О воспроизводительной способности гибрида осетра со стерлядью. ДАН СССР. Т. 114, № 6, 1962.
Гербильский Н. Л. Теория биологического прогресса осетровых и ее применение в практике осетрового хозяйства. Уч. зап. ЛГУ № 311. Л., 1962.
Грандильевская-Дексбах М. Л. Питание чудского сига, рипуса и их гибридов, акклиматизированных в озерах Урала. Изв. ВНИОРХ. Т. 39. Л., 1957.
Дрягин П. А. Акклиматизация рыб во внутренних водоемах СССР. Изв. ВНИОРХ. Т. 32. Л., 1953.
Дюжиков А. Т. Состав стада и размножение осетра на Волге ниже Волжской ГЭС им. Ленина. Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ. Т. 6. Саратов, 1960.
Зограф Н. Ю. Материалы к познанию организации стерляди. Изв. Об-ва любит. естеств., антрополог. и этногр. Т. 42. Вып. 3. М., 1887.
Казанчеев Е. Н. О возможном значении гибридизации в изменении численно-

- сти волжской сельди и каспийского пузанка. Тр. совещаний Ихтиол. комиссии АН СССР. Вып. 13, 1961.
- Карпевич А. Ф. Теоретические предпосылки к акклиматизации водных организмов. Тр. ВНИРО. Т. 43, М., 1960а.
- Карпевич А. Ф. Влияние изменяющегося стока рек и режима Азовского моря на его промысловую и кормовую фауну. Тр. АЗНИИРХ. Т. 1. Вып. 1, 1960б.
- Кирпичников В. С. Генетические методы селекции гибридов рыб. Сб. «Отдаленная гибридизация растений и животных». Изд. АН СССР, 1960.
- Константинов К. Г., Николюкин Н. И. и Тимофеева Н. А. К биологии гибридов осетровых рыб. ДАН СССР. Т. 86, № 2, 1952.
- Леманова Н. А. Сравнительный и экспериментальный анализ межвидовых гибридов рода *Coregonus*. Сб. «Отдаленная гибридизация растений и животных». Изд. АН СССР, 1960.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов. М., 1947.
- Маслов В. П. Выращивание молоди гибридов лудуги и рипуса в прудах. Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ. Т. 6, Саратов, 1960.
- Нестеренко Н. В. Опыт гибридизации уральского рипуса с чудским сигом в прудовых условиях. Изв. ВНИОРХ. Т. 39. Л., 1957.
- Никольский Г. В. Рыбы Среднего и Нижнего течения р. Чу. Ежегодн. зоол. музея АН СССР. Т. 32. 1931.
- Никольский Г. В. Материалы к познанию речного периода жизни аральского усача *Barbus brachycephalus* Kessler (Pisces, Cyprinidae). «Зоол. журн.» Т. 22, Вып. 6. 1943.
- Николюкин Н. И. Межвидовая гибридизация рыб. Саратов. 1952.
- Николюкин Н. И. Состояние и задачи исследований по гибридизации осетровых рыб. Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ. Т. 6, Саратов, 1960.
- Николюкин Н. И. и Шпилевская Г. В. Возвратные гибриды стерляди и белуги в сравнении с исходными формами. ДАН СССР. Т. 125, № 3, 1959.
- Николюкин Н. И. Опыт использования гибрида белуга и стерлядь как объекта рыбного хозяйства водохранилищ «Рыбное хозяйство», № 2, 1963.
- Овсянников Ф. В. Об искусственном разведении стерлядей. Тр. II Съезда русск. естествоиспыт. М., 1870.
- Правдин И. Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. Изд. АН СССР, 1954.
- Пушкина Р. Г. Гибридизация рыб как фактор, содействующий их акклиматизации. Проблемы внутривидовых отношений организмов. Изд. Томск. гос. ун-та. Томск, 1962.
- Световидов А. Н. О каспийских и черноморских сельдевых из рода *Caspialosa* и *Clupeonella* и об условиях их формирования. «Зоол. журн.» Т. 22. Вып. 4, 1943.
- Световидов А. Н. Сельдевые (Clupeidae). Фауна СССР. Т. II. Вып. 1. Изд. АН СССР, 1952.
- Станчинский В. В. Теоретические основы акклиматизации животных. Тр. Ин-та с.-х. гибридизации и акклиматизации животных в Аскания-Нова. Т. 1, 1933.
- Стоянов Н. Акклиматизационная проблема в Болгарии. Ежегодник Софийск. ун-та агрономо-лесов. факультет. VIII, 1929—1930.
- Турдаков Ф. А. Рыбы Киргизии. Фрунзе. 1963.
- Цицин Н. В. Значение отдаленной гибридизации в селекции растений и животных. Журн. общ. биол. Т. 18, № 6. 1957.
- Чиркина А. И. Гистологическое строение половых желез гибрида белуги со стерлядью. Тр. Саратовск. отд. ГосНИОРХ. Т. 6. Саратов, 1960.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Изд. АН СССР, 1940.
- Alm G. Artificial hybridization between different species of the salmon family. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottning. vol. 36, 1955.
- Anderson E. Introgressive hybridization. New-York — London, 1949.
- Bailey R. J. & Lagler K. F. An analysis of hybridization in a population of stunted sunfishes in New York. Pap. Mich. Acad. Sci., vol. 23. 1938.
- Blair W. E. Interbreeding of natural populations of vertebrates. Amer. Naturalist, vol. 85, No 820, 1951.
- Breider H. Eine Erbanalyse v. Artmerkmalen geographisch vikarierender Arten d. Cattung Limia. Zeitschr. ind. Abst. Ver., Bd. 71, 1936.
- Buss K. W. & Wright J. E. Results of species hybridization within the family Salmonidae. Prog. Fish. Cult., vol. 18 (4), 1956.
- Dotrens E. Acclimatation et hybridation de Coregones. Rev. Suisse Zool., 62. suppl., 1955.
- Gerschler M. W. Über alternative Vererbung bei Kreuzung von Cyprinodonten-Gattungen. Zeitschr. ind. Abst. Ver., Bd. 12, 1914.
- Holck J. Identification of *Acanthorhodens chankaensis* (Dybowski) 1872 (Cyprinidae, Acheilognathinae) as a natural hybrid between *Acanthorhodeus asmussii* (Dyb.)

- 1872 and *Rhodeus sericeus sericeus* (Pallas) 1776. Vestnik Česloslov. spolecn. zool. acta soc. zool. bonemoslov. Tom 27, No 2, 1963.
- Horá S. L. The fish of Chitral. Rec. Ind. Mus. Calcutta, 36, 1934.
- Hubbs C. L. Speciation of Fishes. Amer. Naturalist, vol. 74, No 752, 1940.
- Hubbs C. L. Hybridization between fish species in nature. Systematic Zoology, vol. 4, No. 1, 1955.
- Hubbs C. L. & Hubbs L. C. Increased growth in hybrid Sunfishes. Papers Michigan Acad. Vol. 13, 1931.
- Hubbs C. L. & Hubbs L. C. Experimental verification of natural hybridization between distinct genera of Sunfishes. Papers Michigan Acad. Vol. 15, 1932.
- Hubbs C. L. & Hubbs L. C. The increased growth, predominant maleness and apparent infertility of Hybrid Sunfishes. Pap. Mich. Acad., Vol. 17, (1932) 1933.
- Hubbs C. L. & Hubbs L. C. Natural Hybrids between Two Species of Catostomid Fishes. Pap. Mich. Acad. Vol. 31 (1945), 1947.
- Hubbs C. L., Hubbs L. C. & Johnson R. E. Hybridization in Nature between Species of Catostomid Fishes. Contrib. Lab. Vert. Biol., Univ. Mich., Vol. 22, 1943.
- Hubbs C. L. & Kuronuma K. Analysis of Hybridization in Nature between Two Species of Japanese Flounders. Pap. Mich. Acad. Vol. 27, (1941) 1942.
- Hubbs C. L. & Miller R. R. Mass hybridization between two genera of cyprinid fishes in the Mohave Desert, California. Pap. Mich. Acad. Vol. 28 (1942), 1943.
- Hubbs C. L. & Miller R. R. Hybridization in nature between the fish genera *Catostomus* and *Xyrauchen*. Pap. Mich. Acad. Vol. 38, No 2, (1952) 1953.
- Hubbs C. L., Walker B. W. & Johnson R. Hybridization in Nature between Species of American Cyprinodontid Fishes. Contrib. Lab. Vert. Biol. Univ. Mich., Vol. 23, 1943.
- Hubbs C. L. Fertility of hybrids between the percid fishes, *Etheostoma spectabile* and *E. lepidum*, Copeia, 1958.
- Hubbs C. L. Laboratory Hybrid Combinations Among Etheostomatine Fishes. The Texas Journ. of Science, Vol. XI, No 1, 1959.
- Hunter J. G. Occurrence of hybrid salmon in the British Columbia commercial fishery. Fish. Res. Board. Canada. Progr. Rep., No. 81 (1949), 1950.
- 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, No 3, 1935.
- Kosswig C. Über Kreuzungen zwischen den Teleostiern *Xiphophorus helleri* und *Platypoecilus maculatus*. Zeitschr. ind. Abst. Ver., Bd. 47, 1928.
- Lieder U. Über einige genetische Probleme in der Fischzucht. Zeitschr. für Fischerei. Bd. V. N. F., H. 1/2, 1956.
- Norman I. R. A systematic monograph of the flatfishes (Heterosomata), Vol. 1, London, 1934.
- Redeke H. C. Über den Bastard *Clupea alosa-finta* Hoek. Arch. Néerland. Zool., III, 1938.
- Senton J. E. Artificial Hybridization of Eastern Brook Trout x Lake Trout Hybrids. The Canad. Fish. Culturist, 6, 1950.
- Senton J. E. Additional information of Eastern Brook Trout x Lake Trout Hybrids. The Canad. Fish. Culturist, 13, 1952.
- Slastenenko E. P. Una lista de los híbridos naturales de peces del Mundo. De- vista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, 17, 1956.
- Thompson D. H. Hybridization & Racial Differentiation among Illinois Fishes. Bull. Ill. Nat. Hist. Surv., XX, 1935.

HYBRIDIZATION OF FISHES AND ITS ROLE AT ACCLIMATIZATION

N. I. Nikoljukin

Interspecific breeding among fishes are widely spread in nature, therefore a possibility of hybridization of transplanted fish with aboriginal species should be considered in the course of acclimatization.

The interspecific breeding is intensified due to a considerable difference in the numerical strength. If a species is introduced into the area of another closely relative species and they interbreed, the species introduced may be ousted due to their poorer strength by the aboriginal fish. However, if the species introduced have more adaptive abilities to new environmental conditions they may prevail over the aboriginal fish.

Since the hybrids have more adaptive abilities than the parental species and may be fecund the hybridization method should be wider applied in the acclimatization work.