

УДК 575.16

## ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ ГЕНОВ АСПАРТАМИНОТРАНСФЕРАЗЫ В РАННЕМ РАЗВИТИИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ КАРПОВЫХ РЫБ И ИХ МЕЖРОДОВЫХ ГИБРИДОВ F1<sup>1</sup>

© 2007 г. А. М. Андреева

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

152742 Борок, Ярославская область

E-mail: aam@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 24.01.06 г.

Окончательный вариант получен 19.06.06 г.

Исследовали различные временные показатели проявления активности родительских аллелей гена аспартаминотрансферазы *Aat-1* в раннем развитии межродовых реципрокных гибридов F1 леща, плотвы и синца. Установлено, что в тех случаях, когда первое проявление *Aat-1* приходилось на ранние стадии развития (поздняя бластула–гастрола), родительские аллели гена активировались асинхронно по материнскому типу (гибриды синец × плотва). В тех случаях, когда первое проявление гена *Aat-1* приходилось на более поздние стадии (рассасывание желточного мешка), родительские аллели активировались синхронно (гибриды лещ × плотва, плотва × лещ, плотва × синец). Характер активации зародышевых генов определяется влиянием материнской среды, при этом не исключается влияние межаллельных взаимодействий: *Aat-fl/Aat-sl* (лещ × плотва, плотва × лещ, плотва × синец) и *Aat-sl/Aat-med* (синец × плотва).

**Ключевые слова:** раннее развитие, карповые рыбы, гибриды, аспартаминотрансфераза, материнские и отцовские аллели *Aat-1*.

Одним из аспектов изучения закономерностей функционирования генома в онтогенезе является исследование различных состояний родительских аллелей, а также способов их взаимодействия на самых ранних этапах развития (Корочкин, 1999). Наиболее подходящими объектами для успешной разработки данного направления являются отдаленные гибриды (Нейфах, Тимофеева, 1978; Нейфах, Абрамова, 1979; Кирпичников, 1987).

Среди позвоночных отдаленная гибридизация в естественных условиях наиболее часто отмечается у рыб (Rubidge, Taylor, 2004; Volf, 2005), в частности в семействе карповых между лещом *Abramis brama* (L.) и плотвой *Rutilus rutilus* (L.) (Рябов, 1979; Wood, Jordan, 1987; Fahy et al., 1988; Verspoor, Hammar, 1991; Яковлев, Слынько, 1998; Слынько и др., 1999; Слынько, 2000; Яковлев и др., 2000), лещом и красноперкой *Scardinius erythrophthalmus* (L.) (Корпиевская et al., 2004), золотым карасем *Carassius carassius* (L.) и интродуцированными в Великобритании некоторыми видами карповых (*Cyprinus carpio* (L.) и неидентифицированные виды *Carassius* spp.) (Hanfling et al., 2005), между тремя видами тропи-

ческих карповых (Simonsen et al., 2004), а также между видами из других семейств, например колюшковых (Takahashi et al., 2005).

В результате гибридизации создается новый генотип, совмещающий чужеродные геномы матери и отца. От их согласованности на самых ранних этапах развития зависит и судьба гибрида. При этом как для каждого гена, так и генома гибрида в целом возможен весь спектр различных состояний родительских аллелей, начиная от полной инактивации одного из них и кончая равной активностью обоих. Кроме того, в онтогенезе имеют место различные временные показатели проявления активности отцовских и материнских аллелей генов: от раннего проявления генов (на стадиях бластулы–гастроулы) до более позднего (этап рассасывания желтка), от асинхронного (неодновременного) до синхронного (одновременного) (Глушанкова и др., 1973; Champion, Whitt, 1976; Neyfakh et al., 1976; Frankel, Hart, 1977; Pontier, Hart, 1978, 1979; Кирпичников, 1987; Корочкин, 1999; Слынько и др., 1999; Чадов, 2002; Андреева, 2005).

Несмотря на наличие большого массива данных по морфогенетическому и генетико-биохимическому анализу раннего развития гибридов

<sup>1</sup> Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 03-04-48447).

рыб, точно сказать, на каком этапе развития и каким образом достигается компромисс в работе чужеродных геномов, не представляется возможным, так как нет четких представлений о закономерностях согласования чужеродных генов и геномов и об эффектах наследования. Основная цель работы – определение времени (стадия развития) и характера (синхронный, асинхронный) проявления родительских аллелей гена *Aat-1* внутриклеточной растворимой аспартатамино-трансферазы (ААТ) [К.Ф.2.6.1.1.] у межродовых реципрокных гибридов F1 карповых рыб леща *Abramis brama* (L.), синца *Abramis ballerus* (L.) и плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в период раннего развития.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Половозрелых производителей отлавливали в период нереста в районе Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Оплодотворение проводили сухим способом (Рябов, 1981) с использованием отработанной для данных видов технологии подготовки производителей, получения и выращивания гибридов F1 (Слынько, 2000). Потомство от внутривидовых и межродовых реципрокных скрещиваний (всего семь групп: лещ × лещ, плотва × плотва, синец × синец, плотва × лещ, лещ × × плотва, плотва × синец, синец × плотва) было получено в весенне-летние периоды 1999, 2000 и 2002 гг. (Слынько и др., 1999; Андреева и др., 2000; Лапушкина, 2002; Андреева, 2005).

Всего во внутривидовых скрещиваниях было задействовано пар производителей: плотвы и леща – четыре, синца – одна; в межродовых скрещиваниях: плотвы и леща – четыре, леща и плотвы – четыре, плотвы и синца – две, синца и плотвы – одна пара производителей.

Температуру воды, в которой инкубировали зародыши, поддерживали в пределах температурных оптимумов, °С: в 1999 г. – 15–19, в 2000 г. – 18–19, в 2002 г. – 15,5–21 и 13,5–19. Диапазоны с верхней границей 19°C условно обозначали как “холодные”, а с верхней границей 21°C – “теплые”.

Гибриды F1 плотвы и синца, в природе не встречающиеся, использовали для верификации результатов, полученных на гибридах плотвы и леща.

Сравнительный анализ характера проявления родительских аллелей *Aat-1* у “чистых” видов и гибридов F1 проводили по группам зародышей, инкубированных в “холодном” диапазоне.

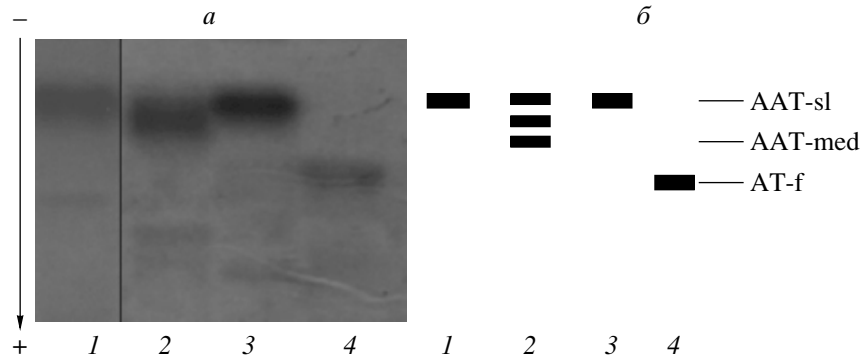
Зародыши и личинки отбирали на следующих стадиях: 1) образования перивителлинового пространства и бластодиска, 2) бластулы, 3) окончания эпиболии, 4) трех сегментов, 5) разгара сегментации тела (18–23 сегментов), 6) окончания

сегментации и установления кровообращения (43–48 сегментов), 7) вылупления, 8) этапа смешанного питания, 9) этапа полного рассасывания желточного мешка и перехода на внешнее питание, 10) малька (Крыжановский, 1949, 1968; Игнатьева, 1987).

В общей сложности было проанализировано 1808 зародышей и личинок. Для контроля использовали неоплодотворенные яйцеклетки текучих самок и белые мышцы производителей. К индивидуальным икринкам (зародышам, личинкам, кусочкам белых мышц) добавляли фиксированный объем 20%-ной сахарозы, однократно надавливали стеклянной палочкой до разрыва яйцевых оболочек и далее замораживали их до окончания сбора проб. Началом сбора проб считали момент скрещивания, концом – достижение стадии экзогенного питания. Период сбора проб не превышал трех недель. Для проведения электрофоретического анализа все пробы одновременно размораживали и центрифугировали 20 мин при 18000 об/мин и температуре +4°C. Супернатант вносили в лунки блока полиакриламидного геля (ПААГ) в объеме 20 мкл и проводили диск-электрофорез (Davis, 1964; Ornstein, 1964). Анализ контрольных образцов и проб зародышей и личинок проводили одновременно в блоке ПААГ (40 лунок) для получения сопоставимых изоферментных спектров. О смене оогенетической ААТ ферментом, контролируемым генами *Aat-1* зародыша гибрида, судили по появлению отцовского фермента в тех случаях, когда отцовский и материнский ферменты различались по электрофоретической подвижности. После электрофореза изоферментные спектры внутриклеточной растворимой ААТ выявляли с помощью специфического окрашивания (Бернстон, 1965).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Особенности проявления Aat-1 из мышц половозрелых леща, плотвы и синца.* У исследуемых видов рыб описано три разных аллеля полиморфного локуса *Aat-1* (Слынько, 1997, 2000). ААТ является ферментом, состоящим из двух субъединиц (Корочкин и др., 1977). В проводимых скрещиваниях родительские экземпляры синца были гомозиготами по медленному (slow) аллелю, обозначенному нами как *Aat-sl*, леща – гомозиготами по быстрому (fast) аллелю *Aat-f*. Соответствующие гомодимерные изоферменты мы обозначили как ААТ-sl и ААТ-f. У плотвы был выявлен аллель *Aat-med*, продукт которого занимал на электрофореграмме промежуточное (*media*) положение между изозимами ААТ-f и ААТ-sl. Родительские экземпляры плотвы, участвующие в скрещиваниях, были представлены в двух вариантах: гомозиготами по медленно-



**Рис. 1.** Изоферментные электрофоретические спектры аспартатаминотрансферазы (ААТ) (а) из белых мышц плотвы (1, 2), синца (3) и леща (4) и их схематичное изображение (б). Здесь и на рис. 3: вертикальная стрелка от катода (–) к аноду (+) обозначает направление диск-электрофореза. Обозначения гомодимеров ААТ-sl, ААТ-f, ААТ-med и т.д. см в тексте.

му аллелю *Aat-sl* и гетерозиготами по *Aat-sl/med*. Гетерозиготный экземпляр плотвы использовали только в межродовом скрещивании синец × плотва (рис. 1, 2).

*Время проявления Aat-1 в потомстве от внутривидовых скрещиваний.* При всех температурах инкубации активность ААТ у “чистых” лещей на стадиях от оплодотворения до окончания сегментации не выявлена, что связано, вероятно, с ее относительно низким уровнем на данном этапе онтогенеза. Слабо выраженные гомодимеры ААТ-f у леща были обнаружены только на стадии вылупления, четко выраженные – на стадии смешанного питания (рис. 2, а).

У плотвы выявлена следовая активность ААТ в неоплодотворенных икринках текущих самок и в зародышах на самых ранних стадиях развития. Во всех группах “холодной” линии появление выраженных полос активности ААТ на электрофореграммах приходилось на стадию разгара сегментации (рис. 2, а).

В зародышах плотвы из “теплой” группы выраженные полосы гомодимеров ААТ-sl были обнаружены на стадии трех сегментов.

У зародышей синца, в отличие от леща и плотвы, выраженные полосы гомодимеров ААТ-sl обнаруживались значительно раньше – на стадии гастролы (рис. 2, а).

*Время проявления Aat-1 в потомстве от межродовых скрещиваний.* Время проявления *Aat-1* у гибридов из “холодной” линии было приурочено к тем же стадиям развития, что и у видов, выступавших в скрещиваниях в качестве матери. Так, у гибридов синец × плотва первое проявление гена *Aat-1* приходилось на стадию гастролы, а у гибридов плотва × синец, плотва × лещ и лещ × плотва – на более поздние стадии (окончание сегментации и установление кровообращения – вылупление) (рис. 2, б).

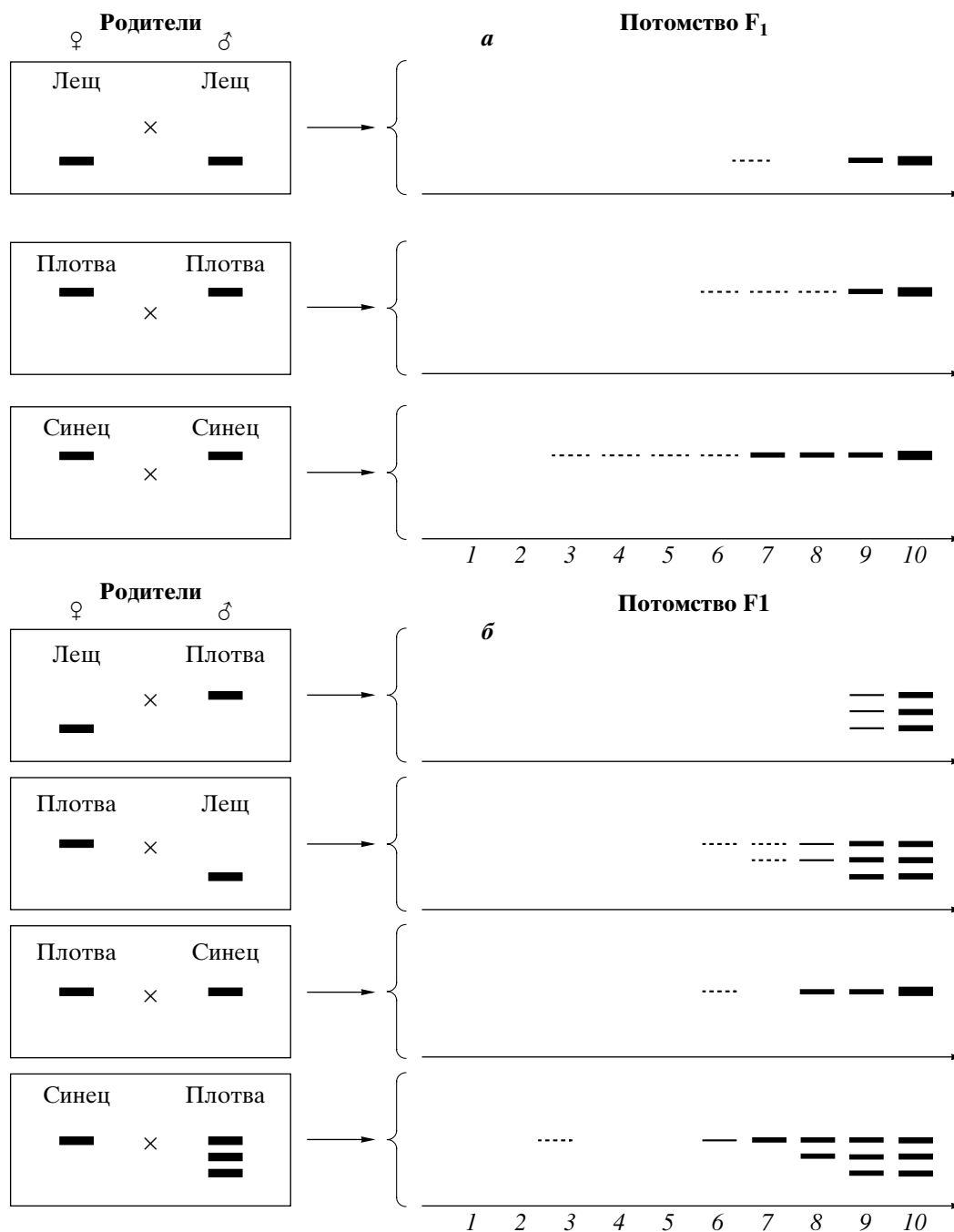
В “теплой” линии в потомстве от скрещивания плотва × лещ время первого проявления *Aat-1* не совпадало с таковым у “чистой” плотвы (стадия трех сегментов): у гибридов появление ААТ запаздывало по сравнению с “чистой” плотвой.

*Динамика формирования изоферментных спектров ААТ в потомстве от межродовых скрещиваний.* Скрещивание плотва × лещ. Изоферментные спектры ААТ у гибридов “холодных” линий, начиная со стадии окончания сегментации и до этапа экзогенного питания – малька, состояли из двух полос: материнского гомодимера ААТ-sl и гетеродимера ААТ-f/sl. Последний состоял из материнской и отцовской субъединиц. Обнаружение полосы гетеродимера свидетельствовало о начале активации отцовского аллеля *Aat-f*. Появление у мальков плотва × лещ отцовского гомодимера ААТ-f было связано, вероятно, с нарастанием продукции отцовского аллеля (рис. 2, б; 3).

В “теплой” линии гибридов плотва × лещ имело место торможение проявления отцовского аллеля: начало формирования изоферментных спектров ААТ приходилось на этап смешанного питания.

*Скрещивание лещ × плотва.* При всех температурных вариациях у гибридов лещ × плотва полный трехполосный спектр ААТ формировался одновременно на этапе массового вылупления – смешанного питания (рис. 2, б; 3).

*Скрещивание синец × плотва.* У гибридов синец × плотва, начиная со стадии гастролы и до этапа смешанного питания, изоферментные спектры ААТ были представлены одной полосой материнского гомодимера ААТ-sl. Гетерозиготный изоферментный спектр, состоящий из гомодимера ААТ-sl, гетеродимера ААТ-sl/med и гомодимера ААТ-med, формировался на этапе смешанного питания (рис. 2, б; 3).

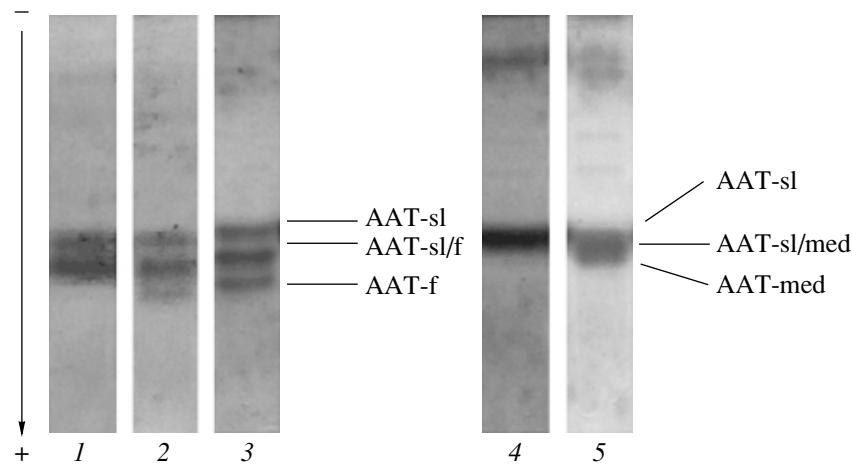


**Рис. 2.** Схема динамики формирования электрофоретических изоферментных спектров ААТ в раннем развитии потомства от внутривидовых (*а*) и межродовых (*б*) скрещиваний леща, плотвы и синца из “холодной линии”. 1–10 – стадии развития зародышей (см. “Материал и методика”).

*Скрещивание плотва × синец.* У гибридов плотва × синец, начиная со стадии окончания сегментации и далее, изоферментный спектр ААТ был представлен одной полосой гомодимера ААТ-sl (рис. 2, б).

*Влияние температуры на время проявления Aat-1 в потомстве от внутривидовых и межродовых скрещиваний.* Переход от слабо выражен-

ных изоферментных спектров ААТ, носящих следовой характер на ранних стадиях развития, к четко выраженным полосам активности фермента на этапе, предшествующем вылуплению, имеет в своей основе, вероятно, смену оогенетических изоферментов на зародышевые. Исследуя параметры экспрессии только зародышевой ААТ, мы обнаружили, что повышение темпера-



**Рис. 3.** Электрофоретические изоферментные спектры ААТ мальков гибридов F1: плотва × лещ (1, 2), лещ × плотва (3), плотва × синец (4), синец × плотва (5).

туры инкубации зародышей может иметь три различных следствия.

1. Повышение температуры приводило к сдвигу времени начала проявления активности зародышевой ААТ в сторону ускорения. Так, в потомстве от внутривидового скрещивания плотва × лещ «холодной» линии начало экспрессии зародышевой ААТ приходилось на разгар сегментации. В потомстве от такого же скрещивания «теплой» линии имело место более быстрое появление выраженных полос гомодимеров ААТ-sl – на стадии начала сегментации.

2. Повышение температуры могло не приводить к осязаемым изменениям времени начала проявления активности ААТ, что имело место у «чистого» леща и гибридов F1 лещ × плотва.

3. Повышение температуры приводило к замедлению времени начала проявления активности ААТ. Так, в «теплой» линии гибридов плотва × лещ начало экспрессии зародышевой ААТ приходилось не на стадию трех сегментов, как это имело место в группе зародышей материнского вида (плотва) из «теплой» линии, и не на стадию установления кровообращения, как в группе гибридов плотва × лещ «холодных» линий, а на значительно более поздний этап смешанного питания.

*Влияние температуры на характер проявления родительских аллелей гена Aat-1 у гибридов.* У гибридов при всех температурах инкубации имело место одновременное проявление материнских и отцовских аллелей *Aat-1*. Формирование изоферментных спектров могло происходить как ступенчато (плотва × лещ, синец × плотва) – от двух полос (материнского гомодимера и гетеродимера, состоящего из материнской и отцовской субъединиц) к трем (материнский и отцовский гомодимеры и гетеродимер), так и одновре-

менно (лещ × плотва). В обоих случаях материнские и отцовские аллели *Aat-1* активировались одновременно.

*Сравнительный анализ времени и характера проявления родительских аллелей гена Aat-1 в раннем развитии гибридов.* Обнаружение активности внутриклеточной растворимой ААТ на всех этапах раннего развития объясняется участием этого фермента во внутриклеточном метаболизме. Слабая ее активность в неоплодотворенных икринках текущих самок и в зародышах на самых ранних стадиях развития, а также последующее ступенчатое нарастание на более поздних связаны, вероятно, с постепенной заменой оогенетической ААТ на зародышевые изоферменты.

Активация большинства зародышевых генов у рыб, в том числе и у карповых, начинается на стадии поздней бластулы–гастролы (Нейфах, Тимофеева, 1978; Конюхов, 1980; Слынько, 2000). Полученные нами результаты показали, что у синца и гибридов F1 синец × плотва активация зародышевых генов *Aat-1* происходила, вероятно, именно на этом участке раннего развития. В других экспериментальных группах рыб проявление зародышевых генов *Aat-1* происходило значительно позднее. Это позволило нам условно считать ААТ у синца и гибридов синец × плотва ферментом с ранней активацией, в то время как у леща, плотвы и гибридов лещ × плотва, плотва × лещ, плотва × синец – ферментом с поздней активацией.

Такой разброс времени начала проявления одного и того же локуса (в данном случае *Aat-1*) не противоречит имеющимся данным по другим генетическим локусам, чье время включения в онтогенезе у разных видов рыб может существенно различаться (Кирпичников, 1987). Расширение

числа экспериментальных групп рыб, у которых имеет место вариабельность данного параметра, дает возможность более достоверно оценить взаимосвязь времени экспрессии зародышевой ААТ в эмбриогенезе и характера экспрессии родительских аллелей *Aat-1* у гибридов. Полученные нами данные позволяют заключить, что у гибридов с ранним проявлением гена *Aat-1* имела место асинхронная активация родительских аллелей *Aat-1*, а у гибридов с поздним проявлением этого гена – синхронная.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Синхронное проявление родительских аллелей генетических локусов у гибридов связывают, как правило, с близкородственными скрещиваниями (Глушанкова и др., 1973; Champion, Whitt, 1976; Neyfakh et al., 1976; Frankel, Hart, 1977; Pontier, Hart, 1978, 1979; Корочкин, 1983), а асинхронное – с отдаленными (Кирпичников, 1987). Генотипы отдаленных гибридов, полученные путем скрещивания в естественных условиях, успешно совмещают в себе чужеродные родительские геномы. И если асинхронность в проявлении родительских аллелей генетических локусов у отдаленных гибридов часто рассматривают как результат несогласованности взаимодействий регуляторных систем скрещиваемых форм (Корочкин и др., 1977; Кирпичников, 1987), то в отношении отдаленных естественных гибридов это предположение неочевидно.

Результаты исследования ААТ у гибридов карповых рыб позволяют допустить наличие связи между временем и характером проявления локуса *Aat-1* в эмбриогенезе: в случае раннего проявления *Aat-1* у гибридов имела место асинхронная активация родительских аллелей по материнскому типу (гибриды синец × плотва), переходящая по ходу развития в синхронную; в случае позднего – синхронная (гибриды лещ × плотва, плотва × лещ, плотва × синец). Этот характер связи сохранялся при разных температурных режимах инкубации зародышей.

Следует отметить, что во всех экспериментальных группах естественных гибридов (лещ × плотва, плотва × лещ) родительские аллели *Aat-1* проявлялись синхронно, в то время как в группе искусственных (синец × плотва) – асинхронно, что согласуется с предположением о наличии некоординированности межгеномных взаимодействий у отдаленных гибридов. Однако при этом в группе искусственных гибридов плотва × синец включение родительских аллелей происходило синхронно. Возможно, различия во времени и характере активации *Aat-1* в разных экспериментальных группах гибридов связаны с видоспецифическими особенностями проявления этого гена в раннем развитии скрещиваемых видов. И асинхронность

включения родительских генов у гибридов синец × плотва на ранних стадиях развития можно рассматривать как один из начальных этапов координации взаимодействия родительских аллелей *Aat-1*. В эволюционном аспекте не исключается возможность того, что асинхронность включения родительских генов и целых блоков генов в ходе индивидуального развития является первым этапом на пути к полной инактивации одного из них путем прогрессирующего отставания по времени включения в функцию. Возможно, что это явление распространяется как на половые хромосомы, так и на аутосомы (Корочкин, 1999).

Мы полагаем, что в основе полученного нами распределения по характеру активации *Aat-1* у гибридов лежит исключительно материнский эффект, проявляющийся в виде видоспецифичных характеристик времени начала активации локуса. Желток и оогенетические ферменты формируют материнскую (по происхождению) метаболическую среду, которая способствует преимущественной активации материнских аллелей *Aat-1* (гибриды синец × плотва). Наше предположение подтверждается тем обстоятельством, что включение зародышевых генов на более поздних этапах развития, когда имеет место частичное или полное исчерпание запасов желтка, происходило синхронно (гибриды лещ × плотва, плотва × лещ, плотва × синец).

Не исключено, что указанное выше распределение гибридов по группам может быть в определенной степени обусловлено особенностями межallelельных взаимодействий: *Aat-fj/Aat-sl* (лещ × плотва, плотва × лещ, плотва × синец) и *Aat-sl/Aat-med* (синец × плотва), что подтверждается данными о замедлении проявления ААТ в “теплой” линии зародышей гибридов плотва × лещ в сравнении как с зародышами плотвы из “теплой” линии, так и с гибридами плотва × лещ из “холодной”. Возможность таких взаимодействий подтверждается имеющимися данными, в частности по гибридам птиц (*Coturnix coturnix japonicus* × *Gallus gallus domesticus*), когда разные сочетания родительских аллелей определяют особенности фенотипического проявления отцовских аллелей алкогольдегидрогеназы Adh (Корочкин, 1983). Разнообразие фенотипического проявления и степень выраженности таких межallelельных взаимодействий являются результатом многоуровневого контроля реализации функции гена.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева А.М. Особенности проявления генов лактатдегидрогеназы в раннем развитии леща *Abramis brama* (L.), плотвы *Rutilus rutilus* (L.) и их реципрокных гибридов F<sub>1</sub> // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45. № 3. С. 411–417.

Андреева А.М., Басова Е.Е., Слынько Ю.В. Особенности временной экспрессии изоферментов лактатдегид-

- рогеназы, аспартатаминотрансферазы и  $\beta$ -эстеразы у плотвы, леща и их гибридов // Матер. междунар. конференции студентов и аспирантов по фундаментальным наукам "Ломоносов". М.: Изд-во МГУ, 2000. Вып. 4. С. 9–10.
- Берстон М. Гистохимия ферментов. М.: Мир, 1965. 464 с.
- Глушанкова М.А., Коробцова Н.С., Кусакина А.А. Использование теплоустойчивости белка при исследовании проявления генов альдозазы у гибридных зародышей рыб // Биохимическая генетика рыб. Л.: Наука, 1973. С. 76–84.
- Игнатъева Г.М. Ранний эмбриогенез рыб и амфибий. М.: Наука, 1987. 175 с.
- Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. Л.: Наука, 1987. 520 с.
- Конюхов Б.В. Генетика развития позвоночных. М.: Наука, 1980. 291 с.
- Корочкин Л.И. Некоторые молекулярные аспекты регуляции экспрессии генов у рыб и других эукариот // Биологические основы рыбоводства: генетика и селекция. Л.: Наука, 1983. С. 34–51.
- Корочкин Л.И. Введение в генетику развития. М.: Наука, 1999. 253 с.
- Корочкин Л.И., Серов О.Л., Манченко Г.П. Понятие об изоферментах. Номенклатура изоферментов и соответствующих им генов. Молекулярные механизмы возникновения множественных форм ферментов // Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977. С. 5–18.
- Крыжановский С.Г. Эколого-морфологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб // Тр. Ин-та морфологии животн. АН СССР. 1949. № 1. С. 3–332.
- Крыжановский С.Г. Закономерности развития гибридов рыб различных систематических категорий. М.: Наука, 1968. 220 с.
- Лапушкина Е.Е. Эколого-генетический анализ раннего развития отдаленных гибридов F<sub>1</sub> леща *Abramis brama* L., плотвы *Rutilus rutilus* L. и синца (*Abramis ballerus* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ РАН, 2002. 26 с.
- Нейфах А.А., Абрамова Н.Б. Регуляция активности ферментов в развитии животных // Биохимическая и популяционная генетика рыб. Л.: Ленуприздат, 1979. С. 18–23.
- Нейфах А.А., Тимофеева М.Я. Проблемы регуляции в молекулярной биологии развития. М.: Наука, 1978. 307 с.
- Рябов И.Н. Гибридизация представителей различных подсемейств семейства Cyprinidae // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19. № 6. С. 1025–1042.
- Рябов И.Н. Методы гибридизации рыб на примере семейства карповых // Исследование размножения и развития рыб. М.: Наука, 1981. С. 195–215.
- Слынько Ю.В. Генетическая структура и состояние рыб Рыбинского водохранилища // Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль: Изд-во ЯрГТУ, 1997. С. 153–178.
- Слынько Ю.В. Система размножения межродовых гибридов плотвы (*Rutilus rutilus* L.), леща (*Abramis brama* L.) и синца (*Abramis ballerus* L.) (Leuciscinae: Cyprinidae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ЗИН РАН, 2000. 24с.
- Слынько Ю.В., Андреева А.М., Басова Е.Е. Особенности формирования гетерозиготного спектра лактатдегидрогеназы у триплоидных гибридов плотвы и леща // Тез. докл. VI Молодежн. науч. конф. Сыктывкар: Изд-во СГУ, 1999. С. 225–226.
- Чадов Б.Ф. "Образ" регуляторного гена в опытах на дрозофиле // Генетика. 2002. Т. 38. № 7. С. 869–881.
- Яковлев В.Н., Слынько Ю.В. Гаметическая сегрегация геномов у межродовых гибридов карповых рыб // Докл. АН. 1998. Т. 358. № 5. С. 716–719.
- Яковлев В.Н., Слынько Ю.В., Крысанов Е.Ю., Гречанов И.Г. Проблемы отдаленной гибридизации у рыб // Вопр. ихтиологии. 2000. Т. 40. № 3. С. 312–326.
- Champion M.J., Whitt G.S. Synchronous allelic expression at the glucosephosphate isomerase A and B loci in interspecific sunfish hybrids // Biochem. Genet. 1976. V. 14. № 9–10. P. 723–738.
- Davis B.J. Disk-electrophoresis. II. Method and application to human serum proteins // Ann. N.Y. Acad. Sci. 1964. V. 121. P. 404–427.
- Fahy E., Martin S., Mulrooney M. Interaction of roach and bream in a Irish reservoir // Arch. Hydrobiol. 1988. V. 114. P. 291–309.
- Frankel J.S., Hart N.H. Lactate dehydrogenase ontogeny in the genus *Brachydanio* (Cyprinidae) // J. Hered. 1977. V. 68. № 2. P. 81–86.
- Hanfing B., Bolton P., Harley M., Carvalho G.R. A molecular approach to detect hybridization between crucian carp (*Carassius carassius*) and non-indigenous carp species (*Carassius* spp. and *Cyprinus carpio*) // Freshwater Biol. 2005. V. 50. № 3. P. 403–417.
- Kopiejewska W., Terlecki J., Chybowski L. Attainment of sexual maturity by hybrids of rudd, *Scardinius erithrophthalmus* (L.) and carp bream *Abramis brama* (L.) under experimental conditions // Acta Ichthyol. Pisc. 2004. V. 34. № 1. P. 43–50.
- Neyfakh A.A., Glushankova M.A., Kusakina A.A. Time of function of genes controlling aldolase activity in loach embryo development // Devel. Biol. 1976. V. 50. № 2. P. 502–510.
- Ornstein L. Disc-electrophoresis. I. Background and theory // Ann. N.Y. Acad. Sci. 1964. № 121. P. 321–349.
- Pontier P.J., Hart N.H. Isozyme expression in interspecific hybrids between two teleosts, *Brachydanio albolineatus* and *Brachydanio rerio* // Isoz. Bull. 1978. V. 11. P. 55.
- Pontier P.J., Hart N.H. Creatine kinase gene expression during the development of *Brachydanio* // J. Exp. Zool. 1979. V. 209. № 2. P. 283–296.
- Rubidge E.M., Taylor E.B. Hybrid zone structure and the potential role of selection in hybridizing populations of native westslope cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki lewisi*) and introduced rainbow trout (*O. mykiss*) // Mol. Ecol. 2004. V. 13. № 12. P. 3735–3750.

Simonsen V., Hansen M.M., Sarder R.I., Alam S. High level of hybridization in three species of Indian major carps // *Naga*. 2004. V. 27. № 1–2. P. 65–69.

Takahashi H., Nagai T., Goto A. Hybrid male sterility between the fresh- and brackish-water types of ninespine stickleback *Pungitius pungitius* (Pisces, Gasterosteidae) // *Zool. Sci.* 2005. V. 22. № 1. P. 35–40.

Verspoor E., Hammar J. Introgressive hybridization in fishes: the biochemical evidence // *J. Fish Biol.* 1991. V. 39 (Supl.). P. 309–334.

Volff J.-N. Genome evolution and biodiversity in teleost fish // *Heredity*. 2005. V. 94. № 3. P. 280–294.

Wood A.B., Jordan D.R. Fertility of roach x bream hybrids, *Rutilus rutilus* (L.) × *Abramis brama* (L.), and their identification // *J. Fish. Biol.* 1987. V. 30. P. 249–261.

## Specific Features of Expression of Aspartate Aminotransferase Genes in Early Development of Some Cyprinid Fishes and Their Intergeneric F1 Hybrids

A. M. Andreeva

*Papanin Institute of Biology of Inland Watersybrids, Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavl' oblast', 152742 Russia*

*E-mail: aam@ibiw.yaroslavl.ru*

**Abstract**—Temporal parameters of expression of the aspartate aminotransferase gene *Aat-1* parental alleles were studied in early development of intergeneric reciprocal F1 hybrids of the bream, roach, and blue bream. When the first *Aat-1* expression was timed to the early stages (late blastula–gastrula), the gene parental alleles were activated asynchronously according to the maternal types (blue bream × roach hybrids). When the first *Aat-1* expression was timed to later stages (yolk sac resorption), the parental alleles were activated synchronously (bream × roach, roach × bream, and roach × blue bream hybrids). The pattern of activation of embryonic genes is determined by the maternal environment and the influence of allele interactions is not excluded: *Aat-1/Aat-sl* (bream × roach, roach × bream, and roach × blue bream) and *Aat-sl/Aat-med* (blue bream × roach).

**Key words:** early development. Cyprinid fishes, hybrids, aspartate aminotransferase, maternal and paternal alleles *Aat-1*.