

ГОМОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ ПО ЧИСЛУ ХРОМОСОМ И ПЕРЕСТРОЙКИ ГЕНОМА В ФИЛОГЕНЕЗЕ ЛОСОСЕВИДНЫХ РЫБ (Salmonoidei)

© 2002 г. Ю. П. Зелинский¹, А. А. Махров²

¹ Тульский государственный педагогический университет им. Л.Н. Толстого, кафедра зоологии, г. Тула 300026

² Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва 119991;
e-mail: makhrov@vigg.ru

Поступила в редакцию 19.02.2002 г.

Обобщены литературные данные о числе хромосом лососевидных рыб. Обосновывается существование гомологической изменчивости числа хромосом в разных филогенетических линиях подотряда. Предполагается, что возникновение гомологических рядов связано с крупными перестройками генома – одновременными слияниями нескольких хромосом.

СОСТАВ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ГРУППЫ

В настоящее время есть сводки по кариологическому разнообразию животных [1], в частности позвоночных [2], в том числе рыб [3]. Значительный материал, накопленный в литературе, позволяет выявлять закономерности эволюции кариотипов отдельных таксонов рыб. В настоящей работе собраны литературные данные о кариотипах представителей подотряда лососевидных (Salmonoidei).

Согласно классификации, которой мы будем придерживаться в настоящей работе [4], этот подотряд объединяет семейства лососевых (Salmonidae), сиговых (Coregonidae) и хариусовых (Thymallidae). От других представителей отряда лососеобразных (Salmoniformes) лососевидных отличает целый ряд признаков (обзор [5]). Но важнейшей их особенностью является полиплоидное происхождение.

Г. Свардсон [6] предположил, что виды, в настоящее время включенные в отряд лососеобразных, образуют полиплоидный ряд с основным числом хромосом 10. Он выделил группы с диплоидным числом хромосом 58–60 – гексаплоиды, 80–84 – октаплоиды и 102 – декаплоиды. Но позже было показано, что атлантический лосось (*Salmo salar*) и кумжа (*S. trutta*), значительно различающиеся по числу хромосом, сходны по содержанию ДНК в клетках [7]. Различие в числе хромосом между этими видами связано со слиянием или разделением хромосом, а не с полиплоидией [8].

Вскоре несколько специалистов [9–11] предположили, что все лососевые, сиговые и хариусовые рыбы имеют тетраплоидное происхождение. Эта точка зрения подтверждена дальнейшими исследованиями. Показано, что удвоение генома произошло до разделения трех групп, т.е. они име-

ли общего тетраплоидного предка (обзор [12]). Анализ кариотипов родственных диплоидных видов позволил заключить, что у общего предка лососевидных рыб было около 112 хромосом и 144–156 хромосомных плеч [13].

КАРИОТИПЫ СОВРЕМЕННЫХ ЛОСОСЕВИДНЫХ РЫБ

В настоящее время изучены кариотипы десятков видов лососевидных (рис. 1). Поскольку в рамках статьи невозможно было привести все ссылки на оригинальные работы, мы использовали данные из ранее опубликованных обзоров [3, 13, 16–18, 28–30].

Наиболее близки к предковому кариотипу представители семейства хариусовых – у них около 100 хромосом, значительное число хромосомных плеч. В ходе эволюции лососевых и сиговых рыб происходило значительное уменьшение числа хромосом путем их слияния [14]. Для них характерны кариотипы с диплоидным числом хромосом около 80 и около 60 (рис. 1). Таким образом, современные данные подтверждают реальность групп, выявленных Г. Свардсоном (рис. 2). Они выделяются, в частности, в обзор [17].

Кариотипы с числом хромосом около 80 независимо возникли у сиговых и лососевых рыб. Видимо, независимо появились такие кариотипы и в филогенетических линиях тайменей (*Hucho*) и других лососевых. Таймени, как и ленки (*Brachymystax*), отличающиеся относительно большим числом хромосом, имеют группу из четырех пар мелких метацентрических хромосом, отсутствующих у других лососевых [14].

Формы с кариотипами, включающими около 60 хромосом, возникли независимо по крайней

a	2n	100	90	80	70	60	50	NF	Литературный источник
SALMONIDAE	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Brachymystax</i>	.	.	.	.	.	.	.		
<i>B. lenok</i>	.	.	* *	.	.	.	.	102-124	[3, 14-16]
<i>Hucho</i>	.	.	.	.	.	.	.		
<i>H. hucho</i>	.	.	.	*	.	.	.	106-114	[3, 17]
<i>H. taimen</i>	.	.	.	***	.	.	.	112	[13]
<i>Oncorhynchus</i>	.	.	.	.	.	.	.		
<i>O. gorbuscha</i>	.	.	.	.	.	.	***	100-104	[3, 13, 17]
<i>O. keta</i>	.	.	.	.	*	.	.	94-102	[3, 17-19]
<i>O. kisutch</i>	.	.	.	.	.	*****	.	100-112	[3, 13, 17-21]
<i>O. masou</i>	.	.	.	.	.	*	.	100-104	[3, 17, 22]
<i>O. nerka</i>	.	.	.	.	.	.	***	100-104	[3, 17]
<i>O. tshawytscha</i>	.	.	.	.	*	.	.	100-104	[3, 17, 18, 23]
<i>Parahucho</i>	.	.	.	.	.	.	.		
<i>P. perryi</i>	.	.	.	.	.	*	.	100	[3, 17]
<i>Parasalmo</i>	.	.	.	.	.	.	.		
<i>P. apache</i>	.	.	.	.	.	.	*	106	[17]
<i>P. aquabonita</i>	.	.	.	.	.	*****	.	104	[13, 17]
<i>P. chrysogaster</i>	.	.	.	.	.	*	.	102-104	[17, 30]
<i>P. clarki</i>	.	.	.	.	*****	.	.	104	[13, 30]
<i>P. gilae</i>	.	.	.	.	.	.	*	106	[30]
<i>P. mykiss</i>	.	.	.	.	.	*****	.	104-108	[17, 19, 24-31]
<i>P. sp.</i>	.	.	.	.	.	*	.	104	[30]
<i>Salmo</i>	.	.	.	.	.	.	.		
<i>S. carpio</i>	.	.	.	*	.	.	.	98	[31]
<i>S. ischchan</i>	.	.	.	***	.	.	.	96-100	[31]
<i>S. letnika</i>	.	.	.	*	.	.	.	104	[31]
<i>S. marmoratus</i>	.	.	.	*	.	.	.	108	[31]
<i>S. salar</i>	.	.	.	.	.	.	.	72-74	[31, 32]
<i>S. trutta</i>	.	.	.	***** *	.	.	.	92-104	[31, 33-35]
<i>Salmothymus</i>	.	.	.	.	.	.	.		
<i>S. obtusirostris</i>	.	.	.	*	.	.	.	94	[3, 17]
<i>Salvelinus</i>	.	.	.	.	.	.	.		
<i>S. albus</i>	.	.	.	*****	.	.	.	98-100	[13, 17, 36]
<i>S. alpinus</i>	.	.	.	* *****	.	.	.	96-100	[3, 6, 13, 17, 37-39]
<i>S. boganidae</i>	.	.	.	*****	.	.	.	98	[13]
<i>S. confluentus</i>	.	.	.	*	.	.	.	100	[17]
<i>S. elgyticus</i>	.	.	.	*****	.	.	.	98	[13]
<i>S. fontinalis</i>	.	.	.	***	.	.	.	100	[3, 13, 17]
<i>S. kronocius</i>	.	.	.	*****	.	.	.	100	[13]
<i>S. lepechini</i>	.	.	.	*	.	.	.	100	[40]
<i>S. leucomaenis</i>	.	.	.	***	.	.	.	100	[3, 13, 17]
<i>S. levanidovi</i>	.	.	.	*****	.	.	.	98	[17]
<i>S. malma</i>	.	.	.	*** *	*****	.	.	98-100	[3, 17, 36]
<i>S. namaycush</i>	.	.	.	*	.	.	.	100	[17]
<i>S. pluvius</i>	.	.	.	***	.	.	.	100	[17]
<i>S. schmidtii</i>	.	.	.	*****	.	.	.	98	[13]
<i>S. taranetzi</i>	.	.	.	.	*****	.	.	98	[13]
<i>S. sp.</i>	.	.	.	*	.	.	.	98	[17]
<i>Salvethymus</i>	.	.	.	.	.	.	.		
<i>S. svetovidovi</i>	.	.	.	.	.	.	*	98	[13]
	2n	100	90	80	70	60	50		

Рис. 1. Число хромосом (2n) и хромосомных плеч (NF) у разных видов лососевидных. а – семейство лососевых; б – семейства сиговых и хариусовых.

б	2n	100	90	80	70	60	50	NF	Литературный источник
COREGONIDAE									
<i>Coregonus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>C. albula</i>	.	.	****	.	.	.	.	96-97	[6, 13, 17]
<i>C. anaulorum</i>	.	.	***	.	.	.	.	98	[13]
<i>C. artedii</i>	.	.	***	.	.	.	.	94-106	[13, 17]
<i>C. autumnalis</i>	.	.	***	*	.	.	.	96-104	[13, 16, 17]
<i>C. chadary</i>	.	.	*****	.	.	.	.	98-100	[16, 17]
<i>C. clupeaformis</i>	.	.	*	.	.	***	.	94	[17]
<i>C. hoyi</i>	.	.	*	.	.	.	.	94	[17]
<i>C. lavaretus</i>	.	.	*****	.	.	.	.	94-104	[3, 13, 16, 41-48]
<i>C. muksun</i>	.	.	*****	.	.	.	.	100	[13, 17]
<i>C. nasus</i>	.	.	.	.	.	***	.	92-98	[13, 17]
<i>C. nigripinnis</i>	.	.	*	.	.	.	.	94	[17]
<i>C. peled</i>	.	.	*	*****	.	.	.	92-96	[13, 16, 17]
<i>C. tugun</i>	.	***	.	.	.	.	.	106	[16]
<i>C. reighardi</i>	.	.	*	.	.	.	.	100	[17]
<i>C. sardinella</i>	.	.	**	.	.	.	.	96-100	[13, 17]
<i>C. schinzii</i>	.	.	.	*	.	.	.		[3]
<i>C. ussuriensis</i>	.	.	***	.	.	.	.	100	[13, 17]
<i>C. wartmanni</i>	.	.	*	.	.	.	.		[3]
<i>C. zenithicus</i>	.	.	*	.	.	.	.	94-98	[3, 17]
<i>Prosopium</i>	.	.	.	.	.	.	.		
<i>P. abyssicola</i>	.	.	.	*	.	.	.	100	[17]
<i>P. coulteri</i>	.	.	**	.	.	.	.	100-102	[13, 17]
<i>P. cylindraceum</i>	.	.	*	.	.	.	.	96-100	[13, 17]
<i>P. gemmiferum</i>	.	.	.	.	*	.	.	100	[17]
<i>P. spilonotus</i>	.	.	*	.	.	.	.	100	[17]
<i>P. williamsoni</i>	.	.	*	.	.	.	.	100	[17]
<i>Stenodus</i>	.	.	.	.	.	.	.		
<i>S. leucichthys</i>	.	.	***	.	.	.	.	92-108	[13, 16, 17]
THYMALLIDAE									
<i>Thymallus</i>	.	.	.	.	.	.	.		
<i>T. arcticus</i>	*****	.	.	.	.	.	.	146-168	[3, 16, 17]
<i>T. brevirostris</i>	***	.	.	.	.	.	.	150	[16]
<i>T. grubei</i>	***	.	.	.	.	.	.	148-150	[16, 17]
<i>T. thymallus</i>	** *** *	.	.	.	.	.	.	150-170	[3, 16, 17, 42, 49]
2n	100	90	80	70	60	50			

Рис. 1. Окончание.

мере в шести (!) разных филогенетических линиях лососевых и сиговых. Это виды родов *Onchorhynchus* и *Parasalmo*, сахалинский таймень (*Parahucho perryi*), атлантический лосось, паляя Световидова (*Salvelinus svetovidovi*), чир (*Coregonus nasus*), один из видов вальков (*Prosopium gemmiferum*).

РАЗНООБРАЗИЕ ЧИСЛА ХРОМОСОМ КАК ПРОЯВЛЕНИЕ ЗАКОНА ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ

Ряды форм лососевидных с числом хромосом, близким к 80 и к 60, можно считать част-

ным случаем гомологических рядов, описанных Н.И. Вавиловым [50]. Насколько нам известно, ранее гомологические ряды по числу хромосом не выявлялись. Но близкие по смыслу понятия использовались для описания эволюции кариотипов. М.Дж.Д. Уайт обосновал "принцип гомологического изменения" ("principle of homologous change"), хотя позже заменил его другим понятием [1]. Н.Ш. Булатова [51] пишет о "гомологических в своей основе кариологических цепочках". Ю.Ф. Богдановым [52] описаны ряды гомологической изменчивости признаков мейоза.

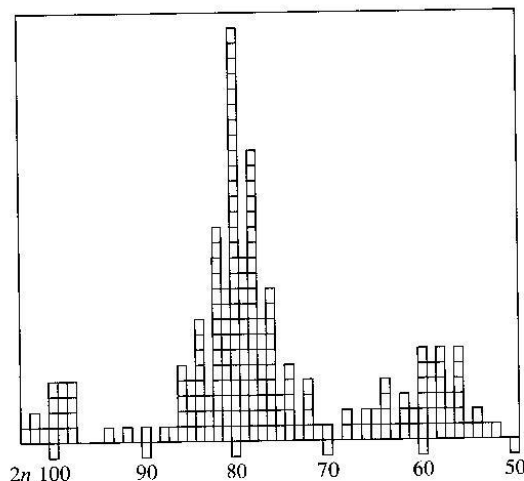


Рис. 2. Распределение видов лососевидных по диплоидному числу хромосом.

Ряд авторов писал о "параллелизме" хромосомных перестроек у разных таксонов лососевидных. Тенденция к уменьшению числа хромосом, проявляющаяся в ходе эволюции лососевых и сиговых рыб, связана с процессом "диплоидизации" генома этих тетраплоидных по происхождению семейств (обзор [17]).

Распространение понятия гомологических рядов на кариологические признаки представляется достаточно обоснованным. Как отмечает Б.М. Медников ([53], с. 29), "Не гены образуют гомологические ряды, а наследственные изменения фенотипа...". Число хромосом вполне можно рассматривать как фен. Гомологические ряды по числу хромосом прослеживаются в пределах родов и семейств, но не отдельных видов. Это обусловлено тем, что между формами, сильно различающимися по числу хромосом, обычно возникает репродуктивная изоляция и они "автоматически" становятся разными видами.

КРУПНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ КАРИОТИПА В ФИЛОГЕНЕЗЕ ЛОСОСЕВИДНЫХ

Кратко опишем возможные механизмы формирования гомологических рядов по числу хромосом у лососевидных. Мы предполагаем, что кариотипы лососевых и сиговых рыб с небольшим числом хромосом ($2n$ около 80 и около 60) возникли в результате крупных перестроек генома, сопровождавшихся слиянием ряда хромосом. Одновременное слияние ряда хромосом описано для грызунов — группы *Ellobius tancrei* [54]. Крупные перест-

ройки генома отмечены у многих аллополиплоидов (обзор [55]) и потому вполне вероятны и для лососевидных. Предположения о крупных перестройках генома выдвигались ранее при анализе данных по аллозимной изменчивости [56] и структуре ДНК [57] ряда видов лососевых.

Кариотипы с $2n$ около 80 могли возникнуть при попарном слиянии всех акроцентрических хромосом кариотипа, близкого к примитивному кариотипу хариусовых ($2n = 100$, $NF = 160$). Можно предполагать, что через такую перестройку прошли кариотипы всех видов лососевых и сиговых рыб, за исключением, возможно, тугуна (*Coregonus tugun*) и ленков, по числу хромосом не столь сильно отличающихся от хариусовых.

Возможные механизмы формирования кариотипов с числом хромосом около 60 рассмотрены нами ранее на примере атлантического лосося и лососей рода *Parasalmo* [31]. Можно отметить, что для видов с такими кариотипами характерна более высокая хромосомная изменчивость, чем для родственных видов с числом хромосом около 80. Видимо, это связано с тем, что кариотипы с $2n$, близким к 60, сформировались относительно недавно и процесс "балансировки" хромосомного набора у них еще не завершился.

Например, для эмбрионов чира, по сравнению с другими сиговыми, характерна очень высокая частота хромосомных перестроек в виде мостов и очень высокая смертность [58]. Для атлантического лосося и радужной форели (*Parasalmo mykiss*) более характерен хромосомный полиморфизм, чем для кумжи (обзор [31]). Данные, приведенные в работе Ю.А. Митрофанова ([59], с. 102–103), показывают, что спонтанная хромосомная изменчивость горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) выше, чем кеты (*O. keta*).

Гомологические ряды по числу хромосом, выявленные в настоящей работе, заставляют с осторожностью использовать кариологические признаки в систематике лососевидных.

Авторы благодарны за присланные публикации Е.А. Дорофсевой, А.Н. Макоедову, С.В. Фролову, М. Jankun, R.B. Phillips и G.H. Thorgaard.

Финансовую поддержку оказали Российский фонд фундаментальных исследований (грант № 99-04-48591), Программа поддержки ведущих научных школ (грант № 00-15-97914) и Фонд содействия отечественной науке (А.А.М.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. White M.J.D. Animal Cytology and Evolution. L.: N.Y.: Cambridge Univ. Press. 1973. 961 p.

2. Бириштейн В.Я. Цитогенетические и молекулярные аспекты эволюции позвоночных. М.: Наука, 1987. 288 с.
3. Васильев В.П. Эволюционная кариология рыб. М.: Наука, 1985. 304 с.
4. Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука, 1998. 220 с.
5. Дорофеева Е.А. Лососи и форели Евразии: сравнительная морфология, систематика и филогения: Дис. ... д-ра биол. наук в виде научного доклада. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1999. 55 с.
6. Svardson G. Chromosome studies on Salmonidae // Report Swedish State Inst. of Freshw. Fishery Res. Drottningholm. 1945. № 23. P. 1–151.
7. Rees H. The question of polyploidy in the Salmonidae // Chromosoma. 1964. V. 15. № 3. P. 275–279.
8. Pegington C.J., Rees H. Chromosome size in salmon and trout // Chromosoma. 1967. V. 21. № 4. C. 475–477.
9. Behnke R.J. A new subgenus and species of trout, *Salmo* (*Platysalmo*) *platycephalis*, from southcentral Turkey, with comments on the classification of the subfamily Salmoninae // Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 1968. Bd 66. P. 1–15.
10. Massaro E.L., Markert C.L. Isozyme patterns of fishes: Evidence for multiple cistrons for lactate dehydrogenase polypeptides // J. Exper. Zool. 1968. V. 168. № 2. P. 223–238.
11. Ohno S., Wolf U., Atkin N.B. Evolution from fish to mammals by gene duplication // Hereditas. 1968. Bd. 59. № 1. P. 169–187.
12. Allendorf F.W., Thorgaard G.H. Tetraploidy and the evolution of Salmonid fishes // Evolutionary Genetics of Fishes. N.Y.: Plenum Press, 1984. P. 1–53.
13. Фролов С.В. Изменчивость и эволюция кариотипов лососевых рыб. Владивосток: Дальнаука, 2000. 229 с.
14. Викторковский Р.М., Макоедов А.Н., Шевчишин А.А. Хромосомные наборы ленка и сибирского тайменя и дивергенция родов лососевых // Цитология. 1985. Т. 27. № 6. С. 703–709.
15. Ginatulina L.K., Kartavtseva I.V., Shedko S.V., Nemkova G. Karyological analysis of two forms of *Brachymystax lenok* (Pall.) from sympatric and allopatric populations of Primorye // Modern achievements in population, evolutionary and ecological genetics (MAPEEG-1998): Intern. Symp., Vladivostok – Vostok marine biological station (September 3–8, 1998): Abstracts. Vladivostok, 1998. P. 6–7.
16. Макоедов А.Н. Кариология, биохимическая генетика и популяционная феноетика лососевидных рыб Сибири и Дальнего Востока: сравнительный аспект. М.: УМК "Психология", 1999. 291 с.
17. Phillips R.B., Rab P. Chromosome evolution in Salmonidae: an update // Biol. Rev. 2001. V. 76. № 1. P. 12–25.
18. Горшкова Г.В. Некоторые особенности кариотипов тихоокеанских лососей // Цитология. 1978. Т. 20. № 12. С. 1431–1434.
19. Шеленкова Н.Ю. Структура и изменчивость кариотипа камчатской нерки и некоторых других видов лососевых рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Ин-т цитологии АН СССР, 1987. 20 с.
20. Chevassus B., Guyomard R., Chourout D., Quillet E. Production of viable hybrids in salmonids by triploidization // Genet. Sel. Evol. 1983. V. 15. № 4. P. 469–478.
21. Lozano R., Ruiz Rejon C., Ruiz Rejon M. An analysis of coho salmon chromatin by means of C-banding, AG- and fluorochrome staining, and *in situ* digestion with restriction endonucleases // Hereditas. 1991. V. 66. Part. 3. P. 403–409.
22. Фролов С.В. Ядрышкообразующие районы хромосом как маркер популяций сисмы (*Oncorhynchus masou* (Brevoort)) // Генетика. 1995. Т. 31. № 6. С. 833–838.
23. Yamazaki F., Arai K., Terao T. Chromosomes of the hybrids between masu salmon and chinook salmon // Bull. Faculty Fish. Hokkaido. Univ. 1987. V. 38. № 1. P. 34–37.
24. Flajshans M., Rab P. Chromosome study of *Oncorhynchus mykiss* kamloops // Aquaculture. 1990. V. 89. № 1. P. 1–8.
25. Klinkhardt M.B., Buuk B. Die chromosomen der regenbogenforelle (*Salmo gairdneri*) // Zeitschrift für Binnenfischerei. 1990. Bd 37. № 7. P. 226–228.
26. Арефьев В.А., Микодина Е.В., Лушкина Л.А. Стальноголовый лосось (радужная форель) как возможный тест-объект для цитогенетического мониторинга в аквакультуре // Рыбное хозяйство. Серия: Аквакультура. Информационный пакт. ВНИЭРХ. 1996. Вып. 1. С. 15–35.
27. Ostberg C.O., Thorgaard G.H. Geographic distribution of chromosome and microsatellite DNA polymorphism in *Oncorhynchus mykiss* native to Western Washington // Copeia. 1999. V. 99. № 2. P. 287–298.
28. Colihueque N., Iturra P., Estay F., Diaz N.F. Diploid chromosome number variations and sex chromosome polymorphism in five cultured strains of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Aquaculture. 2001. V. 198. P. 63–77.
29. Арефьев В.А., Аганов В.С. Кариологическая характеристика стальноголового лосося и микижи, культивируемых на НЭКМ ВНИРО // Генетические исследования морских гидробионтов. М., 1987. С. 182–203.
30. Behnke R.J. Native trout of western North America. Bethesda, Maryland: Amer. Fish. Society, 1992. 276 p.
31. Зелинский Ю.П., Махров А.А. Хромосомная изменчивость, реорганизации генома в филогенезе и систематические отношения благородных лососей *Salmo* и *Parasalmo* (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41. № 2. С. 1–8.
32. Логинова Г.А., Красноперева С.В. Эксперимент по гибридизации семги и горбуши (предварительное сообщение) // Тр. ПИНРО. 1981. Вып. 45. С. 112–120.
33. Woznicki P., Jankun M., Kucharczyk D. et al. Cytogenetic characterization of Sea trout (*Salmo trutta*) from Poland // Copeia. 1999. № 2. P. 501–505.

34. Woznicki P., Jankun M., Luczynski M. Chromosome studies in brown trout (*Salmo trutta m. fario*) from Poland: hypothetical evolution of the 11th, 12th, and 14th chromosome pairs in the *Salmo* Karyotype // Cytobios. 1997. V. 91. P. 207–214.
35. Woznicki P., Sanchez L., Martinez P. et al. A population analysis of the structure and variability of NOR in *Salmo trutta* by Ag. CMA3 and ISH // Genetica. 2000. V. 108. № 2. P. 113–118.
36. Фролов С.В. Кариологические различия северной мальмы *Salvelinus malma malma* и белого гольца *Salvelinus albus* из бассейна реки Камчатка // Генетика. 2001. Т. 37. № 3. С. 350–357.
37. Giedrem T., Eggum A., Refstie T. Chromosomes of some salmonids and salmonid hybrids // Aquaculture. 1997. V. 11. № 4. P. 335–348.
38. Алексеев С.С., Пичугин М.Ю., Крысанов Ю.Е. Исследования голец *Salvelinus alpinus* (Salmonidae) Забайкалья, внесенных в Красную Книгу РСФСР: симпатрические формы из озера Большой Намаракит (морфология, экология, кариология) // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37. № 5. С. 588–602.
39. Фролов С.В., Фролова В.Н. Кариотип чукотского гольца из озера Эстихед (Восточная Чукотка) // Генетика. 2001. Т. 37. № 2. С. 243–247.
40. Зелинский Ю.П., Полина А.В., Медведева И.М. Кариотип и формирование адаптаций пресноводного гольца – паллиа рода *Salvelinus* (Salmoniformes, Salmonidae) Ладожского озера // Зоол. журн. 1983. Т. 62. Вып. 5. С. 732–736.
41. Bargetzi J.-P. Application de methodes d'analyse biochimique a un probleme taxonomique: les Coregones du lac de Neuchatel // Schweiz. Z. Hydrologie. 1960. V. 22. fasc. 2. P. 641–758.
42. Ohno S. The enormous diversity in genome sizes of fish as a reflection of nature's extensive experiments with gene duplication // Trans. Amer. Fish. Soc. 1970. V. 99. № 1. P. 120–130.
43. Еришов П.Н. Хромосомный набор проходного сига реки Варзуги // Проблемы изучения, раз. использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл. IV регион. конф. Архангельск (октябрь 1990 г.), 1990. С. 153–154.
44. Jankun M., Rab P., Vuorinen J., Luczynski M. Chromosomal polymorphism in *Coregonus lavaretus* populations from two locations in Finland and Poland // Arch. Hydrobiol. 1995. V. 46. P. 1–11.
45. Jankun M., Rab P. Multiple polymorphism of chromosome no. 1 in the karyotype of whitefish, *Coregonus lavaretus* (Salmonidae) from lake system Saimaa, Finland // Caryologia. 1997. V. 30. № 2. P. 185–195.
46. Jankun M., Boron A., Kirtiklis L. et al. Cytogenetic and biochemical studies of European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) from Switzerland // Arch. Hydrobiol. 1998. V. 50. P. 363–369.
47. Jankun M., Oculewicz K., Woznicki P. Replication, C- and fluorescent chromosome banding patterns in European whitefish, *Coregonus lavaretus* L. // Hereditas. 1998. V. 128. № 3. P. 195–199.
48. Yakhnenko V.M., Mamontov A.M. Chromosome polymorphism in two subspecies of Lake Baikal whitefish, *Coregonus lavaretus* // VII Internat. Symp. biology and management of coregonid fishes (9–12 August 1999), Ann Arbor, Michigan, USA. 1999. P. 110.
49. Al-Sabti K. Using the in vitro colchicine treatment for the chromosome studies of the rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and the grayling (*Thymallus thymallus*) // Ichthyologia. 1984. V. 16. № 1–2. P. 17–22.
50. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Линнеевский вид как система. Л.: Наука, 1967. 92 с.
51. Булатова Н.Ш. Эволюционное направление в современной цитогенетике // Генетика. 1994. Т. 30. Приложение. С. 19–20.
52. Богданов Ю.Ф. Гомологические ряды изменчивости признаков мейоза: эволюция и консерватизм // Эволюция, экология, биоразнообразие. Матер. конф. памяти Николая Николаевича Воронцова (1934–2000), 26–27 декабря 2000 г. М.: УНЦ ДО. 2001. С. 60–75.
53. Медников Б.М. Еще раз о законе гомологических рядов в наследственной изменчивости // Природа. 1989. № 7. С. 27–35.
54. Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Издат. отдел УНЦ ДО МГУ, Прогресс-Традиция, АФБ, 1999. 640 с.
55. Soltis D.E., Soltis P.S. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution // Trends. Ecol. Evol. 1999. V. 14. № 9. P. 348–352.
56. Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб. М.: Пищевая промышленность, 248 с.
57. Медников Б.М., Шубина Е.А., Мельникова М.Н., Савваитова К.А. Проблема родового статуса тихоокеанских лососей и форелей (геносистематический анализ) // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39. № 1. С. 14–21.
58. Цой Р.М., Сергиенко Л.Л., Пак И.В. Хромосомная мутабельность у сиговых рыб из речных и озерных экосистем Обь-Иртышского бассейна // Генетика. 1996. Т. 32. № 1. С. 137–139.
59. Митрофанов Ю.А. Индуцированная изменчивость хромосом эукариот. М.: Наука. 1994. 140 с.

**Homologous Series by Chromosome Number
and the Genome Rearrangements in the Phylogeny of Salmonoidei**

Yu. P. Zelinsky¹ and A. A. Makhrov²

¹ *Department of Zoology, Tolstoy Tula State Pedagogical University, Tula, 300026 Russia*

² *Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia*

e-mail: makhrov@vigg.ru

Published data on chromosome numbers of Salmonoidei are summarized. The existence of homologous variation of chromosome number in different phyletic lines of this suborder is substantiated. It is suggested that the origin of homologous series is related to major genome rearrangements (simultaneous fusion of several chromosomes).