

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ:

1. Гаглоев А.Ч., Негреева А.Н. Влияние типа поведения на хозяйственные признаки овец. Вестник Воронежского государственного аграрного университета. 2013. № 3. С. 106–108.
2. Долина Д.С., Дедкова А.Н., Давидович Е.В. Влияние типа поведения на воспроизводительную способность норок. Актуальные проблемы интенсивного развития животноводства: материалы VI Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 70-летию кафедры разведения и генетики с.-х. животных (19–20 июля 2003 г.). Горки, 2003. С. 80–82.
3. Корх О.В. Продуктивність та відтворювальна здатність сріблясто-чорних лисиць різного стереотипу поведінки / О. В. Корх // Розведення та генетика тварин: міжвідом. темат. наук. зб.; УААН, Ін-т розведення і генетики тварин ім. М.В. Зубця. К., 2015. Вип. 49. С. 204–209.
4. Корх О.В. Продуктивність і відтворна здатність норок з різною стресочутливістю. Науково-технічний бюллетень. Харків, 2003. № 84 С. 82–85.
5. Кухно А.А. Взаимосвязь этологии с продуктивностью и резистентностью свиней мясных типов: дисс. ... канд. с.-х. наук: спец. 06.02.01 «Разведение, селекция, генетика и воспроизводство сельскохозяйственных животных». Персиановский, 2007. 189 с.
6. Методические рекомендации по изучению и использованию показателей поведения молочного скота для совершенствования технологии содержания. НИИЖ Лесостепи и Полесья УССР. Х., 1989. 29 с.
7. Маершина Н.А. Совершенствование методов селекции лошадей башкирской породы с использованием этологических признаков: автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук: спец. 06.02.01 «Разведение, селекция, генетика и воспроизводство сельскохозяйственных животных». Дивово, 2007. 25 с.
8. Сергеев Е.Г. Изменчивость поведенческих реакций у молодняка соболей клеточного содержания. Кролиководство и звероводство. 2017. № 3. С. 82–85.

УДК 575.639.3**БІОТЕХНОЛОГІЧНІ МЕТОДИ РОЗВЕДЕННЯ РИБ**

Костенко С.О. – д.б.н., доцент, професор кафедри генетики, розведення і біотехнології, Національний університет біоресурсів і природокористування України

До основних біотехнологічних методів розведення риб належать такі: гормональна стимуляція фертильності, перевизначення статі, андрогенез, гіногенез, гібридогенез, поліплоїдизація. Риби як надзвичайно цікава в еволюційному аспекті група видів являють собою унікальні біологічні моделі для розуміння закономірностей реалізації спадкової інформації, біології розвитку, визначення статі, розмноження, поведінки завдяки їхній багатоплідності, зовнішньому заплідненню, швидкості росту та дозріванню, природній лабільності процесу визначення статі та здатності до функціональної інверсії статі, гібридогенезу.

Ключові слова: біотехнологія, гормональна стимуляція фертильності, перевизначення статі, андрогенез, гіногенез, гібридогенез, поліплоїдизація.

Костенко С.А. Биотехнологические методы разведения рыб

К основным биотехнологическим методам разведения рыб относятся такие: гормональная стимуляция фертильности, переопределение пола, андрогенез, гиногенез, гибридогенез, полиплоидизация. Рыбы как чрезвычайно интересная в эволюционном аспекте группа видов представляют собой уникальные биологические модели для понимания закономерностей реализации наследственной информации, биологии развития, определения пола, размножения, поведения благодаря их многоплодию, внешнему оплодотворению, скорости роста и созреванию, естественной лабильности процесса определения пола и способности к функциональной инверсии пола, гибридогенезу.

Ключевые слова: гормональная стимуляция фертильности, переопределение пола, андрогенез, гиногенез, гибридогенез, полиплоидизация.

Kostenko S.O. Biotechnological methods of fish breeding

The main biotechnological methods of breeding fish include: hormonal stimulation of fertility, gender reassignment, androgenesis, gynogenesis, hybridogenesis, polyploidization. Fish, as a group of species, interesting in evolutionary perspective, are unique biological models for understanding patterns of the implementation of hereditary information, biology of development, sex determination, reproduction, behavior due to their multiplicity, external fertilization, growth rate and ripening, natural lability of the sex determination process, and the ability to functional inversion of the sex, hybridogenesis.

Key words: hormonal stimulation of fertility, gender reassignment, androgenesis, gynogenesis, hybridogenesis, polyploidization.

Постановка проблеми. Морське рибальство та рибальство у внутрішніх водах разом з аквакультурою забезпечують продовольством і харчуванням, а також є джерелом доходу приблизно для 820 мільйонів людей у світі – від вилучення, переробки до збуту та продажу. ФАО визнає важливість риби та численних рибопродуктів у забезпеченні продовольчої безпеки та харчування, економічного зростання завдяки рибному виробництву та торгівлі, зниженні бідності та створенні можливостей працевлаштування в сільських районах [1].

Оскільки світовий промисел риби зазнає кризи внаслідок різкого скорочення продуктивності через перелови [2; 3], будучи найдешевшим джерелом тваринного білка, аквакультура залишається останньою надією на достатню кількість риби для світу [1].

Проте індустрія аквакультури нині стикається з необхідністю вирішення проблем зі створення економічно життєздатних виробничих систем, зменшення впливу на навколишнє середовище та оптимізації використання земельних обсягів. Зі збільшенням попиту на продукти харчування, які отримані шляхом аквакультури, виникла потреба в більш ефективних технологічних системах, що мають переваги над традиційними за прискореними темпами росту риби, ефективністю конверсії корму, зменшенням смертності від хвороб і пов'язаного з ним використання хімікатів, низьким рівнем кисню, низькою плодючістю [4]. Біотехнологія відкрила нові можливості для розвитку генетичних ресурсів аквакультури.

Генетичні дослідження у сфері аквакультури неухильно зростають із 80-х років до сьогодення. Тварини вдосконалюються за багатьма ознаками, а саме: темпами росту, ефективністю конверсії корму, стійкістю до інфекцій, толерантністю до низької якості води, холодостійкістю, формою тіла, відсотком лускового покриву, якістю туші, якістю риби, фертильністю та розмноженням, а також збереженістю. Генетичні технології можуть бути використані в аквакультурі для збільшення ефективності виробництва, розмноження та збереження природних ресурсів [4]. Основне бачення біотехнології аквакультури полягає в досягненні поліпшення запасів аквакультури, збереженні генетичних ресурсів, діагностиці захворювань і контролі мікроорганізмів [2].

Постановка завдання. Використання біотехнологічних методів має широкий діапазон застосування від використання синтетичних гормонів під час індукова-

ного розмноження до гібридизації, розведення тварин однієї статі, поліплоїдизації, трансгенезу [6]. Метою статті є огляд сучасних методів біотехнології, які використовуються у розведенні риб.

Виклад основного матеріалу дослідження.

Індуковане розведення риби шляхом обробки гормонами. Методи штучного розмноження є основним практичним засобом забезпечення досить якісного малька для вирощування в обмежених за розміром водоймах (рибних ставках, озерах) [2].

Найбільш успішним способом штучного відтворення багатьох видів, наприклад сома, є індуковане розведення через обробку гормонами, після чого відбувається штучне запліднення та інкубування запліднених ікринок і подальше їх вирощування [7]. Гормональна стимуляція уможливорює цілорічне отримання гамет і мальків економічно цінних видів риб [8]. Індуковане розведення риби сьогодні успішно досягається розвитком технології введення гормональних препаратів [9].

Культивування риб однієї статі. Існує декілька причин для отримання одностатевих культур риб: 1) передчасне дозрівання; 2) ростовий статевий диморфізм; 3) виробництво ікри.

Деякі види риб дозрівають передчасно, не досягаючи бажаних розмірів. Це може зменшити виробництво, тому що небажане відтворення призводить до перемішування риби та більшої щільності, ніж це передбачалося в умовах культивування, а також до втрати енергії від сексуальної активності запасних риб [4].

Ростовий статевий диморфізм зустрічається в більшості риб, яких вирощують на м'ясо. Це стосується як якісних показників м'яса, так і кількісних показників продуктивності риб [2]. Наприклад, самці сома ростуть на 10–30 % швидше, ніж самки [10]. Бажані одностатеві жіночі культури лососевих риб через більш швидкий ріст самок. Самці лососевих характеризуються ранньою статевою зрілістю, повільним ростом і гіршою якістю м'яса. Особливої уваги заслуговує отримання харчової ікри, яку продукують самки цінних видів риб.

Отримання одностатевих груп риби може бути здійснене такими методами: 1) інверсія статі шляхом обробки гормонами личинок риби; 2) схрещування за участі інвертованих риб; 3) андрогенез; 4) гіногенез; 5) гібридогенез.

Риба завдяки природній лабільності процесу визначення статі та здатності до функціональної інверсії статі в багатьох видів дає можливість змінювати стать за фенотипом незалежно від генотипу. Для цього застосовують обробку гормонами та температурним шоком. Схрещування отриманих унаслідок обробки фемінізованих і маскулінізованих тварин дає змогу отримати дані про генетичний механізм визначення статі різних видів риб. Цей підхід ліг в основу виробництва одностатевих груп тварин декількох аквакультурних видів [11].

Хоча чоловічий або жіночий генотип визначається під час запліднення, фенотипове визначення статі відбувається пізніше в процесі розвитку. На стадії личинки риби мають однакові рівні андрогенів та естрогенів і можуть бути статеві недиференційованими. Штучне підвищення рівня відповідного статевих гормонів дає можливість перевизначити стать індивідуума [4].

Успішно використовують самок тилапій, які генетично є самцями (XY), для виробництва одностатевої культури самців [4]. Особливо цінними в цьому процесі відтворення є суперсамці (YY). Усі нащадки суперсамців є самцями, що успішно використовується для створення одностатевих популяцій у наступних поколіннях без застосування будь-яких гормонів [2].

Для виробництва самок веселкової форелі, що продукують серед нащадків суперсамців, також використовують трансплантацію сперматогоній [12].

Шляхом андрогенезу з ХУ батьків і мітотичного гінгенозу з ХУ батьків отримали УУ суперсамців [13].

Андрогенез – один із видів отримання партогенетичних нащадків із виключно батьківської спадковості. Його використовують із метою швидкого отримання ліній риб [14; 15; 16], зокрема суворо гомозиготних організмів і клонів, встановлення рівня частоти рекомбінацій в особин чоловічої статі [17], картування локусів кількісних ознак [18], відновлення зникаючих видів із кріоконсервованих сперматозоїдів [19], вивчення ефектів мітохондрій або цитоплазми на розвиток і ріст риб [20].

Андрогенез індукують за допомогою 2-ступінчастого процесу. По-перше, ядерна ДНК незапліднених ікринок інактивується шляхом опромінення. По-друге, опромінені яйцеклітини активуються з гаплоїдною або диплоїдною спермою. У разі використання інтактної гаплоїдної сперми ембріони розвиваються як аномальні гаплоїди та потребують відновлення диплоїдності за застосування тиску або теплового шоку у прометафазі першого мітозу [21]. Опромінення ікринок перед активацією спермою здійснюється за допомогою гамма-, рентгенівських або ультрафіолетових (УФ) променів. Усі 3 методи опромінення є ефективними для інактивації ядра ікринки, але вимагають спеціального обладнання. Зокрема, гамма та рентгенівське опромінення вимагають спеціальних засобів для безпечної практики, і тому вони не підходять для звичайного використання [6]. УФ-опромінення не вимагає спеціальних засобів, але має низьку проникну здатність, і тому тільки яйця діаметром <2 мм можуть бути успішно опромінені [22].

Morishima et al. (2011 р.) [23] повідомили про те, що обробка ікринок із *Misgurnus anguillicaudatus* холодним шоком (0 ° С або +3 ° С протягом 60 хв.) відразу після запліднення індукує андрогенетичний розвиток, імовірно, усуваючи ДНК материнського походження (жіночого пронуклеусу та полярного тільця).

Тож гаплоїдні андрогеноти можуть бути легко індуковані за допомогою холодного шоку ікринок, а отримані гаплоїдні ембріони можуть бути відновлені до диплоїдності за допомогою тиску або теплового шоку. Завдяки цій новій техніці можна отримати андрогенетичне потомство лише за допомогою температурного шоку.

Природний андрогенез відбувається в деяких видів наїзників, кукурудзи, тютюну в тому разі, коли пронуклеус яйцеклітини гине до запліднення. У такому разі запліднення виявляється помилковим (псевдогамія).

Штучним андрогенезом нині отримане андрогенетичне потомство у райдужної форелі [24], коропа [14], риби-зебри [25], осетра [26], тиліяпії [27], сома [28], сьомги [15] та інших видів риб.

Гінгеноз – це спосіб відтворення, за якого потомство формується виключно з материнською генетичною інформацією [6; 4]. Це відбувається природно шляхом виключення батькової генетичної інформації від зиготи або експериментальним руйнуванням ДНК з УФ або іонізуючим опроміненням. В обох випадках сперма залишається функціональною, щоб запліднити яйце й активізувати розвиток, але містить мало або взагалі не несе генетичної інформації та не робить внеску в зиготу. Можливі два типи гінгенозу, що стосуються або мейотичних, або мітотичних хромосом [29]. У мітотичному гінгенозі материнські хромосоми звичайно подвоюються з утворенням двох ідентичних наборів гаплоїдних хромосом.

Застосування температурного шоку й тиску може стимулювати ці два набори хромосом залишатися в одному ядрі та утворювати диплоїдну клітину. Оскільки два набори хромосом у мітотичному гінгенозі отримано з реплікованого гаплоїдного набору яйцеклітини, ці клітини повністю гомозиготні для всіх локусів.

Альтернативно мейотичний гіногенез відбувається під впливом шоку, який індукує збереження другого полярного тільця, утвореного після другого мейотичного поділу. Полярне тільце та материнський пронуклеус формують диплоїдне ядро зиготи. Полярне тільце містить набір хромосом матері, що утворився під час мейотичного поділу, тому він не є генетично ідентичним ядерному гаплоїдному набору у зв'язку з рекомбінаційними подіями, коли відбувався обмін генетичною інформацією між парами гомологічних хромосом. Тож утворені внаслідок мейотичного гіногенезу організми не гомозиготні для всіх локусів у їхніх геномах, але мають більш високу, ніж звичайно, імовірність бути ізоалельними для локусів, які містяться в дистальних районах хромосоми.

Гіногенез використовують для дослідження механізмів визначення статі. Гіногенез передбачає партеногенетичний розвиток яйцеклітини або стимуляцію яйця за допомогою генетично неактивного сперматозоїда. Жіночий тип успадкування здійснюється шляхом активації поділу клітини та опромінення сперми з подальшим відновленням диплоїдності для розвитку зиготи. Збереження полярного тіла здійснюється за допомогою температурного шоку або тиску. Обробка застосовується після проникнення сперматозоїдів перед екструзією полярного тіла. Найбільш ефективний час для цього шоку варіює серед видів [30].

Якщо перший поділ клітини заблоковано, то єдина диплоїдна клітина є результатом гіногенезу. Гіноген, який вироблений за цією технікою, – мітотичний гіноген, або мітогіноген, – є 100 % гомозиготним, оскільки єдиний набір хромосом дублюється [4]. Спосіб отримання диплоїдних гіногенів полягає в тому, щоби блокувати екструзію.

Природний гіногенез, що виникає за утримання другого полярного тіла, був виявлений наявністю незвичайних триплоїдів у популяції диких риб [31] і летальних гібридних кросів [32].

Однак деякі види риб також використовують гіногенез як вид розмноження. Наприклад, *Poecilia formosa* є гіногенетичним видом (Hubbs and Hubbs, 1932; Schultz, 1971), який виникає в природі шляхом гібридизації між *P. mexicana* і *P. latipina* (Mopaso et al., 1984). Потомство *P. formosa* - це всі самки, що виникли внаслідок утворення одностатевих диплоїдних яйцеклітин шляхом апоміктичного пригнічення першого мейотичного поділу (Rasch et al., 1982). Розвиток ікринок *P. formosa* відбувається за впливу сперматозоїдів пов'язаних з ними видів *Poecilia* (з якими *P. formosa* повинен жити симпатрично), але сперматозоїди лише активують яйця та не передають генетичну інформацію зиготі. Цілком можливо, що така сперма несумісна з цитоплазматичним середовищем в яйцеклітині *P. formosa*, що призводить до втрати батьківського набору хромосом, як це було описано в гібридах інших видів. Отже, потомство *P. formosa* генетично ідентичне їхнім матерям, зокрема за локусами, що визначають стать [33].

Міжвидова гібридизація уможливорює отримання риби, яка поєднує в собі цінні ознаки декількох видів, збільшення гетерозиготності, покращення темпів росту, сумісності розвитку, ефективності конверсії харчових продуктів і кисневого обміну у різних видів [34].

Гібридизація спрямована на те, щоб отримати нащадків, які перевершують батьківські форми. У Нігерії *Clarias gariepinus* та *Heterobranchus bidorsalis* були використані для створення стерильного гібриду, який мав витривалість *Clarias* і швидкий ріст *Heterobranchus* [2].

Гібридизацію можна також використовувати для створення одностатевих груп риби, коли батьківські лінії характеризуються різними механізмами визначення статі.

Наприклад, гібридизація між різними видами – *Morone saxatilis* та *Morone mississippiensis* продукує лише самок із високими показниками росту [34]. Гібрид між смугастим окунем (*Morone saxatilis*) і жовтим окунем (*Morone mississippiensis*) продукує 100 % самок із гарною збереженістю і ростом [34].

Часто міжвидова гібридизація призводить до стерильності завдяки механізму репродуктивної ізоляції, так, що чим більш віддалені між собою види, тим більш вірогідна стерильність їхнього гібриду. Отримання стерильних тварин може бути вигідним для зменшення небажаного відтворення або для поліпшення темпів росту та уникнення втрат енергії внаслідок розвитку репродуктивної системи [2].

Індукція поліплоїдії (триплоїдів і тетраплоїдів) знаходить широке застосування в культурі різних видів риб [35]. Ці методи є важливими в поліпшенні продукції рибництва, тому що вони дають можливість отримувати стерильних, одностатевих або високо гомозиготних тварин. Індукована триплоїдія широко визнана як найефективніший спосіб виробництва стерильної риби для аквакультури та рибальства [9]. Індукована триплоїдія є практично єдиним засобом для стерилізації великої кількості риби без використання потенційно шкідливих хімікатів або радіації [2].

Культура триплоїдної риби може бути вигідною з декількох причин, а саме: збільшення потенціалу росту, розміру туші, виживання та підвищення якості м'яса. Основні переваги такі: триплоїди досягають більшого розміру, ніж диплоїди через збільшені темпи росту триплоїдів, порівняно зі звичайною рибою [4]. Це збільшення темпів росту може бути результатом відсутності статевого розвитку, оскільки темпи росту риби уповільнюються, коли вона наближається до статевої зрілості, або результатом збільшення розмірів клітин. Отже, уповільнення темпів росту, яке зумовлене статевим дозріванням, долається методом культивування триплоїдів [36].

Індуковані триплоїди можуть виробляти нежиттєздатні або суб-життєздатні диплоїдні гібриди. Диплоїд *Oreochromis niloticus* самка × самець *Tilapia rendalli* дають гібрид із близько 100 % ембріональною смертністю. Однак це гібридна комбінація є життєздатною, коли індукується триплоїдий гібрид [2]. До методів індукції триплоїдії належать такі: 1) температурний шок (гарячий або холодний); 2) гідростатичний шок; 3) хімічна обробка отрутами веретена поділу (колхіцин, цитохалазин В); 4) схрещування тетраплоїдів із диплоїдами.

Тетраплоїди мають збалансований набір хромосом, який може давати життєздатних нащадків. Тетраплоїдія риб зазвичай індукується шляхом переривання першого мітотичного поділу (дроблення) зиготи термічним або гідростатичним шоком в ікринках, які запліднені нормальною спермою. Ці життєздатні тетраплоїди були створені в деяких видів риб [37].

Тетраплоїдні лінії мають переваги у розведенні, забезпечуючи зручний спосіб отримання великої кількості стерильних триплоїдних риб через прості схрещування між тетраплоїдами та диплоїдами [38]. Успіх індукції поліплоїдії залежить від багатьох факторів, а саме: інтенсивності (потужності) обробки, її тривалості, якості гамет.

З бурхливим розвитком молекулярної біотехнології з'явилися унікальні можливості створення трансгенних риб, які дали можливість отримати нові лінії риб, що характеризуються високими темпами росту, холодостійкістю, резистентністю до інфекційних захворювань, слугують моделями хвороб і розвитку хребетних тварин [2].

Висновки і пропозиції. Успішний розвиток аквакультури забезпечується низкою біотехнологічних методів, які дають змогу отримувати високопродуктивні

об'єкти аквакультури з високими темпами росту, ефективною конверсією корму, стійкістю до хвороб, толерантністю до низької якості води, холодостійкістю, фертильністю, стерильністю, а також збереженістю. До основних біотехнологічних методів розведення риб належать такі: гормональна стимуляція фертильності, перевизначення статі, андрогенез, гіногенез, гібридогенез, поліплоїдизація. Риби як надзвичайно цікава в еволюційному аспекті група видів являють собою унікальні біологічні моделі для розуміння закономірностей реалізації спадкової інформації, біології розвитку, визначення статі, розмноження, поведінки завдяки їхній багатоплідності, зовнішньому заплідненню, швидкості росту та дозріванню, природній лабільності процесу визначення статі та здатності до функціональної інверсії статі, гібридогенезу.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ:

1. FAO. URL: <http://www.fao.org/fisheries/ru/>.
 2. Omole I.A. Biotechnology as an Important Tool for Improving Fish Productivity. *American Journal of Bioscience and Bioengineering*. 2017. Vol. 5. No. 1. P. 17–22. Doi: 10.11648/j.bio.20170501.14.
 3. Review of the Status of Aquaculture Genetics. Dunham R. A. at al. In: *Aquaculture in the Third Millennium*, Bangkok, Thailand, 20–25 February. 2001. NACA, Bangkok, and FAO, Rome, P. 129–157.
 4. Dunham R.A. *Aquaculture and Fisheries Biotechnology Genetic Approaches*. CABI Publishing, 2004. 372 p.
 5. Nwokwa M.C. The Review of Recent Advances in Fish Genetics and Biotechnology. *Continental Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 2012. № 6 (1). P. 9–18.
 6. Arai K. Genetic improvement of aquaculture finfish species by chromosome manipulation techniques in Japan. *Aquaculture*. 2001. № 197. P. 205–228.
 7. Ndimele P.E. and Owodeinde F.G. Comparative Reproductive and Growth Performance of *Clarias gariepinus* and Its Hybrid Induced with Synthetic Hormone and Pituitary Gland of *Clarias gariepinus*. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2012. № 12. P. 619–626.
 8. Muhammet A. at al. *Biotechnology and Aquaculture in Sustainable Development*. Report Prepared for the Danish Council of Ethics, Copenhagen. 2013. P. 182–190. URL: <http://eprints.ibu.edu.ba>.
 9. Lakran W.S., Ayyappan S. Recent Advances in Biotechnology Applications to Aquaculture. *Asian-Australian Journal of Animal Science*. 2003. № 16 (3). P. 455–462.
 10. Smitherman R.O. and Dunham R.A. Genetics and Breeding. In: Tucker, C.S. (ed.) *Channel Catfish Culture*. Elsevier Scientific Publishing, Amsterdam, Netherlands. 1985. P. 283–316.
 11. Donaldson E.M. Manipulation of reproduction in farmed fish *Animal Reproduction Science*. 1996. № 42. P. 381–392. [https://doi.org/10.1016/0378-4320\(96\)01555-2](https://doi.org/10.1016/0378-4320(96)01555-2).
 12. Okutsua T. at al. Successful production of functional Y eggs derived from spermatogonia transplanted into female recipients and subsequent production of YY supermales in rainbow trout. *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture*. 2015. № 446. P. 298–302. URL: <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.05.020>.
 13. Ezaz T.M. at al. Sex ratios in the progeny of androgenetic and gynogenetic YY male Nile tilapia. *Oreochromis niloticus* L. *Aquaculture*. 2004. № 232. P. 205–214. URL: <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2003.08.001>.
 14. Bongers A.B.J. at al. Maternal influence on development of androgenetic clones of common carp, *Cyprinus carpio* L. *Aquaculture*. 1995. № 137. P. 139–147.
 15. Nagoya H. at al. Production of androgenetic diploids in amago salmon *Oncorhynchus masou ishikawae*. *Fish. Sci.* 1996. № 62. 360–383.
 16. Young W.P. at al. DNA fingerprinting confirms isogenicity of androgenetically-derived rainbow trout 398 lines. *J. Hered.* 1996. № 87. P. 77–81.
-

17. Singer A. et al. Sex-specific recombination rates in zebrafish (*Danio rerio*). *Genetics*. 2002. № 160. P. 649–657.
 18. Robison B.D. et al. Composite interval mapping reveals a major locus influencing embryonic development rate in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *J. Hered.* 2001. № 92. P. 16–22.
 19. Yasui G.S., Fujimoto, T., Arai, K., Restoration of the loach, *Misgurnus anguillicaudatus*, from cryopreserved diploid sperm and induced androgenesis. *Aquaculture*. 2010. № 308. S. 140–144.
 20. Fujimoto T. et al. Developmental potential of embryonic cells in a nucleocytoplasmic hybrid formed using a goldfish haploid nucleus and loach egg cytoplasm. *Int. J. Dev. Biol.* 2010. № 54. P. 827–835.
 21. Sakao S. et al. Drastic mortality in tetraploid induction results from the elevation of ploidy in masu salmon *Oncorhynchus masou*. *Aquaculture*. 2006. № 252. P. 147–160.
 22. Komen H., Thorgaard G.H. Androgenesis, gynogenesis and the production of clones in fishes: A review. *Aquaculture*. 2007. № 269. P. 150–173.
 23. Morishima K. et al. Cold-shock eliminates female nucleus in fertilized eggs – a new method to induce androgenesis in the loach (*Misgurnus anguillicaudatus*), a teleost fish. *BMC Biotechnol.* 2011. № 11. P. 116.
 24. Araki K. et al. Androgenetic diploids of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) produced by fused sperm. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1995. № 52. P. 892–896.
 25. Corley-Smith G.E. et al. Production of androgenetic zebrafish (*Danio rerio*). *Genetics*. 1996. № 142. P. 1265–1276.
 26. Grunina A.S. et al. Dispermic androgenesis in sturgeons with the use of cryopreserved sperm: production of androgenetic Siberian sturgeon and androgenetic hybrids between Siberian and Russian sturgeons. *Russ. J. Dev. Biol.* 2011. № 42. P. 108–119.
 27. Myers J.M. et al. Induction of diploid androgenetic and mitotic gynogenetic Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.). *Theor. Appl. Genet.* 1995. № 90. P. 205–210.
 28. Christopher J.G. et al. Induction of Diploid Androgenesis in the Stinging Catfish, *Heteropneustes fossilis*. *World Aquaculture Society*. № 45. P. 558–566.
 29. Onozato H. Diploidization of gynogenetically activated salmonid eggs using hydrostatic pressure. *Aquaculture*. 1984. № 43. 91–97.
 30. Thompson D. and Purdom C.E. Induced Diploid Gynogenesis by Mitotic Interference in Rainbow Trout. *Aquaculture*. 1986. № 3. P. 76.
 31. Cherfas N.B. et al. Spontaneous diploidization of maternal chromosome set in ornamental (koi) carp, *Cyprinus carpio* L. *J. Appl. Ichthyol.* 1991. № 7. P. 72–77.
 32. Seeb J.E. et al. Survival and allozyme expression in diploid and triploid hybrids between chum, chinook, and coho salmon. *Aquaculture*. 1988. № 72. P. 31–48.
 33. Devlin R.H., Nagahama N. Sex determination and sex differentiation in fish: an overview of genetic, physiological, and environmental influences. *Aquaculture*. 2002. № 20. P. 191–364. URL: [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(02\)00057-1](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00057-1).
 34. Wolters W.R. and DeMay R. Production Characteristics of Striped Bass x White Bass and Striped Bass x Yellow Bass Hybrids. *Journal of the World Aquaculture Society*. 1996. № 27. P. 202–207.
 35. Pandian T.J. and Koteeswaran R. Ploidy Induction and Sex Control in Fish. *Hydrobiology*. 1998. № 384. P. 167–243.
 36. Piferrer F. et al. Polyploid Fish and Shellfish: Production, Biology and Applications to Aquaculture for Performance Improvement and Genetic Containment. *Aquaculture*. 2009. № 293. P. 125–156.
 37. Pandian T. J. and Koteeswaran R. Ploidy Induction and Sex Control in Fish. *Hydrobiology*. 1998. № 384. P. 167–243.
 38. Guo X. et al. All-Triploid Pacific Oysters (*Crassostrea gigas* Thunberg) Produced by Mating Tetraploids and Diploids. *Aquaculture*. 1996. № 142. P. 149–161.
-