

## GENETIKA RIBA

T. Treer

### Sažetak

U radu se daje pregled osnovnih pravaca u istraživanju genetike riba. Poglavlja su raspoređena tako da obuhvaćaju područja kvalitativne genetike, kvantitativne genetike, te citogenetike. Unutar svakog od tih područja prikazuju se različiti načini nasljeđivanja svojstava u riba.

Naglašeno je mjesto genetike riba, kao jednog od najvažnijih područja znanstvenih istraživanja u akvakulturi, koje u Hrvatskoj tek očekuje svoj puni razvoj. Iznose se primjeri za komponente kvalitativne genetike – dominacijsko i aditivno djelovanje gena, epistaze, vezane gene i pleitropizam, a posebno se ističe važnost primjene u akvakulturi aditivne varijance selekcijom, te dominacijske varijance hibridizacijom. Od drugih komponenata kvantitativne genetike upozorava se na pogreške koje mogu nastati, ako se ne vodi dovoljno računa o ekološkoj varijanci i varijanci genetsko – ekološke interakcije.

Naglom razvoju citogenetike posvećeno je posebno poglavlje, u kojemu se, uz kariotipove i nasljeđivanje spola u riba, objašnjavaju i brojni oblici kromosomskih aberacija. Među njima se po značenju za akvakulturu napose ističe ginogeneza, ali i poliploidija, te drugi oblici genetičkog inženjerstva.

### UVOD

Uz razvoj metoda i mehanizacija uzgoja riba, četiri su osnovna područja na koja su usredotočena suvremena znanstvena istraživanja u akvakulturi. Tri od njih odnose se na popravljjanje vanjskih uvjeta za što djelotvorniji rast riba: kvalitetu vode, hranidbu i zdravstvenu zaštitu. Četvrto područje polazi od samih riba te nastoji odrediti i razviti njihov genetski potencijal, kako bi optimalizacija preostalih triju područja postigla i najbolji mogući učinak.

Iako je nasljeđivanje svih svojstava u osnovi istovjetno i ovisno o genima, ipak se po pristupu proučavanjima razlikuju dvije vrste fenotipskih varijacija – kvalitativne i kvantitativne. Zbog toga kvalitativna ili Mendelijanska genetika proučava svojstva koja su jasno uočljiva, kao boju, oblik peraja, ljusaka i sl., a kvan-

titativna genetika ona svojstva koja su mjerljiva, kao što su masa, morfometrijske karakteristike i dr.

Za razliku od ovih dvaju pravaca istraživanja, koja su orijentirana na fenotip, ima i onih koja izravno zadiru u strukturu kromosoma i gena. To je prostor molekularne genetike, odnosno citogenetike, pa su tako raspoređena i osnovna poglavlja u ovom pregledu genetike riba, čija je svrha da na osnovi manjeg broja raspoloživih radova upozori na osnovna područja istraživanja. Svako od tih područja genetike riba može se i temeljito samostalno obraditi, kao što su to svojedobno učinili Habeković (1983) ili Al – Sabti (1984).

Razumljivo je da genetika riba nije zanimljiva samo za akvakulturu nego i u proučavanju populacija riba u prirodnim biotopima. Budući da je genetika univerzalna znanost, tako je i genetika riba u otvorenim vodama (npr. spontana hibridizacija ciprinida, prirodna ginogeneza babuške i sl.) u osnovi istovjetna genetici u akvakulturi, samo je izravni čovjekov utjecaj znatno manji ili nikakav, a posredan utjecaj (onečišćenje ili gospodarenje vodama) može biti znatan.

## KVALITATIVNA GENETIKA

### *Dominacijsko i aditivno djelovanje gena*

Dominacijsko djelovanje gena događa se kada se dva alela na istom lokusu očituju različitim snagom. Gen koji se jače očituje jest dominantan, a onaj koji se očituje slabije recesivan. Tako npr. kod kalifornijske pastrve (*Oncorhynchus mykiss*) dominantni gen A uzrokuje normalnu pigmentaciju, a odgovarajući recesivni alel a albino boju (Bridges i von Limbach 1972). Zbog toga tri moguća genotipa uzrokuju samo dva fenotipa: genotip      fenotip

A A      normal. pigmen.

A a      normal. pigmen.

a a      albino

U ovom slučaju, lako je provoditi selekciju na albino boju, jer će albino fenotip (a a) uvijek davati i istovjetno potomstvo, a među normalno pigmentiranim parovima mogu biti i heterocigoti (A a), koji skriveno prenose gen a, pa se on, ovisno o frekvenciji u populaciji, može u određenom omjeru pojavljivati u homozigotnome stanju te uzrokovati pojavu albino obojenih jedinki. Isti način nasljeđivanja vrijedi i za druga svojstva, prikazana u tabl. 1.

Za razliku od ovih oblika potpuna dominacijskog djelovanja gena, postoji i nepotpuno dominacijsko djelovanje gena. U ovom slučaju dominantni gen kod heterozigota ne može potpuno nadvladati pa nastupa intermedijarno nasljeđivanje, kada tri genotipa uzrokuju i tri fenotipa. Tako kod babuške (*Carassius auratus*) dominantni gen T' uzrokuje prozirne ljsuske, recesivni alel T normalne ljsuske, a heterozigoti imaju bijelotočkaste ljsuske (Chen S. C. 1928):

<u>genotip</u>	<u>fenotip</u>
T' T'	prozirne ljsuske
T' T	bijelotočkaste ljsuske
T T	normalne ljsuske

Tablica 1. Fenotipovi uzrokovani potpunim dominacijskim djelovanjem gena (iz Tave, 1986)

Vrsta ribe	Dominantni alel	Recesivni alel	Dominantni fenotip	Recesivni fenotip
šaran ( <i>Cyprinus carpio</i> )	B	b	normalna pigmentacija	plava boja
	G	g	"	zlatna boja
	Gr	gr	"	siva boja
	D	d	žuta glava i traka na leđnoj peraji	normalna pigmentacija
kalifornijska pastrva ( <i>Oncorhynchus mykiss</i> )	A	a	normalna pigmentacija	albino
	B	b	"	metalikplava boja
babuška ( <i>Carassius auratus</i> )	B	b	narančasto-crvena boja	plava boja
	D	d	normalne oči	teleskopske oči
	+	+ <sup>ne</sup>	normalne ljuske	sedefasto sjajne ljuske
gupija ( <i>Poecilia reticulata</i> )	S <sub>n</sub>	s <sub>c</sub>	normalna kralježnica	svijena kralježnica (lordoza)
	G	g	siva boja	zlatna boja
	B	b	siva boja	svijetla boja

U ovome slučaju, selekcija na boju ljusaka vrlo je laka jer nam svaki fenotip potpuno otkriva i genotip koji ga uzrokuje. Još nekoliko primjera takva nasljeđivanja prikazano je u tabl. 2.

Nepotpuno dominacijsko djelovanje gena zapravo je njegovo aditivno djelovanje, pri čemu se oba alela mogu smatrati dominantnima, a njihov prinos stvaranju fenotipa podjednak na aditivan način. Katkad se pokušava praviti razlika između tih dvaju djelovanja gena, tako da se aditivnim smatra ono djelovanje gdje su fenotipska svojstva heterozigota točno na sredini između svojstava dvaju homozigota, a nepotpuno dominacijskim smatra se djelovanje kada su fenotipska svojstva heterozigota bliža jednom od homozigota. To je kod kvalitativnih svojstava vrlo teško razlučiti, a nije ni bitno, jer svakako nastaju tri fenotipa, s potpuno istim nasljeđivanjem u oba slučaja.

Često kod riba ne postoje samo dva alela na nekom lokusu, nego ih može biti i tri, četiri, pa i više od deset. U akvaristici je tako poznat primjer nasljeđivanja različitih točaka kod tropske ribice platije (*Xiphophorus maculatus*), gdje postoji 9 alela na jednom lokusu, označenih slovom P i odgovarajućim dodatnim apostro-

firanim znakom (npr. P<sup>+</sup>, P<sup>M</sup>...). Oni teorijski mogu proizvesti 37 fenotipova, no zbog preklapanja 27 od njih može se jasno razlikovati (Gordon, 1956).

Tablica 2. Fenotipovi uzrokovani nepotpunim dominacijskim djelovanjem gena (iz Tave, 1986)

Vrsta ribe	Dominantni alel	Recesivni alel	Dominantni fenotip	Inter-medijarni fenotip	Recesivni fenotip
šaran ( <i>Cyprinus carpio</i> )	L	l	letalni	svijetla pigmentacija	normalna pigmentacija
babuška ( <i>Carassius auratus</i> )	T	t	prozirne ljuske	bijelo-točkaste ljuske	normalne ljuske
gupija ( <i>Poecilia reticulata</i> )	Pl	pl <sup>+</sup>	letalni	srasli kralješci	normalni kralješci
tajlandska riba borac ( <i>Betta splendens</i> )	V	v	čelično-plava boja	plava boja	zeleno boja

### Epistaze

Ako neki fenotip nastaje zajedničkim djelovanjem alela s dva ili više lokusa, govorimo o epistazi. Najznačajniji primjer koji objašnjava ovakvu akciju gena jest ljuskavost šarana (*Cyprinus carpio*). Nju uvjetuju geni na dva lokusa. Na prvome je dominantan alel S, a recesivan s. Njihova je uloga određivanje ljuskavosti, dok geni na drugom lokusu (dominantni N i recesivni n) modificiraju njihovo djelovanje. Gen S u potpunosti je dominantan, tako da postiže iste učinke i kao homozigot i kao heterozigot. Za razliku od njega gen N nepotpuno je dominantan, pa kao homozigot djeluje letalno, a kao heterozigot modificirajuće na alele prvoga lokusa. Zbog toga su, kao rezultat različitih kombinacija gena, moguća četiri fenotipa (ljuskavi, maloljuskavi, veleljuskavi i goli), uz letalni kao peti (Tave, 1988):

genotip	fenotip
SS nn	ljuskavi
Ss nn	ljuskavi
ss nn	maloljuskavi
SS Nn	veleljuskavi
Ss Nn	veleljuskavi
ss Nn	goli
SS NN	letalni
Ss NN	letalni
ss NN	letalni

Kao što se vidi, dominantni gen N ima višestruko djelovanje, pa, osim na ljuskavost, utječe i na preživljavanje šarana. Osim toga što je kao homozigot letalan,

kao heterozigot također djeluje negativno, jer veleljuskavi i goli šarani slabije rastu od preostalih dvaju fenotipa. Zbog toga se u selekciji oni izbjegavaju reproducirati pa se u praksi populacije šarana u ribnjacima sastoje uglavnom samo od malo-ljuskavih i ljuskavih fenotipova. To znači da su svi homozigoti za recesivni gen *n*, dok u kombinaciji *Ss* gena postoje sve tri mogućnosti. Neka istraživanja upućuju na to da maloljuskavi šarani čak rastu nešto brže od ljuskavih (Doležal, 1980), a u Evropi su zbog lakšeg čišćenja i traženiji. Zato je sretna okolnost što su oni recesivni homozigoti na oba epistatička lokusa pa je nasljeđivanje ovoga fenotipskog oblika stopostotno. Još neki primjeri epistatičkog nasljeđivanja u riba prikazani su u tabl. 3.

Tablica 3. Fenotipovi uzrokovani epistazom (iz Tave, 1986)

Vrsta ribe	Aleli	Fenotipovi
šaran ( <i>Cyprinus carpio</i> )	S, N.	ljuskavost
babuška ( <i>Carassius auratus</i> )	B <sub>1</sub> , B <sub>2</sub>	narančasta boja
	M, S	albino boja
	Dp <sub>1</sub> , Dp <sub>2</sub>	depigmentacija melanofora
gupija ( <i>Poecilia reticulata</i> )	Kal, Sug	lepezasta peraja
tajlandska riba borac ( <i>Betta splendens</i> )	C, B, V, Ri	boje tijela

### Vezani geni

Na svakome kromosomu nalazi se veći broj lokusa s alelima koji djeluju na očitavanje različitih svojstava. Zbog toga, kada provodimo selekciju na neki gen, istodobno djelujemo i na druge gene na tome kromosomu. Poseban je slučaj ako su posrijedi autosomi, a ne geni na spolnim kromosomima. Tada govorimo o spolno vezanim svojstvima, koja se nasljeđuju drukčije od ostalih. U riba ovo područje genetike još nije iscrpnije proučavano, a budući da su manipulacije s tropskim ribicama najjednostavnije, djelovanje vezanih gena najviše je istraženo kod gupija (*Poecilia reticulata*) i platija (Winge i Ditlevsen, 1947; Vielking et al., 1989). Uбудuće genetičare na ovom području očekuje opsežan rad, napose na izradi kromosomskih mapa, kako bi se na svakome kromosomu što točnije mogao precizirati položaj pojedinih gena (Morizot, 1990; Morizot et al., 1990; Harless et al., 1991). To će omogućiti predviđanje mnogih pojava u selekciji.

### Pleitropizam

Pri objašnjavanju ljuskavosti šarana spomenuto je da gen *N*, osim na modificiranje oljuskavanja djeluje također i na preživljavanje i rast. Takva pojava, kada neki gen djeluje na više fenotipova, naziva se pleitropizam. Geni djeluju na biokemijske putove, koji su često međusobno povezani, pa tako i neki alel može djelovati na očitovanje više fenotipskih svojstava, te uzrokovati pleitropizam, a može se dogoditi i to da neki fenotip izostane ili njegovo očitovanje nije uvijek jednako. Potpunije pleitropno djelovanje genotipova za ljuskavost šarana prikazano je u tabl. 4. (Kir-

Tablica 4. Pleitropno djelovanje genotipova za ljuskavost šarana (*Cyprinus carpio*) ( $\alpha$  = izraženo u postocima od vri-  
 jednosti kod ljuskavog šarana – iz Kirpichnikou, 1981)

Pleitropni efekti	Fenotipovi i genotipovi ljuskavosti			
	Ijuskavi (SS, nn)	Malo- ljuskavi (ss, nn)	Velajjuskavi (SS, Nn)	Goli (ss, Nn)
Masa godišnjaka pod povoljnim uvjetima <sup>x</sup>	100	93 — 96	85 — 88	79 — 80
Masa godišnjaka pod nepovoljnim uv- jetima <sup>x</sup>	100	83 — 94	42 — 70	37 — 72
Masa dvogodišnjaka <sup>x</sup>	100	94 — 96	86 — 91	83 — 84
Broj (X) mekih zbjica u dorzalnoj peraji	18,8	18,7	16,4	15,4
Broj (X) mekih zbjica u analnoj peraji	4,96	5,00	3,82	3,56
Broj (X) zbjica u trbušnoj peraji	14,7	14,3	14,3	13,1
Broj (X) škržnih listića	88,6	83,5	82,3	83,2
Broj (X) zdrijetnih zubi	9,22	9,58	7,63	7,44
Sposobnost regeneracije peraja <sup>x</sup>	100	76	39	19
Broj eritrocita (10 <sup>6</sup> stanica · ml <sup>-1</sup> )	1,93	1,99	1,76	1,69
Hemoglobin (g/%)	9,02	8,87	8,18	8,28
Preživljavanje u minutama pri nestasići kisluka	210	210	132	132
Imunološka reakcija	brza	brza	spora	spora
Otpornost na edem	—	povećana	—	smanjena
Intenzitet metabolizma masti	nizak	nizak	visok	vrio visok
Preživljavanje godišnjaka pod optimalnim uvjetima <sup>x</sup>	100	91 — 98	87 — 93	80 — 92
Preživljavanje godišnjaka pod nepovoljnim uvjetima <sup>x</sup>	100	93 — 95	36 — 37	28 — 60

pichnikov, 1981). Ovdje treba napomenuti da, za razliku od podataka u ovoj tablici ruskog porijekla, neka domaća istraživanja upozoravaju na brži rast maloljuskovog šarana (Doležal, 1980).

Općepoznata je pojava u životinja da su albino jedinke slabijeg vigora od normalno pigmentiranih. To je sustavnije istraživano kod kanalskog soma (*Ictalurus punctatus*) pa je tako utvrđeno da homozigotni genotip aa koji uzrokuje albinizam, pleitropski još uvjetuje i cijeli niz uzgojno negativnih pojava: slabiji rast, kasniji mrijest s manjom količinom ikre, od koje se manji postotak izvaljuje, a potomstvo ima slabiji vigor od normalno pigmentiranih somova (Bondari, 1984). Slične učinke postižu i L, D, B i G geni za boju u šarana (Wohlfarth i Moav, 1970). Tako zlatni šarani, homozigotnog genotipa gg rastu sporije od normalno pigmentiranih, dok je rast plavih šarana, homozigotnog genotipa bb još slabiji.

## KVANTITATIVNA GENETIKA

### *Aditivna varijanca*

Za razliku od kvalitativnih svojstava na koja utječe samo jedan ili nekoliko parova gena, kvantitativna svojstva uvjetovana su djelovanjem desetaka, stotina, pa čak i više od tisuću gena. Zbog toga se kvalitativna svojstva lako razlučuju (boja, tip ljusaka), dok se kvantitativna moraju mjeriti (u g, cm i sl.) i razvrstavati u razrede, a grupiraju se prema Gaussovoj krivulji normalne distribucije. Ova su svojstva presudno važna u uzgoju riba – npr. brzina rasta, iskorištavanje hrane, otpornost na bolesti, randman i mnoštvo drugih.

Iz opće je genetike poznato (Borojević i Borojević, 1971) da je fenotipska varijanca ( $V_F$ ) nekog kvantitativnog svojstva zapravo suma genotipske varijance ( $V_G$ ) ekološke varijance ( $V_E$ ), te interakcije između tih dviju varijanci ( $V_{G-E}$ ). Genotipska je pak varijanca suma aditivne genetske varijance ( $V_A$ ), dominacijske genetske varijance ( $V_D$ ) i epistatičke genetske varijance ( $V_I$ ). Stoga možemo napisati da se fenotipska varijanca u potpunosti sastoji od ovih komponenata:

$$V_F = V_A + V_D + V_I + V_E + V_{G-E}.$$

Epistatsku varijancu vrlo je teško mjeriti. Osim toga, praktično je nemoguće selekcijski fiksirati epistatičko djelovanje desetaka gena koji nam nisu poznati. Zbog toga se u praktičnom radu ova genetska komponenta zanemaruje i podrazumijeva kao da iznosi 0.

Aditivnu genetsku varijancu uzrokuje aditivno djelovanje gena. Ona je suma djelovanja svih alela na svim lokusima, koji proizvode određeni fenotip. S obzirom na to da aditivna varijanca ne ovisi o interakcijama među alelima, nego samo o njihovu zajedničkom djelovanju, ona se ne razlaže za vrijeme mejoze, pa se može prenositi na potomstvo. Ta se osobina iskorištava putem selekcije (Kirpichnikov et al., 1976; Habeković i Turk, 1981; Hallerman et al., 1986; Oldorf et al., 1989). To je u praksi masovna selekcija jer se za reprodukciju upotrebljava velik broj matica koje proizvode goleme količine gameta (Dunham i Smitherman, 1982; Smitherman et al., 1983). Zbog toga je populacijska genetika u riba značajna i za kvalitativna i za kvantitativna svojstva.

Selekcija kvantitativnih fenotipova osjetno je teža od selekcije kvalitativnih fenotipova jer je riječ o mnogo većem broju gena, te o znatnom utjecaju ekoloških faktora. Pri tome je iznimno važno poznavati visinu nasljednosti pojedinoga kvantitativnog svojstva, odnosno heritabilnost. Ona je zapravo udio aditivne varijance

u ukupnoj fenotipskoj varijanci ( $h^2 = \frac{V_A}{V_P}$ ).

Ako  $h^2 = 1$ , to znači da se svojstvo apsolutno nasljeđuje, dok kod  $h^2 = 0$  ne postoji nikakva nasljednost. Činjenica da se heritabilnost može izraziti i kao omjer odgovara na selekciju (R) i selekcijskog diferencijala (S) znatno se iskorištava u praksi radi njegova izračunavanja (Dunham i Smitherman, 1983). Selekcijski je diferencijal razlika između prosječne vrijednosti nekog svojstva (npr. mase) populacije i iz nje izabраниh matice, a odgovor na selekciju razlika između prosječne vrijednosti iste populacije i prosječne vrijednosti toga svojstva dobivenog u potomstva.

Visina heritabilnosti varira, i za različita svojstva, i za isto svojstvo kod raznih populacija iste vrste riba. Općenito, on je veći kod za život manje značajnih svojstava, a niži kod onih bitnih, kako bi rizik za opstanak vrste bio što manji. Jednom ustanovljena heritabilnost vrlo je važna u radu na selekciji riba, jer nam omogućuje da predvidimo rezultat selekcije. Dobar je primjer za to jedan program selekcije šarana na masu u Izraelu, kada heritabilnost prije toga nije bila ustanovljena. Kroz pet generacija šarana ostavljane su za reprodukciju najveće matice, ali bez ikakva efekta, jer je na kraju utvrđeno da je heritabilnost za to svojstvo u ovoj populaciji bila jednaka nuli (Moav i Wohlfarth, 1976). Visine heritabilnosti za pojedina svojstva kod nekoliko vrsta riba iznesene su u tabl. 5. Pri tome treba voditi računa da selekcija teško utječe na promjenu fenotipova čiji  $h^2 \geq 0,15$ , zbog utjecaja prirodnih faktora. Selekcijom se efikasno mogu promijeniti fenotipovi čiji je  $h^2 \geq 0,25$  (Tave, 1986).

Opisani način računanja heritabilnosti ( $h^2 = \frac{R}{S}$ ) jest realizirana heritabilnost.

To je ujedno najjednostavniji način njezina računanja. Postoji još pet glavnih tehnika za računanje  $h^2$ , koje su znatno složenije, ali i preciznije. Također postoji i više oblika selekcijskih programa (Rye et al., 1990; Yamamoto et al., 1991), no u nas se u praksi uglavnom provodi izravna selekcija. Kod nje se za rasplod uzimaju samo fenotipske plus varijante krivulje normalne distribucije, s nadom da će se željena bolja svojstva očitovati i na potomstvu. Kako je već prije objašnjeno, to ima smisla samo kod dovoljno visokog  $h^2$ , a, osim toga, treba voditi računa o tome da se selekcija istodobno provodi na više različitih osobina riba.



Tablica 5. Visine nekih heritabilnosti ( $h^2$ ) u riba (iz Tave, 1986)

Vrsta	Fenotip	$h^2$
šaran ( <i>Cyprinus carpio</i> )	masa godišnjaka	0,49
	masa dvogodišnjaka	0,15
	masa trogodišnjaka	0,24
	prirast mase	0,25
	brzina rasta	0,25
	dužina dvogodišnjaka	0,55
	visina dvogodišnjaka	0,69
	sadržaj masti	0,14
	% N u suhoj tvari	0,15
	preživljavanje pri nestašici O <sub>2</sub>	0,15
	broj žbica u dorzalnoj peraji	0,36
	broj škržnih listića	0,20
kalifornijska pastrva ( <i>Oncorhynchus mykiss</i> )	masa godišnjaka	0,19
	masa dvogodišnjaka	0,32
	dužina godišnjaka	0,20
	dužina dvogodišnjaka	0,26
	randman	0,01
	veličina jaja	0,20
	broj jaja	0,19
	konverzija hrane	0,41
	% masti	0,47
	broj piloričkih crijeva	0,53
	broj kralježaka	0,66
	broj žbica u dorzalnoj peraji	0,90
	broj branhiospina	0,37
kanalski som ( <i>Ictalurus punctatus</i> )	masa kod 18 mjeseci	0,41
	dužina kod 18 mjeseci	0,40
	% masti	0,61
	mortalitet ličinki kod 1, 1 ppm O <sub>2</sub>	0,90
pagar ( <i>Pagrus major</i> )	masa kod 45 dana	0,92
	dužina kod 45 dana	0,84

## Dominacijska varijanca

Za razliku od nastanka aditivne varijance, dominacijsku genetsku varijancu uzrokuje interakcija alela na svakom lokusu. To znači da se razdvajanjem alela za vrijeme mejoze dominacijska varijanca ne prenosi na potomstvo, nego je svaka generacija mora ponovno stvarati, i to u različitim kombinacijama. Zbog toga se dominacijska varijanca ne može iskorištavati selekcijom, nego hibridizacijom. Svrha je ovakva programa da se ustanovi koja genetska kombinacija roditelja stvara poželjnu kombinaciju alela kod potomstva, kako bi se popravila proizvodnja (Chevassus, 1983). Tada treba održavati odgovarajuće stokove roditelja, a njihovim međusobnim potomstvom koristiti se u proizvodnji. To znači da, za razliku od selekcije koja stvara kvalitetno matično stado, hibridizacija stvara dobru ribu za tržište, koja se u principu ne upotrebljava za razmnožavanje.

Hibridizacija je napose povoljna za poboljšavanje svojstava koja se zbog niskog  $h^2$  selekcijom ne mogu popravljati. Jednako tako hibridizacija se može upotrijebiti na završetku selekcije dviju linija ili vrsta riba, kada se one međusobno križaju (Yant et al., 1975; Bakos, 1976; Turk i Habeković, 1981; Dunham et al., 1982; Smitherman, Horn i Bice, 1983; Hörstgen - Schwark et al., 1986). Hibridne ribe, kod kojih je stvorena nova kombinacija gena, moguće je također upotrijebiti za početak selekcije u stvaranju neke nove linije, kako bi se novospojeni aditivni geni očitovali što povoljnije. S obzirom na to da je  $F_1$  generacija kod hibridizacije vrlo uniformna, i to se svojstvo može dobro iskoristiti ako to tržište zahtijeva. Često je važno da se uzgajane ribe ne mogu samostalno na divlje reproducirati. To je npr. bitno u uzgoju tilapija (*Tilapia spp.* i *Sarotherodon spp.*), koje brzo spolno sazrijevaju, te hranu umjesto u porast mase troše za proizvodnju gameta i sitnog potomstva, koje im je tržišno iskoristivo. Da bi se to spriječilo, hibridizacijom se stvara neplodno potomstvo ili potomstvo samo jednoga spola, koje se ne može reproducirati (Avault i Shell, 1968; Greenfield et al., 1974; Lovshin, Da Silva i Fernandes, 1974; Lovshin i Da Silva, 1975; Lovshin, 1982; Wohlfarth i Hulata, 1983). Ova je osobina često važna i pri poribljavanju otvorenih voda, kako se nasadene ribe u njima ne bi mogle nekontrolirano razmnožavati.

Promjena nekoga svojstva u hibrida (nabolje ili na lošije), u odnosu na vrijednosti istoga svojstva kod roditelja, naziva se heterozis (H). On se izračunava prema sljedećoj formuli:

$$H = \left( \frac{\bar{x}_{F_1 \text{ hibrida}} - \bar{x}_{\text{roditelja}}}{\bar{x}_{\text{roditelja}}} \right) \times 100.$$

Tako je npr. u jednom američkom istraživanju (Green i Smitherman, 1984) prosječna masa mladunaca u dobi 42 dana kod sivog glavaša (*Aristichthys nobilis*) bila 0,90, a kod bijelog glavaša (*Hypophthalmichthys molitrix*) 0,94 g. To znači da je prosječna masa roditelja iznosila 0,92 g ( $\frac{0,90 + 0,94}{2}$ ). Njihovi hibridi iste dobi

težili su 1,11 g. Prema tome, heterozis je u ovome slučaju bio 20 %:

$$H = \left( \frac{1,11 - 0,92}{0,92} \right) \times 100 = 20 \%$$

Već je spomenuto da hibridizacija najčešće dolazi kao križanje dviju selekcioniranih linija. Kako bi one što prije postigle što veći stupanj homozigotnosti, često se provodi uzgoj u srodstvu, odnosno inbriding. Na taj način homozigotni postaju i mnogi recesivni geni koji očituju negativan fenotipski učinak, kao npr. slabiju otpornost, preživljavanje i rast, povećan postotak abnormalnosti i dr. Međutim, stvaranje linija nije samo sebi svrha, nego se križanjem dviju ovakvih linija mogu dobiti kvalitetni i uniformni hibridi za komercijalnu proizvodnju. Osim takvih slučajeva, inbriding se primjenjuje i onda kada se posebno kvalitetne matice, u prvo-  
me redu mužjaci, križaju s vlastitim potomstvom kako bi se učvrstile poželjne karakteristike. Inbriding je inače dosad relativno malo proučavan u riba (Moav i Wohlfarth, 1968; Mrakovčić i Haley, 1979; Gjerde et al., 1983).

### *Ekološka varijanca*

U uvodu je napomenuto da je genetika riba jedan od četiriju glavnih pravaca istraživanja u akvakulturi, te da preostala tri djeluju na poboljšanje ekoloških uvjeta uzgoja kako bi se genetski kapacitet optimalno izrazio. Samo je po sebi razumljivo da će uzgoj u kvalitetnoj vodi uz pravilnu hranidbu i zdravstvenu zaštitu postići bolje rezultate od uzgoja koji se ne provode u takvim uvjetima. No ekološku varijancu čine još mnogi faktori koji nisu toliko očiti pa, ako ih ne uzmemo u obzir, možemo pogrešno procijeniti komponente genetske varijance.

Pri dovoljnoj hranidbi, i to hranom odgovarajuće veličine, tjelesne dužine iste generacije šarana pokazuju raspodjelu u obliku krivulje normalne distribucije. Međutim, ako hranidba nije dovoljna, nasad riba previše gust ili čestice hrane prevelike, samo će se dio riba moći koristiti tom hranom. Posljedica je toga da će se krivulja normalne distribucije izdužiti na stranu pozitivnih varijanti, odnosno da će samo manji dio riba rasti brže od ostalih (Wohlfarth, 1977). Izdvajanje ovakvih riba za reprodukciju bilo bi pogrešno jer nije provedeno na osnovi genetske varijance. To se najbolje pokazuje time da nakon normalizacije hranidbe i krivulja distribucije dužina uskoro opet poprime normalan izgled. Ovakva se pojava naziva iskakanje (shooting).

Slična se pojava događa i kod razlike u dobi riba. Istraživanja pokazuju da već jednodnevna razlika u dobi šaranskih ličinaka daje prednost u veličini, koja se provlači kroz cijelu uzgojnu sezonu (Wohlfarth i Moav, 1970). Odabir većih riba u tom bi slučaju mogao značiti samo razliku u dobi, a ne i u njihovu genetskom potencijalu.

Poznato je također da u većine životinja, pa tako i u riba, postoji optimalna dob za reprodukciju. O tome se načelno vodi računa, pa se starije matice isključuju iz mrijesta. Mnoga istraživanja npr. potvrđuju da prestare matice negativno utječu na plodnost, veličinu jaja, postotak oplodnje i izvaljivanja, te rast ličinaka i mlada (Naevdal, 1983 a; Siraj et al., 1983). A te matice mogu biti genetski odlične konstitucije, koje su u vrijeme pune spolne zrelosti davale brojno i kvalitetno potomstvo.

Osim dobi matica, na veličinu jaja od ekoloških faktora utječu još i količina i kvaliteta hrane. Njih treba otkloniti kako bi preostao samo genetski utjecaj. To je važno jer veličina jaja pokazuje pozitivnu korelaciju s rastom u prvoj uzgojnoj se-

zoni, a kasnije se ta prednost uglavnom gubi (Kirpichnikov, 1970; Gall, 1974; Springate i Bromage, 1985). Zato se ovdje pri selekciji u prvoj godini uzgoja može načiniti pogreška.

Ako započnemo uzgoj dviju skupina riba, u potpuno istim uvjetima, ali s različitim početnom prosječnom masom, ta će se razlika u tijeku sezone povećati (Wohlfarth i Moav, 1972). To ne znači da je jedna skupina genetski slabija, nego samo da je imala lošiji početak. Kako bi se zbog takvih razloga izbjegle pogrešne procjene genetske vrijednosti, pokuse treba započeti ujednačenom ribom, a, u slučaju različita početka, mogu se obaviti proračuni koji će anulirati tu razliku.

Dok se u akvarijskim pokusima mogu postići gotovo istovjni uvjeti za sve skupine riba, to na terenu, u ribnjacima, nije tako. Svi ribnjačari uočavaju da im se, bez obzira na tretman, ribnjaci po svojim proizvodnim svojstvima međusobno razlikuju. To u prirodi mogu uvjetovati različiti faktori, kao npr. bonitet tla, razlike u razvoju prirodne hrane i sl. Zbog toga se pokusi obvezno provode u više navrata kako bi se ovakvi utjecaji na ekološku varijancu sveli na minimum. Moguće je i dvije označene skupine riba nasaditi zajedno, ali samo ako takav zajednički nasad ne djeluje negativno na jednu od skupina (Moav i Wohlfarth, 1974).

### *Varijanca genetsko—ekološke interakcije*

Pojedini geni u riba, pri različitim ekološkim uvjetima, mogu očitovati različite fenotipove. Tako npr. različiti tipovi inkubatora utječu na različite vrijednosti heritabilnosti za postotak valjenja ličnaka kalifornijske pastrve (McIntyre i Blanc, 1973), a različite temperature na drukčiji  $h^2$  za broj žbica u lednoj peraji gupija (Tave, 1984). To znači da će selekcija za neko svojstvo očitovati različite učinke u različitim ekološkim uvjetima.

*Tablica 6. Individualni dnevni prirast ( $g \cdot dan^{-1}$ ) evropskih i kineskih šarana (*Cyprinus carpio*), te njihovih hibrida u različito tretiranim ribnjacima (iz Wohlfarth et al., 1983)*

Skupina šarana	Kokošji gnoj, gusti nasad	Kokošji gnoj i pelete sirka, gusti nasad	Kokošji gnoj i visoko-proteinske pelete, gusti nasad	Kokošji gnoj i visoko-proteinske pelete, rijetki nasad
evropski	1, 69	3, 48	5, 60	8, 43
evropski x kineski	2, 30	3, 85	5, 62	7, 70
kineski	2, 15	2, 54	3, 75	4, 98

Zbog toga je određena linija riba prikladnija za uzgoj u jednim ekološkim uvjetima, a druga linija u drukčijem ambijentu. Ti efekti prikazani su u tabl. 6 (Wohlfarth et al., 1983). Iz nje vidimo kako se ne može tvrditi da su evropski šarani bolji za uzgoj od kineskih ili obratno. Naprotiv, zbog selekcije u različitim uvjetima kroz veliki broj generacija evropski šarani pokazuju bolje efekte hranjeni peletama s visokom količinom proteina, a kineski šarani rastu bolje u uvjetima bez dodatna

prihranjivanja. Gustoća nasada također pokazuje svoj utjecaj na razliku u rastu između evropskih šarana i njihovih hibrida s kineskim šaranima.

## CITOGENETIKA

### Kariotipovi i nasljeđivanje spola

S obzirom na to da su za citogenetska istraživanja, koja djeluju izravno na stanicu, njezinu jezgru, kromosome i gene, potrebni posebna oprema, kao i specifična viša znanja, njihova je primjena u praksi još uvijek razmjerno mala i manje poznata. Međutim, ta su istraživanja također brojna, a neka od njih i sve više u praktičnoj upotrebi u akvakulturi (npr. ginogeneza).

Tablica 7. Broj kromosoma u nekih vrsta riba ( $x$  = postoje različiti podaci) – iz Al–Sabti, 1991

Vrsta ribe	Broj kromosoma
šaran ( <i>Cyprinus carpio</i> )	100 (98 — 196) <sup>x</sup>
babuška ( <i>Carassius auratus</i> )	100 (94 — 206) <sup>x</sup>
bijeli amur ( <i>Ctenopharyngodon idella</i> )	48
bijeli glavaš ( <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> )	48
sivi glavaš ( <i>Aristichthys nobilis</i> )	48
linjak ( <i>Tinca tinca</i> )	48 (46 — 48) <sup>x</sup>
smuđ ( <i>Stizostedion lucioperca</i> )	48
štuka ( <i>Esox lucius</i> )	50 (46 — 50) <sup>x</sup>
som ( <i>Silurus glanis</i> )	48 (48 — 60) <sup>x</sup>
kanalski som ( <i>Ictalurus punctatus</i> )	58 (56 — 87) <sup>x</sup>
kalifornijska pastrva ( <i>Oncorhynchus mykiss</i> )	60 (56 — 120) <sup>x</sup>
potočna pastrva ( <i>Salmo trutta</i> )	80 (77 — 82) <sup>x</sup>
atlantski losos ( <i>Salmo salar</i> )	60 (57 — 60) <sup>x</sup>
kečiga ( <i>Acipenser ruthenus</i> )	118 (116 — 118) <sup>x</sup>
jegulja ( <i>Anguilla anguilla</i> )	38
gupija ( <i>Poecilia reticulata</i> )	46
šverta ( <i>Xiphophorus helleri</i> )	48
lubin ( <i>Dicentrarchus labrax</i> )	48
komarča ( <i>Sparus auratus</i> )	48
haringa ( <i>Clupea harengus</i> )	52
bakalar ( <i>Gadus morrhua</i> )	46

Ribe sadrže velik broj (najčešće između 40 i 100) vrlo sitnih kromosoma. Tehnika za njihovo prepariranje također nije standardizirana, te sve to otežava njihovo proučavanje. Ipak, do sada su izrađeni kariotipovi (kromosomske slike) za više od 1 320 vrsta riba (sl. 5). Kromosomski broj za neke poznatije vrste iznesen je u tabl. 7 (Al – Sabti, 1991).

Tablica 8. Tipovi određivanja spola u riba (iz Tave, 1986)

Vrsta ribe	Način nasljeđivanja
kalifornijska pastrva ( <i>Oncorhynchus mykiss</i> )	xy
<i>Tilapia aurea</i>	wz
platija ( <i>Xiphophorus maculatus</i> )	wxy
<i>Sternoptyx diaphana</i>	xo
<i>Colisa lalius</i>	zo
<i>Stephanolepis cirrhifer</i>	$x_1x_1x_2x_2/x_1x_2y$
<i>Apareiodon affinis</i>	zz/zw <sub>1</sub> w <sub>2</sub>
<i>Hoplias sp.</i>	xy <sub>1</sub> y <sub>2</sub> /xx
šverta ( <i>Xiphophorus helleri</i> )	autosomno

Tri su osnovna načina nasljeđivanja spola u životinja – *Drosophila* (xy), *Abra-xas* (zw) i *Protenor* (xo), no ima i drugih mogućnosti. U riba je tako utvrđeno čak devet sustava koji određuju spol (tabl. 8). Kao što se vidi, u jednom od njih uopće i ne postoje spolni kromosomi, nego spol uvjetuju odgovarajući geni smješteni na autosomima. Također je moguće da i vanjski čimbenici, kao što su temperatura, fotoperiod, slanost i gustoća, te hormonska obrada, utječu na određivanje spola. Ribe su inače uglavnom gonohoristi, no ima i primjera hermafroditizma, kao npr. kod komarče (*Sparus auratus*), koja je protandrični hermafrodit (Grubišić, 1982).

### Kromosomske aberacije

Poznato je da se u prirodi stalno događaju trajne promjene genetskog materijala, odnosno spontane mutacije, no one su razmjerno malobrojne, pa ih u radu na genetici riba uglavnom zanemarujemo. Nasuprot njima, čovjek svojim aktivnostima stvara velik broj induciranih mutacija, bilo na pojedinim genima, kromosomima bilo na cjelokupnome nasljednom materijalu. To može biti svjesno, radi određenih pokusa ili povećanja proizvodnih rezultata, ali i posredno, putem različitih zagađivanja, koja djeluju mutageno. Zbog toga su vrlo brojna ispitivanja utjecaja mnogih kemikalija na stanice riba. Ta se istraživanja u prvome redu odnose na somatske stanice (Al – Sabti, 1991), a promjene se događaju i u generativnima, te tako prenose na potomstvo (tabl. 9).

Iz tablice se uočava da neke kemikalije djeluju na poliploidiju, odnosno umnožavanje svih kromosoma, a može nastati i aneuploidija, tj. povećanje ili smanjenje broja samo nekih kromosoma. Aneuploidija, kao i haploidija u riba je ili smrtonosna ili štetna, pa ne postoji njihova komercijalna upotreba. Međutim, od

zapažene su važnosti za određena fundamentalna istraživanja (Naevdal, 1983b). Nasuprot njima, mnogo su značajnije poliploidija, te umjetna ginogeneza i androgeneza (Thorgaard, 1986).

Tablica 9. Utjecaj izlaganja kalifornijskih pastrva nekim kemikalijama na stvaranje kromosomskih aberacija (KA) – lomovi, inverzije, translokacije, te na poliploidiju (iz Al–Sabti, 1991)

Onečišćavač	Količina onečišćavača	Tip stanica	Genotoksični efekti
detergent	1, 5 mg. l <sup>-1</sup>	bubreg, škrge	KA
fenol	0, 6 mg. l <sup>-1</sup>	bubreg, škrge	KA
sirova nafta	0, 6 mg. l <sup>-1</sup>	bubreg, škrge	KA
neguvon	1 mg. l <sup>-1</sup>	bubreg, škrge	KA
polietilen glikol	1 ml	peraje	triploidi
kolhicin	10 µg. ml <sup>-1</sup>	škrge	poliploidi

Induciranu ginogenezu možemo čak nazvati i hitom u genetici riba osamdesetih. Ova pojava postoji i u prirodi, a osobito je poznata kod babuške (Vuković i Ivanović, 1971). Na velikim prostorima u Europi, pa tako i u Hrvatskoj, postoje populacije koje se sastoje gotovo isključivo od ženki ovih riba. Za vrijeme mrijesta njihovu ikru osjemenjuju mužjaci srodnih ribljih vrsta (npr. šarana), no ti spermatozoidi samo induciraju ikru na dijeljenje i početak embrionalnog razvoja, dok se genetski materijal u njima ne spaja s onim u jezgri jajeta, nego propada. To znači da nova generacija babuški nastaje isključivo iz genetskog materijala majki. Ovakav se početak embriogeneze može izazvati i potpuno umjetno, od uboda jajeta iglom do termičkih, tlačnih i kemijskih šokova, te radijacije i slabe električne struje (Chourrout, 1982; Hollebecqet et. al., 1986; Goryczko et al., 1991). Na taj se način znatno ubrzava inbriding. Iako se u takvom slučaju može očekivati samo nastanak neotpornih haploida, usavršenim tehnikama (sprečavanja prvog cijepanja stanice) postiže se dobivanje diploidnih jedinaka, kao što se događa i babuški u prirodi. Ovakvo je potomstvo u potpunosti žensko, a ako se žele mužjaci, daju se muški hormoni, pa na kraju nastaje cijela populacija genetskih ženki, ali fizioloških mužjaka (Jensen et al., 1983).

Suprotnim postupkom, uništenjem genetskog materijala u jajetu, a ne u spermi, postiže se androgeneza, tj. nastanak potomstva samo iz genoma mužjaka. Tako je kod kalifornijskih pastrva uobičajena metoda da se gama – zračenjem jajeta sa 60 °C neposredno prije oplodnje uništavaju kromosomi ženke. Diploidija se zatim obnavlja sprečavanjem prvog cijepanja stanice hidrostatskim tlakom (Parsons i Thorgaard, 1985; Scheerer et al., 1986).

Slično se postiže i stvaranje poliploida, prije svega, triploida i tetraploida (Chourrout, 1984; Myers et al., 1986; Richter et al., 1986; Arai i Wilkins, 1987). Međutim, opće je poznato da za razliku od biljaka, gdje poliploidija do određene razine znači i povećanje prinosa, to u životinja uglavnom nije slučaj. Ovo u principu vrijedi i za ribe. Triploidija ipak ima posebnu važnost u proizvodnji sterilnog po-

tomstva tamo gdje je to važno (npr. kod tilapija). Glavne su mogućnosti tetraploidije u jednostavnoj proizvodnji triploida, križanjem s diploidima.

Transfer gena također je citogenetsko istraživanje u razvoju (Fletcher, G. L., i Davies, P. L., 1991). Tako se npr. kalifornijskim pastrvama mikroinjektiranjem u oplodena jaja uspješno unosi humani hormon rasta (Chourrout et al., 1986). Nije isključena ni upotreba kloniranja, tj. unošenja jezgre s kromosomima neke somatske stanice u jaje kojemu je uništen vlastiti genetski materijal.

## Summary

### FISH GENETICS

The survey of the main directions of fish genetic research is presented in this paper. The chapters cover the fields of quantitative genetics, qualitative genetics and cytogenetics. Within each of these fields, different system of fish trait inheritance is being exemplified.

Fish genetics, which is one of the main domains in aquaculture research and whose full development awaits its proper moment in Croatia to be, is especially stressed. The components of qualitative genetics are exemplified – dominant and additive gene action, epistasis, linkage and pleiotropy. Special consideration is given to the importance of using additive variance by means of selection and dominance variance by means of hybridization in aquaculture. The mistakes which can occur if the environmental variance and the variance of genetic – environmental interaction are not quite taken into account, are also explained.

Particular chapter is assigned to enormous development of cytogenetics. Fish karyotypes, sex determination and numerous chromosomal aberrations are discussed. Specially important to aquaculture – the gynogenesis, polyploidy and other types of genetic engineering, are particularly explained.

### LITERATURA

- Al-Sabti K. (1984):* Ginogeneza u riba. Ribarstvo Jugoslavije, 39, 5 – 6.
- Al-Sabti K. (1991):* Handbook of genotoxic effects and fish chromosomes. J. Stefan, Ljubljana.
- Arai K., Wilkins N. P. (1987):* Triploidization of Brown Trout (*Salmo trutta*) by Heat Shocks. Aquaculture, 64, 97 – 103.
- Avault J. W., Shell E. W. (1968):* Preliminary Studies with the Hybrid *Tilapia nilotica* x *Tilapia mossambica*. Proceedings of the World Symposium On Warm – Water Pond Fish Culture, Rome.
- Bakos J. (1976):* Crossbreeding Hungarian races of common carp to develop more productive hybrids. FAO Technical Conference on Aquaculture, Kyoto.



- Bondari K. (1984):* Comparative performance of albino and normally pigmented channel catfish in tanks, cages and ponds. *Aquaculture*, 34, 293 – 301.
- Borojević S., Borojević K. (1971):* Genetika. Kulturni centar, Novi Sad.
- Bridges W. R., von Limbach B. (1972):* Inheritance of albinism in rainbow trout. I. *Hered.*, 63, 152 – 153.
- Chen S. C. (1928):* Transparency and mottling, a case of Mendelian inheritance in the goldfish *Carassius auratus*. *Genetics*, 13, 434 – 452.
- Chevassus B. (1983):* Hybridization in Fish. *Aquaculture*, 33, 245 – 262.
- Chourrout D. (1982):* Gynogenesis Caused by Ultraviolet Irradiation of Salmonid Sperm. *Journal of Experimental Zoology*, 223, 175 – 181.
- Chourrout D. (1984):* Pressure-induced retention of second polar body and suppression of first cleavage in rainbow trout: Production of all-triploids, all-tetraploids and heterozygous and homozygous diploid gynogenetics. *Aquaculture*, 36, 111 – 126.
- Chourrout D., Guyomard R., Houdebine L. – M. (1986):* High efficiency gene transfer in rainbow trout (*Salmo gairdneri* Rich.) by micronjection into egg cytoplasm. *Aquaculture*, 51, 143 – 150.
- Doležal M. (1980):* Razlika u brzini rasta i postotku preživljavanja za ljuskavog i maloljuskavog šarana (*Cyprinus carpio* L.) uzgajanog u ribnjačarskim uslovima. Fakultet poljoprivrednih znanosti, Zagreb – magistarski rad.
- Dunham R. A., Smitherman R. O. (1982):* Improving Body Weight of Channel Catfish by Mass Selection. *Highlights of Agricultural Research*, 29, 4.
- Dunham R. A., Smitherman R. O. (1983):* Response to selection and realized heritability for body weight in three strains of channel catfish, *Ictalurus punctatus*, grown in earthen ponds. *Aquaculture*, 33, 89 – 96.
- Dunham R. A., Smitherman R. O., Brooks M. J., Benchaken M., Chappel J. A. (1982):* Paternal Predominance in Reciprocal Channel – Blue Hybrid Catfish. *Aquaculture*, 29, 389 – 396.
- Dunham R. A., Smitherman R. O., Horn J. L., Bice T. O. (1983):* Reproductive Performances of Crossbred and Pure – Strain Channel Catfish Brood Stocks. *Transactions of the American Fisheries Society*, 112, 436 – 440.
- Fletcher G. L., Davies P. L. (1991):* Transgenic fish for Aquaculture. *Genetic Engineering*, 13, 331 – 370.
- Gall G. A. E. (1974):* Influence of size of eggs and age of female on hatchability and growth in rainbow trout. *Calif. Fish Game*, 60, 26 – 35.
- Gjerde B., Gunnes K., Gjedrem T. (1983):* Effect of inbreeding on survival and growth in rainbow trout. *Aquaculture*, 34, 327 – 332.
- Gordon M. (1956):* An intricate genetic system that controls nine pigment cell patterns in the platyfish. *Zoologica*, 41, 153 – 162.
- Goryczko K., Dobosz S., Mäkinen T., Tomasik L. (1991):* UV-irradiation of rainbow trout sperm as a practical method for induced gynogenesis. *J. Appl. Ichthyol.*, 7, 136 – 146.

- Green B. W., Smitherman R. O. (1984):* Relative growth, survival and harvestability of bighead carp, silver carp and their reciprocal hybrids. *Aquaculture*, 37, 87 – 95.
- Greenfield J. E., Lira E. R., Jensen J. W. (1974):* Economic Evaluation of Tilapia Hybrid Culture in Northeast Brazil. *FAO/CARPAS Symposium on Aquaculture in Latin America*, Montevideo.
- Grubišić F. (1988):* Ribe, rakovi i školjke Jadrana. *Naprijed*, Zagreb.
- Habeković D. (1983):* Literaturni podaci o genetici, selekciji i hibridizaciji šarana. *Ribarstvo Jugoslavije*, 38, 124 – 127.
- Habeković D., Turk M. (1981):* Neki podaci selekcije šarana u SRH. *Ribar. Jugosl.* 36, 99 – 101.
- Hallerman E. M., Dunham R. A., Smitherman R. O. (1986):* Selection or Drift – Isozyme Allele Frequency Changes among Channel Catfish Selected for Rapid Growth. *Transactions of the American Fisheries Society*, 115, 60 – 68.
- Harless J., Nairn R. S., Svensson R., Kallman K. D., Morizot D. C. (1991):* Mapping of Two Thyroid Hormone Receptor – Related (erbA – like) DNA Sequences to Linkage Groups U4 and XIII of Xiphophorus Fishes (Poeciliidae). *Journal of Heredity*, 82, 256 – 259.
- Hollebecq M. G., Chourroud D., Wohlfarth G., Billard R. (1986):* Diploid gynogenesis induced by heat shocks after activation with UV – irradiated sperm in common carp. *Aquaculture*, 54, 69 – 76.
- Hörstgen – Schwark G., Fricke H., Langholz H. – I. (1986):* The Effect of Strain Crossing on the Production Performance in Rainbow Trout. *Aquaculture*, 57, 141 – 152.
- Jensen G. L., Shelton W. L., Yang S. – L., Wilken L. O. (1983):* Sex Reversal of Gynogenetic Grass Carp by Implantation of Methyltestosterone. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 112, 79 – 85.
- Kirpichnikov V. S. – ed. (1970):* Selective Breeding of Carp and Intensification of Fish Breeding in Ponds. *Israel Program for Scientific Translations*, Jerusalem.
- Kirpichnikov V. S. (1981):* Genetic Bases of Fish Selection. *Springer – Verlag*, New York.
- Kirpichnikov V. S., Factorovich K. A., Ilyasov Yu. I., Shart L. A. (1976):* Selection of common carp (*Cyprinus carpio*) for resistance to dropsy. *FAO Technical Conference on Aquaculture*, Kyoto.
- Lovshin L. L. (1982):* Tilapia Hybridization. *Iz: Pullin R. S. V. & Lowe – McConnell R. H. (eds.): The biology and culture of tilapias*, 279 – 308, *ICLARM Conference Proceedings 7*, Manila.
- Lovshin L. L., Da Silva A. B. (1975):* Culture of monosex and hybrid tilapias. *FAO/CIFA Symposium on Aquaculture in Africa*, Accra.
- Lovshin L. L., Da Silva A. B., Fernandes J. A. (1974):* The intensive culture of the all – male hybrid of *Tilapia hornorum* (male) x *T. nilotica* (female) in northeast Brazil. *FAO/CARPAS Symposium on Aquaculture in Latin America*, Montevideo.

- McIntyre J. D., Blanc J. – M. (1973):* A genetic analysis of hatching time in steelhead trout (*Salmo gairdneri*). I. Fish. Res. Board Can., 30, 137 – 139.
- Moav R., Wohlfarth G. W. (1968):* Genetic improvement of yield in carp. Proceedings of the World Symposium on Warm – water Pond Fish Culture. FAO Fish. Rep. No. 44, 12 – 29.
- Moav R., Wohlfarth G. W. (1974):* Magnification through competition of genetic differences in yield capacity of carp. Heredity, 33, 181 – 202.
- Moav R., Wohlfarth G. W. (1976):* Two – way selection for growth rate in the common carp (*Cyprinus carpio* L.). Genetics, 82, 83 – 101.
- Morizot D. C. (1990):* Use of Fish Gene Maps to Predict Ancestral Vertebrate Genome Organization. Iz: Isozymes: Structure, Function and Use in Biology and Medicine, 207 – 234, Wiley – Liss Inc., New York.
- Morizot D. C., Slaugenhaupt S. A., Kallman K. D., Chakravarti A. (1991):* Genetic Linkage Map of Fishes of the Genus *Xiphophorus* (Teleostei: Poeciliidae). Genetics, 127, 399 – 410.
- Mrakovčić M., Haley L. E. (1979):* Inbreeding depression in the zebra fish *Brachydanio rerio* (Hamilton Buchanan). I. Fish. Biol., 15, 323 – 327.
- Myers I. M., Hershberger W. K., Iwamoto R. N. (1986):* The Induction of Tetraploidy in Salmonids. Journal of the World Aquaculture Society, 17, 1 – 7.
- Naevdal G. (1983a):* Genetic factors in connection with age at maturation. Aquaculture, 33, 97 – 106.
- Naevdal G. (1983b):* Application of chromosome engineering in aquaculture. ICES Working Group on Genetics, Lowestoft.
- Olforf W., Kronert U., Balarin I., Haller R., Hörstgen – Schwark G., Langholz H. – J. (1989):* Prospects of Selecting for Late Maturity in *Tilapia* (*Oreochromis niloticus*). II Strain Comparisons under Laboratory and Field Conditions. Aquaculture, 77, 123 – 133.
- Parsons I. E., Thorgaard G. H. (1985):* Production of androgenetic diploid rainbow trout Journal of Heredity, 76, 177 – 181.
- Richter C. I. I., Henken A. M., Eding E. H., van Doesum I. H., de Boer P. (1986):* Induction of triploidy by cold – shocking eggs and performance of triploids in the African catfish *Clarias gariepinus* (Burchell 1822). EIFAC/FAO Symposium on Selection, Hybridization and Genetic Engineering in Aquaculture of Fish and Shellfish for Consumption and Stocking, Bordeaux.
- Rye M., Lillevik K. M., Gjerde B. (1990):* Survival in early life of Atlantic salmon and rainbow trout: estimates of heritabilities and genetic correlations. Aquaculture, 89, 209 – 216.
- Scheerer P. D., Thorgaard G. H., Allendorf F. W., Knudsen K. L. (1986):* Androgenetic Rainbow Trout Produced from Inbred and Outbred Sperm Sources Show Similar Survival. Aquaculture, 57, 289 – 298.
- Siraj S. S., Smitherman R. O., Castillo – Gallusser S., Dunham R. A. (1983):* Reproductive traits for three year classes of *Tilapia nilotica* and maternal effects on their progeny. International Symposium on *Tilapia* in Aquaculture, Tel Aviv.

- Smitherman R. O., Dunham R. A., Tave D. (1983):* Review of Catfish Breeding Research 1969 – 1981 at Auburn University. *Aquaculture*, 33, 197 – 205.
- Springate J. R. C., Bromage N. R. (1985):* Effects of egg size on early growth and survival in rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson). *Aquaculture*, 47, 163 – 172.
- Tave D. (1984):* Genetics of dorsal fin ray number in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Copeia*, 140 – 144.
- Tave D. (1986):* Genetics for Fish Hatchery Managers. AVI, Westport.
- Tave D. (1988):* Genetics of scale pattern in common carp. *Aquaculture Magazine*, 59 – 61.
- Turk M., Habeković D. (1981):* Hibridizacija bijelog i sivog tolstolobika. *Ribar. Jugosl.* 36, 97 – 99.
- Thorgaard G. H. (1986):* Ploidy Manipulation and Performance. *Aquaculture*, 57, 57 – 64.
- Vielkind J. R., Kallman K. D., Morizot D. C. (1989):* Genetics of Melanomas in Xiphophorus Fishes. *Journal of Aquatic Animal Health*, 1, 69 – 77.
- Vuković T., Ivanović B. (1971):* Slatkovodne ribe Jugoslavije. Zemaljski muzej BiH, Sarajevo.
- Winge Ø, Ditlevsen E. (1947):* Colour inheritance and sex determination in *Lebistes*. *Heredity*, 1, 65 – 83.
- Wohlfarth G. W. (1977):* Shoot carp. *Bamidgeh* 29, 35 – 36.
- Wohlfarth G. W., Hulata G. (1983):* Applied Genetics of Tilapias. *ICLARM Studies and Reviews* 6, Manila.
- Wohlfarth G. W., Moav R. (1970):* The effects of variation in spawning time on subsequent relative growth rate and viability in carp. *Bamidgeh*, 22, 42 – 47.
- Wohlfarth G. W., Moav R. (1972):* The regression of weight gain on initial weight in carp. I. Methods and results. *Aquaculture*, 1, 7 – 28.
- Wohlfarth G. W., Moav R., Hulata G. (1983):* A genotype–environment interaction for growth rate in the common carp, growing in intensively manured ponds. *Aquaculture* 33, 187 – 195.
- Yamamoto S., Sanjyo I., Sato R., Kohara M., Tahara H. (1991):* Estimation of the Heritability for Resistance to Infectious Hematopoietic Necrosis in Rainbow Trout. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 57, 1519 – 1522.
- Yant D. R., Smitherman R. O., Green O. L. (1975):* Production of Hybrid (Blue x Channel) Catfish and Channel Catfish in Ponds. Proceedings of the 29th Annual Conference of the Southeastern Association of Game and Fish Commissioners, 82 – 86.

*Primljeno 22. 5. 1992.*