

Почему так трудно получить Большие (великолепные) высокие-плавники

Рой Левин

Введение Симпсона, высоко-плавникового меченосца в аквариум людям, увлечённым хобби, аквариума стало вехой в развитии необычных мечехвостов и меченосцев и тем что отпраздновалось в статье Бобби Эхермана "40 Лет Привет высокоплавниковых меченосцев" (Живородящие #191). Рыбы, которые показывают давно плавательные спинные плавники могут быть эффектными, и не удивительно, что есть огромный интерес в развитии великолепных высокоплавниковых мечехвостов и меченосцев, которыми мы можем наслаждаться.

Любой, кто разводит высоко-плавниковую рыбу, знает, что развитие великолепных высоко-плавниковых не легкая задача. Высоко-плавниковая рыба часто имеет короткий или относительно узкий спинные плавники (рисунок 1). Межвидовые гибриды (такие как *X. helleri* и *X. variatus*), были использованы для улучшения качества высоко-плавника, обеспечивая "модификаторы" (см. ниже) особенностей высоко-плавника. Эти гибриды часто стерильны или требуют много этапов обратного скрещивания для "закрепления" желаемого не высоко-плавниковых связанных особенностей, такие как большой размер связанный с половозрелыми меченосцами. Более часто чем нет, этот тип обширного обратного скрещивания разбавляет желанный связанный высоко-плавниковые ген, делая этот процесс, чрезвычайно время затратным и тщетным.



Figure 1

Рисунок 1

Почему настолько трудно получить большие высокие плавники? Простой ответ, потому что высоко-плавниковое проявление это не простая особенность управляемая выражением одного или даже двух генов. Это мульти гены или генные разновидности,

которые управляют формой и размером спинного плавника. Существенные варианты изменения в проявлении высоких плавников часто наблюдается среди родных братьев/сестер (Рисунки 2 и 3) предполагается, что эти генетические определяющие факторы в значительной степени унаследованы независимо. Только, когда надлежащая комбинация этих генов унаследована, будет спинной плавник достигать "оптимального" размера и формы. Добавьте к этой запутанности включение генов, связанных с другими желанными не высокоплавниковыми связанными характеристиками, такими как плодовитость и большой размер, и это не удивительно, что очень трудно получить породу превосходных высокоплавниковых.



Figure 2

Рисунок 2



Figure 3

Рисунок 3

Структура спинного плавника и развитие

Плавники большинства тропических рыб по существу вытянутая кожа. Они состоят из эпидермы и многократно разветвленных костистых лучей, которые объединены в форму свободной соединительной ткани. Кровеносные сосуды, пигментные клетки и нервы также присутствуют. Развитие спинного плавника происходит в отдаленном от основания конце каждого луча. Эксперименты по восстановлению (регенерации) плавников указывают, что отдаленный от основания конец каждого луча содержит специализированную соединительную ткань, производящую клетки фибропласт-подобные, способные быстро увеличиваться и видоизменяться, чтобы сформировать новые сегменты луча, которые расширяют длину плавника. У диких рыб развитие спинного плавника является равномерным: размер спинного плавника относительно размера тела и других плавников поддерживается в течении всей жизни рыбы. Напротив, рост спинного плавника в определенных мутациях zebrafish (полосатый данио) и в разновидностях *Xiphophorus*, несущих высокоплавниковый ген, является аллометрическим (изменчивым): размер спинного плавника относительно размера тела не поддерживается во время жизни рыбы. Спинной плавник мечехвоста или меченосца, выраженный высокоплавниковым геном, продолжает развиваться и его длина больше жестко не связана с размером тела.

Структура спинного плавника меченосца низкоплавникового показана на рисунке 4. Этот самец имеет 14 отдельных лучей. Последние два луча спинного плавника, как правило, располагаются ближе друг к другу, чем другие лучи. Основное ветвление явно начинается четвертом луче. Второе ветвление происходит в более последующей области плавника. Под высоким увеличением, наблюдается, что ветвление может быть асимметричным: только один из двух разветвленных лучей может продолжить ветвиться.

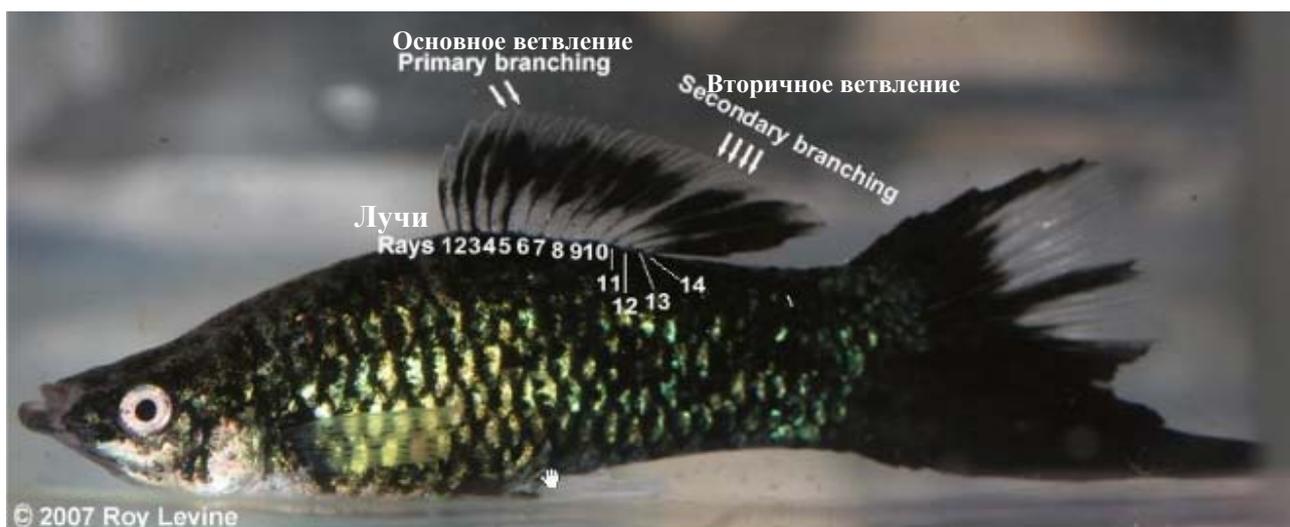


Figure 4

Рисунок 4

Количество лучей в спинном плавнике изменяется в различных видах дикого *Xiphophorus*. Число лучей в таблице ниже было взято из конструктивной статьи Розена 1960 года (пожалуйста, см. Подтверждения). Изменения в количестве лучей часто находится в отдельных подвидах.

Виды	Количество лучей спинного плавника
<i>X. variatus</i>	12
<i>X. maculatus</i>	9-10
<i>X. helleri</i>	12-14
<i>X. montezuma</i>	12-13

Для сравнения, спинной плавник sailfin mollies (парусно-плавниковой молли) может иметь больше чем 17 лучей. Спинные плавники молли являются несомненно захватывающим зрелищем, но редко достигают длину или степень ветвистости наблюдаемой у хорошего мечехвоста или меченосца высоко-плавников. (см. ниже).

Ген высокого плавника

Основываясь на племенном анализе (родословные фенотипы спинного плавника и записи потомств), одиночный доминантный ген ответственен за высокий плавник в *Xiphophorus* видах. Генетические факторы, ответственные за высокий плавник и низкий плавник особенности, обычно представляют, как H и h, соответственно в большинстве статей и книг людей увлечённых. Учитывая, что ген высокого плавника - одиночный ген, я буду использовать Hfn для обозначения гена в этой статье для соответствия стандартным генными рекомендованным спискам. Рыбы, демонстрирующие высоко-плавниковый фенотип, несут одну копию Hfn и генетически Hfn/hfn или гетерозегодны по гену. Племенной анализ также указывает, что зародыши несущие две копии гена высокого плавника (Hfn/Hfn) гибнут до рождения. В генетических условиях Hfn/Hfn - эмбрионально летально. Однако, это, возможно, не всегда имеет место. Несколько лет назад, я приобрел высоко-плавниковую самку меченосца из зоомагазина, потомство которой было 100 % высоко-плавниковым. Если тот самый ген Hfn был связан (вовлечен), то предполагается, что меченосец был Hfn/Hfn.

Ничего не известно о гене *Hfn*, ни как производство белка функционирует. Учитывая, что это выражение прямо или косвенно стимулирует быстрое увеличение и изменчивость клеток в отдалённой от центра области луча спинного плавника, вероятно, действует или как фактор роста, рецептор фактора роста, или некоторый похожий способ активизировать стимуляцию нервных путей. Возможно и другие находят, что фактор роста фибробласта (FGF) и этот рецептор особенно выражен в отдалённых от центра клетках восстановления плавников полосатого данио. Мог ли быть ген *Hfn* мутировавшим геном FGF, который непрерывно выражается на внешней области луча спинного плавника в отсутствие повреждения плавника? Если *Hfn* кодирует фактор роста, он мог бы также объяснить, почему *Hfh/Hfn* летален для зародышей. Проявление гена фактора роста обычно жестко регулируется в эмбрионе для гарантии, что ткани растут и развиваются правильно в отношениях друг к другу. Эмбрион мог бы быть в состоянии позволять низкий уровень неправильно выраженного фактора роста, но двойная доза (*Hfn/Hfh*), вероятно, разрушит нормальное эмбриональное развитие и убьёт развивающийся зародыш. Также интересно, что ген *Hfn* выражен в развивающемся эмбрионе, но после рождения это выражение проявляется ограничено спинным плавником.

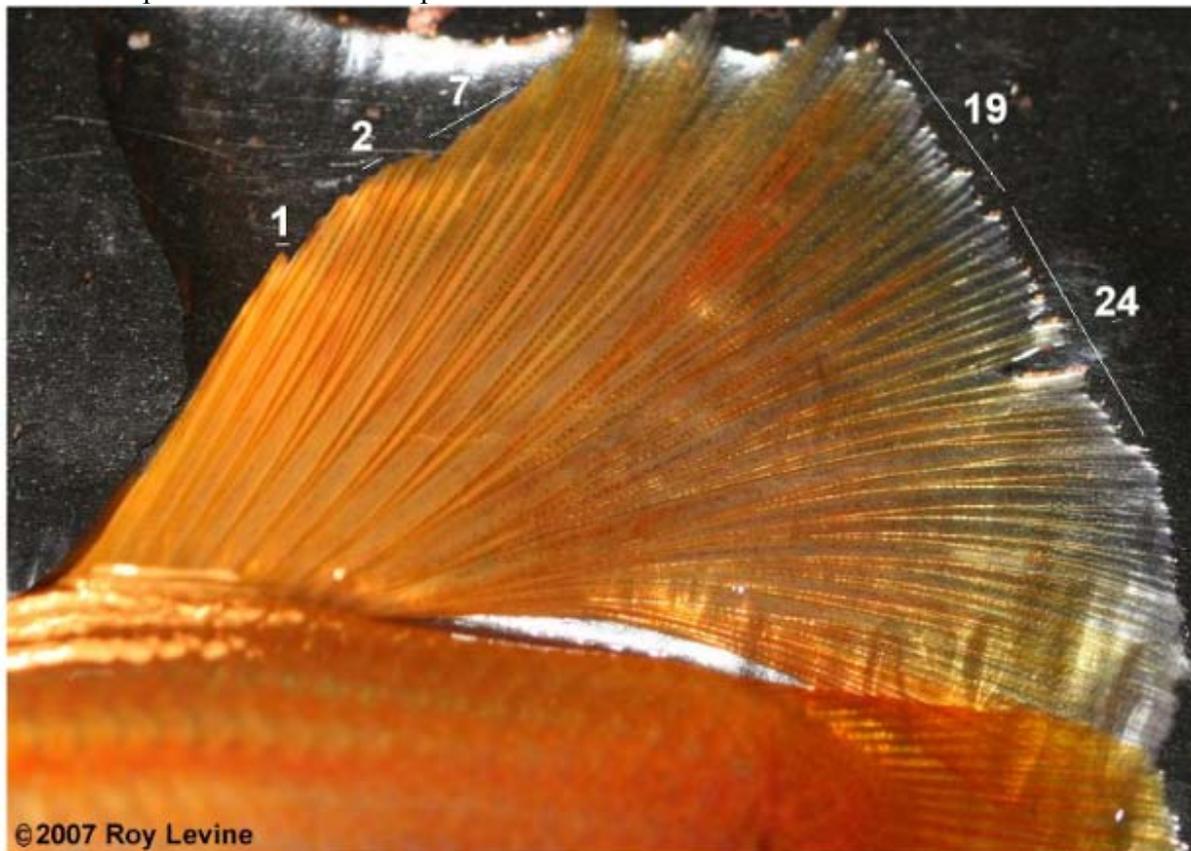
Проявление высокого плавника: Сколько Генов это делает?

Выражение гена *Hfn* ответственно за увеличенное развитие спинного плавника. Любой, кто видел высоко-плавниковых мечехвостов или меченосцев, знает, что, в отличие от "роз", есть огромная изменчивость в проявлении высокого плавника. Эта изменчивость была приписана различным "модификаторам", которые изменяют размер или форму высокого плавника. Когда рассматривается генные модификаторы, важно отличить ген высокого плавника (*Hfn*) от особенности высокого-плавника. Особенность высокого-плавника, которую я определил как проявление или особенности спинного плавника рыбы, выражающей ген *Hfn* (например, количество лучей, степень ветвистости, и т.д.), это комплексная особенность и зависит от проявления мультигенов в дополнение к гену *Hfn*. В строго генетическом смысле модификатор обращается к гену, который влияет на проявление другого гена. Поскольку действие модификатора на характерный ген, в определенный период обычно не использован когда обращается к комплексной особенности такой как высокий плавник. Гены, которые влияют на форму спинного плавника или размер, будут конечно определяющими особенности высокого плавника, но они не могут быть модификаторами гена *Hfn*.

Какие гены могут влиять проявление высокого плавника? Конечно, гены, которые влияют на число лучей в спинном плавнике важны. Высокий плавник, содержащий 14 лучей, будет более широким в основании высокого плавника, чем который содержит 9 лучей. Это, конечно, предполагает, что расстояния между лучами одинаковы. *X. maculatus* (пятнистый, запачканный) имеет только 9 или 10 лучей и поэтому, должны иметь высокий плавник меньше. Если Вы видели красивых высоко-плавниковых пятнистых меченосцев Даррелла Меффорда, вы знали бы, что число луча - только одна переменная и, ясно, это не самое важное.

Ветвистость спинного плавника благодетствует увеличенной форме плавника. Как обозначено выше, степень ветвления лучей увеличивает в окраинных областях плавника. Это очевидно в высоком плавнике, показанном на рисунке 5. Лучи в передней части плавника содержат 1,2, и 7 ответвлений, тогда как расположенные более задней части содержат 19 и 24 ответвлений. Заметьте, что в результате ветвления, общая ширина высокого плавника в 3.5 раза больше чем ширина спинного плавника в месте выхода из тела. Превосходные высокие

плавники могут произойти в *X. maculatus*, содержащих только 9 лучей, потому что эти лучи подходяще в значительной степени ветвятся. Степень ветвистости может быть довольно поразительной. Высокий плавник на рисунке 6 имеет больше чем 50 ответвлений исходящих от одного луча. В добавок к содержанию большего количества полных ответвлений, задние лучи также проявляют ветвление раньше.



© 2007 Roy Levine

Figure 5

Рисунок 5



Figure 6

Рисунок 6

Вопреки этому значению в производстве чрезвычайно широких высоких плавников, обширный ветвление не достаточно, чтобы произвести широкие ниспадающие высокие плавники, которых все мы жаждем. Гены, которые отвечают за длину высокого плавника, играют важное значение в этом процессе. Более длинные высокие плавники явно более желанны, чем более короткие. Длина высокого плавника может также влиять на ширину спинного плавника, потому что число ответвлений обычно увеличивается, так как луч растет. Длина высокого плавника значительно короче у большинства высоко-плавниковых самок, предполагается, что связанные с полом факторы, такие как гормональное выражение, может также регулировать длину высокого плавника.

В заключении, особенность высокого плавника – комплексная особенность. Выделение мульти генов, включая ген *Hfp*, и как минимум, гены, которые регулируют число лучей, длину лучей, и степень ветвистости, определяют проявление спинного плавника.

Не отчаивайтесь, что получилось плохо

Вариации столь же важны для генетика, как ставка на инвестора в недвижимости. Наследственная изменчивость, как определенная индивидуальными различиями в фенотипе, может использоваться в первом приближении числом генов, или числом вариаций единственного гена (аллели), который управляет особенностью. По крайней мере, это может использоваться, чтобы определить, сколько переменных нужно рассмотреть, изучая комплексную особенность.

На последнем ALA съезде, у меня было удовольствие встретить Марка Брюэра и наблюдать его превосходных, черных высоко-плавниковых меченосцев. Я только смог приобрести низко-плавниковых от Марка, но я получил высоко-плавниковых потомков используя хорошего вилочного высоко-плавникового самца. Моя надежда состояла в том, что низко-плавниковая самка Марка содержала гены, которые в комбинации с геном Hfn моего самца произведут великолепные высокие плавники. Результаты были слегка неутешительными, но очень информативны. Эти рыбы не полностью выращены, но как показано по представительным изображениям (рисунки 7-11), высокие плавники проявлены значительно разнообразными в потомстве. Число лучей изменяется от 12 до 14. У рыбы #1 (Рис. 7) очень короткий высокий плавник и минимальное ветвление. Задние лучи рыб #2 (Рис. 8) и #3 (Рис. 9) длиннее и умеренно ветвятся. Передние лучи рыбы #2 кажутся усеченными. Высокие плавники обеих рыб #3 и #4 (Рис. 10) имеют 14 лучей, и имеют одну длину в передней части плавника, но видимость каждого высокого плавника существенно отличается. Задние лучи рыбы #3 длиннее и более сильно ветвятся, в результате высокий плавник простирается до конца хвостового плавника. Рыба #5 (Рис. 11) имеет лучший высокий плавник в этом месте. Этот последний высокий плавник развивается и еще не вырастил меч. Высокий плавник имеет 14 лучей, они сравнительно длинные для этой стадии его развития (самца) и сильно ветвятся. Наиболее особенно, второй луч самый длинный луч всего спинного плавника. Эта особенность обычно проявляется у многих лучших высоких плавников. Слишком рано, чтобы сказать, эта деталь высокого плавника в конечном итоге разовьет длину и ширину лучших высоких плавников Марка, но эта рыба вероятно выражает многие гены, которые необходимы получить такую рыбу.



Figure 7- Fish #1-12 rays

Рисунок 7 – Рыба №1, 12 лучей



Рисунок 8 – Рыба №2



Figure 9- Fish #3-14 rays

Рисунок 9 – Рыба №3, 14 лучей



Figure 10- Fish #4-14 rays

Рисунок 10 – Рыба №4, 14 лучей



Figure 11- Fish #5-14 rays

Рисунок 11 – Рыба №5, 14 лучей

Во втором кресте я скрестил дикую зеленую helleri самку, также приобретенную на съезде последнего года, с маленьким "меченосцеподобной" мечехвостой разновидностью гибридного высоко-плавникового самца. Высоко-плавникчатое проявление в потомстве (рисунки 12-14) было также разнообразным, но меньше чем в кресте, описанном выше.

Высоко-плавниковые самцы имели 12 или 13 лучей и умеренно большое ветвление у задних лучей спинных плавников. Наибольшая изменчивость была в полной длине высокого плавника и поразительно, в длине передних лучей. Рыбы #6 (Рис. 12) и #7 (Рис. 13) являются главными представительными высоко-плавникового потомства, в котором у многих передние лучи не выросли до настоящего момента. Этот фенотип сходен с наблюдаемым у рыбы #2 описанный выше. Я наблюдал этот фенотип в несколько других высоко-плавниковых породах. Рыба #8 (Рис. 14) имеет очень хороший высокий плавник, но остается лишенной в удлинении лучей 2-5.



Figure 12- Fish #6-12 rays

Рисунок 12 – Рыба №6, 12 лучей



Figure 13- Fish #7-12 rays

Рисунок 13 – Рыба №7, 13 лучей



Figure 14- Fish #8-12 rays

Рисунок 14 – Рыба №6, 12 лучей

Что эти кресты говорят нам? Во первых и прежде всего, результаты вновь подтверждают, что мы уже знаем: есть много изменчивости в высоко-плавниковом проявлении. Они представляют свидетельства, что гены, которые контролируют число лучей, длину лучей, и степень ветвистости унаследованы и определяют проявление спинного плавника. Добавлен к этой запутанности тот факт, что длина, по крайней мере, некоторых лучей отрегулирована независимо от других лучей. Это регулирование может влиять на рост лучей в определенных областях спинного плавника. Несколько высоких плавников, показанных здесь, имеют усеченные передние лучи, но я также наблюдал высокие плавники с более вогнутой формой, в которой средние лучи являются усеченными.

Прошлое и Будущее

Есть мнение, что высоко-плавниковые меченосцы сегодня не соизмеримы с теми, доступными 30 или 40 лет назад. Даррелл Меффорд и Гленн Тэкешита имеют выраженные их взгляды об этом предмете (Почта от Читателей, Живородящие #192). Имеющиеся гены, которые способствовали развитию больших высоко-плавниковых меченосцев прошлого были потеряны, и поэтому недоступны? Я не верю этому. Следуя Марк Брюэр, Джин Андерсон и другим, имеющих развитых больших, красивых высоко-плавниковых меченосцев, предполагают, что необходимые гены все еще присутствуют. Гены, которые определяют большое ветвление, теперь доступны в высоко-плавниковых пятнистых и пестрых меченосцах, и они могут быть переданы меченосцам. Скрещивание гибридов, используя другие дикие разновидности *Xiphophorus* должно продолжаться использоваться для установления новых высоко-плавниковых генов - увеличивающие гены. Кресты используя *X. nezahualcoyotl* и *X. birchmanni* были предложены другими. Я особенно интересуюсь введением гена *Hfh* в *X. signum*, потому что вторые и третьи спинные лучи особенно длинные.

В своей переписке Гленн Такесита утверждает, что настоящая проблема есть развивание рода меченосцев, которые последовательно производят высокий процент больших высоких плавников. Я полностью соглашаюсь с его оценкой. Учитывая большое количество независимо выделяющихся генов, которые определяют высоко-плавниковую особенность, трудно развить породу с оптимальной комбинацией генов. Оптимизированная программа разведения вообще вовлекает скрещивание великолепных высоко-плавниковых самцов с самками-сестрами или с самками потомками. Для составной особенности такой как высокий плавник, это селекционное размножение должно быть повторено во многих поколений для "зафиксирования" правильной комбинации генов. Конечно, процесс может быть очень неэффективным, время затратным и провальным, особенно когда ваши лучшие высоко-плавниковые самцы или бесплодны или не проявляют интереса к самкам, или когда самка с хорошим высоким плавником не в состоянии стать беременной.

Установлению эффективной программы развить породы больших высоких плавников также мешает наша неспособность определять производителей, которые лучшим образом покажут лучшие гены. Это легко выбрать самца с лучшим высоким плавником для спаривания, но что, если вы вынуждены использовать низко-плавникового самца или самку? Это способ рассказать, низко-плавниковую рыбу лучше ли использовать как производителя для проверки спинного плавника? Даже выбирая высоко-плавниковую самку можно получить проблему, потому что качество самки высоко-плавниковой не всегда отражает качество самца высоко-плавникового в потомстве. Я воздерживаюсь от использования вилочных высоко-плавниковых самцов как производителей, потому что увеличенный спинной плавник, полученный комбинацией вилочного и высоко-плавникового генами, не может, сам по себе, использоваться достоверно для предсказания появления высокого

плавника у не вилочной рыбы. Я начал обращать более близкое внимание на число лучей и степень ветвистости спинного плавника, когда я выбираю производителей.

Высокие-плавники будущего могут быть столь хорошими или лучше чем такие же из прошлого. Необходимые гены присутствуют, или, по крайней мере, доступны. Новые усиливающие гены высокого плавника могут быть определены от межвидовых крестов. Развитие пород великолепных высоких плавников нелегко, но я оптимистичен, что это возможно. Как Даррелл Меффорд предполагает, это будет тяжелой работой. Я добавил бы значительную величину терпения и упорство к его списку.

Другая желанная особенность

Я не могу закончить эту статью, не упоминая особенность, не связанную с развитием высокого плавника, которая очень влияет к моему удовольствию у этих красивых рыб. Я обращаю внимание к нормальному поведению, связанному со спариванием и мужским доминированием. Развитие пород великолепных высоких плавников, конечно, очень удовлетворяет, но для меня, самый приятный момент - процесс наблюдения за спаривающимся высоко-плавниковым самцом, расширяющим его красивый высокий плавник на его полную ширину и длину, показывая превосходство. Я называю это поведение, "развертывающимся веером" по очевидным причинам. "Развертывание веером" обычно вовлекает двух самцов для соперничества в господстве, но другие самцы иногда тоже участвуют в демонстрации. Это естественное поведение, и я надеюсь, никогда не будет утрачено. Вы можете посмотреть "видеоролик" этого поведения на сайте <http://xhifin.org/>.

И наконец, у нас действительно нет очень хорошего отчета с необычными плавниками мечехвостов с и меченосцев, которые производятся сейчас и "великолепных" мечехвостов и меченосцев прошлого. Если у Вас есть иллюстрации с необычными плавниками мечехвоста или меченосца, то вы можете стать частью этого отчета, пожалуйста, пришлите картинки по электронной почте с кратким описанием мне через xhifin.org веб-сайт.

Ссылки

Источники

Poss et. al. (2000) Roles for Fgf signaling during zebrafish fin regeneration, Dev. Bio. 242:347-358. (Влияние на FGF передачу сигналов (фактор развития фибропласта) в течении восстановления плавника у полосатого данио)

Rosen, D.E. (1960) Middle-American Poeciliid Fishes of the Genus Xiphophorus, Bulletin Florida State Museum, 5:55-242.

(Центрально-американские Poeciliid рыбы генов Xiphophorus)

Подтверждения

Очень особые благодарности Джеймсу К. Лэнгэммеру за затраченное время, чтобы помочь с "дикими разновидностями" увлеченному человеку/ученому ценить прошлое и направление меня к статье Розена.