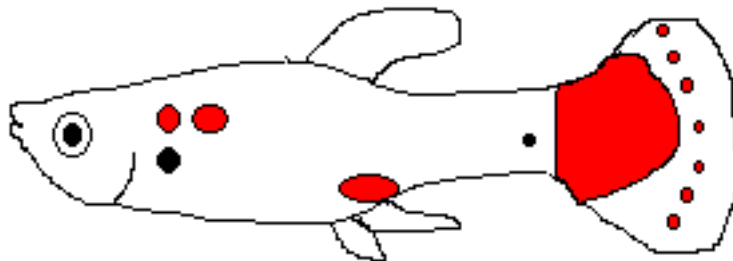


Guppygenetik
från A(bnormis) till Z(ebrinus)

Av

Jörgen Frörup



Översättning av Jörgen Frörups artikelserie i Lebistes 1972:2 - 1974: 4 : Olle Boberg

Bearbetning: Kerstin Larsson

Redigering: Börje Eriksson

Översikt:		2
Inledning		3
Något om cellernas uppbyggnad		3
Något om celldelning		4
Något om generna i allmänhet		4
Olika gener är olika ”starka”		5
Bokstavssymboler och scheman beskriver genernas nedärvning		5
Genernas inverkan		6
Mendels Lagar		7
Avvikelser?		11
Grundfärger		13
Vissa färger beror ibland på frånvaro av andra pigment		14
Vissa färger beror inte på pigment		15
Färg och kön hör ofta ihop		16
Genkombinationer kan ge klichéverkan		18
Könskromosomernas gener bestämmer oftast färgmönstret		18
Crossing over, c/o		22
Avslutning		23
Kortfattad Ordlista		24
Strikt Y-bundna gener :		27
Tavla XII :	Armatus, YAr	27
Tavla XiV :	Aureus, YAu	28
Tavla IV :	Ferrugineus, YFe (ursprungligen Yf)	29
Tavl III :	Irideszens, YIr (ursprungligen Yi)	30
Tavla II :	Maculatus, YMa (ursprungligen Ym)	31
Tavla I :	Oculatus, YOc (ursprungligen Yoc)	32
Tavla VIII :	Sanguineus, YSa	33
8. Pauper (saknas info!)		
9. Variabilis (saknas info!)		
Gener belägna på den icke könsbestämmande delen av Y = kan korsa över till X.		34
Tavla V :	Coccineus, XCo / YCo.	34
Tavla X :	Elongatus, XEl / YEl (ursprungligen Xe/Ye)	35
Tavla XXXVIII :	Flavus, XFla / YFla	36
Tavla VII :	Minutus, XMi / YMi.	37
Tavla XIX :	Tigrinus, XTi / YTi.	38
Tavla VI :	Vitellinus, XVi / YVi	39
Strikt X-bundna gener :		40
Tavla XXIV :	Nigrocaudatus, XNi	40
Tavla XXXV :	Nigrocaudatus-II, XNiII	40
Autosomal:		41
Tavla XXIX :	Abnormis, abn	41
Tavla XXVI :	Spine Curved, sc	41
Tavla XII :	Zebrinus, Ze	42
Sammanfattning :		43
Käll-översikt :		50
Gener, alfabetisk :		51
Litteraturhänvisningar :		52

Guppy-genetik från A (abnormnis) till Z (zebrinus)

av Jörgen Frörup. (Översättning: Olle Boberg. Bearbetning: Kerstin Larsson. Redigering: Börje Eriksson.)

Inledning

Kanske har en och annan guppyodlare tidigare känt behov av att syssla med genetik, bl a för att ordna en genväg till en alldeles bestämd guppytyp men har givit upp det hela igen, därför att han/hon måst tugga sig igenom läroböcker, som nog handlar om **genetik** men bara i mycket ringa grad om guppy. De flesta har kanske menat att genetik bara är för de få insatta och därför på förhand avstått från att syssla med dessa saker.

Vi menar att vi har något att säga till dessa guppyodlare i kommande artiklar, där vi kommer att gå igenom de mera elementära förhållandena, som råder inom genetiken, speciellt med avseende på guppy. Det är inte nödvändigt att lära sig om ärtblommor och bananflugor - vi tänker använda guppyn till att illustrera de lagar, som gäller för nedärvning.

Något om cellernas uppbyggnad

Som alla levande varelser består en guppy av levande celler, var och en i storleksordningen 50-100 μ . De innehåller bl.a. cellslem (**cytoplasma**), som vi inte kommer att intressera oss närmare för samt en **kärna** och det är den sistnämnda, som vi nu skall betrakta.

I kärnan befinner sig ett antal trådformade och oerhört tunna kroppar, de s k **kromosomerna** (bli inte rädd för det främmande ordet - det används bara för att undvika mindre entydiga och mycket längre och mer komplicerade ord). Hos guppy finns det inte mindre än 46 stycken, parvis lika, och därför brukar man tala om 23 kromosompar.

Fig 1& 2

Fig 1: Levande cell, 1 000 x förstoring

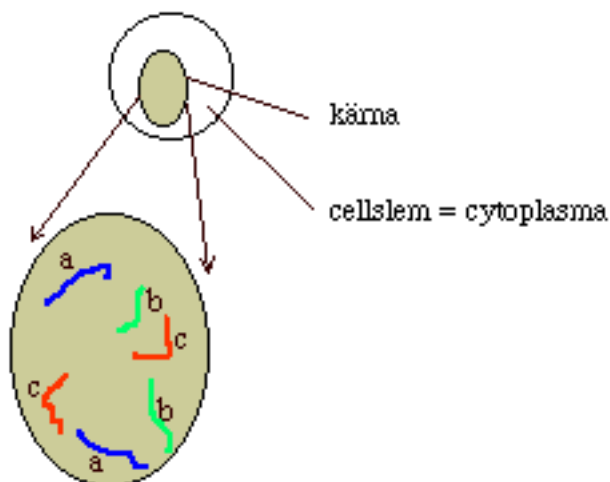


Fig 2: Kärnan från fig 1, 10 000 x förstoring. a, b, c = de parvis sammanhörande kromosomerna

På rad längs hela kromosomen finner vi **generna**, liggande som pärlor på ett snöre. Det är precis de

gener vi skall ha fatt i för att förklara de genetiska förhållandena. Det är nämligen generna som överförs från generation till generation med de s.k. **gameterna** eller könscellerna - men mer om dessa senare.

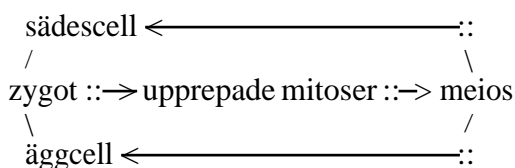
Något om celledelning

För guppyn - såväl som för andra levande väsen - så startar tillblivelsen med en äggcell, som blir befruktad av en sädescell. Den därvid uppkomna **zygoten** delar sig i två, dessa i sin tur delar sig i fyra, dessa i åtta osv, till vi har en färdig individ bestående av många miljoner celler, vilkas kromosminnehåll (och därmed också geninnehåll) är identiskt. Men ingen av dessa celler kan bli till nya guppies. För det ändamålet måste vi använda speciella celler - könscellerna.

Det speciella med dessa könsceller eller gameter är, att de bara innehåller halva antalet kromosomer - alltså 23 enkla kromosomer - nämligen en från vart av de ursprungliga 23 paren. Vid sammansmältningen av två sådana s.k. **haploida celler** (ägg- och sädescell) får vi åter celler, som har 46 kromosomer dvs 23 kromosompar (s.k. **diploida celler**). Den uppkomna cellen kallas zygot och har alltså mottagit 23 kromosomer från modern och 23 från fadern, och detta är i korthet, vad som händer, när anlag till olika egenskaper nedärvs från föräldrar till avkomma. Zygoten innehåller en genuppsättning, som i allmänhet skiljer sig från föräldrarnas men innehållet i genuppsättningen kommer från föräldrarna.

Vi ser alltså, att kromosomantalet bevaras vid den vanliga celledelningen, kallad **mitos**, medan däremot den särskilda celledelningen, då gameterna bildas, medför att kromosomantalet halveras. Denna senare celledelning kallas också reduktionsdelning eller **meios**.

Vi vet därför att zygoter (och för den sakens skull alla andra kroppsceller) innehåller kromosomerna parvis och därför också generna parvis, medan gameterna, som bara har en kromosom från varje par, också bara har en gen för varje speciellt anlag eller egenskap. Varje form av nedärvning består därför av en kedja processer, som ständigt upprepas genom generationerna:



Något om generna i allmänhet

”Jamen,” utbrister vår tålmodige/a läsare/läsa­rinna, ”alla guppies är ju inte lika!”

Nej, sannerligen, men så har vi också gjort ett förbehåll tidigare i texten. Vi skrev, att de två kromosomer, som utgör ett par, var identiska. Varje kromosom består av ett stort antal gener, men den gen som bestämmer en viss egenskap (tex ögonfärg), sitter alltid på en viss plats på en viss bestämd kromosom, genens **locus** = ställe, (uttalas lokus, plural loci, uttal losi). I varje locus kan befinna sig en av flera alternativa genvarianter, s k **alleler** (t.ex. antingen allelen för svarta ögon eller allelen för röda

ögon). I en del loci finns bara två alternativa alleler, i andra en hel allelserie med upp till ett halvdussin olika alleler.

Kromosomerna från de olika paren fördelas slumpmässigt mellan de genom meiosen uppkomna gameterna, antingen den ena eller den andra av parets kromosomer, men aldrig bägge. Då kromosomerna slumpmässigt fördelas på gameterna, kan 223 olika gametkombinationer uppkomma. När sedan ägg och spermier även kombineras helt slumpmässigt, blir antalet möjliga kombinationer $246 = 7 \times 1013$. (Bearb.:s anm: Författaren gör här ett resonemang så felaktigt att man kan gråta, då han inte tar hänsyn till en mängd faktorer som ökar variationen ytterligare.)

Möjligheten att producera två (för att inte tala om tre, vilket krävs för utställningsbruk) lika guppies tycks därför vara lika med noll. Det är naturligtvis här, som genetiken skall vara oss till hjälp. Med kunskap om genetikens lagar, kan vi välja vårt avelsmaterial på ett sådant sätt att vi till slut en vacker dag står där med en rad guppies, som är lika, inte bara vad gäller utseendet, utan också i hög grad vad angår den ärftlighetsmässiga förmågan.

Olika gener är olika ”starka”

Dessvärre kan man inte alltid genom att betrakta en guppy sluta sig till vilka gener den har i sina kromosomer. Vissa gener kan komma till **expression** = uttryck (synas) endast om de förekommer i dubbel upplaga, s k **recessiva** (vikande) gener. Andra manifesterar sig även i enkel dos, s.k. **dominanta** gener. **Genotypen** är summan av alla gener (dominanta såväl som recessiva, vare sig de uttrycks eller förekommer som s k dolda anlag.) **Fenotypen** däremot är summan av de gener, som uttrycks, syns. Fenotypen beror både av genotypen och miljöns inflytande. (Så kan t.ex. brist på föda, låg temperatur osv kan ge dvärgväxt hos en genetiskt storväxt guppy.)

Vanligen förekommer i ett locus endera av två alleler, varav den ena är dominant och den andra recessiv. Ett locus kan även vara säte för en hel serie olika alleler, och de gäller hos guppyn särskilt för loci belägna på könskromosomerna (Winge fann tex att ”maculatus”-serien innehöll 8 alleler). Självfallet kan en individ bara innehålla två av dessa samtidigt, nämligen en i vardera kromosomen i det aktuella kromosomparet. Är de två allelerna lika, betecknas individen som **homozygot** (homo = lika) för allelen ifråga, är allelerna olika, kallas den **heterozygot** (hetero = olika).

En gen kan förändras så att en helt ny egenskap uppkommer, en s k **mutation**. Dessa kan vara dominant men brukar oftast vara recessiva. Dominanta mutationer blir synliga både hos den muterade individen och dess avkomma, medan en recessiv mutation kan överföras i det fördolda genom många generationer, för att först ge sig tillkänna, när den av en slump råkar hamna i dubbel upplaga hos en ny individ.

Det övervägande flertalet mutationer är skadliga (medför t.ex. nedsatt livsduglighet), men någon enstaka gång dyker en värdefull egenskap upp och en sådan kan naturligtvis ha stor betydelse för förädlingsarbetet.

Hur man med bokstavssymboler och scheman brukar beskriva genernas nedärvning

För att kunna följa en gens vandring från generation till generation, brukar man ställa upp ett

ärftlighetsschema. I ett sådant betecknar man föräldrarna med P, **parentalgenerationen**, medan avkommorna, **filiälgenerationerna**, betecknas F1, F2 osv. Dominanta alleler brukar betecknas med stora (versaler) bokstäver, recessiva med små (gemener). (Tex a = albino, A = normalgenen; b = blond, B = normalgenen.)

En kroppscell kan således ha genuppsättningen AA, aa eller Aa. AA och aa är homozygoter med avseende på a-locus, medan Aa är heterozygot. AA och Aa är fenotypiskt helt lika, gråa; medan aa är albino.

För vissa gener (speciellt de, som är belägna på **könskromosomerna**) brukar man använda flerbokstavskombinationer av typen Ar, Co, Vir, NiII o.s.v. men mer härom senare.

Gameterna uppstår vid den särskilda celldelning, som kallas reduktionsdelning eller meios, varvid kromosomantalet halveras, när de inom varje par samhörande kromosomerna åtskiljs. Två a-alleler, vare sig de är AA, Aa eller aa, kan aldrig förekomma i samma gamet.

Föräldragenotyp:	AA	Producerar bara en sorts gameter:	med A
Föräldragenotyp:	Aa	Producerar två sorters gameter:	med A resp a
Föräldragenotyp:	aa	Producerar bara en sorts gameter:	med a

Med två olika loci ser det ut enligt följande:

Föräldragenotyp:	AABB	Producerar bara en sorts gameter:	AB
Föräldragenotyp:	AaBb	Producerar fyra sorters gameter:	AB, Ab, aB, ab
Föräldragenotyp:	aabb	Producerar bara en sorts gameter:	ab

Vi ser således att homozygoter alltid bara producerar en sorts gameter, medan heterozygoter ger flera olika (fler varianter ju fler olika loci, som är inblandade).

Genernas inverkan

Vad kommer då att ske om vi korsar helt slumpmässigt valda individer med varandra? Det naturligaste i det här fallet må väl vara att undersöka, om föräldrarna skiljer sig från varandra i ett eller flera genpar. Om de bägge är av typen "AA" är det inte svårt att förutsäga i det att båda bara bildar gameter av typ "A", och att deras avkomma blir alla av typen "AA". Lika trivialt är korsningen "AABB". Också här kan det bara bildas en slags gameter, nämligen "AB" och avkomman blir uteslutande av typen "AABB". Vi ser således, att de tillfällen, som kan vara av närmare intresse för en mer ingående analys, bara är sådana, då föräldrarna är olika i avseende på minst ett genpar.

Tar vi som utgångspunkt schemat (se tidigare avsnitt) över grundfärgerna, ser vi att "grå"-guppy och "blond"-guppy har en rad gener gemensamt, men bara ett genpar olika:

AA-BB-GG-RR	= "grå"-guppy.
AA-bb-GG-RR	= "blond"-guppy.

Vi kan därför bortse från generna "A", "G" och "R" och bara sysselsätta oss med genparet B/b. Korsar vi grå och blond (könsfördelningen är likgiltig, då det är autosomala gener vi behandlar), får vi således:

Schema Ia

P	BB (grå)	x	bb (blond)
Gameter:	”B”		”b”
F1	Alla Bb (Alla ser grå ut.)		

Skall vi beskriva F1-individerna är de alla fenotypiskt lika (nämligen grå), men alla är även genotypiskt lika (heterozygota med avseende på generna för grå och blond).

Mendels Lagar

Den företagna korsningen illustrerar, vad vi kallar **Mendels Första Lag**, som förutsätter villkoret att föräldrarna är homozygota eller av rena linjer, så som man ser uppfyllas i ovanstående fall.

Vi använder följande formulering:

Mendels Första Lag: I första filialgeneration (F1) kommer alla individer att med avseende på genotyp och fenotyp vara lika, eftersom avkomman endast visar den eller de dominanta gener, som finns hos båda föräldrarna.

Det är belysande, att resultatet kommer att vara det samma, om vi ersätter B/b med A/a eller G/g osv. Gäller lagen också om vi betraktar flera genpar?

För att undersöka detta, korsar vi nu en ”blond”- med en ”gold”-guppy. Vi bortser från de gemensamma genparen ”A” och ”R” och får då:

Schema IIIa

P	bb-GG (blond)	x	BB-gg (gold)
Gameter	”bG”		”Bg”
F1	Alla BbGg (Alla ser grå ut)		

Vi ser, att alla individer i F1 är genotypiskt lika (nämligen dubbelt heterozygota) och vidare att de är fenotypiskt lika (de är alla grå), samt att de visar de bägge dominanta gener, som båda fanns hos de två föräldratyperna (”B” och ”G”).

Det är nu lätt att förstå, att resultatet blir detsamma om vi behandlar tre, fyra eller flera gener (ett utmärkt exempel skulle vara vit x gold - pröva!). Lagen är alltså allmängiltig, om vi hela tiden behåller kravet att föräldrarna ska vara homozygota.

Men låt oss nu återvända till vårt ursprungliga experiment då vi korsade grå och blond. Vi såg att egenskapen blond försvann totalt i F1 generationen - väl att märka endast i fenotypen - för i genuppsättningen återfinns vi ju den recessiva genen ”b”. Låt oss korsa två av dess avkomma med varandra - alltså bror x syster:

Schema Ib

F1	Bb	x	Bb
Gameter	”B” & ”b”		”B” & ”b”

Dessa fyra gameter kan kombineras fritt (dock naturligtvis på sådant sätt att äggcell kombineras med

sädescell). Det ger oss vi fyra möjligheter:

F2 BB (grå) 2 st Bb (grå) bb (blond)

Det framkommer alltså tydligt en uppsplätning i F2, med avseende på fenotyp i förhållandet : 3/1

3 st grå : 1 st blond

och med avseende på genotyp i förhållandet : 1/2/1

1 st homozygot/grå : 2 st heterozygota/grå : 1 st homozygot/blond.

Denna fenotypiska uppdelning i förhållandet 3:1 i F2-generationen är helt typisk för en **monofaktoriell korsning** (en en-genspaltning), där vi har en dominant och en närvarande recessiv faktor (det existerar förstås gener, som icke utvisar dominans, men då dessa inte iakttagits hos guppyn, förbigår vi dem i tystnad).

Härmed har vi kommit till **Mendels Andra Lag**, den kan precis formuleras som följer:

Mendels Andra Lag: Om två individer från F1-generationen korsas med varandra, kommer de därvid uppkomna F2 att uppvisa individer, som (geno- och) fenotypiskt utspaltas i ganska bestämda talförhållanden.

Det kan vara fördelaktigt att göra en så kallad analyskorsning, där en F1-individ korsas tillbaka till den recessiva av föräldrarna i stället för att bli korsad med sina syskon.

I vårt fall alltså:

P/F1 : bb (blond) x Bb (grå)
gameter "b" "B" & "b"

Denna korsning ger avkomma Bb (grå) och bb (blond) i förhållandet 1:1 (50% av varje) medan en normal korsning mellan F1-individer bara hade givit 25% blond.

Vi ser alltså att analyskorsning ger dubbelt så många blondguppies på samma tid, som en bror x syster korsning skulle ha givit.

Vi lämnade tidigare vår korsning mellan blond och goldguppy i F1-generationen. Hur skulle manne en bror-syster-korsning förlöpa i det fallet? Det är ju två genpar inblandade (vi bortser naturligtvis hela tiden från de gemensamma genparen "A/a" och "R/r"). Ja, då Mendels lag gäller universellt, går det bra att testa för att se vad vi alla redan lärt.

Vi kan med kraft av dessa lagar förutsäga, att det i F2-generationen kommer att ske en uppsplätning av olika typer, men vi vet dock ännu inte vilka. Men låt oss ställa upp det välkända schemat:

Schema IIIb

F1 Bb-Gg x Bb-Gg
Gameter "BG" "Bg" "BG" "Bg"
 "bG" "bg" "bG" "bg"

Här bildar alltså F1-avkomman var för sig fyra olika gameter, i det att "B" ju kan kombineras med

antingen "G" eller "g" och och "b" antingen med "G" eller "g". Det ger inte mindre än 16 olika kombinationsmöjligheter i F2-generationen:

Schema IIIc

F2	gameter från hanen			
gameter från honan				
"BG"	"BG"	"Bg"	"bG"	"bg"
"BG"	BB-GG	BB-Gg	Bb-GG	Bb-Gg
"Bg"	BB-Gg	BB-gg	Bb-Gg	Bb-gg
"bG"	Bb-GG	Bb-Gg	bb-GG	bb-Gg
"bg"	Bb-Gg	Bb-gg	bb-Gg	bb-gg

Försök nu att se hur många olika fenotyper det uppstår och i vilka talförhållanden de förekommer.

Låt oss betrakta schemat IIIc och redogöra för geno- och fenotyper, i det att vi numrerar de 16 olika kombinationsmöjligheterna:

1	2	3	4
5	6	7	8
9	10	11	12
13	14	15	16

Vi drar först diagonalen genom 1-6-11-16. Här finner vi 4 olika genotyper, som representerar de **dubbelt homozygota** individerna (de rena linjerna med hänsyn till båda de undersökta genparen). Bland dem känner vi igen far- och morföräldrar (i detta fallet P-generationen: "blond" x "gold"), antingen som nr 1/16 eller som nr 6/11.

Längs den andra diagonalen, 13-10-7-4, finner vi nu att de motsvarande **dubbelt heterozygota** individerna representerar en gemensam genotyp (nämligen den, som vi känner från F1-generationen).

Kvar har vi alltså numren: 2/5, 3/9, 8/14 och vidare 12/15, som parvis representerar var sin genotyp. Tillsammans utgör dessa individer de typer, som är rena linjer med hänsyn till den ena av egenskaperna, men som är bastarder i den andra egenskapen (alltså de **enkelt homo/heterozygota**). Sammanfattande har vi nu följande:

Typ I	(BBGG):	nr 1
Typ II	(BBgg):	nr 6
Typ III	(bbGG):	nr 11
Typ IV	(bbgg):	nr 16
Typ V	(BbGg):	nr 4/7/10/13
Typ VI	(BBGg):	nr 2/5
Typ VII	(BbGG):	nr 3/9
Typ VIII	(Bbgg):	nr 8/14
Typ IX	(bbGg):	nr 12/15

Den genotypiska uppsplattningen sker alltså efter talförhållandet

1: 1: 1: 1: 4: 2: 2: 2: 2.

Fenotypiskt är saken nog så enkel, då vi ju inte kan skilja homozygoterna från heterozygoterna.

Det är fortsatt fri kombination, och vi får därför fyra möjligheter:

Typ I	innehåller både "B" och "G"	9 st
Typ II	innehåller "B" men inte "G"	3 st
Typ III	innehåller "G" men inte "B"	3 st
Typ IV	innehåller varken "B" eller "G"	1 st

Eller skrivet på samma sätt som förut:

Typ I	(B+G):	nr 1/2/4/5/7/9/10/13	grå
Typ II	(B+g):	nr 6/8/14	gold
Typ III	(b+G):	nr 11/12/15	blond
Typ IV	(b+g):	nr 16	grädd

Vi får alltså en fenotypisk uppsplätning efter talförhållandet 9:3:3:1. Betraktar vi genparen "B/b" och "G/g" var för sig (se 16-schemat) ser vi, att av de 16 individerna har 12 fått "B" och 4 "b", alltså talförhållandet 3:1. De två genparen har alltså nedärvts oberoende av varandra, i det de var för sig nedärvts efter Mendels 1 och 2 lag. Detta är formulerat i **Mendels Tredje Lag**, som säger:

Mendels Tredje Lag: Olika egenskaper nedärves oberoende av varandra, förutsatt att det inte föreligger **koppling**.

Om koppling - förhållandet, att de betraktade generna är belägna på samma kromosom - se senare!

En Mendels lag nr 4, som skulle uttrycka något om uppsplätningen i F2-generationen, när flera gener är inblandade, är onödig, när detta redan står i Mendels lag nr 2.

Efter att nu ha analyserat och förklarat de två ärftlighetsschemorna, kunde det, för att få den rätta överblicken, i hög grad vara välbehövligt att sätta in dem i ett mera tillämpat sammanhang. I och med att "A" betecknar en godtycklig dominant gen, får vi:

Den Autosomala Monofaktoriella Uppspätningen.

P	A - A	x	a - a	
gameter	"A"		"a"	
F1	A-a	x	A-a	100%
gameter	"A" & "a"		"A" & "a"	
F2	A A	A - a	A - a	a - a
				25%

Generellt får vi (när A/a betecknar ett godtyckligt genpar) 3, som ser ut som A och 1, som ser ut som a. Om a betecknar albinogenen och A den dominerande genen hos grå guppy, får vi 3 grå : 1 albino.

Den Autosomala Monofaktoriella Analyskorsningen(återkorsning på en av föräldrarna).

P	A - A	x	a - a	
Gameter:	"A"		"a"	
F1		A - a		100%
P/F1	a-a	x	A-a	
Gameter:	"a"		"A" & "a"	
F2	A - a		a - a	50% av varje

”A/a” kan åter igen stå för ett generellt genpar. Analyskorsningen ger alltså i F2 en del, som ser ut som F1 och en del, som ser ut som den recessiva P-generationen. Väljer vi åter att låta generna stå för grå och albino, så får vi således 1 grå : 1 albino.

Motsvarande låter vi nu ”A/a” och ”B/b” beteckna två godtyckliga genpar. Vi har i det avseendet:

Den Autosomala Bifaktoriella Uppspaltningen.

P:	AA-bb	x	aa-BB		
gameter	”Ab”		”aB”		
F1	Aa-Bb	x	Aa-Bb		100%
gameter:	”AB” ”Ab”		”aB” ”ab”		
	”aB” ”ab”		”AB” ”Ab”		
F2	AA-BB	AA-Bb	Aa-BB	Aa-Bb	
	AA-Bb	AA-bb	Aa-Bb	Aa-bb	(6,25% av varje)
	Aa-Bb	Aa-Bb	aa-Bb	aa-Bb	(6,25% av varje)
	Aa-Bb	Aa-bb	aa-Bb	aa-bb	

Om ”A/a” och ”B/b” betecknar godtyckliga genpar, kommer 9 individer att se A och B ut samt 3 kommer att se A och b ut, 3 kommer att se B ut och 1 kommer att se b ut.

Om vi nu låter ”a” beteckna ”albino”-faktorn och låter ”A” vara den allela dominant faktorn hos ”grå”-guppy, och ”b” får beteckna ”blond”-faktorn med ”B” som den allela dominant faktorn, som också finns hos ”grå”-guppy, kan ovanstående schema också illustrera korsningen ”blond” x ”albino” men det förväntade resultatet (9:3:3:1) kommer i detta fall att ändras - vi finner att av 16 individer i F2 kommer 9 att bli grå, 3 blir blond och 4 blir albino. Hur kommer då sig detta resultat?

Avvikelser?

Man kommer ofta att råka ut för resultat som till synes avviker från de Mendelska uppspltningsreglerna. Naturligtvis följer också denna uppspltning de normala ärftlighetslagarna, det är bara en eller flera faktorer som vi inte beaktat, men just de faktorerna kan ändra uppspltningsresultatet, väl att märka inom redan angivna ramar.

Förmodligen har ni redan insett att albinogruppen i F2 (se schema III) har utökats med 33%, på så sätt att en 3-grupp har ändrats till en 4-grupp. Normalt kommer nr 12, 15 och 11 (se schema III d) bilda den grupp, som innehåller generna ”a” och ”B”, nämligen för 12 och 15 ärftlighetsformeln aaBb och för nr 11 aaBB. Men nr 16 med ärftlighetsformeln aabb,- en ”albino-blond”-typ blir här fenotypisk identisk med de andra albinorna.

Precis det samma blir fallet, om vi i schema III överallt ersätter ”B/b” med ”G/g”, eftersom typen aagg, som skulle ha blivit ”albino-gold” fenotypiskt inte skiljer sig från aaGG eller aaGg. Pröva själv för övrigt att ställa upp schemat för albino korsad med gold, ärftlighetsformlerna finns i schemat över grundfärgerna.

”Albino”-genen gömmer alltså både blond och gold och det kunde där för vara intressant att se ett ärftlighetsschema, som behandlar alla dessa tre gener i en **trifaktoriell** spaltning - innan vi äntligen kommer att ge förklaringen på det ovanliga uppspltningsförhållandet. Vi följer principerna från vårt

vanliga ärftlighetschema - bara i utvidgad form - och ser, att såväl föräldrarna som F1 och F2 individerna i sina ärftlighetsformler innehåller tre par gener "A/a", "B/b" och "G/g" - bara "R/r" saknas bland de utnyttjade individerna. I grundfärgschemat finner vi, att "grädd"-guppy innehåller de två recessiva generna "a" och "g" och att albino har den recessiva genen "a". Om vi om vi använder de ovannämnda föräldaparen får vi:

Schema IV

P	("grädd") AA-bb-gg	x	aa-BB-GG ("albino")
Gameter	"Abg"		"aBG"
F1	("grå") Aa-Bb-Gg	x	Aa-Bb-Gg ("grå")
Gameter	"ABG" & "ABg" "AbG" & "Abg" "aBG" & "aBg" "abG" & "abg"		"ABG" & "ABg" "AbG" & "Abg" "aBG" & "aBg" "abG" & "abg"

Det är klart att dessa 2 x 8 könsceller kan kombineras fritt på precis 8 x 8 olika sätt, alltså ett ärftlighetschema for F2, kommer att innehålla 64 st olika grupper. I ett sådant schema (se nedan) kan vi resonera oss fram till antalet olika genotyper och vid den normala trifaktoriella spaltningen, blir det 8 olika fenotyper nämligen:

Typ I	Med alla dominant gener (Både "A", "B" och "G")	27 st
Typ II	Med två dominant gener (Både "A" och "B" men inte "G")	9 st
Typ III	Med två dominant gener (Både "A" och "G" men inte "B")	9 st
Typ IV	Med två dominant gener (Både "B" och "G" men inte "A")	9 st
Typ V	Med bara en dominant gen ("A" men inte "B" eller "G")	3 st
Typ VI	Med bara en dominant gen ("B" men inte "A" eller "G")	3 st
Typ VII	Med bara en dominant gen ("G" men inte "A" eller "B")	3 st
Typ VIII	Utan dominant gener (varken "A", "B" eller "G")	1 st

Den normala trifaktoriella uppspaltningen ger alltså i F2 förhållandet 27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1

F2	Gameter från hanen							
	"ABG"	"ABg"	"AbG"	"Abg"	"aBG"	"aBg"	"abG"	"abg"
G f h "ABG"	AABBGG	AABBGg	AABbGG	AABbGg	AaBBGG	AaBBGg	AaBbGG	AaBbGg
a r o "ABg"	AABBGg	AABBgg	AABbGg	AABbgg	AaBBGg	AaBBgg	AaBbGg	AaBbgg
m å n "AbG"	AABbGG	AABbGg	AAbbGG	AAbbGg	AabbGG	AaBbGg	AabbGG	AabbGg
e n a "Abg"	AABbGg	AABbgg	AAbbGg	AAbbgg	AabbGg	AaBbgg	aabbGg	Aabbgg
t n "aBG"	AaBBGG	AaBBGg	AaBbGG	AaBbGg	aaBBGG	aaBBGg	aaBbGG	aaBbGg
e "aBg"	AaBBGg	AaBBgg	AaBbGg	AaBbgg	aaBBGg	aaBBgg	aaBbGg	aaBbgg
r "abG"	AaBbGG	AaBbGg	AabbGG	AabbGg	aaBbGG	aaBbGg	aabbGG	aabbGg
"abg"	AaBbGg	AaBbgg	AabbGg	Aabbgg	aaBbGg	aaBbgg	aabbGg	aabbgg

Eftersom albinogenen alltid täcker över "b" och "g", får vi vid uppdelningen ett avvikande resultat, nämligen: 27 "grå"(typ I), 9 "gold" (typ II), 9 "blond" (typ III), 9 "albino" (typ IV), 3 "grädd" (typ V),. Typerna VI, VII och VIII, vilka skulle ha givit 3 "albino-gold", 3 "albino-blond" och 1 "albino-grädd", blir alla fenotypiskt albino. Det slutliga uppspaltningsresultatet blir därför :

$$27 \text{ "grå"} : 9 \text{ "gold"} : 9 \text{ "blond"} : 16 \text{ "albino"} : 3 \text{ "grädd"}$$

Pröva i övrigt att följa schemats diagonaler och jämför med schema IIIId.

Detta fenomen att en gen täcker över andra - här är det "a" över "b" och "g" - kallas **epistasi**, och "a" kallas en epistatisk gen ("epi" = på, alltså något åt det hållet "placerat ovanpå" eller "täcker över"). Men varför är "a" epistatisk?

Grundfärger

Grundfärgerna "grå", "blond", "gold", "grädd" och "albino" har alla att göra med de så kallade **melanocyterna**, det vill säga de celler, som innehåller ett svart färgämne eller pigment, kallat **melanin** (av "melano" = svart). Hos "grå" -guppy finns dessa pigmentkorn i överhudscellerna, särskilt talrika är de i fjällkanterna, varför de bland annat kan ses som ett mörkt nätmönster på fiskens utsida - härav fiskens latinska namn "reticulata" = nätmönstrad. Dessa pigmentkorn är i stånd att dra ihop sig eller utvidga sig, varför fisken kan se ljusare eller mörkare ut efter omständigheterna.

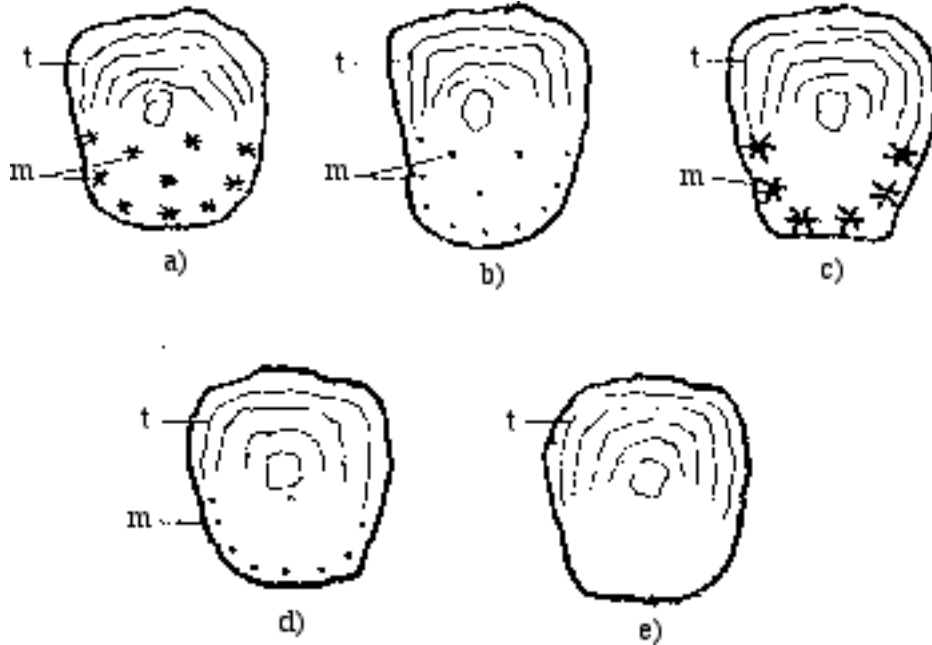
Hos "blond"-guppy är pigmentkornen närvarande i normalt antal, men då de alltid är starkt sammandragna kommer denna typ att ha en ganska ljusgul färg och vara till hälften genomskinliga samt utan nätteckning.

Hos "gold"-guppy är pigmentkornens antal starkt reducerat, men de enskilda pigmentkornen är mycket stora och ligger uteslutande i fjällkanterna, varför grundfärgen hos denna typ är ljusgul med mycket tydlig nätmönstring.

Till slut har "albino"-guppyn inget pigment alls i melanocyterna och blir därför helt vit (med röda ögon, då ju också dessa sakna pigment i regnbågshinnan, och blodet därför skiner igenom). Av den anledningen är det absolut likgiltigt, om de saknade pigmentkornen är stora eller små, få eller många, de kommer ändå inte att synas. Det är därför "albino" är epistatisk över "gold", "blond" och "grädd". För att illustrera vad vi lärde oss tidigare om placering, antal och utformning av

melanoforerna (de svarta pigmentkornen), visas nedan några schematiska teckningar som delvis är lånade från Winge & Ditlevsen, "Heredity" vol.1/nr1 1947.

Fjäll från 5 olika guppytyper.



a) grå b) blond c) gold d) grädd e) albino.

Förstoring ca 200 X

- t = tillväxtlinjer
- m = melanoforer
- * = normal melanofor
- ✱ = starkt uppsvälld melanofor
- = starkt sammantryckt melanofor

På liknande sätt kan "Maculatus"-genens olikartade manifestation hos de olika typerna förklaras. Som man kan se av tvl.II är det för denna gen bl a karakteristiskt med en svart fläck i ryggen, gällande för grå och gold, medan fläcken däremot försvinner hos blond, grädd och albino. Precis det resultatet har Goodrich redovisat i "Genetics" vol 2, nr 2, 1948.

Röda, blå, vita, albino och gula färger beror ibland på frånvaro av andra pigment

Och var kommer den blå och den vita guppyn in i bilden? Ja, vi har redan flera gånger refererat till genparet R/r, i det att vi har sett igenom fingrarna med dem, eftersom de var gemensamma för ovannämnda typer. Det är på det sättet att r, är en undertrycksgen (**inhibitorgen**) på liknande sätt som a. Där a undertrycker bildandet av svart pigment i melanoforerna, undertrycker r bildandet av rött pigment i de s k **erythroforerna** (av erythro = röd) och av gult pigment i de närvarande **xanthoforerna** (av xantho = gul). Den blå guppyn visar således bara den svarta teckningen i normal omfattning, och saknar all röd och gul teckning, medan däremot albinotypen saknar all svart teckning men kan visa alla former av röd och gul teckning, som beror på könsbundna gener (mer om detta senare).

Den vita guppyn har förutom genen r också genen b. Den blir där för vitare än albinoguppyn, då den på grund av r-genen saknar möjlighet att visa rött/gult, och på grund av b-genen inte kan bilda melanin

och därför inte kan visa svartteckning. Den skiljer sig från albinos genom att den har svarta ögon istället för röda. För att föregripa protester från läsarna skyndar vi oss att säga att orden ”inte bilda melanin” skall förstås så här: det är nämligen så att melanoforererna är ganska små och därför inte syns. (jämför: Fjäll från 5 olika guppytyper:b)

Vissa färger beror inte på pigment

Bland andra färgteckningar hos guppyn finner man ofta grönt och violett men dessa färger beror inte på särskilda pigmentceller. De orsakas av **guaninkristaller**, som är belägna i överhudscellerna. När dessa kristaller träffas av infallande ljus, reflekteras detta med ett vackert färgskimmer. Hos Wiener och ormskinnguppy har vi just en särskilt kraftig utveckling av guaninkristaller. Dessa egenskaper är könsbundna och kan därför förekomma hos grå, blond, gold o s v liksom egenskaperna halvsvart och trekvartssvart. Det är kanske därför praktiskt - men inte särskilt logiskt - att på utställningar dela in fisken i grundfärgsgrupper, där grå, blond, wiener, svart, albino, etc ingår i en förvirrande blandning. För oss, som vet bättre, nämligen den ärade läsaren samt författaren, bör grundfärger vara något, som refererar till autosomala egenskaper och endast dessa, medan däremot egenskaper, som orsakas av gener belägna på könskromosomerna borde betecknas som variationer av grå, blond, gold o s v.

Efter hand har man fått vetskap om en del andra gener, vilka likt grundfärgsgenerna ligger i autosomerna och därför kan utvecklas hos båda könen. Winge fann således redan 1927 genen ”Zebrinus”, som fenotypiskt ger sig till känna i ett antal lodräta streck av mörk färg på bakkroppen (genen ger sig bara tillkänna på hanarna, ett fenomen, som kallas **könsvisande** eller **könsbegränsad** nedärvning i motsats till könsbunden - men mera om detta senare)

Kirpichnikow berättar 1935 om 3 autosomala gener :

- ”Abnormis”, som visar sig genom starkt förkortad ryggrad i bakkroppen,
- ”Coecus”, som ger sig till känna genom bristfällig utveckling av synorganen och
- ”Curvatus”, som framkallar krum ryggrad, en sjukdom som kallas **lordos**.

Två andra autosomala gener, som likaledes framkallar lordos är :

- ”Hunchback” upptäckt av Harrison år 1941 och
- ”Spinecurved” upptäckt av Rosenthal & Rosenthal år 1950.

I skrivande stund (1972) vet man inte, om alla dessa gener är belägna i varsin autosom men då ingen - såvitt författaren känner till - har visat något inbördes säkert beroende av nedärvning, får hypotesen om deras oberoende anses som sannolikast.

Översikt av autosomala gener hos guppy.

Beteckning	Kod	Auktor	Ärftlighet	Verkan
abnormis	abn-abn	KIRPICHNIKOW -35	recessiv	ryggraden är förkortad
albino	a-a	HASKINS -48	recessiv	svart pigment är undertryckt
blond	b-b	GOODRICH -44	recessiv	små melanoforer
blå	r-r	DZWILLO -59	recessiv	rött & gult pigment är undertryckta
coecus	cs-cs	KIRPICHNIKOW -35	recessiv	ögonen är bristfälliga
cream	b-b/g-g	GOODRICH -44	recessiv	få små melanoforer
curvatus	CC el. Cc	KIRPICHNIKOW -35	dominant	ryggraden är krokig
gold	g-g	GOODRICH -44	recessiv	större melanoforer
grey	AA/BB/GG/RR		dominant	guppyns "normala" grundfärg
hunchback		HARRISON -41	recessiv	ryggraden är krokig
spine curved	sc-sc	ROSENTHAL -50	recessiv	ryggraden är krokig
white	b-b/r-r	DZWILLO -59	recessiv	rött, gult & svart pigment är undertryckta
zebrinus	ZeZe el. Zeze	WINGE -27	dominant	bakkroppen är svartstreckad

Färg och kön hör ofta ihop

I det föregående har vi uteslutande sysselsatt oss med gener som är belägna i de så kallade autosomerna (icke könsbestämmande kromosomer). Många av de gener, som man känner till hos guppyn, är emellertid placerade i X- och Y-kromosomerna, (**heterokromosomerna**, de kallas så för att de dels är olika hos hanen och honan, dels är av två olika slag hos hanen).

Om X- och Y-kromosomerna gäller det att de bara delvis är identiska. I de delar av kromosomerna där generna är alleler, gäller utan vidare de lagar, som vi tidigare gått igenom, bortsett från de tillfällen, då det föreligger överkorsning (se härom senare). Dessa delar av könskromosomerna kallas "pars neutralis" (Pars neutralis = (köns)neutrala delar). I både X och Y-kromosomerna finns gener, som inte har alleler i mot svarande kromosom. Dessa kommer att visa en speciell nedärvning. Fenomenet kallas **könsbunden nedärvning**.

Då honan alltid innehåller X-X i sina kroppsceller, kommer honan alltid att producera ett slags äggceller innehåller en X-kromosom. Honan kan således bara överföra X-kromosomer till så väl söner som döttrar (§1). Hanen är försedd med X - Y i sina kroppsceller och kan således producera två olika slags sädesceller, hälften med X och hälften med Y-kromosomer. Sädesceller med X, som befruktar äggceller, vilka alltid innehåller alltid X, ger således individer med X-X, alltså honor, medan däremot om sädesceller med Y befruktar äggcellerna (med X) uppkommer en avkomma med X-Y, således hanar. Hanen kan alltså överföra X-kromosomer till sina döttrar - och bara till dessa (§2) medan Y-kromosomerna alltid överföres till söner (§3). Kom ihåg att:

- §1: Honorna överför X till både döttrar och söner.
- §2: Hanarna överför X till döttrar.
- §3: Hanarna överför Y till söner.

Men innan vi ser på några könsbundna geners nedärvning, är det ett par fallgropar, som vi inte skall falla i. Det ena är det förhållandet, att de X-bundna generna med få undantag bara kommer till uttryck hos hanarna. Till och med om honan innehåller dessa i båda sina X-kromosomer, visar hon inte dessa egenskaper, ett fenomen som kallas **könsbegränsad** nedärvning. Förhållandet förklaras med att honan saknar de hanliga könshormoner, som måste vara närvarande, för att egenskaperna skall utvecklas. Om man hormonbehandlar honan, kommer dessa X-bundna anlag fram. (Det finns en särskild artikel om detta i "Lebistes" nr 7 1973 sid 8). Förutom könsbegränsad användes också uttrycket **könsinfluerad** nedärvning. Winge föreslog uttrycket **könsensidig** nedärvning, som beteckning för förhållandet, att vissa gener (hos guppy de Y-bundna) kan förekomma hos det ena könet (hanen). Sådana egenskaper kan inte ens hormonbehandlade honor visa, eftersom dessa saknar Y-kromosom.

Av det föregående inses att könsensidigt arv är en form av könsbunden nedärvning, medan könsbegränsat arv kan förekomma både vid könsbundna och autosomala gener (som ett exempel på det sistnämnda kan nämnas "zebrinus"-genen).

Hur "Klichéverkan" kan inverka på färgsättningen.

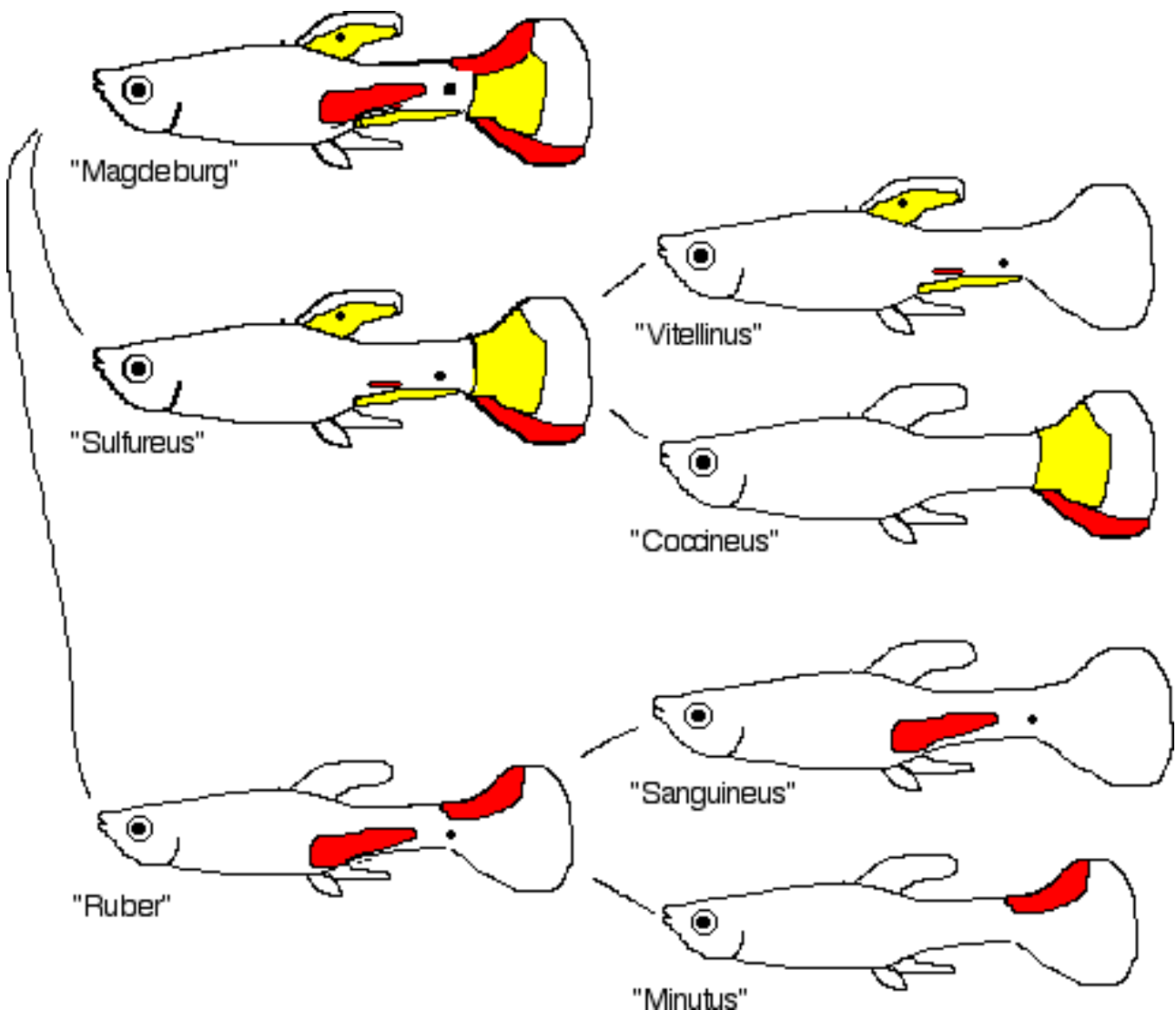


Bild IX

Genkombinationer kan ge klichéverkan

Man känner som nämnts en lång rad av könsbundna gener hos guppy. Det har därför varit nödvändigt att beteckna dessa gener med både två och tre bokstäver men även siffror för att kunna skilja dem från varandra (ex CO, CO', Vi, VirII o s v) Då dessa gener manifesterar sig hos hanar men icke hos honor, alltså när de är närvarande blott i enkel dos, har man valt att beteckna dem som dominanta. Detta är kanske inte helt logiskt men i gengäld fungerar det utmärkt i det praktiska arvsschemor, som vi kommer att ställa upp i det följande. Om könsbunda geners klichéverkan, se textförklaring till bild IX.

Genom att jämföra bild IX med bild V-VIII ser man, att generna "Coccineus" och "Vitellinus" tillsammans ganska bra svarar mot "Sulfureus"-komplexet samt att "Minutus" och "Sanguineus" svarar mot "Ruber"-komplexet, så som Winge (22) ursprungligen beskrev dem. På samma sätt kombineras "Sulfureus" och "Ruber" till den så kallade "Magdeburg"-typen.

Detta exempel illustrerar på ett utmärkt sätt, vad man kan kalla **"klichéverkan"**, genom att det samlade resultatet svarar mot vad man skulle erhållit, om man först hade tryckt med en "Coccineus"-kliché och sedan med en "Vitellinus"-kliché (resultat "Sulfureus") och ovanpå dessa återigen först med en "Minutus"-kliché och därefter med en "Sanguineus"-kliché (resultat:"Magdeburg"). Samma tillvägagångssätt kan användas för alla X- och Y-bundna gener, som kan vara närvarande samtidigt i samma individ (t ex "Maculatus", "Coccineus" och "Minutus").

Könskromosomernas gener bestämmer oftast färgmönstret

Bortsett från grundfärgerna (grå, blond, gold, albino etc.) är alla färgteckningar (med undantag för "Zebrinus") knutna till guppyns heterokromosomer, nämligen X och Y-kromosomen och av dem är det sistnämnda ansvarigt för huvuddelen, på så sätt att vissa gener endast kan förekomma i denna kromosom (de gener, som visar könsensidig nedärvning enligt tidigare text) medan andra kan förekomma i antingen i X-kromosomen eller i Y-kromosomen - ja, ibland till och med i båda samtidigt. Slutligen känner vi till ett antal gener, som bara finns i X-kromosomen. Vi kommer först att titta på de strängt Y-bundna generna.



"Maculatus"-genens expression

Bland alla alternativen väljer vi "Maculatus"-genen men samma sak gäller naturligtvis också för denna gens alla alleler (se tvl. II). Då honan inte innehåller någon Y-kromosom, kan hon inte vara bärare av denna gen. Hennes X-kromosom betecknas därför med "X0" (läs X-noll) för att beteckna, att hennes könskromosomer är "tomma" för den ifrågasvarande egenskapen. Sagt på annat sätt, det är alltså likgiltigt vilken hona vi använder till det beskrivna korsningsförsöket, hon kan ändå inte med sina gener påverka korsningsresultatet. Även hannens X-kromosom är "tom", och betecknas likaledes "X0", medan hans Y-kromosom betecknas "YMa".

Vi får alltså följande föräldratyper:

P X0 X0 x X0 YMa

Men därmed har vi ju syndat grovt mot Mendels lag, som ju förutsätter att föräldrarna är homozygota för det betraktade anlaget, för vår hane är ju en bastard, både med hänsyn till könskromosomerna X/Y och med hänsyn till "Maculatus egenskapen" (o/Ma). Vi kan därför inte förvänta oss att dessa lagar gäller för könsbunden nedärvning, alltså till exempel att alla individer är lika i F1 generationen:

P	X0X0	x	X0YMa
gameter	"X0"		"X0" & "YMa"
F1	X0X0	x	X0YMa
gameter	"X0"		"X0" & "YMa"
	OSV... OSV... OSV...		

Låt oss genast lägga märke till följande: Vid en könsbunden nedärvning kan vi genom att se på ärftlighetsformeln konstatera, att trots att F1 tydligt nog består av både hanar och honor, så är det anmärkningsvärt, att den Y-bundna egenskapen Maculatus ges vidare från far till son och sonson - och bara till dessa - då honorna ju inte innehåller någon Y-bunden gen. Har vi därför bara hanar med det önskvärda Y-bundna anlaget, så kommer dessa uteslutande att ge söner av den önskade typen. Om genen är av strängt Y-bunden typ, så kommer stammen redan vid denna tidpunkt att avla konstant, väl att märka även med en godtycklig hona!

Låt oss härpå betrakta en gen, som har sitt säte i X-kromosomen, t ex "Lineatus" (se tvl XVII)(OBS! Bild saknas! BE). Vi är naturligtvis uppmärksamma på att anlaget denna gång kan förekomma hos både hanar och honor, i och med att båda ju har minst en X-kromosom. Det är viktigt att förstå att även om honan har två "Lineatus"-gener, ändå inte visar denna egenskap, som förutom att den är könsbunden (X-bunden) även är könsbegränsad. Se tidigare text!

Men denna gång blir de olika möjligheterna för föräldratyper:

- 1 Hanen kan ha genen
- 2 Honan kan ha genen i enkel dos (heterozygot)
- 3 Honan kan ha genen i dubbel dos (homozygot)
- 4 Både hanen och honan kan ha genen.

Låt oss se på dessa möjligheter i tur och ordning:

(1)	P	X0X0	x	X Li Y0
	gameter	"X0"		"X Li" & "Y0"
	F1	X0XLi	x	X0Y0
	gameter	"X0" & "XLi"		"X0" & "Y0"
	F2	X0X0, X0XLi		X0Y0, XLiY0

Återigen blir F1 generationens avkomma olika på grund av att fadern är en bastard (X/Y & o/Li) men vi lägger märke till att denna gång är det hans döttrar, som ärver egenskapen.

I F2 blir det nu 4 olika genotyper, två slags honor och två slags hanar. De sista är av olika fenotyp (med och utan "Li"), medan däremot döttrarna ärver olika genotyper men samma fenotyp (båda utan "Li"). Den X-bundna egenskapen nedärves från far till dotter till både dotterdotter och dotterson - eller sagt på annat sätt, en far kan bara avge sin X-kromosom till sina döttrar men en mor kan överföra sina X-kromosomer till både söner och döttrar.

Sammanfattningsvis har vi alltså nu (schematiskt):



(2) P X⁰X^{Li} X⁰Y⁰

Detta svarar ganska nöjaktigt mot vår tidigare F1-korsning (1), och F(2) lika med F2-(1).

Med en homozygot hona får vi:

(3) P X^{Li}X^{Li} X⁰Y⁰
 gameter "X^{Li}" "X⁰" & "Y⁰"
 F1 X⁰X^{Li} X^{Li}Y⁰
 gameter "X⁰" & "X^{Li}" "X^{Li}" & "Y⁰"
 F2 X⁰X^{Li}, X^{Li}X^{Li} X⁰Y⁰, X^{Li}Y⁰

Åter får vi hanar av två typer, som både genotypiskt och fenotypiskt är olika, nämligen med och utan "Li", samt honor, som alla fenotypiskt är utan "Li", antingen heterozygotisk eller homozygotisk.

Och slutligen, om båda föräldrarna har egenskapen:

(4) P X⁰X^{Li} X^{Li}Y⁰

Det ses omedelbart att alla söner i F1 kommer att få antingen "Li"-genen eller "o"-genen från deras mor, vi får alltså 50% söner av "Li"-typen. Alla döttrar mottager minst en "Li"-gen, nämligen en från sin far och hälften av avkomman får dessutom en från sin mor.

Prova nu själv att göra en korsning:

X⁰X^{Li} X⁰Y^{Ma}

Vi känner nu ärvtlighetsgången för både X-bundna och Y-bundna egenskaper. Därför kan vi redogöra för en korsning mellan en "Lineatus"-hona (X-bunden gen) och en "Maculatus"-hane (Y-bunden gen) med hjälp av vårt vanliga arvsschema:

P X⁰X^{Li} x X⁰Y^{Ma}
 gameter "X⁰" & "X^{Li}" "X⁰" & "Y^{Ma}"
 F1 X⁰X⁰, X⁰X^{Li} X⁰Y^{Ma}, X^{Li}Y^{Ma}

Vi ser att vi kan kombinera könsbundna egenskaper (i detta fall en X- och en Y-bunden gen) från en hane och en hona. I detta fall kommer den ena av hanarna i F1, X^{Li}Y^{Ma}, fenotypiskt att visa båda dessa ursprungliga egenskaper. Vi har alltså åstadkommit en ny typ!

Men kommer denna "typ" att avla rent? Till exempel med sina systrar? Korsar vi honom med en av

systrarna (X0X0) kommer alla hans söner att bli av typen X0YMa och med den andra systemen (X0XLi) ger han söner, som till 50% är av X0YMa och 50% av XLiYMa. Vi måste alltså först skaffa oss honor av typen XLiXLi. Dessa kan fås genom att korsa två F1 individer, nämligen:

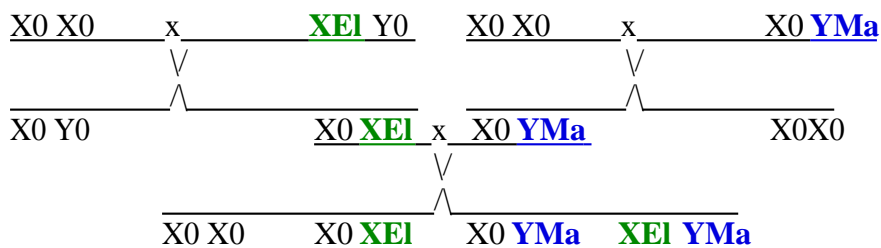
F1 X0XLi x XLiYMa

då får vi här 50% honor av genotypen XLiXLi. Dessa honor kommer naturligtvis att avla rent med en XLiYMa-hane. Men det finns en långt bättre lösning och den kräver faktiskt mycket lite av guppyodlaren, han skall nämligen bara sätta sig ned och VÄNTA!



”Elongatus”-genens expression.

Vi tänker oss, att vi startar med två hanar, den ena av ”Maculatus”-typen (med en YMa-gen), den andre av ”Elongatus”-typen (med en XEl-gen) och två honor med tomma X-kromosomer (X0X0):



Vi ser, att de två hanarnas karaktäristiska gener har förenats i en individ nämligen den ytterst till höger. Om vi önskar skapa just den typen, måste vi skaffa oss honor av typen XEl XEl på samma sätt, som vi gjorde tidigare med XLiXLi.



”XEl YMa”-genotypens expression.

Men om vi kan vänta så kommer statistiskt sett ca 14% av de hanar, som visar ”Maculatus” och ”Elongatus”, att utsättas för en **överkorsning** (mer om det längre fram), varvid ”Elongatus”-genen flyttar från X-kromosomen till Y-kromosomen. Således får vi hanar av genotypen X0 YMa,El, som vi ser i fig 5.

Dessa hanar kommer inte fenotypiskt att kunna skiljas från hanar, som har ”Elongatus”-genen X-bunden men vid vidare avel kommer alla deras söner att mottaga en YMa,El-kromosom. Detta får till följd att stammen avlar rent med godtyckliga honor, eftersom man nu inte längre störs av att ”Li” vanligen är X-bundet..



”Vittelinus”-genens expression.

Naturligtvis kan vi nu använda samma framgångsrika sätt, om vi vill koppla in ytterligare en X-bunden gen i denna stam, t ex "Vittelinus", som har en överkorsningsprocent av på ca 10% (c/o% =crossing over % se tvl VI). Hos hanar med YMa,El och XVi i genuppsättningen, kommer det att uppstå några, som har alla tre generna samlade i Y-kromosomen (Y-Ma,El,Vi) och därför har genotypen:

X0 YMa,Vi,El.



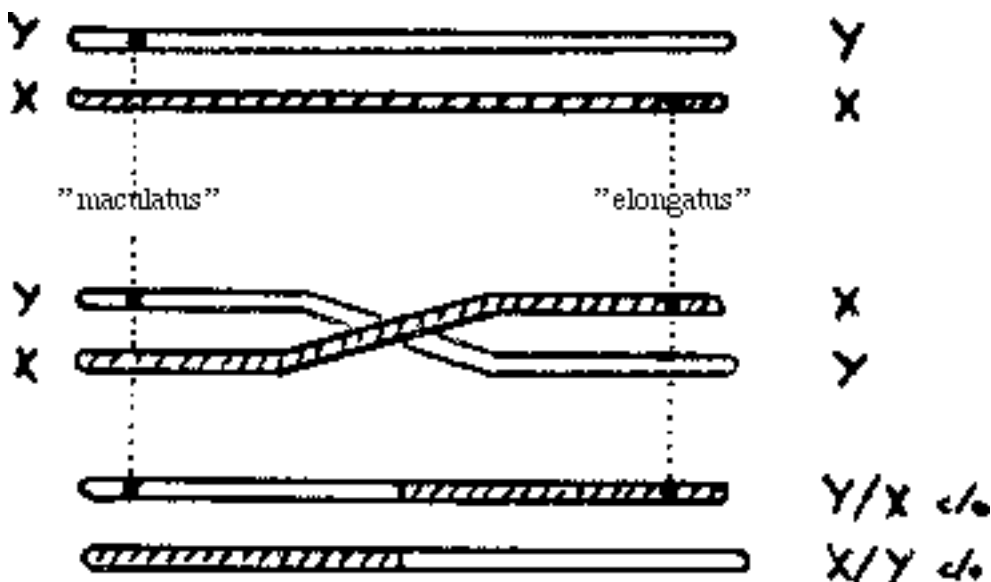
"X0 YMa,Vi,El"-genotypens expression.

Crossing over, c/o

En rad könsbundna gener uppvisar nämligen det förhållandet, som kallas **överkorsning**. Det betyder i korthet, att vissa gener under själva reduktionsdelningen kan överföras från X- till Y-kromosomen eller omvänt.

Detta fenomen påträffas inte hos "Maculatus-genen" och dennas alleler men i gengäld är c/o inte sällsynt hos gener, som ligger i könskromosomerna (pars neutralis) (se tidigare text). Gener, som är placerade tätt intill varandra, kommer inte sällan att följas åt vid en sådan överkorsning. Däremot har de gener, som ligger längre ifrån varandra en viss benägenhet att skiljas åt. Som man kan se på några av de tidigare visade tavlorna, (se Tvl V, VI, X, XVIII och XIX) kan överkorsning förekomma i över 10% av samtliga undersökta tillfällen.

Låt oss betrakta generna "Maculatus" och "Elongatus" (se Tvl. II, X och XI):



Det är således möjligt att "bygga" upp en individ genom att tid efter annan koppla på nya X-bundna gener till de redan existerande Y-bundna generna men det krävs ett enormt tålamod och vad värre är en mängd små akvarier att ha till hands, om vi skall hålla reda på alla olika genotyper, eftersom varje enskild kull måste hållas väl åtskild.

Låt oss prova att räkna på det redan nämnda exemplet med de tre könsbundna egenskaperna:

1. Utgångspunkten är en YMa-hane, som korsas med en färgtom hona av XO-typ. Alla hans söner blir av samma typ som fadern. Maculatus nedärves alltså 100% från far till söner.
2. En XEl-hane korsas med en XO-hona, vilket ger 100% honor, som innehåller "Elongatus" i enkel dos och 100% hanar, som inte innehåller denna gen, varför alla dessa hanar kasseras!

Vi korsar nu en XEl-hona med en YMa-hane. 50% av dessa hanar är nu av den typen att de har både XEl och YMa. Om hela kullen varit på 36 ungar, är ca hälften honor, och av resten, 18 ungar, är alltså hälften den önskade hantypen. Bland dem kommer nu ca 1,4% (se Tvl X) att korsa över "Elongatus"-genen från X till Y-kromosomen, vilket vill säga 0,13 individer i genomsnitt. Vi skall alltså göra ca 10 korsningar för att få en önskad individ med genotypen XO YMa,El. Använder vi emellertid en hane av typen YMa,Vi, ser vi av Tvl X att vi i 14.3% av tillfällena får den önskade överkorsningen, nämligen att en X-bunden "Elongatus" korsar över till en Y-kromosom, som innehåller både "Maculatus" och "Vitellinus", alltså YMa,Vi,El. En kull av samma storlek som förut kommer nu att ge 2,9 individer av den önskade typen.

Avslutning

Efter denna rad av artiklar är det väl naturligt att läsaren frågar: "Kan jag nu laga till så fina guppies, så att jag blir mästare på nästa utställning och vinner första priset?" Det törs jag sannerligen inte lova någon och det har väl inte heller påståtts. Meningen har varit, att man skulle studera sina fiskar, fästa sig vid den eller den färgen och genom korsningsförsök av guppies med denna typ, undersöka hur olika färger nedärves - är det t ex könsbundet - är det X- eller Y-bundet, kan det överkorsa från X- till Y-kromosomen eller omvänt? Och det är man i vart fall i stånd till att avgöra på nuvarande ståndpunkt.

Använd också färgtavlor, som redan visats här samt dem, som kommer i fortsättningen. Man kommer säkert att känna igen många av de egenskaper, som visas på dessa tavlor, vare sig det är färgfläckar, färgstreck eller fenformer och annat. En Wienerguppy lagas inte på en onsdageftermiddag med vänstra handen, det krävs plats, det krävs många akvarier, det krävs tid och inte minst krävs det en enorm tålmodighet. Och det kanske viktigaste i detta sammanhang: Utöva en obarmhärtig och hårdhänt sortering, förhärda ditt hjärta och kassera allt undantaget de allra bästa djuren från varje kull - och låt i vart fall bli att skifta hästar mitt i vadstället.

J. Fr.

Översatt av Olle Boberg i Svenska Guppysällskapet med särskild tillåtelse av Jörgen Frörup per telefon.

Kortfattad Ordlista

- Genetik :** Vetenskapen om egenskapers ärftlighet och dess betydelse för organismernas variationer och utveckling.
- Cell :** En organisms minsta levande beståndsdel. Uppkommer genom normal celledelning. Innehåller dubbel genuppsättning. Jämför: Könscell. Se även: Mitos. Se även: Diploid cell.
- Könscell :** En organisms könlige fortplantningscell. Uppkommer genom s.k. reduktionsdelning. Innehåller enkel genuppsättning. Jämför: Cell. Se även: Meios. Se även: Haploid cell.
- Cytoplasma :** En trögflytande substans inuti cellen med komplicerad kemisk sammansättning.
- Cellkärna :** Den del av cellen där bl.a. arvsanlagen finns.
- Kromosom :** Oftast bandformiga kroppar inuti cellkärnan, på vilka arvsanlagen sitter ordnade. Uppträder vanligtvis i likformade par.
- Gen :** Ett arvsanlag, sitter på kromosomerna.
- Gamet :** Funktionsduglig könscell. Har endast enkel uppsättning av kromosomerna. Se även: Haploid cell.
- Zygot :** Cell, som uppkommer genom sammansmältning av två könsceller (gameter). Denna cell kommer att genom celledelning att skapa den nya individen. Se även: Diploid cell.
- Haploid cell :** Cell, där endast en av de två kromosomerna ingår. Cellen får därför endast enkel genuppsättning. Se även: Könscell.
- Diploid cell :** Cell, där dubbla genuppsättningen ingår. Organismens vanligaste celltyp. Uppkommer genom sammansmältning av två haploida celler eller genom normal celledelning. Se även: Mitos.
- Mitos :** Normal celledelning. Resulterar i nya dotterceller. Dessa har identiskt lika genuppsättningar som modercellen.
- Meios :** Reduktionsdelning. Celledelning, som resulterar i könsceller. Se även: Haploid cell.
- Locus :** (Uttalas: lokus.) Den för varje gen förutbestämda platsen på en kromosom. Pluralis: loci. (Uttalas: losi.)
- Allel :** På ett visst locus kan bara en gen sitta men vissa gener konkurrerar om att ta ett visst locus i besittning. Dessa konkurrerande gener kallas alleler. De utkonkurrerade allelerna kommer att saknas i zygotens arvs massa och kan ej föras vidare av just den individen.
- Expression :** Det sätt en gen kommer till uttryck på.
- Recessiv :** För att gens expression skall visa sig, måste det finnas två identiska anlag för genen i kromosomparet. Se även: Dominant och Inhibitorgen.
- Dominant :** För att gens expression skall visa sig, räcker det med endast ett anlag för genen i kromosomparet. Se även: Recessiv och Inhibitorgen.

- Genotyp :** Individens totala genuppsättning. Såväl de gener, som kommer till uttryck (dominanta, epistatiska, dubbla recessiva och gener, vilka av olika skäl påverkas av könskromosomena) och de, som är vikande(enkla recessiva) eller undertryckta av epistatiska gener, ingår.
- Fenotyp :** Genernas samlade expression. Säger inte allt om individens genuppsättning, utan talar bara om vilka gener, som kunde komma till expression..
- Homozygot :** Individ där kromosompåret har två lika alleler.
- Heterozygot :** Individ där kromosompåret har två olika alleler.
- Mutation :** En plötslig förändring av en gen. En mutation innebär att arten får en genetisk egenskap den tidigare inte hade.
- Ärftlighetsschema :** Schema över hur olika anlag kombineras och förs vidare till olika avkommeindivider genom generationerna.
- Parentalgeneration :** Föräldragenerationen. De föräldrapar man startar det genetiska undersökningen eller ärftlighetsschemat med.
- Filialgeneration :** Avkomme-generation. Markeras med stigande nummer för varje generation bort från föräldragenerationen F1, F2, osv.
- Könskromosomer :** Ett genpar där parterna är olika. Betecknas med X och Y. Honan har alltid två lika gener nämligen två X medan hanen har ett X och ett Y.
- Mendel :** Kallas genetikens fader. Fastställde sina generella ärftlighetslagar genom en serie korsningsförsök på luktärter med olika blommfärg.
- Faktoriell korsning :** Kan gälla en eller flera inblandade faktorer/gener. Man undersöker då endast de intressanta faktorerna.
- Uppspaltning :** Kan vara genetisk eller fenotypisk. Genetisk fördelning visar proportionerna för alla möjliga genotyper i en viss korsning. Anges i procent.
Fenotypisk fördelning visar proportionerna för de uppkomna fenotyperna i en viss korsning. Anges i procent.
- Epistasi :** En viss gen täcker över/undertrycker expressionen av en annan gen utan att vara dominant. Expressionen av albino tar bort möjligheten för t.ex gold-, blond- och grädd-generna att komma till uttryck
- Melanocyter :** Celler i fiskarnas olika hudskikt, som innehåller melanoformer med svart pigment, melanin. Se även: Melanin, Erythroformer och Xantoforer.
- Melanin :** Svart pigment. Kan ge kolsvart, brunsvart eller mörkt gråblå färg. Pigmentet är inlagrat i kulform i melanoformerna. Se även: Melanocyter.
- Inhibitorgen :** Gen, som förhindrar verkan av andra gener, t.ex bildandet av melanin eller andra pigment. Se även: Dominant.
- Erythroformer :** Färgkroppar i fiskarnas hudsceller med rött pigment (lipochrom) i färgskalan från djupaste blodrött mot rödororange. Se även: Xantoforer och Melanin.
- Xantoforer :** Färgkroppar i fiskarnas hudsceller med gult pigment (lipochrom) i färgskalan från klaraste solgult mot gulorange. Se även: Erythroformer och Melanin.

- Guanin :** Kristaller av ett ljusbrytande äggviteämne i kristallform. Finns bland annat inlagrat i guppyns bukinnor men även i speciella färgkroppar (kromatoforer) i de olika hudcellslagerna. Ger en mer eller mindre iriserande metallglans med inslag av vitt, silver, guld, grönt eller ljusblått.
Se även: Erythroforer, Xantoforer och Melanin.
- Könsvisande :** Vissa gener kan bara komma till expression på hanarna, trots att de även finns hos honorna. Se även: Könsinfluerad nedärvning.
- Könsbegränsad :** Se Könsvisande
- Lordos :** Missbildning i ryggraden, som skapar en kraftigt krum rygga.
- Heterokromosomerna:** Se könskromosomer. (Hetero = olika.)
- Könsbunden nedärvning:** På både X och Y-kromosomerna finns loci, vilka saknar alleler på motsvarande gen. Dessa gener kommer att nedärvas på ett annorlunda sätt än övriga gener. Fenomenet kallas Könsbunden nedärvning
- Könsinfluerad nedärvning :** Benämnes även könsbegränsad nedärvning. Hanliga hormoner måste vara närvarande för att genen skall komma till uttryck trots att genen är bunden till X-kromosomen och kan finnas i dubbel upplaga hos honor. OBS! Honor, som behandlats med hanligt könshormon, visar genens expression.
- Könsensidig nedärvning :** Uttrycket har föreslagits av den danske genetikern Winge för fenomenet: Könsinfluerad nedärvning
- Klichéverkan :** Varje gen, som kommer till uttryck, fungerar ungefär som en tryckerischablon. Genernas expression adderas ovanpå varandra och bygger på så sätt tillsammans med grundfärgen upp guppyindividens färger och mönster.
- Pars neutralis :** Den könsneutrala och därmed likformade delen av könskromosomerna.
- Överkorsning :** Benämns även crossing over och förkortas c/o.
Genpar i pars neutralis kan under reduktionsdelningen byta gen, så att gener belägna på X-kromosomen skiljs av och hakar fast på Y-kromosomen och motsvarande gener på Y-kromosomen släpper taget och fäster på den resterande X-kromosomen.
- Crossing over procent:** Skrivs c/o%. Olika gener på X-kromosomens könsneutrala del är olika benägna att ingå i en crossing over. Den statistiska möjligheten för, att överkorsning skall inträffa för en viss gen, mäts i procent.

- - -

Ordlistan sammanställd av Börje Eriksson 2000.

Guppy-gener från A (abnormnis) till Z (zebrinus)

Strikt Y-bundna= Kan ej överkorsa till X.

Orsak: Locus identiskt med eller närbeläget den hankönsbestämmande delen av Y.

9-Allelkomplex i samma locus: Ar, Au, Fe, Ir, Ma, Oc, Pauper, Sa, Variabilis.

Förekomst: XY-hanar

Tavla XII : Armatus, YAr



Namn: = Beväpnad: Undersvärdet (Winge 1927)

Fenotyp: (Beskrivning enligt Winge 1927):

- 1) Rött: 2-3 fläckar på sidan, den största lågt i stjärten (stjärtroten?).
- 2) Rött: 1 fläck i stjärtfensroten (förekommer ofta).
- 3) Svart: 1-2 fläckar högt i framkroppen framför ryggfenan, den ena mitt i den främsta röda fläcken
- 4) Svart: en liten fläck i stjärtroten
- 5) Långt, svavelgult undersvärd.

Locus: Strikt Y-bundet = kan ej överkorsa till X.

9-Allelkomplex i samma locus: Ar, Au, Fe, Ir, Ma, Oc, Pauper, Sa, Variabilis.

Förekomst: XY-hanar

Tavla XiV : **Aureus, YAu**



Namn: = Gyllene: Stjärtfenans kanter (Winge 1927)

Fenotyp: (Beskrivning enligt Winge 1927):

- 1) Rött: 2-4 vågräta, röda fläckar på sidan
- 2) Svart: 1 fläck på bröstet
- 3) Svart: 1 fläck i stjärtroten (kan vara såväl högt som lågt belägen)
- 4) Gult: Nedre och speciellt översta kanten av stjärtfenan.
Den gula färgen utbreder sig med åldern, så att större delen av stjärtfenan blir gul.

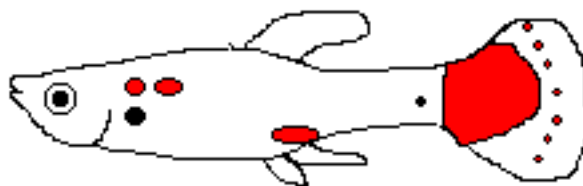
Locus: Strikt Y-bundet = kan ej överkorsa till X.
9-allelkomplex i samma locus: Ar, Au, Fe, Ir, Ma, Oc, Pauper, Sa, Variabilis.

Förekomst: XY-hanar

Litteratur-uppgifter:

- * Winge 1927: Teckning.
- * Winge 1932: Samma teckning.
- * Natali & Natali: Teckningen saknar den övre gula fenkanten, i övrigt som Winge.
- * Kirpichnikow: Teckning identisk med Winges.

Tavla IV : Ferrugineus, YFe (ursprungligen Yf)



Namn: = Järnfärgad: Stjärtfenans roströda fläck (Winge 1922)

Fenotyp: (Beskrivning enligt Winge 1922):

- 1) Rostrött: Stort parti i stjärtfenans främre del
- 2) Svart: Fläck i stjärtroten

(Beskrivning enligt Winge 1927):

- 1) Rostrött: Stort flamliknande område i stjärtfenan, som sträcker sig från basen till långt ut i fenan, vanligen kantat med små, roströda fläckar.
- 2) Rött: 1-4, oftast 2-3, små sidofläckar, framför och under ryggfenan
- 3) Svart: 1 liten fläck i stjärtroten
- 4) Svart: 1 större fläck bakom bröstfenorna eller i närheten av analfenan.

Locus: Strikt Y-bundet = kan ej överkorsa till X.

9-allelkomplex i samma locus: Ar, Au, Fe, Ir, Ma, Oc, Pauper, Sa, Variabilis.

Förekomst: XY-hanar

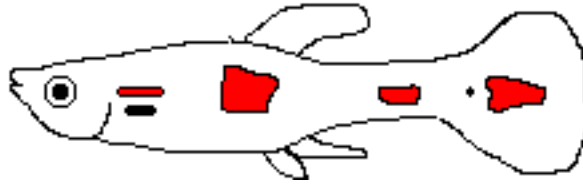
Litteratur-uppgifter:

* Winge 1922: Beskrivningen är bristfällig, vilket han också själv påpekar i sitt arbete från 1927.

* Kirpichnikow 1935: Teckning i stort sett överensstämmande med Winge, men den främre svarta fläcken är belägen närmare analfenan.

Övr: Winge hittade denna gen i en från Tyskland importerad typ, den s k "Hamburger-rasen". I likhet med oculatus-typen dog hans stam ut 1925. Det är dock sannolikt att denna gen ingår i den amerikanska "rubra"-typen.

Tavl III : Iridescens, YIr (ursprungligen Yi)



Namn: = Skinande: Pärlemorglansen (Winge 1922)

Fenotyp: (Beskrivning enligt Winge 1922):





- 1) Karakteristisk pärlemorglans på kroppen
- 2) Rött: 2-3 mindre sidofläckar
- 3) Svart: Sidopricks på stjärten nära stjärtfenan
- 4) Svart: Sidopricks på kroppen.

Locus: Strikt Y-bundet = kan ej överkorsa till X.
9-allelkomplex i samma locus: Ar, Au, Fe, Ir, Ma, Oc, Pauper, Sa, Variabilis.

Förekomst: XY-hanar

Litteratur-uppgifter:

- * Winge 1922: Typen omtalas som "den gamla rasen". Den röda fläcken i stjärtfenan omnämns inte, men syns tydligt på de färglagda teckningarna.
- * Winge 1927: En gul söm längs övre stjärtfenskanten.
- * Blacher 1928: Teckning som överensstämmer med Winge, men Blacher hävdar att "iridescens" är ett genkomplex bestående av 4 gener:

- 1) Anterior rubra, Yar  (= Röd framtill: främsta röda fläcken)
 - 2) Bimaculatus, Yb  (= Tvåfläckig: de 2 andra röda fläckarna)
 - 3) Macula caudalis, Ymc  (= Fläck baktill: Stjärtfenans röda fläck)
 - 4) Variabilis, Yva  (= Varierande: 2 svarta fläckar, gul söm i stjärtfenan.)
- (Auktor: Blacher)

- * Natali & Natali 1931: Teckningar identiska med Winge.
- * Kirpichnikow 1935: Teckningar identiska med Winge.
- * Dzwillo 1959: Hävdar att både "Smaragd" och "Wiener"-typerna innehåller denna gen. Detta bör dock anses tveksamt.

Tavla II : Maculatus, YMa (ursprungligen Ym)



Namn: = Fläckig: Ryggfenan (Winge 1922)

Fenotyp: (Beskrivning enligt Schmidt 1920):

- 1) Svart: Stor fläck i ryggfenan, inramad av gulvitt.
- 2) Svart: Liten fläck framför analfenan.
- 3) Karmosinrött: Stor fläck framför och under ryggfenan

Locus: Strikt Y-bunden. = kan ej överkorsa till X.

9-allelkomplex i samma locus: Ar, Au, Fe, Ir, Ma, Oc, Pauper, Sa, Variabilis.

Förekomst: XY- och YY- hanar, XY-honor

Litteratur-uppgifter:

- * Johs. Schmidt 1920: Namnger inte själv genen.
- * Winge 1922: Använder ursprungligen beteckningen "pletrace" eller "spot-race". I både Schmidt 1920 och Winge 1922 finns överensstämmande färglagda teckningar.
- * Winge 1927: Visar åter en teckning av typen, och upplyser om att ryggfensfläcken hos några hanar tycks försvinna vid urvalsavel. Denna iakttagelse överensstämmer väl med...
- * L.J.Blacher 1928: Hävdar att Maculatus är ett genkomplex, bestående av 2 gener: (En fläck vid analfenan visas på teckningen, men omnämns ej):

"macula nigra dorsalis"



(Ymnd Svart fläck i ryggfenan)

"macula rubra"



(Ymr Röd fläck = Sidofläcken).

- * Natali & Natali 1931: Teckning överensstämmande med Schmidt och Winge.
- * Kirpichnikow 1935: Teckning överensstämmande med Schmidt och Winge.
- * Goodrich et al 1947: Finner att ryggfensfläcken försvinner när genen korsas in i stammar med grundfärg blond, men bevaras när den korsas in på gold. Samma resultat anges av...
- * Haskins & Haskins 1948.

Tavla I : **Oculatus**, YOc (ursprungligen Yoc)



Namn: = Ögonformad: Ögonfläcken (Winge 1927)

Fenotyp: (Beskrivning enligt Schmidt 1920):

- 1) Svart: Oftast 3 mindre, cirkulära sidofläckar.
- 2) Rödgult-gulrött-rött: Åtskilliga större eller mindre fläckar.
- 3) Grundfärg: Skinande i grön, blå eller violett metallglans.

(Beskrivning enligt Winge 1927):

- 1) Svart: En stor ögonfläck bakom bröstfenorna, under den främsta röda fläcken
- 2) Rött: 2-4, vanligen 3, vågräta sidofläckar, den främsta bakom bröstfenorna, den mittersta framför analfenan.
- 3) Rött: 2-3 flamliknande strimmor i stjärtfenan, den ena över den andra, utgående från stjärtfenans bas. Den översta röda flammen fortsätter i en kort, ofta svartkantad, fenförlängning.

Locus: Strikt Y-bunden. = kan ej överkorsa till X.

9-allelkomplex i samma locus: Ar, Au, Fe, Ir, Ma, Oc, Pauper, Sa, Variabilis.

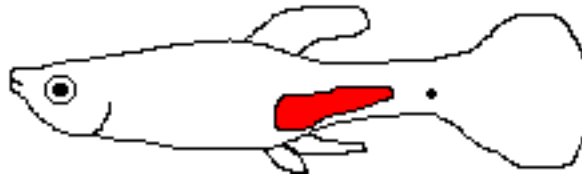
Förekomst: XY-hanar

Övr: Den tidigast beskrivna guppygenen.

Litteratur-uppgifter:

- * Johs. Schmidt 1920: Namnger inte själv genen och även om hans beskrivning skiljer sig väsentligt från Winges 1927, överensstämmer hans färglagda teckningar mer med Winge beskrivning än med hans egen. (De ”mindre, svarta fläckarna” beror knappast på denna gen.)
- * Kirpichnikow 1935: Teckningen överensstämmer nästan helt med Winges, dock saknas förlängningen av övre stjärtfensanten.
- * Winge: Typen dog ut i Winges stammar, men återfinns i...
- * Gallien 1946.

Tavla VIII : Sanguineus, YSa



Namn: = Blodfärgad (Winge 1927)

Fenotyp: (Beskrivning enligt Winge 1922):

1) Mörkt: sidopräck i bakkroppen nära stjärtfenan

2) Rött: Stor, avlång fläck huvudsakligen belägen under och bakom ryggfenan

Locus: Strikt Y-bunden. = kan ej överkorsa till X.

9-allelkomplex i samma locus: Ar, Au, Fe, Ir, Ma, Oc, Pauper, Sa, Variabilis.

Förekomst: XY-hanar

Övr:



”Ruber”-komplexet = Sanguineus + Minutus. (Se Minutus.)

Litteratur-uppgifter:

- * Winge 1922: Beskrivningen och de färglagda teckningarna är baserade på ”ruber”-komplexet (se Minutus). Där visas en liten, röd, främre sidofläck till skillnad från till hans senare arbete 1927.
- * Goodrich 1929: Teckning ungefär överensstämmande med Winge 1927.
- * Kirpichnikow 1935: Teckning ungefär överensstämmande med Winge 1927.

Y eller X: Belägna på den icke könsbestämmande delen av Y = kan korsas över till X.

Tavla V : Coccineus, XCo / YCo.



Namn: = Cochenill-färgad: Stjärtfenans röda kant (Winge 1927)

Fenotyp: Winge beskriver ursprungligen en ”gen” kallad ”sulfureus” (Xs), vars fenotyp motsvarar summan av Coccineus + Vitellinus. Då de på teckningen visade färgerna endast överkorsade från X till Y, delade Winge 1927 upp ”sulfureus”-komplexet i de två nämnda generna.

Överkorsningsfrekvenser:

Från X... till Y	%	Från Y... till X	%
XCo,Vi YMa	0.00	YMa,Co X0	0.00
XCo,Vi YMa,El	0.14	YMa,Co XTi,Lu	0.00
XCo,Vi YMa, Mi	0.00	YMa,Co,Vi X0	1.13
XCo,Vi YMa,Ti, El	3.20	YMa,Co,Vi XTi,Lu	0.00
		YMa,Co,Vi XEl	?

Förekomst: XY- och XX-hanar

Litteratur-uppgifter:

- * Winge 1922: Beskrivningen och den färglagda teckningen är som nämnts ovan baserad på ”sulfureus”-typen.
- * Winge 1927: Teckning av Coccineus-genen ensam.
- * Blacher 1927: Teckning av ”sulfureus”-typen. Saknar det gula partiet i stjärtfenan.
- * Goodrich 1929: Teckningen identisk med Winge.
- * Natali & Natali 1931: Visar ett mindre gult parti i stjärtfenan än Winge.
- * Kirpichnikow 1935: Återger Natali & Natali’s teckning.
- * Dzwillo 1959: Menar att denna gen eller en liknande (som han kallar ”Co”) ingår tillsammans med genen ”Cp” i den så kallade ”Istanbul”-rasen.

Tavla X : **Elongatus**, XEl / YEl (ursprungligen Xe/Ye)



Namn: = Förlängd: Stjärtfensstrålarna (Winge 1922)

Fenotyp: (Beskrivning enligt Winge 1922):

- 1) Förlängd stjärtfensöverkant
- 2) Rödgul färg på stjärtfenans över- och underkanter.

Övr: Winge finner att genen är belägen i den yttersta, könsneutrala delen av X-/Y-kromosomen.

Överkorsningsprocent:

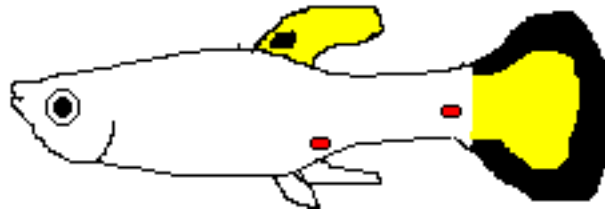
Från X...	till Y	%	Från Y...	till X	%
XEl	YMa	1.40	YMa,El	X0	3.10
XEl	YMa,Co,Vi	14.30	YMa,El	XCo,Vi	9.80
XEl	YMa,Ti	2.00	YMa,El	XTi,Lu	1.75
XEl	YSa,Mi	4.90			
XEl	YMa,Vi	14.30			

Förekomst: XY-hanar

Litteratur-uppgifter:

- * Winge 1922: Beskrivningen bristfällig jämfört med teckningen, i att både övre och nedre stjärtfenskanten visas förlängd. Dessutom visar senare teckningar 1927 och 1932 förutom övre och nedre förlängingar även ett gulfärgat parti i stjärtfenan.
- * Goodrich 1929: Visar förlängda fenstrålar i övre och nedre stjärtfenskanten, men fenkanterna är här gula.
- * Natali & Natali 1931: Överensstämmer med Winge, men saknar det gula partiet i stjärtfenan.
- * Kirpichnikow 1935: Som hos Winge.
- * Dzwillo 1959: Som Natali & Natali.

Tavla XXXVIII : **Flavus, XFla / YFla**



Namn: = Gul: Stjärtfenan (Winge / Ditlevsen 1947)

Fenotyp: (Beskrivning enligt Winge / Ditlevsen 1947):

a) Hanar:

- 1) Stjärtfenan kraftigt gulfärgad, kantad med svart
- 2) Ryggfenan gul med svart fläck
- 3) En eller oftare två röda fläckar på bakkroppen, den ena baktill vid analfenan, den andra nära stjärtroten.

b) Honor:

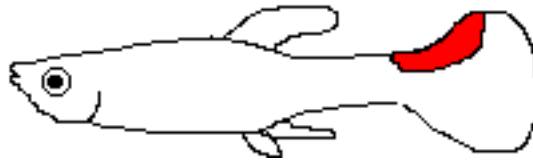
- 1) Stjärtfenans mittparti kraftigt gulfärgat, omgivet av en bred svart bård.
- 2) Ryggfenan: En svagt markerad svart fläck omgiven av gult

Förekomst: XY- och XX-hanar, XX-honor.

Övr: Överkorsning från X- till Y-kromosomen, och vice-versa, är enligt Winge inte sällsynt. Frekvensangivelser saknas dock.

Observera att denna gen uttrycks hos såväl hanar som honor.
Hanarna är dock mer kraftigt färgade.

Tavla VII : **Minutus, XM_i / YM_i.**



Namn: = Liten: Utbredningen av det röda området (Winge 1927)

Fenotyp: (Beskrivning enligt Winge 1922):
1) Röd färg främst i stjärtfenans överkant.

Övr: Winge beskriver ursprungligen en ”gen” kallad ”ruber” (π genkomplexet ”rubra”, vilket ingår i den amerikanska ”red-guppy”). Dess fenotyp motsvarar summan av Sanguineus och Minutus.



”Ruber” uppgavs ursprungligen vara Y-bunden (Y_r), men då Minutus ensam (eller tillsammans med Coccineus) kan överkorsa från Y till X, uppdelade Winge 1927 komplexet de två nämnda generna. Överkorsningsfrekvenser anges dock ej.

Förekomst: XY-hanar.

Litteratur-uppgifter:

- * Winge 1922: Beskrivning och teckning är som nämnt baserade på ”ruber”-typen.
- * Winge 1927: Teckning av Minutus ensam.
- * Goodrich 1929: Teckning ungefär överensstämmande med Winge.
- * Kirpichnikow 1935: Teckning ungefär överensstämmande med Winge.

Tavla XIX : **Tigrinus, XTi / YTi.**



Namn: = Tigerrandig (Winge 1927)

Fenotyp: (Beskrivning enligt Winge 1927):

1-4, oftast 1-2, lodräta, svarta ränder på bakkroppen, av varierande tydlighet alltefter miljöförhållandena. Winge finner att genen kan vara kopplad till Luteus, Maculatus och Purpureus. Kopplingen till Luteus är dock inte starkare än att de två generna kan skiljas åt genom överkorsning.

Överkorsningsfrekvenser:

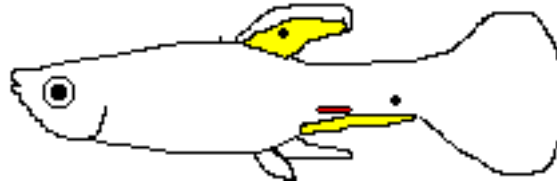
Från X...	till Y	%	Från Y...	till X	%
XTi,Lu	YMa	0.00	YMa,Ti,Lu	X0	1.55
XTi,Lu	YMa,Co	0.00	YMa,Ti,Lu	XCo,Vi	4.30
XTi,Lu	YMa,Co,Vi	0.00	YMa,Ti	Xel	2.00
XTi,Lu	YMa,El	0.50			

Förekomst: XY- eller XX-hanar.

Litteratur-uppgifter

- | | |
|---------------------------|---------------------------------|
| * Winge 1927: | Teckning. |
| * Winge 1932: | Teckning (med tre ränder) |
| * Winge & Ditlevsen 1947: | Teckning = kopia av Winge 1927. |
| * Natali & Natali 1931: | Teckningen visar fem ränder |
| * Kirpichnikow 1935: | Teckning som Winge 1927. |

Tavla VI : Vitellinus, XVi / YVi



Namn: = Gul, avser ryggfenan och bakkroppen (Winge 1927)

Fenotyp: (Beskrivning enligt Winge 1922):

- 1) Svavelgul färg i ryggfenan
- 2) En mörk prick i ryggfenan, synlig endast ibland
- 3) Svavelgul färg nederst i bakkroppen

(Beskrivning enligt Winge 1927):

- 1) Svavelgul färg i ryggfenan
- 2) En svart fläck i ryggfenan, synlig endast ibland
- 3) Svavelgul färg nedtill på bakkroppen
- 4) En liten, röd fläck högt i bakkroppen
- 5) Svart sidofläck vid stjärtfenans bas

Övr: Ingår i "sulfureus"-komplexet, se under Coccineus.

Överkorsningsfrekvenser:

Från X...	till Y	%	Från Y...	till X	%
Xvi	YMa	2.40	YMa,Vi	X0	4.17
XCo,Vi	YMa	3.90	YMa,Co,Vi	X0	2.80
XCo,Vi	YMa,Ti,Lu	4.30	YMa,CoVi	XTi,Lu	1.07
XCo,Vi	YMa,El	9.30	YMa,Co,Vi	Xel	14.30
XCo,Vi	YMi,Sa	1.00	YMa,Vi	Xel	14.30

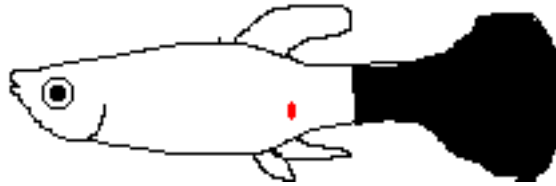
Förekomst: XY- och XX-hanar

Litteratur-uppgifter:

- * Winge 1922: Beskrivning och färglagda teckningar baserade på "sulfureus"-typen (se Coccineus). Bristfälligheter jämfört med Winge 1927.
- * Blacher 1927: Teckning av "sulfureus"-typen saknar det gula partiet i bakkroppen.
- * Goodrich 1929: Teckning = kopia av Winge.
- * Natali & Natali 1931: Teckning helt överensstämmande med Winge. Ytterligare en gen, Vitellinus II, visas. Denna gen ger gul färgning av ryggfenan (men utan svart fläck), samt ett blått parti vid stjärtfenans grunden (bas/nederkant?).
- * Kirpichnikow 1935: Teckningen saknar ryggfensfläcken, men överensstämmer i övrigt med Winge 1927.

Strikt X-bundna:

Tavla XXIV : **Nigrocaudatus, XNi**



Namn: = Mörk bakkropp (Nybellin 1947). Kallas ”halvsvalt”.

Fenotyp: Stjärtfena och bakkropp är svarta hos både unga och gamla hanar och hos homozygota honor. Dessutom:

a) Alla hanar: Röd fläck på sidan strax över analfenan

b) Unga hanar: Stjärtfenans centrala del gul

c) Homozygota honor: Främre delen av stjärtfenan gul

d) Heterozygota honor: Ingen utfärgning. (π XNiII).

Förekomst: XY-hanar och XX-honor

Övr: Genen iaktogs först av Nybellin hos en hona i Göteborgs Sjöfartsmuseums utställningsakvarium.

Haskins använder beteckningen XB1.

Tavla XXXV : **Nigrocaudatus-II, XNiII**



Namn: = Svart bakkropp (Dzwillo 1959). Kallas ”trekvarts-svalt”.

Fenotyp: Stjärtfena och kropp svarta fram till bröstfenorna.
Hos unga hanar är dock stjärtfenans centrala parti gult.

Förekomst: XY-hanar och XX-honor

Övr: **OBS!** Homozygota honor: Färgade som hanar.

Heterozygota honor: ”Rökfärgade”, kan alltså kan skiljas fenotypiskt från både homozygota trekvarts-svarta och icke svarta (= vildtyps-) honor.

Autosomal:

Tavla XXIX : **Abnormis, abn**



Namn: = Onormal, avser bakkroppen (Kirpichnikow 1935)

Fenotyp: (Beskrivning enligt Kirpichnikow 1935):
Ryggraden är starkt förkortad i bakkroppen,
vilket gör hela djuret kort och klumpigt.

Förekomst: Autosomal

Övr: Denna missbildning gör att hanar har svårt att simma ifatt en normal hona.

Tavla XXVI : **Spine Curved, sc**



Namn: = Böjd ryggrad (Rosenthal & Rosenthal 1950)

Fenotyp: Som hos Curvatus (se Tavla XXXI = 31).

Förekomst: Autosomal.

Övr: Denna gen är recessiv, till skillnad från Curvatus, som är dominant.
Den tycks inte vara bunden till autosomer, som bestämmer grundfärg.

Tavla XII : **Zebrinus, Ze**



Namn: = Zebra-randig (Winge 1927)

Fenotyp: (Beskrivning enligt Winge 1927):
Ett mönster av 2-5, oftast 3, lodräta, mörka pigmentränder på bakkroppen.

Förekomst: Autosomal.

Övr: Fenotypsikt är denna gen mycket svår att skilja från Tigrinus, men den senare nedärvs könsbundet. Detta är den först beskrivna autosomala guppygenen.

Litteratur-uppgifter:

*Winge 1927, 1932 finner att genen är dominant hos hanar. Genotyp ZeZe eller Zeze (=ZeWt) uttrycker randig fenotyp, medan zeze (= WtWt) saknar ränder. Honor uttrycker aldrig ränder, oavsett genotyp. = Könsbegränsad expression.
Orsak: Honor saknar de hormoner, som krävs för genuttryck.

* Kirpichnikow 1935: Teckning överensstämmande med Winge.

Guppy-genetik från A (abnormnis) till Z (zebrinus)

Sammanfattning

Grundfärgerna:	4 autosomala loci (7 grundfärger).		
A- B- G- R-	grå	.	
aa B- G- R-	albino	recessiv	
A- bb G- R-	blond (f d guld)	recessiv	Rosenthal 1950
Ze	zebrinus	bakkropp m svarta lodräta streck	dominant Winge 1927
		(Ze uttrycks endast hos hanar, men ärvs även av honor. Könsbegränsad expression, ej könsbunden nedärvning.)	

Heterokromosomala gener (= gener belägna på könskromosomerna).

Kan förekomma hos vilken grundfärg som helst, liksom 1/2- och 3/4-svart.

Könsbegränsad expression:

Autosomt (t.ex. zebrinus) eller X-bundet anlag som endast uttrycks hos hanar. Även om honan är homozygot, dvs har på båda X-kromosomerna, uttrycker hon ej genen. (Uttrycks vid hormonbehandling av honan. Se Lebistes nr 7, 1973, p 8.)

Könsbunden nedärvning:

Y-bundna = Finns endast hos hanar.
Kan ej uttryckas av hormonbehandlade honor.

Klichéverkan (X- o Y-bundna anlag)

= färgteckningarna adderas (som vid klichétryck).
Litteratur om klichéverkan: se under enkla gener.

Sulfureus-komplexet =	coccineus	+	vitellinus
Ruber-komplexet =	minutus	+	sanguineus
Magdeburg =	sulfureus	+	ruber



Grundfärgerna: autosomala

Färgteckningar: heterokromosomala = X/Y-bundna
(undantag zebrinus: autosomal)
oftast strikt Y-bundna,
några X / Y-bundna (crossing over),
strikt X-bundna.

Strikt Y-bundna:

T.ex. maculatus: Yma, X0 (fig 2).
(Således likgiltigt vilken hona, som användes vid korsningen,
stamen avlar rent oavsett honas genetiska bakgrund.)
Arvsgång: far -> son -> sonson.

Strikt X-bundna:

T.ex. lineatus (fig 17). (*OBS!Bild saknas! BE*)
En XLiXLi hona uttrycker ej egenskapen: könsbegränsad expression = hormonellt.

Möjliga P-kombinationer:
Honor: X0X0, XLiX0, XLiXLi
Hanar: X0Y0, XLiY0
Således 6 möjliga kombinationer.

Ex 1:

P: X0X0 x XLiY0
F1: XLiX0 x X0Y0
F2: XLiX0, X0X0, XLiY0, X0Y0
Arvsgång: far -> dotter -> dotterdotter, dotterson

Ex 2:

P: XLiX0 x X0Y0
= F1-korsningen ovan

Ex 3:

P: XLiXLi x X0Y0
F1: XLiX0 x XLiY0
F2: XLiXLi, XLiX0, XLiY0, X0Y0

Ex 4:

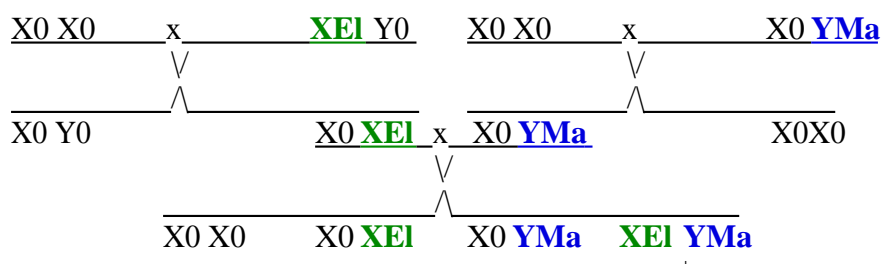
P: XLiX0 x XLiY0
F1: XLiXLi, XLiX0, XLiY0, X0Y0

Korsning av ett X-bundet locus x ett Y-bundet locus:
 P: **XLiX0** x **X0YMa**
 F1: **XLiX0**, X0X0, X0YMa **XLiYMa**

OBS! Ny typ med bägge egenskaperna.
 Avlar endast rent med XLiXLi-honor, man kan alltså ej korsa med systrarna.
 XLiXLi fås genom att korsa honom, XLiYMa, med XLiX0-systemen:
 XLiX0 x XLiYMa
XLiXLi, XLiX0, XLiYMa, X0YMa
 50% av dessa döttrar blir av den önskvärda typen.

Förener en Y-bunden och en X-bunden gen:

En maculatus-hane (X0YMa) + en elongatus-hane (XEIY0).



OBS! Ny kombination.
 Avlar endast rent med XEIXEI-honor (framställs enligt ovan).

Crossing over:

1.4% (se tavla X) av XEIYMa-hanarnas spermier kommer att ha korsat över: YMa,El

OBS! En X0YMa,El-hane kan ej fenotypiskt skiljas från en XEIYMa-hane, men de igenkänns på att de avlar rent med godtyckliga honor (t.ex. X0X0)!

Tillsätt ytterligare en X-bunden gen i stammen, tex vitellinus, XVi.

c/o-% = crossing over % för denna = 10%. (se tavla VI).

Efter crossing over: YMa,Vi, El-spermier.

Ma = maculatus korsar ej över till X.

Crossing over: Sker endast hos loci i könskromosomernas **pars neutralis** = Den del av Y, som har motsvarighet i X (Den könsneutrala delen).

Kort avstånd längs kromosomen = loci följs åt vid crossing over. (Tavla 5, 6, 10, 18, 19: crossing over sker hos > 10% av spermerna.)

Crossing over av XEI till YMa sker i 1.4% (tavla X) av spermerna

Crossing over av XEI till YMa,Vi sker i 14.3% (tavla X) av spermerna, alltså mer än till en YMa!

Autosomala gener:

gen	namn	verkan	dom/rec	auktor	
a	albino	inget melanin	recessiv	Haskins	1948
b	blond ("guld")	små melanoforer	recessiv	Goodrich	1944
g	gold ("brons")	stora melanoforer	recessiv	Goodrich	1944
r	blå	inget rött & gult	recessiv	Dzwillo	1959
bbgg	cream ("grädd")	få, små melanoforer	recessiv	Goodrich	1944
bbr	white ("vit")	inget svart, rött el gult	recessiv	Dzwillo	1959
abn	abnormis	förkortad ryggrad	recessiv	Kirpichnikow	1935
C	curvatus	krokig ryggrad (lordos)	dominant	Kirpichnikow	1935
cs	coecus	ögon defekta	recessiv	Kirpichnikow	1935
?	hunchback	krokig ryggrad	recessiv	Harrison	
sc	spine curved	krokig ryggrad			

**Litteraturhänvisningar samt hänvisning till sid- & bildnummer i
Frörups originalartikel:**

Strikt Y-bundna:

Gen	sid	Tvl #	Ref
1. Armatus	9-10	XIII	Kirpichnikow 1935
2. Aureus	11-12	XIV	Winge 1927, Natali & Natali 1931, Winge 1932, Kirpichnikow 1935
3. Ferrugineus	15-16	IV	Winge 1922 & 1927, Kirpichnikow 1935
4. Irideszens	13-14	III	Winge 1922 & 1927, Blacher 1928, Natali & Natali 1931, Kirpichnikow 1935, Dzwillo 1959
5. Maculatus	11-12	II	Schmidt 1920, Winge 1922 & 1927, Blacher 1928, Natali 1931, Kirpichnikow 1935, Goodrich et al 1947, Haskins 1948
6. Oculatus	9-10	I	Schmidt 1920, Winge 1927, Kirpichnikow 1935, Gallien 1946
7. Pauper (saknas!)	-	-	-
8. Sanguineus	15-16	VIII	Winge 1922 & 1927, Goodrich 1929, Kirpichnikow 1935
9. Variabilis (saknas!)	-	-	-

Y/X:

Gen	sid	Tvl #	Ref
1. Coccineus	9-10	V	Winge 1922 & 1927, Blacher 1927, Goodrich 1929, Natali & Natali 1931, Kirpichnikow 1935, Dzwillo 1959
2. Elongatus	11-12	X	Winge 1922 & 1927, Goodrich 1931, Natali & Natali 1931, Winge 1932, Kirpichnikow 1935, Dzwillo 1959
3. Flavus	5-6,23	XXXIII	Winge & Ditlevsen 1947, Dzwillo 1959
4. Minutus	13-14	VII	Winge 1922 & 1927, Goodrich 1929, Kirpichnikow 1935
5. Tigrinus	13-14	XIX	Winge 1927, Natali & Natali 1931, Winge 1932, Kirpichnikow 1935, Winge & Ditlevsen 1947
6. Vitellinus	11-12	VI	Winge 1922 & 1927, Blacher 1927, Goodrich 1929, Natali & Natali 1931, Kirpichnikow 1935

Strikt X-bundna:

Gen	sid	Tvl #	Ref
1. Nigrocaudatus	7,25	XXXIV	Nybellin 1947, Haskins et al 1970
2. Nigrocaudatus-II	9,21	XXXV	Dzwillo 1959 & 1962

Autosomala:

Gen	sid	Tvl #	Ref
1. Abnormis	9-10,27	XXIX	Kirpichnikow 1935
2. Spine Curved	11-12,19	XXXVI	Rosenthal 1950
3. Zebrinus 15-16		XIII	Winge 1927 & 1932, Kirpichnikow 1935

GUPPY-GENETIK FRÅN A - Z

Källor och referenser.

Käll-översikt:

Lebistes	p	tavla / bild	gen	gentyp (inom parentes är ännu ej färdigundersökta)
1973-2	5-8	-	(text)	-
	9	I	oculatus	Y6
	11	II	maculatus	Y5
	13	III	iridescens	Y4
	15	IV	ferrugineus	Y3
1973-3	9	V	coccineus	YX1
	11	VI	vitellinus	YX6
	13	VII	minutus	YX4
	15	VIII	sanguineus	Y8
	17-20	-	(text)	-
1973-4	9-10	IX	(kliché-verkan)	-
	11	X	elongatus	YX2
	13	XI	(kromosom-map)	-
	15	XII	zebrinus	auto3
1973-5	5-8	-	(text)	-
	9	XIII	armatus	Y1
	11	XIV	aureus	Y2
	13	XV	cinnamoneus	-*
	15	XVI	pauper	(Y7-ej färdig!)*
1973-6	9	XVII	lineatus	-*
	11	XVII	luteus	-*
	13	XIX	tigrinus	YX5
	15	XX	variabilis	(Y9-ej färdig!)*
	17-20	-	(text)	-
1973-7	9	XXI	bimaculatus	-*
	11	XXII	bipunctatus	-*
	13	XXIII	reticulatus	-*
	15	XXIV	purpureus	-*
	17-20	-	(text)	-
1974-1	9	XXV	lutescens	-*
	11	XXVI	trimaculatus	-*
	13	XXVII	viridis	-*
	15	XXVIII	caudomaculatus	-*
	17-18	-	(text)	-
1974-2	9	XXIX	abnormis	auto1
	11	XXX	coecus	-
	13	XXXI	curvatus	-*
	15	XXXII	solaris	-*
	17-20	-	(text)	-
1974-3	10-14	-	(text)	-
1974-4	5	XXXIII	flavus	YX3
	7	XXXIV	nigrocaudatus	X1
	9	XXXV	nigrocaudatus II	X2
	11	XXXVI	spine curved	auto2
	13-15	-	(text: avslutningsord)	-

34 gener (36 "tavlor", varav 2 är kliché-verkan resp kromosom-map).

* Dessa tavlor saknas /BE

Gener, alfabetiskt ordnade:

Lebistes	p	tavla / bild	gen	gentyp (inom parentes är ännu ej färdigundersökta)
1974-2	9	XXIX	abnormis	auto1
1973-5	9	XII	armatus	Y1
1973-5	11	XIV	aureus	Y2
1973-7	9	XXI	bimaculatus*	Y
1973-7	11	XXII	bipunctatus*	Y
1974-1	15	XXVIII	caudomaculatus*	X
1973-5	13	XV	cinnamoneus*	Y (X?)
1974-2	11	XXX	coecus*	auto
1973-3	9	V	coccineus	YX1
1974-2	13	XXXI	curvatus*	auto
1973-4	11	X	elongatus	YX2
1973-2	15	IV	ferrugineus	Y3
1974-4	5	XXXIII	flavus	YX3
1973-2	13	III	iridescens	Y4
1973-6	9	XVII	lineatus*	X (Y?)
1973-6	11	XVII	luteus*	YX
1974-1	9	XXV	lutescens*	YX
1973-2	11	II	maculatus	Y5
1973-3	13	VII	minutus	YX4
1974-4	7	XXXIV	nigrocaudatus	X1
1974-4	9	XXXV	nigrocaudatus II	X2
1973-2	9	I	oculatus	Y6
1973-5	15	XVI	pauper*	Y7
1973-7	15	XXIV	purpureus*	YX
1973-7	13	XXIII	reticulatus*	Y
1973-3	15	VIII	sanguineus	Y8
1974-2	15	XXXII	solaris*	YX
1974-4	11	XXXVI	spine curved	auto2
1974-1	11	XXVI	trimaculatus*	Y
1973-6	13	XIX	tigrinus	YX5
1973-6	15	XX	variabilis*	Y9
1974-1	13	XXVII	viridis*	Y
1973-3	11	VI	vitellinus	YX6
1973-4	15	XII	zebrinus	auto3

Summa 34 st (20 st klara).

* Dessa tavlor saknas /BE

Litteratur:

- 1) Blacher 1927: Trudy Laboratorij Eksperimentalnoi Biologii Moskovskogo Zooparka = Transactions of the Laboratory of Experimental Biology of the Zoopark of Moscow, Vol 3.
- 2) Blacher 1928: Trudy Laboratorij Eksperimentalnoi Biologii Moskovskogo Zooparka = Transactions of the Laboratory of Experimental Biology of the Zoopark of Moscow, Vol 4.
- 3) Dzwillo 1959: Mitteilungen aus dem Hamburgerischen Zoologischen Museum & Insitut, Hambg, Vol 57.
- 4) Dzwillo 1962: Biologisches Zentralblatt, Leipzig, Vol 81/No 5.
- 5) Gallien 1946: Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances de l'Academie des Science, Paris, Vol222/No 26.
- 6) Goodrich 1929: The Quarterly Review of Biology, Baltimore, Vol 4/No1.
- 7) Goodrich, Hine & Leshner 1947: Genetics, Vol 32.
- 8) Haskins & Haskins 1948: Heredity, London, Vol 2/No 2.
- 9) Haskins et al 1970: Heredity, London, Vol 25/No 4.
- 10) Kirpichnikow 1935: Biologiseskij Zurnal = Journal de Biologie, Moskva, Vol 4/No 1
- 11) Natali & Natali 1931: Zurnal Eksperimentalnoi Biologii = Journal de Biologie Experimentale, Moskva, Vol 7/No 1
- 12) Nybellin 1947: Zoologiska Bidrag från Uppsala, Stockholm, Vol 25.
- 13) Rosentahl 1950: The Journal of Heredity, Washington, Vol 41/No 8.
- 14) Schmidt 1920: Comptes Rendus des Travaux du Laboratoire Carlsberg, Copenhag., Vol 14/No 8.
- 15) Winge 1922: Comptes Rendus des Travaux du Laboratoire Carlsberg, Copenhag., Vol 14/No 18.
- 16) Winge 1927: Journal of Genetics, Cambridge, Vol 18/No 1
- 17) Winge 1932: Proceedings of the Sixth International Congress of Genetics, USA, Vol 1.
- 18) Winge & Ditlevsen 1947: Heredity, London, Vol 1/No 1.