

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
«ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ ОЗЁРНОГО И РЕЧНОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА»
(ФГБНУ «ГосНИОРХ»)

ГЕНЕТИКА, СЕЛЕКЦИЯ, ГИБРИДИЗАЦИЯ, ПЛЕМЕННОЕ ДЕЛО И ВОСПРОИЗВОДСТВО РЫБ

Материалы Международной конференции, посвященной памяти
профессора, доктора биологических наук Валентина Сергеевича Кирпичникова

Санкт-Петербург, 2013

- **ЭКСПРЕССИЯ ГЕТЕРОЗИСА В СКРЕЩИВАНИЯХ МЕЖДУ ВЕНГЕРСКИМИ И ИЗРАИЛЬСКОЙ ЛИНИЯМИ КАРПА И ПОИСК ГЕНЕТИЧЕСКОГО РЕШЕНИЯ ПРОБЛЕМЫ КHV–ЗАБОЛЕВАНИЯ**

Т. ЗАК¹, А. ПЕРЕЛБЕРГ¹, А. МИЛШТЕЙН², И. МАГЕН¹

¹ Ministry of Agriculture and Rural Development, Fish and Aquaculture Research Station, Dor, Israel

² Agriculture Research Organization, Fish and Aquaculture Research Station, Dor, Israel

Израиль одним из первых пострадал от вспышки кои герпес-вируса (КHV) весной 1998 г., когда началась массовая гибель карпа в рыбоводных хозяйствах прибрежных районов страны. Вместе с ветеринарными мерами борьбы с заболеванием, такими как синхронизация болезни, после определения возбудителя и вакцинации рыб (Perelberg et al., 2003) были начаты поиски генетического решения проблемы (Shapira et al., 2005; Zak et al., 2007). Прежде всего мы попытались воспользоваться гетерозисом за счет скрещивания местной популяции карпа с амурским сазаном *Cyprinus carpio haematopterus*, предполагая, что в дикой популяции, возможно, существуют какие-то механизмы защиты от нового заболевания (Кирпичников, 1958, 1962, 1967, 1981).

В 1999 г. было осуществлено скрещивание местных линий карпа с амурским сазаном, сперма которого была доставлена из Чехии. Гибриды показали высокий темп роста и 60%-ную устойчивость к вирусу, однако это преимущество не позволяло полностью отказаться от дорогостоящих ветеринарных мероприятий, что вместе со снижением цен на чешуйчатого карпа оказалось убыточным для рыбоводов. Возвратные скрещивания с карпом привели к предсказуемой (Andriyasheva, 1971) потере преимуществ гибрида в выживаемости, обусловленных гетерозисом.

1999 год - межродовое скрещивание между карпом и золотым карасем – Кометой. Гибриды *C. c. carpio* x *Carassius auratus* оказались на 100% устойчивыми к вирусу, превосходили сеголеток карпа по выживаемости, продуктивности и темпу роста, но значительно снижали темп роста на втором году жизни. Кормовые затраты на выращивание чешуйчатого гибрида были высокими, а закупочные цены очень низкими, и выращивание этих рыб не окупалось экономически.

Среди карпо-карасевых гибридов удалось найти 2 фертильные самки, что позволило нам в 2001 г. заложить гиногенетическую линию карпо-карася и получить аллотриплоидных возвратных гибридов с карпом, с 2 наборами хромосом карпа и одним набором хромосом карася. У гибридов сохранилась 100%-ная устойчивость к вирусу, они показали высокую выживаемость на всех стадиях развития, высокую продуктивность (18 т/га) и темп роста на первом году жизни (средняя масса сеголеток составила 165 г при плотности по вылову 109 000 шт/га. Однако рыбоводы Израиля, потерпевшие большие убытки при выращивании чешуйчатых карпов в предыдущие годы, не проявили интереса к аллотриплоиду, и эта тема не получила дальнейшего развития.

Поскольку темп эволюции вируса значительно выше темпа селекции карпа, Министерством сельского хозяйства Израиля было принято стратегическое решение не заниматься селекцией, а использовать в дальнейших поисках уже известные селекционные линии. Поэтому весной 2002 г. из Венгрии (институт Szarvas) были доставлены годовики 2 линий карпа Szarvas-22 и Dinneys. После годового карантина рыбы были высажены в земляные пруды, и в марте 2004 г. было начато их тестирование на устойчивость к вирусу.

Целью настоящего исследования являлась проверка чувствительности венгерских линий и их гибридов с израильским карпом к KHV и оценка возможности использования новых гибридов в рыбоводстве Израиля.

Материалы и методы

Экспериментальные линии карпа. Материалом исследования явились 2 венгерские линии карпа Szarvas-22 и Dinneys и их гибриды с израильской линией Дор-70 в сравнении с израильским двухлинейным промышленным гибридом.

Szarvas-22 (22) - венгерская линия карпа, результат жесткой индивидуальной селекции трех гиногенетических потомств, с последующим получением трехлинейного гибрида. Прошла отбор по качественным признакам. Характеризуется высокой плодовитостью и хорошим экстерьером (Bacos and Gorda, 2001) .

Dinneys (D) – венгерская линия карпа, результат трехлинейного скрещивания 2 местных линий с югославской линией Nasic, последующим массовым отбором по темпу роста и экстерьеру, получением гиногенетических гибридов и их дальнейшей селекцией. Характеризуется высоким темпом роста (Bacos and Gorda, 2001).

Дор-70 (W) – умеренно инбредная линия карпа европейского происхождения, селекция которой на станции Дор (Израиль) была направлена на высокий темп роста в условиях израильского климата. Линия обладает хорошей комбинационной способностью и высокой продуктивностью потомств в скрещиваниях (Wohlfarth et al., 1980) .

Nasic x Dor-70 (N x W) - израильский двухлинейный промышленный гибрид. Инбредная линия Nasic, импортированная из Югославии в 1970 г., имеет низкий темп роста и выживаемость, но обладает высокоспинным экстерьером и высокой плодовитостью. Скрещивание Nasic x Dor-70 дает сильные потомства, приспособленные к интенсивной технологии выращивания в сложных климатических условиях Израиля.

Постановка скрещиваний и подращивание потомств. Постановка необходимых для исследования скрещиваний была осуществлена 14.03.2004 на станции Дор (табл. 1). Икра от самок была получена посредством инъекирования им калиброванного экстракта гипофиза карпа (Yaron et al., 1984). Самцы стимулировались синтетическим препаратом "Дагин", содержащим GnRH.

Для постановки скрещиваний икра, полученная от самок одной линии, была объединена в одинаковой пропорции, и небольшая порция смеси осеменялась спермой каждого самца отдельно, после чего помещалась в общий для данного скрещивания аппарат для обесклеивания и инкубации. Реципрокные скрещивания инкубировались в разных аппаратах. В каждом скрещивании участвовало по меньшей мере 10 производителей. На данном этапе было поставлено 8 скрещиваний, включая реципрокные.

Таблица 1

Схема скрещиваний карпа, использованных в исследовании

Генетическая группа	♀♀	♂♂	Пояснения
Дор-70 (W)	W	W	израильская чистая линия
Szarvas-22 (22)	22	22	венгерская чистая линия
Dinneys (D)	D	D	венгерская чистая линия
Szarvas-22 x Дор-70 (22xW)	D	W	венгеро-израильский реципрокный гибрид
Дор-70 x Szarvas-22 (Wx22)	W	D	
Dinneys x Дор-70 (DxW)	D	W	венгеро-израильский реципрокный гибрид
Дор-70 x Dinneys (WxD)	W	D	
Nasic x Дор-70 (N x W)	N	W	израильский промышленный гибрид

21.03.04 4-дневные личинки карпа были зарыблены в 6 земляных прудов площадью 350 м². Каждая генетическая группа была зарыблена в отдельный пруд в количестве 26 тыс. личинок; реципрокные гибриды выращивались совместно в соотношении 1 : 1. Когда молодь достигла массы 10 г, рыб перевели в контролируемые условия для проверки их чувствительности к KHV и вакцинации.

Чувствительность к KHV и прививка вакцины ослабленного вируса. Чувствительность к KHV определялась выживаемостью экспериментальных рыб (6 генетических групп по 50 рыб в каждой) при совместном их содержании с искусственно зараженной рыбой (5 шт.). Каждая генетическая группа проверялась отдельно при независимом водоснабжении. Длительность проверки составляла 21 день с начала гибели искусственно зараженных рыб. Подтверждением гибели от вируса служило наличие ДНК вируса в органах погибших экспериментальных рыб, определяемое анализом PCR. Вакцинация рыб проводилась посредством индивидуального инъецирования ослабленной культуры вируса (Kovax Ltd.) 500 карпам из каждой генетической группы. Через 30 дней после прививки, в течение которых карпы содержались при температуре 23° С, эффективность вакцинации вновь проверялась в контакте с зараженными диким вирусом рыбами. Каждая генетическая группа тестировалась трижды, по 50 рыб в каждой повторности.

Привитые карпы содержались в искусственных условиях дополнительно в течение месяца для выравнивания разницы в весе между скрещиваниями, после чего были помечены групповыми метками и 20 сентября высажены в пруды на совместное выращивание.

Оценка темпа роста рыб по результатам совместного выращивания. Выращивание проводилось в модельных прудах площадью 350 м² в 3 повторностях. В каждый из прудов было зарыблено по 50 карпов из каждой генетической группы, т.е. 300 рыб. Средняя масса рыб перед зарыблением определялась индивидуальным взвешиванием 50 экз. из каждой генетической группы. Первое время рыбы получали корм по поедаемости, а с конца ноября - из расчета 1% от биомассы пруда.

7 апреля 2005 г. пруды были спущены, рыбы выловлены, разобраны по меткам, подсчитаны и пересажены в точно такие же пруды для дальнейшего выращивания. В течение лета корм вновь задавался по поедаемости, ежемесячно проводились контрольные взвешивания карпов. 17 июля 2005 г. пруды были спущены, рыбы выловлены, разобраны по меткам, учтены и взвешены.

Статистический анализ. Достоверность различий в выживаемости генетических групп рыб после их экспериментального инфицирования оценивалась по критерию хи-квадрат (Paroulis, 1990). Показатели выращивания карпов были статистически обработаны с помощью одномерного дисперсионного анализа (ANOVA) с последующим использованием функции множественного сравнения средних арифметических разных выборок. Поскольку при зарыблении рыбы из различных генетических групп сильно отличалась по массе, при статистической обработке был использован поправочный коэффициент: $b = 4,54 - 0,113X' + 0,00671Y'$,

где b – прогнозируемый поправочный коэффициент, X' – начальная средняя масса для всей тестируемой популяции рыб,

Y' – фактический прирост массы (Wohlfarth, Milstein, 1987).

Исправленный прирост Y вычисляется как $Y = Y' - b(X_i - X')$, где X_i – начальная средняя масса i -той генетической группы (Wohlfarth et al., 1983).

Результаты и обсуждение

Известно, что выживаемость рыб в прудах определяется как качеством личинок, зависящим от качества полученных половых продуктов, степени инбридинга и др., так и многими экологическими факторами, такими как кормность водоема, наличие хищных насекомых и пр. (Kirpichnikov, 1961; Hulata et al., 1976; Nopher, 1978; Залепухин, 2007). Различная выживаемость скрещиваний на ранних стадиях выращивания привела к значительной неоднородности в стартовой массе испытуемых групп к моменту теста на чувствительность к вирусу и оценке темпа роста.

Чувствительность испытуемых потомств к KHV и ослабленной вакцине. Все испытуемые генетические группы показали высокую чувствительность к инфицированию KHV при совместном содержании с зараженными рыбами. Выживаемость большинства «интактных» (не знакомых с вирусом) скрещиваний не превысила 10%, за исключением линии Дор-70, преимущество которой связано, по-видимому, с более высокой массой тела во время испытания (табл. 2), поскольку известно, что резистентность к вирусу находится в положительной корреляции с массой тела рыб (Perelberg et al., 2005).

Раньше других достигли эффективной для прививки средней массы 10 г Дор-70, Dinneys x Дор-70 и Szarvas-22. В то время как две первые генетические группы адекватно реагировали на прививку после вакцинации дозой 100 pfu на рыбу, чистая линия Szarvas-22 продемонстрировала неожиданные реакции: экзофтальм и массивную 50%-ную смертность. Поэтому 500 других рыб линии Szarvas-22 и оставшиеся генетические группы были привиты половинной дозой - 50 pfu на рыбу.

Проверка рыб на чувствительность к действию «дикого» вируса после вакцинации показала преимущество в выживании межлинейных гибридов в сравнении с чистыми линиями, причем наиболее чувствительными оказались обе венгерские линии, но в большей степени Szarvas-22 (см. табл. 2).

Таким образом, в настоящем эксперименте не удалось найти весомых различий по устойчивости испытуемых генетических групп карпа к вирусу.

Оценка темпа роста рыб по результатам совместного выращивания. Темп роста рыб оценивался за осенне-зимний (20.09.04–7.04.05; табл. 3), летний (7.04.05–17.07.05) и полный периоды выращивания (табл. 4).

Таблица 2

Результаты тестирования рыб при совместном содержании с инфицированными рыбами до и после прививки

Генетическая группа	Средняя масса рыб, г	Выживаемость «интактных» рыб, %	Выживаемость привитых рыб, %
Дор-70 (W)*	22	20 a	89 c
Szarvas-22 (22)	12	10 ab	68 e
Dinneys (D)	15	4 b	79 d
Szarvas-22 x Дор-70	15	4 b	93 b
Dinneys x Дор-70 (DxW) *	12	2 b	97 a
Nasic x Дор-70 (NxW)	14	6 b	97 a
Достоверность различий		p<0.05 (n = 50)	p<0.001 (n = 500)

*Вакцинация 100 pfu ослабленного вируса на рыбу; остальные группы рыб вакцинированы дозой 50 pfu.

Таблица 3

Показатели роста рыб в осенне-зимний период (20.09.04–07.04.05)

Генетическая группа	Средняя масса рыб осенью, г	Средняя масса рыб весной, г	Исправленный прирост, г	Выживаемость рыб, %
Дор-70 (W)	50,4 ± 13,1	434 ± 27	347bc	85a
Szarvas-22 (22)	43,4 ± 13,3	419 ± 16	358b	91a
Dinneys (D)	37,8 ± 10,2	335 ± 23	292c	85a
Szarvas-22 x Дор-70	32,2 ± 10,0	443 ± 34	423a	95a
Dinneys x Дор-70	31,9 ± 9,1	458 ± 39	441a	87a
Nasic x Дор-70	27,2 ± 6,7	328 ± 21	328bc	92a
Средний показатель	37,1 ± 13,1	402 ± 54		89,2a
Достоверность			p< 0,0004	p>0,09

Общие результаты выращивания рыб в прудах (20.09.04-17.07.05)

Генетическая группа	Стартовая средняя масса, г	Финальная средняя масса, г	Исправленный прирост (Y), г	Выживаемость рыб, г
Дор-70	50,4 ± 13,1	1078 ± 35	928d	77b
Szarvas-22	43,4 ± 13,3	1057 ± 34	966d	79b
Dinneys	37,8 ± 10,2	983 ± 46	940d	66c
22 x Дор-70	32,2 ± 10,0	1194 ± 44	1321a	81ab
D x Дор-70	31,9 ± 9,1	1314 ± 91	1321a	81ab
N x Дор-70	27,2 ± 6,7	1038 ± 36	1085c	91a
Средний показатель	37,1 ± 13,1	1111 ± 114	1074	80
Значимость различий			P<0,0001	P<0,007

Выживаемость всех генетических групп за осенне-зимний период составила приблизительно 90%, и значимых различий между скрещиваниями по этому показателю не было. Лучший средний прирост показали оба гибрида между венгерскими и израильской линиями. Среди чистых линий худшей по темпу роста оказалась линия Dinneys, а две другие чистые линии не отличались значимо ни друг от друга, ни от израильского промышленного гибрида. Последний, имевший самую низкую стартовую массу осенью, опередил по приросту линию Dinneys.

Летний период выращивания длился 102 дня. Средний прирост биомассы в прудах за это время составил 154-178 кг, или 4,4-5,0 т в пересчете на 1 га. Общая рыбопродуктивность к моменту окончательного облова колебалась в пределах 7,4–8,1 т/га.

Лучшими по выживаемости за весь период выращивания были гибриды Szarvas-22 x Дор-70 и Nasic x Дор-70, самая низкая выживаемость оказалась у чистой линии Dinneys. К концу всего периода выращивания отставание чистых линий от межлинейных гибридов по приросту усилилось, явными стали различия между темпом роста гибридных форм. Самый высокий прирост продемонстрировал межлинейный гибрид Dinneys x Дор-70, на втором месте по этому показателю оказался Szarvas-22 x Дор-70, а израильский промышленный гибрид обогнал по летнему приросту все чистые линии, несмотря на значительное отставание от них по стартовому весу (см. табл. 4).

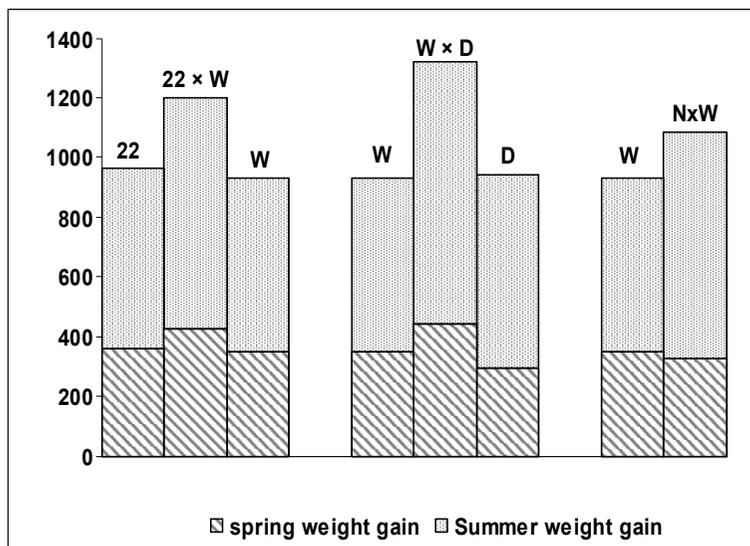
При расчете дневного прироста рыб за летний период использовалась разница между скорректированным приростом за весь период выращивания и исправленным приростом, полученным по результатам весенней бонитировки, отнесенная к периоду летнего выращивания – 102 дням. Значимость различий между генетическими группами была на уровне $p < 0,001$. Самый высокий дневной темп роста продемонстрировал венгерско-израильский гибрид Dinneys x Дор-70, различия между двумя другими межлинейными гибридами не были значимы, и хотя по абсолютным значениям Szarvas-22 x Дор-70 показал лучший темп роста, летний потенциал роста израильского промышленного гибрида, по-видимому, выше, поскольку стартовая его масса была на четверть ниже, чем у Szarvas-22 x Дор-70. Оцененный по исправленным данным прироста SGR выводит израильский гибрид на первое место по темпу роста летом (табл. 5).

Таблица 5

Показатели летнего прироста рыб (07.04.05-17.07.05)

Генетическая группа	Исправленный летний прирост, г	Исправленный SGR, %	Расчетный дневной прирост, г/день			
			Пруд 1	Пруд 2	Пруд 3	Среднее
Дор-70	648d	0,884d	5,8	5,7	5,6	5,7 d
Szarvas-22	609cd	0,906d	5,8	6,0	6,2	6,0cd
Dinneys	648c	1,068ab	6,6	6,3	6,2	6,3c
22 x Дор-70	776b	0,978c	7,6	7,7	7,5	7,6b
D x Дор-70	880a	1,033bc	8,3	8,5	9,0	8,6a
N x Дор-70	757b	1,119a	7,2	7,7	7,4	7,4b
Средняя по пруду	$p < 0,0001$	$p < 0,0001$	6,4	6,9	6,5	$p < 0,001$

Анализ прироста межлинейных гибридов относительно их общего родителя израильской линии Дор-70 (табл. 6, см. рисунок) показал самое высокое проявление гетерозиса у гибрида Dinneys x Дор-70 (43%), на второй позиции оказался Szarvas-22 x Дор-70 (29%), а превышение по массе израильского коммерческого гибрида составило 17%, что соответствует многолетним данным Г. Вольфарта, который указывал, что гетерозис в скрещивании Nasic x Дор-70 по отношению к лучшей родительской линии обычно выражался в 12-18% (Wohlfarth, 1993). Преимущество венгеро-израильских гибридов по массе складывалось как в холодный, так и в теплый периоды выращивания, в то время как израильский коммерческий гибрид показал опережающий темп роста именно летом.



Проявление гетерозиса у гибридов относительно родительских линий

по направлению вверх вплоть до частичной редукции. Любопытно, что при весенней пересадке, когда практически все рыбы были осмотрены, никаких отклонений у них не было замечено. Появление таких отклонений в развитии, вместе с низкой выживаемостью этих линий летом (см. табл. 4), позволяет предположить у них пониженную стойкость ферментов к высокой температуре, резкий подъем которой (до 35° C) наблюдался в начале июля. В.С. Кирпичников (1987) вслед за Лернером (Lerner, 1954) называет таких рыб фенодевиантами и указывает, что их возникновение чаще всего является следствием нарушения гомеостаза, связанного с инбридингом, а степень проявления аномалий зависит от условий выращивания, в том числе от температуры.

В настоящее время известно, что на изменение температуры организм рыб отвечает синтезом изоформ ферментов или изменением функциональных свойств ферментов без изменения их изоформ (Озернюк, 2003). Логично предположить, что в процессе формирования венгерских линий карпов (в филогенезе) температур выше 30° не было. Не встретились такие температуры и в онтогенезе подопытных рыб на первом году выращивания, так как карпы были изъят из прудов в июне, а возвращены в них лишь в конце сентября. Поэтому при резком повышении температуры в июле 2005 г. ферментативная система венгерских чистых линий не была готова к адекватному высокой израильской температуре ответу, так как перестройка адаптивных механизмов требует определенного времени (Van Dijk et al., 1999; Смирнова и др., 2002).

Сравнение посезонного прироста венгеро-израильских гибридов относительно местного коммерческого гибрида (см. табл. 6) показало, что преимущество двух первых сложилось в основном в зимний период, а в летний сезон снизилось. В общей сложности к концу выращивания преимущество Szarvas-22 x Дор-70 составило 10%, а Dinnyes x Дор-70 – 22%.

Результаты выращивания чистых линий не выявили явного преимущества какой-либо из них, тем не менее тревогу вызвало наличие уродств, обнаруженных при окончательном облове у большинства карпов, представляющих венгерские чистые линии. Уродства выражались в искривлении рыла и деформации жаберных крышек. Степень деформации различалась у разных экземпляров и начиналась, по-видимому, с расслоения жаберной крышки, скручивания ее

**Посезонный прирост межлинейных гибридов, выраженный в процентах к приростам общего родителя Дор-70 (W)
и израильского промышленного гибрида (N x W)**

Пруд	Межлинейный гибрид	Относительно Дор-70, %			Относительно N x W, %		
		зима	лето	всего	зима	лето	всего
1	22 x Дор-70	114	131	125	127	106	112
	D x Дор-70	116	143	133	130	116	120
	N x Дор-70	89	124	111	100	100	100
2	22 x Дор-70	124	134	130	138	100	111
	D x Дор-70	125	150	140	139	111	119
	N x Дор-70	90	135	117	100	100	100
3	22 x Дор-70	129	135	133	121	102	108
	D x Дор-70	142	162	155	133	122	126
	N x Дор-70	106	132	123	100	100	100
Среднее	22 x Дор-70	122	134	129	129	103	110
	D x Дор-70	127	152	143	134	116	122
	N x Дор-70	95	130	117	100	100	100

У венгеро-израильских гибридов, вероятно, проявление гетерозиса связано с благоприятной комбинацией родительских аллелей, позволивших расширить адаптивные рамки популяции.

Таким образом, ряд исследований, проведенных на станции Дор и посвященных поиску генетического способа борьбы с KHV, позволяет нам заявить, что видоспецифичность вируса почти не оставляет надежды найти устойчивые к KHV линии и скрещивания среди известных селекционных достижений. Решение проблемы, по-видимому, следует искать в межвидовых скрещиваниях или в использовании методов молекулярной генетики.

ЛИТЕРАТУРА

- *Залепухин В.В.* "Технологическая составляющая" эндогенной разнокачественности при искусственном разведении карповых рыб. – Ихтиол. исследования на внутренних водоемах: Материалы конф. Саранск, 2007: 52-53.
- *Кирпичников В.С.* Степень гетерогенности популяций сазана и гибридов сазана с карпом. - ДАН СССР, 1958, 121 (4): 716-719.
- *Кирпичников В.С.* Гибридизация карпа с сазаном. - В кн.: Труды 2-го пленума Комиссии по рыбохозяйственному исследованию западной части Тихого океана. М., 1962: 162-169.
- *Кирпичников В.С.* Общая теория гетерозиса. 1. Генетические механизмы гетерозиса. - Генетика, 1967, 3(2): 167-180.
- *Кирпичников В.С.* Возникновение и поддержание биохимического полиморфизма в популяциях животных и растений. - В кн.: Вопросы общей генетики. Труды 14-го Междунар. генетического конгресса. М., 1981: 18-27.
- *Кирпичников В.С.* Генетика и селекция рыб. Л., Наука, 1987: 520 с.
- *Озернюк Н.Д.* Температурные границы жизни. - Природа, 2003, 2: 56-62.
- *Смирнова Ю.А., Зиновьева Р.Д., Озернюк Н.Д.* Влияние температурной акклимации на экспрессию гена, кодирующего лактатдегидрогеназу-A₄ из скелетных мышц вьюна. - Изв. РАН, серия биол., 2002, 29(3): 207-211.
- *Andriyasheva M.A.* Commercial hybridization and heterosis in fish culture. - In: Rep. FAO/UNDP (TA). Rome, 1971, No 2926: 248-262.
- *Bacos J. and Gorda S,* Genetic resources of common carp at the Fish Culture Research Institute, Szarvas, Hungary, FAO, 2001: 106 p.
- *Hepher B.* Ecological aspects of warm-water fish pond management. - In: Ecology of Freshwater Fish Production. Blackwell Sci. Publ., Oxford, 1978: 447-468.
- *Hulata G., Moav R. and Wohlfarth G.* The effect of maternal age, relative hatching time and density of stocking on growth rate of fry in the European and Chinese races of common carp. - J. Fish Biol., 1976, 9: 499-513.
- *Kirpichnikov V.S,* Die genetischen methoden der selektion in der karpfenzucht. Ztsch. Fisch., 1961, 10 (1-3): 137-163.
- *Lerner I.M.* Genetic Homeostasis. Edinburgh, 1954: 134 p.
- *Papoulis A.* Probability and Statistics. Prentice Hall, 1990.
- *Perelberg A., Smirnov M., Hutoran M., Diamant A., Bejerano Y. and Kotler M.* Epidemiological description of a new viral disease afflicting cultured *Cyprinus carpio* in Israel. - Isr. J. Aquac. - Bamidgeh, 2003, 55 (1): 5-12.
- *Perelberg A., Ronen A., Hutoran M., Smith Y. and Kotler M.* Protection of cultured *Cyprinus carpio* against a lethal viral disease by an attenuated virus vaccine. - Vaccine, 2005, 23: 3396-3403.
- *Shapira Y., Magen Y., Zak T., Kotler M., Hulata G. and Levavi-Sivan B.* Differential resistance to koi herpes virus (KHV)/ carp interstitial nephritis and gill necrosis virus (CNGV) among common carp (*Cyprinus carpio* L.) strains and crossbreds. – Aquaculture, 2005, 245: 1-11.
- *Van Dijk P.L. M., Tesch C., Hardewig I., Prtner H.O.* Physiological disturbances at critically high temperatures: a comparison between stothermal Antarctic and eurythermal temperate eelpouts (Zoarcidae). - Journal of experimental biology, 1999, 202: 3611-3621.
- *Wohlfarth G.W.* Heterosis for growth rate in common carp. - Aquaculture, 1993, 113: 31-46.

- *Wohlfarth G.W., Lahman M., Hulata G. and Moav R.* The story of “Dor-70”, a selected strain of the Israeli common carp. - *Bamidgeh*, 1980, 32: 3-5.
- *Wohlfarth G.W., Moav R. and Hulata G.* A genotype-environment interaction for growth rate in the common carp, growing in intensively manured ponds. - *Aquaculture*, 1983, 33: 187-195.
- *Wohlfarth G.W., Milstein A.* Predicting correction factors for differences in initial weight among genetic groups of common carp in communal testing. - *Aquaculture*, 1987, 60: 13-25.
- *Yaron Z., Bogomolnaya Y. and Levavi B.* A calibrated carp pituitary extract as a spawning-inducing agent. - In: *Research on Aquaculture, Spec. Publ. 8. Eur. Maric. Soc., Bredene*, 1984: 151-168.
- *Zak T., Perelberg A., Magen I., Milstein A. and Joseph D.* Heterosis expression in growth rate of Hungarian-Israeli common carp crossbreds and an evaluation of their sensibility to KHV disease. - *Isr. J. Aquac. Bamidgeh*, 2007, 59 (2): 63-72.