

УДК 639.371.5

Тюрин В.В.¹, Абрамчук А.В.², Ганченко М.В.³

1 – д-р биол. наук, профессор кафедры генетики, микробиологии и биохимии ФГБОУ ВО «Кубанский государственный университет», 2 – канд. с.-х. наук, заведующий кафедрой водных биоресурсов и аквакультуры ФГБОУ ВО «Кубанский государственный университет», 3 – канд. биол. наук, заместитель начальника развития рыбохозяйственного комплекса Министерства сельского хозяйства и перерабатывающей промышленности Краснодарского края

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА СЕМЕЙ БЕЛОГО ТОЛСТОЛОБИКА ПО УСТОЙЧИВОСТИ РЫБ К ГИПОКСИИ

Аннотация. В работе рассмотрены вопросы устойчивости к дефициту кислорода особей толстолобика белого (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.), одного из наиболее ценных и перспективных объектов прудовой поликультуры. По результатам исследования семей толстолобика белого (потомств от индивидуальных скрещиваний) установлены статистически достоверные межсемейные различия по устойчивости к дефициту кислорода и выявлена их связь со строением жаберного аппарата. Доля таких различий в общей изменчивости признака, установленная по результатам тестирования сеголетков, находится в интервале $0,03 \div 0,87$, что свидетельствует о необходимости для отбора генетической гетерогенности исходного материала. Однофакторный анализ опыта на двухлетках также выявил достоверные межсемейные различия.

В результате исследований предложен показатель, позволяющий прогнозировать отбор исходного материала по устойчивости. Так, высоконадёжным показателем, позволяющим прогнозировать устойчивость рыб к дефициту кислорода, является число жаберных лепестков на первой жаберной дуге, отнесенное к массе тела рыбы. Коэффициент корреляции этого показателя с устойчивостью достигает 0,98. Данный признак может быть использован при искусственном отборе на устойчивость к дефициту кислорода в рамках сиб-селекции.

Ключевые слова: толстолобик белый, семейная селекция, генетическая гетерогенность, устойчивость к дефициту кислорода, жаберный аппарат.

Abstract. The paper deals with the issues of resistance to oxygen deficiency of individuals of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.), one of the most valuable and promising objects of pond polyculture. According to the results of the study of silver carp families (offspring from individual crosses), statistically significant inter-family differences in resistance to oxygen deficiency were established and their relationship with the structure of the gill apparatus was revealed. The proportion of such differences in the total variability of the trait, established by the results of testing of fingerlings, is in the range of $0.03 \div 0.87$, which indicates the need for the selection of genetic heterogeneity of the source material. Univariate analysis of the experience on two-year-olds also revealed significant inter-family differences.

As a result of researches the indicator allowing to predict selection of initial material on stability is offered. Thus, a highly reliable indicator that allows to predict the resistance of fish to oxygen deficiency is the number of gill petals on the first gill arch, related to the body weight of the fish. The correlation coefficient of this indicator with stability reaches 0.98. This feature can be used in artificial selection for resistance to oxygen deficiency in the framework of sib-selection.

Key words: silver carp, family selection, genetic heterogeneity, resistance to oxygen deficiency, gill apparatus.

Введение. Процесс интенсификации в прудовом рыбоводстве предусматривает увеличение плотности посадки рыб. В результате органическая нагрузка на экосистему пруда значительно возрастает и нередко превышает ее предел способности к самоочищению, что приводит к понижению концентрации кислорода, а иногда и к замору [Романов, Федорченко, 1979]. В таких условиях преимущество получают рыбы, наиболее приспособленные к дефициту кислорода.

На сегодняшний день устойчивость рыб к дефициту кислорода изучена недостаточно. Несмотря на довольно большое количество работ, так или иначе касающихся вопросов определения параметров дыхания рыб и зависимости ряда показателей от кислородных условий, исследований обобщающего характера опубликовано крайне мало. Наиболее серьезной работой для пресноводных рыб представляется сводка Dudoroff P. и Schamway D. [1970].

Цель исследования. Установление уровня генетической гетерогенности исходного материала белого толстолобика по устойчивости к дефициту кислорода и строению жаберного аппарата. Оценка перспективности использования числа жаберных лепестков как сигнального признака устойчивости.

Материал и методы исследования. Материалом для исследования послужили выборки семей толстолобика белого (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.), полученные в результате индивидуальных скрещиваний производителей. Всего было изучено в возрасте сеголеток 10 семей: А2, А4, А5, В2, В3, В7, В8, С4, С9, С10 (буквой обозначена самка, цифрой – самец). В возрасте двухлеток – 5 семей: А2, А4, В3, В7, В8.

Для оценки устойчивости к недостатку кислорода сеголеток белого толстолобика использовали методику опытов с летальным исходом [Привольнев, 1964; Попов, Морозова, 1980]. Показатель устойчивости рыб – это время (минут) от начала эксперимента до остановки дыхательных движений

жаберных крышек. Общее количество тестированных по устойчивости сеголеток составило 135 особей.

Число жаберных лепестков просчитано у 44 экземпляров двухлеток семей А2, А4, В8. Метод подсчета основан на описании жаберного аппарата растительноядных рыб [Веригин, 1957; Виноградов, Ерохина, 1966]. Роль жаберных лепестков в дыхании рыб отражена в работах Pasztor V.M., Kleerkoper H. [1962] и Steen J.V., Kruyssen E. [1964].

Результаты и обсуждение. При однократном (такова методика эксперимента) тестировании особей сам факт генетического контроля признака мог реализоваться лишь в форме достоверных межсемейных различий. В связи с этим при статической обработке данных использована модель однофакторного дисперсного анализа [Лакин, 1990].

Сравнительная оценка меж – и внутрисемейной вариации представляла и самостоятельный интерес в плане определения методов отбора.

Результаты дисперсного анализа опыта на сеголетках приведены в таблице 1.

Таблица 1 – Дисперсионный анализ устойчивости сеголетков толстолобика белого различных семей к дефициту кислорода

Изменчивость	df	mS	F	σ^2	$P^{in}, \%$
Между семьями	9	70,9	2,82	9,0	26,0
Внутри семей	41	25,1		25,1	74,0

Примечание. Здесь и в последующих аналогичных таблицах обозначено: df – число степеней свободы, mS – средний квадрат, F – критерий Фишера, σ^2 – дисперсия, $P^{in}, \%$ – доля влияния фактора

Из таблицы видно, что в опыте на сеголетках устанавливаются статистически достоверные различия между семьями. Выявленной доле влияния фактора (26 %) не следует, по-видимому, придавать большого значения ввиду известной ненадежности точечных оценок P^{in} . Действительно, вычисленная соответствующими методами [Готов, Животовский, Хованов, Хромов-Борисов,

1982] 95%-ная интервальная оценка показывает значительную трансгрессию: $0,03 \div 0,87$.

В ситуации, когда генетический контроль устойчивости к дефициту кислорода очевиден, и доля генетической дисперсии, судя по интервальным оценкам, может быть значительной, уместно ставить вопрос о хотя бы самой общей характеристике генетической системе признака. В нашем случае для этой цели могли быть использованы некоторые приемы статистической генетики количественных признаков, в частности, дисперсионный анализ изменчивости в семьях полу – и полных сибсов. Известно [Рокицкий, 1974], что соотношение дисперсии по первому и второму в иерархии факторам в соответствующих дисперсионных комплексах позволяет судить об относительной значимости аддитивных и неаддитивных генных эффектов в системе контроля признака.

Результаты двухфакторного анализа опыта на сеголетках приведены в таблице 2.

Таблица 2 – Результаты иерархического дисперсионного анализа устойчивости сеголетков семей белого толстолобика к дефициту кислорода

Изменчивость	df	mS	F	σ^2	P ⁱⁿ , %
Общая	50			37,3	100,0
Между самками	2	16,5	0,18	0,0	0,0
Между семьями	7	90,3	3,70*	12,9	34,0
Остаточная	41	24,4		24,4	66,0

Из таблицы 2 видно, что ведущая роль в определении устойчивости принадлежит неаддитивным генным эффектам (доминирование и эпистаз). В селекционном плане это означает бесперспективность массового отбора и целесообразность семейной селекции.

Однофакторный анализ опыта на двухлетках также выявил достоверные межсемейные различия (табл. 3). Иными словами, структура изменчивости показателя осталась прежней.

Таблица 3 – Дисперсионный анализ устойчивости двухлетков толстолобика белого различных семей к дефициту кислорода

Изменчивость	df	mS	F	σ^2	P ⁱⁿ , %
Между семьями	4	0,165	13,75	0,015	56,0
Внутри семей	45	0,012		0,012	44,0

При объединении данных опытов с сеголетками и двухлетками появилась возможность подвергнуть вопрос об относительной значимости генотипа и возраста в изменчивости устойчивости специальному анализу (табл. 4).

Таблица 4 – Двухфакторный дисперсионный анализ устойчивости к недостатку кислорода сеголеток и двухлеток семей толстолобика белого

Изменчивость	df	mS	F	σ^2	P ⁱⁿ , %
Между семьями	6	57,2	2,36	3,40	10,0
Между возрастами	1	211,9	8,76	5,52	17,0
Взаимодействие	6	34,7	1,43	0,0	0,0
Остаточная	61	24,2		24,2	73,0

Статистически достоверное влияние обоих факторов показывает, что содержательный анализ данных таблицы возможен лишь при сопоставлении групповых средних.

Групповое среднее для сеголеток и двухлеток оказались равными (5,20 и 1,67 соответственно). Иными словами, в условиях эксперимента сеголетки жили примерно втрое дольше двухлеток соответствующих семей. Из литературы известно [Сыров, 1969; Ляхнович, Леоненко, 1971; Негоновская, Руденко, 1974], что с возрастом интенсивность дыхания, оцениваемая по потреблению кислорода на единицу массы тела, уменьшается. В то же время известен именно для толстолобика белого [Вечканов. 1975] вид связи потребления кислорода с массой тела:

$$Q = 0,291 \times W^{0.9}, \quad (1)$$

где Q – величина потребления кислорода на 1 г сырой массы за 1 час.

Поэтому сокращение времени жизни двухлеток в опыте представляется вполне естественным. Важно подчеркнуть, что в двухфакторном дисперсном анализе не установлено статистически достоверного влияния взаимодействия. Это означает, что в изученных семьях возрастные изменения устойчивости однонаправленные и идут примерно с одинаковой скоростью.

Положительный результат дисперсионного анализа обусловлен статистически достоверным отличием семей В8 и А4, составляющих группу «устойчивых» семей от всех остальных (группа «неустойчивых» семей). Именно на сопоставлении представителей этих групп и казалось рациональным построить анализ связи характеристик жаберного аппарата и устойчивости к дефициту кислорода.

Число жаберных лепестков просчитано у трех семей толстолобика белого: А4, А2, В8. Статистически достоверные межсемейные различия по числу жаберных лепестков на первой жаберной дуге установлены при описании семей двухлеток толстолобика белого (табл. 5).

Таблица 5 – Дисперсионный анализ изменчивости числа жаберных лепестков на первой жаберной дуге двухлетков толстолобика белого

Изменчивость	df	mS	F	σ^2	P ⁱⁿ , %
Между семьями	2	281,0	4,55	15,3	20,0
Внутри семей	41	61,6		61,6	80,0

Интервальная оценка p^{in} межсемейных различий $0,32 \div 0,98$ указывает на возможность значительной доли генотипической дисперсии в изменчивости общего числа жаберных лепестков.

Сравнение групповых средних по данным таблицы 5 показало, что положительный результат дисперсионного анализа определился отличием всех трех семей друг от друга. Если учесть, что ранее для семей В8; А2; и А4 установлены различия по устойчивости к дефициту кислорода, то ясно, что все три семьи могут быть использованы для изучения соотношения устойчивости к

недостатку кислорода и строения жаберного аппарата. Необходимые для обсуждения данные представлены в таблице 6, которая содержит также сведения о средней массе трехлетков этих семей.

Таблица 6 – Соотношение устойчивости к дефициту кислорода, числа жаберных лепестков и средней массы двухлеток семей толстолобика белого

Семья	Устойчивость к дефициту O ₂	Средняя масса рыб	Число жаберных лепестков	Индекс
B8	10,2	499,5	423	0,85
A2	2,7	631	449	0,71
A4	4,0	667,5	512	0,77

Примечание: индекс – отношение числа жаберных лепестков к средней массе рыб

Ввиду малочисленности изученных по всем интересующим параметрам семей строгое количественное обсуждение связей параметров затруднено. Но некоторые важные закономерности обнаруживаются даже при качественном подходе.

Так, устойчивость к дефициту кислорода, на первый взгляд, не коррелирует с числом жаберных лепестков, или даже обнаруживает тенденцию к отрицательной корреляции ($r = -0,6$). Однако другая корреляция обнаруживается при определении числа жаберных лепестков на 1 г массы. Корреляция этого последнего показателя с устойчивостью к дефициту кислорода очень высока ($r = 0,96$), а при расчете частной корреляции еще увеличивается ($r_{\text{част.}} = 0,98$). Напомним, что статистический смысл частного коэффициента корреляции в данном случае равнозначен оценке связей на совокупностях особей с одинаковой массой.

Становится ясным, что отношение числа жаберных лепестков на первой дуге на единицу массы тела рыб является высоко надежным признаком, позволяющим прогнозировать устойчивость к дефициту кислорода, которая непосредственно тестируется технически намного сложнее. Признак может быть

использован при искусственном отборе на устойчивость к дефициту кислорода в рамках сиб-селекции.

Выводы

У толстолобика белого установлены статистически достоверные межсемежные различия по устойчивости к дефициту кислорода. Доля таких различий в общей изменчивости признака, установленная по результатам тестирования сеголетков, находится в интервале $0,03 \div 0,87$. Это свидетельствует о необходимой для отбора генетической гетерогенности исходного материала.

У двухлеток толстолобика белого установлены статистически достоверные межсемежные различия по числу жаберных лепестков.

Высоконадёжным показателем, позволяющим прогнозировать устойчивость рыб к дефициту кислорода, является число жаберных лепестков на первой жаберной дуге, отнесенное к массе тела рыбы. Коэффициент корреляции этого показателя с устойчивостью достигает 0,98.

Список использованной литературы:

1. Романов А.М., Федорченко В.И. Основные итоги рыбохозяйственных исследований, выполненных ВНИИПРХом за 3 года 10-й пятилетки // Совершенствование биотехники прудового рыбоводства. М., 1979. С. 3-20.
2. Dudoroff P., Schamway D. Dissolved oxygen requirements of freshwaters fishes. FAO. Fish. Techn. Papers № 86. Rome. 1970. 300 p.
3. Привольнев Т.И. О дыхательном коэффициенте у рыб // Физиология рыб в связи с акклиматизацией и рыборазведением. Л., 1964. С. 123-128.
4. Попов О.П., Морозова Г.А. Использование показателя устойчивости к гипоксии как физиологического теста общей жизнеспособности селекционируемых карпов // Генетика и селекция рыб. Сб. науч. трудов ВНИИПРХ. М., 1980. С. 120-128.
5. Веригин Б.В. Строение жаберного аппарата и наджаберного органа толстолобика // Зоологический журнал. 1957. Т. 36. Вып. 4. С. 595-602.
6. Виноградов В.К., Ерохина Л.В. Опыт гибридизации белого и пестрого толстолобиков // Рыбохозяйственное освоение растительноядных рыб. М.: Наука, 1966. С. 63-65.
7. Paszor V.M., Kleerkoper H. The role of gill filament musculature in teleosts // Can. J. Zool. V.40. № 5. 1962. P. 785-802.
8. Steen J.B., Kruyse E. The respiratory function of teleostean gills // Comp. Biochem. Physiol. V. 12. 1964. P. 127-142.
9. Лакин Г.Ф. Биометрия. М., 1990. 352 с.
10. Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хованов Н.В., Хромов-Борисов Н.Н. Биометрия. Л., 1982. 263 с.
11. Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. Минск, 1974. 448 с.
12. Сыров В.С. Сезонные и возрастные изменения морфологического состава крови белого амура и белого толстолобика // Рыбное хозяйство. 1969. Вып. 9. С. 98-104.

13. Ляхнович В.П., Леоненко Е.Н. Возрастные изменения некоторых характеристик крови белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* Val. и карпа *Cyprinus carpio* L. // Вопросы ихтиологии. 1971. Т. 11. № 5 (70). С. 860-868.
14. Негоновская И.Т., Руденко Г.П. Кислородный порог и особенности дыхательного обмена молоди растительных рыб – белого амура *Stenopharyngodon idella* Val. и пестрого толстолобика *Aristichthys nobilis* Rich. // Вопросы ихтиологии. 1974. Т. 14. № 6 (89). С. 1111-1118.
15. Вечканов В.С. Интенсивность дыхания белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* Val. // Вопросы ихтиологии. 1975. Т. 15. № 4 (90). С. 720-724.

References:

1. Romanov A.M., Fedorchenko V.I. Osnovnye itogi rybohozyajstvennyh issledovaniy, vypolnennyh VNIIPRHom za 3 goda 10-j pyatiletki [The main results of fisheries studies performed Uniprom for 3 years of the 10th five year plan]. *Sovershenstvovanie biotekhniki prudovogo rybovodstva* [Improvement of Biotechnics of pond fish]. Moscow, 1979, pp. 3-20.
2. Dudoroff P., Schamway D. *Dissolved oxygen requirements of freshwaters fishes*. FAO. Fish. Techn. Papers № 86. Rome. 1970. 300 p.
3. Privol'nev T.I. O dyhatel'nom koeficiente u ryb [The breathing rate of fish]. *Fiziologiya ryb v svyazi s akklimatizaciej i ryborazvedeniem* [Fish Physiology in connection with acclimatization and fish farming]. Leningrad, 1964, pp. 123-128.
4. Popov O.P., Morozova G.A. Ispol'zovanie pokazatelya ustojchivosti k gipoksii kak fiziologicheskogo testa obshchej zhiznesposobnosti selekcioniruemyh karpov [The use of increased resistance to hypoxia as a physiological test to the viability of breeding carps]. *Genetika i selekciya ryb. Sb. nauch. trudov VNIIPRH* [Genetics and breeding of fish. Collection of scientific works IFF]. Moscow, 1980, pp. 120-128.
5. Verigin B.V. Stroenie zhabernogo apparata i nadzhabernogo organa tolstolobika [The structure of the Gill apparatus and nadzhabernoy body carp]. *Zoologicheskij zhurnal* [Zoological journal], 1957, vol. 36, no. 4, pp. 595-602.
6. Vinogradov V.K., Erohina L.V. Opyt gibridizacii belogo i pestrogo tolstolobikov [Experience the hybridization of silver carp and bighead carp]. *Rybohozyajstvennoe osvoenie rastitel'noyadnyh ryb* [Fishery development herbivorous fish]. Moscow, Nauka Publ., 1966, pp. 63-65.
7. Paszor V.M., Kleerkoper H. *The role of gill filament musculature in teleosts* // Can. J. Zool. V.40. № 5. 1962. P. 785-802.
8. Steen J.B., Kruyssen E. *The respiratory function of teleostean gills* // Comp. Biochem. Physiol. V. 12. 1964. P. 127-142.
9. Lakin G.F. *Biometriya* [Biometrics]. Moscow, 1990, 352 p.
10. Glotov N.V., Zhivotovskij L.A., Hovanov N.V., Hromov-Borisov N.N. *Biometriya* [Biometrics]. Leningrad, 1982, 263 p.
11. Rokickij P.F. *Vvedenie v statisticheskuyu genetiku* [Introduction to statistical genetics]. Minsk, 1974, 448 p.
12. Syrov V.S. Sezonnnye i vozrastnye izmeneniya morfologicheskogo sostava krovi belogo amura i belogo tolstolobika [Seasonal and age changes of the morphological composition of blood of carp and white silver carp]. *Rybnoe hozyajstvo* [Fisheries], 1969, no. 9, pp. 98-104.
13. Lyahnovich V.P., Leonenko E.N. Vozrastnye izmeneniya nekotoryh harakteristik krovi belogo tolstolobika *Hypophthalmichthys molitrix* Val. i karpa *Cyprinus carpio* L. [Age-related changes of some blood characteristics of white silver carp *Hypophthalmichthys molitrix* Val. and carp *Cyprinus carpio* L.]. *Voprosy ihtologii* [Journal of ichthyology], 1971, vol. 11, no. 5 (70), pp. 860-868.
14. Negonovskaya I.T., Rudenko G.P. Kislородnyj porog i osobennosti dyhatel'nogo obmena molodi

rastitel'noyadnyh ryb – belogo amura *Ctenopharyngodon idella* Val. i pestrogo tolstolobika *Aristichthys nobilis* Rich. [The oxygen threshold and characteristics of the respiratory metabolism of juvenile herbivorous fishes – grass carp *Ctenopharyngodon idella* Val. and bighead carp *Aristichthys nobilis* Rich.]. *Voprosy ihtiologii* [Journal of ichthyology], 1974, vol. 14, no. 6 (89), pp. 1111-1118.

15. Vechkanov V.S. Intensivnost' dyhaniya belogo tolstolobika *Hypophthalmichthys molitrix* Val. [The intensity of respiration of white silver carp *Hypophthalmichthys molitrix* Val.]. *Voprosy ihtiologii* [Journal of ichthyology], 1975, vol. 15, no. 4 (90), pp. 720-724.