

УДК 639.371.2:597–115.8

В.А. Паренский¹, В.И. Скирин², Н.С. Романов^{1*}

¹ Институт биологии моря ДВО РАН, 690041,
г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17;

² Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

АНАЛИЗ СТАБИЛЬНОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО ОБЛИКА И НАСЛЕДУЕМОСТИ ПРИЗНАКОВ ПРИ ГИБРИДИЗАЦИИ ОСЕТРОВЫХ РЫБ

На основе морфологических исследований, проведенных по схеме и методике ВНИРО, оценены стабильность морфологического облика гибридов осетровых рыб и вклад родительских форм в формирование таких свойств потомства, как темп линейно-весового роста и выживаемость. Основным методом исследования явился регрессионный анализ, посредством которого оценивали степень сопряженности разных компонент изменчивости между собой и их детерминированность вкладами родительских генотипов, используемых в гибридизации. Было показано, что такие селективно важные признаки, как длина и масса тела, а также выживаемость, в значительной степени детерминированы генетическими вкладами родителей ($R^2 > 0,999$). На основе полученных результатов выработаны подходы к оптимизации системы скрещиваний с целью получения гибридов с заданными свойствами. Наиболее перспективными (в порядке убывания) для товарного выращивания являются “парные” гибриды самок стерляди, русского и сибирского осетров с самцами калуги (СтхК, РхК, СхК).

Ключевые слова: осетровые, гибридизация, наследуемость, стабильность морфологии развития и выживаемость.

Parensky V.A., Skirin V.I., Romanov N.S. Stability of morphological shape and heritability of attributes in hybridization of sturgeon fishes // *Izv. TINRO.* — 2008. — Vol. 155. — P. 230–249.

Stability of morphological features of sturgeon hybrids and contribution of parental forms to formation of their posterity properties, as the rates of linear-weight growth and survival, are estimated on the base of morphological studies conducted following the way and procedures proposed by VNIRO (All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography). The basic method of study was the regression analysis, by means of which the degree of coupling was evaluated between different components of changeability and their determination was estimated by contribution of parental genotypes used in the hybridization. Considerable determination of such selectively important signs as body length and mass, as well as survival, by genetic contribution from parents is shown with $R^2 > 0.999$. Approaches to optimization the

* Паренский Валерий Александрович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: VAParensky@inbox.ru; Скирин Владимир Иванович, научный сотрудник, e-mail: tinro@tinro.ru; Романов Николай Серафимович, кандидат биологических наук, научный сотрудник, e-mail: n_romanov@inbox.ru.

system of crossings are developed for the purpose of obtaining the hybrids with assigned properties. The most perspective “paired” hybrids for commercial cultivation are (in descending order) the hybrids of sterlet, Russian or Siberian sturgeons females with kaluga males: [St]x[K], [R]x[K], [S]x[K].

Key words: sturgeon, hybridization, hereditability, morphological development stability, survival.

Введение

К настоящему времени получено довольно большое количество гибридов осетровых рыб (Николюкин, Тимофеева, 1953, 1960; Николюкин, 1957, 1960, 1964, 1970, 1972; Водовозова, 1979; Крылова, 1980а, б; Чихачев, 1981; Бурцев, 1983; Баранов, 2000; Свирский, Скирин, 2005; и др.). Естественно, назрела необходимость комплексного анализа полученных результатов.

Анализировать данные можно по-разному. Можно сравнить полученные гибриды по различным показателям и сделать вывод о том, какой гибрид дает лучший практический результат, какой из них более предпочтителен для выращивания на данном предприятии в имеющихся условиях (интерполяция данных). При этом, скорее всего, обнаружится, что результаты, полученные по данным гибридам на других рыбоводных предприятиях, существенно отличаются от таковых в вашем хозяйстве. Причины таких расхождений достаточно очевидны, к ним можно отнести как разнокачественность производителей, так и различия в условиях рыбоводного процесса. Отсюда следует закономерное заключение, что результатами работ других селекционеров и рыбоводов нужно пользоваться осторожно.

Более логичным в данной ситуации представляется детальный “системный” анализ (экстраполяция данных) имеющихся собственных результатов с попыткой их использования для определения потенциальных свойств новых гибридов, которые могут быть получены на основе уже имеющегося племенного стада в относительно стабильных условиях технологического процесса, с целью обеспечения рентабельности предприятия. При этом мы можем проанализировать, каким образом соотносятся между собой различные свойства уже имеющихся гибридов, т.е. выявить и описать характер зависимости интересующих нас биологических параметров гибридных особей от других характеристик этого же пула гибридов. Кроме таких характеристик гибридов, как признаки внешней морфологии, признаки линейно-весового роста, выживание на разных этапах развития и подращивания, единственными внешними характеристиками являются вид, пол и доля родительских вкладов в формирование данного гибрида. Можно надеяться, что анализ имеющихся данных позволит выявить и устранить критические моменты рыбоводного процесса и, таким образом, оптимизировать работу рыбоводного предприятия.

Целью данного исследования стала оценка стабильности морфологического облика гибридов и вкладов родительских форм в формирование конкретных свойств потомства (темп линейно-весового роста и выживаемость). На основе полученных результатов предложены подходы к оптимизации системы скрещиваний с целью получения гибридов с заданными свойствами.

Материалы и методы

Морфологические исследования проводили по схеме и методике ВНИРО (Крылова, 1981) на живой рыбе, выращиваемой в 2002–2006 гг. на научно-экспериментальной базе ТИНРО-центра в пос. Лучегорск.

После просчета числа боковых и брюшных жучек с обеих сторон тела рассчитывали средние значения, дисперсию флюктуирующей асимметрии (ДФА), дисперсию общей фенотипической изменчивости (ДОФИ), а также среднюю массу и длину тела рыб. Проведено сравнение выборок по этим параметрам.

Многолетние исследования подразумевают оценку выживания молоди на разных этапах онтогенеза. Схемы скрещивания, оценки выживания и показатели изменчивости рыб приведены в табл. 1. Используются следующие сокращения названий видов и гибридных форм: амурский осетр — А; сибирский осетр — С; русский осетр — Р; стерлядь — Ст; калуга — К. Таким образом, гибрид амурского осетра с сибирским записывается как АхС, гибрид стерляди с амурским осетром — как СтхА и т.д. Первую позицию (слева) в формуле занимает особь женского пола, вторую — особь мужского пола.

Основным методом исследования явился регрессионный анализ, посредством которого оценивали степень сопряженности разных компонент изменчивости между собой и их потенциальную детерминированность родительскими вкладками рыб, используемых в гибридизации.

Результаты и их обсуждение

Парные сравнения гибридов

Минимальным средним значением латеральных жучек отличаются калуга (33,3) и амурский осетр (36,4), а максимальным — стерлядь (58,6); сибирский осетр (44,8) занимает промежуточное положение. Гибриды СхА (40,3) и АхС (41,4) занимают промежуточное положение относительно своих родителей по этому показателю. Гибрид СтхА (37,4) достоверно не отличается от амурского осетра. Гибрид АхСт (41,6) достоверно отличается от обоих родителей, но наиболее значительно — от стерляди. Гибриды СтхК (44,4) и КхСт (41,0) занимают промежуточное положение по среднему количеству латеральных жучек, но несколько ближе к калуге (табл. 1). Коэффициент вариации числа боковых жучек у осетровых и их гибридов колеблется в диапазоне от 2,5 % (стерлядь) до 9,2 % (СхА). Обращает на себя внимание, что гибриды с самцами амурского осетра выделяются повышенным уровнем коэффициента вариации.

Среднее количество вентральных жучек колеблется от 8,0 у амурского осетра до 12,3 у стерляди, а сибирский осетр имеет промежуточное значение (10,2). Калуга (9,1) по величине этого показателя ближе к амурскому осетру. Гибрид АхС (10,1) не отличается от сибирского осетра, а гибрид СхА (9,4) значительно отличается от обоих родительских видов. Гибрид АхСт (10,1) занимает промежуточное положение относительно своих родителей, а СтхА (8,6) — близок к амурскому осетру. Гибрид СтхК (9,9) ближе к калуге, а КхСт (10,7) имел промежуточное значение среднего количества вентральных жучек относительно своих родителей (табл. 1). Общий уровень варьирования числа брюшных жучек выше, чем для боковых (от 7,8 до 10,9 %), что объясняется мерностью признаков — число брюшных жучек в несколько раз меньше, чем боковых.

По дисперсии общей фенотипической изменчивости по числу латеральных жучек минимальным значением отличается стерлядь (5,9), а у сибирского (34,7) и амурского (38,1) осетров значение этого показателя в несколько раз больше. Гибрид АхС (39,7) мало отличается, а СхА (52,5) имеет намного более высокий уровень общей фенотипической изменчивости, чем родители. Гибрид СтхА (41,8) близок к амурскому осетру, а АхСт (20,5) занимает промежуточное положение по дисперсии общей фенотипической изменчивости. Гибриды СтхК (20,9) и КхСт (26,6) имеют в несколько раз больший уровень этого показателя, чем стерлядь (табл. 1).

По общей фенотипической изменчивости по числу вентральных жучек минимальное значение дисперсии характерно для амурского (1,9) и сибирского (2,7) осетров, а максимальное — для стерляди (5,6). Гибриды АхС (2,7) и СхА (2,4) близки к своим родителям. Гибриды АхСт (2,2) и СтхА (2,6) незначительно отличаются от амурского осетра. Гибриды СтхК (1,07) и КхСт (2,12)

имеют значительно меньший, чем стерлядь, уровень изменчивости (табл. 1).

Подводя итог парным сравнениям “простых” гибридов осетровых рыб по разным групповым морфологическим характеристикам (по длине и массе тела, по среднему числу боковых и брюшных жучек, по ДФА по числу боковых и брюшных жучек, по ДОФИ по числу боковых и брюшных жучек), мы можем констатировать, что наследование признаков по женскому типу (с доминированием вклада самок) наблюдалось в 15 случаях; наследование промежуточного между родительскими состояниями признаков отмечено в 8 случаях; наиболее часто встречаемым типом наследования явилось наследование по мужскому типу — в 19 случаях.

Частота асимметричного проявления на признак (ЧА) оказалась наиболее объективной интегральной оценкой флюктуирующей асимметрии. По определению средняя частота асимметричного проявления на признак может варьировать от 0 до 1, в предлагаемой модели она описана в разных группах гибридов через генетические вклады родителей с высокой детерминацией ($R^2 = 1,00$):

Таблица 1

Характеристика материала, показатели изменчивости и выживаемости осетровых рыб и их гибридов

Table 1

Description of the material, indices of variability and survival of sturgeons and their hybrids

Вид, гибрид	N	Ac, %	ЧА	Ac _{lat} , %	Ac _{vent} , %	ДФА _{lat}	ДФА _{vent}	ДОФИ _{lat}	ДОФИ _{vent}	M _{lat}	M _{vent}	L	W	V _{al}	D _{seg}	D _{two}
1. А	50	94,0	0,67	88,0	48,0	6,08	0,80	38,1	1,94	36,4	8,0	51,7	511,8	10,10	1,79	1,30
2. С	100	89,0	0,68	72,0	65,0	4,49	0,98	34,7	2,67	44,8	10,2	47,1	330,9	7,60	2,42	1,14
3. Ст	10	100,0	0,80	90,0	70,0	3,21	2,00	5,9	5,60	58,6	12,3	—	—	68,90	42,50	—
4. СхА	51	88,2	0,61	70,6	51,0	2,76	0,77	52,5	2,41	40,3	9,4	46,9	293,0	1,80	0,68	0,57
5. АхС	32	93,7	0,72	78,1	65,6	6,87	0,68	39,7	2,72	41,4	10,1	49,0	372,9	13,00	8,53	4,84
6. СтхА	30	86,7	0,63	76,7	50,0	4,81	0,88	41,8	2,62	37,4	8,6	44,9	328,1	67,10	48,80	41,90
7. АхСт	29	86,2	0,71	82,8	58,6	3,82	0,93	20,5	2,17	41,6	10,1	47,2	342,8	35,40	24,20	15,60
8. [Сх(Ах(АхК))]	40	77,5	0,61	75,0	50,0	2,65	0,44	24,9	1,87	41,6	8,9	58,6	660,5	28,20	9,11	4,18
9. (РхС)х(РхС)	50	84,0	0,60	68,0	52,0	3,81	0,63	42,0	2,12	40,5	9,4	51,1	461,5	18,40	6,73	4,67
10. (РхС)хА	50	78,0	0,52	58,0	46,0	2,61	0,59	30,4	1,59	42,1	9,3	54,3	538,5	81,30	32,80	27,10
11. СтхК	10	100,0	0,85	90,0	80,0	5,61	1,51	20,9	1,07	44,4	9,9	53,7	1071,0	39,40	32,90	24,40
12. [Стх(Ах(АхК))]	30	83,3	0,58	76,7	40,0	5,37	0,60	31,5	1,97	42,2	9,2	47,4	365,5	40,90	31,10	23,50
13. КхСт	75	88,0	0,66	76,0	56,0	4,41	1,01	26,6	2,12	41,0	10,7	35,0	165,4	77,70	12,00	—

Примечание. А — амурский осетр, С — сибирский осетр, Ст — стерлядь, К — калуга, N — количество, Ac — доля асимметричных особей, ЧА — средняя частота асимметричного проявления на признак, Ac_{lat} — доля асимметричных особей по числу боковых жучек, Ac_{vent} — то же по числу брюшных жучек, ДФА_{lat} — дисперсия флюктуирующей асимметрии по числу боковых жучек, ДФА_{vent} — то же по числу брюшных жучек, ДОФИ_{lat} — дисперсия общей фенотипической изменчивости по числу боковых жучек, ДОФИ_{vent} — то же по числу брюшных жучек, M_{lat} — среднее число боковых жучек, M_{vent} — то же брюшных жучек, L — средняя длина тела, W — средняя масса тела, V_{al} — выживание за инкубационный период, D_{seg} — доживание до сеголетки, D_{two} — доживание до двухлетки.

$$\begin{aligned}
 \text{ЧА} = \exp(-(-a \cdot A_i + b \cdot (A_m - K_m) + c \cdot C_i + (d/a) \cdot C_m + e(C_{T_m} + K_i) + \\
 c(c \cdot C_{T_i} + P_i + K_i))^2 - (c \cdot A_i + b \cdot (A_i + C_i) + e \cdot C_{T_i} + c \cdot f \cdot P_i + \\
 + a \cdot (C_{T_i} + K_i))^2 - (a \cdot C_m + (d + e) \cdot (A_m + C_m) + d(A_m + K_m))^2), \quad (1)
 \end{aligned}$$

где ЧА — частота асимметричных проявлений на признак; подстрочные индексы m и i обозначают, что доли генотипов относятся соответственно к самцам или самкам; а–е — коэффициенты.

Стандартные ошибки коэффициентов модели (1) оказались менее 2 % (табл. 2). При анализе влияния вклада родителей на величину средней частоты асимметричного проявления на признак стоит обратить внимание на специфику воздействия женского и мужского генотипов (родительских вкладов). Характерно, что все парные взаимодействия уменьшают среднюю частоту асимметричного проявления на признак, за исключением взаимодействий с участием самок амурского осетра и самцов калуги. Минимальные “чистые” вклады отмечаются для амурского осетра, а максимальные — для самцов стерляди и самок русского осетра. “Чистые” вклады самок снижают среднюю частоту асимметричного проявления на признак в большей степени, чем таковые самцов. Самые высокие значения средней частоты асимметричного проявления на признак получаются при гибридизации с самцами калуги (максимальное значение — 0,95 у варианта РхК), а самые низкие — с амурским осетром (0,52 — КхА, 0,54 — АхК).

Оценки и проверка значимости коэффициентов модели 1

Таблица 2

Table 2

Estimation and testing of the significance of the model 1 coefficients

Коэффициент	Расчетное значение коэффициента	Стандартная ошибка коэффициента	95 %-ные доверительные границы		Относительная ошибка коэффициента
			Нижняя	Верхняя	
a	0,512	0,002	0,506	0,518	0,391
b	0,627	0,001	0,624	0,630	0,159
c	0,400	0,002	0,395	0,404	0,500
d	0,278	0,001	0,276	0,281	0,360
e	0,171	0,002	0,167	0,174	1,170
f	0,754	0,002	0,748	0,760	0,265
Средняя относительная ошибка коэффициентов по модели					0,474
Дисперсионный анализ. Проверка значимости коэффициентов модели					
Источник вариации	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	Критериальная статистика F	Сила влияния, детерминация R ² , %
Общая	0,098	12	—	—	100
Регрессия	0,098	5	0,020	25316,4	100
Остаток	0,556*10 ⁻⁵	7	0,079*10 ⁻⁵	—	0

При гибридизации между амурским и сибирским осетрами получены гибриды со значениями средней частоты асимметричного проявления на признак больше родительских (АхС — 0,72 и СхА — 0,74, АхА — 0,67 и СхС — 0,64). В случае гибридизации амурского осетра со стерлядью величина средней частоты асимметричного проявления на признак у гибридов меньше или равна таковой родительских (АхСт — 0,65 и СтхА — 0,67, АхА — 0,67 и СтхСт — 0,82). У гибридов амурского осетра с калугой значения средней частоты асимметричного проявления на признак оказались меньше, чем у родителей: АхК — 0,54 и КхА — 0,52, АхА = 0,67 и КхК = 0,71. При гибридизации сибирского осетра со стерлядью значения средней частоты асимметричного проявления на признак у гибридов получаются около 0,74, что меньше, чем для стерляди (0,82), но больше, чем для сибирского осетра (0,64). У гибридов СтхК величина средней частоты асим-

метричного проявления на признак — 0,83 — практически равна таковой стерляди — 0,82, а у гибридов КхСт — 0,73 — почти такая же, как у калуги — 0,71.

Анализ первичных данных позволил выявить зависимость доли дисперсии флюктуирующей асимметрии от дисперсии общей фенотипической изменчивости по числу латеральных и вентральных жучек (рис. 1, табл. 3, 4).

$$dfgl = \frac{100 - a}{(1 + \exp((a + dgs_l)/b))} + a; \quad (2)$$

$$dfgv = \frac{100 - a}{(1 + \exp(-(b+1) + ((b-1) \cdot dgs_v/b)^b))} + a, \quad (3)$$

где $dfgl$ — доля дисперсии флюктуирующей асимметрии в общей фенотипической изменчивости по числу латеральных жучек, %; $dfgv$ — доля дисперсии флюктуирующей асимметрии в общей фенотипической изменчивости по числу вентральных жучек, %; dgs_l и dgs_v — общая фенотипическая изменчивость по числу соответственно латеральных и вентральных жучек; a – b — коэффициенты.

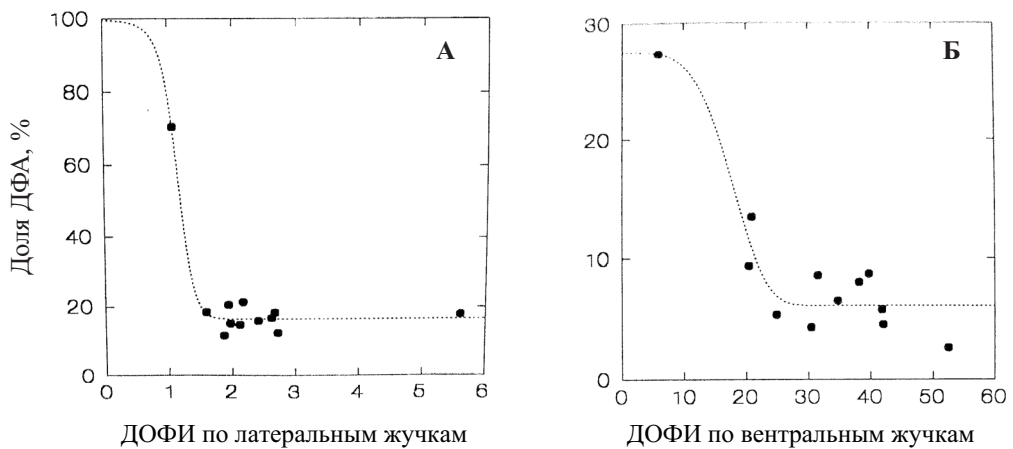


Рис. 1. Зависимость доли ДФА от дисперсии общей фенотипической изменчивости по латеральным (А) и вентральным (Б) жучкам у гибридов осетровых рыб

Fig. 1. Dependence of the DFA quota on the general phenotypical variability dispersion by lateral (A) and ventral (B) scutes in sturgeon hybrids

Оценки и проверка значимости коэффициентов модели 2 Таблица 3

Estimation and testing of the significance of the model 2 coefficients Table 3

Коэффициент	Расчетное значение коэффициента	Стандартная ошибка коэффициента	95 %-ные доверительные границы		Относительная ошибка коэффициента
			Нижняя	Верхняя	
a	4,976	0,785	3,248	6,704	15,776
b	9,198	0,604	7,869	10,527	6,567
Средняя относительная ошибка коэффициентов по модели					11,171
Дисперсионный анализ. Проверка значимости коэффициентов модели					
Источник вариации	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	Критериальная статистика F	Сила влияния, детерминация R ² , %
Общая	468,173	12	—	—	100,0
Регрессия	415,704	1	415,704	87,151	88,8
Остаток	52,469	11	4,770	—	11,2

Estimation and testing of the significance of the model 3 coefficients

Коэффициент	Расчетное значение коэффициента	Стандартная ошибка коэффициента	95 %-ные доверительные границы		Относительная ошибка коэффициента
			Нижняя	Верхняя	
a	16,929	1,081	14,548	19,309	6,385
b	2,095	0,000	2,095	2,095	0,000
Средняя относительная ошибка коэффициентов по модели					3,193
Дисперсионный анализ. Проверка значимости коэффициентов модели					
Источник вариации	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	Критериальная статистика F	Сила влияния, детерминация R ² , %
Общая	2756,988	12	—	—	100,0
Регрессия	2602,331	1	2602,331	185,101	94,4
Остаток	154,657	11	14,060	—	5,6

Эти зависимости представляют собой убывающие кривые с ненулевыми нижними пределами (детерминация по латеральным жучкам — 0,888, а по вентральным — 0,944). Однако переход от этой зависимости к зависимости дисперсии флюктуирующей асимметрии от дисперсии общей фенотипической изменчивости показывает, что по латеральным жучкам последняя скорее обусловлена ложной корреляцией (детерминация менее 0,300). В то же время по вентральным жучкам мы наблюдаем сохранение плотности связи (детерминация — 0,913).

При анализе изменчивости гибридов по латеральным и вентральным жучкам мы обратили внимание на высокую сопряженность этих параметров (дисперсия флюктуирующей асимметрии и дисперсия общей фенотипической изменчивости) по вентральным жучкам с длиной тела, которой гибриды достигают к двухлетнему возрасту. По грудным жучкам эта картина не выражена. Мы попытались учесть влияние этой компоненты при описании доли флюктуирующей асимметрии в общей фенотипической изменчивости.

Характер влияния темпа роста гибридов на выраженность изменчивости таков, что более крупные линейные размеры в двухлетнем возрасте сопровождаются пониженной дисперсией флюктуирующей асимметрии. Введение дополнительной переменной в случае доли флюктуирующей асимметрии в общей фенотипической изменчивости по вентральным жучкам улучшила описательное качество модели незначительно ($R^2 = 0,968$). Зато использование этой переменной в случае латеральных жучек заметно повысило детерминацию модели ($R^2 = 0,947$). Исходя из полученных моделей, мы перешли к описанию дисперсии флюктуирующей асимметрии. Такой переход по вентральным жучкам показал качество моделей $R^2 = 0,912$, а по латеральным — $R^2 = 0,669$. Полученный результат свидетельствует в пользу того, что в изменчивости этого признака приблизительно равную роль играют как общая фенотипическая изменчивость, так и темп роста гибридов, т.е. можно констатировать, что эта характеристика изменчивости в значительной мере подвержена влиянию факторов отбора и связана с отбором по темпу роста.

По всей видимости, у видов, применяемых в гибридизации, уровень изменчивости будет наименьшим, у простых гибридов — существенно больше, а у сложных — максимальным. Анализ влияния вклада родителей на дисперсию флюктуирующей асимметрии и на общую фенотипическую изменчивость по обоим признакам привел к следующему результату: увеличение долей родительских вкладов приводит к уменьшению как дисперсии флюктуирующей асимметрии,

так и дисперсии общей фенотипической изменчивости. Модели подтверждают это предположение (табл. 5–8):

$$dfsl = \exp(a \cdot b - (c \cdot A_i + d(A_m + K_i) + a \cdot d(C_i + K_m) - c \cdot C_m + (c + d)C_{T_i} + a \cdot c \cdot C_{T_m} + (a \cdot c + b) \cdot P_i)^2 - (a \cdot d \cdot (A_i + C_{T_i} - P_i) + b \cdot C_i + a \cdot c \cdot K_i)^2 - ((b + c) \cdot (A_m + C_m) + a^2 d \cdot C_{T_m} + c \cdot K_m)^2); \quad (4)$$

$$dgsl = a \cdot \exp(-(b(A_i + C_{T_i} + P_i + K_i) - c \cdot A_m + d \cdot C_i - e(C_m + K_m - P_i - K_i) + f(C_{T_i} + C_{T_m}))^2 - (f \cdot (A_i - C_i + P_i) + d \cdot C_i - c \cdot C_{T_i} - e(C_i + P_i - K_i))^2 - (f(A_m + C_m + C_{T_m}) + d \cdot K_m)^2); \quad (5)$$

$$dfsv = a \cdot \exp(-(b(C_m - A_i + K_m) + c(A_m + C_{T_m}) + d(C_i + C_{T_i}) + c^2 P_i + e(K_i + K_m - C_{T_m}))^2 - (c(A_i + K_i) + f(A_i + C_i) + d(C_{T_i} + P_i))^2 - (eA_m + cC_m + (b + e - c)(C_{T_m} + K_m))^2); \quad (6)$$

$$dgsv = a \cdot \exp(-(b(A_i + C_m) + c \cdot C_i + d(C_{T_m} + K_i + P_i) + e \cdot P_i - c \cdot d \cdot K_m)^2 - (c \cdot A_i - e \cdot (C_i + K_i) + d \cdot C_{T_i})^2 - (f \cdot A_m + b \cdot C_m + c \cdot d \cdot K_m)^2); \quad (7)$$

где *dfsl* и *dfsv* — дисперсии флюктуирующей асимметрии соответственно по латеральным и вентральным жучкам; *dgsl* и *dgsv* — общие фенотипические изменчивости соответственно по латеральным и вентральным жучкам; *m* — самцы, *f* — самки; *a–f* — коэффициенты.

Таблица 5

Оценки и проверка значимости коэффициентов модели 4

Table 5

Estimation and testing of the significance of the model 4 coefficients

Коэффициент	Расчетное значение коэффициента	Стандартная ошибка коэффициента	95 %-ные доверительные границы		Относительная ошибка коэффициента
			Нижняя	Верхняя	
a	1,976	0,012	1,948	2,003	0,607
b	1,433	0,019	1,390	1,476	1,326
c	0,119	0,017	0,081	0,157	14,286
d	0,554	0,010	0,531	0,576	1,805
Средняя относительная ошибка коэффициентов по модели					4,100
Дисперсионный анализ. Проверка значимости коэффициентов модели					
Источник вариации	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	Критериальная статистика F	Сила влияния, детерминация R ² , %
Общая	22,523	12	–	–	100,00
Регрессия	22,417	3	7,472	634,443	99,53
Остаток	0,106	9	0,012	–	0,47

В связи с большим абсолютным весом вклада самок увеличение его приводит к более заметному снижению уровня дисперсии флюктуирующей асимметрии и менее заметному снижению общей фенотипической изменчивости. В противовес этому, большой абсолютный вес вклада самцов приводит к более заметному уменьшению общей фенотипической изменчивости и менее выраженному снижению дисперсии флюктуирующей асимметрии. Таким образом, наименее морфологически изменчивыми являются простые гибриды (тривиальный результат). Одновременно с этим увеличение доли родительского вклада приводит к увеличению дисперсии флюктуирующей асимметрии, т.е. увеличению доли асимметричных особей у простых гибридов, что может быть связано с различной выживаемостью на ранних этапах развития (нетривиальный результат). Можно предполагать более высокую жизнестойкость простых гибридов.

Таблица 6

Оценки и проверка значимости коэффициентов модели 5

Table 6

Estimation and testing of the significance of the model 5 coefficients

Коэффициент	Расчетное значение коэффициента	Стандартная ошибка коэффициента	95 %-ные доверительные границы		Относительная ошибка коэффициента
			Нижняя	Верхняя	
a	89,569	0,653	84,024	87,114	0,729
b	0,439	0,003	0,432	0,446	0,683
c	0,926	0,009	0,904	0,947	0,972
d	1,572	0,007	1,556	1,588	0,445
e	0,130	0,005	0,119	0,141	3,846
f	1,219	0,006	1,204	1,234	0,492
Средняя относительная ошибка коэффициентов по модели					1,195
Дисперсионный анализ. Проверка значимости коэффициентов модели					
Источник вариации	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	Критериальная статистика F	Сила влияния, детерминация R ² , %
Общая	1736,321	12	–	–	100,00
Регрессия	1736,120	5	347,224	11973,24	99,99
Остаток	0,201	7	0,029	–	0,01

Таблица 7

Оценки и проверка значимости коэффициентов модели 6

Table 7

Estimation and testing of the significance of the model 6 coefficients

Коэффициент	Расчетное значение коэффициента	Стандартная ошибка коэффициента	95 %-ные доверительные границы		Относительная ошибка коэффициента
			Нижняя	Верхняя	
a	4,016	0,026	3,956	4,076	0,674
b	0,759	0,005	0,748	0,771	0,659
c	1,221	0,002	1,216	1,226	0,164
d	0,924	0,004	0,914	0,934	0,433
e	0,794	0,002	0,788	0,800	0,252
f	1,150	0,004	1,141	1,158	0,348
Средняя относительная ошибка коэффициентов по модели					0,417
Дисперсионный анализ. Проверка значимости коэффициентов модели					
Источник вариации	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	Критериальная статистика F	Сила влияния, детерминация R ² , %
Общая	2,147	12	–	–	100
Регрессия	2,1468	5	0,429	19390,9	100
Остаток	0,000155	7	0,00002	–	0

Обращает на себя внимание то, что по характеру воздействия на дисперсию флюктуирующей асимметрии (по числу вентральных жучек) прослеживается сходное и слабое влияние самок амурского и русского осетров; максимальное влияние оказывает вклад самок стерляди, а сибирский осетр занимает промежуточное положение. Воздействия вклада самцов амурского, сибирского осетров и калуги оказываются довольно сходными, а максимальное воздействие на дисперсию флюктуирующей асимметрии оказывает вклад самцов стерляди. По вкладу самок в общую фенотипическую изменчивость по вентральным жучкам картина оказывается противоположной — минимальное воздействие оказывает вклад самок стерляди, а максимальным оказывается вклад самок амурского и русского осет-

Estimation and testing of the significance of the model 7 coefficients

Коэффициент	Расчетное значение коэффициента	Стандартная ошибка коэффициента	95 %-ные доверительные границы		Относительная ошибка коэффициента
			Нижняя	Верхняя	
a	14,735	0,189	14,288	15,183	1,283
b	0,951	0,008	0,932	0,969	0,841
c	1,481	0,007	1,465	1,496	0,473
d	1,390	0,007	1,373	1,408	0,504
e	0,273	0,015	0,239	0,308	5,495
f	2,228	0,011	2,202	2,254	0,494
Средняя относительная ошибка коэффициентов по модели					1,515
Дисперсионный анализ. Проверка значимости коэффициентов модели					
Источник вариации	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	Критериальная статистика F	Сила влияния, детерминация R ² , %
Общая	13,770	12	—	—	100,00
Регрессия	13,763	5	2,753	2752,600	99,95
Остаток	0,007	7	0,001	—	0,05

ров. Вклад самцов оказывается более контрастным. Минимальное воздействие оказывает также вклад самцов стерляди; воздействие вкладов сибирского и амурского осетров более сильное, а максимальное — самцов калуги. Результаты моделирования показывают, что использование самцов калуги при гибридизации минимизирует общую фенотипическую изменчивость у гибридов.

По характеру воздействия на дисперсию флюктуирующей асимметрии по числу латеральных жучек можно отметить наибольшую величину влияния родительского вклада самок амурского осетра и стерляди и наименьшую — сибирского и русского осетров. Результаты моделирования показывают максимальную выраженность влияния самцов сибирского осетра и калуги и минимальную — самцов стерляди. Максимальное уменьшение дисперсии общей фенотипической изменчивости наблюдается с ростом вклада самок амурского осетра и стерляди, а минимальное влияние оказывает вклад самок русского осетра. В порядке возрастания выраженности влияния вкладов самцов на дисперсию общей фенотипической изменчивости осетровых рыб можно ранжировать следующим образом: амурский и сибирский осетры, калуга, стерлядь (нетрудно заметить, что эти процессы для самцов и самок разнонаправлены). Нижняя граница доли дисперсии флюктуирующей асимметрии по вентральным жучкам приблизительно равна 16,5 % (от дисперсии общей фенотипической изменчивости), а по латеральным — 3,0 %, т.е. при росте общей фенотипической изменчивости гибридов выраженность флюктуирующей асимметрии по вентральным жучкам оказывается больше, а по латеральным — меньше. Возможно, это связано с мерностью исследованных признаков, так как диапазон изменчивости вентральных жучек — 6–14, а диапазон изменчивости латеральных жучек — 29–61. Понятно, что отклонение на одно и то же количество единиц будет приводить к разным оценкам изменчивости.

Таким образом, при анализе полученных моделей отмечены следующие тенденции:

— общая фенотипическая изменчивость в большей степени уменьшается вкладом самцов,

— дисперсия флюктуирующей асимметрии в большей степени уменьшается вкладом самок.

В свою очередь, между средневывборочными значениями количества латеральных (M_{sl}) и вентральных (M_{sv}) жучек наблюдается значимая сопряженность ($MSV(MSL) - R^2 = 0,876$, $MSL(MSV) - R^2 = 0,925$). Из этих результатов с большей вероятностью следует, что ведущим фактором в этом взаимоотношении является количество вентральных жучек. В то же время средние значения количества боковых и брюшных жучек у подрошенной молодежи гибридов осетровых почти идеально детерминированы родительскими вкладами (табл. 9, 10):

$$M_{sl} = a \cdot \exp(-(b \cdot (A_f - K_m) - c \cdot A_m + (b + d \cdot c) \cdot C_f + e \cdot (C_m - C_{T_m} + d \cdot K_f) + f \cdot C_{T_f} - (d \cdot b - c) \cdot (C_{T_m} + P_f + K_m))^2 - (b \cdot A_f + g \cdot (d \cdot C_f - d \cdot P_f - K_f) + c \cdot C_{T_f})^2 - ((f - c \cdot d) \cdot A_m + g \cdot (C_m - d \cdot C_{T_m} - K_m))^2); \quad (8)$$

$$M_{sv} = a \cdot \exp(-(b \cdot (P_f - A_f) + c \cdot A_m + d \cdot C_f + (b + d \cdot e) \cdot (C_m + K_m) + (b + d - c)C_{T_f} + c \cdot (C_{T_m} + K_f))^2 - ((c + d \cdot e)A_f + c \cdot C_f + d \cdot (C_{T_f} + K_f) + c \cdot e(A_f + K_f))^2 - (-f \cdot A_m + d \cdot C_m + c \cdot C_{T_m})^2); \quad (9)$$

где M_{sl} и M_{sv} — средние значения количества соответственно боковых и брюшных жучек у подрошенной молодежи, шт.; m — самцы, f — самки; $a-g$ — коэффициенты.

Оценки и проверка значимости коэффициентов модели 8

Таблица 9

Table 9

Estimation and testing of the significance of the model 8 coefficients

Коэффициент	Расчетное значение коэффициента	Стандартная ошибка коэффициента	95 %-ные доверительные границы		Относительная ошибка коэффициента
			Нижняя	Верхняя	
a	69,627	0,400	68,648	70,605	0,574
b	0,864	0,005	0,853	0,876	0,579
c	0,061	0,002	0,056	0,066	3,279
d	2,008	0,009	1,987	2,030	0,448
e	0,272	0,004	0,262	0,282	1,471
f	1,209	0,006	1,194	1,225	0,496
	0,189	0,005	0,176	0,202	2,646
Средняя относительная ошибка коэффициентов по модели					1,356
Дисперсионный анализ. Проверка значимости коэффициентов модели					
Источник вариации	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	Критериальная статистика F	Сила влияния, детерминация R^2 , %
Общая	343,680	12	—	—	100,00
Регрессия	343,534	6	57,256	2352,97	99,96
Остаток	0,146	6	0,024	—	0,04

Результаты исследования родительских вкладов в наследование среднего количества латеральных жучек оказались крайне неоднозначными. Среди простых гибридов в 7 случаях наблюдалось доминирование женского генотипа, в 4 — отмечено промежуточное наследование признака и в 5 случаях модель показывает доминирование генотипов самцов.

Все предшествующие результаты характеризуют относительность стабильности морфологического облика при гибридизации, т.е. описывают размывание морфологических границ, существенной компонентой которого является генетическая составляющая.

Estimation and testing of the significance of the model 9 coefficients

Коэффициент	Расчетное значение коэффициента	Стандартная ошибка коэффициента	95 %-ные доверительные границы		Относительная ошибка коэффициента
			Нижняя	Верхняя	
a	18,864	0,194	18,405	19,324	1,028
b	0,609	0,007	0,594	0,625	1,149
c	0,655	0,007	0,637	0,672	1,069
d	0,583	0,007	0,567	0,600	1,201
e	1,966	0,049	1,850	2,081	2,492
f	1,166	0,008	1,147	1,185	0,686
Средняя относительная ошибка коэффициентов по модели					1,271
Дисперсионный анализ. Проверка значимости коэффициентов модели					
Источник вариации	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	Критериальная статистика F	Сила влияния, детерминация R ² , %
Общая	13,641	12	—	—	100,00
Регрессия	13,625	5	2,725	1192,18	99,88
Остаток	0,016	7	0,002	—	0,12

Вклад родительских форм в формирование темпа линейно-весового роста и выживаемости потомства

В свете предыдущих результатов логично предположить, что такие характеристики, как общая длина и масса гибридов, будут в значительной мере определяться сочетанием вкладов родителей разных видов. Такие зависимости были выявлены (табл. 11):

$$L = \frac{ll}{(1 + \exp(-(b^* A_f + (c^b - a) * A_m - c * (C_f - C_m - C_{tm} - K_m) + d * C_{Tf} + b * e * P_f)^2 - ((c^b - a) * (A_f + C_f + P_f) - (a + b * d) * C_{Tf})^2 - (e * (A_m + C_{tm}) - (a + b^b * d) * C_m + (c^b - a * b - d) * K_m)^2))}, \quad (10)$$

где L — общая длина гибридных особей в двухлетнем возрасте, см; ll — максимальная гипотетическая общая длина гибридных особей в двухлетнем возрасте, см; m — самцы, f — самки; a – e — коэффициенты.

Общей чертой родительского вклада самцов в длину гибридов осетровых рыб является то, что при вкладе 0,5 длина двухлеток минимальна. Аналогичным образом влияют на длину гибридов родительские вклады самок сибирского осетра и стерляди. Вклады самок амурского и русского осетров максимизируют длину потомков, когда величина вклада равна 0,125. Отсюда следует, что существенного увеличения длины гибридных потомков при использовании самок этих видов можно достигнуть только при сложной гибридизации. При выращивании до двухлетнего возраста наибольшей длины достигают такие гибриды, как АхК, СхК, РхА, а наименьшей — стерлядь и гибрид СтхС (табл. 12).

Как известно, между длиной (AC) и массой (M) у рыб наблюдается достаточно строгое соотношение: $M = a * AC^b$. Понятно, что при этом часть гибридов отклоняется в сторону увеличения или уменьшения массы. Но у рассматриваемых гибридов эта зависимость выражена не очень хорошо из-за того, что такой гибрид, как КхСт, характеризуется значительным (более двух раз) отклонением от общего характера зависимости. Такой характер соотношения массы и длины у гибридных особей позволяет предполагать, что ведущим фактором, определяющим их массу, является то или иное сочетание вкладов родителей, используемых

Таблица 11

Оценки и проверка значимости коэффициентов модели 10

Table 11

Estimation and testing of the significance of the model 10 coefficients

Коэффициент	Расчетное значение коэффициента	Стандартная ошибка коэффициента	95 %-ные доверительные границы		Относительная ошибка коэффициента
			Нижняя	Верхняя	
ll	59,655	0,056	59,512	59,798	0,094
a	-0,405	0,003	-0,413	-0,396	0,741
c	1,314	0,003	1,305	1,322	0,228
b	1,994	0,017	1,950	2,038	0,853
e	-0,116	0,002	-0,123	-0,110	1,724
h	0,032	0,004	0,022	0,042	12,500
Средняя относительная ошибка коэффициентов по модели					2,690
Дисперсионный анализ. Проверка значимости коэффициентов модели					
Источник вариации	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	Критериальная статистика F	Сила влияния, детерминация R ² , %
Общая	169,643	10	—	—	100,00
Регрессия	169,634	5	33,927	18848,331	99,99
Остаток	0,009	5	0,0018	—	0,01

Таблица 12

Расчетные значения средней длины (см), массы (г), продуктивности (кг/1000 икринок) и выживаемости осетров и их гибридов при выращивании до двухлетнего возраста

Table 12

Calculated values of the average length (sm), weight (g), productivity (kg/1000 eggs) and survival of sturgeons and their hybrids during two-years age rearing

XXX	A _f	A _m	C _f	C _m	С _{T_f}	С _{T_m}	P _f	K _m
A _f	XXX	<u>1.32</u> 6,70	—	<u>6.02</u> 22,40	—	<u>15.76</u> 54,10	—	<u>3.36</u> 19,70
A _m	<u>51.7</u> 510,4	XXX	<u>0.88</u> 2,60	—	<u>41.83</u> 137,30	—	<u>6.59</u> 33,60	—
C _f	—	<u>46.9</u> 292,4	XXX	<u>2.68</u> 8,90	—	<u>8.32</u> 13,70	—	<u>0.48</u> 6,00
C _m	<u>49.0</u> 371,8	—	<u>47.1</u> 330,8	XXX	<u>19.88</u> 67,50	—	<u>6.43</u> 26,80	—
С _{T_f}	—	<u>47.5</u> 328,2	—	<u>41.1</u> 339,7	XXX	<u>34.55</u> 66,10	—	<u>23.85</u> 255,40
С _{T_m}	<u>47.3</u> 343,2	—	<u>45.1</u> 164,5	—	<u>38.7</u> 191,4	XXX	<u>11.77</u> 36,90	—
P _f	—	<u>54.4</u> 509,4	—	<u>51.2</u> 416,1	—	<u>49.7</u> 313,2	XXX	<u>11.90</u> 134,20
K _m	<u>56.2</u> 586,2	—	<u>55.5</u> 1242,6	—	<u>53.0</u> 1070,9	—	<u>57.0</u> 1128,0	XXX

Примечание. Под диагональю — над чертой — длина, под чертой — масса; над диагональю — над чертой — выживаемость от закладки до двухлетки, под чертой — продуктивность.

в гибридизации. И действительно, масса подрощенных до двухлетнего возраста гибридных особей достаточно хорошо объясняется сочетанием родительских вкладов (табл. 13):

$$\begin{aligned}
W = & ww * \exp(-a * A_f + b * A_m + c * C_f + d * C_m + c(b-d/e) * (Cm_f + Cm_m - K_m) + b^e * P_f)^2 - \\
& - (c * A_f - d * C_f + (b-d/e) * Cm_f + (c-b^e) * P_f)^2 - \\
& - ((e * b^e - c) * A_m + (c+a/e) * C_m + b * Cm_m + a * K_m)^2,
\end{aligned} \tag{11}$$

где W — масса гибридных особей в двухлетнем возрасте, г; ww — максимальная гипотетическая масса гибридных особей в двухлетнем возрасте, г; m — самцы, f — самки; $a-e$ — коэффициенты.

Таблица 13

Оценки и проверка значимости коэффициентов модели 11

Table 13

Estimation and testing of the significance of the model 11 coefficients

Коэффициент	Расчетное значение коэффициента	Стандартная ошибка коэффициента	95 %-ные доверительные границы		Относительная ошибка коэффициента
			Нижняя	Верхняя	
ww	1298,492	2,372	1292,394	1304,589	0,183
a	0,271	0,006	0,254	0,287	2,214
b	0,937	0,003	0,931	0,944	0,320
c	1,477	0,003	1,470	1,485	0,203
d	0,207	0,002	0,201	0,212	0,966
e	2,037	0,026	1,971	2,103	1,276
Средняя относительная ошибка коэффициентов по модели					0,860
Дисперсионный анализ. Проверка значимости коэффициентов модели					
Источник вариации	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	Критериальная статистика F	Сила влияния, детерминация R ² , %
Общая	510302,771	10	—	—	100,00
Регрессия	510293,169	5	102058,630	53144,47	99,99
Остаток	9,602	5	1,920	—	0,01

Согласно полученной модели, наиболее “тяжелыми” оказались следующие гибриды: СхК, РхК, СтхК. Все остальные гибриды оказались существенно легче, а самой легкой была стерлядь (табл. 12). Таким образом, еще раз подтверждается перспективность использования самцов калуги в гибридизации.

Самым положительным результатом данной работы следует считать тот факт, что селективно важные признаки — длина и масса — определяются родительским вкладом.

Анализ выживания на разных этапах выращивания показывает, что выживание на каждом последующем этапе в значительной мере детерминировано выживанием на предшествующем этапе (рис. 2, табл. 14 и 15):

$$D_{seg} = v_{al} \cdot \exp\left(\sqrt{1 + 4b(b/a - 1)/a} - \frac{v_{al}}{a} - \frac{b}{v_{al}}\right), \tag{12}$$

$$D_{two} = 100(1 - \exp(-(\frac{D_{seg}}{a})^b)), \tag{13}$$

где D_{seg} — выживание от стадии личинки до сеголеток, D_{two} — выживание от сеголеток до двухгодовиков; v_{al} — выживание за период инкубации; $a-b$ — коэффициенты.

Немного меньшая детерминация модели 12 достаточно закономерна — при переходе от личинок к мальковой стадии происходит смена эндогенного питания на экзогенное, и в это время существенное влияние на выживание молоди оказывает комплекс таких факторов внешней среды, как количество, качество и дос-

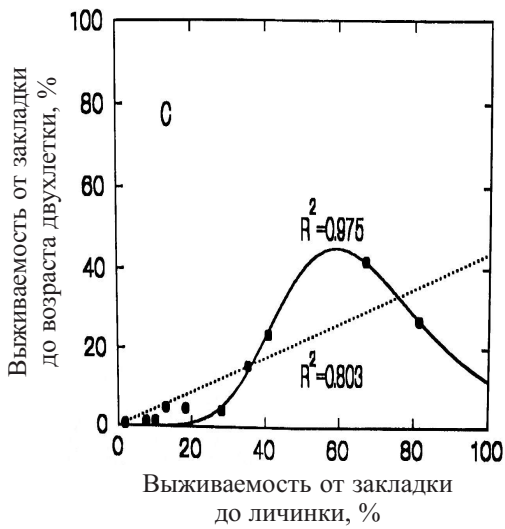
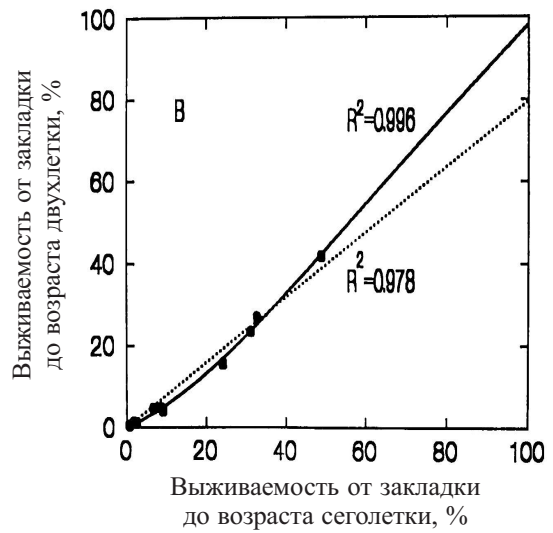
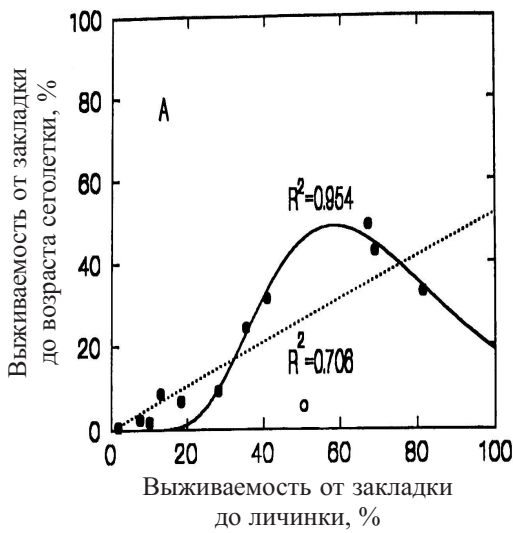


Рис. 2. Сопряженности выживаемости молоди на разных этапах развития. Пунктирными линиями обозначены линейные интерполяции этих же данных; незакрашенная точка исключена из рассмотрения для нелинейной модели

Fig. 2. Relations between juvenile survivals at the different stages of the life history. Linear interpolations of the same data are designated by dotted lines; non-painted point is excluded from the consideration for non-linear model

Таблица 14

Оценки и проверка значимости коэффициентов модели 12

Table 14

Estimation and testing of the significance of the model 12 coefficients

Коэффициент	Расчетное значение коэффициента	Стандартная ошибка коэффициента	95 %-ные доверительные границы		Относительная ошибка коэффициента
			Нижняя	Верхняя	
a	11,608	1,331	8,597	14,618	11,466
b	56,010	1,074	53,581	58,439	1,918
Средняя относительная ошибка коэффициентов по модели					6,692
Дисперсионный анализ. Проверка значимости коэффициентов модели					
Источник вариации	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	Критериальная статистика F	Сила влияния, детерминация R ² , %
Общая	3071,973	10	—	—	100,00
Регрессия	2888,727	1	2888,727	141,878	94,03
Остаток	183,246	9	20,361	—	5,97

Estimation and testing of the significance of the model 13 coefficients

Коэффициент	Расчетное значение коэффициента	Стандартная ошибка коэффициента	95 %-ные доверительные границы		Относительная ошибка коэффициента
			Нижняя	Верхняя	
a	74,482	3,072	67,398	81,565	4,124
b	1,471	0,078	1,291	1,650	5,303
Средняя относительная ошибка коэффициентов по модели					4,714
Дисперсионный анализ. Проверка значимости коэффициентов модели					
Источник вариации	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	Критериальная статистика F	Сила влияния, детерминация R ² , %
Общая	1790,753	9	—	—	100,00
Регрессия	1780,138	1	1780,138	11341,6	99,41
Остаток	10,615	8	1,327	—	0,59

тупность корма, плотность посадки и температурный режим содержания. В силу специфики биологии питания отдельных видов осетровых и полученных от них гибридов относительно стабильные условия рыбоводного предприятия, по-видимому, оказываются неодинаково оптимальными для видов и гибридов разного происхождения. При дальнейшем выращивании влияние внешних факторов оказывается менее существенным.

Анализ выживания гибридов во время эмбрионально-личиночного развития показывает, что наибольшей жизнестойкостью обладают следующие гибриды: КхСт (77,9 %), РхА (74,3 %), СтхА (66,9 %), а также стерлядь (68,6 %). Значительно меньше выживаемость таких гибридов, как РхСт (41,7 %), СтхК (38,6 %), АхСт (36,0 %) и РхК (34,6 %). Самую низкую выживаемость демонстрируют гибриды СхК (2,7 %) и СхА (1,9 %). Удивительным является тот факт, что выживаемость потомков от внутривидовых скрещиваний амурского и сибирского осетров в среднем не превышает 10 % (табл. 16). Это может быть определено условиями во время эмбрионально-личиночного развития, характерными для этого рыбоводного предприятия. При этом увеличение выживаемости гибридов во время эмбрионально-личиночного развития сопряжено с увеличением родительских вкладов, т.е. у простых гибридов она в основном выше, чем у сложных (табл. 17–19):

$$V_{al} = 100 \cdot \exp(-(a \cdot A_i + (b + c) \cdot (A_m + C_i - C_{T_i}) + d \cdot (A_m - C_m) - b \cdot (C_i + C_{T_m} + e \cdot K_m) - c \cdot P_i + f \cdot K_i + e \cdot K_m)^2 - (e \cdot ((b + 1) \cdot C_i - A_i) - a \cdot (C_{T_i} + e \cdot (P_i + K_i)))^2 - (c \cdot (A_m - K_m) - e \cdot (C_m + b \cdot K_m))^2); \quad (14)$$

$$D_{seg} = 100 \cdot \exp(-(a \cdot (A_i + K_m) + b \cdot (A_m + K_i + K_m) - c \cdot (C_i - K_i) - d \cdot C_m - e \cdot (C_{T_i} + C_{T_m}) - f \cdot (C_{T_i} + P_i))^2 - (f^2 \cdot (A_i + C_{T_i}) + (b + 2d) \cdot x \cdot (C_i + P_i + K_i))^2 - (bA_m + cC_m + a(C_{T_m} - A_m) + (b + c - 2d) \cdot K_m)^2); \quad (15)$$

$$D_{two} = 100 \cdot \exp(-(a \cdot (A_i + C_i) - b \cdot (A_m - C_i - C_{T_i} - P_i) + c \cdot (C_i + C_{T_m} - b \cdot (C_m + K_m)) / (a - c)) - d \cdot C_m - e \cdot K_m)^2 - (b \cdot A_i - d \cdot C_i - a \cdot C_{T_i} - c \cdot (C_{T_i} + P_i))^2 - (-c \cdot A_m + b \cdot C_m + d \cdot C_{T_m} - e \cdot K_m)^2); \quad (16)$$

где V_{al} , D_{seg} , D_{two} — выживание гибридных особей соответственно от закладки икры на инкубацию до личинок, от личинок до сеголеток и от сеголеток до двухгодовиков, %; m — самцы, f — самки; a–f — коэффициенты.

Таблица 16

Расчетные значения выживания осетров и их простых гибридов
на разных этапах раннего онтогенеза

Table 16

Calculated values of the survival of sturgeons and their ordinary hybrids
at the different stages of early ontogenesis

XXX	A _f	A _m	C _f	C _m	Ст _f	Ст _m	P _f	K _f	K _m
A _f	XXX	$\frac{17,9}{72,6}$	–	$\frac{65,3}{70,4}$	–	$\frac{68,2}{64,2}$	–	–	$\frac{78,1}{46,8}$
A _m	10,2	XXX	$\frac{55,2}{84,1}$	–	$\frac{72,7}{86,0}$	–	$\frac{11,6}{76,7}$	$\frac{0,20}{–}$	–
C _f	–	1,9	XXX	$\frac{47,3}{71,8}$	–	$\frac{49,7}{67,0}$	–	–	$\frac{49,9}{35,6}$
C _m	13,1	–	7,9	XXX	$\frac{77,2}{91,0}$	–	$\frac{36,5}{86,0}$	$\frac{4,5}{–}$	–
Ст _f	–	66,9	–	28,3	XXX	$\frac{61,5}{81,9}$	–	–	$\frac{83,6}{73,9}$
Ст _m	36,0	–	25,0	–	68,6	XXX	$\frac{36,9}{76,5}$	$\frac{6,9}{–}$	–
P _f	–	74,3	–	20,5	–	41,7	XXX	–	$\frac{43,1}{79,8}$
K _f	–	22,8	–	24,5	–	77,9	–	XXX	$\frac{6,3}{–}$
K _m	9,2	–	2,7	–	38,6	–	34,6	12,5	XXX

Примечание. Под диагональю — выживаемость от закладки икры до стадии личинки; над диагональю: над чертой — выживаемость от личинки до сеголетки, под чертой — выживаемость от сеголетки до двухлетки; здесь и далее обозначения видов как в табл. 1: f — самка, m — самец.

Таблица 17

Оценки и проверка значимости коэффициентов модели 14

Table 17

Estimation and testing of the significance of the model 14 coefficients

Коэффициент	Расчетное значение коэффициента	Стандартная ошибка коэффициента	95 %-ные доверительные границы		Относительная ошибка коэффициента
			Нижняя	Верхняя	
a	0,277	0,024	0,223	0,332	8,664
b	1,718	0,012	1,691	1,746	0,698
c	0,122	0,006	0,108	0,136	4,918
d	1,887	0,018	1,845	1,928	0,954
e	1,061	0,010	1,037	1,084	0,094
Средняя относительная ошибка коэффициентов по модели					3,066
Дисперсионный анализ. Проверка значимости коэффициентов модели					
Источник вариации	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	Критериальная статистика F	Сила влияния, детерминация R ² , %
Общая	9389,222	12	–	–	100,00
Регрессия	9387,770	4	2346,943	12895,288	99,98
Остаток	1,452	8	0,182	–	0,02

Прослеживается общая тенденция увеличения выживаемости на каждом последующем этапе (см. табл. 16). Анализ доживания гибридов от закладки до двухлетнего возраста показывает высокую жизнестойкость СтхА (41,83 %), СтхК (23,85 %), СтхС (19,88 %), а также стерляди (34,60 %). Наименьшее

Таблица 18

Оценки и проверка значимости коэффициентов модели 15

Table 18

Estimation and testing of the significance of the model 15 coefficients

Коэффициент	Расчетное значение коэффициента	Стандартная ошибка коэффициента	95 %-ные доверительные границы		Относительная ошибка коэффициента
			Нижняя	Верхняя	
d	0,174	0,002	0,170	0,177	1,149
e	2,001	0,004	1,992	2,009	0,200
b	1,201	0,003	1,194	1,208	0,250
c	0,480	0,003	0,474	0,486	0,625
g	3,358	0,013	3,327	3,389	0,387
Средняя относительная ошибка коэффициентов по модели					0,522
Дисперсионный анализ. Проверка значимости коэффициентов модели					
Источник вариации	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	Критериальная статистика F	Сила влияния, детерминация R ² , %
Общая	6782,498	12	–	–	100,00
Регрессия	6782,176	4	1695,544	42388,89	99,99
Остаток	0,322	8	0,040	–	0,01

Таблица 19

Оценки и проверка значимости коэффициентов модели 16

Table 19

Estimation and testing of the significance of the model 16 coefficients

Коэффициент	Расчетное значение коэффициента	Стандартная ошибка коэффициента	95 %-ные доверительные границы		Относительная ошибка коэффициента
			Нижняя	Верхняя	
a	0,354	0,004	0,343	0,365	1,130
d	0,640	0,002	0,634	0,646	0,313
c	0,977	0,004	0,967	0,987	0,409
e	0,072	0,003	0,064	0,079	4,167
f	1,873	0,078	1,682	2,063	4,164
Средняя относительная ошибка коэффициентов по модели					2,037
Дисперсионный анализ. Проверка значимости коэффициентов модели					
Источник вариации	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Средний квадрат отклонений	Критериальная статистика F	Сила влияния, детерминация R ² , %
Общая	1958,496	10	–	–	100,00
Регрессия	1958,098	4	489,525	7417,038	99,98
Остаток	0,398	6	0,066	–	0,02

доживание до двухлетнего возраста наблюдается у гибридов СхА (0,88 %) и СхК (0,48 %), а также у амурского осетра (1,32 %) (см. табл. 12).

Выше нами было показано влияние вкладов родителей на длину, массу и выживаемость гибридов осетров. Теоретически мы можем экстраполировать полученные результаты и предсказать линейные и весовые размеры, выживаемость, и, в конечном счете, продуктивность планируемых гибридов осетровых в условиях данного рыбоводного предприятия. Исходя из полученных результатов и экономической целесообразности, наиболее технологичными являются простые гибриды, получаемые за наименьшее время. Наиболее высокой продукцией в пересчете на 1000 заложенных икринок характеризуется гибрид СтхК (255,4 кг). Достаточно высокую продуктивность демонстрируют гибриды СтхА и РхК (соот-

ветственно 137,3 и 134,2 кг). Приблизительно с двухкратным отставанием от них по продуктивности идут гибриды СтхС (67,5 кг) и АхСт (54,1 кг), а также стерлядь (66,1 кг). Показатели остальных гибридов существенно меньше. Низкой продуктивностью характеризуются амурский (6,7) и сибирский (8,9) осетры и особенно гибрид между ними — СхА (2,6 кг). Расчет продукционных показателей гибридов с самкой сибирского осетра показывает нецелесообразность использования их для товарного выращивания в связи с низким темпом роста и высокой смертностью (табл. 12).

Заключение

Увеличение долей родительских вкладов приводит к уменьшению как дисперсии флюктуирующей асимметрии, так и дисперсии общей фенотипической изменчивости. Общая фенотипическая изменчивость в большей степени уменьшается вкладом самцов, а дисперсия флюктуирующей асимметрии — вкладом самок. Таким образом, наименее морфологически изменчивыми являются простые гибриды. Одновременно с этим увеличение доли родительского вклада приводит к увеличению дисперсии флюктуирующей асимметрии, т.е. увеличению доли асимметричных особей у простых гибридов, что может быть связано с различной выживаемостью на ранних этапах развития. Можно предположить, что простые гибриды имеют более высокую жизнестойкость.

Все предшествующие результаты характеризуют относительность стабильности морфологического облика при гибридизации, т.е. описывают размывание морфологических границ, существенной компонентой которого является генетическая составляющая.

Самым важным результатом данной работы следует считать тот факт, что такие селективно важные признаки, как длина и масса тела, в значительной степени детерминированы генетическими вкладами родителей, т.е. темп роста потомства наследуется. В естественных условиях, при внутривидовых скрещиваниях, темп роста, по-видимому, также наследуется, формируя некоторую генетическую матрицу, действие которой проявляется под воздействием факторов окружающей среды.

Выживаемость от оплодотворения до стадии личинки и на следующих этапах обусловлена влиянием родительских вкладов с высокой детерминацией ($R^2 > 0,999$).

Список литературы

- Баранов А.А.** Морфологические особенности гибридов ленского осетра со стерлядью // Вестн. Астрахан. гос. техн. ун-та. Рыб. хоз-во. — Астрахань, 2000. — С. 112–115.
- Бурцев И.А.** Гибридизация и селекция осетровых рыб при полноцикловом разведении и одомашнивании // Биологические основы рыбоводства: генетика и селекция. — Л. : Наука, 1983. — С. 102–113.
- Водовозова М.А.** Некоторые данные по товарному выращиванию гибридов белуги и шипа в низовьях Куры // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР : Тез. и реф. 2-го Всесоюз. совещ. — Астрахань : Волга, 1979. — С. 42–43.
- Крылова В.Д.** Изменчивость и наследование признаков гибридами белуги со стерлядью *Huso huso* (L.) x *Acipenser ruthenus* L. первого и второго поколений в связи с селекционной работой // Вопр. ихтиол. — 1980а. — Т. 20, вып. 2. — С. 232–247.
- Крылова В.Д.** Морфометрическая характеристика гибрида белуги *Huso huso* (L.) с северной *Acipenser stellatus* Pallas // Вопр. ихтиол. — 1980б. — Т. 20, вып. 6. — С. 875–882.
- Крылова В.Д.** Морфологические исследования осетровых рыб и их гибридов : методические рекомендации / В.Д. Крылова, Л.И. Соколов. — М. : ВНИРО, 1981. — 49 с.
- Николюкин Н.И.** Гибрид белуга x стерлядь // Рыбоводство и рыболовство. — 1964. — № 6. — С. 8–11.

Николюкин Н.И. Гибридизация рыб в сем. Acipenseridae и перспективы использования ее в осетровом хозяйстве // Тр. ВНИРО. — 1970. — Т. 76, вып. 3. — С. 56–69.

Николюкин Н.И. Отдаленная гибридизация осетровых и костистых рыб : монография. — М. : Пищ. пром-сть, 1972. — 335 с.

Николюкин Н.И. Отдаленная гибридизация рыб и ее практическое значение // Научные проблемы искусственного разведения проходных и полупроходных рыб и развития товарного рыбоводства : труды совещания по рыбоводству. — М. : АН СССР, 1957. — С. 71–80.

Николюкин Н.И. Состояние и задачи исследований по гибридизации осетровых рыб // Тр. Саратовского отд. ГосНИОРХа. — 1960. — Т. 6. — С. 116–123.

Николюкин Н.И., Тимофеева Н.А. Гибридизация белуги со стерлядью // ДАН СССР. — 1953. — Т. 93, № 5. — С. 899–902.

Николюкин Н.И., Тимофеева Н.А. Тройные гибриды осетровых рыб // Тр. Саратовского отд. ГосНИОРХа. — 1960. — Т. 6. — С. 140–177.

Свирский В.Г., Скирин В.И. Морфологическая характеристика амурского осетра (*Acipenser schrenkii* Brandt), сибирского осетра (*Acipenser baerii* Brandt) и гибрида между ними // Чтения памяти В.Я. Леванидова. — Владивосток : Наука, 2005. — Вып. 3. — С. 466–478.

Чихачев А.С. Характеристика разных форм гибридов осетровых рыб // Генетика, селекция, гибридизация рыб : тез. докл. 2-го Всесоюз. совещ. — Ростов н/Д : АзНИИРХ, 1981. — С. 79–81.

Поступила в редакцию 19.05.08 г.